

PRIMEIROS BÍPEDES

MARINA DA SILVA GRATÃO

Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos – Departamento de Genética e Biologia Evolutiva – Instituto de Biociências – Universidade de São Paulo

MIGUEL JOSÉ RANGEL JR

Laboratório de Neuroanatomia Funcional – Departamento de Anatomia – Instituto de Ciências Biomédicas – Universidade de São Paulo

WALTER ALVES NEVES

Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos – Departamento de Genética e Biologia Evolutiva – Instituto de Biociências – Universidade de São Paulo

Ao olharmos para os nossos parentes mais próximos, como os chimpanzés, podemos ver grandes semelhanças conosco. Porém, perceberemos também que há algo em nós que nos torna únicos, com uma forma diferente de percepção e interação com o mundo ao nosso redor. Somos os únicos primatas a possuir linguagem falada, a andar obrigatoriamente sobre duas pernas, a ter uma rica cultura material e simbólica e a apresentar uma inteligência que supera de longe a capacidade de outros primatas. No entanto, quais seriam as principais características compartilhadas entre nós e nossos ancestrais que diferenciam a linhagem humana da linhagem dos nossos parentes vivos mais próximos, os grandes monos? Parte da resposta para esta pergunta já foi dada. Mas será que sempre fomos como somos hoje? Como eram os ancestrais que deram origem à nossa espécie? Andavam sobre duas pernas? Possuíam linguagem articulada ou a mesma inteligência que nós? Para responder a todas essas intrigantes perguntas temos que inevitavelmente olhar para o nosso registro fóssil.

Trataremos neste capítulo da primeira parte desse registro, que ajudou a responder tais questões, mas que também acabou criando outras. Esses fósseis são os primeiros ancestrais diretamente relacionados aos humanos modernos, após a divergência entre humanos e chimpanzés, mas anteriores ao surgimento de nosso gênero, *Homo*. A história das descobertas desses ancestrais (denominados informalmente de australopitécneos) mostra que, a cada descoberta feita, a forma de encarar o processo inicial da evolução humana muda significativamente. Talvez um dos paradigmas mais veementemente quebrados com o estudo desses fósseis é o de que a evolução de nossa espécie foi algo linear e direcional, e é por essa história que será iniciado o capítulo.

1. HISTÓRICO DAS PRINCIPAIS DESCOBERTAS

Até o século XIX, a ideia de que teríamos evoluído de ancestrais diferentes de nós e parecidos com os grandes primatas era desconhecida, e as teorias

bíblicas para o surgimento da humanidade predominavam. Com o descobrimento de fósseis de neandertais na Europa e do *Homo erectus* na ilha de Java, na Indonésia, no fim do século XIX, essa realidade começou a mudar. A comunidade científica passou a aceitar a possibilidade de a humanidade ter surgido a partir da seleção natural, proposta por Charles Darwin, e de que ela foi submetida às leis da natureza, assim como todos os animais. A busca acirrada por fósseis de ancestrais humanos no século XX, em vista dessas ideias, culminou em importantes achados cujas descobertas provaram de uma vez por todas a validade das teorias da evolução darwiniana.

A crença generalizada durante o início das descobertas de fósseis dos nossos ancestrais era a de que a humanidade teria tido sua origem no continente europeu, e não na África, como hoje já se sabe. Mais uma vez Darwin, com seus olhos de um brilhante cientista que jamais ignorou as evidências à sua frente, acertaria ao dizer que nossa espécie poderia ter surgido no continente africano ao invés do europeu, pois é onde habitam espécies muito semelhantes a nós, os gorilas e os chimpanzés.

A hipótese de Darwin ganhou força com a descoberta em 1924, no sul da África, de um crânio infantil datado de 3 a 2 milhões de anos, pelo menos 1 milhão de anos mais antigo que o *Homo erectus* de Java. Identificado pelo anatomista australiano Raymond Dart como uma espécie intermediária entre monos e humanos, ficou conhecido na comunidade científica como a “criança de Taung”, em referência ao local do achado. A partir dessa descoberta foi descrito, então, o primeiro australopitecino, o *Australopithecus africanus*, sendo também o primeiro hominínio encontrado na África. Sua anatomia dentária e craniana foi o suficiente para convencer Dart e outros cientistas, como W. K. Gregory, um especialista norte-americano em anatomia dentária de mamíferos, de que a “criança de Taung” não era de forma alguma um mono, como muitos disseram à época, mas, sim, um hominínio, o que diversos outros achados posteriores em Sterkfontein, também na África do Sul, viriam a corroborar.

Outro espécime aparentado à linhagem humana foi encontrado 14 anos depois, em 1938, em Kromdraai, também na África do Sul, ajudando a fortalecer a hipótese da origem africana. Entretanto, esse indivíduo apresentava um crânio bastante robusto, que de forma geral lembrava mais o dos grandes primatas, fazendo muitos acreditarem que se tratava de um ancestral desse grupo. Seu descobridor, o paleontólogo escocês Robert Broom, acreditou, porém, se

tratar de uma espécie próxima à nossa linhagem em razão de características indicativas de bipedia, nomeando-a de *Paranthropus robustus*. Esta espécie foi o primeiro australopitecino robusto descrito (embora não o mais antigo), linhagem que veio se mostrar, posteriormente, como uma importante radiação adaptativa dos hominínios do Plioceno.

Apesar de bípedes, ou seja, de andarem sobre as duas pernas, o *P. robustus* e o *A. africanus* tinham um cérebro pequeno, semelhante ao de chimpanzés, fazendo com que muitos sugerissem que o tamanho do cérebro não foi crucial para a divergência das linhagens dos monos e dos humanos, mas, sim, a bipedia. Imaginar seres andando como nós, sobre as duas pernas, sem demonstrar a inteligência vista em nossa espécie humana, soava de forma estranha aos ouvidos de muita gente à época, pois a bipedia, sendo única aos humanos, era associada com uma “humanização”. Representar animais não-humanos andando como bípedes é muito comum no mundo dos desenhos animados, e isso automaticamente os transforma em animais “inteligentes” como nós. As primeiras impressões sobre a anatomia de seres extraterrestres eram as de indivíduos bípedes, pois essa é a forma que nos remete a uma inteligência superior. A bipedia sempre esteve, portanto, relacionada a uma capacidade cerebral elevada, ideia que foi abandonada após o descobrimento de fósseis dos australopitecinos, visto que esses indivíduos, apesar de andarem como nós, possuíam uma capacidade cognitiva não tão diferente de um mono.

Os achados do sul do continente africano somam mais de 32 crânios, além de centenas de dentes e ossos do esqueleto pós-craniano. Porém, a partir de 1959, a atenção começou a voltar-se para o leste africano, após descobertas promissoras na região e pelas características geológicas mais favoráveis às escavações e à datação dos fósseis. A geologia do leste africano é caracterizada por camadas estratigráficas (camadas de sedimentos ou rochas sobrepostos, como na Figura 3.1) bem definidas, relacionadas a erupções vulcânicas passadas, cujas cinzas foram amplamente depositadas. A posição dos fósseis em relação a essas camadas cujas idades são conhecidas indica o período em que viveram, implicando em datações mais confiáveis. Em contrapartida, os fósseis encontrados no sul da África carecem de camadas estratigráficas, dependendo da associação com a fauna de mamíferos para a datação. Além disso, esses fósseis estão geralmente associados a cavernas calcárias cujo sedimento tende a endurecer e se incrustar nos fósseis, dificultando a aplicação de técnicas que são padrão para as escavações,

diferentemente dos sítios do leste, onde o sedimento é mais solto e facilmente retirado. Outra diferença entre o sul e o leste do continente é que no sul os espécimes foram possivelmente levados às cavernas por predadores que ali viviam, como felinos ou hienas, ou por quedas acidentais, apresentando poucas evidências sobre o comportamento e o habitat desses indivíduos (Quadro 3.1).

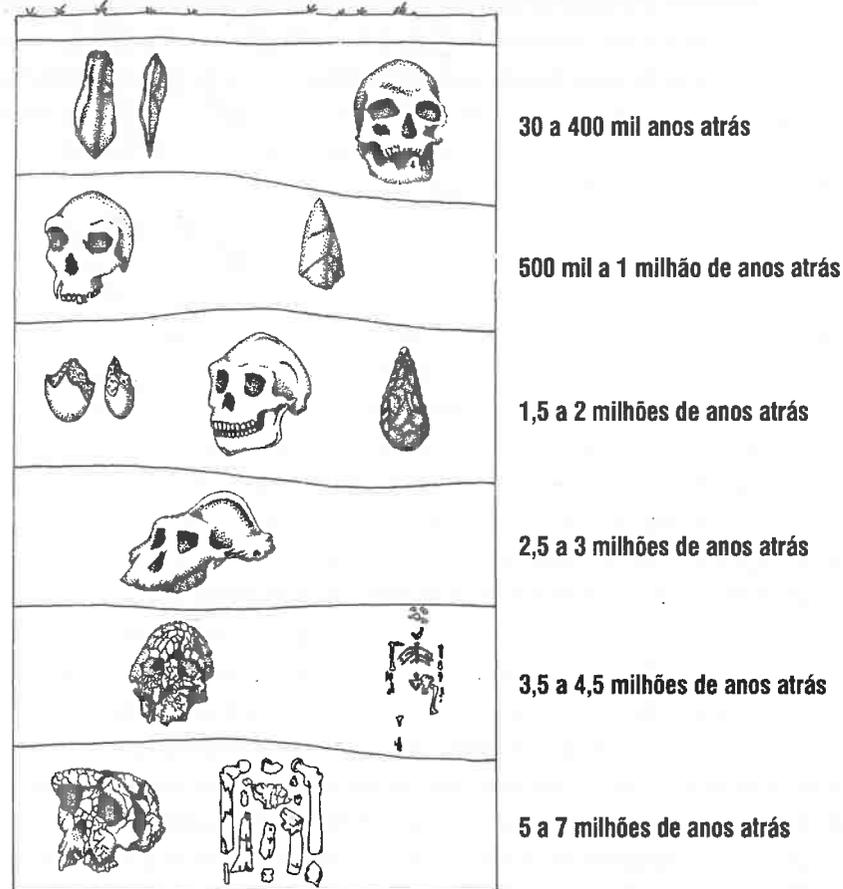


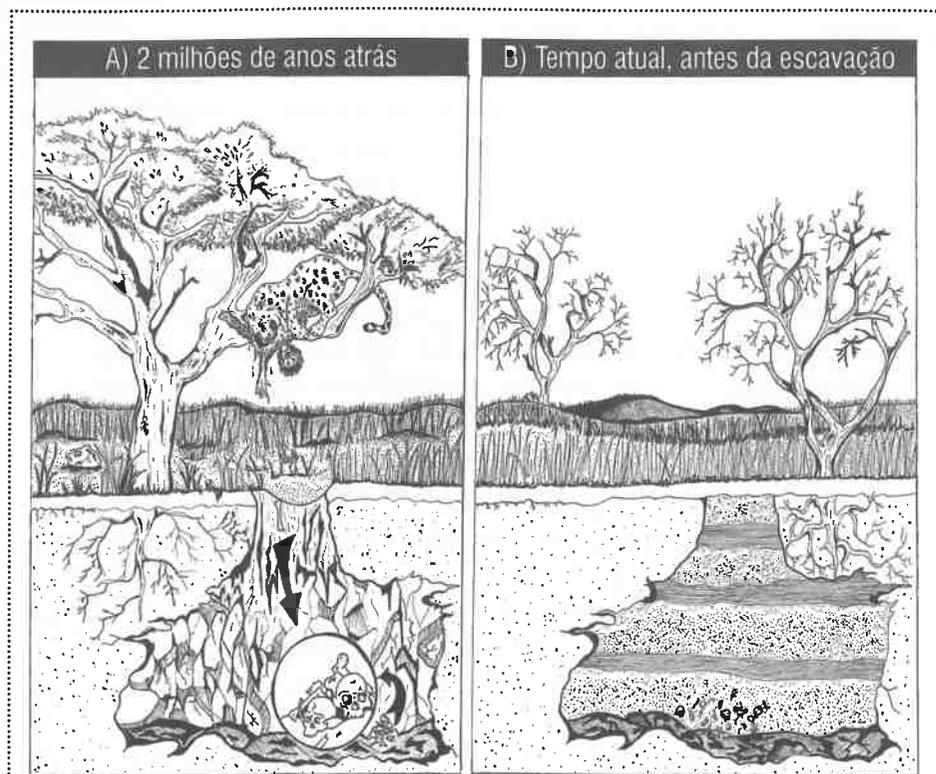
Figura 3.1 - Figura representando o que são camadas estratigráficas. As camadas de sedimentos se depositam uma sobre as outras, sendo que as camadas mais antigas localizam-se mais abaixo das mais recentes. Observe que as camadas entre 30 e 400 mil anos de idade estão mais próximas da superfície do que as camadas entre 5 e 7 milhões de anos atrás. **Ilustração:** Stefane Saruhashi

QUADRO 3.1 – TAFONOMIA DAS CAVERNAS DA ÁFRICA DO SUL

O que o estudo do processo de formação dos fósseis pode nos dizer? A análise de como foi o percurso desde a morte de um organismo até sua descoberta é preponderante para entender certos aspectos da vida e do ambiente em que ele viveu. A tafonomia nada mais é do que o nome dado a esse tipo de estudo.

Vimos que fósseis de australopitecíneos na África do Sul foram encontrados amontoados em cavernas e, ao contrário do que poderia se supor, eles não viviam nelas. A tafonomia desses sítios mostrou que eles foram levados até lá por predadores ou por acidente. Como sabemos disso? As cavernas de Swartkrans, Sterkfontein e Taung (onde foram encontrados alguns dos mais importantes fósseis de australopitecíneos) eram semelhantes a sumidouros (como buracos abertos no chão) no Plioceno, e, por isso, alguns animais ocasionalmente caíam nelas por acidente ou eram levados pelas águas das chuvas após morrerem. Mas outra hipótese também é plausível: os animais caíram nas cavernas por terem sido levados por leopardos (ou algum outro tipo de predador com estratégia de caça semelhante) até o alto de árvores que estavam próximas à abertura dos sumidouros. Mas os australopitecíneos eram alvos de predadores? Algumas evidências nos indicam que sim, como um crânio de *Australopithecus africanus* que foi encontrado com marcas de caninos, indicando que antes de cair na caverna ele foi arrastado pela cabeça até o local por algum predador. Fósseis de grandes predadores, como felídeos e até aves de rapina, são frequentemente encontrados nos mesmos locais onde se encontram fósseis de australopitecíneos, o que leva a pensar que os primeiros hominínios podiam ser presa fácil desses animais.

Após a morte e o depósito dos cadáveres de australopitecíneos (e de outros animais), essas cavernas foram soterradas por sedimentos levados pela água das chuvas e outros processos erosivos. Esses mesmos processos expuseram as camadas estratigráficas do local e revelaram os fósseis. Dado a complexidade da história tafonômica dessas cavernas, a estratigrafia é difícil de ser interpretada (o que provê datações pouco precisas), mas foi capaz de revelar um importante aspecto da biologia dos primeiros hominínios: em algumas ocasiões, eles eram a caça.



A figura mostra o que se conclui sobre a história dos fósseis nas cavernas da África do Sul: a) Há 2 milhões de anos, predadores levaram australopithecíneos abatidos para a copa das árvores e, eventualmente, os cadáveres caíram dentro das cavernas; b) Nos dias atuais, ainda antes da escavação, após as cavernas terem sido soterradas e os ossos terem sido fossilizados.

As primeiras descobertas no leste do continente africano são creditadas ao casal Mary e Louis Leakey, que iniciaram em 1935 trabalhos constantes na região da Garganta de Olduvai, na Tanzânia, onde encontraram diversos artefatos e ossos de animais. Porém, foi somente em 1959 que a dupla de paleoantropólogos encontraria um crânio parcial bem preservado, muito parecido ao espécime robusto encontrado no sul por Robert Broom – e que por essa razão foi incluído no mesmo gênero, tendo sido nomeado de *Paranthropus boisei*. Esse achado trouxe uma nova luz sobre a abrangência geográfica dos

australopithecíneos e sobre a antiguidade da evolução da humanidade, pois foi somente a partir dele que as datações passaram a ser mais exatas.

A espécie encontrada posteriormente no leste da África, descoberta por Donald Johanson e colaboradores em 1974, na região do vale do rio Awash em Hadar, na Etiópia, é de longe a mais estudada e mais conhecida entre os primeiros ancestrais da humanidade, devido à qualidade das numerosas descobertas. O espécime encontrado por Donald Johanson era o mais anatomicamente primitivo dentre os fósseis achados até então, além de ser o mais extraordinariamente completo exumado até aquele momento. As semelhanças com o *Australopithecus* do sul o levaram a ser classificado no mesmo gênero, sendo nomeado *Australopithecus afarensis*. O indivíduo quase completo exumado por Johanson ficou mundialmente conhecido como Lucy (AL 288-1)¹, visto que as análises indicaram se tratar de uma fêmea. Os diversos estudos realizados com os fósseis do *Australopithecus afarensis* foram muito importantes no entendimento da anatomia, comportamento social e desenvolvimento dos australopithecíneos, e a espécie é vista como ancestral de diversas linhagens desse grupo que aparecem no registro fóssil posteriormente, inclusive do *Au. africanus*, do *P. boisei* e do *P. robustus* encontrados anteriormente.

Outro sítio que ficou bastante conhecido por conter diversos fósseis de *Au. afarensis* foi Laetoli, também na Tanzânia. Mas o mais impressionante nesse sítio é o que foi encontrado nos anos 1970 também pela equipe de Mary Leakey: inúmeras pegadas fossilizadas de diversos animais já extintos, inclusive pegadas de o que se reconheceu como uma família de uma espécie de hominídeo que viveu há aproximadamente 3,7 milhões de anos, quando as marcas foram deixadas. As pegadas foram analisadas por vários pesquisadores e a conclusão que se chegou foi a de que elas foram definitivamente feitas por indivíduos bípedes, com um caminhar idêntico ao nosso. Muitos acreditam que as pegadas foram deixadas pelo *Au. afarensis*, o que é bastante provável, visto que era a única espécie encontrada na região durante esse período, além de as marcas baterem com a anatomia e tamanho da espécie.

¹ A sigla usada para denominar Lucy é uma dentre várias utilizadas na paleoantropologia. Trata-se de uma forma de referenciar o local em que o fóssil foi encontrado (as letras iniciais) e o espécime em questão (o número). Exemplos de siglas são: AL (Afar locality); OH (Olduvai hominin); LH (Laetoli hominin); KNM (Kenya National Museums).

O leste africano continuou a surpreender cientistas do mundo todo, e até hoje não deixou de ser intensamente explorado. Até o começo dos anos 1990, os fósseis encontrados estiveram sempre associados a regiões savânicas, ambientes mais abertos, com árvores espaçadas e clima mais seco, e, por isso, as teorias sobre a evolução da nossa linhagem estiveram geralmente relacionadas à exploração de ambientes como esse, onde a locomoção bípede seria uma característica essencial. Entretanto, em 1994, em uma região conhecida como Aramis, próxima ao mar Vermelho, na Etiópia, localizada na bacia hidrográfica do médio Awash, que por volta de 5 milhões de anos atrás consistia em uma área de floresta densa, foram encontrados fósseis de uma espécie bastante peculiar, que, apesar de muitas características de seu esqueleto serem indicativas de hábito arborícola, indubitavelmente já apresentava locomoção bípede. A espécie, diferente de todas as encontradas até aquele momento, foi incluída em um novo gênero, o *Ardipithecus*, o qual é considerado por muitos como ancestral dos australopitecíneos, e possivelmente um dos primeiros bípedes existentes.

Mas se Ardi (como é chamado um famoso fóssil de uma fêmea de *Ardipithecus ramidus* encontrado na Etiópia) vivia em florestas e não em ambientes abertos, isso significa que a bipedia surgiu como uma adaptação independente do ambiente da savana, sendo uma característica que evoluiu por algum motivo desconhecido, ainda quando nossos ancestrais viviam nos bosques e florestas. Até hoje as discussões sobre quais motivos teriam impulsionado o surgimento da bipedia não cessaram, e muito provavelmente ainda irão perdurar por algum tempo, até que novos achados tragam luz a todas as dúvidas e preencham os vazios ainda existentes nesse início de nossa história evolutiva.

Também em 1994, o grupo de Maeve Leakey (que deu continuidade aos trabalhos da família de seu marido Richard Leakey, filho de Louis e Mary Leakey) descobriu, às margens do lago Turkana, no sítio de Allia Bay, no Quênia, um australopitecíneo mais antigo que Lucy, mas não tanto quanto Ardi. O espécime foi classificado como *Australopithecus anamensis* e é considerado o mais antigo do gênero. Além disso, o lago Turkana iria se revelar um importante local no estudo dos fósseis de ancestrais humanos, não só por compartilhar as características peculiares em sua geologia que permitem datações precisas desses achados, mas também por conta dos inúmeros fósseis encontrados, muitos deles demonstrando que as diversas espécies de australopitecíneos e

dos primeiros integrantes do gênero *Homo* conviveram não só temporalmente, mas espacialmente. Também às margens do lago Turkana, mas em sua porção oeste, foi descoberto em 1999 o *Kenyanthropus platyops*, uma espécie que pode mostrar que a radiação adaptativa dos hominínios do Plioceno é mais complexa e diversa do que se imaginava.

As descobertas dos australopitecíneos e de espécies anteriores a ele, como o *Ardipithecus*, são quase todas centradas no leste e no sul da África, como pôde ser visto. Em 1995, porém, Michel Brunet exumou um fóssil no vale Bahr el Ghazal, no Chade, que foi identificado como um hominínio. Tal descoberta é a primeira evidência da ocorrência de hominínios no centro da África e implica em uma distribuição geográfica mais abrangente do que se imaginava para a linhagem. O espécime de 3,5 milhões de anos foi batizado de *Australopithecus bahreggazali*, e, apesar dessa nomenclatura ser contestada, trata-se do único do gênero *Australopithecus* descoberto na África central.

Também foi no centro da África que o mais antigo fóssil de um possível ancestral da humanidade encontrado até o presente, que viveu há 7 milhões de anos, foi descoberto em 2001, no deserto de Djurab, no Chade. Foi no sítio de Toros-Menalla, que àquela época, diferente de hoje, consistia em uma região bastante úmida e arborizada. O crânio foi também encontrado pelo grupo de Michel Brunet, e nomeado de *Sahelanthropus tchadensis*. A importância desse espécime está exatamente em sua antiguidade, tendo vivido em um período próximo ao ancestral comum entre os humanos e os monos, e no fato de ter sido encontrado distante do leste e do sul da África, confirmando a ocorrência dos hominínios para além daquelas regiões. Deve-se salientar que, assim como o sul da África, o centro desse continente não teve a mesma sorte que o leste, e as datações também não são muito precisas, sendo baseadas em associações feitas com a fauna de outras localidades, em que as datações são mais confiáveis.

No ano 2000, antes da descoberta do *S. tchadensis*, foram descobertos os mais antigos restos de um esqueleto pós-craniano, encontrados no Quênia, no sítio de Tugen Hills: os ossos foram incluídos em uma nova espécie, *Orrorin tugenensis*. Embora outros hominínios tenham sido encontrados neste mesmo sítio (datados entre 2,5 e 1 milhão de anos atrás), certamente o fóssil citado é o mais importante, dado ser de 6 milhões de anos.

Percebe-se por esse histórico que os fósseis mais antigos não foram os primeiros a serem descobertos. Pelo contrário, os hominínios mais antigos

foram os últimos a serem exumados, tal como *Sahelanthropus tchadensis* e *Orrorin tugenensis*, descritos taxonomicamente apenas na década de 2000. Fica claro para a maioria dos que estudam esses fósseis que muito foi entendido a respeito da evolução de nossa espécie desde as descobertas dos neandertais na Europa no século XIX. Mas o aparecimento de novas evidências implica em novas perguntas, fazendo da ciência um campo em constante movimento, assim como a própria evolução biológica, e, por isso, tão extraordinário. A Figura 3.2 resume os principais sítios citados nesta seção.



Figura 3.2 - Sítios paleontológicos citados no texto. A linha pontilhada delimita o Vale do Rift no leste da África.

Ilustração: Miguel José Rangel Junior

2. COMO SABEMOS QUE NOS DEPARAMOS COM UM DOS PRIMEIROS BÍPEDES?

Ao longo deste capítulo, o termo hominíneo será utilizado para se referir aos fósseis diretamente relacionados à linhagem humana. Quando tentamos descrever um primeiro bípede, procuramos achar neles características que o aproximem da linhagem humana, ou seja, se ele é ou não um hominíneo. O termo é originário da nomenclatura biológica formal dos integrantes da tribo Hominini (Figura 3.3). Ela pertence à subfamília Homininae (os hominíneos), que não inclui apenas o homem e seus ancestrais bípedes, mas também as duas espécies de chimpanzés (o chimpanzé-comum e o bonobo, da tribo Panini) e os gorilas (tribo Gorillini). Os hominíneos pertencem à família Hominidae (os hominídeos): incluindo também a subfamília Ponginae (os orangotangos). Outrora, os hominídeos eram apenas humanos modernos e seus ancestrais, enquanto os grandes monos eram incluídos na família Pongidae. Por essa razão, hominídeos se referem, não raro, apenas aos fósseis diretamente relacionados à linhagem humana. Estudos genéticos demonstraram que tal classificação não é correta, pois chimpanzés compartilham um ancestral comum exclusivo com humanos modernos, e não com outros monos, o que torna a validade da família Pongidae equivocada. Na atual taxonomia, apenas considera-se grupos taxonômicos em que os integrantes compartilham um ancestral comum exclusivo (ver Quadro 2.1, no capítulo II).

Por fim, a família Hominidae está incluída na superfamília Hominoidea, que também abrange a família Hylobatidae, da qual fazem parte os gibões e siamangos, ou pequenos monos (Figura 3.3).

As principais características das espécies da tribo Hominini são a locomoção bípede (sobre duas pernas) e o aparato mastigatório com ausência de caninos grandes e afiados. Portanto, para que reconheçamos um fóssil como sendo um provável ancestral humano e não dos grandes monos, devemos buscar tais características em seu esqueleto. Note que a inteligência ou um cérebro mais desenvolvido não é visto como sendo um fator compartilhado por todos os ancestrais da linhagem humana, sendo que essa característica veio a se desenvolver mais tarde na história da evolução do nosso grupo.

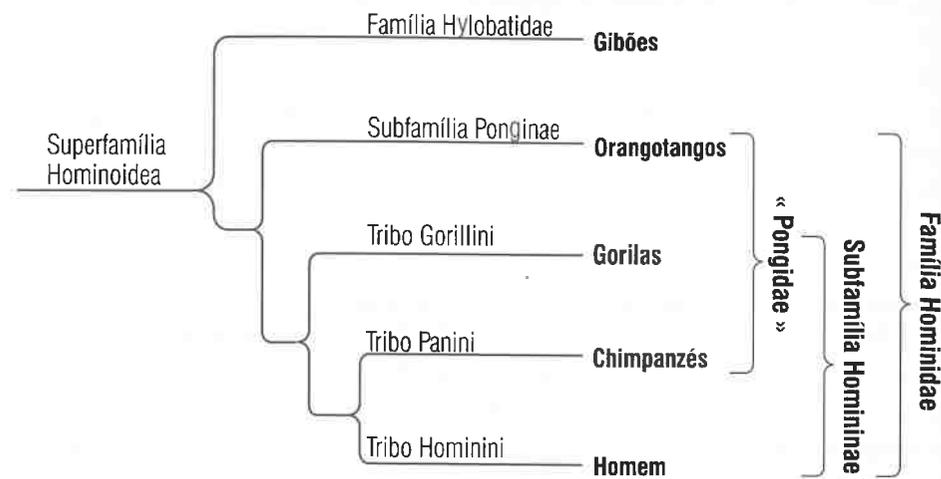


Figura 3.3 - Filogenia de Hominoidea. Os taxa considerados na sistemática atual são apenas aqueles que são monofiléticos. Embora já tenha sido considerado um táxon válido, "Pongidae" é um grupo parafilético, pois exclui a linhagem humana. Os hominínios são os integrantes da tribo Hominini, à qual pertencem o homem e seus ancestrais bípedes.

Ilustração: Miguel José Rangel Junior

3. A BIPEDIA: ANDANDO SOBRE DUAS PERNAS

Como observado pelo histórico das descobertas dos primeiros ancestrais humanos, percebe-se que a bipedia é a principal característica para se definir um hominíno. Mas como é ser bípede? O andar dessas espécies tão antigas era semelhante ao nosso? E por que se tornar bípede?

A forma de locomoção de qualquer animal implica em diversas adaptações em seu esqueleto. No caso dos mamíferos, a anatomia da pélvis, por exemplo, é bastante diferente entre quadrúpedes e bípedes, pois o centro de gravidade e de balanço do corpo é colocado em locais diferentes nesses dois modos de locomoção. Nos bípedes, o peso do corpo é colocado alternadamente em um único membro durante a locomoção e a pélvis ajuda a manter o peso e a estabilidade dos movimentos. Já nos quadrúpedes, além da pélvis, o peso e os movimentos são estabilizados também pelos membros anteriores, juntamente com a cintura escapular (constituída pelos ossos que nos humanos formam os ombros). Devido a essa diferença, a pélvis dos bípedes é em formato de bacia, com o íliaco (osso que forma a pélvis) mais curto e largo do que o dos quadrúpedes (Figura 3.4a), sendo

que essa conformação acaba também ajudando a acomodar os órgãos internos. Os membros inferiores dos bípedes também são adaptados para suportar o peso do corpo colocado sobre eles durante a locomoção e para manter uma eficiência na caminhada. Por isso suas pernas são mais longas em relação aos membros superiores e o fêmur possui uma inclinação medial, voltada para o centro de gravidade, além de um colo da cabeça do fêmur mais longo (Figura 3.4b).

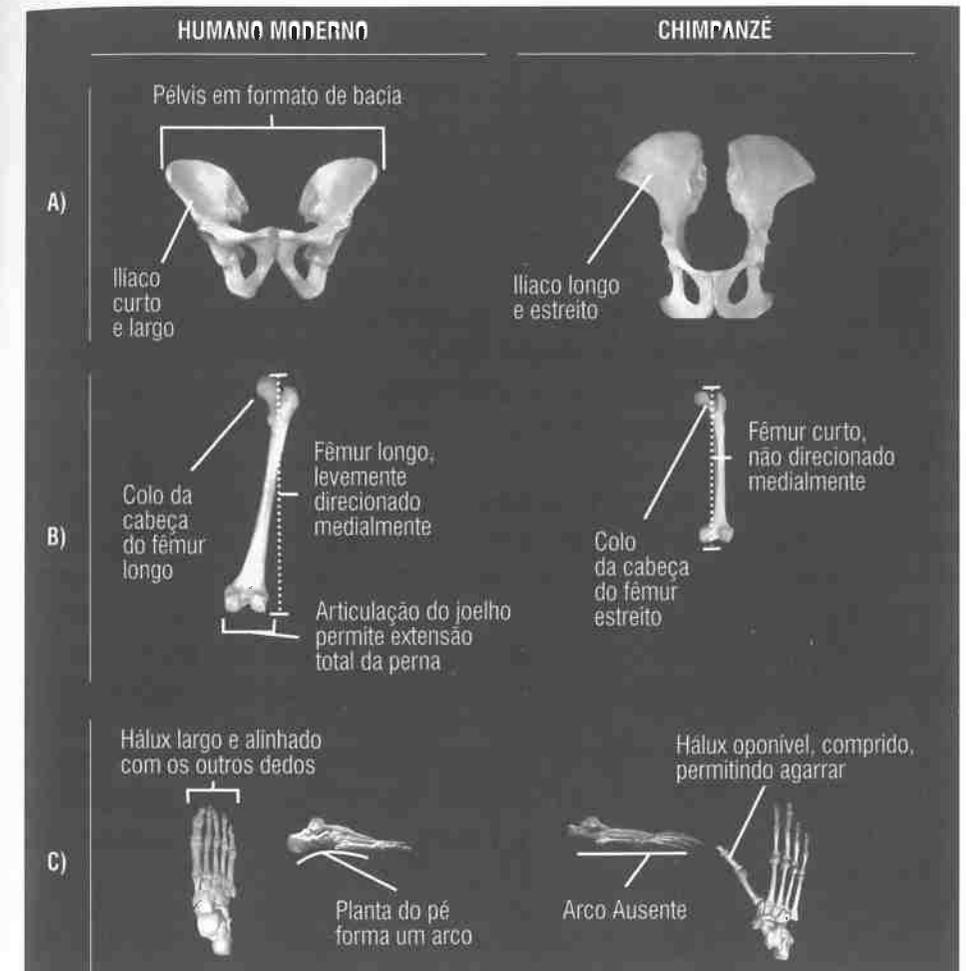


Figura 3.4 - Diferenças do esqueleto pós-craniano entre um bípede obrigatório (humano moderno) e um quadrúpede semiarborícola (chimpanzé). **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

A articulação do joelho também permite a extensão total da perna, ao contrário do observado quando os monos andam ocasionalmente de forma bípede. Além disso, seus pés possuem um arco longitudinal na sola e ausência do polegar opositor (hálux) característico dos grandes primatas, ajudando na absorção de impacto e no impulso durante a locomoção (Figura 3.4c).

Além dos ossos pós-cranianos (ossos do esqueleto com exceção do crânio), o crânio pode ser bastante revelador com relação ao modo de locomoção. Por terem uma postura ereta, os bípedes possuem o crânio colocado em cima da coluna vertebral, enquanto que nos quadrúpedes o crânio fica como que “dependurado” nela. Isso implica em uma diferença na posição do forame magno (abertura na parte inferior do crânio onde se conecta a coluna vertebral), que é mais centralizado nos bípedes e mais voltado para a parte posterior do crânio nos quadrúpedes (Figura 3.5).

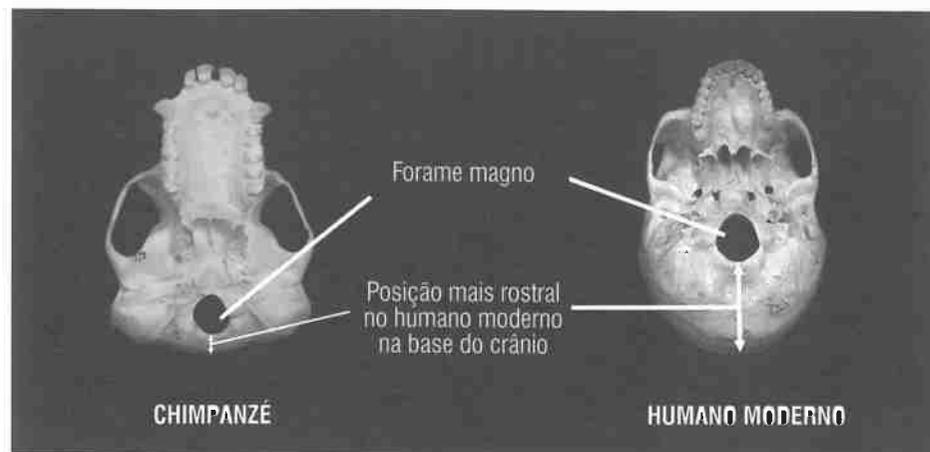


Figura 3.5 - Posição do forame magno em um bípede (humano moderno) e em um quadrúpede (chimpanzé). Tal característica pode ser usada para inferir, a partir somente do crânio, se um fóssil era bípede ou quadrúpede. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

3.1 A NODOPEDALIA

A forma de andar sobre duas pernas, como visto em nossa linhagem, é radicalmente diferente de qualquer outro primata atual. Grandes monos como os chimpanzés e os gorilas apresentam uma forma diferente e peculiar de locomoção quadrúpede, a nodopedalia, que consiste em andar apoiado nos

nós dos dedos dos membros anteriores parcialmente flexionados. Por muito tempo, os cientistas acreditaram que os ancestrais humanos mais antigos provavelmente deveriam possuir esse tipo de locomoção antes de evoluírem para a bipedia, já que a nodopedalia é a forma de locomoção presente nos nossos parentes vivos mais próximos, os chimpanzés e os gorilas. Entretanto, a descoberta de hominínios bípedes tão antigos quanto o ancestral comum com os chimpanzés desafia tal hipótese, pois eles não apresentam sinais de que se locomoviam sobre os nós dos dedos.

3.2 POR QUE SURTIU A BIPEDIA?

Locomover-se com o corpo ereto, sobre duas pernas, é uma característica única dos humanos e que foi fundamental para a história evolutiva de nossa espécie. Sabe-se, através de registros fósseis, que a partir de 7 milhões de anos atrás nossos ancestrais indiscutivelmente já se locomoviam pelo continente africano com o corpo ereto e as mãos livres, apresentando um caminhar bastante semelhante, se não idêntico, ao nosso. Mas quais seriam as vantagens de deixarem as árvores para explorar os ambientes terrestres? Podemos citar grandes riscos que nossos ancestrais correram envolvidos nessa nova empreitada, como maior suscetibilidade a predadores, uma vez que se tratavam de indivíduos relativamente pequenos e frágeis. Porém, o sucesso desse tipo de locomoção em nossa linhagem significa que por alguma, ou algumas razões, esse comportamento trouxe mais vantagens do que desvantagens para a nossa sobrevivência no passado. Algumas hipóteses foram incessantemente discutidas para tentar explicar o surgimento dessa característica peculiar, apesar de ainda não se ter chegado a um consenso sobre qual delas seria a mais provável.

Charles Darwin foi o primeiro a sugerir uma explicação para o surgimento da bipedia, enfatizando a importância do uso de ferramentas para a caça. Segundo ele, a bipedia teria liberado as mãos e facilitado o carregamento e o uso de armas, e estaria associada à diminuição dos caninos. Entretanto, sua hipótese foi refutada, visto que o uso de ferramentas e a caça se iniciaram muito tempo depois do surgimento desse tipo de locomoção e da diminuição dos caninos. Outros também já sugeriram hipóteses baseadas na necessidade de carregar objetos para explicar a bipedia. Entre elas estão o transporte de comida pelos machos a fim de prover suas fêmeas e filhos dependentes e

o transporte de crianças imaturas pelas fêmeas. O provimento dos machos contradiz algumas evidências do registro fóssil, que demonstra a existência de um grande dimorfismo sexual entre os primeiros bípedes, característica associada com ligações não monogâmicas, o que torna a hipótese do cuidado paterno pouco plausível, visto ele não ser comum em sistemas de acasalamento promíscuos ou poligínicos (um macho para várias fêmeas).

Outras hipóteses estão centradas na adaptação ao ambiente de savana, e por muito tempo foram as mais aceitas sobre a origem da bipedia. Para explorar ambientes abertos, ficando expostos ao calor e à radiação do sol direto, os hominínios teriam que desenvolver adaptações para que sua temperatura corporal não subisse ao ponto de comprometer sua sobrevivência nessas condições. Dessa forma, a postura bípede, que mantém o corpo longe do chão e exposto às correntes de ar, teria ajudado nesse resfriamento.

Além da termorregulação, o alcance visual é bastante facilitado pela postura bípede, ajudando na visualização de predadores, de outros grupos e do ambiente em geral, e pode ter sido um dos fatores que contribuíram para a fixação desse tipo de locomoção, mas não o principal. Também relacionada à adaptação na savana, a maior eficiência energética da locomoção bípede em relação à quadrúpede, quando se trata de somente caminhar e não correr, é creditada como sendo um fator a ser considerado. A postura bípede teria sido vantajosa para a procura de comida, ou forrageamento, pois seu custo energético seria menor com relação à nodopedalia. Outra hipótese bastante discutida está relacionada à coleta de frutos e sementes a partir de arbustos ou árvores menores, que seria facilitada por essa postura, possibilitando o alcance desses alimentos em galhos mais altos.

Entretanto, a descoberta de que os primeiros bípedes provavelmente viviam em bosques e florestas põe em cheque a hipótese da savana. Além disso, eram animais que, embora possuísem uma postura bípede facultativa, ela não era exclusiva, visto que também tinham hábitos arborícolas. Dado esses achados, existem autores que relacionam a bipedia semiarborícola dos primeiros hominínios com as posturas apresentadas pelos orangotangos quando se locomovem nas árvores. Isso leva a pensar que a bipedia na linhagem hominínia não é uma inovação, mas apenas a exploração de uma característica já presente no ancestral dos monos, derivada de uma postura suspensória se apoiando nos quatro membros (como fazem os orangotangos, mas não chimpanzés e

gorilas). Tal hipótese recebe críticas por considerar que a nodopedalia dos monos evoluiu de forma independente várias vezes, sendo uma homoplasia (ver Quadro 2.1, no capítulo II).

Deve-se ressaltar que a hipótese da savana ainda parece plausível para explicar apenas a bipedia exclusiva do gênero *Homo*.

4. O APARATO MASTIGATÓRIO DOS HOMINÍNIOS

Além da locomoção, outra grande diferença entre a linhagem dos monos e a dos hominínios está relacionada à sua arcada dentária ou aparato mastigatório. Os monos possuem caninos bem grandes e afiados lateralmente, juntamente com uma afiação dos primeiros pré-molares inferiores. Um espaço entre os dentes, chamado diastema (entre os caninos e pré-molares da arcada inferior e entre os caninos e incisivos da arcada superior), facilita a acomodação de seus grandes dentes quando a boca se fecha (Figura 3.6). Essa conformação dentária é denominada de complexo CP₃ (sigla que faz referência ao complexo afiador formado entre o canino e o primeiro pré-molar inferior), ou de “mastigação afiadora”, e é mais desenvolvida nos machos do que nas fêmeas, tendo um papel nas relações sociais e estabelecimento de hierarquias nos primatas. Nos humanos, o complexo CP₃ está ausente (Figura 3.6). Os caninos são pequenos e não afiados lateralmente, e, com isso, os diastemas também estão ausentes. Além disso, o formato da arcada dentária também é diferente entre os monos e os humanos. Enquanto os primeiros apresentam uma arcada em formato de “U”, mais fechada e com as duas fileiras de dentes pós-caninos paralelamente dispostos entre si, os últimos apresentam-na em formato de arco parabolóide, mais aberta (Figura 3.6). Os molares dos humanos apresentam uma camada de esmalte mais espessa que a dos monos, o que está associado a uma mastigação focada em esmagar ao invés de cortar o alimento.

Todas essas diferenças entre os monos e os humanos ajudam a caracterizar os fósseis relacionados à nossa linhagem. Até o momento, o registro fóssil apresenta uma tendência de diminuição ou retração de características do aparato mastigatório presentes nos monos em direção a características humanas modernas na linhagem dos hominínios. Enquanto os hominínios mais antigos possuem características de seu aparato mastigatório mais próximas às dos monos, nos hominínios mais recentes essas características se aproximam às dos humanos modernos.

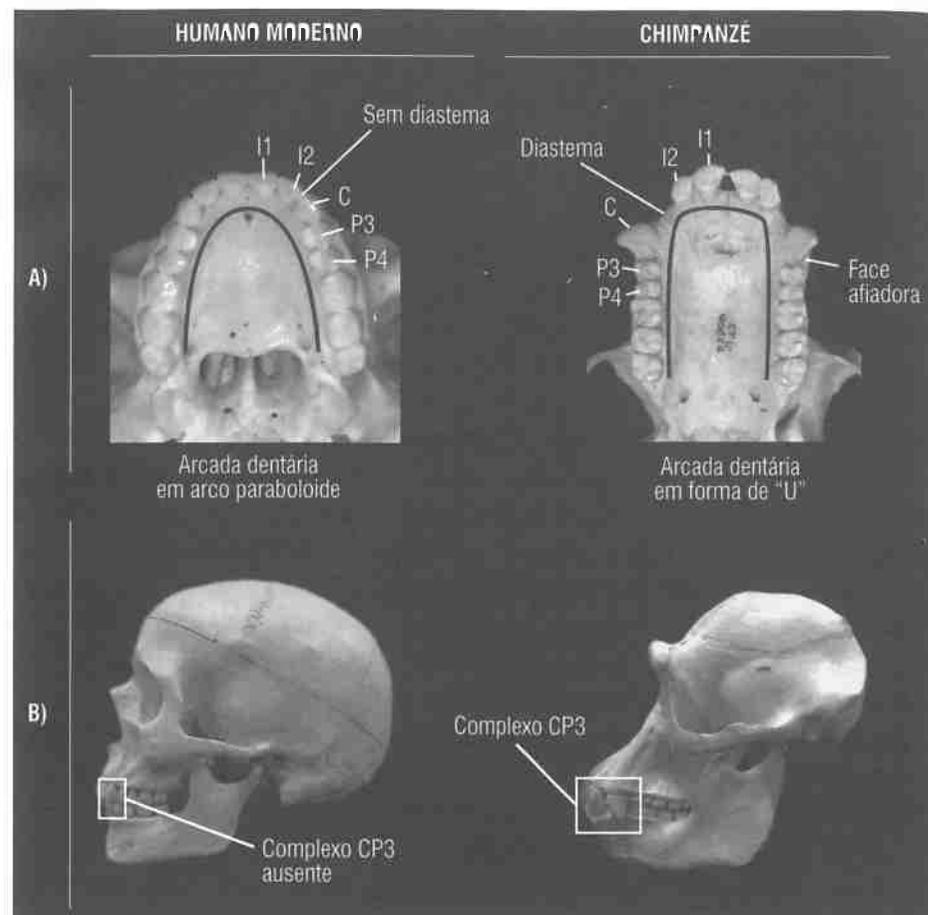


Figura 3.6 - Arcada dentária no humano moderno e no chimpanzé: a) Vista inferior da arcada dentária superior de um humano moderno e de um chimpanzé. Observe o grande tamanho dos caninos de um chimpanzé e a presença de um diastema entre ele e o segundo incisivo. Na arcada dentária inferior, esse diastema está entre o primeiro pré-molar e o canino. Tal conformação acomoda os grandes caninos, além de "afiar" o primeiro pré-molar (I1 = primeiro incisivo; I2 = segundo incisivo; P3 = primeiro pré-molar; P4 = segundo pré-molar); b) Vista de perfil de um crânio de humano moderno e de um de chimpanzé, evidenciando a ausência do complexo CP3 nos humanos. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

5. OS FÓSSEIS DOS PRIMEIROS BÍPEDES

Já sabemos como esses primeiros bípedes foram descobertos e o que os define como integrantes da linhagem humana. Resta saber quem eram eles.

Como já citado, a diversidade de fósseis derrubou a clássica ideia de uma evolução linear da linhagem humana. Além disso, enquanto se tem bastante informação sobre os hominínios entre 4 e 1 milhão de anos atrás, antes disso, chegando mais próximo à divergência com a linhagem dos chimpanzés, o registro é extremamente escasso. Aos fósseis considerados no período entre 4 e 1 milhões de anos atrás é dado o nome de australopitecíneos, enquanto que aqueles anteriores a 4 milhões de anos atrás são comumente considerados "pré-australopitecíneos". As próximas seções tratam da definição desses termos, tal como da origem, diversificação e características de cada uma dessas espécies.

5.1 ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DOS "PRÉ-AUSTRALOPITECÍNEOS"

A linhagem dos hominínios divergiu da dos chimpanzés entre 8 e 5 milhões de anos atrás, de acordo com estudos moleculares. O registro fóssil para esse período é muito escasso, e existe discussão se os fósseis encontrados são realmente de hominínios ou de grandes monos. De fato, o estudo da morfologia e das implicações adaptativas desses fósseis é importante para o entendimento de como era o ancestral comum com os chimpanzés e das razões pela qual a linhagem humana e a dos chimpanzés seguiram caminhos tão diferentes. Por serem consideradas, frequentemente, como ancestrais dos australopitecíneos, essas espécies fósseis são denominadas informalmente de pré-australopitecíneos, pois são imediatamente anteriores aos australopitecíneos, que pertencem principalmente aos gêneros *Australopithecus* e *Paranthropus*. Mas por que considerar tais espécies como prováveis ancestrais humanos?

Tal pergunta é respondida por aquilo que se usa para definir um hominínio. Enquanto que o volume craniano e algumas características dos dentes, como esmalte dos molares mais fino, os aproximam dos grandes monos, o tamanho reduzido dos caninos, a ausência de um diastema com afiação dos primeiros pré-molares e uma provável (embora questionável em alguns fósseis) bipedia os aproximam da linhagem hominínica. É importante ressaltar que a bipedia nesses primeiros hominínios não é exclusiva como se observa no gênero *Homo*, pois ainda tinham hábitos arborícolas.

A anatomia dessas espécies, para alguns autores, se aproxima em alguns aspectos à do último ancestral comum com os chimpanzés (ver Quadro 3.2), fato

que fez com que, por algum tempo, chimpanzés que vivessem em ambientes mais savânicos fossem modelos do comportamento desses hominínios. Tais modelos atualmente são pouco confiáveis para inferir a ecologia dos pré-australopitecíneos, visto que eram espécies florestais e claramente bípedes, mas, cognitivamente, chimpanzés e os primeiros hominínios não eram muito diferentes, dado possuírem praticamente o mesmo volume craniano. Especula-se, porém, que tivessem um sistema de acasalamento monogâmico (diferente dos chimpanzés atuais), devido ao tamanho diminuto dos caninos – e, como já citado, alguns autores consideram que tal comportamento foi o que propiciou o surgimento da bipedia (ver Quadro 3.2).

QUADRO 3.2 – RECONSTRUINDO O COMPORTAMENTO DOS PRIMEIROS BÍPEDES

É possível saber como espécies extintas há milhões de anos se comportavam? E como podemos descobrir isso? São perguntas frequentemente feitas quando nos deparamos com afirmações sobre dieta, sistema de acasalamento e socioecologia não só de nossos ancestrais bípedes, mas de qualquer espécie fóssil. Por incrível que pareça, embora não possamos ter certeza de como espécies fósseis se comportavam de fato, isso é possível saber. A estratégia, neste caso, é a percepção de que os organismos são entidades em que seus diversos caracteres são correlacionados entre si: desta forma, a partir de um dente, é possível inferir a dieta, a ecologia e até mesmo o comportamento social de um animal extinto.

No caso dos hominínios já extintos, os estudos com os grandes monos (principalmente chimpanzés) têm sido importantíssimos para o entendimento do comportamento dos australopitecíneos. Não porque chimpanzés representam “fósseis vivos” (por muito tempo, extrapolava-se o comportamento de chimpanzés de savana e babuínos para os primeiros bípedes, o que é um erro, já que a ecologia de monos nodopedálicos certamente é diferente de hominínios bípedes), mas porque o conhecimento das “leis” ecológicas que regem a socioecologia é fundamental para entender a correlação entre anatomia e comportamento. Isso é útil quando se reconstrói o comportamento de um primata extinto. Só podemos fazer isso por meio do estudo de espécies

vivas, e esse conhecimento aumentou substancialmente. A comparação com as espécies viventes é a chave para a “paleoetologia” e “paleoecologia” (o estudo do comportamento e da ecologia das espécies fósseis). A partir daí, sabemos que determinados tamanhos e formas dos molares se relacionam a uma dieta onívora ou estritamente vegetariana, por exemplo.

Para os primeiros bípedes, alguns comportamentos podem ser diretamente inferidos a partir dos chimpanzés: apesar de não ter sido encontrada nenhuma ferramenta similar àquelas usadas por grandes monos junto aos fósseis de australopitecíneos, dado a semelhança no volume craniano e proximidade evolutiva, podemos dizer que a capacidade cognitiva dos primeiros bípedes era como a de um chimpanzé. Inclusive, fazendo o mesmo tipo de ferramenta usada para retirar insetos de cupinzeiros.

Dessa forma, graças à socioecologia dos grandes monos (e de outros primatas), sabemos de algumas características anatômicas que estão correlacionadas com determinado modo de vida, sistema social, dieta e até o crescimento e desenvolvimento. Além disso, a cladística permite inferir se determinado comportamento observado em espécies atuais poderia estar no ancestral comum a elas (ver Quadro 2.1). A reconstrução do paleoambiente e a tafonomia também são úteis para inferir o comportamento de uma espécie extinta.

Certamente, algumas características são mais fáceis de inferir, como a dieta, que está intimamente relacionada à estrutura e ao tamanho dos dentes e maxilas. Outras características, como tamanho do grupo, territorialidade e padrões de movimento, são mais difíceis de se extrapolar para espécies fósseis, dada a complexidade das relações entre esses caracteres, anatomia e ambiente. Mas conhecendo a dieta de um animal extinto (no caso de primatas, é possível saber até se ele comia frutos macios ou duros, analisando o desgaste dos dentes, que muitas vezes, apresenta dimensões microscópicas) e comparando com a ecologia de espécies vivas, podemos saber até se eram grandes as chances da espécie em questão ter tido um sistema de acasalamento poligínico ou monogâmico. Curiosamente, estudos de campo mostraram, por exemplo, que espécies de primatas folívoros (que se alimentam predominantemente de folhas), como bugios, gorilas e colobos, possuem sistema de acasalamento poligínico com dois ou somente um macho no bando, e primatas mais

frugívoros como os macacos-aranhas, chimpanzés e cercopitecíneos são mais promíscuos, com vários machos adultos em um grupo.

O dimorfismo sexual é uma das características que mais tem sido usada para tentar reconstruir o comportamento social dos australopitecíneos. É largamente reconhecido que os machos tendem a ser maiores que as fêmeas. E quanto maior essa diferença, maior a probabilidade disso ser resultado de um sistema de acasalamento poligínico ou com altos níveis de competição entre machos. Por exemplo, orangotangos e gorilas possuem machos muito maiores que as fêmeas e um sistema de acasalamento extremamente poligínico: geralmente, apenas um macho é responsável por mais de 80% das cópulas. Gibões possuem machos e fêmeas quase do mesmo tamanho (em algumas ocasiões, as fêmeas podem ser sensivelmente maiores) e são monogâmicos. Entretanto, deve-se salientar que nem sempre espécies poligínicas apresentam dimorfismo sexual acentuado, dado que, dependendo da situação, fêmeas também podem apresentar um aumento de tamanho corporal e do tamanho dos caninos. Isso é observado em alguns colobíneos africanos, como *Colobus guereza*. Outras variáveis podem ser responsáveis por um maior dimorfismo sexual, como modo de vida: espécies com hábitos terrestres, como os babuínos e os mandrils, tendem a possuir machos muito maiores que as fêmeas. Para os primeiros bípedes, o dimorfismo sexual é medido principalmente pelo tamanho corporal, forma e comprimento dos caninos (que tendem a ser maiores e mais afiados nos machos primatas) e robustez do crânio. Um problema no estudo do dimorfismo dos australopitecíneos é que ele geralmente se limita ao tamanho corporal, com pouco ou nenhum dimorfismo no comprimento e forma dos caninos. Como interpretar tais resultados à luz dos sistemas sociais de primatas atuais? Uma tendência no tamanho dos caninos dos monos com relação aos outros catarrinos é de que, embora sejam sexualmente dimórficos, essa diferença é menor. Em outras palavras: as diferenças entre os caninos dos babuínos machos e fêmeas é maior que a diferença entre os caninos de gorilas machos e fêmeas. Entretanto, não há dúvidas da poliginia nos gorilas, e o sistema de acasalamento de babuínos se aproxima mais da poliginandria (vários machos para várias fêmeas, tendo, provavelmente, uma hierarquia de dominância entre os machos). Por que, então, gorilas e orangotangos não possuem caninos tão grandes quanto de babuínos? Isso se reflete mais na

forma em que as exibições e os confrontos sociais ocorrem. A anatomia dos monos permite que exibições e brigas sejam feitas usando os braços, mais do que os dentes. Sendo assim, nos australopitecíneos, a diminuição dos caninos e o acentuado dimorfismo sexual na massa corporal podem representar só uma mudança na forma que os primeiros hominínios estabeleciam as hierarquias de dominância, e não seria necessariamente um paradoxo. Além disso, alguns estudos mostram que o dimorfismo sexual nos primeiros bípedes não é diferente nem do observado em humanos modernos e nem nos chimpanzés, o que leva a pensar num sistema de acasalamento parecido com desses monos, a poliginandria com algum grau de hierarquia entre os machos e até mesmo num sistema monogâmico (o que simplificaria o paradoxo entre caninos pequenos e a poliginia).

Outra correlação entre anatomia e sistema de acasalamento é o tamanho dos testículos. Chimpanzés (com sistema poliginândrico) possuem grandes testículos quando comparados com gibões (que são monogâmicos) e gorilas (que, apesar do grande tamanho, possuem testículos muito pequenos). Certamente, tal medida seria de grande valor para concluir algo sobre o sistema de acasalamento nos australopitecíneos, porém, ainda não é possível saber isso. E, apesar de todas essas correlações entre anatomia e sistema de acasalamento, só se pode ter certeza de um sistema de acasalamento a partir de estudos genéticos usando testes de paternidade.

Por fim, um problema adicional para as medidas de dimorfismo sexual nos australopitecíneos (e para outros fósseis) é o pequeno número de espécimes encontrados. Como saber se aquele indivíduo considerado uma fêmea não é outra espécie? E se isso for apenas uma variação regional? Tais perguntas são difíceis de responder quando se conhece apenas um crânio ou pedaço de mandíbula para uma determinada espécie.

Dadas as incertezas, falar do comportamento dos primeiros bípedes pode ser, muitas vezes, algo meramente especulativo. Entretanto, à medida que se aumenta o conhecimento da socioecologia dos primatas atuais e se descobrem novos fósseis, especulações podem dar origem a teorias científicas bem fundamentadas em evidências.

A seguir, apresentaremos as quatro espécies de pré-australopitecíneos, que viveram em florestas e bosques do fim do Mioceno ao início do Plioceno (entre 7 e 4,4 milhões de anos atrás). Atualmente, três gêneros são incluídos nesta categoria: *Sahelanthropus* (com uma única espécie, *S. tchadensis*), *Orrorin* (com uma única espécie, *O. tugenensis*) e *Ardipithecus* (com duas espécies, *Ar. kaddamba* e *Ar. ramidus*). Importante ressaltar que, embora a bipedia em alguns desses primatas seja questionável, esse meio de locomoção em um modo de vida essencialmente florestal põe em cheque a hipótese de que a bipedia surgiu como uma adaptação a um modo de vida em áreas abertas, conforme já salientado.

SAHELANTHROPUS TCHADENSIS (ENTRE 7 E 6 MILHÕES DE ANOS): no Chade, região central da África, no sítio paleontológico de Toros-Menalla, foi encontrado no ano de 2001 um crânio apelidado de "Toumaï", TM-266-01-60-1 (Figura 3.7), que na língua dos povos locais significa "esperança de vida", além de restos de mandíbula e dentes, que foram estimados, por meio da fauna de mamíferos associada, entre 7 e 5,2 milhões de anos de idade (ver Quadro 3.3 para entender como os fósseis são datados). Trata-se do primeiro fóssil de hominíneo encontrado na região central da África, contrastando com a maior parte das descobertas que derivam principalmente do leste e do sul do continente, o que aumenta a distribuição geográfica dos hominínios para além do Vale do Rift, complexo de falhas no leste do continente africano. É, também, o mais antigo membro da tribo Hominini conhecido até agora, preenchendo uma parte da lacuna entre o ancestral comum exclusivo com os chimpanzés e os primeiros australopitecíneos.

Interessante que o crânio é menos prognata (projetado para frente, como nos grandes monos) do que é esperado para um hominíneo tão antigo. A arcada dentária apresenta um formato intermediário entre a parábola observada na arcada dos humanos modernos e o "U" visto nos grandes monos e outros primatas atuais. Também possui um pequeno volume craniano, não muito diferente do de um chimpanzé atual (variando entre 320 e 380 cm³). Apesar das características que o aproximam da linhagem desse grande mono, possuía um tórus supraorbital, os caninos eram pequenos e o complexo CP₃ estava ausente. Somado a isso, a posição do forame magno sugere que era bípede. Entretanto, existem dúvidas quanto a essa característica, dado que o crânio encontra-se parcialmente deformado. Para solucionar tais questionamentos, a descoberta de partes do

esqueleto pós-craniano é preponderante (principalmente dos membros inferiores), sanando as dúvidas se era de fato bípede, o que ainda não ocorreu.

Alguns autores consideram que o *S. tchadensis* nada mais é que um grande mono bípede com características da face semelhantes ao do gênero *Homo*: o achatamento da face e o tórus supraorbital se assemelham aos dos primeiros *Homo*, contrastando com os dos australopitecíneos, que são semelhantes aos dos chimpanzés. Assumindo que o ancestral comum com os chimpanzés era semelhante a esse grande mono, a inclusão do *S. tchadensis* como esse provável ancestral dos hominínios exigiria uma reversão dessas características na passagem para o gênero *Australopithecus*, o que é pouco provável, mas não impossível.



Figura 3.7 - O crânio de "Toumaï", *Sahelanthropus tchadensis*, é o mais antigo hominíneo descoberto até agora. Observe características que o aproximam do gênero *Homo*, como o achatamento da face e a presença do tórus supraorbital. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

ORRORIN TUGENENSIS (6 MILHÕES DE ANOS): enquanto se carece de qualquer porção do esqueleto pós-craniano de *Sahelanthropus tchadensis*, o segundo mais antigo pré-australopitecíneo, o *Orrorin tugenensis*, carece de porções significativas do crânio, mas foram encontradas importantes partes do esqueleto pós-craniano. Cerca de cinco indivíduos são conhecidos a partir de fragmentos de mandíbula, dentes, partes do úmero (osso proximal do membro superior), polegares, hálux (dedão do pé) e porções proximais do fêmur, encontrados inicialmente no

ano 2000, nas colinas de Tugen, no Quênia, leste da África. Assim como o *S. tchadensis*, a análise da fauna de mamíferos associada estima a ocorrência dessa espécie há cerca de 6 milhões de anos, no fim do Mioceno.

A análise das porções proximais do fêmur (o osso que forma a coxa) é indicativa de que eram animais bípedes: o colo da cabeça do fêmur é relativamente longo, a parte proximal do eixo desse osso é ampla e curta, assim como existe o sulco do músculo obturador externo (importante na estabilização da articulação do quadril na locomoção sobre duas pernas). Entretanto, esses não são sinais inequívocos de bipedia, e existem dúvidas quanto à postura predominante nesse primata. A análise de um polegar mostra que ele é curvo, como o de um chimpanzé, e, assim como outros hominínios arcaicos, possuía hábitos semiarborícolas. Apesar da ausência do complexo CP₃, o canino superior é muito semelhante ao de um chimpanzé. Tais características fazem surgir dúvidas quanto à posição taxonômica do *O. tugenensis*, sendo que alguns estudiosos sugerem que ele é um grande mono e não um hominínio.

ARDIPITHECUS KADABBA (entre 5,8 e 5,2 milhões de anos) e ARDIPITHECUS RAMIDUS (4,4 milhões de anos): o último gênero conhecido precedendo o *Australopithecus* é o *Ardipithecus*. Tal táxon conta com duas espécies conhecidas, sendo o mais antigo deles o *Ar. kadabba*, encontrado em 2004 pela equipe de Tim White, da Universidade de Berkeley (Estados Unidos). A estimativa de sua idade é mais precisa do que a feita para o *Sahelanthropus* e o *Orrorin*, pois utiliza métodos de datação radiométrica, baseando-se no decaimento radioativo do argônio. Embora muito fragmentado, o formato dos caninos sugere que era um hominínio, apesar de apresentar um complexo CP₃ semelhante ao de um chimpanzé. Por conta dessa característica, *Ar. kadabba*, outrora identificado como uma subespécie de *Ar. ramidus*, foi considerado uma espécie distinta, e hoje é tido como o ancestral direto dessa espécie mais recente.

O *Ardipithecus ramidus* (Figura 3.8) é um dos mais bem estudados pré-australopithecíneos e seus restos foram inicialmente descobertos em 1994, no sítio de Aramis, localizado no médio Awash, uma região no nordeste da Etiópia, no leste da África. Da mesma forma como foi feito com *Ar. kadabba*, métodos de datação radiométrica sugerem que essa espécie viveu há cerca de 4,4 milhões de anos. Primeiramente, foram encontrados apenas dentes e restos da arcada dentária, além de partes de ossos do crânio e dos membros superiores. Esses

achados mostraram que o *Ar. ramidus* conservava muito das características observadas nos grandes monos, como grandes caninos em relação aos dentes molariformes, esmalte dentário não muito espesso com relação ao dos chimpanzés e volume craniano semelhante ao dos grandes monos (entre 300 e 350 cm). Entretanto, a espécie carecia do complexo CP₃. Ademais, a posição do forame magno sugere que era bípede. Tal morfologia posicionou o *Ar. ramidus* como um provável hominínio ancestral direto do gênero *Australopithecus*.



Figura 3.8 - Crânio de *A. ramidus*. Ilustração: Miguel José Rangel Júnior

Achados subsequentes de partes da pélvis e membros inferiores reforçaram a ideia de que era bípede, mas, assim como os outros pré-australopithecíneos, a morfologia dos membros, incluindo braços longos e o polegar opositor dos pés, indica uma habilidade para escalar árvores com destreza. Curiosamente, a morfologia das mãos e membros superiores não só sugerem que era arborícola, mas que também não era capaz de se locomover de forma quadrúpede apoiando-se sobre os nós dos dedos das mãos (nodopalia) como fazem gorilas e chimpanzés. Estudos da morfologia dos caninos mostram que talvez fossem monogâmicos, visto apresentarem baixo dimorfismo sexual.

Esses estudos são particularmente interessantes, pois sugerem que algumas das características que se pensava ocorrerem no ancestral comum com os

chimpanzés evoluíram várias vezes na linhagem dos homínídeos. Grande dimorfismo sexual e nodopédia talvez não sejam caracteres presentes no ancestral comum entre humanos e chimpanzés, visto que tais características não são observadas nos pré-australopithecíneos, espécies muito próximas ao ancestral comum com aqueles monos. Alguns autores sugerem que não se deve considerar *Ardipithecus* (assim como *Sahelanthropus* e *Orrorin*) como homínídeos, mas, sim, como uma das muitas linhagens de grandes monos que evoluíram no Mioceno. Isso é reforçado com achados semelhantes em fósseis de *Oreopithecus* (que viveu entre 9 e 7 milhões de anos atrás) e de outros monos desse período.

QUADRO 3.3 – MÉTODO DE DATAÇÃO

No campo da paleoantropologia, tão importante quanto o próprio estudo dos fósseis é a discussão sobre suas idades, ou o tempo decorrido desde que foram depositados após a morte até o momento presente. A determinação das idades é crucial no estudo da evolução, pois é a partir delas que as hipóteses sobre as relações de ancestralidade e descendência emergem. Existe hoje uma ampla gama de métodos de datação, e muitas vezes mais de um deles são aplicados a um único fóssil, com o intuito de adquirir informações mais confiáveis e acuradas sobre suas idades.

A metodologia mais usada desde o início dos estudos paleoantropológicos é a que toma por base as unidades estratigráficas, ou seja, a sucessão com que rochas, fósseis ou artefatos ocorrem em termos geológicos. Ao longo do tempo, tipos diferentes desses sedimentos, fósseis e artefatos se acumulam, formando assim diversas camadas que podem ser reconhecidas por sua antiguidade em relação umas às outras. Geralmente, quando não há interferências, as camadas superiores são as mais recentes temporalmente, enquanto que as inferiores são as mais antigas. Portanto, ao comparar as idades de fósseis encontrados em camadas diferentes, pode-se inferir que os que foram depositados em camadas mais profundas são os de maior antiguidade. Essas técnicas de datação que se baseiam em comparações, nos dizendo qual objeto é mais antigo ou mais recente, são chamadas de métodos de datação relativa. Entretanto, métodos relativos possuem suas limitações, como na comparação entre objetos encontrados em uma mesma camada

ou em camadas de regiões geográficas diferentes que não se sobrepõem, bem como na datação de objetos provenientes de regiões onde as camadas não são bem definidas. Assim, a partir dos anos 1940, foram desenvolvidos métodos baseados em datações numéricas ou absolutas, passando a ser os mais importantes e mais amplamente usados, nos dando informação sobre as idades em anos.

Os métodos de datação absoluta revolucionaram o campo da paleoantropologia, possibilitando uma melhor compreensão da antiguidade da linhagem humana. Dentre eles, os mais importantes são os métodos isotópicos ou radiométricos, que se baseiam no decaimento constante de elementos radioativos, independente das condições ambientais. Esses elementos, ou átomos, se transformam em outros tipos isotópicos em taxas constantes ao longo do tempo, desde sua deposição, sendo possível a inferência das idades a partir das proporções desses elementos na amostra. Para que seja possível datar a antiguidade de um fóssil a partir de um elemento radioativo, essas taxas de decaimento devem ser conhecidas. A taxa de decaimento é tida como a meia-vida do elemento, que é a média de tempo necessário para que a metade dos átomos radioativos da amostra se transforme no seu outro tipo isotópico. Por exemplo, no amplamente conhecido método de datação radiocarbônica, ou por carbono 14, o carbono radioativo se transforma em ^{14}N , com uma meia-vida de 5.730 anos, ou seja, o total de átomos de ^{14}C de uma amostra demora 5.730 anos para decair pela metade após a morte do indivíduo.

Apesar de o método radiocarbônico ser o mais conhecido popularmente, ele possui algumas desvantagens, pois deve ser aplicado somente em materiais orgânicos, além de ser inaplicável para fósseis mais antigos que 40 mil anos, o que significa que para a paleoantropologia ele é muito pouco usado. Entretanto, existem outras técnicas mais recomendadas para amostras paleoantropológicas. Entre essas técnicas, a mais utilizada é a do radiopotássio ($^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$), aplicada principalmente em rochas ou cinzas vulcânicas, e que possibilita datações de rochas tão antigas quanto 1 bilhão de anos (o ^{40}K possui meia-vida de 1,25 bilhão de anos). Esse método foi amplamente utilizado na região leste da África, onde as atividades vulcânicas eram muito comuns, tendo sido aplicado pela primeira vez para a datação do primeiro homínio encontrado na Garganta de Olduvai, nos

anos 1960, na Tanzânia. Assim como o método por radiopotássio, o que utiliza traços de fissão de urânio-238 também é aplicado em rochas vulcânicas, tendo sido utilizado em conjunto com o do radiopotássio para datações de sítios do leste africano.

A datação por séries de urânio, que depende do decaimento dos isótopos ^{238}U , ^{235}U e ^{232}Th , pode ser aplicada para sedimentos formados no fundo de lagos ou oceanos, para conchas ou para corais, e ajuda na obtenção de informações sobre eventos climáticos, como do último período interglacial, além de ser utilizada para calibrar datações obtidas pelo método radiocarbônico. Técnicas baseadas no decaimento desses isótopos também podem ser aplicadas na datação de depósitos de carbonato inorgânico, como calcário ou formações de cavernas (estalagmites e estalactites).

Dentre os métodos de datação absoluta, as técnicas radiométricas, exemplificadas acima, são de longe as mais utilizadas. Porém, há também técnicas de datação absoluta não radiométricas, que utilizam, por exemplo, a dendrocronologia, que é o estudo dos anéis de crescimento de troncos de árvores, as análises de "varve", que são bandas de sedimentos formados no fundo de corpos de água bem calma (como lagos glaciais), ou a racemização ou epimerização de aminoácidos, utilizada para a datação de conchas de moluscos ou cascas de ovos de avestruz associados a sítios paleoantropológicos. Transitando entre os métodos absolutos e relativos, a técnica utilizando o paleomagnetismo da Terra também possui uma grande importância entre as técnicas de datação, tendo sido aplicada em importantes sítios arqueológicos, como em Atapuerca, na Espanha, ou em Zhoukoudian, na China.

Mesmo com a descoberta dos métodos de datação absoluta, mais precisos, a estratigrafia ainda permanece sendo fundamental no estudo paleoantropológico, tanto por agregar informações, confirmando e fortalecendo os dados adquiridos através dos métodos numéricos, quanto por, muitas vezes, ser o único método possível de datação em algumas regiões. Apesar de certos métodos serem mais acurados que outros, a combinação de diferentes métodos de datação, como já dito, é crucial para que se consiga diminuir vieses existentes nas técnicas utilizadas, confirmar e comparar os resultados, fazendo com que as conclusões obtidas através deles sejam as mais confiáveis quanto for possível.

5.2 ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DOS AUSTRALOPITECÍNEOS

Os australopitecíneos surgiram há cerca de 4 milhões de anos, e até o momento foram reconhecidas por volta de nove espécies que viveram até 1 milhão de anos atrás. Essas espécies estão incluídas principalmente nos gêneros *Australopithecus* e *Paranthropus*, que ocorreram no leste e no sul do continente africano, e somente uma no gênero *Kenyanthropus*, que ocorreu na região central do continente e cuja classificação ainda é bastante discutida. Muitas outras espécies além dessas, bem como outros gêneros, possivelmente podem ter existido nesse espaço de tempo e devem ainda estar esperando para serem descobertas.

Os motivos pelos quais houve essa diversificação de espécies de hominínios ainda são bastante discutidos, mas o que geralmente se propõe é que uma mudança climática ocorrida durante o final do Mioceno e o início do Plioceno, por volta de 5 milhões de anos atrás, teria causado novas pressões seletivas sobre essas espécies e, conseqüentemente, acarretado no aparecimento e na fixação de certas características, o que causou essas especiações. O surgimento de novas espécies ocorre principalmente por seleção natural, causada por pressões ambientais que levam populações a se adaptarem a mudanças em seu habitat. Duas ou mais populações de uma única espécie podem sofrer essas pressões de formas diversas e, com isso, acarretar em diferenciações que, se significativas, levam a se diferenciarem em espécies distintas.

Antes dessas mudanças ambientais ocorridas no fim do Mioceno, o continente africano apresentava uma densa cobertura florestal, um clima tropical mais estável ao longo do ano e com muitas chuvas. O final desse período trouxe uma maior sazonalidade, com uma maior variação climática durante o ano, além de um clima mais frio e seco, principalmente por volta de 3 milhões de anos atrás, quando a diversificação entre as duas principais linhagens de australopitecíneos ocorreu. Conseqüentemente, a cobertura florestal foi diminuindo, perdendo sua continuidade, dando cada vez mais espaço a florestas mais secas e sazonais e a ambientes mais abertos e savânicos. Diversas espécies de plantas e animais foram extintas nesse processo, dando lugar a novas adaptações e novas formas de explorar os mais recentes ambientes que surgiram. Muitas continuaram a viver em ambientes de floresta mais fechada; outras, como no caso das espécies de hominínios, aproveitaram essas mudanças e passaram a explorar os ambientes de transição ou bordas de florestas e os novos recursos

que surgiram neles. O aparecimento da bipedia, por exemplo, é visto por muitos como sendo uma adaptação ao novo ambiente, que trouxe vantagens na exploração desses novos recursos.

5.2.1 QUEM E COMO ERAM OS AUSTRALOPITECÍNEOS?

De forma geral, as espécies de australopitecíneos são caracterizadas por apresentarem baixa estatura, locomoção claramente bípede, porém sem ter perdido completamente ainda a dependência das árvores, cérebro pequeno se comparado ao gênero *Homo* (ver Tabela 3.1 e Figura 3.9), caninos e diastema menores e molares com esmalte mais espesso do que os dos monos. A arcada dentária, embora não tenha o formato de arco parabólico como no gênero *Homo*, apresenta um formato intermediário entre a parábola do humano moderno e o “U” observado nos monos. Uma característica dentária que se revela marcante nos australopitecíneos é a tendência a apresentarem megadontia dos pré-molares e molares, chegando ao tamanho extremo em algumas espécies (Figura 3.10).

TABELA 3.1 – PESO E ESTATURA ESTIMADA DE ALGUMAS ESPÉCIES DE AUSTRALOPITECÍNEOS

Observe que os australopitecíneos são significativamente menores que os humanos modernos, além de apresentarem grandes diferenças na massa corporal e na estatura entre machos e fêmeas. Os australopitecíneos também apresentam um pequeno volume craniano, não muito maior que o de um chimpanzé (que tem, em média, 395 cm). Alguns estudos, no entanto, apontam que as diferenças entre o macho e a fêmea do *Australopithecus afarensis* é menos acentuada do que apresentado nesta tabela.

	MASSA CORPORAL (kg)		ESTATURA (cm)		CAPACIDADE CRANIANA (cm ³)
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	
<i>Au. afarensis</i>	45	29	151	105	434
<i>Au. africanus</i>	41	30	138	115	452
<i>P. robustus</i>	40	32	132	110	521
<i>P. boisei</i>	49	34	137	124	530
<i>H. sapiens</i>	58	59	175	161	1350

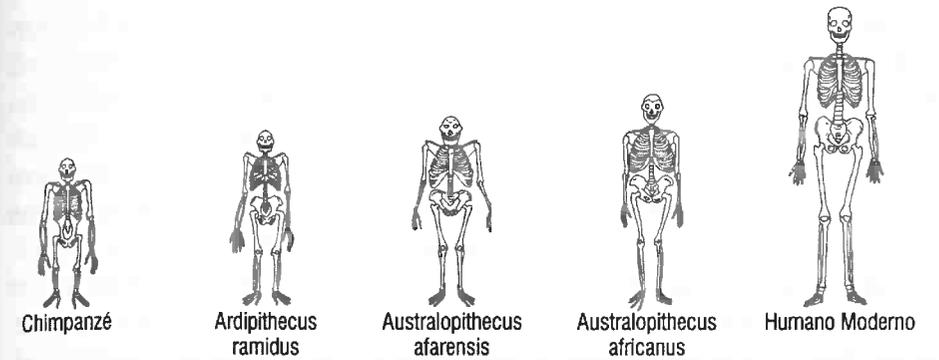


Figura 3.9 - Reconstituições dos esqueletos de alguns dos primeiros bípedes, comparando com o chimpanzé e o humano moderno. Repare que a estatura dos primeiros bípedes não é muito maior que a de um chimpanzé. Ilustração: Ana Carolina Buratto

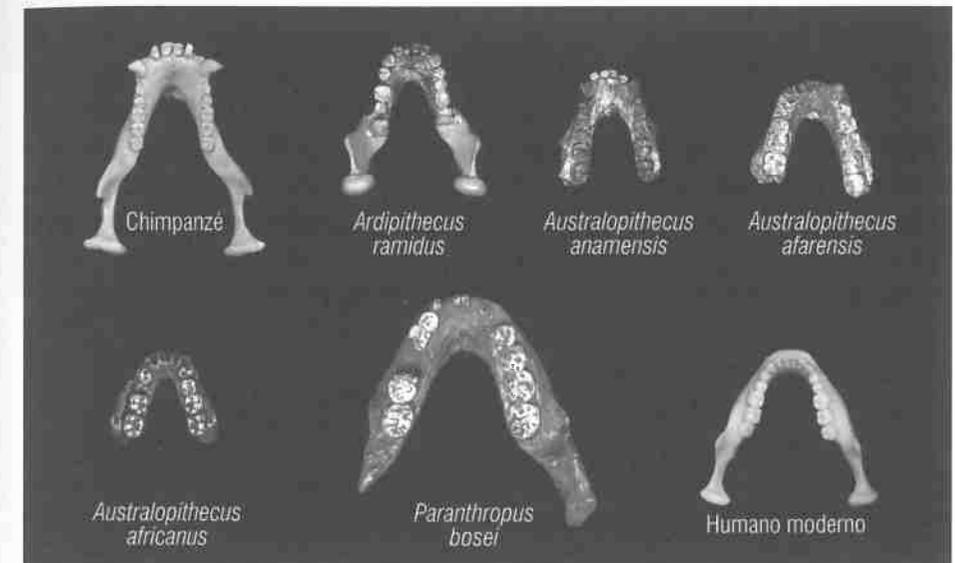


Figura 3.10 - A evolução do aparelho mastigatório dos primeiros bípedes. Observe que, comparados com o chimpanzé, o *Ardipithecus* e os australopitecíneos possuem caninos e o diastema extremamente reduzidos, assim como o humano moderno. Em contrapartida, a arcada dentária é algo intermediário entre o formato de “U” do chimpanzé com o arco parabólico do humano moderno. Além disso, observe que os molares e pré-molares são maiores nos australopitecíneos, tanto comparando com o chimpanzé quanto com o humano moderno, chegando ao maior tamanho no gênero *Paranthropus*. Ilustração: Miguel José Rangel Junior

Os australopitecíneos eram em geral onívoros, mas com uma boa porcentagem de alimentos de origem vegetal em sua dieta. Podiam até já usar ferramentas, assim como os chimpanzés atuais, sendo que existe a suspeita de que talvez tenham sido os primeiros hominínios a fabricar e utilizar ferramentas de pedra lascada. Alguns estudos sugerem que possuíam grande dimorfismo sexual no tamanho (com machos até 50% maiores que as fêmeas), o que leva a pensar que apresentavam um sistema de acasalamento poligínico (um macho para várias fêmeas), assim como os atuais gorilas (ver Quadro 3.2 e Tabela 3.1). Essa é, de fato, uma afirmação polêmica, dado que tradicionalmente considera-se, além do tamanho corporal, o tamanho e afiação dos caninos entre os sexos para inferir um sistema de acasalamento poligínico: nesse tipo de sistema, os caninos dos machos são significativamente maiores do que o das fêmeas, o que não é observado nos australopitecíneos. Alguns estudos consideraram, porém, que os australopitecíneos, na verdade, não apresentam dimorfismo sexual acentuado no tamanho corporal.

As diferenças encontradas na anatomia crânio-dentária separam os australopitecíneos em dois grupos: os gráceis, incluídos nos gêneros *Australopithecus* e *Kenyanthropus*; e os robustos, incluídos no gênero *Paranthropus*. Esses dois grupos serão descritos a seguir, porém, as relações de parentesco entre as espécies ainda é bastante discutida, e até o momento não se chegou a um consenso sobre suas possíveis descendências.

5.2.1.1 OS AUSTRALOPITECÍNEOS GRÁCEIS

Como o nome indica, essas espécies de australopitecíneos possuem uma anatomia crânio-dentária mais delicada, associada a uma dieta mais flexível, menos especializada. Seus caninos e incisivos são relativamente largos, enquanto os molares são bem menores, se comparados com os dos australopitecíneos robustos. As espécies de australopitecíneos gráceis são incluídas nos gêneros *Australopithecus* e *Kenyanthropus*, conforme já mencionado.

AUSTRALOPITHECUS ANAMENSIS (ENTRE 4,2 E 3,8 MILHÕES DE ANOS): essa espécie de australopitecíneo mais antiga e mais primitiva foi primeiramente encontrada em 1994, próximo ao lago Turkana, no Quênia, no leste da África. Dentre os ossos encontrados até o momento estão partes da tíbia (osso da

canela), do úmero (osso proximal do braço) e da mandíbula, além de diversos dentes. Características da tíbia desses indivíduos não deixam dúvidas de que essa espécie já andava sobre duas pernas, apesar de a anatomia dos membros superiores apresentar fortes evidências de que ainda estavam adaptados à vida nas árvores, como braços longos em relação às pernas e mãos fortemente adaptadas para se “agarrar”. Sua mandíbula ainda apresenta um formato de “U” e a presença de diastema, porém já apresentam molares maiores e com engrossamento do esmalte, características típicas de hominínios. O aspecto mais primitivo da anatomia craniana do *Australopithecus anamensis* levou à hipótese de que ele seria um ancestral dos australopitecíneos que aparecem posteriormente no registro fóssil, a partir de 4 milhões de anos. Sendo bastante similar fisicamente ao *Ardipithecus*, também é indicado como sendo seu possível descendente, tratando-se, assim, de um link entre este gênero e os australopitecíneos posteriores.

AUSTRALOPITHECUS AFARENSIS (ENTRE 4 E 2,9 MILHÕES DE ANOS): muitas características dessa espécie são compartilhadas com o *Australopithecus anamensis* – por isso, é geralmente considerada como sendo descendente dessa última. O *Australopithecus afarensis* é a espécie mais estudada dentre os primeiros hominínios, graças à qualidade e à quantidade das descobertas feitas principalmente em regiões da Etiópia e da Tanzânia, no leste da África. Fragmentos de ossos de parte da junção do joelho encontrados nos anos 1970 em Hadar, na Etiópia, apresentaram grande semelhança com o de humanos modernos, o que indicava se tratar de uma espécie já bípede. Posteriormente, a mesma equipe teve a grande sorte de encontrar um esqueleto 40% intacto, algo extremamente raro em se tratando dos primeiros hominínios. Esse indivíduo, identificado como sendo uma jovem do sexo feminino, foi apelidado de Lucy, em homenagem a uma música da banda inglesa The Beatles. A espécie de Lucy tinha uma estatura menor do que a dos humanos modernos – pouco maior que 1 metro –, sua pélvis era curta e larga, o fêmur apresentava uma inclinação em direção ao centro de gravidade e seu pé não possuía polegar opositor, características que indicam bipedia. Entretanto, o seu crânio era bastante parecido com o dos monos atuais, apresentando volume pequeno, por volta de 450 cm, semelhante ao de um chimpanzé, caninos com tamanhos variáveis, mas maiores e mais sexualmente dimórficos do que de australopitecíneos mais recentes, arcada dentária em formato de “U” e face

projetada na parte inferior ao nariz (prognatismo subnasal), além da presença de diastema. A presença de uma crista sagital, que serve como ponto de fixação do músculo temporal, indica uma forte capacidade mastigatória da espécie.

Uma clara evidência de bipedia foi encontrada em Laetoli, na Tanzânia, onde pegadas de três indivíduos que se assemelham muito às de humanos foram preservadas em cinzas vulcânicas, mostrando claramente que há 3,7 milhões de anos já havia uma espécie bípede vivendo na região. A espécie de Lucy foi a única encontrada na região até o momento, o que levou muitos a concluir que seria o *Australopithecus afarensis* o responsável pelas pegadas, se tratando, assim, de uma espécie inquestionavelmente bípede.

Apesar de já ser bípede, o *Australopithecus afarensis* possui diversas características dos membros superiores que indicam que essa espécie ainda passava um bom tempo de sua vida em árvores. Esses membros são maiores que os membros inferiores, semelhante aos chimpanzés. Escalar e se pendurar em galhos teria sido bastante facilitado por seus dedos das mãos e pés curvados, e por certas características da escápula.

Em 2001, uma descoberta surpreendente foi feita na região do Afar, na Etiópia, onde um esqueleto parcial de uma criança dessa espécie foi encontrado, mais completo do que o de Lucy e muito bem preservado, sendo posteriormente conhecido como a “criança de Dikika” (Dik-1-1), em referência ao sítio onde foi exumada. Essa descoberta levou a uma melhor compreensão a respeito do desenvolvimento dessa espécie, que aparentemente era mais lento se comparado com os monos modernos, o que os aproxima dos hominínios mais recentes. O desenvolvimento da espécie humana é mais lento se comparado aos outros grandes primatas, com uma maior duração da infância. Chimpanzés nascem com 90% de seu cérebro já formado, enquanto que humanos nascem com somente 40%. A “criança de Dikika” aparentemente apresentava 75% de seu cérebro já formado na idade de sua morte, que foi estimada em 3 anos a partir de estudos de sua anatomia dentária. Isto implica que seu desenvolvimento cerebral era mais lento que o dos chimpanzés, o que pode indicar maior capacidade de aprendizagem e de comportamentos complexos durante a infância.

Uma questão bastante discutida, por levar a uma divergência de opiniões entre autores, é com relação à existência ou não de um grande dimorfismo sexual em *Au. afarensis*. Os indivíduos que viveram em Hadar e Laetoli apresentam

grande variação no tamanho corporal, que é considerada pela maioria como sendo resultado de um dimorfismo sexual acentuado da espécie, comum em outros grandes primatas como orangotangos e gorilas (ver Tabela 3.1). Porém, alguns sugerem que essa diferença de tamanho seria um indicativo de que os indivíduos considerados como *Au. afarensis* são, na verdade, duas espécies distintas. Os indivíduos de Laetoli tendem a ser maiores, estando associados a um ambiente mais savânico, enquanto que as populações que estavam associadas a áreas florestadas são menores. Pesquisas realizadas pela equipe de Tim White e Donald Johanson demonstram que, na verdade, as formas maiores e menores ocorrem em todos os ambientes, não estando limitadas à savana ou à floresta, além de sua variação no tamanho corporal ser totalmente dentro do observado em espécies que apresentam dimorfismo sexual.

Em vista dessas observações, geralmente é aceito que o *Au. afarensis* era uma espécie com um grande dimorfismo sexual e que, por isso, deveria ser poligâmico, vivendo em grupos com várias fêmeas para poucos machos, como é visto em primatas com essa mesma característica. Porém, para aumentar ainda mais a polêmica, dois estudos conduzidos pelo grupo de pesquisa de Claude Owen Lovejoy, utilizando outro método para estimar o tamanho corporal dos espécimes, consideram que o dimorfismo sexual encontrado no *Au. afarensis* é similar aos humanos modernos, sugerindo um sistema de acasalamento monogâmico.

Enquanto que por muito tempo os fósseis de australopitecíneos foram encontrados no sul e no leste da África, em 1995 uma mandíbula incompleta foi encontrada por Michel Brunet no Chade, na região central da África, sendo a primeira evidência de um hominínio fora do Vale do Rift e da África do Sul. Devido a algumas peculiaridades anatômicas, ela foi designada como uma nova espécie, *Australopithecus bahrelghazali*, datada de 3,5 milhões de anos. Entretanto, ela apresenta muitas semelhanças com o *Au. afarensis*, sendo geralmente considerada como um exemplar dessa espécie adaptada à região central. Por se tratar de somente um fragmento de mandíbula, novos fósseis são necessários para que finalmente seja dado um veredicto.

AUSTRALOPITHECUS AFRICANUS (ENTRE 3,5 E 2 MILHÕES DE ANOS): em 1924, mineradores trabalhando em Taung, na África do Sul, extraíram um bloco de dolomita onde mais tarde o anatomista Raymond Dart, para sua grande

felicidade, percebeu se tratar de um espécime muito importante para a ciência: o primeiro hominídeo encontrado na África, e o mais antigo ancestral humano achado até aquele momento. Posteriormente conhecido como a “criança de Taung” (Figura 3.11), foi identificado como sendo bípede devido à posição do forame magno, e, por isso, classificado no novo gênero *Australopithecus*. Porém, Dart, então professor da Universidade de Witwatersrand, em Johannesburgo, na África do Sul, teve sua descoberta recebida com duras críticas pela comunidade científica. A ausência de partes do pós-crânio que provassem sua bipedia, além da crença generalizada de que o berço da humanidade era a Europa, e não a África, foram os motivos de tamanha resistência em aceitar a “criança de Taung” como um ancestral humano. Achados posteriores dessa espécie, que incluíam ossos muito bem preservados do pós-crânio, além de crânios, provaram que as afirmações de Dart eram verídicas, não havendo mais dúvidas sobre a condição bípede do *Australopithecus africanus* e do fato de os hominídeos terem surgido nesse continente. Outro aspecto da “criança de Taung” que também chamou muita atenção para o exemplar foi que ele possuía as impressões endocranianas e o cérebro fossilizado, o que possibilitou a análise de como seria a superfície cerebral, ou neocórtex, da espécie.



Figura 3.11 - A “criança de Taung”, o primeiro fóssil de australopithecíneo descoberto, em 1924, e o primeiro hominídeo encontrado na África. Note as impressões fossilizadas da camada cortical de seu cérebro. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

O esqueleto do *Au. africanus* é anatomicamente muito parecido com o do *Au. afarensis*, com a diferença de não apresentar curvatura dos dedos das mãos. Entretanto, sua anatomia craniana se mostra mais derivada em relação a essa última espécie. Sua face é menos projetada, seu cérebro é relativamente maior, porém ainda pequeno em relação aos hominídeos mais recentes, a crista sagital e o diastema estão ausentes, os molares e pré-molares são mais largos e os caninos são menores e menos sexualmente dimórficos (Figura 3.12).

Até o momento, nenhum fóssil de australopithecíneo anterior ao *Au. africanus* foi encontrado na África do Sul. E, como essa espécie ocorre somente ali, sua descendência foi provavelmente a partir de uma população originária do leste que migrou para a região. Devido à maior semelhança com o *Au. afarensis*, acredita-se que este tenha sido seu possível ancestral.

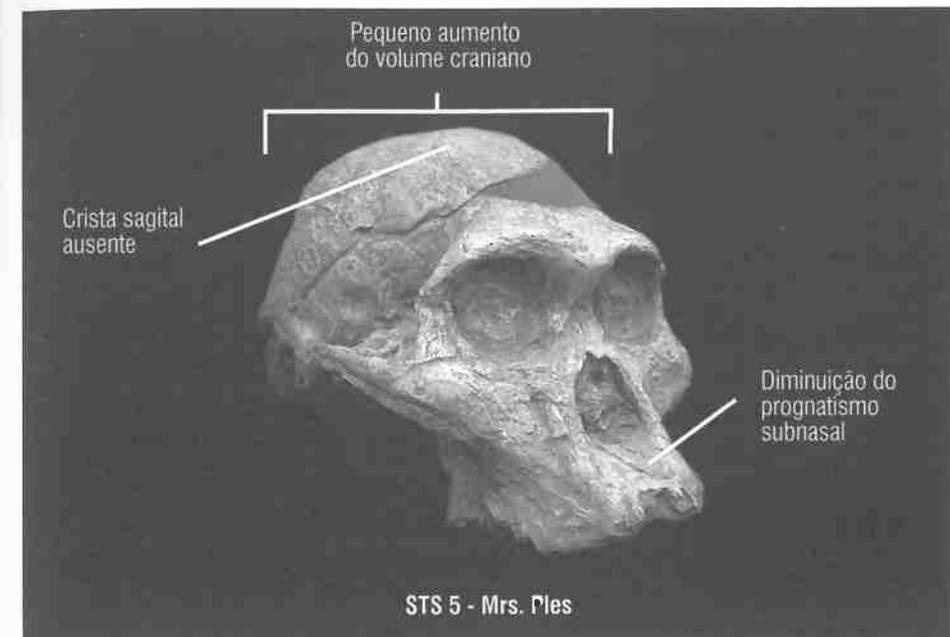


Figura 3.12 - Características cranianas do *Au. africanus*. O crânio mostrado é o STS 5 (conhecido informalmente como “Mrs. Ples”) e é um dos mais completos crânios de australopithecíneo. Observe que existe um leve aumento de volume craniano e que, comparado com o *Au. afarensis*, o *Au. africanus* não possui crista sagital, assim como há uma diminuição do prognatismo subnasal. Embora isso não fique evidente na figura, *Au. africanus* não possui diastema e os caninos são menores quando comparados com *Au. afarensis*. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

KENYANTHROPUS PLATYOPS (3,5 MILHÕES DE ANOS): além dos gêneros classicamente conhecidos de australopitecíneos, a descoberta de um crânio relativamente completo (KNM-WT 40000), mas muito deformado, em Loweki, na região oeste do lago Turkana, sugere a existência de outra linhagem de hominínio, que vivia há 3,5 milhões de anos. Em 2001, a partir desse crânio foi descrito o *Kenyanthropus platyops* ("homem do Quênia de face achatada"). Apesar de não terem sido descobertos partes do esqueleto pós-craniano, a posição do forame magno sugere que era bípede. Tal crânio é muito semelhante ao dos outros australopitecíneos, e seu volume não é diferente do observado em chimpanzés modernos (estimativas variando entre 400 e 560 cm). Deve-se salientar que os dentes molariformes são relativamente menores do que aqueles observados em *Australopithecus anamensis* e *Au. afarensis*, mas compartilha com essas espécies e os australopitecíneos robustos um esmalte dentário espesso.

Na verdade, o que justifica a inclusão desse fóssil em outro gênero é o extremo achatamento da face, o que o aproxima muito do gênero *Homo*. Porém, pelo crânio se encontrar muito deformado, existe debate quanto às características que definem o gênero – certamente é necessária a descoberta de um fóssil em melhor estado.

Caso seja confirmada a validade do *K. platyops*, vale dizer que o crânio desta espécie muito se assemelha ao crânio KNM-ER 1470, classificado frequentemente como *Homo rudolfensis*, que será visto com mais detalhe no capítulo IV. Alguns autores sugerem que esse último hominínio era uma espécie derivada do *K. platyops*, justificando sua inclusão no gênero (a espécie passaria a ser denominada *Kenyanthropus rudolfensis*). *K. platyops* se assemelha ao crânio KNM-ER 1470 por conta de ambos apresentarem a região das bochechas altas e verticalmente orientadas e terem face extremamente achatada na região nasal (Figura 3.13). Ambos também não possuem um sulco entre a região do tórus supraorbital e a testa (Figura 3.13). Além disso, os dois foram encontrados às margens do lago Turkana. Dado que *H. rudolfensis* apresenta já uma tendência em aumentar o tamanho cerebral e do corpo, implica-se, nesse caso, a ocorrência de outra linhagem paralela de hominínio (que começou a divergir 3 milhões de anos atrás), em que também houve uma tendência de aumento no cérebro. Se isso for verdade, três linhagens de australopitecíneos evoluíram no Plioceno, reforçando que

a evolução desse grupo de hominínios não foi linear e progressiva em direção ao homem moderno.

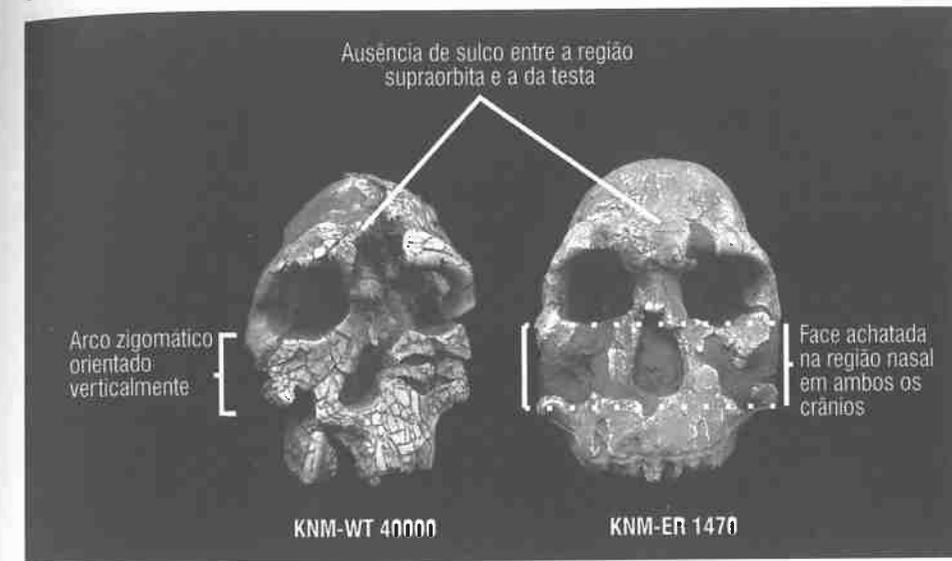


Figura 3.13 - Comparação entre o crânio KNM-WT 40000 (*Kenyanthropus platyops*) e KNM-ER 1470 (*Kenyanthropus rudolfensis*). As características citadas sugerem uma relação de ancestralidade/descendência entre *K. platyops* e o crânio KNM-ER 1470, que pode ser classificado no gênero *Homo* como *H. rudolfensis* ou *H. habilis*. Caso seja confirmada sua relação com o crânio KNM-WT 40000, deve ser incluído no gênero *Kenyanthropus*. Observe que ambos os crânios são extremamente achatados na região da face. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

AUSTRALOPITHECUS GARHI (2,5 MILHÕES DE ANOS): no médio Awash, em Bouri, na Etiópia, foram descobertos restos de um indivíduo que consistiam em partes do crânio, duas mandíbulas, um crânio parcial e fragmentos isolados dos membros e do resto do esqueleto, sendo nomeado em 1999 como *Australopithecus garhi*. Características do crânio o identificaram como um australopitecíneo, com capacidade craniana pequena (volume estimado em 450 cm), prognatismo, grandes caninos e até uma crista sagital. É de certa forma muito primitivo, mesmo quando comparado com outros do gênero *Australopithecus*. Os molares e pré-molares são grandes, característica conhecida como megadontia, também vista nos australopitecíneos robustos. Essa é uma adaptação que inevitavelmente o invalida como um possível ancestral do gênero *Homo*, como alguns autores ainda insistem em afirmar. Outra

sugestão levantada por alguns autores é a de que o *Au. garhi* deveria ser, na verdade, considerado como *Au. afarensis*, devido às diversas semelhanças.

Não somente a idade sugere ser um ancestral direto do gênero *Homo* (visto que ocorreu pouco antes do surgimento do *Homo habilis*), mas também as proporções do esqueleto. Mesmo sendo indubitavelmente um australopitecino de acordo com o crânio, características do esqueleto pós-craniano o aproximam dos humanos arcaicos. Apesar de muitas medidas dos membros superiores serem semelhantes à dos grandes monos e de que ele tinha relativa habilidade em escalar árvores, o fêmur é significativamente mais longo do que o úmero, como observado no gênero *Homo*.

Mais importante no entendimento da evolução dos australopitecinos são os achados arqueológicos próximos às descobertas de *Au. garhi*. Foram encontrados ossos de animais com marcas de corte e percussão, que são sinais inequívocos do uso de ferramentas de pedra para retirar carne e tutano de carcaças, além de terem sido encontradas lascas de pedras. De fato, não se pode afirmar certamente que *Au. garhi* é o autor desse descarnamento, mas nenhum outro hominínio da mesma idade foi encontrado próximo a esses sítios. Existe a possibilidade de tais marcas terem sido feitas pelo *Homo habilis* um pouco mais recente, dado que alguns autores acreditam que o registro fóssil de origem biológica é mais esparso e mais difícil de ser encontrado do que achados arqueológicos de origem não biológica. Mais estudos são necessários, porém, caso confirmada a suspeita, pode-se falar que o *Au. garhi* foi o primeiro hominínio a fazer e utilizar ferramentas de pedra lascada.

AUSTRALOPITHECUS SEDIBA (ENTRE 2 E 1,78 MILHÕES DE ANOS): esqueletos parciais de uma criança e de uma fêmea adulta, encontrados em 2008 na África do Sul, apresentam uma mistura de caracteres de australopitecinos e de *Homo*. Enquanto seus braços relativamente longos, dedos curvos, corpo e cérebro pequenos (420 cm) associam-no aos australopitecinos, sua pélvis, face, tamanho e forma dos molares e caninos os aproximam das que são vistas no gênero *Homo*. Se essas últimas características indicam uma ancestralidade direta com esses hominínios posteriores ou uma aquisição evolutiva independente, ainda não é sabido. Porém, essa espécie é vista como uma boa candidata para o papel de ancestral do gênero *Homo*, pois, dentre os australopitecinos, é a que mais se aproxima desse gênero. As semelhanças do *Au. sediba* com o *Au. africanus* indicam uma provável relação de ancestralidade/descendência entre as duas espécies.

5.2.1.2 OS AUSTRALOPITECÍNEOS ROBUSTOS

As espécies de australopitecinos robustos são as mais derivadas desse grupo, tanto que muitos as consideram como sendo parte de um gênero distinto, o *Paranthropus*. São três espécies conhecidas até o momento, e todas apresentam um aparato mastigatório bastante pronunciado, adaptado a uma dieta especializada em alimentos mais duros, como sementes, tubérculos, raízes e rizomas. Seus molares e pré-molares são enormes, adaptação conhecida como megadontia, sendo a principal característica que os define como grupo. Sua mandíbula também é muito grande, o crânio é adaptado ao forte aparato mastigatório, com crista sagital para acomodar o músculo temporal, necessário na mastigação, o arco zigomático (osso da bochecha) é maior, mais voltado para fora e estendido para trás, a fim de também acomodar o músculo temporal, o que faz com que essas espécies apresentem uma face mais alargada (Figura 3.14). Acredita-se que essas adaptações foram provavelmente selecionadas para uma melhor sobrevivência em períodos de escassez de alimentos, quando nos locais onde viviam somente havia disponível alimentos mais rígidos, difíceis de obter e mastigar. Eles provavelmente obtiveram vantagem sobre outras espécies de hominínios que não possuíam as adaptações necessárias a esse tipo de dieta durante períodos mais secos. Por conta disso, acredita-se que as linhagens robustas foram as primeiras a se aventurarem rotineiramente aos ambientes de savana.

Os australopitecinos robustos extinguiram-se há cerca de 1 milhão de anos, e as causas de sua extinção ainda são controversas. A ideia de que ela se deu devido ao fato de serem muito especializados em sua dieta foi bastante difundida, porém, recentemente, ela tem sido desafiada: estudos com isótopos de carbono² têm mostrado que sua dieta era mais variada do que se pensava. Uma possibilidade é a de que a competição com o gênero *Homo* tenha contribuído para a extinção, mas não existem evidências diretas para tal fato, além daquelas de que os gêneros *Paranthropus* e *Homo* coabitaram nas mesmas regiões no início do Pleistoceno.

2 Analisando a relação entre ¹³C/¹²C no esmalte dentário, é possível inferir se a dieta predominante de qualquer animal era de plantas C₃ (de áreas mais fechadas, como florestas) ou C₄ (de áreas abertas, como savanas). Plantas C₄ são principalmente gramíneas, podendo estar presente no organismo de um animal não somente pela ingestão direta desses vegetais, mas também de animais herbívoros pastadores. A partir desse tipo de estudo, foi possível inferir uma dieta mais diversa e onívora para o gênero *Paranthropus*.

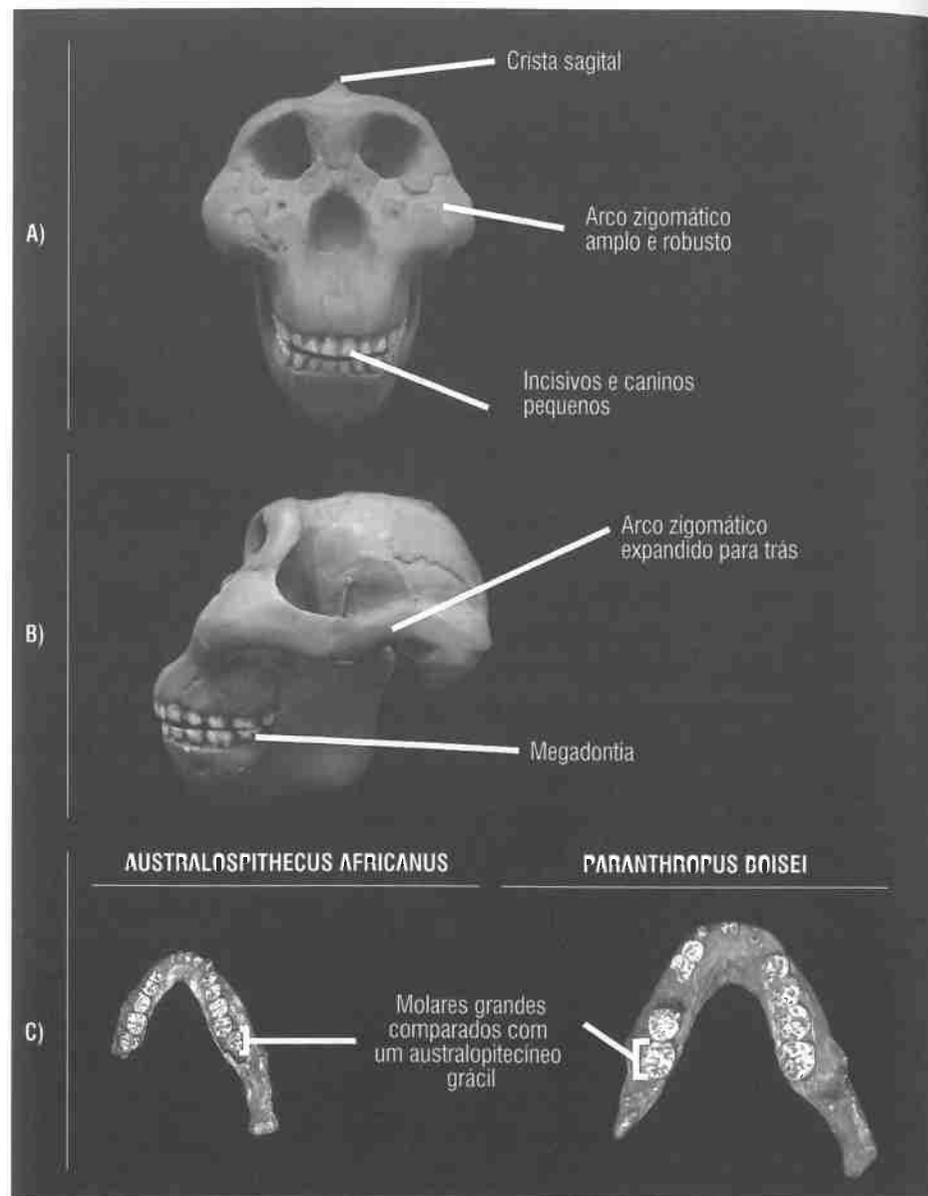


Figura 3.14 - Características do gênero *Paranthropus*: A) Vista frontal de reconstrução do crânio OH-5 (*P. boisei*); B) Vista lateral; C) Vista superior de duas mandíbulas de um australopitecino gracil (*Au. africanus*) e de um robusto (*P. boisei*), evidenciando a megadontia dos molares. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

PARANTHROPUS AETHIOPICUS (ENTRE 2,7 E 2,5 MILHÕES DE ANOS): apesar de ser a mais antiga, foi a última espécie da linhagem a ser descoberta, em 1985. Originária do leste africano, o único crânio existente foi encontrado no Quênia, às margens do lago Turkana. O fóssil é conhecido como “o crânio negro”, KNM-WT 17000 (Figura 3.15), devido à sua peculiar coloração escura. Apresenta características primitivas, semelhantes ao *Au. afarensis*, que as outras espécies de robustos não possuem e que sugerem uma possível relação de ancestralidade/descendência entre essas duas espécies, como uma face mais projetada, cérebro bem pequeno, com 410 cm³, e dentes frontais mais largos.



Figura 3.15 - O “crânio negro” (KNM-WT 17000), do *Paranthropus aethiopicus*, é o único crânio achado da espécie. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

PARANTHROPUS BOISEI (ENTRE 2,3 E 1,2 MILHÕES DE ANOS): é uma espécie bastante robusta desse grupo, considerada como hiper-robusta com relação aos seus dentes e mandíbula. Mas, com relação ao tamanho corporal, era semelhante aos gráteis. O esmalte dos molares é extremamente espesso, e seu crânio é ainda mais especializado para alimentos rígidos, como sementes, tubérculos, raízes e rizomas.

O primeiro espécime foi encontrado em 1959, na Tanzânia, no leste da África, sucedendo o *P. aethiopicus* na região. Era um crânio exumado na Garganta

de Olduvai, chamando a atenção pela extrema robustez da mandíbula. O crânio apelidado de “Zinj”, OH-5 (Figura 3.16), foi classificado como *Zinjanthropus boisei*, mas logo foi incluído no gênero *Paranthropus*. Depois dessa data, outros fósseis foram descobertos às margens do lago Turkana e em outras localidades do leste africano, desde fragmentos de mandíbulas até crânios e partes do esqueleto pós-craniano. A espécie é considerada como descendente do *P. aethiopicus*, tanto pelo período de seu aparecimento no registro fóssil e localização geográfica quanto por diversas características em comum, como o formato em coração do forame magno.



Figura 3.16 - O crânio OH-5, do *Paranthropus boisei*, evidenciando as características mais derivadas dos australopitécneos robustos, como a proeminente crista sagital. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

PARANTHROPUS ROBUSTUS (ENTRE 2 E 1 MILHÕES DE ANOS): descoberto em 1938, na África do Sul, foi o primeiro robusto a ser encontrado. Essa espécie, que só ocorre na África meridional, é semelhante às do leste, porém não tão robusta (Figura 3.17). Devido à sua anatomia crânio-dentária peculiar, Robert Broom, seu descobridor, criou um gênero novo para essa espécie, nomeando-a de *Paranthropus robustus* ao invés de *Australopithecus robustus*. As diferenças com relação aos gráceis fizeram muitos duvidarem de que se tratava de um hominídeo, e não de um mono. Porém, a posição de seu forame magno e a

anatomia do pós-crânio de inúmeros fósseis encontrados não deixam dúvidas de que se trata de uma espécie bípede e, portanto, de um hominídeo.

Por não compartilhar certas características com os robustos do leste, como o forame magno em formato de coração, alguns acreditam que essa espécie não possui relação de parentesco com *P. aethiopicus* e *P. boisei*. Sendo assim, a aquisição da anatomia crânio-dentária robusta teria se dado devido à adaptação a um tipo similar de dieta baseada em alimentos mais rígidos e difíceis de mastigar. A aquisição independente de caracteres semelhantes em espécies não relacionadas é muito comum na natureza, sendo chamada de evolução paralela convergente. Ela é consequência da adaptação a uma pressão seletiva similar nas duas espécies, podendo ser vista, por exemplo, nas asas de morcegos e aves, grupos não relacionados de vertebrados adaptados ao voo.



Figura 3.17 - Réplica do crânio de uma fêmea de *Paranthropus robustus*. Provavelmente, as fêmeas de australopitécneos eram significativamente menores e menos robustas que os machos. **Ilustração:** Miguel José Rangel Junior

As diversas semelhanças anatômicas do *P. robustus* com o *Au. africanus*, além da sucessão temporal e distribuição geográfica semelhantes, induzem muitos a acreditar na existência de uma relação de ancestralidade entre as duas espécies. Entretanto, a maioria dos autores acredita que *P. robustus* é uma espécie derivada do *P. aethiopicus* pelo compartilhamento da megadontia.

6. ENTENDENDO A DIVERSIDADE, COABITAÇÃO E EVOLUÇÃO DOS PRIMEIROS BÍPEDES

Vimos que atualmente são conhecidas muitas espécies dos primeiros representantes da linhagem hominínia. Isso se contrapõe àquela imagem da evolução humana como uma escala, em que um primata semelhante a um chimpanzé se transforma em um humano, gradativamente. Ao contrário disso, a rica diversidade dos hominínios fósseis mostra que a evolução dessa linhagem não foi de forma alguma linear e progressiva em direção aos humanos modernos.

Enquanto que no Mioceno os grandes monos tiveram seu apogeu, no Plioceno foram os australopitecíneos que prosperaram. Pelo menos duas radiações adaptativas ocorreram durante o Plioceno e o Pleistoceno, chegando, em alguns momentos, a ter até três espécies de hominínios convivendo não só temporalmente, mas espacialmente (Figura 3.18). Talvez, uma das razões dessa diversidade de espécies de australopitecíneos seja a convivência entre espécies filogeneticamente muito próximas em um mesmo habitat. Não é absurdo pensar que a diferenciação entre uma linhagem “grácil” e outra “robusta” tenha como base a diferenciação ecológica de duas espécies próximas evolutivamente. Espécies que coabitaram eram significativamente diferentes morfológicamente entre si, como era o caso de *Paranthropus robustus* e *Australopithecus africanus*, na África do Sul, e de *Paranthropus boisei* e *Homo habilis*, no leste da África.

As relações evolutivas entre os primeiros bípedes são difíceis de estabelecer, e a dificuldade neste caso deriva da própria diversidade de espécies, além da existência de poucos fósseis conhecidos para cada uma delas, fazendo com que não se conheça o suficiente sobre elas. A simples descoberta de um novo fóssil pode mudar completamente uma filogenia proposta. Além disso, a validade taxonômica de alguns fósseis já conhecidos também é contestada (como, por exemplo, *Au. bahreggazali* e *K. platyops*). Outra dificuldade para o entendimento das relações filogenéticas entre os australopitecíneos é a possibilidade de eles estarem sendo agrupados por meio de homoplasias: os poucos fósseis disponíveis muitas vezes possibilitam a comparação entre duas espécies apenas por meio de um caráter morfológico, o que não permite diferenciar claramente se uma característica compartilhada (como tamanho dos dentes) entre dois fósseis está presente por ser oriunda do ancestral comum ou se surgiu de forma independente entre eles (ver Quadro 2.1, no capítulo II).

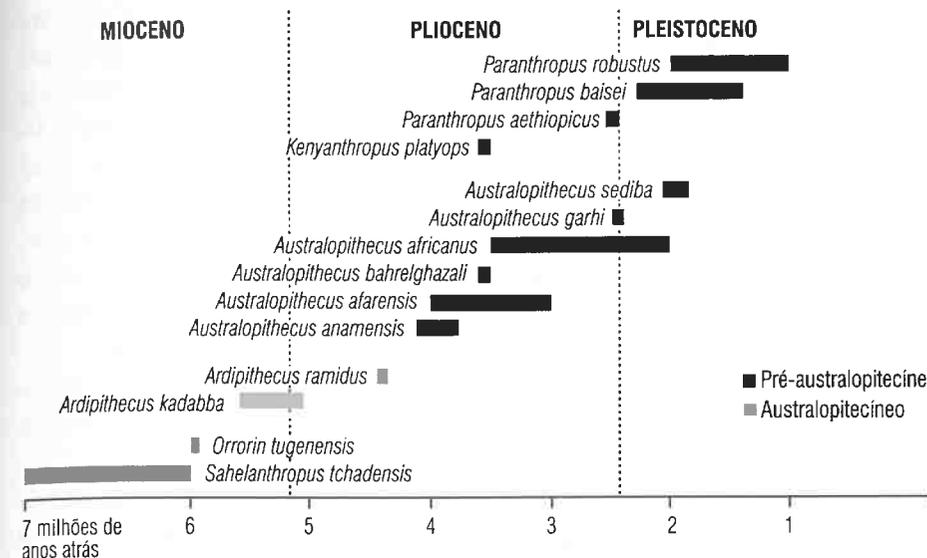


Figura 3.18 - Diversidade dos primeiros bípedes. Os primeiros bípedes viveram desde o Mioceno Superior até o Pleistoceno Médio. São conhecidas quatro espécies de pré-australopitecíneos e nove de australopitecíneos (são 10, se contar o *Au. bahrelghazali*). Ao contrário do que se acreditava por muitos anos, a diversificação dessas espécies não seguiu um percurso linear, sendo complexa, com várias radiações e espécies convivendo espacialmente e temporalmente. Algumas espécies, como o *Paranthropus boisei*, viveram junto dos primeiros representantes do gênero *Homo*. Ilustração: Miguel José Rangel Junior

A seguir, discutiremos essas relações entre os fósseis de pré-australopitecíneos e de australopitecíneos, mostrando como o surgimento da linhagem humana foi muito mais complexo do que se imaginava. Porém, deve-se salientar que isso nada mais é do que uma tentativa e representa apenas uma das inúmeras hipóteses sobre a evolução dos primeiros hominínios. Tais relações evolutivas estão simplificadas na Figura 3.19.

Olharemos primeiramente para os pré-australopitecíneos. Ainda não se conhece qual seria o ancestral do primeiro hominínio. E *Sahelanthropus tchadensis*, que é geralmente considerado o fóssil mais antigo, pode não ser, segundo alguns autores, um ancestral da linhagem humana, mas, sim, dos grandes monos. Por ora, aceitaremos que ele se trata de um hominínio, dado as suspeitas de que era bípede. Visto que os poucos fósseis de pré-australopitecíneos foram descobertos e “organizados” temporalmente (pelo menos

de acordo com as datações usadas até agora), cada uma das espécies pode ser tratada como ancestral uma das outras, embora isso possa mudar a qualquer momento com a descoberta de novos fósseis. Sendo assim, *S. tchadensis* inicia a linhagem hominínia, seguido por *Orrorin tugenensis*, por *Ardipithecus kadabba* e, por fim, *Ardipithecus ramidus*. Este, embora seja considerado um bípede, possui uma morfologia dentária muito diferente de seu provável sucessor, *Australopithecus anamensis*. Ademais, viveu apenas 200 mil anos antes dele, o que exige uma mudança abrupta na morfologia dentária. Por ora, enquanto novas descobertas não são feitas, considera-se *Ardipithecus ramidus* como o último pré-australopithecíneo e ancestral direto dos australopithecíneos.

Largamente considerado como o mais antigo australopithecíneo, *Australopithecus anamensis* é, para a maioria dos autores, o ancestral do *Au. afarensis*, apesar de existir a possibilidade de ser uma forma primitiva desta última espécie. Por sua vez, *Au. afarensis*, o mais bem estudado australopithecíneo, pode ser o ponto de partida da radiação dos australopithecíneos no Plioceno. Outros autores argumentam que essa radiação se iniciou com *Au. anamensis*.

Dado a faixa cronológica de ocorrência, *Kenyanthropus platyops* pode ter evoluído diretamente de *Au. anamensis*, embora as duas espécies difiram significativamente na morfologia dentária (até então, a única forma de se comparar as duas espécies, que são representadas apenas por fragmentos de dentes e maxilas no caso de *Au. anamensis*, e por um crânio extremamente deformado, no caso de *K. platyops*). Segundo alguns autores, existe a possibilidade de *K. platyops* ser um ancestral da linhagem dos australopithecíneos robustos (gênero *Paranthropus*). Para complicar mais ainda, *K. platyops* poderia também ser ancestral do famoso crânio KNM-ER 1470, classificado por uns como *Homo habilis* e por outros, como *H. rudolfensis*. Caso seja confirmada tal relação de ancestralidade/descendência, o espécime poderá ser classificado como *K. rudolfensis*, o que tornaria a radiação adaptativa dos hominínios do Plioceno mais complexa do que se imaginava, com duas linhagens com tendência para aumento de cérebro.

Além de *K. platyops* e *Au. afarensis*, *Au. anamensis* pode também ser ancestral de *Au. bahreghazali*, apesar de que esta última espécie, para alguns autores, nada mais é do que um representante do *Au. afarensis* na região central da África que migrou do leste, onde a maior parte dos fósseis dessa última espécie foram encontrados.

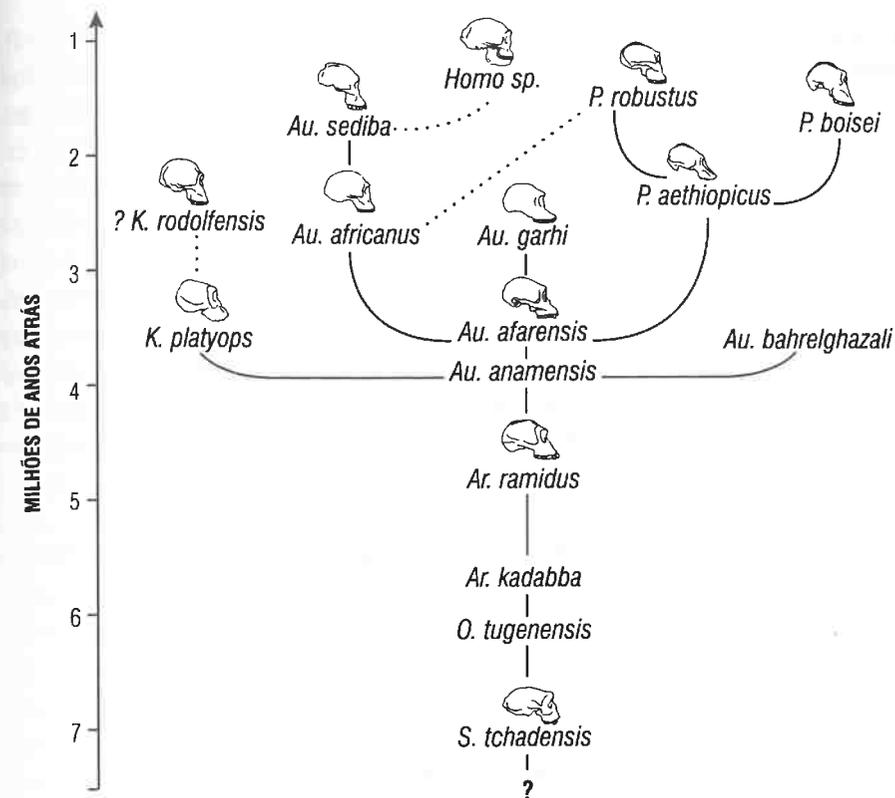


Figura 3.19 - Relações evolutivas entre os primeiros bípedes. Linhas contínuas representam as hipóteses menos controversas; linhas descontinuas representam hipóteses mais controversas; interrogação (?) representa espécies com validade taxonômica duvidosa ou desconhecimento da origem da linhagem. A origem dos australopithecíneos robustos (*Paranthropus*) já foi tema de debate por conta de uma suposta semelhança dessa linhagem com *Australopithecus africanus*. Esse poderia ser considerado um ancestral das duas espécies *P. boisei* e *P. robustus*, ou somente de *P. robustus*. *Au. bahreghazali* pode ser apenas um espécime de *Au. afarensis* que viveu na região central da África. *K. platyops* também é uma incógnita, visto o elevado grau de deformação do crânio encontrado, mas seus descobridores argumentam ser um novo gênero, podendo ser uma linhagem independente dos outros hominínios.

Ilustração: Miguel José Rangel Junior

Como já dito anteriormente, *Au. afarensis* é largamente aceito como o ponto de partida da radiação dos hominínios do Plioceno. Embora tenha sido contemporâneo de *Au. africanus*, que ocorreu no sul da África, pode ter sido seu ancestral. O *Au. africanus* por muito tempo foi considerado próximo à linhagem

dos australopitecíneos robustos, seja como ancestral de *Paranthropus boisei* e *P. robustus* (antes da descoberta de *P. aethiopicus*) ou seja apenas como ancestral de *P. robustus*, dado que ambos viveram no sul da África e compartilham características em comum. Se descartada a possibilidade de *Au. africanus* ser ancestral da linhagem do gênero *Paranthropus*, o melhor candidato à ancestral desse gênero é *Au. afarensis*, que teria dado origem ao *P. aethiopicus*. Características da mandíbula e dos dentes corroboram a hipótese de *P. aethiopicus* ser uma forma primitiva de australopitecíneo robusto. Para o leste africano, muitos consideram que *P. aethiopicus* foi ancestral de *P. boisei*. As relações evolutivas entre os australopitecíneos robustos ainda suscita debates, e, dependendo do arranjo de ancestralidade e descendência criado, o gênero não pode ser considerado válido na sistemática atual. Três possíveis filogenias dessa linhagem são esquematizadas na Figura 3.20.

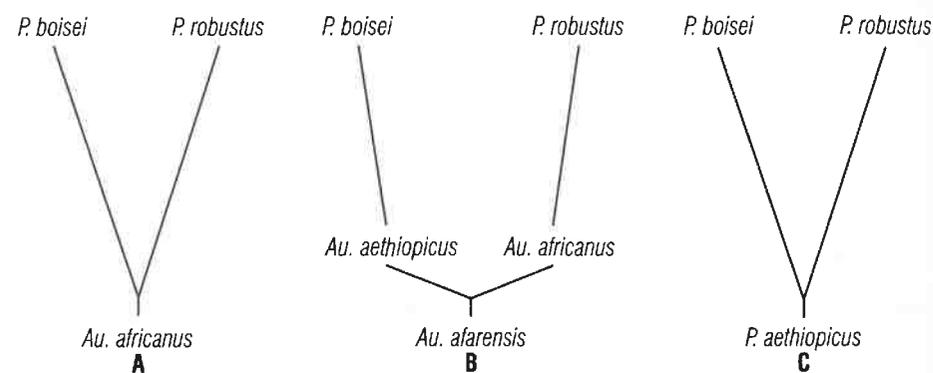


Figura 3.20 - Relações evolutivas dos australopitecíneos robustos: a) *Australopithecus africanus* como ancestral comum para *P. boisei* e *P. robustus*; b) *Au. africanus* como ancestral de *P. robustus*, e *P. aethiopicus* como ancestral de *P. boisei*; c) *Paranthropus aethiopicus* como ancestral de *P. boisei* e *P. robustus*. Note que admitindo *Au. africanus* como ancestral exclusivo de *P. robustus*, o gênero *Paranthropus* passa a não ser mais um grupo monofilético.

Ilustração: Miguel José Rangel Junior

Algumas características morfológicas de *Au. africanus* o aproximam significativamente da linhagem que deu origem ao gênero *Homo*. O recentemente descoberto *Au. sediba*, visto suas características dentárias e do aparelho locomotor, além do período de ocorrência, é tido como o provável ancestral do gênero *Homo*, sendo que alguns autores argumentam que pode ser ancestral direto do

H. erectus. Levando em conta a ordem cronológica e a distribuição geográfica (ambos foram encontrados na África do Sul), *Au. africanus* seria, então, o ancestral do *Au. sediba*.³

Após toda essa análise das duas grandes linhagens derivadas de *Au. afarensis*, uma que levou ao *Paranthropus* e outra que levou ao *Homo*, resta mais uma espécie a ser considerada: *Au. garhi*. Esse possui uma caixa craniana parecida com a do *Au. afarensis*, mas é megadôntico, tal como o gênero *Paranthropus*. Apesar de já ter sido considerado um candidato a ancestral do gênero *Homo*, já que alguns autores suspeitaram de que foi o primeiro a fazer e usar ferramentas de pedra, hoje é considerado como uma radiação de australopitecíneo que não tem nenhuma relação com a linhagem que levou aos humanos modernos.

Podem parecer desanimador tentar entender a evolução desses hominínios antigos, dada tantas incertezas. Muitas vezes, o descobrimento de novos fósseis, em vez de preencher as lacunas do tão parco e descontínuo registro fóssil, torna o cenário mais complexo ainda. Entretanto, mesmo após tais dificuldades, podemos traçar alguns grandes padrões na evolução hominínia. A partir desses bípedes com extrema destreza nas árvores, e que podiam ter uma forma de locomoção muito diferente do que se observa em qualquer espécie vivente, surgiram duas grandes irradiações adaptativas: uma de hominínios que experimentaram um radical aumento no aparato mastigatório, com grandes pré-molares e molares (megadontia), sendo indubitavelmente "robustos", mas que se extinguíram sem deixar descendentes; e outra de hominínios que experimentaram uma progressiva diminuição do aparato mastigatório e sensível aumento do volume craniano, sendo os primeiros a usarem ferramentas de pedra lascada e os prováveis ancestrais dos humanos modernos. Como já citado, é possível que tenha existido duas linhagens com esse aumento cerebral se for considerado o *K. platyops*.

Em resumo, embora toda essa "rede" de relações evolutivas seja um pouco complexa, a descoberta desses fósseis possibilitou a compreensão de que a partir de primatas bípedes de hábitos semiarborícolas e cérebro pequeno, por razões largamente discutidas no capítulo, surgiram primatas bípedes com hábitos estritamente terrestres e cérebro grande.

³ Dada a faixa cronológica de ocorrência do *Au. sediba*, ele pode ter ocorrido depois do surgimento do *Homo habilis*, caso alguns fósseis desse último, datados em mais de 2 milhões de anos, sejam considerados. Sendo assim, é possível que *Au. sediba* seja, na verdade, um *Homo habilis*.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Acabamos de revisar o que seria a primeira parte da história evolutiva humana. Embora se tenha uma parcela substancial de conhecimento sobre essa época longínqua, ainda restam muitas dúvidas. Apesar de algumas perguntas terem sido respondidas, como se o que veio primeiro foi o andar sobre duas pernas ou o cérebro grande e se viviam em florestas ou savanas, outras permanecem sem respostas.

Que perguntas ainda restam a ser respondidas, então? Talvez uma das mais intrigantes questões sobre a origem dos hominínios é como e qual era o ancestral entre eles e os chimpanzés atuais. É provável que esse ancestral não fosse um animal nodopedálico como um chimpanzé, e, neste caso, fica difícil definir a linhagem humana a partir de sua forma de andar bípede. Junto com essa pergunta vem outra: Por que se tornar bípede? Mais especificamente para os primeiros hominínios, por que se tornar bípede com hábitos semiarborícolas? Confrontando a visão tradicional de que os ancestrais humanos saíram das árvores e passaram a andar sobre duas pernas, o que se pensa atualmente é que eles não precisaram descer das árvores para mudar a forma de andar. Outra pergunta diz respeito à diversidade desses hominínios antigos: Quantas espécies existiram? Será que a diversidade era maior ou menor do que conhecemos? Será que as inúmeras espécies descritas não representam, muitas vezes, variações entre populações de uma mesma espécie? Entender isso é crucial para a construção de filogenias e de como surgiu o gênero mais recente de hominínios, do qual fazemos parte, o gênero *Homo*.

Mais complexo do que saber qual foi a espécie que originou o *Homo*, é saber como e por que, a partir desses hominínios de corpo e cérebro pequeno, andar bípede mas não completamente independente das árvores, e crescimento e maturação rápidas, surgiram hominínios de porte e cérebro maiores, bípedes estritamente terrestres com pouca ou nenhuma habilidade nas árvores e crescimento e desenvolvimento lentos. É exatamente da origem e diversificação desses hominínios que irá tratar o próximo capítulo.

QUADRO 3.4 – O QUE HÁ DE NOVO NO FRONT?

1. O *Orrorin*, o último ancestral comum entre humanos e chimpanzés

Vimos neste capítulo que o segundo fóssil mais antigo de um possível ancestral humano, o *Orrorin tugenensis*, possui partes somente do pós-crânio que demonstram a possibilidade de ser uma espécie bípede e, portanto, um hominíno. Porém, como já discutido no capítulo, semelhanças com os grandes monos, além da existência de dúvidas quanto à sua bipedia, são grandes entraves para que se consiga chegar a um acordo sobre sua posição taxonômica. Sérgio Almécija e colaboradores, em um estudo coordenado por William Jungers, publicaram na revista "Nature", em 2013, que análises morfométricas geométricas tridimensionais recentes, feitas num fêmur, BAR 1002'00, indicaram que o *Orrorin tugenensis* é morfologicamente intermediário entre os monos do Mioceno e os australopitecíneos. Semelhanças na anatomia externa da parte proximal do fêmur mostram um mosaico de caracteres vistos nos dois grupos citados, como a presença de um terceiro trocanter, presente nos monos do Mioceno, e de um colo da cabeça do fêmur mais longo, característico dos hominínios. Há sinais mais claros de que essa espécie era um bípede incipiente, confirmando que pode ser um de nossos ancestrais mais antigos. Uma das conclusões mais importantes desse trabalho é a de que o último ancestral comum com os chimpanzés estaria longe de ser intermediário entre monos modernos e humanos, ideia que muitos ainda possuem em suas mentes. Ele seria, na verdade, uma espécie que estaria mais próxima anatomicamente dos monos já extintos do Mioceno, antes da separação entre as linhagens dos hominínios e dos monos modernos, que seguiram caminhos diferentes, acumulando características derivadas exclusivas. Sendo assim, a ideia de que a nodopedalia seria uma característica ancestral entre os monos pode ser equivocada: o ancestral comum destes e dos hominínios podia ser um quadrúpede não especializado em sua locomoção.

2. A evolução da dieta dos australopitecíneos

Estudos sobre a dieta dos hominínios fósseis são especialmente importantes para a compreensão de nossa história evolutiva, por iluminar as radiações adaptativas dos australopitecíneos. Uma das formas de se estudar isso é analisar a relação entre a quantidade de ^{12}C e ^{13}C . Traços desses isótopos são

preservados no esmalte dentário e podem indicar dietas direcionadas a plantas com fotossíntese C_3 (árvores, arbustos e diversas herbáceas), pobres em ^{13}C , ou a plantas C_4 (gramíneas e ciperáceas) ou CAM (plantas suculentas), ricas em ^{13}C . Matt Sponheimer e colaboradores compilaram os mais recentes achados sobre esse tipo de estudo e publicaram em 2013 na revista "Science". Esses trabalhos mostraram que: valores baixos de ^{13}C foram constatados para *Ar. ramidus* e *Au. anamensis*, sugerindo que se alimentavam de frutos e folhas de árvores e arbustos, semelhantes aos chimpanzés; valores intermediários foram encontrados para *Au. afarensis*, para *K. platyops* e para as espécies do sul africano, incluindo os primeiros *Homo*, mostrando que suas dietas eram diversas, ingerindo tanto alimentos oriundos de árvores e arbustos quanto de gramíneas; e valores altos foram encontrados para *P. boisei*, diferente do observado para *P. robustus*. Essa variação também segue um padrão cronológico (os valores de ^{13}C tendem a aumentar em tempos mais recentes), o que sugere mudanças no ambiente ao longo do tempo (espécies florestais ingerem maiores quantidades de plantas C_3 do que aquelas que vivem em savanas). Entretanto, elas não podem ser resumidas a isso, dado que espécies que viviam em ambientes semelhantes como *Au. anamensis* e *Au. afarensis* apresentavam dietas diferentes. O *P. boisei* possui extrema robustez na mandíbula e dentes – com isso, a conclusão surpreendente é que existe correlação entre os valores de ^{13}C , a robustez da mandíbula e a área dos dentes pós-caninos, indicando que o consumo de gramíneas, ciperáceas e plantas suculentas foi um dos principais motivos que impulsionou a radiação adaptativa de espécies robustas.

3. Locomoção no *Au. sediba*: patologia ou adaptação?

Apresentamos aqui duas formas de locomoção exercida por grandes primatas e hominínios: a nodopedalia e a bipedia, respectivamente. Entretanto, teria a forma de locomoção bípede sido exercida de maneira semelhante por todas as espécies de hominínios? Jeremy M. de Silva e colaboradores publicaram em 2013 na revista "Science" uma descrição da anatomia do membro inferior de um indivíduo de *Au. sediba*, sugerindo que a bipedia vista entre os australopitecíneos pode ter tido diversas formas durante o Plioceno-Pleistoceno, e não somente uma. O grupo de pesquisa chegou à conclusão que o indivíduo em questão apresentava marcha com pisada pronada (hiperpronação), com o calcanhar se

inclinando para dentro. Tal forma de marcha não é observada em nenhum outro australopitecíneo. A hiperpronação é vista em humanos modernos, porém é tratada como uma patologia. Observam-se alterações nos ossos do pé, do membro inferior e da última vértebra lombar. Entretanto, não é possível concluir se essas alterações são consequência ou causa da hiperpronação. Os autores em questão argumentam que no *Au. sediba* a hiperpronação pode não ser uma patologia, mas uma forma adaptativa de se locomover tentando conciliar um modo de vida arborícola com andar bípede, permitindo total extensão dos joelhos ao andar na terra, mas considerável mobilidade nos pés para subir em árvores. Se for confirmado que o *Au. sediba* realmente apresentava um tipo de locomoção bípede diferente do visto nos australopitecíneos e nos primeiros *Homo*, concluir-se surpreendentemente que havia inúmeras formas de bipedia, mas sua posição como provável ancestral do nosso gênero pode ser comprometida.

SUGESTÕES PARA LEITURA:

Plavcan, J.M., 2013. Reconstructing Social Behavior from Fossil Evidence. Em: Begun, D.R. (Ed.), A Companion to Paleoanthropology. Wiley-Blackwell, Oxford (Reino Unido), pp. 226-244.

Reed, K.E., Fleagle, J.G., Leakey, R.E., 2013. The Paleobiology of *Australopithecus*. Springer. Nova York (EUA).

Thorpe, S.K.S., Holder, R.L., Crompton, R.H., 2007. Origin of Human Bipedalism as an Adaptation for Locomotion on flexible Branches. *Science*. 316, 1328-1331.

White, T.D., Aasfaw, B., Beyene, Y. Haile, Selassie, Y., Lovejoy, C.O.; Suwa, G., Woldegabriel, G., 2010. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. *Science*. 326, 64-86.

Wood, B., Harrison, T., 2011. The evolutionary context of the first hominins. *Nature*. 470, 347-352.