

CONTEXTO EVOLUTIVO DOS PRIMEIROS PRÉ-HUMANOS

As relações entre os macacos vivos e os seres humanos modernos estão sendo efetivamente estabelecidas, mas é muito mais difícil posicionar os macacos [N.T.: “apes”, *no original*] fósseis na árvore da vida, porque a morfologia esquelética compartilhada nem sempre significa história evolutiva compartilhada. Selecionar os táxons fósseis que pertencem ao ramo da árvore da vida que leva aos modernos humanos daqueles que pertencem a outros ramos estreitamente relacionados é um desafio considerável.

Os pesquisadores que descobriram e analisaram as evidências fósseis deixadas pelo *Ardipithecus ramidus* são enfáticos, afirmando que ele é um dos primeiros pré-humanos. Reivindicações semelhantes também já foram feitas por outros grupos de pesquisa, analisando evidências fósseis anteriores.

Este artigo de revisão examinará as dificuldades de fundamentar essas conclusões e estudará a evolução no contexto dos primeiros pré-humanos. Ofereceremos interpretações alternativas sobre a localização do *Ardipithecus ramidus*, do *Orrorin* e do *Sahelanthropus* na árvore da vida.

Relacionamentos e ancestrais

Todos os organismos vivos hoje são os ramos terminais que estão no topo da árvore da vida, e todos os organismos que já viveram estão em ramos interiores dessa árvore. A maioria dos ramos extinguiu-se antes que eles atingissem o topo e, portanto, embora a diversidade dos tempos modernos seja impressionante, os animais vivos hoje são apenas uma pequena fração de todos os tipos de animais que viveram no passado.

No século XIX, o único meio de relacionar os seres vivos, era por meio da morfologia dos tecidos duros e moles. Durante a primeira metade do século XX, novas linhas de evidências moleculares começaram a emergir, seguidas, mais recentemente, pelas evidências genéticas. As conclusões de todas essas análises são consistentes com os resultados de uma análise molecular recente, baseada em uma super matriz mitocondrial e nuclear de genes retirados dos gêneros *Pan*, *Homo*, *Gorilla* e *Pongo*, que gerou um padrão de relacionamentos entre os seres humanos e todos os grandes primatas.

Todas as análises apontam que os chimpanzés e bonobos (ou seja, *Pan troglodytes* e *Pan paniscus*) e os outros paninos extintos são mais estreitamente relacionados com os humanos modernos (e com os demais pré-humanos extintos) do que com os gorilas atuais.

Portanto, os humanos e os paninos são considerados espécies irmãs. Alguns desses dados podem ser usados para gerar hipóteses sobre o momento da separação dos ancestrais dessas espécies. Várias linhas de evidências sugerem que o ancestral comum dos humanos e dos paninos provavelmente

viveu no período compreendido entre 8 e 4 milhões de anos atrás, e, muito provavelmente, entre 6 e 4 milhões de anos atrás.

Apesar de estarem mais próximos uns dos outros, há substanciais diferenças morfológicas, moleculares e comportamentais entre chimpanzés e bonobos, por um lado, e os humanos modernos por outro. É simplista pensar que só pré-humanos sofreram mudanças evolutivas significativas desde o ancestral comum mais recente (ACMR). O registro fóssil africano sugere que pouquíssimas linhagens de mamíferos permaneceram inalteradas desde o Mioceno tardio (10 a 5 milhões de anos atrás).

No entanto, existem sólidas razões lógicas, baseadas na morfologia dos esqueletos modernos, para apoiar a inferência de que o esqueleto do ACMR entre paninos e humanos teria mais características em comum com os atuais paninos do que com os humanos atuais.

Reconstruindo antepassados

Um conceito importante na reconstrução filogenética é o morfotipo-ancestral, uma compilação dos recursos derivados, primitivamente partilhados pelas espécies irmãs, como *Pan* e *Homo*.

Cada espécie atual tem um grau diferente de aproveitamento das características da espécie ancestral, sendo mais ou menos divergentes em relação ao seu último ancestral comum. Isso afeta a capacidade de reconstruir a morfologia do ancestral comum a partir do estado atual das espécies. Nos casos em que os graus são divergentes, o morfotipo-ancestral pode ser uma aproximação imperfeita ou mesmo conter erros, gerando imprecisões relativamente importantes, ao invés de conduzir a formulações precisas e exatas do ancestral. Dado que os seres humanos modernos e os macacos existentes hoje são o que restou e, provavelmente, são membros terminais altamente especializados após diversas radiações, a reconstrução precisa do morfotipo-ancestral entre os homínios se mostrou problemática.

Os recentes esforços para definir o conjunto de morfotipos do ancestral homínio, provêm do pressuposto de que o *Ardipithecus ramidus* seria um caule homínio e tais estudos ilustram bem os problemas inerentes. Deveria a descoberta de um suposto fóssil homínio criar uma reviravolta nas previsões sobre o morfotipo-ancestral, tendo como base a riqueza de dados comparados entre ele e as espécies existentes, ou deveria o fóssil ser submetido a comparações com hipotéticos morfotipos-ancestrais, para encontrar aquele que melhor se adequasse, comparando diversas evidências e reavaliando criticamente se a posição filogenética do novo fóssil contradiz cada uma das hipóteses?

[N.T.: **Níveis elevados de Homoplasia**]

Se o *ramidus* não é de fato um pré-humano, seria necessária (como observado pelos seus apoiadores) a confluência de uma série de especializações compartilhadas, desenvolvidas em paralelo entre o *Ardipithecus* e os pré-humanos mais recentes. Mas o cenário oposto, em que o *Ardipithecus* é assumido como sendo um hominino, requer níveis extraordinariamente elevados de homoplasia entre os grandes antropóides sobreviventes. Há diferentes apelos para a navalha de Occam, baseando-se na dimensão da perspectiva filogenética. Os construtores baseiam-se em uma perspectiva taxonomicamente mais inclusiva e centrada nos hominóides; a perspectiva centrada nos homininos tardios é taxonomicamente mais exclusiva [N.T.: *Conceito de homoplasia: Semelhança estrutural decorrente de paralelismo ou convergência evolutiva, e não de ancestralidade comum*].

Em um tema relacionado, ao avaliar as relações filogenéticas de pré-humanos extintos, as comparações são muitas vezes limitadas aos seres humanos modernos ou aos grandes antropóides, mas essa simples dicotomia pode levar a suposições incorretas sobre as interpretações das polaridades cline-morfológicas e as associações de características funcionais ou comportamentais específicas [N.T.: *Conceito de cline: gradação de um caráter fenotípico ou genotípico, geralmente relacionada a uma alteração também gradativa de uma característica ambiental ou geográfica*].

[N.T.: **Comparações com primatas não bípedes**]

A tentação é assumir que as características que distinguem os seres humanos modernos e os grandes antropóides estão relacionadas aos comportamentos únicos dos humanos modernos. No entanto, os precursores dos antropóides sobreviventes ao Mioceno, e os seres humanos modernos, foram anatomicamente, e, talvez, comportamentalmente, bem diferentes dos grandes antropóides modernos, e muitas características associadas exclusivamente com os modernos seres humanos podem ser retenções primitivas ou especializações que têm relações funcionais e comportamentais mais amplas.

Por exemplo, a posição e a orientação do forame magno e aspectos da anatomia da bacia e do fêmur, que distinguem os seres humanos modernos dos grandes antropóides, geralmente identificada como sendo exclusivamente relacionadas com o bipedalismo, são, de fato, também encontradas em primatas não-hominídeos, com diferentes comportamentos locomotores. Para resolver esse problema, uma comparação mais ampla é necessária, tornando possível delinear o universo de possibilidades funcionais e comportamentais possíveis, bem como uma apreciação mais crítica em que características existentes nos humanos modernos ou ausentes entre os grandes símios não devem simplesmente presumir “autapomorfias” (ou seja, especializações únicas) da linhagem. Um olhar amplo para as espécies estreitamente

relacionadas, existentes e extintas, deve ser um componente importante de qualquer análise de um suposto pré-humano antigo.

[N.T.: **Sahelanthropus, Orrorin e Ardipithecus**]

As justificativas detalhadas para a inclusão de *Sahelanthropus*, do *Orrorin* e do *Ardipithecus* no clado hominino variam de acordo com as análises das regiões anatômicas, mas há três pontos principais para concedê-los a condição de pré-humanos. O primeiro ponto envolve uma redução no tamanho e uma mudança na morfologia dos caninos, acompanhada pela perda parcial ou total dos caninos superior e inferior e do terceiro pré-molar, além de uma redução no grau de dimorfismo sexual [N.T.: *diferença morfologia entre os sexos*], associada com mudanças na organização social. A segunda envolve a localização e orientação dos forame magnuns e inferências sobre a postura ereta, e o terceiro envolve recursos da pelve e outros elementos pós-cranianos preservados, que implicam uma dependência do bipedalismo. Em cada caso, a suposição é que esses complexos personagens e seus comportamentos inferidos são únicos e, portanto, limitados ao clado hominino.

A morfologia canina que compartilham o *Ardipithecus* e o *Sahelanthropus* com homininos mais tardios é, talvez, a evidência mais convincente para apoiar seu *status* de pré-humano, mas é importante reconhecer que, durante o Mioceno tardio, uma série de homínídeos viviam na Eurásia (por exemplo, o *Oreopithecus*, o *Ouranopithecus* e o *Gigantopithecus*) e também desenvolveram pequenos caninos ou um conjunto de caninos e pré-molares reduzidos, presumivelmente como resultado de mudanças paralelas no comportamento alimentar, em resposta à mudança nas condições ecológicas. Assim, essas alterações não são, de fato, únicas de homininos, e é possível que semelhantes respostas evolutivas poderiam ter ocorrido ao mesmo tempo em vários homínídeos africanos, e não apenas na linhagem hominina (pré-humana).

[N.T.: **O forame magno e os ossos pós-craniais**]

O forame magno posicionado mais anteriormente e orientado de forma horizontal em seres humanos modernos em comparação com os grandes símios existentes tem sido relacionado com a postura mais ereta e com a locomoção bípede em pré-humanos. No entanto, as comparações com outros primatas, especialmente gibões e alguns macacos de face curta, sugerem que essa característica é mais amplamente associada com diferenças no comprimento da cabeça e da face, em vez de unicamente com o bipedalismo. A distinção entre bonobos e os chimpanzés a esse respeito, e a sobreposição entre a morfologia do bonobo, do *Sahelanthropus* e do *Ardipithecus* conferem mais apoio a essa alegação.

As provas pós craniais para o bipedalismo do *Orrorin* e do *Ardipithecus kadabba* envolvem principalmente a inclinação dorsal da falange próxima do pé (presume-se que pertença ao *Ardipithecus kadabba*, mas a partir de um horizonte geológico sem associação crânio-dentária), e a morfologia do fêmur proximal do *Orrorin*. No entanto, elas são parecidas com as características pós-cranianas dos homínios, que também são propensos a serem funcionais em árvores, com comportamentos associados a uma locomoção arbórea, por meio de quadrupedia e também de bipedalismo. Da mesma forma, a alegação de que o *Ardipithecus ramidus* era um bípede facultativo está viciada, porque se baseia em inferências altamente especulativas sobre a presença da lordose lombar e em relativamente poucas características da pélvis e dos pés, muitas das quais também ocorrem no *Oreopithecus*, que é adaptado apenas às árvores.

Morfologia compartilhada e ancestral comum

Morfologia compartilhada não significa necessariamente uma história comum. Na maior parte da História, foi sistemática a suposição de que existe uma relação direta entre a semelhança morfológica e o parentesco genético, isto é, quanto mais partes semelhantes no esqueleto de dois táxons, tanto maior a sua relação. Para táxons existentes, essa hipótese pode ser testada com base em evidências moleculares. Tais dados, quer por conta própria ou em combinação com evidências morfológicas, foram utilizados nos esforços para tentar resolver as relações entre os táxons, incluindo aquelas dentro de grandes clados de mamíferos médios a grandes. Mas, mesmo nessa 'macro' escala, é evidente que uma substancial semelhança de fenótipos esqueléticos nem sempre significa uma evolução compartilhada recentemente. Há muito tempo, Lankester sugeriu a utilização do termo homoplasia, no campo da morfologia encontrada em espécies irmãs, mas não no seu MRCA. Tal morfologia dá a impressão de que os dois táxons são mais estreitamente relacionados do que realmente são e, por causa da homoplasia, pode ser confundida com uma similaridade de derivados (ou sinapomorfia), o que dificulta as tentativas de reconstruir relacionamentos.

[N.T.: Ruído da Homoplasia]

Pode-se lidar com os efeitos da confusão causada pela homoplasia se o “ruído” gerado por ela for menor, em comparação com a força do “sinal” filogenético. Mas em algumas tentativas para inferir relações entre primatas superiores sobreviventes utilizando dados esqueléticos (na forma de tradicionais meios não-métricos ou de características geradas a partir de dados métricos) a relação entre o “ruído” e “sinal” foi da ordem de 1:2. Os resultados dessas análises não foram apenas frustrantes e inconclusivos, mas, quando eles foram comparados com o padrão de relações gerados usando dados moleculares, alguns também foram enganosos. Outros pesquisadores sugerem que esse

péssimo desempenho deveu-se à exclusão de dados dos taxóons-fósseis, mas isso é discutível, porque características dos tecidos moles (que não existem nos dados fósseis) são capazes de gerar um padrão de relações existentes entre os primatas superiores, que é consistente com a evidência molecular. Se isso não é causado apenas pela ausência de fósseis, deve haver algo sobre a evidência de tecido duro. Mas, felizmente, nem todos os tecidos duros são problemáticos, pois também podem produzir resultados congruentes com as relações encontradas por meio de dados gerados a partir de evidências moleculares, com as regiões anatômicas contendo uma alta razão entre o “sinal” e o “ruído”. Isso sugere que o problema-base pode ser com a natureza dos dados e/ou com a escala de pesquisa, e não com a metodologia cladística.

Não é uma boa notícia para os paleoantropólogos que o tipo de dados fornecidos pelo registro fóssil (que é, principalmente, relacionado à morfologia craniodental - tecido duro) parece ser particularmente propenso à homoplasia, quando utilizado nesse nível taxonômico.

[N.T.: **Primatas do Mioceno**]

Há também evidências comparativas para concluir que a homoplasia precisa ser levada em conta na construção de hipóteses sobre as relações entre a maioria dos primatas na árvore da vida.

Embora existam evidências moleculares e morfológicas esmagadoras para um padrão *Pan-Homo-Gorilla-Pongo* das relações entre os hominíneos existentes, a análise de caracteres morfológicos selecionados pode ser usada para inferir um padrão *Pongo-Homo-Pan-Gorilla* de relacionamentos, mas esse padrão seria quase certamente causado por homoplasias. Da mesma forma, a homoplasia complica a resolução das relações de primatas fósseis, como o *Sivapithecus*, o *Morotopithecus* e o *Chororapithecus*. Além disso, estudos evolutivos de outros clados de mamíferos africanos durante o mesmo período de tempo, com paleoambientes semelhantes aos dos hominíneos (como bovinos, equinos, elefantes, carnívoros e macacos do velho mundo) apontam para substanciais e recorrentes homoplasias. Não há nenhuma razão para supor os primatas eram imunes a extinções simpátricas ou à sincrônia nas tendências adaptativas morfológicas e filogenéticas, usando meios semelhantes para enfrentar os desafios ecológicos.

O ponto importante é que as semelhanças devem ser examinadas com maior distância nas determinações de relações filogenéticas, porque a homoplasia, bem como as incertezas na determinação da polaridade das transformações das características, tem o potencial de gerar “ruído” substancial que serve para confundir as tentativas de elaboração de hipóteses confiáveis sobre as relações estudadas. Essas considerações têm implicações claras para a elaboração de hipóteses sobre a posição filogenética do *Ardipithecus*, do *Sahelanthropus* e do *Orrorin*.

Mesmo que as partes estudadas dessas espécies tenham algumas características derivadas em relação aos hominíneos do Plioceno posterior, seria temerário simplesmente assumir que essas características são imunes à homoplasia, especialmente quando outros aspectos de seus respectivos fenótipos são consistentes com uma relação mais distante com o clado hominíneo.

Simplicidade ou Complexidade na Filogenia

Há duas escolas de pensamento sobre a reconstrução da história evolucionária humana. Uma é ancorada no princípio da parcimônia e tem pouca ou nenhuma consideração sobre a homoplasia no entorno ou dentro do clado hominídeo, e considera que a única coisa que 'sabemos' é que a história evolutiva de cada espécie de primata superior existente dispõe de um série de primatas ancestrais e descendentes, que pode ser rastreada até ao MRCA de todos os primatas superiores. Apesar de evidências fósseis sugerirem a presença de clados extintos, tais clados não são necessários, de forma que apenas os ancestrais diretos dos táxons existentes são importantes. Assim, a hipótese mais adequada para tal visão de mundo é que táxons extintos são ancestrais de descendentes vivos até que se prove o contrário.

Mas, dado que os registros fósseis de outros grupos de mamíferos africanos mostram uma diversidade de linhagens extintas, com muitas evidências substanciais de homoplasia, uma alternativa e, talvez, a hipótese mais prudente é que uma espécie fóssil deve ser considerada apenas um ancestral em potencial de outra, se a sua morfologia é concordante com a hipótese do morfotipo do ancestral e não há autapomorfias. Essas diferentes abordagens levaram a debates na comunidade antropológica sobre se a forma da história evolutiva humana é semelhante a uma escada ou anagenética, envolvendo uma série de espécies em tempos sucessivos, ou como um arbusto ou cladogenética, com várias linhagens colaterais extintas. As evidências apontam para a cladogênese como a hipótese válida.

Por exemplo, embora uma única espécie de orangotango, *Pongo pygmaeus*, exista hoje em Bornéu e Sumatra (algumas autoridades reconhecem uma segunda espécie: *Pongo abelii*), sabemos a partir do registro fóssil que esse é um táxon remanescente, pertencente a uma radiação de diversos pongídeos, que se originaram 13 milhões anos atrás, durante o Mioceno e Plio-Pleistoceno. O registro fóssil inclui provas de vários subespécies ou espécies extintas de *Pongo* na Eurásia, bem como uma série de gêneros da subfamília *Ponginae* no Mioceno (isto é, *Lufengpithecus*, *Ankarapithecus*, *Sivapithecus*, *Khoratpithecus*, e provavelmente o *Gigantopithecus*). Alterações climáticas e ecológicas durante o Mioceno tardio, associadas com uma era do gelo, coincidiu com uma queda acentuada na diversidade dos hominídeos, e pelo fim do Mioceno, os pongíneos haviam desaparecido em grande parte das regiões

que antes habitavam, sobrevivendo apenas nas florestas subtropicais e tropicais do sudeste da Ásia. Durante o Pleistoceno, a gama de Pongos estendia-se do sul da China para dentro do continente até as ilhas do sudeste da Ásia. Mas uma combinação de mudanças e flutuações climáticas e a chegada dos caçadores humanos sofisticados forçaram uma redução significativa na área dos orangotangos, eventualmente levando à sua distribuição restante atualmente.

Esse contexto é fundamental para a apreciação da aparente diversidade dos supostos primeiros hominíneos. Atualmente, quatro espécies são reconhecidas, mas alguns pesquisadores deram a entender que esses táxons poderiam ser melhor subdivididos em uma ou duas espécies de *Ardipithecus*. Obviamente, comparações detalhadas são necessárias para resolver esses problemas taxonômicos, mas com base na contagem das diferenças morfológicas entre as espécies e no que já sabemos sobre a diversidade dos hominídeos durante o Mioceno tardio, na Eurásia e na África, não seria inesperado ou surpreendente termos múltiplos gêneros e linhagens.

A Escala na Reconstrução Filogenética

Em sistematizações de primatas geralmente não há nenhum problema com os tecidos duros, para estabelecer relações entre espécies tão díspares como os lêmures, os Macacos do Velho Mundo e os símios. No entanto, no caso de táxons intimamente relacionados ou táxons-tronco, a combinação de homoplasias, a manutenção de características primitivas e as incertezas sobre a polaridade das sequências de características utilizadas na análise cladística gera um “ruído” que pode sobrecarregar o “sinal” modesto gerado pelo relativamente pequeno número de características que separam cada espécie de outra, do MRCA ou dos membros tronco das suas linhagens-irmãs. O problema é de escala taxonômica; métodos que funcionam bem para grandes unidades taxonômicas podem ser ineficazes ou gerar resultados enganosos quando aplicados a táxons intimamente relacionados.

Dois exemplos de incertezas sobre as relações entre os táxons arcaicos de hominíneos ilustram o problema da escala. Como atualmente definido, os *Australopithecus* não são (quase certamente) um grupo monofilético, ou clado, mas um conjunto parafilético que forma um caule de espécies a partir do qual o *Homo* e o *Paranthropus* aparentemente têm sua ancestralidade. Cinco espécies são atualmente reconhecidas: *Au. anamensis*, *Au. afarensis* (incluindo *Au. bahrelghazali*), *Au. africanus*, *Au. garhi* e o recente *Au. Sediba*. Desses, o *Au. anamensis* e o *Au. afarensis* são espécies irmãs e viveram em tempos sucessivos, mas as relações de *Au. garhi* e *Au. sediba*, bem como a relação entre as espécies de *Australopithecus*, de *Paranthropus* e de *Homo*, ainda não estão resolvidas. Um segundo exemplo diz respeito aos *Paranthropus*. É amplamente majoritária nas análises cladísticas de hominídeos primitivos, a

conclusão de que os hominíneos arcaicos megadônticos da África Oriental e Austral (isto é, o *P. boisei* e o *P. robustus*) são táxons-irmãos, caso em que há motivos para reconhecer esse clado como um gênero (ou seja, os *Paranthropus*).

[N.T.: Os próximos trechos do artigo são muito bons, mas possuem muitos termos técnicos de Anatomia e Fisiologia, por isso, tive que fazer uma pesquisa à parte para traduzi-los melhor]

Casos de Advertência originários do Sul da Ásia e da Toscana

A lógica dita que o táxon hominíneo mais antigo deve ser distinguível do morfotipo-ancestral por pelo menos uma característica derivada, ou sinapomorfia, compartilhada com hominíneos tardios. Os candidatos óbvios para análise de sinapomorfias são aquelas características relacionadas à gordura facial, à encefalização, aos incisivos menores e mais verticais, à redução no tamanho total e no grau de dimorfismo sexual dos caninos, à modificação do P3 associada a uma redução na afiação do canino superior, à megadontia pós-canina, bem como a recursos especializados na coluna vertebral, pélvis, coxas e pés associados com adaptações à postura ereta e ao bipedalismo terrestre.

Na verdade, as provas invocadas para apoiar a hipótese de que o *Ar. ramidus* pertence ao clado hominíneo inclui seu incisivos relativamente pequenos, caninos pequenos e exibindo ligeiro dimorfismo sexual, uma coroa mesial do P3 encurtada e relativamente pequena, a falta de polimento nos caninos superiores, uma face relativamente curta e anteriormente colocada em relação ao forame magno, e uma pélvis com o íliaco medianamente lateral, um reduzido istmo do íliaco, uma sínfise púbica curta nas partes inferior e superior, a espinha ilíaca inferior e posterior mais proeminente e uma junção ciática discretamente maior. Essas características continuam sendo vistas como alegadas sinapomorfias hominíneas, suportando exames minuciosos, mas elas estão no cerne do argumento em favor do *Ardipithecus* ser um hominíneo.

Apenas um quarto de século atrás, a comunidade antropológica aprendeu, ou deveria ter aprendido, uma dura lição sobre como as ligeiras homoplasias [N.T.: no original está “easily homoplasy”] podem levar a interpretações erradas. A lição vem do *Ramapithecus punjabicus*, um hominídeo do Mioceno, que viveu no sul da Ásia. Seu focinho curto e suas mandíbulas robustas, seus caninos pequenos, grossos e esmaltados, com molares de bunodontes [N.T.: bunodontes são mamíferos com dentes molares com cúspides arredondadas e pouco desenvolvidas], foram amplamente interpretadas como evidência de que

era um hominíneo. Porém, bem rápido, as evidências oriundas do relógio molecular do DNA, combinado com muito material fóssil adicional recuperado durante a década de 1980, deixou claro que o *Ramapithecus* era, na verdade, uma fêmea do *Sivapithecus*, que é quase certamente um parente próximo do orangotango.

Uma história mais cautelosa é fornecida pelo *Oreopithecus bambolii*, um hominídeo do Mioceno tardio cujos restos foram encontrados na Itália. Seus restos fósseis foram encontrados em sítios na Toscana e na Sardenha que, durante o Mioceno (cerca de 7-8 milhões de anos atrás), estavam localizados em ilhas do norte do Mediterrâneo.

O *Oreopithecus* foi descrito pela primeira vez em 1872, mas foi após as descobertas do paleontologista suíço Johannes Hurzeler, na década de 1950, que uma apreciação clara da sua anatomia foi obtida. Embora os dentes e o crânio do *Oreopithecus* sejam exclusivamente especializados, o seu esqueleto pós-cranial confirma que é um hominídeo (isto é, um membro do clado que inclui os grandes macacos e os humanos modernos), suas relações precisas ainda são debatidas. Mas em um número de características-chaves ele é o mais primitivo de todos os hominídeos e é considerado um dos melhores troncos para os hominídeos, possivelmente relacionado aos hominídeos do Mioceno tardio da Europa continental.

O instrutivo sobre o *Oreopithecus* em relação ao desenvolvimento das hipóteses sobre as relações do *Ar. ramidus* é que o *Oreopithecus* é uma espécie de hominídeo que é tão conhecida anatomicamente (ou seja, quase cada osso no esqueleto é representado) que se pode ter certeza de que não é um membro do clado hominíneo, no entanto, compartilha muitas semelhanças anatômicas com hominíneos tardios, incluindo algumas características que são, geralmente, consideradas exclusivamente associadas ao comportamento bípede. As semelhanças compartilhadas incluem: incisivos pequenos e verticalmente implantados, caninos relativamente pequenos, um P3 pequeno e não-setorial com uma alta incidência de metacones proeminentes, ausência ou uma pequena diástema (espaço) na linha dos dentes superiores, uma sínfise mandibular verticalmente orientada [N.T.: a sínfise mandibular é uma pequena estrutura em forma de crista que divide as mandíbulas], o forame mental situado no alto do corpo mandibular [N.T.: O forame mental é uma abertura no mento (queixo) localizada abaixo do segundo dente pré-molar. Pelo forame emerge o nervo mental], um rosto curto ortognático, um processo mastóide-zigomático anteriormente colocado, apófise nasal anterior projetada e uma profunda depressão na parte palmar da falange terminal do polegar, indicando um bem desenvolvido tendão flexor do polegar.

As semelhanças compartilhadas associadas com o comportamento bípede são: o forame magnum situado anteriormente, curtas e largas lâminas ilíacas,

pequenas sínfises púbicas inferiores e superiores [N.T.: *Uma sínfise é um tipo de articulação sólida que une elementos esqueléticos e permite pouca movimentação*], uma bem desenvolvida espinha ilíaca ântero-superior, uma espinha isquiática grande, côndilos [N.T.: *côndilos são saliências arredondadas na extremidade do osso*] medial e lateral do fêmur distal semelhantes em tamanho, possivelmente associados com um ângulo bicondilar.

O conjunto impressionante de características compartilhadas com hominíneos fósseis levou Hürzeler a deduzir (e não sem justificativa) que o *Oreopithecus* era um hominíneo fóssil, mas essas características podem ser interpretadas como homoplasias, ou características primitivas retidas dos hominídeos. O *Oreopithecus* é um exemplo clássico de como um hominídeo do Mioceno tardio pode adquirir, de forma independente, um conjunto de estruturas funcionais complexas da dentição, crânio, mãos, quadril e membros posteriores que têm semelhanças com funcionalidades especializadas e associadas unicamente com a linhagem hominínea e, assim, incentivar os investigadores a suposições erradas sobre as relações evolutivas.

O *Oreopithecus* destaca os perigos inerentes de assumir, sem críticas, que as semelhanças compartilhadas são uma indicação segura de relacionamento ou que os primatas existentes são um guia adequado para analisar a diversidade comportamental dos extintos. A lição que *Oreopithecus* proporciona é fundamental para o debate sobre como interpretar as relações dos primeiros supostos hominíneos. Demonstra como características consideradas especializações hominíneas podem ter sido adquiridas de forma independente, em uma linhagem não-hominínea, e são associadas com comportamentos que são funcionalmente relacionadas, mas não necessariamente relacionadas especificamente com o bipedalismo terrestre.

Implicações para a Paleoantropologia

Há um número impressionante de contrastes entre a morfologia dos chimpanzés/bonobos e os humanos modernos, mas as diferenças entre os primeiros paninos e os primeiros hominíneos eram poucas e quase certamente muito sutis. A hipótese atual é que os primeiros paninos teriam, em algum estágio de sua evolução, projetado seus rostos para acomodar mandíbulas alongadas, com relativamente pequenos e largos dentes de mastigação e existência de dimorfismo sexual nos dentes caninos.

Hominíneos primitivos tinham um aparelho mastigatório que combinava com seus dentes de mastigação de tamanho modesto e caninos menos dimórficos sexualmente. Quanto ao sistema locomotor, foi levantada a hipótese de que os paninos iniciais eram uma combinação de espécies arbóreas e quadrúpedes terrestres, adaptados à escalada vertical, com membros adaptados a um comportamento de suspensão nas árvores e, possivelmente, para o nodelismo [N.T.: *caminhar sobre as juntas dos dedos das mãos e sobre os pés*], enquanto

os hominíneos primitivos mostrariam adaptações no esqueleto para outra estratégia de locomoção, que incluiria o bipedalismo terrestre por longos períodos.

No entanto, esse cenário implica que a única opção para um hominídeo antigo de 7 a 4 milhões de anos, que compartilhasse algumas características com hominíneos mais tardios é que ele seria um hominíneo-tronco. As lições do *Ramapithecus* e do *Oreopithecus* sugerem que os investigadores devem ser céticos sobre esse pressuposto, que deixa de lado a forte possibilidade de que nem todos os supostos hominíneos, com as características do *Ar. ramidus*, possa resistir a um escrutínio crítico. Muitas dessas características podem ser encontradas também no *Oreopithecus*, e, assim, a possibilidade de que algumas dessas características, ou todas, possam ser primitivas de hominídeos ou homoplasias, não pode ser esquecida. O *Ardipithecus* da África (ao contrário das espécies insulares do norte do Mediterrâneo) tem uma morfologia crânio-dental mais conservadora (ao contrário também da especializada morfologia crânio-dental do *Oreopithecus*) e que precede cronologicamente à primeira ocorrência de hominíneos indiscutíveis (como o *Au. Anamensis*, de 4,2 milhões de anos atrás), mas isso não diminui a probabilidade de homoplasias em potencial. De fato, alguém poderia argumentar que as homoplasias seriam mais prováveis, dado a ecogeografia compartilhada e porque o *Ar. ramidus* provavelmente tem mais relações filogenéticas com hominídeos primitivos do que o *Oreopithecus*.

[N.T.: **Sobre o Australopithecus sediba**]

Esta revisão debruçou sobre a probabilidade de a homoplasia complicar a identificação de táxons de hominídeos de 7 a 4 milhões de anos, como inequívocos hominíneos primitivos, mas o mesmo é válido para o contexto evolutivo dos dois esqueletos de hominíneos inequívocos recuperados na África do Sul, no sítio da Caverna de Malapa: o *Au. sediba*. Nesse caso, a discussão tem um complicador, que é o fato de um dos esqueletos serem de um espécime jovem e não haver dados suficientes sobre a variação intra-espécie, mas o debate é análogo. Em vez de debater a condição de hominídeo ou de hominíneo, o debate é sobre se algumas características do crânio (por exemplo, as protuberâncias supra-oculares) e o esqueleto pós-craniano (por exemplo, o ílio) dos dois espécimes de Malapa são elementos suficientes para classificá-los como pertencentes ao gênero *Homo*, e não ao gênero *Australopithecus*. As analogias podem ir mais a fundo, pois assim como os pesquisadores envolvidos na análise do *Ar. ramidus* dizem que sua morfologia, em muitos pontos, se assemelha à dos chimpanzés e dos bonobos (por exemplo, as mãos e os pés do *Ar. ramidus*, que foram preservados em grande parte, são semelhantes às dos grandes antropóides africanos), Berger e seus colegas indicaram que grande parte da morfologia dos membros do *Au. sediba* é compartilhada com a dos outros *Australopithecus*.

Nós enfatizamos que não estamos afirmando que a presença de homoplasia em torno do clado hominíneo, e as outras limitações metodológicas às análises filogenéticas mencionadas acima, levam os esforços para recuperar as relações evolutivas ao fracasso. Também não estamos reivindicando que *Ar. ramidus*, o *Sahelanthropus tchadensis* e o *Orrorin tugenensis* não são definitivamente hominíneos. Estamos, no entanto, defendendo que os paleoantropólogos, que realizaram consideráveis e muito valiosos esforços de campo, com achados fósseis premiados como os de Aramis, Toros-Menalla, e Lukeino-Malapa, devem reconhecer as deficiências potenciais de seus dados, quando forem criar hipóteses para as relações entre as espécies. Nós instamos, professores e alunos, a refletirem sobre as publicações com interpretações filogenéticas desses táxons, como sendo uma dentre uma série de interpretações possíveis.

Entretanto, o resto de nós deve concentrar-se no desenvolvimento de métodos e abordagens que contribuem para a discriminação entre os caracteres filogeneticamente informativos e as homoplasias. Por exemplo, existem novos métodos de imagem muito melhores, que fornecem detalhes morfológicos. Alguns desses métodos fornecem acesso não-destrutivo à microestrutura dos fósseis.

Não há motivo para que a evolução dos grandes primatas africanos de 10 milhões de anos atrás não seja tão complexa quanto a observada nos outros mamíferos durante o mesmo período de tempo. Também não há qualquer motivo, especialmente com base nas lições do *Ramapithecus* e do *Oreopithecus* (que ainda estão frescas nas mentes dos pesquisadores), para assumir que hominíneos não estão sujeitos às mesmas limitações e incertezas na análise filogenética, como os outros primatas fósseis.

Ao dar a devida consideração e parcimônia na reconstrução de morfotipos ancestrais, bem como às influências da homoplasia e à determinação correta das polaridades das características, a possibilidade de que um ou mais dos primeiros supostos hominíneos represente uma haste hominídea e não um tronco hominíneo deve ser considerada plausível, talvez até mesmo preferível. No entanto, as evidências fósseis de Aramis, Toros-Menalla, Lukeino e sítios de Malapa, podem sobreviver às refutações críticas, comparativas ou não, na próxima década, enquanto forem surgindo mais evidências sobre os primeiros estágios da evolução humana.

Comentários postados na Comunidade Paleoantropologia do Orkut

Euder Monteiro:

O título original trouxe a palavra “homininos” ao invés de pré-humanos. Os homininos são os integrantes da subtribo *Hominina*. Essa subtribo faz parte da tribo *Hominini*, subfamília *Homininae* (pronuncia-se “hominine”), família *Hominidae* (pronuncia-se “hominide”, e é mais conhecida como família dos Hominídeos).

Atualmente, apenas o *Homo sapiens* integra a subtribo dos homininos, mas várias espécies extintas fizeram parte dela no passado, dentre as quais podemos citar:

1. Todas espécies extintas do gênero *Homo* (*Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo floresiensis* e outras);
2. Todas as muitas espécies dos gêneros *Australopithecus* e *Paranthropus* (que eram como chimpanzés bípedes);
3. O gênero *Kenyanthropus*;
4. E os mais antigos e controversos: *Orrorin tugenensis*, *Sahelanthropus tchadensis* e o *Ardipithecus ramidus*. Este artigo trata dessas espécies.

Os outros integrantes da tribo *Hominini* são as duas espécies de chimpanzés (*Pan troglodytes* e *Pan paniscus*) que integram a subtribo *Panina*.

Para facilitar a compreensão pelos leigos, trocaremos a palavra hominino pela palavra pré-humanos, quando não prejudicar a compreensão técnica.

Fernando Bilharinho:

Mais uma vez me chama a atenção a "pobreza" do português. Está ficando parecido com a história do “apes” e “monkeys”.

Hominoid = Hominóide (gibão, orangotango, gorila, chimpanzé e homem).

Hominid = Hominídeo (orangotango, gorila, chimpanzé e homem)

Hominines = Homininos (gorila, chimpanzé e homem)

Hominin = ? (homem).

Nunca vi *hominin* traduzido para o português. Talvez o melhor seja traduzir como hominíneo. Observem a lógica: *hominid* => *hominídeo*, *hominin* => *hominíneo*. Que tal?

Euder Monteiro:

Como você percebeu, estou traduzindo *Hominin* como pré-humano ou hominino, tendo em vista que esta subtribo abarca tão somente os integrantes dos gêneros *Homo*, *Australopithecus*, *Paranthropus* e *Kenyanthropus* e, talvez, o *Ardipithecus*, o *Sahelanthropus* e o *Orrorin*. Porém, há o problema de se traduzir *Hominines* também como homininos...

Como você pode perceber, o termo pré-humano também não é correto porque nem todos os integrantes desses gêneros são ascendentes diretos do *Homo sapiens*: a maioria são colaterais.

Talvez o melhor mesmo é chamá-los de hominíneos, como você propôs.

Fernando Bilharinho:

Pois é, nos textos traduzidos de revistas, como *Scientific American*, observo que fazem confusão com os nomes justamente por não haver um termo para “hominines” e “hominins”. Se eu estivesse traduzindo, por exemplo o livro do Richard Klein, eu teria que criar um novo termo. Acho que hominíneos pode ser o mais adequado para o *Homo* e seus parentes (*Australopithecus*, *Kenyanthropus* e *Paranthropus*). Quanto ao *Sahelanthropus*, ao *Orrorin* e ao *Ardipithecus* cada um poderá chegar a uma conclusão ao final do artigo.

Francisco Maximiano:

Dura a vida dos paleoantropólogos! Mas eu já imaginava: "Não é uma boa notícia para os paleoantropólogos que o tipo de dado fornecido pelo registro fóssil (que é, principalmente, relacionado à morfologia craniodental - tecido duro) pareça ser particularmente propenso à homoplasia, quando utilizado nesse nível taxonômico."

Será que temos um ponto para os “splitters”?

Bom, na minha opinião os autores são “splitters”, e bons “splitters”!

A complexidade, parece cada vez mais evidente, de ser levada em conta na análise filogenética. É engraçado, mas sempre defendi isso. Assim como pequenas diferenças morfológicas não são o suficiente para classificar novas espécies, as possíveis homoplasias também devem ser consideradas com cuidado. Neste ponto, ferramentas matemáticas e cada vez mais sofisticadas análises estatísticas se fazem imprescindíveis.

Fernando Bilharinho:

Algumas partes do texto precisam ser lidas com bastante cuidado, especialmente por existirem termos com os quais a maioria de nós não lida no dia-a-dia e que, por isso, podem gerar entendimento errado.

Andei estudando alguma coisa sobre anagênese e cladogênese (citadas no subtítulo "Simplicidade e Complexidade em Filogenia").

Quando lidamos com fósseis é difícil dizer com certeza se estamos diante de caso de anagênese ou cladogênese pelo grande número de lacunas que assumimos existirem.

Teoricamente, se uma espécie não deu origem a outra e de repente criou asas (literalmente), continua sendo a mesma espécie. Mas se um paleontologista encontrar fósseis, um com asa e outro sem asa, certamente considerará os fósseis como pertencentes a espécies diferentes.

Assim, se a espécie humana for considerada quase um "continuum" (uma árvore com poucos galhos) poderíamos considerar o *Australopithecus afarensis* e o *Homo sapiens* uma mesma espécie! Muito louco!

A quantidade de fósseis de hominídeos (Família *Hominidae*) encontrados por volta de 10 a 15 milhões de anos fala a favor da existência de grande número de espécies ao mesmo tempo. Por algum motivo ficou muito difícil para essas espécies sobreviverem e apenas umas poucas ficaram.

Podemos imaginar que algo semelhante aconteceu na África entre 2 e 5 milhões de anos atrás. Ou então podemos supor que não existiram tantas espécies assim e poderíamos traçar um "continuum" do *Homo sapiens* até o *Homo erectus* ou o *A. afarensis*, por exemplo.

Eu, como já disse antes, prefiro a hipótese cladogênica, com mais espécies, mas não com tantas espécies pois tenho uma tendência "lumper". Não há como negar que o complexo *rhodesiensis-heidelbergensis* originou o *sapiens* e o *neanderthalensis*. Não há como querermos dizer, por exemplo, que uma espécie não identificada que existiu há 3 milhões de anos produziu duas linhagens que já naquela época evoluíram independentemente para *sapiens* e *neanderthalensis* (temos provas genéticas que o ancestral das duas espécies viveu há cerca de 600 mil anos e não há 3 milhões de anos).

Francisco Maximiano:

Lembram-se que já coloquei este tipo de problema aqui? "Mas se um paleontologista encontrar fósseis, um com asa e outro sem asa, certamente considerará pertencentes a espécies diferentes." No caso me referi a

hominídeos com pequenas diferenças (que poderiam ser étnicas), diante dos quais dispusésemos apenas da morfometria (análise métrica de características morfológicas) para analisar os crânios dos mesmos.

A respeito da homoplasia, soube que muitos paleontólogos têm recorrido ultimamente à softwares com modernas técnicas estatísticas para conseguirem filtrar os ruídos.

Euder Monteiro:

Esse artigo levou [levou a homoplasia] às últimas consequências!

Uma coisa me chamou a atenção nessa parte final do artigo: o autor considera provável que o *Australopithecus sediba* pertença, na verdade, ao gênero *Homo*, tendo em vista que possui várias partes de sua anatomia muito semelhantes às espécies do nosso gênero.

Lembrei-me das dúvidas sobre o *Homo habilis* que, na prática, é um *Australopithecus* e, para mim, só foi incluído no gênero *Homo* porque tem um cérebro ligeiramente maior (além de algumas outras pequenas características, naturalmente).

Parece-me que tanto o *Homo habilis* quanto o *Australopithecus sediba* estão em uma nebulosa zona de transição entre gêneros. Fascinante!

SOBRE O ARTIGO:

Autores: Bernard Wood & Terry Harrison, publicado na revista "Nature".

Bernard Wood é da Universidade George Washington e Terry Harrison é do Departamento de Antropologia da Universidade de Nova York.

Traduzido por: Euder Monteiro. (N. T. = Nota do tradutor – algumas vezes, uma nota foi usada apenas para introduzir um trecho do artigo).

(revisado por Fernando Bilharinho – 21.12.2011)