

GENÉTICA QUANTITATIVA EVOLUTIVA E O TAMANHO DO CÉREBRO EM *Homo floresiensis*

JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ-FILHO*

ABSTRACT:

In 2004, a new species of the genus *Homo* (*H. floresiensis*) from Late Pleistocene of Indonesia (Flores Island) was described based on parts of an adult female skeleton about 1 meter tall and brain size about 400 cm³. The new species was interpreted as a case on miniaturization of body and brain sizes due to occupation of an island habitat (the "island rule"). Although there is some discussion about the identification of the material (some argue that it belongs to a microcephalus *H. sapiens*), some recent studies on brain anatomy validated the material as a real new species. In this paper we applied quantitative evolutionary genetic models to evaluate reduction in brain size of *H. floresiensis* from an ancestor *H. erectus* population under island rule, assuming various times for divergence between these species. Under the most conservative scenario (about 100,000 years of divergence, or 10,000 generations), brain size evolved at 9.16 darwins, with an intensity of selection equivalent to 0.096% of selective mortality. Evolutionary rates similar to those calculated for phenotypic evolution in post-Pleistocene mammals were observed when assuming divergence times about 250.000 years. Thus, brain size reduction in *H. floresiensis* under island rule would be plausible, even in a very conservative scenario of recent divergence between the species and its ancestor.

Palavras-chave:

Homo floresiensis, tamanho cerebral, taxas de evolução, genética evolutiva, seleção natural, regra das ilhas.

* Departamento de Biologia Geral, ICB, Universidade Federal de Goiás, Cx.P. 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil. Bolsista de Produtividade 1A do CNPq. Email: diniz@icb.ufg.br

INTRODUÇÃO

No final do ano de 2004, foi anunciada a descoberta de uma nova espécie de hominíneo com base em partes de um esqueleto adulto (e material lítico associado a este) encontrados na ilha de Flores, na Indonésia (Brown et al. 2004; Morwood et al., 2004). Essa nova espécie foi denominada *Homo floresiensis* e, em alusão aos personagens do romance de J. R. R. Tolkien (“O Senhor dos Aneis”), seus indivíduos foram apelidados de “hobbits” por causa do pequeno tamanho corpóreo (ver abaixo). Além da polêmica usualmente associada a qualquer descrição de uma nova espécie de hominíneo, as descobertas em Flores têm sido intensamente discutidas por duas razões básicas.

Em primeiro lugar, a nova espécie é bastante recente e as várias técnicas de datação sugerem que os achados possuem entre 70.000 e 18.000 anos, ou até menos (Morwood et al., 2004), de modo que ela teria sido contemporânea de *Homo sapiens* na região. Como alguns cientistas colocam que formas de *Homo erectus* em Java poderiam ter sobrevivido até 25.000 anos atrás, então isso sugere que seria possível encontrar, até cerca de 30.000 anos atrás, 4 espécies diferentes de *Homo* no Planeta (incluindo *H. sapiens* e *H. neanderthalensis*). Alguns acham que essa coexistência entre *H. sapiens* e *H. floresiensis* na Indonésia poderia ter dado origem às lendas sobre pequenos homens vivendo nas florestas da Ásia (Wong, 2005).

O ponto mais importante, entretanto, é que *Homo floresiensis* foi descrito com base em um indivíduo (o holótipo LB1) adulto do sexo feminino, mas com apenas 1 metro de altura e capacidade craniana de cerca de 400 cm³, características semelhantes aos mais antigos australopitecíneos. Na descrição original, Brown et al. (2004) propõem que a nova espécie estaria relacionada a *Homo erectus* (“sensu lato”), e que seria um caso de “miniaturização” em uma espécie de hominíneo, processo este usualmente associado à vida em ambientes insulares. Entretanto, vários autores rapidamente propuseram que LB1 seria apenas um indivíduo anormal, com microcefalia (ver Jacob et al. 2006; Martin et al., 2006; Niven 2006), embora a descoberta de outros esqueletos, com idades (geológicas) variáveis, minimize essa possibilidade (ver Morwood et al., 2005). Outros autores defenderam mais recentemente a validade da nova espécie, com base em diversas análises comparativas (Argue et al. 2006; Falk et al., 2007) e reafirmaram sua relação com espécies mais antigas de hominíneos.

A despeito da polêmica instalada ao redor da validade taxonômica de *H. floresiensis*, é preciso ressaltar que o processo de redução de tamanho do corpo e do cérebro que presumivelmente ocorreu nessa espécie é também conhecido em outras espécies de mamíferos insulares, o que torna *H. floresiensis* importante para demonstrar princípios gerais de Ecologia e Biologia Evolutiva. Na verdade, no mesmo sítio foram encontrados restos de uma espécie de *Stegodon*, um pequeno proboscídeo (parente do elefante) que teria sofrido o mesmo processo de miniaturização. Assim, é interessante analisar os processos de evolução envolvidos na redução de tamanho corporal e cerebral de *H. floresiensis* mais especificamente nesse contexto ecológico, avaliando sua plausibilidade (ver Niven, 2006).

A “REGRA DAS ILHAS”

A evolução do tamanho corpóreo (e características a ele associadas, como o tamanho do cérebro) em ambientes insulares tem sido um dos padrões ecogeográficos mais estudados recentemente, e chamado de “regra das ilhas” por alguns autores (*island rule*) (Lomolino et al., 2006). Apesar de alguma polêmica em torno de sua generalidade e dos processos ecológicos e evolutivos envolvidos nessas mudanças, esse padrão tem sido observado em diversas espécies de mamíferos e de outros organismos (Palcovacs, 2003; Meiri et al., 2006; Raia & Meiri, 2006).

De modo geral, processos de interação ecológica entre espécies (competição e predação) e escassez de recursos têm sido invocados como os principais fatores que desencadeiam a ação da seleção natural atuando no sentido de aumentar ou diminuir o tamanho corpóreo das espécies que passam a manter populações em ilhas, quando comparadas às espécies ancestrais. Alguns modelos iniciais sugeriam que a direção da mudança evolutiva (aumento ou diminuição do tamanho) seria função da existência de um tamanho “ótimo” do corpo geral para mamíferos (em torno de 100 g), de modo que a mudança no ambiente de continental para insular alteraria a estrutura das pressões seletivas atuando nas populações, fazendo com que espécies de grande porte evoluíssem para reduzir seu tamanho, ao passo que espécies de pequeno porte tenderiam a aumentar de tamanho (ver Brown, 1995). Por exemplo, na Ilha de Flores o *Stegodon* (um parente do elefante) diminuiu de tama-

nho em relação ao ancestral continental, enquanto que um roedor do gênero *Papagomys* aumentou de tamanho em relação ao ancestral (ver Wong, 2005).

Palcovacs (2003) propôs mais recentemente um modelo unificado para explicar tanto aumentos como diminuições de tamanho corporal com base em mudanças nos padrões de “história de vida” dos organismos, envolvendo a relação entre as taxas de crescimento corporal e a idade de maturação sexual, sob os diferentes processos ecológicos (interações bióticas como competição e predação e escassez de recursos). O modelo de Palcovacs (2003) (Figura 1) sugere que, em função da redução de mortalidade na população insular (por diminuição da competição ou predação), haveria um aumento da densidade populacional e da idade de maturação sexual, o que levaria a um aumento do tamanho corpóreo. Por outro lado, sob um cenário de escassez de recursos nos ambientes insulares, haveria uma redução no tamanho populacional e uma seleção para diminuir as taxas de crescimento dos indivíduos (ou seleção para redução da idade de maturação sexual), e isso levaria a uma diminuição do tamanho corporal. Na verdade, os dois processos operariam simultaneamente (já que nos ambientes insulares os dois cenários tendem a ser plausíveis), e o resultado final, em termos do tamanho corpóreo da espécie, seria função do ponto de equilíbrio entre as equações de história de vida.

Entretanto, em relação à miniaturização de *H. floresiensis*, há dois pontos que devem ser considerados. Em primeiro lugar, seria essa redução de tamanho possível, sob um ponto de vista da dinâmica evolutiva e considerando o tempo existente para que esse processo ocorra? A redução de tamanho do corpo, levando conseqüentemente a uma redução intrínseca do tamanho cerebral, inviabilizaria as associações culturais encontradas em Flores (ver Niven, 2006; Brumm et al., 2006)? Pelo menos em relação ao primeiro ponto, é possível utilizar modelos de genética evolutiva (ver Gillespie 1998) a fim de avaliar a plausibilidade desses cenários evolutivos.

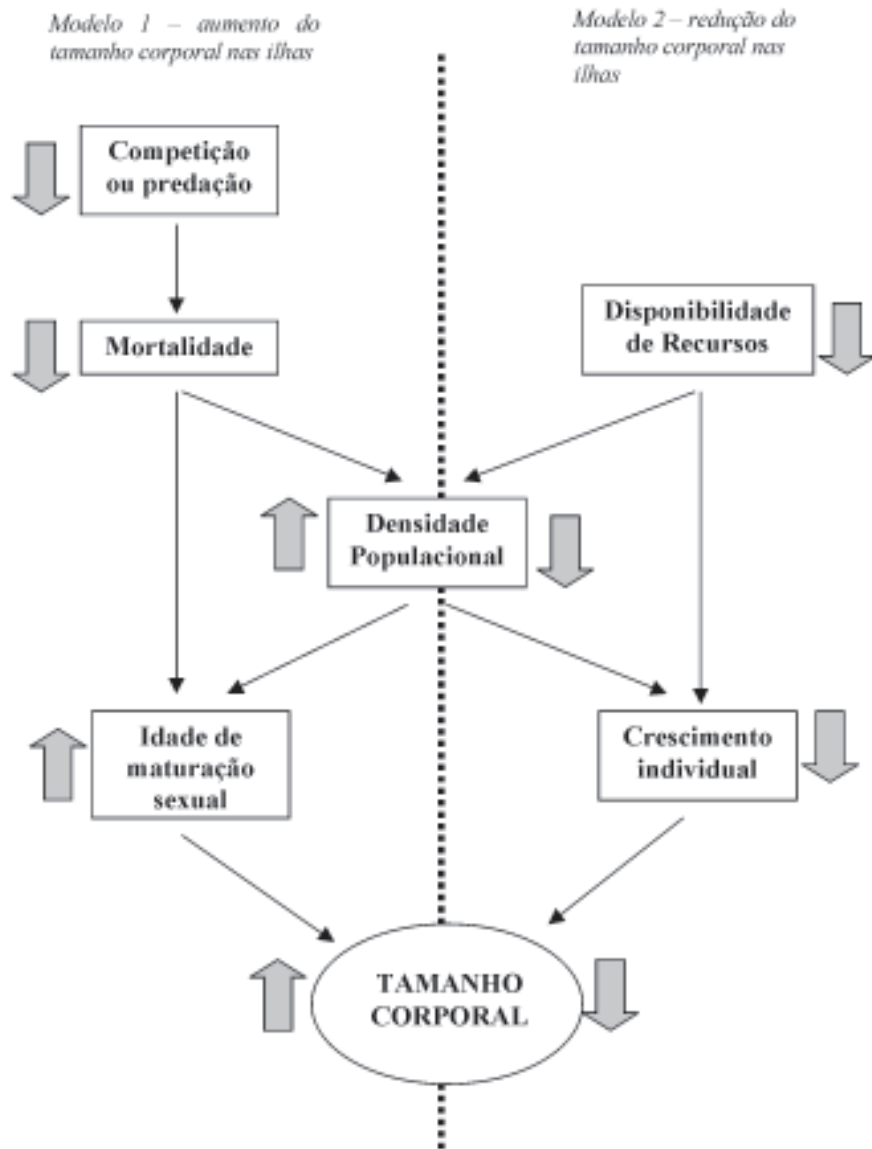


Figura 1 - Modelos para explicar o aumento ou redução no tamanho corporal de uma espécie de mamífero que passa a ocupar uma ilha (baseado em Palcovacs, 2003), a partir de um processo de redução nas pressões de competição e predação ou a partir da redução na disponibilidade de recursos

GENÉTICA QUANTITATIVA E EVOLUÇÃO DO TAMANHO CEREBRAL EM *HOMO FLORESIENSIS*

Um dos pioneiros da genética evolutiva, o inglês J. B. S. Haldane sugeriu em 1949 que a taxa de evolução de uma dada característica quantitativa poderia ser mensurada pela equação

$$K = \ln (x_1/x_2) / T$$

onde x_1 e x_2 seriam os valores da característica quantitativa nas espécies 1 e 2 e T seria a distância no tempo entre elas, em milhões de anos. O valor de K seria expresso em “darwins”. Assim, é possível avaliar de forma relativamente simples se a redução no tamanho do corpo ou do cérebro de *H. floresiensis*, em relação a um possível ancestral *H. erectus*, teria ocorrido em um taxa muito maior do que a esperada.

Considerando que o valor do tamanho do cérebro de diversos achados de *H. erectus* sugerem um tamanho por volta de 1000 cm³ (Stringer & Andrews, 2005), e que *H. floresiensis* teria um cérebro por volta de 400cm³, chega-se a um valor de K igual a

$$K = \ln(1000/400)/1 = 0,916 \text{ darwins}$$

assumindo-se entretanto que a diferença de tempo entre *H. erectus* e *H. floresiensis* foi de 1 milhão de anos (i.e., esse seria o tempo de evolução independente das duas espécies). Obviamente, esse ponto de incerteza é importante, dada a grande heterogeneidade espacial e temporal de *H. erectus* (e.g., Lewin, 1999; Stringer & Andrews, 2005), bem como a complexidade de seus padrões de dispersão (Nikitas & Nikita, 2005). Ainda há grandes lacunas no conhecimento paleontológico na Ásia (ver Dennell & Roebroeks, 2005), mas as formas de *H. erectus* descritas na China e na ilha de Java, variam entre 1,5 milhões de anos e 250.000 anos (ou bem menos) (Stringer & Andrews, 2005), de modo que seria difícil estabelecer com precisão esse ponto de separação. Simulações recentes sugerem que essas datas são plausíveis, considerando a dispersão a partir da região de Dmanisi na Europa Central (Geórgia) (Nikitas & Nikita, 2005), sendo que a moda da distribuição de datas de chegada a Java nessas simulações seria em torno de 1,2 milhões de anos.

De qualquer modo, é possível avaliar os valores de K assumindo vários intervalos possíveis para o isolamento da população em Flores, variando T e assim o início dos processos que levaram à redução de tamanho na nova espécie (Figura 2). Pode-se observar que, para $T = 1$, a taxa de evolução seria igual a 0,916 darwins, enquanto que se o isolamento foi bem mais recente (tendo ocorrido há apenas 100.000 anos), a taxa se elevaria para 9,16 darwins. Mesmo esses valores de K obtidos com tempos muito recentes não são elevados demais e Gillespie (1998) registra que a evolução morfológica em mamíferos depois do Pleistoceno estaria por volta de 3,7 darwins, o que corresponderia a um $T = 0,25$ (ou seja, 250.000 anos). Assim, os valores de K obtidos mostram que a evolução do cérebro de *H. floresiensis* não está estaria fora das expectativas, comparando-se com outros casos estudados de evolução fenotípica em mamíferos (ver Gingerich, 2001, para uma revisão e para outras medidas mais complexas de taxas de evolução fenotípica).

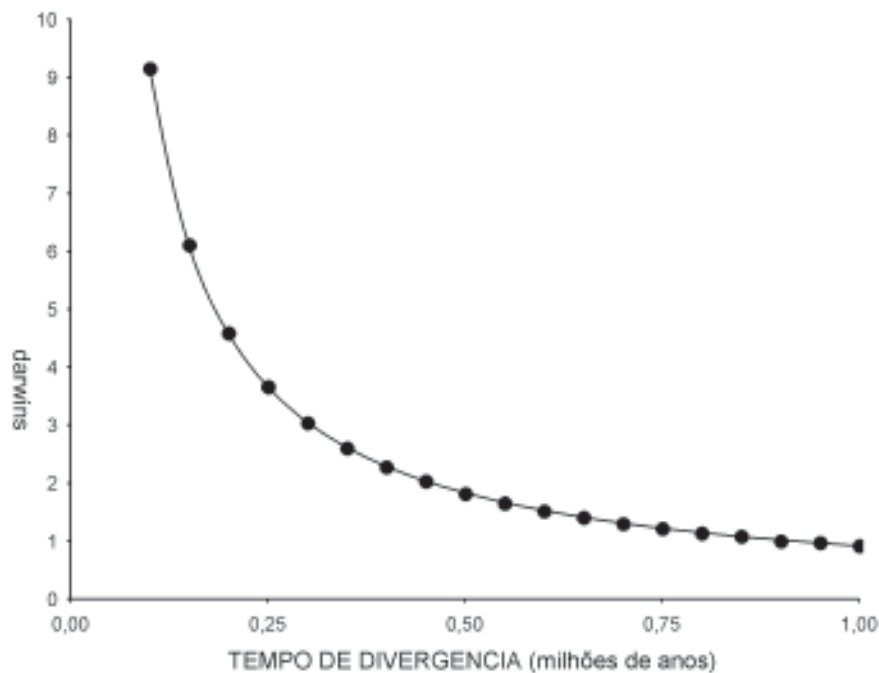


Figura 2 - Relação entre a taxa de evolução, em darwins, e o tempo assumido para a divergência *H. erectus* - *H. floresiensis*, em milhões de anos

É possível, sem dúvida, utilizar modelos mais elaborados para avaliar esse problema. Por exemplo, o trabalho clássico de Lande (1976) procurou avaliar qual seria a intensidade de seleção natural (I) necessária para gerar uma mudança evolutiva (resposta) com uma magnitude R, para uma característica quantitativa qualquer. Neste caso, o valor de I seria dado por

$$I = R / T h^2 V_p^{1/2}$$

onde V_p seria a variância da característica e h^2 a sua herdabilidade, ou seja, a proporção de variância genética aditiva em relação ao total da variação existente (ou seja, o quanto da variação na característica é herdável entre as gerações). O valor de T, neste caso, seria dado em número de gerações. Sabendo-se que a diferença no tamanho médio do cérebro entre as duas espécies é de 600 cm³, pode-se chegar aos valores de intensidade de seleção (I) assumindo-se valores de V_p e h^2 dentro de intervalos plausíveis.

Por exemplo, pensando-se na população humana atual, com cérebros em média de 1300 cm³, um desvio padrão (raiz quadrada da variância) de 100cm³ indicaria que 95% da população possuiria cérebros variando entre 1500cm³ e 1100cm³ (sob uma distribuição Gaussiana), o que é bastante razoável considerando a variação em *H. sapiens* (e.g., Lewin, 1999, pg. 449). O valor de h^2 é bem mais difícil de estimar, mas características morfológicas usualmente possuem valores de h^2 elevados, e um valor inicial de 0,5 seria bastante conservativo. É preciso assumir ainda um tempo de geração, e por facilidade de demonstração um valor de 10 anos é apropriado e parcialmente conservativo (sendo, de qualquer modo, fácil pensar em número de gerações e não em milhões de anos, para fins de avaliação dos resultados). Neste caso, o valor de I para o cenário de T = 100.000 gerações (ou seja, maior tempo para evolução *H. erectus*-*H. floresiensis* igual a 1 milhão de anos, com 10 anos por geração) seria igual a

$$I = 600 / 100.000 \times 0.5 \times 100 = 0,00012$$

Por outro lado, para o cenário mais radical com menor tempo de diferenciação *H. erectus* - *H. floresiensis* (100.000 anos, ou 10.000 gerações), o valor de I seria igual a 0,0012. O valor de I, na realidade, expressa o

valor ao longo do eixo X em uma distribuição Gaussiana, sendo assim necessário avaliar a área sob a curva normal (probabilidade) associada a esse valor, considerando um modelo de seleção por truncamento. Para $I = 0,00012$, o valor associado de $1 - P = 0,000096$, que pode ser interpretado da seguinte forma: se, ao longo de cada um das gerações, essa percentagem (ou seja, $(1 - P) * 100 = 0,0096\%$) da população for eliminada por uma desvantagem seletiva no tamanho do cérebro (associada à redução seletiva no tamanho do corpo na população insular), então ao final de 100.000 gerações isso seria suficiente para gerar uma mudança média de 1000cm^3 para 400cm^3 entre as espécies. Esse é um valor bastante pequeno, como é usualmente observado nesses modelos (ver Diniz-Filho, 2000). Mesmo em um cenário mais conservador, com $T = 10.000$ gerações, o valor de mortalidade seletiva sobe para $0,096\%$, ainda assim um valor muito pequeno.

Certamente é possível variar todos esses parâmetros e gerar diversos valores de I para faixas mais amplas de variação em V_p , h^2 e T ao mesmo tempo. Mas, de um modo geral, esses valores serão sempre muito reduzidos e apontam para resultados convergentes: intensidades de seleção natural muito pequenas seriam suficientes para explicar esse padrão de evolução no tamanho do cérebro.

CONCLUSÕES

As análises aqui realizadas, utilizando modelos simples de genética quantitativa evolutiva, mostram que a evolução *H. erectus* - *H. floresiensis*, em termos de redução do tamanho cerebral como consequência da ocupação de um ambiente insular, seria bastante plausível mesmo em cenários de diferenciação recente (i.e., em torno de 100.000 anos ou 10.000 gerações) entre as duas espécies. O cenário de uma redução no tamanho do cérebro, logicamente, só poderia ocorrer por evolução negativamente correlacionada sob fortes pressões seletivas para redução no tamanho corpóreo.

Alguns autores discutem se essa redução seria realmente possível e viável, ou seja, se qualquer pressão para reduzir o tamanho do corpo não seria em parte contrabalanceada por uma pressão no sentido de aumentar o tamanho do cérebro. Isso é importante principalmente imaginando as implicações culturais e sociais que ocorreram na espécie hu-

mana a partir de *H. erectus* e que estariam em grande parte associadas a um aumento na capacidade cerebral. O problema é que talvez esse aumento de complexidade cultural e social seria em parte impossibilitado por uma redução no tamanho do cérebro (ainda que associada a uma redução no tamanho corpóreo como um todo). Questiona-se, por exemplo, se um cérebro tão pequeno quanto o de *H. floresiensis* seria suficiente para gerar o material lítico associado a ela no sítio (mas ver Falk, 2005, 2007; Brumm et al. 2005), embora seja possível argumentar que a estrutura de organização cerebral seria mais importante do que o tamanho absoluto (e que, por sua vez, esta teria sido mantido ao longo da evolução de *H. floresiensis*). De um modo geral, é possível imaginar cenários nos quais outros aspectos da ecologia dos hominíneos seriam mais importantes para a sobrevivência do que o aumento da inteligência e de padrões sócio-culturais complexos frequentemente associados a cérebros grandes.

Obviamente, as análises aqui realizadas são baseadas no pressuposto fundamental de que *H. floresiensis* é uma espécie válida e não um indivíduo (ou grupo de indivíduos) de *H. sapiens* com microcefalia. Caso este último cenário se confirme no futuro, seria lamentável perder a oportunidade de encontrar um dos padrões ecoeográficos mais interessantes já potencialmente registrados na espécie humana ou seus ancestrais. Caberiam bem então as palavras inigualáveis de T. H. Huxley: seria "...uma bela teoria estragada por alguns fatos desagradáveis e feios".

REFERÊNCIAS

- Argue, D. et al. (2006). Homo floresiensis: microcephalic, pygmoid, Australopithecus or Homo? **Journal of Human Evolution** 51(4): 360-374.
- Brown, J. H. (1995). **Macroecology**. Chicago University Press, Chicago.
- Brown, P. et al. (2004). A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. **Nature** 431: 1055-1061.
- Brumm, A. et al. (2006). Early stone technology on Flores and its implications for Homo floresiensis. **Nature** 441: 624-628.
- Dennell, R. & Roebroeks, W. (2005). An Asian perspective on early human dispersal from Africa. **Nature** 438: 1099-1104.
- Diniz-Filho, J. A. F. (2000). **Métodos Filogenéticos Comparativos**. Holos, Ribeirão Preto.
- Falk, D. et al. (2005). The brain of LB1, Homo floresiensis. **Science** 308: 242-245.
- Falk, D. et al. (2007). Brain shape in human microcephalics and Homo floresiensis. **PNAS** 104(7): 2513-2518.
- Gillespie, J. H. (1998). **Population genetics: a concise guide**. John Hopkins, Baltimore.
- Gingerich, P. D. (2001). Rates of evolution on the time scale of the evolutionary process. **Genetica** 112-113: 127-144.
- Jacob, T. et al. (2006). Pygmoid australomelanesian Homo sapiens skeletal remains from Liang Bua, Flores: population affinities and pathological abnormalities. **PNAS** 103: 13421-13426.
- Lande, R. (1976). Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. **Evolution** 30: 314-334.
- Lewin, R. (1999). **Evolução Humana**. Atheneu, São Paulo.
- Lomolino, M. V., Sax, D., Riddle, B. & Brown, J. H. (2006). The island rule and a research agenda for studying ecogeographical patterns. **Journal of Biogeography** 33: 1503-1510.
- Martin, R. D. et al. (2006). Flores hominid: new species or microcephalic dwarf? **Anatomical Record Part A – Discoveries in Molecular Cellular and Evolutionary Biology** 288A: 1123-1145.
- Meiri, S., Dayan, T. & Simberloff, D. (2006). The generality of island rule reexamined. **Journal of Biogeography** 33: 1571-1577.
- Morwood, M. J. et al. (2004). Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia. **Nature** 431: 1087-1091.

- Morwood, M. J. et al. (2005). Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. **Nature** **437**: 1012-1017.
- Nikitas, P. & Nikita, E. (2005). A study of hominin dispersal out of Africa using computer simulations. **Journal of Human Evolution** **49**: 602-617.
- Niven, J. E. (2007). Brains, islands and evolution: breaking all the rules. **Trends in Ecology & Evolution** **22**(2): 57-59.
- Palkovacs, E. P. (2003). Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life-history approach. **Oikos** **103**: 37-44.
- Raia, P. & Meiri, S. (2006). The island rule in large mammals: paleontology meets ecology. **Evolution** **60**: 1731-1742.
- Stringer, C. & Andrews, P. (2005). **The complete world of human evolution**. Thames & Hudson, London.
- Wong, K. (2005). O menor dos humanos. **Scientific American (Brasil)** **34**: 50-59.