

A TRAJETÓRIA HUMANA

FABRÍZIO D' AYALA VALVA*

JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ-FILHO**

ABSTRACT

The current knowledge of human evolution still present many polemic points, such as the origins of Homininae, of the genus *Homo* and of the modern humans. However, information available today allow us to have a general picture of the patterns and processes in human evolution, in the light of current state-of-art of macro and microevolutionary theory, revised in this paper. A critical evaluation of patterns in human evolution reveals that a continuous and gradual evolutionary model is not support. Instead, there seems to exist a complex pattern of coexistence among various species, living in alternate periods of rapid evolutionary changes and extinctions, and asynchrony for evolutionary rates in different traits, caused by both adaptive and random (contingency) processes.

* Departamento de Biologia Geral, ICB/UFG. Cx.P. 131, 74.001-970, Goiânia, GO, Brasil.

** Professor Visitante, Departamento de Biologia/MCAS, Universidade Católica de Goiás, Goiânia, GO, Brasil.

“Light will be thrown on the origin of man and his history...”

(Charles Darwin - On the Origin of Species, 1859)

INTRODUÇÃO

O anseio do Homem de conhecer a sua história se refletiu durante séculos em mitos e lendas, antes que aportasse a uma teoria científica. No início do século XIX, Lamarck corajosamente colocou o Homem na corrente da evolução, junto com os demais animais, mas foi Darwin o primeiro a propor uma teoria (1871) que de uma certa forma anunciava a teoria atual defendendo uma origem africana da humanidade.

Os avanços registrados nas últimas décadas na Biologia Evolutiva, as contínuas descobertas de novos fósseis e o suporte da Biologia Molecular no estabelecimento de filogenias mais robustas permitiram obter um quadro razoavelmente completo sobre a origem e a evolução humana. O quadro que emerge das contribuições de vários campos da Ciência descarta definitivamente uma evolução diferente e única para o Homem, confirmando que os mecanismos responsáveis por ela são os mesmos de todos os seres vivos, e que o estudo de uma linhagem no tempo geológico deve transpor os limites da microevolução.

Para Foley (1993, 1997) somos “apenas mais uma espécie única”, o resultado da interação entre fatores bióticos e abióticos, estocásticos e determinísticos, adaptativos e contingenciais. Gould (2002) sugeriu que os mecanismos responsáveis pelo processo evolutivo podem ser representados por um triângulo, tendo como vértices a adaptação, a história e o acaso. Na evolução humana, estes fatores se complementam ao longo de irradiações sucessivas, onde adaptação e contingência estão presentes, numa série de tentativas, coroadas de êxitos e derrotas, resultando em especiações e extinções, e em um aumento da complexidade, considerada como progresso por alguns mas, na realidade, sendo apenas um acúmulo sucessivo de pequenas adaptações e variações aleatórias.

ORIGENS DOS HOMINÓIDES E A EVOLUÇÃO DOS PRIMATAS

Para melhor compreender a evolução humana, é oportuno investigar inicialmente as raízes da nossa linhagem, desde quando os primatas se

destacaram do tronco insetívoro no Mesozóico tardio, há cerca de 70-80 milhões de anos antes do presente (ma. AP). Os nossos ancestrais já possuíam características que contribuiriam para delinear o caminho evolutivo que levaria aos humanos modernos.

Os primatas primitivos apresentavam um cérebro grande em relação ao tamanho do corpo, polegar oponível, unhas ao invés de garras, elevada sociabilidade, e maior cuidado com a prole, quando comparados aos demais mamíferos (Kay et al., 1997). Além disso, junto com os demais mamíferos, apresentavam uma outra série de características, tais como: homeotermia (capacidade de manter a temperatura corpórea metabolicamente), viviparidade, vida arborícola e órgãos de sentido altamente desenvolvidos. Deste tronco primata primitivo surgiu, no início do Mioceno, por volta de 24 Ma., a linhagem dos antropóides (macacos sem cauda, os grandes símios e os hominíneos), se separando da linhagem dos cercopitecíneos, os macacos do Velho Mundo (Feagle, 1999). Durante o Mioceno médio, vários grandes antropóides surgiram, a maior parte deles extintos atualmente, tais como o *Gigantopithecus* e o *Sivapithecus*, e outros que seriam os ancestrais das formas atuais, os gibões, o orangotango, o gorila e, por últimos, o chimpanzé e as diversas formas de hominíneos.

O sequenciamento de DNA e a análise citogenética mostraram que somos muito semelhantes aos grandes símios africanos (chimpanzés e gorilas). As divergências encontradas entre os genomas humanos e dos grandes símios consistem de diferenças citogenéticas, representadas por “aberrações” cromossômicas numéricas e estruturais, de diferenças no tipo e número de seqüências repetitivas e de elementos transponíveis, abundância e distribuição de retrovírus, presença de polimorfismos alélicos, eventos de inativação de um gene específico, diferenças na seqüência gênica, duplicações gênicas, polimorfismos de nucleotídeos, diferenças na expressão gênica e variações no processamento do RNA mensageiro (Gibbons, 1998; Gagneux e Varki, 2000; Hacia, 2001). Entre humanos e chimpanzés foi encontradas nas regiões codificantes do DNA uma diferença de 1,34% em nucleotídeos, e de 1,58% entre humanos e gorilas (Hacia, 2001).

Carroll (2003) considera que a evolução morfológica e comportamental nos hominóides foi o produto de mudanças genéticas e de desenvolvimento, típicas dos demais mamíferos e dos animais de uma maneira geral. Acredita, também, que as características mais tipicamente humanas, como o grande tamanho do cérebro, o bipedismo, a morfologia do esqueleto, a inteligência e a fala, não tenham sido resultado da ação de alguns *genes*

maiores, mas sim de mudanças poligênicas e de alterações na regulação gênica. Assim, por exemplo, as principais diferenças no crânio de chimpanzés e humanos são decorrentes de variações nas taxas relativas de crescimento e de maturação nos diversos componentes do crânio ao longo do desenvolvimento ontogenético. Os recém-nascidos humanos têm crânios menos maduros quanto ao formato do que os jovens chimpanzés. Isto é descrito como uma alteração heterocrônica (neotenia), que causa um crescimento e uma maturação retardados (Gould, 1977; Carroll, 2003). Por outro lado, as alterações ligadas ao bipedismo são inovações estruturais, embora estejam também associadas a alguns componentes neotênicos.

Do Mioceno médio (16 – 9 ma.) em diante, ocorreu na Terra uma diminuição significativa da temperatura, num período caracterizado por uma redução gradual das florestas e um avanço das savanas (Foley, 1993). Entre 7 e 6 milhões AP houve um deslocamento da faixa tropical para o sul do Velho Mundo, com o resultado que muitas linhagens de animais tropicais se extinguíram na Eurásia, e é provável que o grupo hominóide, do qual surgiram os hominíneos, também substituiu grupos arcaicos (Pickford, 1991). A partir de 4 ma. AP ocorreram diversas glaciações, que provocaram um abaixamento do nível dos mares e um clima mais seco na África tropical. Há evidências de que a ocorrência de um clima mais seco na África tropical e subtropical foi contemporâneo da ocorrência de geleiras no hemisfério norte (deMenocal, 1995). Estas geleiras sofreram duas expansões, há 2,8 e 1,0 ma. AP. É interessante lembrar que aproximadamente nestes dois períodos de tempo ocorreram dois eventos importantes na história dos hominíneos: o surgimento do *Homo* e dos megadontes (australopitecíneos das linhagens robustas) entre 3,0 e 2,5 ma. AP, e a saída do *Homo erectus* da África, cerca de 1,8 ma. AP.

OS PRIMEIROS HOMINÍNEOS E AS ORIGENS DO GÊNERO HOMO

O Registro Fóssil

Em 1925, a descoberta na África do Sul por Raymond Dart de um crânio de uma criança hominínea (*Australopithecus africanus*) confirmou a predição de Darwin que a humanidade tinha suas raízes na África, e não na Europa ou Ásia, como se acreditava na época. Descobertas posteriores de fósseis hominíneos (*Australopithecus* e *Homo*) ocorreram posteriormente

na África oriental e deslocaram as atenções dos paleoantropólogos para aquela região. Hoje, há um consenso de que os *Australopithecus* da África do Sul tiveram sua origem na África Oriental. Descobertas recentes de fósseis de hominíneos primitivos na parte ocidental da África Central (ao sul do deserto do Sahara) ampliaram o tamanho do berço africano da humanidade (Brunet et al., 2002; Vignaud et al., 2002; Wood, 2002).

Após a descoberta, em 1925, na África do Sul, do primeiro fóssil hominíneo (*A. africanus*) foram encontrados fósseis de uma outra espécie mais robusta (*A. robustus*), com dentes maiores e uma crista sagital na parte superior do crânio, onde se prendiam os grandes músculos que movimentavam a mandíbula. No Leste da África, em 1959, foi descoberto o primeiro fóssil daquela região, que foi denominado *A. boisei*. Ele pertencia ao mesmo grupo do *A. robustus* e viveu cerca de 1,8 milhões de anos AP. O *A. africanus* (assim como o *A. afarensis*, descoberto posteriormente) pertence ao grupo *grácil*. Alguns paleoantropólogos preferem hoje designar de *Paranthropus* o gênero dos australopitecíneos robustos, também chamados de megadontes (Feagle, 1999). Estudos do desgaste dos dentes com microscopia eletrônica mostraram que as espécies robustas consumiam alimentos de origem vegetal mais duros do que os utilizados pelas espécies gráceis. Isto sugere que os australopitecíneos robustos viviam em habitats mais áridos, onde folhas e frutas macias eram mais raras (Lewin, 1999).

Nesse contexto, é possível citar as duas principais hipóteses sobre o início da evolução hominínea. De acordo com o modelo linear, os caracteres tipicamente hominíneos evoluíram de uma única vez, sendo passados com ligeiras modificações para as gerações sucessivas, em um processo conhecido como anagênese. No modelo desordenado, a evolução hominínea consiste de uma série de irradiações adaptativas sucessivas, resultando em populações com um mosaico de características, arcaicas e novas, e que passam a coexistir, pelo menos em uma parte de sua extensão temporal. Por este modelo, os caracteres mais tipicamente humanos, como o bipedismo, a habilidade manual e o cérebro grande, evoluíram mais de uma vez. Portanto, não é de estranhar se os fósseis mais antigos apresentam características mistas de hominíneo e de chimpanzé, em combinações diferentes nas diversas linhagens.

Datados a partir de cerca de 6 ma. AP, os fósseis mais antigos de hominíneos (Figura 1), apresentam características que mostram um progressivo distanciamento dos símios, tais como: maxilares mais abertos, dentes caninos menores e de formato diferente, molares maiores, esmalte

dos dentes mais espesso, refletindo uma transição de uma dieta de folhas e frutas para uma de raízes, insetos e pequenos animais, um aumento do tamanho dos membros posteriores e diminuição do tamanho dos membros anteriores, sugerindo uma vida cada vez mais terrestre (Gibbons, 2002).

O primeiro fóssil de *Australopithecus* quase completo foi encontrado em 1972 na Etiópia, e foi denominado de *A. afarensis*. Tratava-se uma fêmea (“Lucy”) que viveu cerca de 3,5 ma. AP, cujo crânio apresentava características símias, mas que do pescoço para baixo já algumas apresen-

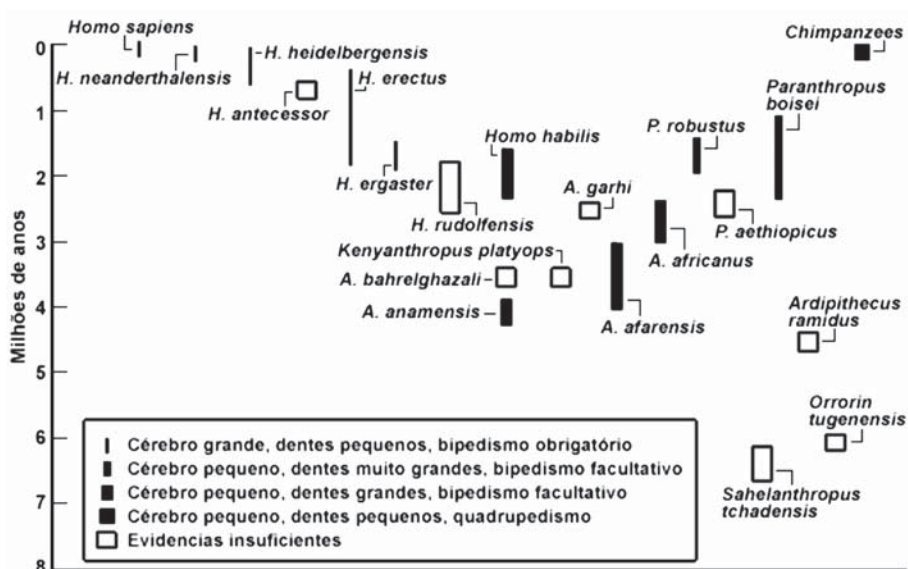


Figura 1: Esquema geral do registro fóssil humano, com a extensão temporal das espécies conhecidas e suas principais características em termos de cérebro, dentição e locomoção (modificado a partir de Wood, 2002).

tava características hominíneas, apontando inclusive para um andar bípede. Ela ainda apresentava braços longos, como os símios, e os ossos do pé denunciavam uma vida em parte ainda arborícola. Contrariamente ao que se pensava anteriormente, os primeiros hominíneos viviam em regiões recobertas por matas próximas a cursos d’água, e não em savanas, derrubando, assim, a teoria que o andar bípede teria surgido como uma conse-

qüência do desaparecimento das florestas, causado por uma mudança climática, e que teria obrigado os nossos ancestrais a descer das árvores.

Durante vinte anos se acreditou que o *A. afarensis* tinha sido o primeiro hominíneo e o ancestral da linhagem humana, até que a partir de 1992 começou a ser encontrada uma grande quantidade de fósseis com um mistura de característica símias e hominíneas. Alguns eram bem antigos, próximos da época apontada pelo relógio molecular como o início da divergência chimpanzé / hominíneos (6 – 7 ma. AP), como: *Orrorin tugenensis*, que viveu no Kenia entre 6,1 e 5,8 ma. AP, que caminhava como um humano mas tinha dentes caninos semelhantes aos do chimpanzé; *Ardipithecus ramidus ramidus* e *Ardipithecus ramidus kadabba* que viveram em regiões recobertas por florestas da Etiópia, e *Australopithecus anamensis*, que viveu entre 4,2 e 3,9 ma. AP, na beira do Lago Turkana (África Oriental), bípede, em parte ainda arborícola, mas com uma mandíbula de chimpanzé (Gibbons, 2002)

A primeira descoberta de um fóssil hominíneo fora da África Oriental (Chade) de um hominíneo contemporâneo de *A. afarensis* e com as mesmas características (*Australopithecus baherghazali*) mostrou que a linhagem hominínea não estava restrita apenas a uma parte da África.. Em julho de 2002 foi comunicada (Brunet *et al.*, 2002) a descoberta de um fóssil, também na África Central (Chade), datado entre 6 e 7 ma. AP, e que foi denominado de *Sahelanthropus tchadensis*. Ele apresenta um mosaico de características de chimpanzé e de hominíneo: o crânio, visto por traz, é tipicamente de chimpanzé, mas pela frente se assemelha ao de um *Australopithecus*, assim como se assemelham a este a estrutura da face e os dentes caninos pequenos. Essa descoberta apóia a teoria já mencionada que as adaptações hominíneas, como bipedismo e dentes caninos pequenos e, posteriormente, a encefalização, evoluíram mais do que uma vez (Wood, 2002) e que as novas características anatômicas vão ser encontradas em diferentes linhagens de hominíneos por aquisição independente e por modificação e perda em diferentes espécies, resultantes de um processo de irradiação adaptativa (Carroll, 2003).

Como observa Foley (1993), a divergência dos hominíneos primitivos em relação aos símios africanos reflete diferentes estratégias de adaptação ao ambiente da África no final do Mioceno, caracterizado por estações bem distintas com relação à quantidade de chuva. O clima estacional levou a um aumento das atividades de forrageamento, à áreas de exploração maiores, à incorporação da carne na dieta, e a um aumento do tamanho do corpo. De qualquer modo, é interessante notar que a existência de múlti-

plas espécies nos hominíneos e o padrão de irradiações adaptativas estão de acordo com o padrão encontrado em outros grupos de animais. Durante a primeira parte da evolução hominínea, quando os australopitecíneos e o *Homo* primitivo ocorriam em apenas algumas partes da África oriental e meridional, o número de espécies observáveis no registro fóssil (entre 6 e 10) estava de acordo com o modelo de especiação encontrado nos catarríneos, no qual novas e mais espécies ocorrem assim que a distribuição geográfica aumenta. Todavia, quando os hominíneos saíram da África, o número de espécies diminuiu, de acordo com um padrão que também ocorre em mamíferos da ordem Carnívora (Foley, 1997).

CÉREBROS, DENTES E BIPEDISMO

O tamanho médio do cérebro dos australopitecíneos era, em média, de 400 cm³ e aumentou muito pouco ao longo da trajetória das diferentes espécies de *Australopithecus*. Gould (2002) considera isto como um exemplo de um período de pouca ou nenhuma atividade evolutiva (estase), quando o ambiente, físico e biótico, não sofre grandes alterações, favorecendo assim uma seleção estabilizadora. De outro lado, como foi mencionado anteriormente, a dieta vegetariana dos australopitecíneos não podia suprir a energia exigida por um cérebro grande. O grande e progressivo aumento do tamanho do cérebro que ocorre a partir dos primeiros *Homo* está relacionado à presença de uma forte pressão de seleção (direcional), resultado da interação de vários fatores, como as mudanças na vida diária, trazidas pelo uso das ferramentas, pelo surgimento e evolução da fala, pela atividade de caça, pelo aumento nas interações sociais e o estreitamento das ligações familiares (Lewin, 1999).

No *Homo habilis / rudolfensis*, o cérebro passou para 650 - 800 cm³, em *H. erectus* para 850 - 1.000 cm³, e em *H. sapiens* para 1200 - 1.500 cm³. No mesmo período houve também um aumento do peso do corpo. Utilizando o quociente de encefalização (EQ), relação entre tamanho do corpo e tamanho do cérebro, fica bem evidente o constante aumento relativo do cérebro na evolução dos hominíneos: EQ médio de 2,5 nos australopitecíneos, 3,1 no *Homo ergaster/erectus* e 5,8 em *Homo sapiens* (Lewin, 1999). É interessante observar que na, passagem de *H. erectus* para *H. sapiens*, uma trajetória de mais de 1,5 milhão de anos, o aumento do tamanho do cérebro ocorreu principalmente nos últimos 300.000, com

o surgimento do *H. sapiens* arcaico. Isto está bem dentro dos padrões descritos pela *Teoria do Equilíbrio Pontuado* (Eldredge e Gould, 1972), que advoga que a maior parte das mudanças evolutivas ocorre durante os processos de origem de novas espécies (especiação), e não durante a existência da espécie. Esse padrão, entretanto, depende da definição de espécies, em nível paleoantropológico, e atualmente tem havido uma tendência de fragmentar os diferentes achados em um grande número de espécies, tanto em função de novas descobertas (no caso de fósseis do Mioceno superior, na África) quanto no caso de formas já conhecidas, especialmente do grupo anteriormente denominado anteriormente de *H. sapiens* arcaico (hoje subdividido pelo menos em 2 espécies distintas, *H. antecessor* e *H. heidelbergensis*).

O clima estacional e a substituição das florestas por um mosaico constituído de savanas, campos e matas ciliares, favoreceram inicialmente a adoção de uma estrutura bípede, um aumento do tamanho do corpo, por sua vez relacionado a uma área de forrageamento maior (Ruff, 2002). Os hominíneos podem ser considerados animais de grande porte, apresentando em relação aos cercopitécóides um aumento da mobilidade, uma maior longevidade, uma velocidade de reprodução maior, um incremento da sociabilidade e um aumento do tamanho do cérebro (Foley, 1993). As interações sociais, a organização espacial, o fabrico e a utilização de ferramentas, a caça, a partilha de alimentos, a monogamia predominante ou poligamia menos competitiva, o cuidado prolongado com a prole, contribuíram para o aumento do cérebro, que é um órgão caro quanto ao dispêndio de energia, também suprida, a partir dos primeiros *Homo*, pela inclusão da carne na dieta. Como é inferido a partir do formato e desgaste dos dentes, os *Australopithecus* eram ainda herbívoros e frugívoros e, assim, quando os alimentos de origem vegetal começaram a escassear devido a uma mudança para um clima mais seco, eles entraram em competição com os grandes herbívoros africanos e acabaram perdendo, se extinguindo por completo por volta de 1,5 ma. AP, enquanto o *Homo*, onívoro, sobreviveu.

O quadro de que dispomos hoje sobre a evolução humana é muito dinâmico, alterando-se a cada nova descoberta de fósseis, normalmente representados por alguns dentes ou por poucos fragmentos de ossos. Alguém já escreveu que a história da evolução dos mamíferos (e especialmente a evolução humana) é, na verdade, uma história de dentes que se reproduzem e dão origem a dentes ligeiramente modificados. Dos símios para o *Australopithecus* houve uma redução dos dentes caninos e incisi-

vos, e um aumento dos molares e pré-molares, e já do *Australopithecus* para *Homo* houve um aumento dos dentes caninos e incisivos, e um aumento maior dos molares e pré molares. Os humanos modernos apresentam nos seus dentes um revestimento espesso de esmalte, enquanto nos símios africanos a camada é bem mais fina. Hoje, supõe-se que o ancestral comum dos hominóides africanos modernos apresentava uma camada fina de esmalte nos seus dentes, assim como os primeiros hominíneos, sendo que o esmalte mais espesso se desenvolveu mais tarde na evolução. Existe, evidentemente, uma correlação entre dentição e dieta, e com um microscópio eletrônico de varredura é possível uma boa avaliação do padrão de desgaste dos dentes e, por conseqüência, uma reconstituição dos hábitos alimentares (Lewin, 1999).

Além dos dentes, outras características são levadas em conta para classificar restos fósseis de hominíneos, sendo que a morfologia do crânio é muito utilizada para a identificação. Houve, na passagem dos símios para *Australopithecus* e deste para *Homo*, profundas alterações: o prognatismo se tornou cada vez menos pronunciado, as cristas supra orbitais menores, o crânio cada vez maior, com ossos cada vez mais finos. A posição do *forâmen magnum* se deslocou da parte posterior do crânio para a parte central, acompanhando a adoção da estrutura bípede, que pode também ser inferida pelas alterações dos ossos da bacia, do fêmur e do joelho, e pela mudança da relação entre os comprimentos dos membros posteriores e anteriores. Estes últimos se tornaram mais curtos, enquanto que os primeiros aumentaram, como resultado de uma vida cada vez menos arborícola e mais terrestre, o que é denunciado também pelas alterações dos ossos das mãos e dos pés. É importante lembrar que estas características surgiram simultaneamente em diversas linhagens de hominíneos, aparecendo em combinações diferentes (Lewin, 1999).

Hoje, há um consenso generalizado que a estrutura bípede foi a primeira característica tipicamente homínínea a evoluir, e que ela foi determinante na separação da linhagem dos símios, exercendo uma grande influência sobre a evolução sucessiva da nossa linhagem, liberando as mãos para o fabrico e o uso de ferramentas, e acelerando o processo de encefalização. Há várias hipóteses sobre a origem do bipedismo, mas a mais aceita é aquela que o correlaciona com o ambiente africano do Mioceno/Plioceno, constituído por um mosaico de bosques, campos e savanas, onde as principais pressões de seleção para adoção da postura bípede foram: 1) a necessidade, num ambiente de savana, de se locomover

no chão entre grupos de árvores; 2) a necessidade de adotar um sistema de termorregulação mais eficiente, desenvolvendo um grande número de glândulas sudoríparas e assumindo a postura ereta, que reduz a superfície do corpo exposta ao sol; 3) necessidade de detectar de longe os predadores nos campos abertos, além da vantagem de poder carregar alimentos e crianças. Juntamente com o bipedismo ocorreu um aumento das áreas de exploração de forrageamento, que já tinha se iniciado nos símios, como consequência do aumento do tamanho do corpo, após a separação do tronco dos antropóides. Foley (1993) discute as consequências do aumento do tamanho do corpo, que leva a um aumento da necessidade absoluta de alimentos e a uma diminuição da sua qualidade.

Nesse contexto de evolução do bipedismo, outra teoria contestada por descobertas recentes de fosseis foi a “East Side History” (Coppens, 1991), que afirmava que o levantamento da cadeia do Rift na África Oriental, por volta de 8 ma. AP teria provocado uma mudança do clima na região, que na sua parte oriental se tornou seca e recoberta de savanas e na sua parte ocidental continuou chuvosa e recoberta por florestas. A barreira geográfica surgida teria levado a um isolamento reprodutivo, que permitiu que a espécie hominóide ancestral originasse duas linhagens bem distintas: a oeste os chimpanzés, e a leste os hominíneos.

Ainda em termos comportamentais, uma mudança importante está associada à evolução do dimorfismo sexual. Em *Australopithecus afarensis* a fêmea pesava apenas 35 kg, enquanto o macho chegava a pesar 65 kg. Isso sugere que eles apresentavam uma organização social bastante semelhante à de outros primatas terrestres, consistindo de um grupo grande com competição entre os machos pelas fêmeas. Somente mais tarde este padrão se modificou, passando a predominar a monogamia ou uma poligamia menos diretamente competitiva (Foley, 1993).

As origens do gênero Homo

Entre 1960 e 1963, na Garganta de Olduvai, na Tanzânia (África), foi encontrada uma série de fosseis com um cérebro maior e dentes menores do que os dos *Australopithecus* já descobertos no mesmo local. Pertenciam a um hominíneo que recebeu a designação de *Homo habilis* (Leakey, 1980) (Figura 1). Também no Leste da África, na beira do Lago Turkana, foram encontradas a partir de 1980 fosseis de várias espécies de hominíneos, que teriam vivido entre 2 e 3 milhões de anos atrás, incluindo *A. aethiopicus* (tipo robusto), *A. anamensis* (tipo grácil, mais primitivo)

Neste mesmo local também foram encontradas ferramentas feitas com pedra, com cerca de 2,5 milhões de anos de idade (Lewin, 1999).

Mais fósseis de *Homo habilis* foram encontrados na África Oriental e na África do Sul, com características bastante semelhantes, mas que foram classificados às vezes como pertencentes a espécies diferentes. Todos possuíam um cérebro com mais de 600 cm³ e idade máxima de 2,5 milhões de anos, com características dentárias diferentes das dos australopithecíneos. Em 1986, os vários espécimes foram agrupadas em duas espécies: *Homo habilis* (2,3 – 1,6 ma.) e *Homo rudolfensis* (2,4 – 1,6 ma.) (Lewin, 1999). Os indivíduos da segunda espécie apresentam uma face mais achatada, molares e pré-molares mais alargados, com esmalte mais espesso, e um crânio maior. O *H. habilis* representaria, segundo alguns, uma forma mais arcaica, mas as duas espécies coexistiram há dois milhões de anos. A evolução de *Australopithecus* para *Homo*, entre 2,5 e 1,8 ma, é marcada pelo aparecimento de ferramentas, pela expansão do cérebro, pelo aumento do tamanho do corpo, pela diminuição do dimorfismo sexual, pela mudança na proporção dos membros, e pela semelhança dos crânios aos dos *Homo* sucessivos (McHenry e Coffing, 2000). Também não há unanimidade quanto ao primeiro membro do gênero *Homo*, se foi *H. rudolfensis* ou *H. habilis*. A anatomia do crânio de *H. habilis* é mais semelhante à de *Australopithecus*, e *H. rudolfensis* parece mais próximo às espécies mais tardias de *Homo*, constituindo, talvez, a ligação entre *Homo* e *Australopithecus*. Por outro lado, Tattersall (2003) mostrou recentemente *H. rudolfensis* como uma espécie do novo gênero *Kenyanthropus*, cuja primeira espécie seria *K. platyops*, que viveu há quase quatro milhões de anos AP, e que não teria relação de ancestralidade com os gêneros *Homo* ou *Australopithecus*. Complicando o quadro um pouco mais, e apresentando um ponto de vista extremo nesse debate, alguns paleoantropólogos atualmente não incluem *H. habilis* e *H. rudolfensis* no gênero *Homo*, considerando-os como *Australopithecus* (Wood e Collard, 1999).

H. erectus, uma espécie de corpo e de cérebro maiores, surgiu também na África, há cerca de 2 milhões de anos atrás, saindo mais tarde daquele continente e se espalhando pelo restante do Velho Mundo (Figura 1). Hoje há uma tendência de denominar de *H. ergaster* (1,9 – 1,5 ma) o *H. erectus* mais primitivo, antes que ele saísse da África. O *H. ergaster* apresentava um corpo maior e menos dimorfismo sexual do que *H. habilis* e *H. rudolfensis*. No início do Pleistoceno (1,8 – 1,6 ma) o *Homo* já estava presente na África, no Cáucaso e, possivelmente, no Oriente Médio.

Durante muito tempo se acreditou que o *Homo erectus* tinha saído da África há cerca de um milhão de anos atrás, mas, recentemente, houve uma reavaliação da idade de fósseis encontrados em Java (1,9 ma), na República da Geórgia (1,8 ma.), na China (1,6 ma.), no Paquistão (cerca de 2,0 ma.). Estas datas, após longas discussões e novas datações, são hoje aceitas por muitos paleoantropólogos, acreditando-se portanto que a saída de *H. erectus* da África deve ter ocorrido logo após o seu aparecimento.

HOMO SAPIENS

As origens do Homem moderno

A origem do Homem moderno é atualmente bastante controversa. Segundo uma teoria, denominada de “Arca de Noé” ou também de “Eva Negra”, o Homem moderno teria sua origem numa pequena população africana, que viveu cerca de 200.000 anos atrás, e que teria posteriormente se espalhado para outros continentes, eliminando as populações locais (Wilson e Cann, 1992; Disotell, 1999). Segundo uma outra teoria, denominada de “multiregional”, a evolução de *Homo erectus* para *Homo sapiens* teria ocorrido paralelamente em várias populações de *Homo erectus*, em diferentes locais, havendo provavelmente intercâmbio de genes entre as populações de *Homo sapiens*, nos diferentes estágios da sua evolução (Thorne e Wolpoff, 1992). A primeira teoria é baseada principalmente em estudos realizados com o DNA mitocondrial de indivíduos pertencentes às diferentes raças humanas. A segunda teoria tem sua base principal no estudo de fósseis de várias regiões e na ausência de evidências paleontológicas de uma passagem brusca de *Homo erectus* para *Homo sapiens*. Portanto, as duas teorias concordam quanto à origem africana da humanidade, discordando porém sobre quando viveu o ancestral comum africano: cerca de 200.000 anos AP para a teoria da Eva mitocondrial, e cerca de 1,8 ma. AP para a teoria multiregional (Relethford, 1998). Uma tentativa de conciliar as duas teorias é representada pelo modelo de assimilação (Smith et al., 1989, apud Relethford, 1998), de acordo com o qual os humanos modernos resultariam de uma mudança genética que ocorreu na África e que depois se espalhou por fluxo gênico e por mistura com as populações de *Homo sapiens* arcaico. Para justificar a origem única do genoma mitocondrial dos humanos modernos, Triesman (1995) levantou a hipótese que neste genoma ocorreu, há cerca de 200.000 anos AP, numa

pequena população africana, uma mutação mitocondrial favorável, mas letal quando em presença de genes nucleares diferentes. O novo genótipo se espalhou dentro da população que aumentou e saiu da África, cruzando com populações de *H. erectus*, com um intenso fluxo gênico entre as várias populações, e com o novo genoma mitocondrial se espalhando cada vez mais. Muitos antropólogos e arqueólogos sustentam que os fósseis hominíneos encontrados em grande abundância na Ásia mostram uma continuidade evolutiva, não somente nos caracteres morfológicos, mas também nas distribuições espaciais e temporais.

A teoria da origem africana recente foi apoiada pela descoberta na Etiópia, em 1997, de três crânios de *Homo sapiens* datados de 160.000 anos AP, cujo estudo levou cinco anos para ser completado e publicado (White, 2003). O mais completo dos três crânios mostra uma combinação de características de humanos arcaicos, modernos primitivos e atuais, fornecendo uma ligação entre os fósseis de *Homo sapiens* mais antigos da África (de 260.000 a 130.000 anos AP) e os mais modernos da Palestina (115.000 anos AP) (Stringer, 2003).

Por outro lado, anos antes já tinha sido encontrado na China o crânio fóssil de um humano moderno, inicialmente datado de cerca 200.000 anos AP. Portanto, este fóssil parecia mais antigo do que os exemplares existentes de homens modernos africanos, dando assim apoio à teoria multiregional. Além disso, o crânio tem características que o distinguem das formas européias e africanas de humanos arcaicos, aproximando-o da morfologia asiática atual. Isso sugeriria que a transição para o Homem moderno se deu localmente, conforme prevê o modelo multirregional (Meyer e Neves, 1994). Os defensores da teoria multiregional sustentam que os fósseis de *H. erectus* da China são semelhantes aos chineses modernos e que não haveria indícios de interrupções, devido à chegada de migrantes da África. Além disso, se os dados relativos à idade do *Homo erectus* de Solo (Java) forem confirmados (40.000 anos AP), a substituição do *Homo erectus* na Ásia ocorreu ao mesmo tempo da substituição dos neandertais na Europa. Assim, haveria recentemente 3 espécies de *Homo*: *H. erectus* presente ainda na Ásia, *H. neanderthalensis* na Europa, e o *H. sapiens* espalhado em quatro continentes. Atualmente, somente permaneceu o *Homo sapiens*, e não haverá com certeza novas espécies de *Homo*, pois não há mais espaço para novos eventos de especiação (Gould, 2002).

Assim, tanto na China quanto na África, pode ser documentada através dos fósseis a transição de *H. erectus* para *H. sapiens* arcaico e, depois,

deste para Homem moderno primitivo. No Pleistoceno médio os humanos da China apresentavam características faciais derivadas semelhantes às dos chineses atuais. Nesse contexto, parece que, durante o Pleistoceno médio e o início do Pleistoceno tardio, a evolução para *H. sapiens* se estendeu da África até a Ásia Oriental, através do Oriente Médio, ocorrendo um intenso fluxo gênico (Etler, 1996). Fósseis de *Homo sapiens* arcaicos começaram a aparecer nos fósseis chineses cerca de 300.000, e de humanos modernos cerca de 67.000 anos AP. Desta forma, a modernização do crânio ocorreu antes na Europa e na África.

Outros dados moleculares apresentam resultados conflitantes com os anteriores, indicando que humanos modernos de origem africana substituíram completamente as populações mais arcaicas na Ásia Oriental (Thorne e Wolpoff, 1996; Jin e Su, 2000). Entretanto, aqui também há divergência entre os dados obtidos a partir de DNA mitocondrial/cromossoma Y e os dados a partir dos autossomos/cromossomo X, sendo que estes últimos apontam uma data bem mais antiga para o ancestral comum dos humanos modernos da Ásia. As diferenças encontradas podem refletir diferenças nas avaliações dos tamanhos efetivos das populações, pois o DNA do cromossomo Y e das mitocôndrias é sujeito a deriva genética pela extinção de antigas linhagens. Há, também, uma certa resistência de aceitar os pressupostos da análise do DNA mitocondrial (Gibbons, 1992).

Há muita controvérsia sobre a rota do *Homo sapiens* para Leste. Provavelmente seguiu dois caminhos: um através da Ásia Central e o outro através do Sul da Ásia, a partir da Etiópia. Templeton (2002) afirma que as populações hominíneas da África e da Ásia no último meio milhão de anos, e talvez mais, permaneceram ligadas por um fluxo gênico contínuo, havendo ocasionalmente maiores migrações entre os dois continentes. Pelos dados moleculares houve pelo menos duas grandes expansões de populações africanas para a Ásia após a saída inicial do *Homo ergaster/erectus* há cerca de 1,7 - 1,8 ma. AP. A primeira ocorreu entre 400.000 e 500.000 anos AP, quando houve um aumento significativo da capacidade do crânio. A segunda expansão ocorreu entre 80.000 e 100.000 anos AP. Estas datas encontram respaldo na evidência fóssil, e estão de acordo com a teoria do surgimento de um *Homo sapiens* arcaico por volta de 500.000 anos AP. Certas características humanas modernas, como pequenas cristas supra-orbitais, fronte vertical e um mento bem demarcado aparecem inicialmente na África cerca de 130.000 anos AP, havendo em seguida

uma expansão saindo da África cerca de 90.000 anos AP, o que está de acordo com os dados do DNA do cromossoma Y e mitocondrial. Outros caracteres moleculares não estão de acordo com esta expansão, sugerindo que não houve uma substituição das populações locais mais antigas, mas sim um intercruzamento, apontado também pela heterogeneidade de frequências de certos caracteres na distribuição espacial (Templeton, 2002). Este quadro está de acordo com o modelo multiregional de Thorne e Wolpoff (1992), sendo ainda reforçado por uma análise molecular conduzida em duas populações humanas periféricas, que mostrou que a diversidade atual não resulta exclusivamente de uma única dispersão no Pleistoceno tardio (Wolpoff *et al.*, 2001).

Homo neanderthalensis

Descobertas de fósseis na Palestina mostraram que duas espécies de *Homo* coexistiram durante algum tempo naquela região, há cerca de 100.000 anos atrás (Pearson, 2000): *Homo sapiens* e *Homo neanderthalensis*. Desde a descoberta do primeiro fóssil na Alemanha no século XIX, a posição taxonômica dos chamados neandertais tem sido bastante discutida, sendo classificados ora como uma subespécie de *Homo sapiens* (*Homo sapiens neanderthalensis*) ora como uma espécie realmente distinta (*Homo neanderthalensis*), posição esta última mais aceita atualmente.

Não há um consenso quanto à origem e ao desaparecimento dos neandertais, grupo que apareceu no registro fóssil há cerca de 200.000 anos AP, desaparecendo cerca de 30-35.000 anos atrás (Figura 1). O Homem de Neanderthal foi substituído pelo homem moderno no Médio Oriente entre 45.000 e 40.000 anos AP e, na Europa entre 38.000 e 34.000 anos AP (Lewin, 1999). Há duas hipóteses sobre o desaparecimento dos neandertais. Segundo uma hipótese, eles evoluíram diretamente para o Homem moderno. Segundo uma outra hipótese, mais aceita, o desaparecimento dos neandertais está ligado à chegada de homens mais evoluídos vindos do leste (*Homo sapiens*).

Há também muitas controvérsias sobre a contribuição dos neandertais para o pool gênico dos humanos modernos. Para alguns, o seu desaparecimento é resultado do primeiro genocídio na história da humanidade, e para outros eles cruzaram com o *Homo sapiens*, e acabaram sendo absorvidos (Lewin, 1999). Cerca de 100.000 AP, os neandertais estavam espa-

lhados quase sem interrupção na Europa, de Gibraltar até o Oriente Próximo, e até a Ásia Central. Nesse período, na África e, possivelmente, no Médio Oriente, os humanos modernos estavam evoluindo a partir de uma linhagens de *Homo sapiens* arcaico. Na década passada, foram encontrados fósseis na Espanha (Atapuerca), datados de 300.000 anos AP, com características intermediárias entre o *Homo erectus* (ou *H. heidelbergensis*) e *H. neanderthalensis*. No mesmo local foram encontrados fósseis datados de 780.000 AP e que foram atribuídos a uma outra espécie (*H. antecessor*), muito próxima de *H. erectus/ergaster*. Segundo alguns paleoantropólogos espanhóis, esta espécie teria dado origem tanto ao Homem de Heidelberg e, posteriormente, aos neandertais, quanto à linhagem que levaria aos humanos modernos (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Gibbons, 1997; Balter, 2001). Também na África foram encontrados fósseis de *Homo* da mesma época (300.000 anos AP), com características intermediárias entre *H. heidelbergensis* e *H. sapiens* (Pearson, 2000).

Os neandertais apresentavam um cérebro de tamanho ligeiramente maior do que o dos humanos modernos, e uma face característica, na qual o nariz e os dentes dianteiros se projetavam para frente. A fronte subia suavemente ao invés de fazê-lo abruptamente como no Homem moderno. Existia, ainda, um espaço entre o último molar e a parte ascendente da mandíbula. A projeção para frente dos dentes inferiores eliminou o queixo. Existiam também várias outras diferenças entre os esqueletos do Homem de Neanderthal e do Homem moderno e, sob esse ponto de vista, não haveria dúvida de que se tratam de espécies diferentes, e não apenas de variações regionais. Descobertas recentes (Salzano, 1997), com base em DNA de fósseis, sugerem que os neandertais não contribuíram para o patrimônio genético do Homem moderno, e que as duas linhagens são muito distantes, com um ancestral comum que viveu entre 550.000 e 690.000 anos AP (Kings *et al.*, 1997). Entretanto estes dados não são considerados conclusivos por todos os paleoantropólogos (Relethford, 1998).

As expansões geográficas mais recentes

A expansão dos humanos modernos na Europa pode ser em grande parte determinada através de estudos genéticos e lingüísticos. Após o final da última glaciação, cerca de 13.000 anos AP, o surgimento da agricultura levou a um grande crescimento demográfico e à ocupação das diferentes regiões do continente europeu, a partir do início do Neolítico (10.000

anos AP). Em uma análise de componentes principais de 95 genes em populações europeias (Cavalli-Sforza, 2003) foi evidenciado: 1) que agricultores, saindo do Oriente Médio nesta época, se expandiram pela Europa misturando-se com os caçadores/coletores locais (primeiro componente), 2) que a variação apresenta um gradiente norte-sul (segundo componente), sugerindo uma correlação com o clima após o final da última glaciação; 3) que houve uma expansão mais recente a partir da região ao norte do Cáucaso e dos mares Negro e Cáspio, considerada como berço da língua indo-européia (terceiro componente); 4) e que outra expansão ocorreu posteriormente a partir da Grécia com direção ao sul da Itália, à Macedônia e ao Oeste da Turquia (quarto componente); e que a população da região basca, ocupada inicialmente por populações do leste, há 35.000 – 40.000 anos AP, se expandiu no final do Neolítico para o leste da Espanha e o sudoeste da França (quinto componente).

Portanto, a Europa recebeu várias ondas migratórias vindas do leste desde o paleolítico. No Neolítico, os agricultores levaram seus genes, sua cultura e língua indo-européia para a Europa, num lento processo de expansão. As características lingüísticas e genéticas típicas dos bascos talvez sejam consequência do fato que a sua localização numa região geograficamente isolada no extremo oeste europeu tenha impedido uma mistura genética com os agricultores do leste.

No continente americano os primeiros representantes da linhagem humana (*Homo sapiens*) chegaram entre 35.000 e 30.000 anos ou, segundo outros, por volta de 15.000 anos AP. Não há evidências de espécies humanas anteriores ao *H. sapiens*. O último período glacial ocorreu entre 30.000 e 13.000 anos A.P., com um pique em 18.000 anos AP, e nesta época, devido à grande quantidade de água retida nas calotas polares, o nível dos mares era muito mais baixo do atual, deixando assim seco o estreito de Bering, formando, entre 25.000 e 15.000 anos AP, uma ponte de terra (Beringia) entre a Ásia e a América.

Segundo uma teoria bastante aceita entre os antropólogos, a mais antiga migração de povos siberianos para a América deu origem aos paleoíndios, que povoaram todo o continente. Podem ter ocorrido várias ondas migratórias e não apenas uma (Cavalli-Sforza *et al.*, 1994; Cavalli-Sforza, 2003). Uma segunda migração ocorreu entre 15.000 e 10.000 anos atrás, dando origem às populações *Na-Dene*, que se estabeleceram no sul da Alasca e na costa noroeste da América do Norte, um pouco mais tarde dos *paleo-índios*. Bem mais recentemente, por volta de 1.200 anos atrás, al-

guns grupos *Na-Dene* migraram bem mais ao sul (Apaches e Navajos). Por volta de 10.000 anos atrás, ocorreu uma terceira onda de migração, que deu origem aos aleutinos e aos esquimós. Os primeiros ocuparam as ilhas Aleutas e os segundos o Alasca e a costa norte, chegando mais tarde até à Groenlândia. É possível que os índios *Na-Dene* e os esquimós-aleutinos tenham uma origem comum na Ásia. Os descendentes dos paleo-índios perderam quase completamente os alelos A e B do sistema sanguíneo ABO, enquanto o alelo A é conservado entre os *Na-Dene*, tendo uma frequência elevada entre os aleutinos. Os esquimós apresentam frequências de A e B semelhantes ao resto do mundo. As análises linguística, genética e cultural chegam a resultados semelhantes sobre a origem e evolução das populações humanas das Américas.

Sem dúvida, nem todos os paleoantropólogos concordam com este quadro tradicional do povoamento do continente americano, havendo controvérsias não somente quanto à época da chegada mas também quanto ao número de ondas migratórias no início da ocupação do continente americano. Alguns acreditam que a primeira migração deve ter ocorrido cerca de 31.000 anos AP e a segunda cerca de 18.000 anos AP, sendo que os *Na-Dene* e esquimós não teriam migrado independentemente, separando-se mais tarde na Beringia (Salzano, 1997). Há também paleoantropólogos (Lewin, 1999) que defendem a existência de uma única onda migratória. Neves *et al.* (1997) investigaram a morfologia craniana de fósseis de paleo-índios e verificaram que alguns não se enquadram nos padrões mongolóides, o que os levou a sugerir que deve ter ocorrido uma onda migratória vindo do Centro-Sul da Ásia por via marítima, antes da chegada dos asiáticos pelo estreito de Bering. Esta hipótese encontra um certo apoio nas pesquisas realizadas por Araújo e Ferreira (1997) com *Ancylostoma duodenale*, originário da Ásia e encontrado (ovos) em múmias pré-colombianas, com mais de 7.000 anos. Não podendo o parasita ter sobrevivido ao clima frio do norte da Ásia e da América, a sua presença somente pode ser explicada admitindo que foi introduzido por via marítima, a partir da Ásia. Esta também é a opinião de Dillehay (1997).

Num artigo recente, Neves e Hubbe (2003) rejeitam a possibilidade de migrações transpacíficas ou transatlânticas no final do Pleistoceno, e voltam a defender a hipótese que os primeiros americanos chegaram por via marítima, vindos da Ásia, e acompanhando o litoral até o estreito de Bering, alcançando a Alasca, de onde prosseguiram, sempre margeando a costa, para o extremo sul do Chile. Posteriormente, teriam alcançado, tam-

bém, a América do Sul pela rota costeira atlântica. Neste caso, o povoamento do continente americano teria se processado rapidamente, como é sugerido pela existência de um sítio arqueológico de 12.300 anos AP em Monte Verde, no sul do Chile, terminando assim as polêmicas dos arqueólogos em torno do “modelo Clovis”, que nega uma ocupação das Américas há mais que 12.000 anos AP. Este modelo se baseia na existência de caçadores de grandes mamíferos que utilizavam armas com pontas de pedra trabalhadas de uma maneira muito particular, encontradas inicialmente em sítios arqueológicos da América do Norte. Acreditava-se que uma vez que o povoamento tinha iniciado no extremo norte no continente, não poderiam ser encontradas provas da “cultura Clovis” em regiões mais ao sul, contemporâneas ou anteriores aos achados da América do Norte. Hoje, começa a ser aceita a idéia que a cultura Clovis não foi a primeira a se desenvolver nas Américas, sendo apenas a única ligada à caça de grandes mamíferos, que acabaram se extinguindo.

Assim, o continente americano teria sido colonizado por duas populações biológicas diferentes de *Homo sapiens*: uma ocorrendo a partir de 8.000 anos atrás e a outra anteriormente (Lahr, 1997). Como é documentado por vários crânios fósseis, a primeira delas tinha características mongolóides, e a outra características mais próximas às dos primeiros *Homo sapiens*, que há cerca de 70.000 anos atrás saíram do Norte da África e, passando pela Índia e ao sul do Himalaia, chegaram até o sudoeste asiático e, posteriormente, à Austrália. Mais tarde, os seus descendentes teriam se dirigido para o norte, pela via marítima litorânea, alcançando o estreito de Bering (Neves e Hubbe, 2003). De certo modo, essa nova visão da ocupação do continente americano está alinhada com as análises em nível molecular e que mostram uma multiplicidade de processos de colonização, extinção local e divergência morfológica acontecendo em diferentes escalas de tempo (Templeton 2002).

Os humanos devem ter chegado na Austrália por volta de 40.000 anos atrás, após transpor um trecho marítimo de cerca 80 km, tendo sido encontrados fósseis humanos datados de 39.000 anos. Alguns autores defendem a hipótese que o *Homo sapiens* deve ter chegado à Austrália entre 50.000 e 60.000 anos AP, vindo do sudeste da Ásia via ilha de Java, em uma época em que o nível das águas do Pacífico era mais baixo.

Segundo alguns paleoantropólogos o povoamento do extremo leste do Pacífico ocorreu entre 3.600 e 6.000 anos AP, por ancestrais dos polinésios vindo de Taiwan ou da China. A linguagem e a arqueologia apóiam a hipó-

tese de uma migração principal entre 2.000 e 1.000 anos AP, a partir de Taiwan e das Filipinas. Entretanto, o povoamento das ilhas da Oceania mais próximas ao continente asiático pode ter iniciado cerca de 33.000 anos AP (Gibbons, 2001).

Instalado nos 5 continentes, o Homem, após o final da última glaciação (13.000 anos AP), entrou numa nova etapa da sua história, caracterizada pelo advento da agricultura e da pecuária. O Homem deixou de ser um nômade, caçador/coletor, e se tornou um agricultor, em um processo muito rápido que, em poucos milhares de anos atingiu, a maioria das populações da Terra. Em todos os continentes a agricultura se espalhou a partir de alguns centros de origem para as regiões mais distantes, influenciando de uma maneira duradoura a distribuição espacial das populações humanas.

Assim, o quadro que emerge desta retrospectiva geral sobre a origem e a evolução do Homem, à luz das recentes descobertas de novos fósseis e dos dados moleculares, é bem diverso daquele hoje apresentado na maioria dos livros didáticos e nas revistas de divulgação científica. Espécies mais primitivas de hominíneos não foram substituídas, antes de se extinguir, por novas espécies, em um processo contínuo e gradual. A coexistência de várias espécies de hominíneos, com diferentes mosaicos de características novas e arcaicas, e a ocorrência de longos períodos de estabilidade evolutiva, estão mais de acordo com os padrões de uma evolução horizontal (cladogênese) do que com os de uma evolução vertical (anagênese).

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Thiago F. V. L. B. Rangel pelo auxílio na confecção da figura 1. Nosso programa de pesquisas em Ecologia e Evolução vem sendo continuamente apoiado pelo CNPq, CAPES e Fundação de Apoio à Pesquisa (FUNAPE/UFMG), através de diversas bolsas e auxílios.

REFERÊNCIAS

ARAUJO, A.; FERREIRA, L. F. Homens e parasitas – a contribuição da paleo-parasitologia para a questão da origem do Homem na América. São Paulo, *Revista da USP*, v. 34, p. 58 – 69, 1997.

- BALTER, M. In search of the first europeans. *Science*, v.291, p. 1722 – 1725, 2001.
- BERMUDEZ de CASTRO, J.M *et al.* A hominid from the lowe pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestors to Neandertals and modern humans. *Science*, v. 276, p. 1392-1395, 1997.
- BALTER, M. In search of the first European. *Science*, v. 291, p. 1722-1725, 2001.
- BROMAGE, T. G.; FRIEDMAN, J. Biogeographic and climatic basis for a narrative of early hominid evolution. *Journal of Human Evolution*, v. 28 p. 109 – 114, 1995.
- BRUNET, M. *et al.* A new hominid from the upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, v. 418, p. 145-151, 2002.
- CANN, R. L. Genetic clues to dispersal in human populations: retracing the past from the present. *Science*, v. 291, p. 1742 - 1748, 2001.
- CARROLL, S. B. Genetics and the making of *Homo sapiens*. *Nature*, v. 422, p. 849 - 856, 2003.
- CAVALLI-SFORZA, L. L. *Genes, povos e línguas*. São Paulo: Companhia das Letras, 2003.
- CAVALLI-SFORZA, L.L.; MENOZZI, P.; PIAZZA, A. *The history and geography of human genes*. Princeton: University Press, 1994.
- COPPENS, Y. L'évolution des hominids, de leur locomotion et de leurs environnements. In *Origine de la bipédie chez les hominidés*. (*Cahiers de paléanthropologie*). Paris, Editions du CNRS, 1991.
- DARWIN, C. *The descent of Man, and selection to relation to sex*. London: John Murray, 1871.
- de MENOCAL, P. B. Plio-Pleistocene african climate. *Science*, v. 270, p 53 - 59, 1995.
- DILLEHAY, T. D. Problemas e perspectivas na procura dos primeiros ameríndios. *Revista da USP*, v. 34, p. 28 – 33, 1997.
- DISOTELL, T. R. Origins of modern humans still look recent. *Current Biology*, v.90, p. 647 – 650, 1999.
- ELDREDGE, N.; GOULD, S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: SCHOPF, T. J. M. (ed.). *Models in Paleobiology*, San Francisco, Freeman, 1972, p. 82-115.
- FEAGLE, J. G. *Primate adaptation and evolution*. San Diego: Academic Press, 1999.
- FOLEY, R. *Apenas mais uma espécie única*. S. Paulo: EDUSP, 1993.
- FOLEY, R. Evolutionary geography of Pliocene hominids in African biogeography. In: BROMAGE, T.; SCHRENK, F. (eds.). *African Canindé, Xingó*, nº 3, Dezembro de 2003

- biogeography, climate change and early hominids evolution*. New York: Oxford University Press, 1997.
- GAGNEX, P.; VARK, A. Genetic differences between humans and great apes. *Molecular Phylogenetics and evolution*, v. 18, p. 2 - 13, 2000.
- GIBBONS, A. A new face for human ancestors. *Science*, v. 276, p. 1331-1333, 1997.
- GIBBONS, A. Which of our gene makes us human. *Science*, v. 281, p. 1432-1434, 1998.
- GIBBONS, A. The peopling of Pacific. *Science*, v.291, p. 1735 – 1737, 2001.
- GIBBONS, A. In search of the first hominids. *Science*, v. 295, p. 1214 - 1219, 2002.
- GOULD, S. J. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press, 1977.
- GOULD, S. J. Lucy on the Earth in stasis. *Natural History*, v. 9, n. 12 - 19, 1994.
- GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University, 2002.
- HACIA, J. G. Genome of the apes. *Trends in Genetics*, v. 17, p. 637 - 645, 2001.
- HAWKS, J. D.; WOLPOFF, M. H. The accretion model for neandertal evolution. *Evolution*, v. 5, p. 1474 - 1485, 2001.
- ISELL, L. A.; YOUNG, T. P. *Journal of Human Evolution*, v.30, p. 389-397, 1996.
- JIN, L.; SU, B. Native or immigrants: modern human origins in East Asia. *Nature Reviews Genetics*, v. 1, p. 126 - 133, 2000.
- JOBLING, M.; JACKSON, M. Human genome evolution. In: *Human genome*. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1996.
- KAY, R. F.; CALLUM, R.; BLYTHE, A. W. Anthropoid origins. *Science*, v. 275, p. 797 – 804, 1997.
- KRAMER, A.; CRUMMET, T. L.; WOLPOFF, M. H. Out of Africa and in to Levant: replacement or admixture in western Asia? *Quaternary International*, v. 75, p. 51 – 63, 2001.
- LAHR, M. M. A origem dos ameríndios no contexto da evolução dos povos mongolóides. *Revista USP*, n. 34, p.72 – 81, 1997.
- LEAKEY, R. E. *Origens*. São Paulo: Melhoramentos/Editora da Universidade de Brasília, 1980.

- MARSHALL, E. Pre-Clovis sites fight for acceptance. *Science*, v.291, p. 1730-1732, 2001.
- NEVES, W.; ZANINI, M. C.; MUNFORD, D.; PUCCIARELLI, H. M. O povoamento da América à luz da morfologia craniana. *Revista da USP*, v. 34, p. 96 – 105, 1997.
- NEVES, W.; HUBBE, M. Luzia e a saga dos primeiros americanos. *Scientific American (Brasil)*, v. 2, p. 24 – 31, 2003.
- PEARSON, O. M. Human evolution: radiations in the last 300.000 years. In: *Nature Encyclopedia of Life Science*, London: Nature Publishing Group, <http://www.els.net>, 2000.
- PICKFORD, M. What caused the first steps towards the evolution of walkie-talkie primates? In: *Origem de la bipédie chez les hominidés.(Cahiers de Paléanthropologie)*. Paris: Editions du CNRS, 1991.
- SALZANO, M. F. Solução final para o enigma do homem de Neandertal. *Ciência Hoje*, v. 22, p. 10 – 11, 1997.
- SALZANO, M. F. As origens extracontinentais dos primeiros americanos: as evidências dos sistemas genéticos clássicos. *Revista da USP*, v. 34, p. 34 - 43, 1997.
- STRINGER, C. Out of Etiópia. *Nature*, v. 423, p. 692 - 695, 2003.
- STUMPF, M. P. H. e GOLDSTEIN, D. Genealogical and evolutionary inference with human Y chromosome. *Science*, v. 291, p. 1738 – 1742, 2001.
- TATTERSALL, I. Once we were not alone. *Scientific American*, v. 13, n. 2, p. 20-27, 2003.
- TEMPLETON, A. Out of Africa again again. *Nature*, v. 416, p. 45 – 51, 2002.
- THORNE, A. G.; WOLPOFF, M. H. The multiregional evolution of humans. *Scientific American*, v. 266, n. 4, p. 28 – 33, 1992.
- VIGNAUD, P. *et al.* Geology and paleontology of the upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature*, v. 418, p. 152 – 155, 2002.
- WILSON, A.C. e CANN, R.L. The recent african genesis of humans. *Scientific American*, v. 266, p. 20 – 27, 1992.
- WHITE, T. D.; ASFAWI, B.; DEGUSTA, D.; GILBERT, H.; RICHARDS, G.; SUWA, G.; HOWELL, F. C. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash Ethiopia. *Nature*, v. 423, p. 742-747, 2003.

WOLPOFF, M. H.; HAWKS, J.; FRAYER, D. W.; HUNLEY, K. Modern human ancestry at the peripheries: a test of the replacement theory. *Science*, v. 291, p. 293- 296, 2001.

WOOD, B. Hominid revelations from Chad. *Nature*, v. 418, p. 133 –135, 2002.

WOOD, B.; COLLARD, M. The human genus. *Science*, v. 284, p. 65 –71, 1999.