

Danilo Vicensotto Bernardo^{1,2}
Walter Alves Neves³
Tamires Carolina Campos^{1,4}

ANTROPOLOGIA BIOLÓGICA E PALEOANTROPOLOGIA: EXEMPLOS DA PESQUISA BRASILEIRA

BIOLOGICAL ANTHROPOLOGY AND PAEOANTHROPOLOGY: EXAMPLES FROM BRAZILIAN RESEARCH

¹ Laboratório de Estudos em Antropologia Biológica, Bioarqueologia e Evolução Humana – LEAB, Instituto de Ciências Humanas e da Informação, Universidade Federal do Rio Grande.

² Docente permanente do Programa de Pós-Graduação em Antropologia – PPGAnt, Instituto de Ciências Humanas, Universidade Federal de Pelotas, danilobernardo@furg.br.

³ Instituto de Estudos Avançados – IEA, Universidade de São Paulo, waneves@ib.usp.br.

⁴ Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Antropologia – PPGAnt, Área de Concentração em Arqueologia, Instituto de Ciências Humanas, Universidade Federal de Pelotas, tamirescarolinacampos@gmail.com.

RESUMO

A paleoantropologia é um campo que apresenta baixa difusão na ciência brasileira. Esse fato pode ser explicado devido à complexidade e competitividade da área, além da dificuldade de acesso, caso o pesquisador não pertença a um grande centro de pesquisa. Pensando nisso, apresentamos dois caminhos viáveis para aqueles pesquisadores que se interessem em estudar Evolução Humana, mantendo-se vinculados as instituições brasileiras. O primeiro caminho apresentado, é a realização de sínteses teóricas críticas, aprofundando o conhecimento difundido pela disciplina. O segundo caminho apresentado, defende a produção de pesquisas competitivas, a partir do fundamento científico de falsificabilidade e replicabilidade através da utilização de dados já publicados, objetivando colaborar com debates vigentes e possibilitar interpretações alternativas. Com o intuito de exemplificar esses caminhos, apresentamos uma síntese quanto as origens do gênero humano, e a primeira saída da África. Em seguida, realizamos uma análise com metodologia alternativa, baseada em dados presentes na literatura especializada, contribuindo para a discussão quanto a posição taxonômica do *Australopithecus sediba*. Por fim, demonstramos as possíveis contribuições que a Antropologia Biológica brasileira pode trazer para os estudos macroevolutivos humanos.

PALAVRAS-CHAVE: Evolução Humana; *Australopithecus sediba*; Gênero *Homo*.

ABSTRACT

Paleoanthropology is a field that has low diffusion in Brazilian science. This fact can be explained due to the complexity and competitiveness of the area, in addition to the difficulty of access, if the researcher does not belong to a big research center. With this in mind, we present two viable paths for those researchers who are interested in studying Human Evolution, while remaining linked to Brazilian institutions. The first path presented is the realization of critical theoretical syntheses, deepening the knowledge disseminated by the discipline. The second path presented, defends the production of competitive research, based on the scientific basis of falsifiability and replicability using data already published, aiming to collaborate with current debates and enable alternative interpretations. To exemplify these paths, we present a summary of the origins of human genus, and the first departure from Africa. Then, we performed an analysis with alternative methodology, based on data present in the specialized literature, contributing to the discussion regarding the taxonomic position of *Australopithecus sediba*. Finally, we demonstrate the possible contributions that Brazilian Biological Anthropology can bring to human macroevolutionary studies.

KEYWORDS: Human Evolution; *Australopithecus sediba*; Genus *Homo*.

INTRODUÇÃO: - “DÁ PARA ESTUDAR EVOLUÇÃO HUMANA NO BRASIL?”

A antropologia possui diferentes ramificações teórico-metodológicas. Dentre essas ramificações, também denominadas Escolas, se encontra a Escola Antropológica Estadunidense que possui um número significativo de adeptos entre os cientistas, não apenas norte-americanos, mas também de outras tradições e regiões geográficas (BUIKSTRA, 2006). Essa Escola se divide em quatro campos¹ distintos: a Antropologia Cultural, a Arqueologia, a Antropologia Linguística e a Antropologia Biológica² (LARSEN, 2010). É nesse último campo que se desenvolve o suporte teórico-metodológico da Paleoantropologia (LARSEN, 2010; LEWIS et al, 2012), disciplina responsável pelo estudo da trajetória evolutiva humana e seus desdobramentos (LARSEN, 2010). A Paleoantropologia é definida como o estudo dos hominínios fósseis (LEWIS et al, 2012), podendo ser definida também, de forma mais ampla, como o estudo dos primatas extintos da linhagem humana (WELKER, 2017). Tem por objetivo principal, a interpretação do comportamento humano relacionado ao ambiente natural ao qual está inserido (YESHURUN, 2013).

Por contemplar uma série de questões amplas e complexas, os paleoantropólogos se utilizam do diálogo com diferentes campos científicos na busca pela compreensão da trajetória biológico-evolutiva humana e de seus ancestrais sob o maior número de aspectos possíveis (LEWIS et al, 2012). Dentre as ciências utilizadas nesse esforço pode-se citar a Arqueologia, a Biologia Evolutiva, a Geologia, a Primatologia e a Tafonomia, entre outros (ECKHARDT, 2000; JURMAIN et al, 2009; RELETHFORD, 2017), sendo que dessa última, se apropria em expressiva monta para o delineamento de seu arcabouço teórico-metodológico-interpretativo (BOYD & SILK, 2009). A multidisciplinaridade é imprescindível à Paleoantropologia e incentiva a utilização de diferentes olhares para a compreensão dos fenômenos envolvidos na nossa trajetória no planeta Terra (FREEMAN & HERRON, 2007).

Considerando a profundidade e a variação cronológica dos objetos de estudo da disciplina, o cenário sob o qual as pesquisas paleoantropológicas são desfraldadas é bastante peculiar (VRBA, 2007; TURNER & O'REGAN, 2007; KOUFOS, 2007; LARSEN, 2010; WELKER, 2017). Quando se investiga as origens da linhagem hominínia, por uma questão cronológica e biogeográfica, os esforços são restringidos a algumas áreas e achados do Velho Mundo, mais especificamente à África e ao Oriente Próximo (TATTERSALL, 2012). Raciocínio semelhante se aplica às investigações sobre as origens do gênero *Homo*, com dispersão restrita a

¹ A Antropologia norte-americana é composta por quatro especialidades distintas (Antropologia Cultural, Arqueologia, Linguística e Antropologia Biológica), conhecidas como “os quatro campos da Antropologia” (“*four fields*”).

² Classicamente, esse campo é conhecido também por Antropologia Física. Considerando o movimento de alteração da nomenclatura clássica e da própria proposta deste dossiê, adotaremos, daqui em diante, a nomenclatura Antropologia Biológica para designar o campo.

áreas da África e da Eurásia, e em um recorte cronológico de cerca de dois e meio milhões de anos antes do presente (daqui em diante grafado apenas como AP) (SIMPSON, 2015).

Neste sentido, e de maneira geral, o estudo da disciplina é desenvolvido em um contexto extremamente complexo e competitivo (HAWKS, 2004) e de difícil acesso para estudiosos de fora dos grandes centros de pesquisa, tanto em termos de execução das investigações quanto em termos de difusão dos conhecimentos (NEVES et al, 2015). São raras, para não dizer raríssimas, as incursões de cientistas sul-americanos e independentes dos centros tradicionais (i.e. externos às universidades norte-americanas, europeias ou asiáticas, por exemplo) em pesquisas paleoantropológicas originais e de ponta (para um exemplo recente dessas exceções ver SCARDIA et al, 2019, 2020).

Sendo assim, são poucas as alternativas para quem deseja estudar Paleoantropologia – e o seu “produto” mais famoso – a Evolução Humana, no Brasil³. Basicamente, com exceção da escolha natural de emigração para alguma instituição estrangeira, ou, ainda, algum outro tipo de colaboração técnico-científica com centros especializados, existem dois caminhos mais ou menos acessíveis para quem se interessa em realizar estudos nessa disciplina, vinculados exclusivamente a instituições brasileiras.

O primeiro desses caminhos é o de se dedicar às grandes revisões e sínteses teóricas, aprofundando e atualizando os conhecimentos gerados na disciplina e organizando-os, inclusive de maneira crítica, para a difusão e a popularização dos temas tratados em Paleoantropologia. Temos ótimos casos de produções resultantes de esforços neste sentido, como os trabalhos de Neves (2006), que demonstrou que a origem humana, assim como a de todas as outras formas de vida no planeta, é resultado de um longo processo de encadeamento de novidades evolutivas; o de Santos (2014), que apresentou uma grande reflexão sobre a história da humanidade a partir de suas relações genealógicas; o de Da-Gloria (2014), que debateu, entre outras questões, a importância da interação entre aspectos biológicos e aspectos culturais para o desenvolvimento da história de vida que observamos em nossa espécie e em nossos ancestrais mais próximos; e o de Abrantes (2020), que, em um grande esforço teórico na interface das ciências humanas e biológicas, discute as diferentes posições adotadas pela Antropologia no que diz respeito ao papel que a cultura tem desempenhado no desenvolvimento e na evolução humanas.

Já uma segunda possibilidade, viável, de se produzir, às margens dos grandes centros, pesquisa minimamente competitiva na linha de estudos paleoantropológicos, envolve a leitura e interpretação – ao pé da letra – de alguns

³ NEVES (2002, comunicação pessoal). O “reconhecimento” dessas limitações, assim como do da estratégia em se produzir ciência na área no Brasil se deu, entre outros momentos, logo no início da relação acadêmica entre dois dos autores deste artigo (WAN e DVB). A frase que acompanha o subtítulo dessa seção (“Dá para estudar Evolução Humana no Brasil?”) é oriunda, e constitui uma homenagem, àquela conversa inicial, ocorrida em 2002.

fundamentos básicos do método científico, como delineado por Popper (1959), notadamente a falseabilidade e a replicabilidade (POPPER, 1972). Nesse cenário, a pesquisa se desenvolve, além da revisão bibliográfica criteriosa da utilização de dados já publicados por outros autores, com o objetivo de se corroborar ou não achados e conclusões, propor novos experimentos e métodos analíticos e possibilitar interpretações alternativas. Trabalhos dessa natureza já permitiram que a pesquisa paleoantropológica brasileira, entre outros exemplos, sugerisse que as origens biológicas dos primeiros hominínios, representantes do gênero *Homo*, coalesceria com populações ancestrais nativas da Ásia ou do Cáucaso e não da África (NEVES & BERNARDO, 2011), ou, ainda, que uma das espécies da linhagem humana, o *Homo naledi*, possa ser considerado uma subespécie, endêmica do sul africano, de *Homo habilis* e não necessariamente uma nova espécie (NEVES et al, 2017).

Neste trabalho temos quatro objetivos primordiais: i) contextualizar a prática da pesquisa paleoantropológica na ciência brasileira; ii) apresentar um exemplo de síntese crítica de revisão bibliográfica, dissertando sobre as origens do gênero humano e a primeira emigração da África; iii) demonstrar a utilização, sob métodos analíticos alternativos, de dados apresentados na literatura especializada para a discussão da posição taxonômica de uma espécie hominínia (*Australopithecus sediba*); e, iv) apresentar, em uma breve síntese, possíveis colaborações da Antropologia Biológica brasileira para o estudo da macroevolução humana.

MESTRES DO PLANETA⁴: LENDO E INTERPRETANDO AS PESQUISAS SOBRE A ORIGEM E DISPERSÃO DO GÊNERO *HOMO* E A PRIMEIRA SAÍDA DA ÁFRICA

A questão da origem do nosso gênero (*Homo*) e sua expansão para fora da África, essa última denominada em inglês de *Out of Africa 1*, foi sempre um assunto extremamente polêmico na Paleoantropologia (KLEIN, 2009a). Tornando-se mais complexo, nas duas últimas décadas (ANTÓN et al, 2014), principalmente a partir de descobertas ocorridas fora do continente africano, mais especificamente as ocorridas no Cáucaso a partir de meados dos anos 1990 (VEKUA et al, 2002; GABUNIA et al, 2002).

Até o início dos anos 2000 o cenário predominantemente aceito pela comunidade científica era a de que nosso gênero, *Homo*, havia surgido na África, sendo seus primeiros representantes o *Homo habilis* e o *Homo rudolfensis*; o primeiro encontrado na Tanzânia (Garganta de Olduvai) e no Quênia, nos arredores do Lago Turkana, e o segundo apenas nessa última localidade (LEAKEY et al, 1964; LEAKEY, 1973, 1974; DAY et al, 1976; WOOD, 1999). Ambos estão datados por volta de 1,8 milhões de anos AP (ANTÓN, 2012). Quase que ao mesmo tempo

⁴ Referência ao título do livro publicado por Tattersall (2012).

teria surgido o *Homo ergaster* e o *Homo erectus*, cujos representantes mais antigos também foram encontrados na África. Para muitos autores o *Homo ergaster* seria apenas uma variante africana do *Homo erectus* (WOOD & COLLARD, 1999; TATTERSALL, 2013; ANTÓN et al, 2014).

Ainda sob esse cenário, a proposta filogenética era a que se segue: o *Homo habilis* teria dado origem ao *Homo rudolfensis* que teria dado origem ao *Homo ergaster*, ancestral do *Homo erectus* (STRAIT et al, 1997; WOOD, 1999). Em princípio, esse último teria sido o primeiro hominídeo a deixar a África, tendo chegado ao extremo oriente e ao sudeste asiático por volta de 1,6 milhões de anos AP (ANTÓN et al, 2014).

Apesar de linear e intuitivamente confortável, esse cenário já apresentava alguns problemas desde o início. O primeiro é que *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, e *Homo ergaster* são praticamente contemporâneos entre si (WOOD & COLLARD, 1999; KLEIN, 2009b; HERRIES et al, 2020). Assim, fica difícil sustentar a proposta de que haveria uma relação de ancestralidade/descendência entre eles (KIMBEL & VILLMOARE, 2016). O segundo é que o *Homo rudolfensis* apresenta uma dentição muito grande (megadontia), ao passo que *Homo habilis* e *Homo ergaster/erectus* apresentam uma dentição pequena (KIMBEL, 2009). Portanto, colocar esses hominídeos numa mesma linha filética envolveria um fenômeno raro, a reversão evolutiva (WAKE et al, 2011). *Homo habilis*, com seus dentes pequenos (ROBINSON, 1965), dando origem a descendentes com grandes dentes, como os *Homo rudolfensis* (SCHRENK et al, 1993) que, por sua vez, teria sido o ancestral de *Homo ergaster* e *Homo erectus*, espécies que voltaram a apresentar dentes pequenos (ZAIM et al, 2011). Tal “manobra” não constitui uma relação filogenética parcimoniosa (CELA-CONDE & AYALA, 2003; HAWKS, 2004).

No entanto, uma outra característica falava a favor dessa sequência evolutiva: a capacidade craniana desses fósseis (STRAIT et al, 1997). O *Homo habilis* tem cerca de 600 cm³ de capacidade craniana (LEAKEY et al, 1964; TOBIAS, 1987), o *Homo rudolfensis*, cerca de 750 cm³ (HOLLOWAY, 1983) e o *Homo erectus/ergaster*, cerca de 850 cm³ (MCHENRY & COFFING, 2000; ANTÓN et al, 2014). Entretanto, apesar dessa sequência progressiva em termos de capacidade craniana, essas cifras não podem ser levadas em consideração pelo seu valor absoluto: a capacidade craniana tem que ser relativizada pelo tamanho corporal (HOFFMAN, 1983). Nosso conhecimento sobre esse aspecto, notadamente em *Homo habilis* e *Homo rudolfensis*, é bastante difuso e só é acessível através de uma série de cálculos e ponderações (SNODEGRASS et al, 2009), mas está claro que na transição para *Homo ergaster/erectus* houve um aumento significativo de massa corporal (RIGHTMIRE, 2004). Portanto, o aumento do cérebro nesse intervalo pode ser simplesmente resultante do aumento corporal como um todo e não necessariamente o resultado de seleção natural agindo sobre inteligência propriamente dita (TATTERSALL, 2008, 2016).

As inconsistências sobre o modelo tradicional não param por aí: a dife-

renciação entre *Homo ergaster/erectus* também pode ser bastante questionada (BAAB, 2008). Para a maioria dos autores que se dedicaram à questão ao longo do tempo, ela era perfeitamente justificável. Apesar de capacidades cranianas similares, os *Homo ergaster* apresentavam uma morfologia craniana mais grácil e arredondada (TATTERSALL, 2013), ao passo que os *Homo erectus* apresentavam uma morfologia mais robusta, crânios muito baixos e angulosos e duas proeminências ósseas bastante desenvolvidas sobre as órbitas oculares e na parte traseira da calota craniana (ANTÓN, 2002). Para os que pensavam dessa maneira, ou seja, que constituiriam duas espécies distintas, o *Homo ergaster* teria dado origem ao resto da evolução humana, ao passo que o *Homo erectus* teria sido um fim de linha evolutiva (BAAB, 2016). De outro lado, os que não aceitavam uma classificação dual dos fósseis envolvidos, justificavam que essas diferenças na morfologia craniana poderiam, por exemplo, representar apenas uma diferença entre machos e fêmeas da mesma espécie, com o *Homo erectus*, podendo, ainda, incluir espécimes de *Homo habilis* nessa amplitude de variação (SPOOR et al, 2007). Para esses pensadores, *Homo erectus* poderia assim ser compreendido como “um ponto de partida” amplo e diversificado para o gênero *Homo* (THORNE & WOLPOFF, 1981; WOLPOFF et al, 1994a, 1994b; 2000; WOOD, 2011).

Em síntese, mesmo no período anterior à primeira década do século XXI, a polêmica sobre a origem e a variabilidade de nosso gênero já era bastante complexa (HENNEBERG, 1988; MILLER, 1991; BRÄUER & MBUA, 1992; MANZI, 2016; SCHROEDER et al, 2017). Tudo isso, entretanto, se tornou ainda mais confuso, com a descoberta de cinco crânios muito bem preservados e muito bem datados em Dmanisi, na República da Geórgia, entre 1995 e 2005 (GABUNIA et al, 2000, 2002; RIGHTMIRE et al, 2019). Esses crânios foram encontrados muito próximos entre si e numa mesma camada geológica datada de 1,8 milhões de anos AP. Não há dúvidas de que esses fósseis fazem parte do gênero *Homo*. Mas uma análise mais detida desse material mostra que parte desses fósseis pode ser atribuída a *Homo habilis*, parte a *Homo ergaster* e parte a *Homo erectus* (SPOOR et al, 2007). Isso não seria um problema se não fosse o fato que esses fósseis certamente pertenciam a uma mesma população, tendo em vista sua proximidade no sítio escavado e o fato já mencionado de que eram contemporâneos.

Essa alta diversidade morfológica encontrada em Dmanisi (RIGHTMIRE et al, 2006) fez com que os especialistas em paleoantropologia revisassem a interpretação que haviam feito sobre os materiais africanos, de que somente espécimes de *Homo erectus* poderiam ter deixado o continente rumo a Eurásia. Aqui cabe um parêntese. A comunidade paleoantropológica divide-se entre dois grupos: os “*lumpers*” que tendem a acomodar a variabilidade dos hominínios fósseis em uma ou poucas espécies altamente variáveis, e os “*splitters*” que costumam acomodar essa variabilidade em várias espécies distintas, praticamente definindo uma nova espécie a cada novo achado (DERRICOURT, 2009; HUBLIN, 2014; SCHWARTZ et al, 2015). O material de Dmanisi tem sido focado por ambas as escolas. Entretanto, em 2013, David Lordkipanidze, o paleoantropólogo que encontrou os fósseis em

Dmanisi, e vários outros colaboradores (LORDKIPANIDZE et al, 2013), publicaram uma interpretação revolucionária e radical: todos os hominínios fósseis datados entre 1,8 e 1,6 milhões de anos AP da África, do Cáucaso e da Ásia pertenceriam a uma mesma e única espécie altamente variável: o *Homo erectus* (LORDKIPANIDZE et al, 2013). Portanto, uma postura de “lumpers” radicais. Com isso deixariam de existir as seguintes espécies: *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* e *Homo ergaster*.

Mas como Lordkipanidze e colaboradores chegaram a essa conclusão? Eles simplesmente estudaram a variabilidade craniana e dentária de espécies de nossos parentes mais próximos, chimpanzés e gorilas, bem como das populações de *Homo sapiens* atuais. Ao fazê-lo, descobriram que a variabilidade morfológica dos primeiros *Homo*, incluindo aí os cinco crânios de Dmanisi, não ultrapassa a variabilidade intra-específica presente nesses grandes primatas e que, portanto, poderiam ser perfeitamente acomodados em numa única espécie (LORDKIPANIDZE et al, 2013; RIGHTMIRE et al, 2019). Não obstante a elegância do experimento, alguns autores ainda continuam reticentes sobre agrupar todos os hominínios Plio-Pleistocênicos em uma única espécie, o *Homo erectus* (LORDKIPANIDZE et al, 2013; SCHAWARTZ et al, 2014). Os dois primeiros autores deste artigo, por exemplo, estudaram a variabilidade das mandíbulas encontradas em Dmanisi e concluíram que ali estão representadas pelo menos duas espécies distintas, se não dois gêneros distintos (NEVES & BERNARDO, 2011).

A próxima pergunta que se coloca é de qual hominínio teria surgido o gênero *Homo*. Aqui também o quadro se alterou bastante nos últimos dez anos. Embora esteja fora do escopo deste artigo examinar o registro fóssil anterior ao surgimento de nosso gênero, vamos apresentar algumas considerações sobre o assunto. Quatro quadros se descortinavam até recentemente. O primeiro sugeria que o gênero *Homo* teria surgido a partir do *Australopithecus africanus*⁵, encontrado exclusivamente no sul da África (MCHENRY & BERGER, 1998; IRISH, 2013; VANSICKLE et al, 2018). No entanto, uma informação importante questiona essa proposta: pelo que tudo indica, nosso gênero teria surgido no leste da África (SIMONS, 1989), onde, pelo menos até o momento, nunca foi encontrado nenhum fóssil de *Au. africanus* (KLEIN, 2009b; PICKERING & KRAMERS, 2010).

O segundo quadro sugere que o gênero *Homo* teria surgido no leste da África a partir do *Au. afarensis* (JOHANSON & WHITE, 1979), do qual Lucy é o mais famoso representante (JOHANSON, 2004). Em termos dentários, isso faz todo o sentido, tendo em vista que ambos, *Au. afarensis* e *Homo* apresentam dentição pequena (MCHENRY, 1984; WHITE et al, 2000; WARD et al, 2010). Geograficamente o modelo também é bastante viável (BROMAGE, 1995). Entretanto, há um problema cronológico que torna esse modelo temerário: os *Au. afarensis* mais tardios ocorrem por volta de 3 milhões de anos AP (BOAZ, 1988; HAILLE-SELASSIE et al, 2010), muito anterior aos primeiros *Homo* (2 milhões de anos) (AIELLO & ANTÓN, 2012; ANTÓN, 2012). Para alguns autores, o *Au. afarensis* até poderia ser o ances-

⁵ Daqui em diante usaremos *Au.* como abreviatura para *Australopithecus*.

tral remoto de *Homo*, mas não seu antecessor direto (KIMBEL & DELEZENE, 2009). Veremos mais adiante que essa hipótese recebeu apoio suplementar muito recentemente.

O terceiro quadro foi sugerido no início dos anos 2000. Tim White, da Universidade de Berkeley, descobriu em 1996, em Bouri, na Etiópia, o *Au. garhi*, datado por volta de 2,5 milhões de anos e o propôs como ancestral direto do gênero *Homo* (ASFAW et al, 1999). De fato, esse modelo é geograficamente e cronologicamente viável (VILLMOARE et al, 2015; KIMBELL & VILLMOARE, 2016). Entretanto, há um pequeno detalhe que o torna bastante improvável: o *Au. garhi* tem dentes grandes (megadontia), ao passo que os primeiros *Homo* apresentam dentes pequenos, conforme frisado anteriormente (STRAIT & GRINE, 2001; WOOD & BAKER, 2011). Mas há um fator de caráter não biológico que fala a favor desse modelo (MCPHERRON et al, 2010; BRAUN et al, 2019). Para muitos, as primeiras ferramentas de pedra lascada foram feitas pelos primeiros representantes do nosso gênero (TOBIAS, 1965; POTTS & SHIPMAN, 1981; KLEIN, 2009b; JURMAIN et al, 2013; SHEA, 2017; veja SUSMAN, 1991 e WOOD, 1997 para uma interpretação alternativa e SHEA, 2017 para uma extensa revisão). Sob essa visão, nenhum hominínio pré-*Homo* teria tido essa capacidade tecnológica (SEMAW et al, 1997, 2003; BRAUN et al, 2019; veja TOTH et al, 2006 e KIVELL, 2015 para uma revisão conceitual). Entretanto, no mesmo extrato no qual foi encontrado o *Au. garhi* foram também encontrados instrumentos de pedra e ossos de grandes mamíferos com marca de “descarnamento” (HEINZELIN et al, 1999). Considerando que esses achados foram encontrados um pouco distante do fóssil e que pequenos “desajustes” cronológicos e biogeográficos podem ser argumentados em contrário, alguns autores acham precipitado aceitar essa associação (SEMAW, 2000).

O quarto quadro volta-se novamente para o sul da África. Lee Berger, da Universidade de Witswaterhand e vários colaboradores encontraram na caverna de Malapa, em 2008, na África do Sul, fósseis bastante íntegros por eles denominados de *Au. sediba* (BERGER et al, 2010). Na verdade, esses autores tiveram muita dificuldade em classificar esses fósseis como *Australopithecus* ou como *Homo* (BERGER et al, 2010, CHURCHILL et al, 2013; DE RUITER et al, 2013; DE SILVA et al, 2013; SCHMID et al, 2013; WILLIAMS et al, 2013). Por isso, sugeriram que o *Au. sediba* poderia ser a “ponte” entre o *Au. africanus* e o *Homo habilis* (DE RUITER et al, 2017). Há datações muito precárias para esses materiais, indicando uma antiguidade de 1,9 milhões de anos AP (DIRKS et al, 2010). O *Au. sediba* apresenta traços cranianos e dentários muito próximos daqueles de *Homo habilis*, bem como o dos outros representantes do gênero *Homo* (IRISH et al, 2016). Há um problema quanto à cronologia para aceitar esse australopitecino como ancestral de *Homo*: ambos têm datações similares, se também levarmos em consideração os fósseis do Leste da África (DU & ALEMSEGED, 2019). Portanto, como um ancestral poderia ter a mesma idade que seu descendente? Não há uma resposta plausível para essa questão.

No entanto, a equipe liderada por Lee Berger parece determinada em deslocar a origem do gênero *Homo* para o sul da África. Em descobertas ainda mais recentes, ocorridas na Caverna de Dinaledi, na África do Sul, e publicadas em 2015 (BERGER et al, 2015; WONG, 2016), foram feitas argumentações ainda mais acachapantes, embora, infelizmente, também carentes em evidências mais robustas. Um estudo pormenorizado do espécime mais bem conservado desses fósseis levou o grupo de pesquisa de Berger a propor que o material deveria ser classificado em uma nova espécie do gênero humano, o *Homo naledi* (BERGER et al, 2015; WONG, 2016). Em estudo comparativo, Neves e associados, trabalhando com os dados publicados pelo grupo de Berger, argumentaram que a nova espécie, embora retivesse características gerais encontradas, também, em australopitécneos, poderia ficar muito bem acomodada dentro da variabilidade morfológica de *Homo habilis*, representando, assim, uma variação local (sul-africana) desse último táxon (NEVES et al, 2017).

Inicialmente, Berger e associados atribuíram aos fósseis de *Homo naledi* uma idade similar à do *Au. sediba*, entre 2,5 e 1,9 milhões de anos AP (BERGER et al, 2015). No entanto, estudos posteriores, combinando técnicas avançadas de datação, sugerem uma datação de cerca de 400 mil anos AP para o táxon, indicando uma idade muito mais recente para *Homo naledi* do que poderia, por exemplo, ser hipotetizado com base em sua morfologia (DIRKS et al, 2017).

Essa cronologia inesperada para *Homo naledi* causou um extremo desarranjo em outra grande novidade na busca pelos ancestrais do gênero *Homo*, também ocorrida em 2015. Brian Villmoare, da Universidade de Nevada, e Kaye Reed, da Universidade do Arizona, relataram a descoberta de uma meia mandíbula em Ledi-Geraru, no nordeste da Etiópia, tipicamente do gênero *Homo*, com a espécie ainda indeterminada (VILLMOARE et al, 2015). A grande novidade trazida por essa descoberta é a cronologia: o extrato geológico onde a mandíbula foi encontrada foi datado de 2,8 milhões de anos, recuando, portanto, em 800 mil anos a idade dos primeiros representantes de nosso gênero no leste africano. Isso poderia enterrar, pelo menos do ponto de vista estritamente cronológico, as ideias de Lee Berger, de que o gênero *Homo* teria surgido na África do Sul. No entanto, as novas datações sugeridas para *Homo naledi* implicam que o cenário proposto por Berger não possa ser peremptoriamente descartado. Por outro lado, o achado de Ledi-Geraru ressuscita o segundo quadro acima apresentado: o de que o gênero *Homo* deve ter surgido no leste africano a partir de *Au. afarensis*, já que o obstáculo cronológico que havia para a aceitação dessa hipótese foi, agora, removido.

A questão da origem e da dispersão do gênero *Homo* pode também ser atacada sob uma outra perspectiva, qual seja, a da cultura material encontrada na transição Plio-Pleistocênica. Obviamente, o registro encontrado de cultura material dessa época está circunscrito aos instrumentos de pedra lascada. Desde os anos 1960, assumia-se que nenhum hominídeo pré-*Homo* teria tido a capacidade de lascar a pedra de forma controlada (POTTS & SHIPMAN, 1981). Essa primeira

indústria de pedra lascada é chamada de Olduvaiense, já que foi encontrada, pela primeira vez na Garganta de Olduvai, na Tanzânia (LEAKEY, 1958).

Entretanto, algumas descobertas realizadas nos anos 1990 começaram a colocar em xeque tal associação estrita. Primeiro, mostrou-se que o *Parantropus boisei*, um tipo de australopitecíneo avantajado, já apresentava uma anatomia da mão compatível com o lascamento da pedra (RICHMOND, 2007; RICHMOND et al, 2020). Os mais antigos desses hominínios são datados por volta de 2,5 milhões de anos (WALKER et al, 1986). Segundo, os artefatos de pedra lascada mais antigos foram encontrados na década de 1990 em Kada Gona, na Etiópia, e datados de 2,6 milhões de anos (SEMAW et al, 2003; DOMÍNGUEZ-RODRIGO et al, 2005; KLEIN, 2009b; SHEA, 2017). Como na época não havia fósseis de *Homo* mais antigos que 2,0 milhões de anos, propôs-se que, de fato, algum hominínio pré-*Homo* seria o autor dessas ferramentas. Possíveis candidatos eram o *Paranthropus aethiopicus*, o *Paranthropus boisei* ou o *Au. garhi*, todos encontrados no leste da África e contemporâneos aos artefatos de Gona (KLEIN, 2009b).

Esse cenário foi, entretanto, drasticamente mudado nos últimos anos. Harmand e colaboradores (2015) descreveram artefatos datados em 3,3 milhões de anos, encontrados em Lomekwí, no Quênia. A descoberta é absolutamente revolucionária. Ainda mais excitante é o fato de que os artefatos encontrados no Quênia são tecnologicamente intermediários entre instrumentos de pedra que são precariamente produzidos e usados por chimpanzés e a Indústria Olduvaiense (também conhecida como indústria de núcleos e lascas). A essa nova indústria foi dado o nome de Lomekwíense. Ainda não se sabe que espécie de australopitecíneo fabricou essas ferramentas, sendo os candidatos mais fortes o *Au. afarensis* e o *Kenyanthropus platyops* que estavam presentes no leste da África entre 4 e 3 milhões de anos (HARMAND et al, 2015).

As descobertas em Dmanisi também tiveram um impacto muito grande sobre nossa compreensão de como a indústria lítica alicerçou a saída da África. Aqui cabe um novo parêntesis. A Indústria Olduvaiense é caracterizada, basicamente, por lascas brutas, mas extremamente afiadas, retiradas de forma controlada por golpes diretos de uma pedra contra outra. Não há nela ferramentas ou artefatos formais. Em outras palavras, os hominínios que a produziram não tinham em suas mentes um arquétipo de ferramenta que impunham sobre a pedra que lascavam. Isso aparece apenas na próxima indústria, a Acheulense, que surgiu por volta de 1,7 milhões de anos (KLEIN, 2009b).

Com essa sequência em mente, até o final dos anos 1990 acreditava-se que teria sido impossível aos hominínios Plio-Pleistocênicos deixarem a África, explorando novos tipos de climas, apenas com a Indústria Olduvaiense. Em outras palavras, isto só teria ocorrido quando se inventou a Indústria Acheulense, bem mais avançada (KLEIN, 2009a, b). Esse quadro mudou completamente com as descobertas na República da Geórgia. Primeiro, porque ali foram encontrados hominínios fósseis datados em 1.8 milhões de anos, conforme já mencionado anteriormente (GABU-

NIA, 2000; LORDKIPANIDZE et al, 2013). Portanto, anteriores ao desenvolvimento da tecnologia Acheulense na África. Segundo, que os artefatos de pedra encontrados em Dmanisi são tipicamente Olduvaiense (FERRING et al, 2011). Portanto, sabemos, hoje, que os primeiros hominínios que deixaram a África em direção à Ásia, o fizeram com uma mísera indústria de lascas brutas. E o mesmo está se descortinando para a Eurásia (GIBBONS, 2016; SAHNOUNI et al, 2018; ZHU et al, 2018).

A compreensão sobre a saída da África pelos primeiros representantes do gênero *Homo* também mudou drasticamente nos últimos meses. Uma missão brasileira/italiana, coliderada por um de nós (WAN) desenvolveu, entre 2013 e 2016, na Jordânia, um intenso projeto paleoantropológico, o primeiro do Brasil, concentrado no Vale do Rio Zarqa, no norte daquele país (SCARDIA et al, 2019, 2020). Várias ferramentas Olduvaienses foram encontradas pela missão ítalo-brasileira no vale daquele rio. Datações recentes por Argônio/Argônio e por paleomagnetismo trouxeram resultados absolutamente inesperados: o extrato no qual as ferramentas Olduvaienses foram encontradas foram datadas por volta de 2,4 milhões de anos, portanto a evidência mais antiga de atividade hominínia fora da África. Infelizmente, até o momento, nenhum hominínio fóssil foi encontrado no Vale do Zarqa (SCARDIA et al, 2019, 2020), embora, por bases cronológicas, possa se considerar que um hominínio “pré-*Homo erectus*” seja o melhor candidato a ator desta atividade (SCARDIA et al, 2020).

NA TRILHA DOS FÓSSEIS⁶ E DAS PUBLICAÇÕES: UM ESTUDO FENÉTICO-COMPARATIVO DAS AFINIDADES MORFOLÓGICAS DE *AUSTRALOPITHECUS SEDIBA* E OUTROS HOMINÍNIOS PLIO-PLEISTOCÊNICOS

Como se pode depreender do que apresentamos até aqui, um problema recorrente da paleoantropologia é o de como contemplar, através da taxonomia, informações sobre a adaptação e a história evolutiva de diferentes *taxa*; um exemplo crucial para exemplificar este problema é a difícil tarefa de se definir nosso próprio gênero, *Homo*, e compreender as relações filogenéticas entre os hominínios Plio-Pleistocênicos da transição australopiteco/*Homo sp* (WOOD & COLLARD, 1999). Tal tentativa torna-se ainda mais complexa à medida que novos fósseis são conhecidos, exigindo esforços de estudiosos de paleoantropologia para que consigam acomodar todas as informações que nos contam tudo o que achamos que sabemos sobre a evolução humana (TATTERSALL, 2009).

Um desses eventos, a descoberta de um novo fóssil, pode ser exemplificada com o achado de Berger e colaboradores (2010). Os autores divulgaram, com grande repercussão, a descoberta, em 2008 (BERGER, 2012) de novos hominínios fósseis no Sítio Malapa (MH1 e MH2), África do Sul, datados entre 1,95 e 1,78 Ma

⁶ Referência ao título do livro publicado por Tattersall (2009).

(BERGER, 2013; DIRKS et al, 2010; GIBBONS, 2013). Uma vez que a ancestralidade de *Homo* e sua relação com os australopitecíneos anteriores permanecem não completamente resolvidas (ASFAW et al, 1999; HOWELL et al, 1978; JOHANSON & WHITE, 1979; LEAKEY et al, 2001), esses achados foram, desde sua descoberta e as primeiras publicações, encarados como “fósseis-chave” para as discussões sobre o assunto, podendo representar um potencial ancestral do gênero *Homo*, conforme reconhecido por Berger e associados em seus estudos originais (2010) e posteriores (BERGER, 2012, 2013; CHURCHILL et al, 2013; DE RUITER et al, 2013; DESILVA et al, 2013; IRISH et al, 2013; SCHMID et al, 2013; WILLIAMS et al, 2013). Nesse contexto, a descoberta ocorrida nos depósitos Plio-Pleistocênicos da Caverna Malapa pode revelar novas interpretações da filogenia dos hominínios iniciais com consequências diretas para o reconhecimento de um ancestral direto potencial do gênero *Homo* (BERGER, 2013; GIBBONS, 2013).

Após uma avaliação detalhada baseada nos caracteres do crânio e pós-crânio de ambos os espécimes recuperados em Malapa, mas principalmente de MH1, um indivíduo jovem, Berger e colaboradores (2010) afirmaram ser impossível acomodar esses fósseis de hominínios dentro de taxa fóssil já existentes, concluindo, portanto, que seus achados representam uma nova espécie de australopiteco, *Australopithecus sediba*.

De acordo com eles, *Au. sediba* evoluiu de *Au. africanus* e parece ter mais características derivadas, em termos filogenéticos, semelhantes às encontradas em representantes do gênero *Homo* do que às observáveis em *Au. afarensis*, *Au. ghari* e *Au. africanus*, sugerindo, assim, que *Au. sediba* compartilha mais características derivadas com os primeiros *Homo* do que qualquer outra espécie australopitecínica já conhecida (BERGER et al, 2010; BERGER, 2012; CHURCHILL, et al, 2013; DE RUITER et al, 2013; DESILVA et al, 2013; IRISH et al, 2013; SCHMID et al, 2013; WILLIAMS et al, 2013). Em outras palavras, se a interpretação deles estiver correta, isso significa que *Au. sediba* é o fóssil, entre os já descobertos e descritos, com o “melhor potencial” de ser o ancestral direto de nosso gênero (BERGER et al, 2010; DIRKS et al, 2010; PICKERING et al, 2011).

No entanto, como reconhecido pelos próprios autores (BERGER et al, 2010), duas informações conspiram contra sua proposição: i) os primeiros *Homo* já parecem presentes na África Oriental muito antes de *Au. sediba*, há 2,33 Ma AP (KIMBEL et al, 1997); e, ii) Sem considerar as hipóteses de uma presença ainda mais precoce para os primeiros *Homo* na África do Sul. Biogeograficamente, sua existência na região sul-africana ainda é uma questão de intenso debate entre os paleoantropólogos.(ASFAW et al, 1999; SUWA et al, 2009; WHITE et al, 2009). Outra questão importante nesse contexto é o fato do espécime MH1 ser subadulto. No entanto, nesse caso, concordamos com Berger e associados (2010) que argumentam que, embora um crescimento adicional pudesse ter ocorrido no crânio e no esqueleto desse indivíduo, ele não teria alterado de forma apreciável a morfologia esquelética, principalmente craniana, do espécime.

Além de uma extensa revisão e a apresentação pormenorizada dos detalhes referentes às descobertas em Malapa, Berger e associados (2010) fornecem no artigo citado uma tabela abrangente de variáveis métricas craniodentais para *Au. sediba* e outros hominínios fósseis contemporâneos (BERGER et al, 2010). No entanto, apenas 16 dessas variáveis craniométricas foram formalmente usadas pelos autores para avaliar as relações filogenéticas de *Au. sediba* em sua análise cladística.

Aqui apresentamos novas interpretações sobre as possíveis relações filogenéticas a partir dos resultados sobre as afinidades morfológicas de *Au. sediba* e outros hominínios com base em uma análise fenética multivariada aplicada aos dados métricos craniodentais apresentados por Berger et al. (2010). Acreditamos que usar semelhança geral para inferir relações evolutivas entre *taxa* ainda é uma ferramenta legítima (MAYR, 1965; MOSS & WEBSTER, 1970; SOKAL, 1986; HARTMAN, 1989; SCOTLAND et al, 2003; SMITH & TURNER, 2005), principalmente quando feita em paralelo à análise cladística⁷ (JENSEN, 2009).

Na Tabela 1, apresentamos as 62 variáveis métricas craniodentais originalmente utilizadas por Berger e colaboradores (2010) para avaliar os caracteres morfológicos de nove espécies de hominínios fósseis, conforme segue (mantendo sua nomenclatura): *Au. afarensis*, *Au. africanus*, *Au. sediba*, *Au. aethiopicus*, *Au. boisei*, *Au. robustus*, *H. habilis*, *H. rudolfensis* e *H. erectus*.

Tabela 1 – Códigos, descrição e utilização em nossos experimentos de 62 variáveis métricas craniodentais originalmente apresentadas por Berger e colaboradores (2010).

Código da variável	Descrição	Variáveis utilizadas no exp. 1	Variáveis utilizadas no exp. 2
M1	Capacidade craniana (cm ³)	M1	M1
M2	Largura parietal máxima	M2	M2
M3	Largura bi-porion (<i>po-po</i>)	M3	"n. u."
M4	Constricção pós-orbital (ponto mais estreito atrás das órbitas)	M4	M4
M5	Índice de constricção pós-orbital (M4/M14 x 100)	"n. u."	"n. u."
M6	Distância horizontal entre TMJ* e M ² /M ³	M6	M6
M7	Prognatismo facial	M7	M7
M8	Profundidade da fossa infratemporal	M8	"n. u."
M9	Largura frontal mínima (<i>ft-ft</i>)	M9	M9
M10	Distância glabelo-bregmática (<i>g-br</i>)	M10	"n. u."
M11	Cordeira frontal (<i>n-br</i>)	M11	"n. u."
M12	Espessura vertical do toro supraorbital	M12	"n. u."
M13	Altura facial superior (<i>n-pr</i>)	M13	M13
M14	Largura facial superior (<i>fmt-fmt</i>)	M14	M14
M15	Distância bi-orbital (<i>ek-ek</i>)	M15	M15
M16	Distância bizigomática (<i>zy-zy</i>)	M16	"n. u."
M17	Índice de amplitude zigomática (M14/M16 x 100)	"n. u."	"n. u."
M18	Largura bimaxilar (<i>zm-zm</i>)	M18	"n. u."
M19	Largura interorbital (<i>mf-mf</i>)	M19	M19

⁷ Veja, ainda, CHEN et al (1999) para um exemplo advindo da botânica.

M20	Largura orbital (<i>mf-ek</i>)	M20	M20
M21	Altura orbital (perpendicular a M20)	M21	M21
M22	Comprimento da ponte nasal (<i>n-rhi</i>)	M22	"n. u."
M23	Largura da ponte nasal superior	M23	"n. u."
M24	Largura da ponte nasal nas cristas lacrimais anteriores	M24	"n. u."
M25	Largura da ponte nasal inferior	M25	"n. u."
M26	Projeção da ponte nasal	M26	"n. u."
M27	Altura nasal (<i>n-ns</i>)	M27	M27
M28	Altura da abertura nasal (<i>rhi-ns</i>)	M28	M28
M29	Largura máxima da abertura nasal	M29	M29
M30	Altura orbito-alveolar (ou plano alveolar)	M30	M30
M31	Espessura do Malar	M31	"n. u."
M32	Altura do forame infraorbital	M32	"n. u."
M33	Distância próstion-zigomaxilar (<i>pr-zm</i>)	M33	"n. u."
M34	Distância próstion-zigoorbital (<i>pr-zyo</i>)	M34	"n. u."
M35	Índice de altura de origem do masseter ($M33/M34 \times 100$)	"n. u."	"n. u."
M36	Distância subnasal-próstion (projeção horizontal)	M36	M36
M37	Distância subnasal-próstion (projeção vertical)	M37	M37
M38	Índice de projeção subnasal ($M36/M37 \times 100$)	"n. u."	"n. u."
M39	Comprimento alveolar do incisivo	M39	"n. u."
M40	Comprimento alveolar do pré-molar	M40	"n. u."
M41	Distância intercaninos	M41	"n. u."
M42	Largura do palato (<i>ekm-ekm</i>)	M42	M42
M43	Altura da sínfise mandibular	M43	"n. u."
M44	Profundidade da sínfise mandibular	M44	"n. u."
M45	Altura do corpo mandibular em P_4	M45	"n. u."
M46	Profundidade do corpo mandibular em P_4	M46	"n. u."
M47	Área da seção transversal em P_4 (calculada como uma elipse)	M47	"n. u."
M48	Altura do corpo mandibular em M_1	M48	M48
M49	Profundidade do corpo mandibular em M_1	M49	M49
M50	Área da seção transversal em M_1 (calculada como uma elipse)	M50	M50
M51	Altura do corpo mandibular em M_2	M51	"n. u."
M52	Profundidade do corpo mandibular em M_2	M52	"n. u."
M53	Área da seção transversal em M_2 (calculada como uma elipse)	M53	"n. u."
M54	Altura do buraco mentoniano em relação à margem alveolar	M54	"n. u."
M55	Área da coroa dos incisivos superiores ($I^1 + I^2$)	M55	"n. u."
M56	Área da coroa canina superior	M56	"n. u."
M57	Área da coroa pós-canina maxilar	M57	"n. u."
M58	Área da coroa canina inferior	M58	"n. u."
M59	Área da coroa do molar mandibular	M59	"n. u."
M60	Razão incisivo superior/pós-canino	"n. u."	"n. u."
M61	Razão canino/pós-canino maxilar	"n. u."	"n. u."
M62	Razão canino mandibular/molar	"n. u."	"n. u."

Observações: exp. 1 = experimento 1; exp. 2 = experimento 2; TMJ* refere-se à Articulação Temporomandibular (ATM); "n. u." significa que a variável não foi utilizada neste experimento.

Dois experimentos diferentes foram por nós realizados com base na matriz de dados construída a partir do estudo original (BERGER et al., 2010). Em um primeiro experimento, consideramos 55 das 62 variáveis métricas craniodentais originais publicadas (sete variáveis representando índices e proporções foram excluídas para evitar redundâncias nas análises multivariadas). Isso exigiu a substituição de 8,48% dos valores faltantes/ausentes, ou "*missing-values*". Esses dados foram substituídos pela média geral de todos os valores existentes para a variável em questão, considerando, assim, valores de todos os *taxa* envolvidos no estudo original. Em um segundo experimento, excluímos da análise todas as variáveis que apresentavam *missing-values*. Para atender a esse critério, o número de variáveis craniodentais efetivamente utilizado foi reduzido de 55 para 22 medidas.

Em outras palavras, no experimento 1 priorizamos o máximo de informação contida e difundida pelas variáveis, ainda que, para isso, tivéssemos que substituir *missing-values*, uma vez que algumas análises multivariadas não toleram valores faltantes (GOWER, 1966). É importante frisar, no entanto, que, ao adotar esse procedimento, o fizemos utilizando a média geral dos dados para dada variável, o que, ao nosso entender (e pela característica da média), atenuou possíveis distorções que poderiam exacerbar características morfológicas individuais de cada *táxon* analisado. Já no experimento 2, priorizamos a integridade dos dados, ao não admitir a presença de variáveis com *missing-values* na análise. Ao nosso ver, nossa estratégia, utilizando ambas as abordagens conjuntamente, permite esgotar ao máximo a variabilidade dos dados acessível pelas técnicas estatísticas empregadas.

Para os dois experimentos, as medidas craniométricas foram duplamente padronizadas. Este procedimento consistiu em uma "padronização z dupla" (RELETHFORD, 1994), tendo como referência os casos, ou espécimes (inicialmente), e as variáveis. Assim, após este tratamento, a distribuição de cada variável, contando todos os espécimes analisados, tem uma média característica igual a 0 (zero) e desvios-padrão iguais a 1 (um) (SOKAL & ROHLF, 2012) fazendo com que os dados, depois de transformados, apresentassem a característica "*shape alone*", isto é, apenas informação morfológica corrigida pelo fator tamanho. Tecnicamente, o tratamento adotado permite supor que, ao corrigir tamanho, possíveis diferenças ocasionadas por dimorfismos sexual, um problema central no estudo das relações filogenéticas entre hominínios (como já explicitado anteriormente) esteja atenuada em nossa matriz de dados. Ao adotar tal transformação matemática também minimizamos o efeito de MH1 ser um jovem.

Seguindo Spoor e associados (2010), as afinidades morfológicas entre os hominínios fósseis aqui estudados foram exploradas por meio de Análise de Componentes Principais (PCA). Os componentes principais foram extraídos de uma matriz de covariância (GOWER, 1966) gerada a partir dos dados métricos craniodentais originais apresentados em Berger et al. (2010). Como os dois experimentos apresentam mais variáveis do que casos, as matrizes de covariância inversa

generalizada foram utilizadas para realizar a PCA (GOWER, 1966). A fim de facilitar a avaliação das afinidades morfológicas de *Au. sediba*, foram geradas duas topologias diferentes: gráficos bidimensionais com base nos valores (os “scores”) dos dois primeiros componentes principais e dendrogramas com base nos scores dos seis primeiros componentes principais (GOWER, 1966). Os dendrogramas foram gerados através de análises de agrupamentos (ou “clusters”), utilizando, como medidas, distâncias Euclidianas (calculadas sobre os Componentes Principais, como anteriormente dito) e o método UPGMA (método de agrupamento de pares não ponderados pela média) como regra de amálgama, ou agrupamento (SOKAL & MICHENER, 1958; SOKAL & SNEATH, 1963; SNEATH & SOKAL, 1973). Em análises fénético-evolutivas, o UPGMA é considerado um método de agrupamento simples, que assume uma taxa constante de evolução, como prevista, por exemplo, sob a hipótese do relógio molecular (BORRISS et al, 2011; CHATTOPADHYAY, 2017). Todas as análises estatísticas foram performadas através do software Statistica 8.0 (STATSOFT, 2007).

A Tabela 2 apresenta as principais características descritivas dos componentes principais – PCs gerados para ambos os experimentos. Como pode ser visto, quando 55 variáveis craniométricas foram consideradas (com 8,48% de *missing-values* substituídos pela média geral), os primeiros seis PCs retiveram 93,48% das informações originais. Por outro lado, quando apenas 22 variáveis craniométricas foram consideradas (sem *missing-values*), os primeiros seis PCs retiveram 95,69% das informações originais.

Tabela 2 – Características descritivas dos Componentes Principais (PC) gerados em ambos os experimentos realizados.

PC	Experimento 1 (55 variáveis)				Experimento 2 (22 variáveis)			
	Autovalor	Variância %	Autovalores Cumulativos	Variância Cumulativa	Autovalor	Variância %	Autovalores Cumulativos	Variância Cumulativa
1	21,78914	36,01684	21,78914	36,01680	9,95356	42,67190	9,95356	42,67190
2	10,02866	16,57710	31,81780	52,59390	3,89565	16,70102	13,84920	59,37290
3	9,40354	15,54379	41,22134	68,13770	3,41216	14,62826	17,26136	74,00120
4	7,25990	12,00042	48,48124	80,13820	2,43817	10,45268	19,69953	84,45390
5	5,32936	8,80928	53,81060	88,94740	1,80820	7,75194	21,50773	92,20580
6	2,74431	4,53627	56,55491	93,48370	0,81225	3,48220	22,31998	95,68800

A Tabela 3 apresenta as correlações entre as variáveis originais com os dois primeiros CPs em cada experimento. No experimento 1, quando 55 variáveis foram usadas, o primeiro componente principal é afetado, principalmente, pelas seguintes variáveis (entre parênteses, o código da variável, conforme Tabela 1): capacidade craniana (M1), largura parietal máxima (M2), constrição pós-orbital (M4), largura frontal mínima (M9), distância do próstion ao zigomaxilar (M33) e altura do corpo mandibular em M_1 (M48). O segundo componente principal é afetado principalmente pela distância vertical do subnasal ao próstion (M37). No segundo experimento, usando apenas 22 variáveis, o primeiro componente principal é afetado principalmente pela capacidade craniana (M1), largura parietal

máxima (M2), constrição pós-orbital (M4), distância horizontal entre a ATM e M²/M³ (M6), largura frontal mínima (M9), altura facial superior (M13) e altura do corpo mandibular em M₁ (M48). O segundo componente principal é mais afetado pelo prognatismo facial (M7), a altura da abertura nasal (M28) e a largura do palato (M42).

Tabela 3 – Correlações entre os primeiros dois Componentes Principais (PC) e cada variável métrica craniodental utilizada neste estudo.

Código da variável	Experimento 1 (55 variáveis)		Experimento 2 (22 variáveis)	
	Correlação PC1	Correlação PC2	Correlação PC1	Correlação PC2
M1	-0,848461	-0,316516	0,918069	0,033918
M2	-0,849296	-0,355791	0,921308	-0,136318
M3	-0,032673	0,522171	"n. u."	"n. u."
M4	-0,897830	-0,043891	0,841253	-0,129949
M5	"n. u."	"n. u."	"n. u."	"n. u."
M6	0,742267	0,543626	-0,828474	-0,083591
M7	-0,567725	-0,472706	0,542806	-0,734207
M8	0,710244	0,437036	"n. u."	"n. u."
M9	-0,917852	-0,245154	0,850858	-0,234451
M10	-0,233147	0,700851	"n. u."	"n. u."
M11	-0,425477	0,084037	"n. u."	"n. u."
M12	-0,021622	0,312449	"n. u."	"n. u."
M13	0,704237	0,334422	-0,871694	0,253856
M14	-0,088296	0,112497	-0,200115	-0,020559
M15	-0,433652	0,293624	0,292715	0,805713
M16	0,716826	0,510087	"n. u."	"n. u."
M17	"n. u."	"n. u."	"n. u."	"n. u."
M18	0,573283	0,295020	"n. u."	"n. u."
M19	-0,459684	-0,378415	0,492662	0,227107
M20	-0,262518	0,300913	-0,078627	-0,033099
M21	-0,126027	0,784709	-0,046532	0,507168
M22	0,533514	0,224700	"n. u."	"n. u."
M23	0,166345	0,363179	"n. u."	"n. u."
M24	-0,352500	0,522993	"n. u."	"n. u."
M25	-0,785785	0,317516	"n. u."	"n. u."
M26	-0,736198	-0,029832	"n. u."	"n. u."
M27	0,578852	0,584447	-0,699312	0,450836
M28	-0,181365	0,094130	0,013933	0,733130
M29	-0,261514	0,086166	0,281099	0,576463
M30	0,683373	-0,419776	-0,793242	-0,344380
M31	0,729496	0,135959	"n. u."	"n. u."
M32	0,548787	0,322063	"n. u."	"n. u."
M33	0,860918	0,232133	"n. u."	"n. u."
M34	0,526500	-0,009360	"n. u."	"n. u."
M35	"n. u."	"n. u."	"n. u."	"n. u."
M36	0,560167	0,224512	-0,698648	-0,496073

M37	-0,329158	-0,847175	0,290384	-0,612589
M38	"n. u."	"n. u."	"n. u."	"n. u."
M39	-0,582884	0,323478	"n. u."	"n. u."
M40	0,378147	0,148512	"n. u."	"n. u."
M41	-0,720486	-0,420070	"n. u."	"n. u."
M42	0,088822	-0,046766	-0,200103	0,735274
M43	0,756534	-0,079627	"n. u."	"n. u."
M44	0,039756	0,632943	"n. u."	"n. u."
M45	0,719371	-0,546402	"n. u."	"n. u."
M46	0,605850	-0,708968	"n. u."	"n. u."
M47	0,757489	-0,619059	"n. u."	"n. u."
M48	0,870615	-0,407090	-0,854016	-0,268361
M49	0,730536	-0,435653	-0,670898	-0,143205
M50	0,844287	-0,466186	-0,770689	-0,207460
M51	0,503660	-0,639738	"n. u."	"n. u."
M52	0,577915	-0,771612	"n. u."	"n. u."
M53	0,629981	-0,757326	"n. u."	"n. u."
M54	0,637858	-0,032803	"n. u."	"n. u."
M55	-0,582821	0,314885	"n. u."	"n. u."
M56	-0,580465	0,087583	"n. u."	"n. u."
M57	0,510297	-0,685022	"n. u."	"n. u."
M58	-0,419387	0,178419	"n. u."	"n. u."
M59	0,502893	-0,744844	"n. u."	"n. u."
M60	"n. u."	"n. u."	"n. u."	"n. u."
M61	"n. u."	"n. u."	"n. u."	"n. u."
M62	"n. u."	"n. u."	"n. u."	"n. u."

Observações: em negrito as maiores correlações para cada Componente Principal, considerando como valor de corte a maior correlação no próximo PC; "n. u." significa que a variável não foi utilizada neste experimento.

Seguindo a mesma estratégia, a Tabela 4 apresenta as pontuações dos primeiros 6 PCs gerados em ambos os experimentos. As pontuações dos primeiros dois PCs foram usadas para construir os gráficos bidimensionais da Figura 1 (experimento 1) e da Figura 3 (experimento 2), enquanto as pontuações dos primeiros seis PCs foram usadas para calcular as Distâncias Euclidianas por trás dos dendrogramas das Figuras 2 e 4, mostrando, respectivamente, os resultados dos experimentos 1 e 2.

Tabela 4 – Scores de cada caso (espécie) para os primeiros seis Componentes Principais (PC) extraídos nos dois experimentos deste estudo.

Experimento 1 (55 variáveis)	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
<i>Au. Afarensis</i>	1,08811	5,46899	-3,12580	-1,80161	2,76328	0,98492
<i>Au. Africanus</i>	0,62110	-1,74862	-4,84842	-3,53914	-2,54195	-1,34067
<i>Au. Sediba</i>	-3,68058	-0,41079	4,55154	-3,24975	-1,07986	-1,19125
<i>Au. Aethiopicus</i>	4,19077	4,24890	1,62532	2,32684	-3,65884	0,28445
<i>Au. Boisei</i>	6,41680	-2,24932	1,57148	1,25224	-0,03573	0,49785

<i>Au. Robustus</i>	5,37955	-2,76398	1,60588	-0,89807	3,28074	-0,36123
<i>H. habilis</i>	-5,72382	-1,45365	0,94095	-0,70590	-0,35796	3,50107
<i>H. rudolfensis</i>	-2,66624	-3,15652	-3,39264	4,19600	-0,12368	-0,13148
<i>H. erectus</i>	-5,62569	2,06498	1,07169	2,41940	1,75399	-2,24364

Experimento 2 (22 variáveis)	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
<i>Au. Afarensis</i>	-2,59793	-0,29749	-3,13974	0,86797	1,72193	-0,34258
<i>Au. Africanus</i>	-1,09662	-3,04853	-1,80436	0,09510	-1,58607	0,94305
<i>Au. Sediba</i>	3,18248	-0,58536	0,84916	1,66310	-1,84001	-0,45530
<i>Au. Aethiopicus</i>	-2,92075	3,78393	-0,04386	1,16223	-0,60932	0,56619
<i>Au. Boisei</i>	-3,90795	0,62475	1,83699	-1,29148	-0,85322	-0,35572
<i>Au. Robustus</i>	-2,30795	-2,31347	2,54240	0,06012	1,34963	-0,63063
<i>H. habilis</i>	3,47931	0,21383	1,45938	0,41171	1,59894	1,61814
<i>H. rudolfensis</i>	2,28394	0,71592	-1,00411	-3,53114	-0,11250	0,00623
<i>H. erectus</i>	3,88549	0,90642	-0,69586	0,56239	0,33061	-1,34937

A Figura 1 mostra a associação morfológica observada no morfoespaço formado a partir dos dois primeiros componentes principais gerados no experimento 1. Como pode ser visto na figura, há uma divisão notável dos *taxa* analisados ao longo do primeiro PC, com os australopithecíneos ocupando o lado direito do gráfico, e o *Homo* "primitivo"⁸ no lado esquerdo do gráfico. *Au. sediba* está claramente associado a este último. A distribuição dos *taxa* ao longo do PC2 não permite uma interpretação clara das tendências morfológicas.

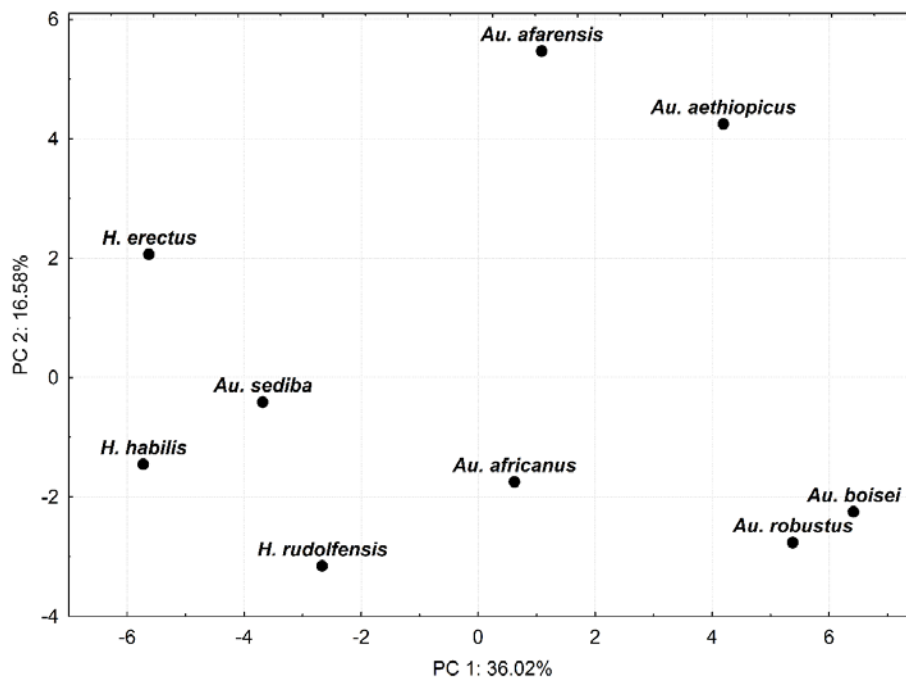


Figura 1 – Gráfico bidimensional formado pelos dois primeiros componentes principais extraídos da matriz de dados de 55 variáveis métricas craniodentais (experimento 1), mostrando as afinidades morfológicas entre *Au. sediba* com seus homínios fósseis contemporâneos. Observe que esses dois PCs retiveram quase 53% das informações de variância contidas nos dados originais.

⁸ No sentido biológico, de surgido primeiro, pioneiro.

Quando ambos os PCs são levados em consideração, a topologia dos taxa pode ser descrita como segue: o quadrante superior direito da figura é ocupado por *Au. afarensis* e *Au. aethiopicus*; o quadrante inferior direito do gráfico é ocupado por *Au. robustus* e *Au. boisei*; o quadrante inferior esquerdo é ocupado por *Au. sediba*, *H. habilis* e *H. rudolfensis*, enquanto o quadrante superior esquerdo é ocupado por *H. erectus*; *Au. africanus* ocupa uma posição intermediária entre esses dois grupos. Resumidamente, *Au. sediba* está claramente associado aos representantes do gênero *Homo*, e tem *Homo habilis* como seu vizinho mais próximo.

A Figura 2 apresenta o dendrograma gerado pelo UPGMA. A figura se resolve em dois grupos bem definidos, um formado exclusivamente por australopitécneos e outro formado pelos *Homo*, *Au. sediba* e *Au. africanus*, com *Au. sediba* altamente integrado com *Homo habilis* e *Homo erectus*, especialmente com o primeiro.

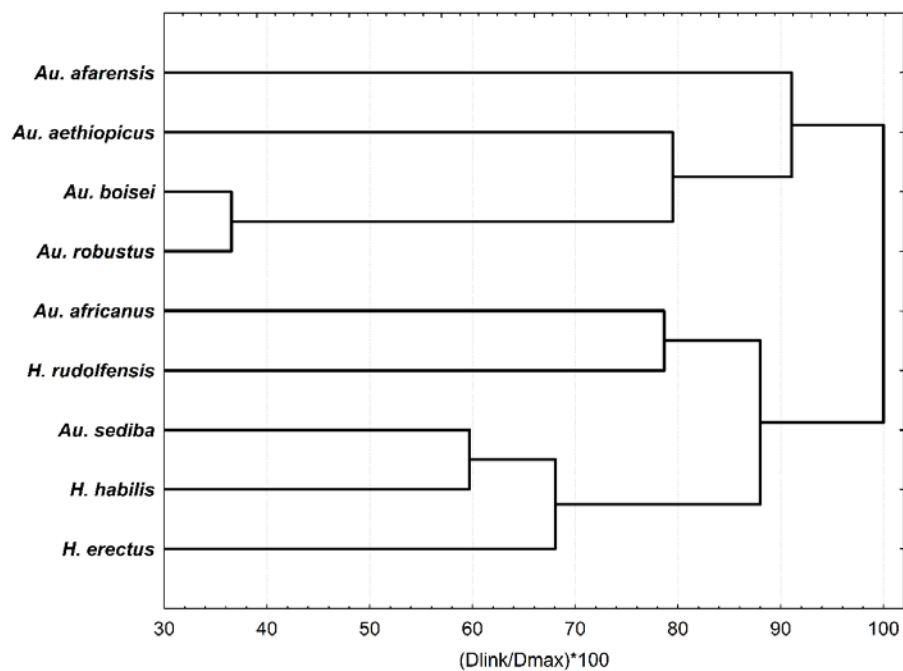


Figura 2 – Dendrograma gerado pela Matriz de Distância Euclidiana calculada sobre os primeiros seis componentes principais extraídos da matriz de dados de 55 variáveis métricas craniodentais (experimento 1) usando o método de amálgama UPGMA. Observe que a distância da articulação é expressa como uma função da relação “distância de ligação”/“distância máxima de ligação”.

As pontuações (ou “scores”) dos dois primeiros PCs gerados no experimento 2 foram usados para construir o gráfico bidimensional da Figura 3. Destaca-se nesta figura a distribuição dos taxa ao longo do morfoespaço: enquanto *H. rudolfensis*, *H. erectus*, *H. habilis* e *Au. sediba* ocupam de forma coesa a extrema direita do gráfico, os australopitecos ocupam a posição oposta. Novamente, *H. habilis* é o vizinho mais próximo de *Au. sediba*. A Figura 4 apresenta o dendrograma gerado pelo UPGMA, considerando os seis primeiros PCs extraídos (e, para efeito da técnica de agrupamento, que deram origem às distâncias Euclidianas utiliza-

das para a análise). Novamente, a figura se resolve em dois grupos bem definidos, um formado exclusivamente por australopitecos e outro formado pelos representantes *Homo* mais *Au. sediba*.

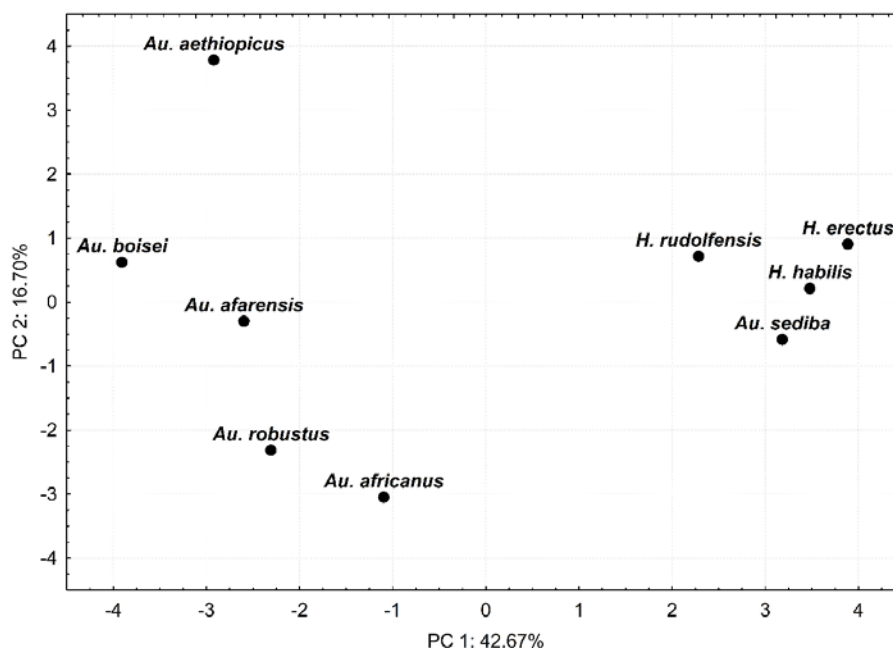


Figura 3 – Gráfico bidimensional formado pelos dois primeiros componentes principais extraídos da matriz de dados de 22 variáveis métricas craniodentais (experimento 2), mostrando as afinidades morfológicas entre *Au. sediba* com seus homínios fósseis contemporâneos. Observe que esses dois PCs retiveram quase 59% das informações de variância contidas nos dados originais.

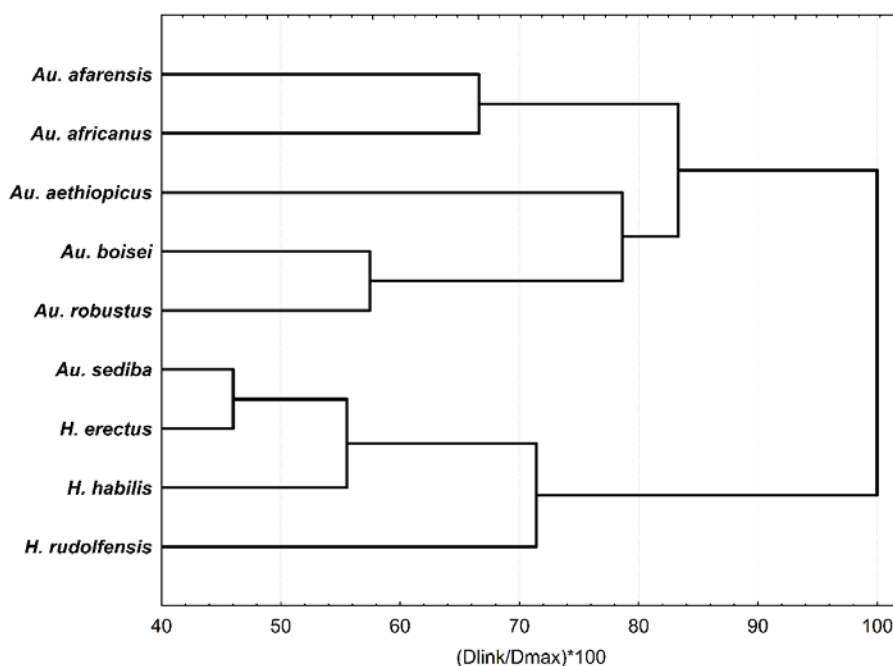


Figura 4 – Dendrograma gerado pela Matriz de Distância Euclidiana calculada sobre os seis primeiros componentes principais extraídos da matriz de dados de 22 variáveis métricas craniodentais (experimento 2) usando o método de amálgama UPGMA. Observe que a distância da articulação é expressa como uma função da relação “distância de ligação”/“distância máxima de ligação”.

E DEPOIS DE TUDO ISSO... AFINAL, COMO SABEMOS (SE É QUE SABEMOS) O QUE ACHAMOS QUE SABEMOS SOBRE EVOLUÇÃO HUMANA⁹

Como já expusemos, as origens do gênero *Homo* é certamente um dos assuntos mais debatidos na Paleoantropologia (ver KLEIN, 2009a para um resumo) e a relação filogenética entre os taxa hominínios primitivos ainda é incerta (CHAMBERLAIN & WOOD, 1987; WOOD, 1992). Nesse cenário, a descoberta de um novo fóssil ou artefato certamente é de grande significado para esse debate (GLIBBONS, 2013).

Após alinhavarmos, seguindo nosso objetivo inicial, a apresentação de um exemplo de síntese crítica de revisão bibliográfica dissertando sobre as origens do gênero humano e a primeira emigração da África e a demonstração da utilização, sob métodos analíticos alternativos, de dados apresentados na literatura especializada para a discussão da posição taxonômica de uma espécie hominínia (*Australopithecus sediba*), passamos a apresentar o que, em nosso esforço de síntese, possa ser encarado como possíveis colaborações ao entendimento do processo evolutivo humano a partir de esforços engendrados pela Antropologia Biológica brasileira.

Nós performamos uma análise, baseada em dois experimentos, investigando as afinidades morfológicas observáveis entre *Au. sediba* (BERGER et al, 2010) e outros hominínios fósseis. Nossos resultados indicaram semelhança morfológica craniodental entre *Au. sediba* e *Homo* (especialmente *Homo habilis*). É notório que, além de várias semelhanças de *Au. sediba* com *Homo* em termos de morfologia craniana (BERGER et al, 2010; BERGER, 2012; DE RUITER et al, 2013), os descobridores também reconheceram, posteriormente à primeira publicação sobre a espécie, a ocorrência de várias semelhanças pós-cranianas entre ambos os taxa (BERGER, 2013). Isso inclui a morfologia da coluna vertebral (WILLIAMS et al, 2013), dos membros superiores (CHURCHILL et al, 2013) e dos inferiores (DE SILVA et al, 2013), incluindo a articulação do tornozelo (ZIPFEL, 2011). Faz parte do mosaico de características presentes em *Au. sediba*, o formato torácico misto símio/humano (SCHIMID et al, 2013) e mão com dedos curtos e polegar longo que pode ter sido usado para segurar com precisão (KIVELL et al, 2011).

A pelve também apresenta uma “arquitetura anatômica” semelhante à dos *Homo* (nas publicações, em inglês, essa ideia é traduzida pela expressão “*homo-like*”), incluindo cristas ilíacas orientadas mais verticalmente e em forma de sigmóide, maior robustez do corpo ilíaco, borda ilíaca anterior sinusoidal, isquios encurtados e ramos púbicos mais orientados para cima (KIBII et al, 2011), representando uma certa modernização da morfologia articular dos membros inferiores ao tronco do corpo.

⁹ Referência ao subtítulo do livro publicado por Tattersall (2009).

Informações adicionais também apontaram para um cérebro, especialmente o lobo frontal, com organização morfológica mais semelhante à que encontramos entre os *Homo*, em mais um exemplo "*homo-like*" da espécie (CARLSON et al, 2011; GIBBONS, 2011), o que poderia favorecer uma interpretação que aproxima *Au. sediba* dos primeiros *Homo*.

No entanto, esses traços *homo-like* estão associados a várias retenções anatômicas semelhantes às que podemos observar entre os australopitecíneos, como, por exemplo, um cérebro e um corpo pequeno, braços relativamente longos em comparação às pernas e um canal de parto relativamente estreito (GIBBONS, 2011; KIBII et al, 2011; KIVELL et al, 2011; ZIPFEL et al, 2011), favorecendo, ao contrário das características anteriormente apresentadas, o reconhecimento e a manutenção de *Au. sediba* como um membro do táxon dos australopitecos.

Considerando essas últimas características e apesar da natureza de mosaico do esqueleto pós-craniano do espécime de Malapa, com vários traços *homo-like* importantes (BERGER, 2013; GIBBONS, 2011), Berger e associados (BERGER, 2012, 2013; BERGER et al, 2010; CHURCHILL et al, 2013; DE RUITER et al, 2013; DE SILVA et al, 2013; IRISH et al, 2013; SCHMID et al, 2013; WILLIAMS et al, 2013) mantiveram sua opinião original de que esses fósseis devem ser classificados entre os australopitecíneos, admitindo-os, como justificativa às suas características *homo-like*, como "um elo" com nosso próprio gênero, ao invés de reconhecidamente um dos membros iniciais de *Homo* (BALTER, 2011; GIBBONS, 2011, 2013; PICKERING et al, 2011).

Nesse contexto, nossos resultados apoiam apenas parcialmente a proposição da equipe liderada por Berger. É realmente inquestionável que existe uma estreita relação filogenética entre *Au. sediba* e gênero *Homo*, conforme demonstrado nas quatro topologias por nós produzidas. Porém, o que aparece sugerido em nossas análises é a completa associação entre o espécime de Malapa com os representantes *Homo*, e não com os australopitecos. Em outras palavras, exclusivamente sob essa abordagem fenética, *sediba* se acomodaria melhor entre os *Homo* do que entre os australopitecíneos.

Essa é uma posição delicada de se defender, considerando que a própria permanência de *Homo habilis* entre os *Homo* é questionada (WOOD, 2000; 2011). É importante notar, com isto em mente, que, com exceção de apenas uma topologia por nós aqui gerada, *Homo habilis* apareceu sistematicamente como o vizinho mais próximo de *Au. sediba*. Com base em nossos resultados, e contextualizados na discussão sobre os espécimes de Malapa e a evolução do gênero *Homo* (WOOD & COLLARD, 1999; TATTERSALL & SCHWARTZ, 2009; WOOD, 2000; 2011), propomos que os espécimes de Malapa possam ser considerados, de fato, uma espécie primitiva, em termos filogenéticos, de *Homo*, com grande probabilidade de ser uma versão sul-africana (uma subespécie, parasimpátrica, do sul da África) do *Homo habilis*. Entre outras coisas, considerando este cenário como o correto, nossos resultados e proposições resolveriam um dos principais problemas

de classificação dos espécimes de Malapa como ancestrais do *Homo*: o problema cronológico, uma vez que a maioria dos paleoantropólogos acredita que o *Homo* já estava presente na África Oriental muito antes de *Au. sediba*. Descobertas posteriores corroboraram esse cenário (VILLMOARE et al, 2015).

Considerando todas as informações por nós apresentadas, nas duas frentes de pesquisa que consideramos, normalmente, factíveis e viáveis para bioantropólogos brasileiros, montamos, em síntese, o seguinte quadro sobre as origens e a primeira dispersão do gênero *Homo* para fora da África, com questões abertas e fechadas, com base nas evidências mais recentes:

- I. O gênero *Homo* parece ter surgido na Etiópia, por volta de 2,8 milhões de anos;
- II. Sua primeira saída da África parece ter ocorrido logo depois, entre 2,4 e 2,0 milhões de anos;
- III. A primeira tecnologia de pedra lascada não foi desenvolvida pelo nosso gênero, mas sim por alguma espécie de australopitecíneo (*sensu lato*);
- IV. Essa primeira indústria de pedra lascada era extremamente simples, muito similar àquela que pode ser praticada por grandes símios e aparece no registro fóssil por volta de 3,3 milhões de anos;
- V. A Indústria Olduvaiense, um pouco mais avançada que a Lomekwiense, pode ter sido, sim, desenvolvida pelos primeiros representantes do gênero *Homo*;
- VI. A Indústria Olduvaiense, apesar de muito simples, permitiu aos primeiros *Homo* saírem da África e ocuparem áreas com climas distintos na Ásia e possivelmente na Europa;
- VII. A variabilidade morfológica dos primeiros *Homo* é extremamente acentuada, assim como o é para os australopitecíneos. Para alguns, essa variabilidade extrema corresponde às populações regionais de uma mesma espécie, o *Homo erectus*. Para outros, representa a existência de espécies distintas;
- VIII. Para aqueles que acreditam na interveniência de várias espécies, essas seriam denominadas *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster* e *Homo erectus* (*sensu stricto*);
- IX. *Au. sediba* seria, na verdade um *Homo habilis* e não um australopitecíneo.

Conforme as páginas anteriores demonstram, a questão da origem de nosso gênero e de nossa primeira saída da África é uma questão extremamente complexa, para dizer o mínimo. Para muitos a descoberta de novos fósseis, principalmente na África e na Ásia, poderá ajudar a esclarecer esse cenário complexo. Para os autores deste artigo isso não é necessariamente verdade, já que com as descobertas da última década o quadro se tornou ainda mais complexo e nebuloso, o que, obrigatoriamente, nos forçará a, cada vez mais, lançar mão de métodos analíticos robustos, alternativos e, principalmente, criativos.

AGRADECIMENTOS

Nas fases iniciais da produção deste manuscrito, os autores receberam financiamento do CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (processos 461122/2014-6 para DVB e 300917/2010-4 para WAN), da FAPESP – Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (processo 08/58729-8, bolsa de doutorado para DVB) e da Universidade Federal do Rio Grande (PDE/EPEC 0670/2016 para TCC). Os autores gostariam de agradecer a Pedro Da-Gloria e Mark Hubbe pelo incentivo à produção do manuscrito e à Tatiana Ferreira de Almeida pela leitura crítica da primeira versão do manuscrito. DVB gostaria de agradecer todas e todos integrantes do LEAB, em especial Antonielle Cardoso, Aylla Pita, Beatrice Zaretti, Camila Coutinho, Camilla Ribeiro, Danielle Oliveira, Érica Ziero, Felipe Pinto, Gabriel Feroselles, Heloise Woehl, Lorena Amaral, Priscila Braga, Taíssa Munhoz, Thaís Assunção e Valter Consiglio pela dedicação e entusiasmo em investigar e difundir temas de Antropologia Biológica, Bioarqueologia e Evolução Humana, mesmo em um cenário desfavorável como o que infelizmente atravessamos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRANTES, P. Human evolution: a role for culture? In: ALWOOD, J; POMBO, O; RENNA, C; SCARAFILE, G. (Org.). **Controversies and Interdisciplinarity**. Amsterdam: John Benjamins, 2020. p. 133-154.

AIELLO, Leslie C; ANTÓN, Susan C. Human Biology and the Origins of Homo: An Introduction to Supplement 6. **Current Anthropology**, v. 53, Supplement 6, S269-S277, 2012.

ANTÓN, Susan C. Evolutionary Significance of Cranial Variation in Asian Homo erectus. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 118, 301–323, 2002.

ANTÓN, Susan C. Early Homo: Who, When, and Where. **Current Anthropology**, v. 53, 278-298, 2012.

ANTÓN, S.C; POTTS, R; AYELLO, L.C. Evolution of early Homo: An integrated biological perspective. **Science**, v. 345, 45-58, 2014.

ASFAW, Berhane; WHITE, Tim; LOVEJOY, Owen; LATIMER, Bruce; SIMPSON, Scott; SUWA, Gen. Australopithecus garhi: A New Species of Early Hominid from Ethiopia. **Science**, v. 284, 629-635, 1999.

BAAB, Karen L. The taxonomic implications of cranial shape variation in Homo erectus. **Journal of Human Evolution**, v. 54, 827-847, 2008.

BAAB, Karen L. The role of neurocranial shape in defining the boundaries of an expanded Homo erectus hypodigm. **Journal of Human Evolution**, v. 92, 1-21, 2016.

BERGER, Lee R; DE RUITER, Darryl J; CHURCHILL, Steven E; SCHMID, Peter; CARLSON, Kristian J; DIRKS, Paul H. G. M; KIBII, Job M. Australopithecus sediba: A New Species of Homo-Like Australopith from South Africa. **Science**, v. 328, 195-204, 2010.

BERGER, Lee R. Australopithecus sediba and the earliest origins of the genus Homo*. **Journal of Anthropological Sciences**, v. 90, 117-131, 2012.

BERGER, Lee R. The Mosaic Nature of Australopithecus sediba. **Science**, v. 340, 163, 2013.

BERGER, Lee R; HAWKS, John; DE RUITER, Darryl J; CHURCHILL, Steven E; SCHMID, Peter; DELEZENE, Lucas K; KIVELL, Tracy L; GARVIN, Heather M; WILLIAMS, Scott A; DESILVA, Jeremy M; SKINNER, Matthew M; et al. Homo naledi, a new species of the genus Homo from the Dinaledi Chamber, South Africa. **eLife**, v. 4, 1-35, 2015.

BOAZ, Noel T. Status of Australopithecus afarensis. **Yearbook Of Physical Anthropology**, v. 31, 85-113, 1988.

BORRIS, Rainer; RUECKERT, Christian; BLOM, Jochen; BEZUIDT, Oliver; REVA, Oleg; KLENK, Hans-Peter. Whole Genome Sequence Comparisons in Taxonomy. In: Rainey, Fred; Oren, Aharon (Org.). **Taxonomy of Prokaryotes**. USA: Academic Press, 2011.

BOYD, Robert; SILK, Joan B. **How Humans Evolved**. New York: W. W. Norton & Company, 2009.

BRAUER, G; MBUA, E. Homo erectus features used in cladistics and their variability in Asian and African Hominids. **Journal of Human Evolution**, v. 22, 79–108, 1992.

BRAUN, David R; ALDEIAS, Vera; ARCHER, Will; ARROWSMITH, J. Ramon; BARAKI, Niguss; CAMPISANO, Christopher J; DEINO, Alan L; DIMAGGIO, Erin N; DUPONT-NIVET, Guillaume; ENGDA, Blade; FEARY, David A; GARELLO, Dominique I; KERFELEW, Zenash; MCPHERRON, Shannon P; PATTERSON, David B; REEVES, Jonathan S; THOMPSON, Jessica C; REED, Kaye E. Earliest known Oldowan artifacts at >2.58 Ma from Ledi-Geraru, Ethiopia, highlight early technological diversity. **PNAS**, v. 116, n. 24, 11712–11717, 2019.

BROMAGE, Timothy G; SCHRENK, Friedemann. Biogeographic and climatic basis for a narrative of early hominid evolution. **Journal of Human Evolution**, v. 28, 109-114, 1995.

BUIKSTRA, Jane E. A Historical Introduction. In: BUIKSTRA, Jane E; BECK, Lane A (Org.). **Bioarchaeology: The Contextual Analysis of Human Remains**. UK: Elsevier, 2006. p. 7-25.

CARLSON, Kristian J; STOUT, Dietrich; JASHASHVILI, Tea; DE RUITER, Darryl J; TAFFOREAU, Paul; CARLSON, Keely; BERGER, Lee R. The Endocast of MH1, Australopithecus sediba. **Science**, v. 333, 1402-1407, 2011.

CELA-CONDE, Camilo J; AYALA, Francisco J. Genera of the human lineage. **PNAS**, v. 100, n. 13, 7684–7689, 2003.

CHAMBERLAIN, A. T; WOOD, B. A. Early hominid phylogeny. **Journal of Human Evolution**, v. 16, 119-133, 1987.

CHATTOPADHYAY, Nihar Ranjan. Genetic Variation and Phylogenetic Relationship Among the Two Different Stocks of Catla (*Catla catla*) in the Indian State of Orissa Based on RAPD Profiles. In: CHATTOPADHYAY, Nihar Ranjan. **Induced Fish Breeding a Practical Guide for Hatcheries**. USA: Academic Press, 2017. p. 267-301.

CHEN, Zhi-Duan; MANCHESTER, Steven R; SUN, Hai-Ying. Phylogeny and Evolution of the Betulaceae as Inferred from DNA Sequences, Morphology, and Paleobotany. **American Journal of Botany**, v. 86, 1168–1181, 1999.

CHURCHILL, S. E; HOLLIDAY, T. W; CARLSON, K. J; JASHASHVILI, T; MACIAS, M. E; MATHEWS, S; SPARLING, T. L; SCHMID, P; DE RUITER, D. J; BERGER, L. R. The Upper Limb of Australopithecus sediba. **Science**, v. 340, 1233477–1233477, 2013.

DA-GLORIA, Pedro. Evolução Da História De Vida Humana. **Ciência & Ambiente**, v. 48, 79-93, 2014.

DAY, M. H; LEAKEY, R. E. F; WALKER, A. C; WOOD, B. A. New Hominids from East Turkana, Kenya. **Am. J. Phys. Anthropol.**, v. 45, 669-436, 1976.

DE HEINZELIN, Jean; CLARK, J. Desmond; WHITE, Tim; HART, William; RENNE, Paul; WOLDEGABRIEL, Giday; BEYENE, Yonas; VRBA, Elisabeth. Environment and Behavior of 2.5-Million-Year-Old Bouri Hominids. **Science**, v. 284, 625-629, 1999.

DERRICOURT, Robin. Patenting Hominins: Taxonomies, Fossils and Egos. **Critique of Anthropology**, v. 29, 193-204, 2009.

DE RUITER, Darryl J; DEWITT, Thomas J; CARLSON, Keely B; BROPHY, Juliet K; SCHROEDER, Lauren; ACKERMANN, Rebecca R; CHURCHILL, Steven E; BERGER, Lee R. Mandibular Remains Support Taxonomic Validity of Australopithecus sediba. **Science**, v. 340, 2013.

DE RUITER, D.J; CHURCHILL, S.E; HAWKS, J; BERGER, L.R. Late australopithecids and the emergence of Homo. **Annual Review of Anthropology**, v. 47, 99–115, 2017.

DESILVA, Jeremy M; HOLT, Kenneth G; CHURCHILL, Steven E; CARLSON, Kristian J; WALKER, Christopher S; ZIPFEL, Bernhard; BERGER, Lee R. The Lower Limb and Mechanics of Walking in *Australopithecus sediba*. **Science**, v. 340, 2013.

DIRKS, P. H. G. M; KIBII, J. M; KUHN, B. F; STEININGER, C; CHURCHILL, S. E; KRAMERS, J. D; PICKERING, R; FARBER, D. L; MÉRIAUX, A. S; HERRIES, A. I. R; KING, G. C. P; BERGER, L. R. Geological setting and age of *Australopithecus sediba* from southern Africa. **Science**, v. 328, 205–208, 2010.

DIRKS, Paul H. G. M; ROBERTS, Eric M; HILBERT-WOLF, Hannah; KRAMERS, Jan D; HAWKS, John; DOSSETO, Anthony; DUVAL, Mathieu; ELLIOTT, Marina; EVANS, Mary; GRUN, Rainer; HELLSTROM, John; HERRIES, Andy IR; JOANNES-BOYAU, Renaud; MAKHUBELA, Tebogo V; PLACZEK, Christa J; ROBBINS, Jessie; SPANDLER, Carl; WIERSMA, Jelle; WOODHEAD, Jon; BERGER, Lee R. The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. **eLife**, v. 6, 1-59, 2017.

DOMÍNGUEZ-RODRIGO, Manuel; PICKERING, Travis Rayne; SEMAW, Sileshi; ROGERS, Michael J. Cutmarked bones from Pliocene archaeological sites at Gona, Afar, Ethiopia: implications for the function of the world's oldest stone tools. **Journal of Human Evolution**, v. 48, 109–121, 2005.

DU, Andrew; ALEMSEGED, Zeresenay. Temporal evidence shows *Australopithecus sediba* is unlikely to be the ancestor of *Homo*. **Science Advances**, v. 5, 1-6, 2019.

ECKHARDT, Robert B. **Human Paleobiology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

FERRING, Reid; OMS, Oriol; AGUSTÍC, Jordi; BERNA, Francesco; NIORADZE, Medea; SHELIA, Teona; TAPPEN, Martha; VEKUA, Abesalom; ZHVANIA, David; LORDKIPANIDZE, David. Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85–1.78 Ma. **PNAS**, v. 108, n. 26, 10432–10436, 2011.

FREEMAN, Scott; HERRON, Jon C. **Evolutionary analysis**. San Francisco: Benjamin-Cummings, 2007.

GABUNIA, Leo; VEKUA, Abesalom; LORDKIPANIDZE, David; SWISHER III, Carl C; FERRING, Reid; JUSTUS, Antje; NIORADZE, Medea; TVALCHRELIDZE, Merab; ANTÓN, Susan C; BOSINSKI, Gerhard; JORIS, Olaf; DE LUMLEY, Marie-A; MAJSURADZE, Givi; MOUSKHELISHVIL, Aleksander. Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. **Science**, v. 288, 1019-1025, 2000.

GABUNIA L; DE LUMLEY, M. A; VEKUA, A; LORDKIPANIDZE, D; DE LUMLEY, H. Découverte d'un nouvel hominidé a Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). **Comptes Rendus Palevol**, v.1, 242– 253, 2002.

GIBBONS, Ann. Who Was *Homo habilis*—And Was It Really *Homo*?. **Science**, v. 332, 1370-1371, 2011.

GIBBONS, Ann. A Human Smile and Funny Walk for *Australopithecus sediba*. **Science**, v. 340, 132–133, 2013.

GIBBONS, Ann. Meet the frail, small-brained people who first trekked out of Africa. **Science**, 1-15, 2016. Disponível em: <https://www.sciencemag.org/news/2016/11/meet-frail-small-brained-people-who-first-trekked-out-africa>.

GOWER, J. C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. **Biometrika**, v. 53, 325-338, 1966.

HAILE-SELASSIEA, Yohannes; LATIMERA, Bruce M; ALENED, Mulugeta; DEINOE, Alan L; GIBERTE, Luis; MELILLOF, Stephanie M; SAYLORG, Beverly Z; SCOTTE, Gary R; LOVEJOY, C. Owen. An early Australopithecus afarensis postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. **PNAS**, v. 107, n. 27, 12121–12126, 2010.

HARMAND, Sonia; LEWIS, Jason E; FEIBEL, Craig S; LEPRE, Christopher J; PRAT, Sandrine; LENOBLE, Arnaud; BOES, Xavier; QUINN, Rhonda L; BRENET, Michel; ARROYO, Adrian; TAYLOR, Nicholas; CLÉMENT, Sophie; DAVER, Guillaume; BRUGAL, Jean-Philip; LEAKEY, Louise; MORTLOCK, Richard A; WRIGHT, James D; LOKORODI, Sammy; KIRWA, Christopher; KENT, Dennis V; ROCHE, Hélène. 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. **Nature**, v. 521, 310-315, 2015.

HARTMAN, Steve E. Stereophotogrammetric Analysis of Occlusal Morphology of Extant Hominoid Molars: Phenetics and Function. **American Journal Of Physical Anthropology**, v. 80, 145-166, 1989.

HAWKS, John. How much can cladistics tell us about early hominid relationships?. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 125, 207-219, 2004.

HENNEBERG, Maciej. Decrease of Human Skull Size in the Holocene. **Human Biology**, v. 60, n. 3, 395-405, 1988.

HERRIES, Andy I. R; MARTIN, Jesse M; LEECE, A. B; ADAMS, Justin W; BOSCHIAN, Giovanni; JOANNES-BOYAU, Renaud; EDWARDS, Tara R; MALLETT, Tom; MASSEY, Jason; MURSZEWski, Ashleigh; NEUBAUER, Simon; PICKERING, Robyn; STRAIT, David S; ARMSTRONG, Brian J; BAKER, Stephanie; CARUANA, Matthew V; DENHAM, Tim; HELLSTROM, John; MOGGI-CECCHI, Jacopo; MOKOBANE, Simon; PENZO-KAJEWski, Paul; ROVINSKY, Douglass S; SCHWARTZ, Gary T; STAMMERS, Rhiannon C; WILSON, Coen; WOODHEAD, Jon; MENTER, Colin. Contemporaneity of Australopithecus, Paranthropus, and early Homo erectus in South Africa. **Science**, v. 368, n. 47, 1-19, 2020.

HOFMAN, Michel A. Encephalization in Hominids: evidence for the Model of Punctationalism. **Brain Behav. Evol.**, v. 22, 102-117, 1983.

HOLLOWAY, R. L. Human paleontological evidence relevant to language behavior. **Human Neurobiol**, v. 2, 105-114, 1983.

HOWELL, F. C. Hominidae. In: MAGLIO, V. J; COOKE, H. B. S (Org.). **Evolution of African mammals**. Cambridge: Harvard University Press, 1978. p. 154–248.

HUBLIN, Jean-Jacques. How to build a Neandertal. **Science**, v. 344, 1338-1339, 2014.

IRISH, Joel D; GUATELLI-STEINBERG, Debbie; LEGGE, Scott S; DE RUITER, Darryl J; BERGER, Lee R. Dental Morphology and the Phylogenetic “Place” of Australopithecus sediba. **Science**, v. 340, 1233062, 2013.

IRISH, Joel D; HEMPHILL, Brian E; DE RUITER, Darryl J; BERGER, Lee R. The apportionment of tooth size and its implications in Australopithecus sediba versus other Plio-pleistocene and recent African hominins. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 161, 398-413, 2016.

JENSEN, Richard J. Phenetics: revolution, reform or natural consequence?. **Taxon**, v. 58, 50-60, 2009.

JOHANSON, D. C; WHITE, T. D. A Systematic Assessment of Early African Hominids. **Science**, v. 203, 321-330, 1979.

JOHANSON, D. C. Lucy, Thirty Years Later: An Expanded View of Australopithecus

afarensis. **Journal of Anthropological Research**, v. 60, n. 4, 465-486, 2004.

JURMAIN, Robert; KILGORE, Lynn; TREVATHAN, Wenda. **Essentials in physical anthropology**. Belmont: Wadsworth Cengage Learning, 2013.

JURMAIN, Robert; KILGORE, Lynn; TREVATHAN, Wenda; CIOCHON, Russell L; BARTELINK, Eric. **Introduction to Physical Anthropology**. Boston: Cengage Learning, 2017.

KIBII, Job M; CHURCHILL, Steven E; SCHMID, Peter; CARLSON, Kristian J; REED, Nichelle D; DE RUITER, Darryl J; BERGER, Lee R. A Partial Pelvis of Australopithecus sediba. **Science**, v. 333, 1407-1410, 2011.

KIMBEL, William H; JOHANSON, Donald C; RAK, Yoel. Systematic assessment of a maxilla of Homo from Hadar, Ethiopia. **American Journal of Physical Anthropology**, v.103, 235–262, 1997.

KIMBEL, William H. The origin of Homo. In: GRINE, F. E; et al (Org.). **The first humans: origin and early evolution of the genus homo, vertebrate paleobiology and paleoanthropology**. Berlin: Springer Science + Business Media, 2009. p. 31-37.

KIMBEL, William H; DELEZENE, Lucas K. "Lucy" Redux: A Review of Research on Australopithecus afarensis. **Yearbook Of Physical Anthropology**, v. 52, 2–48, 2009.

KIMBEL, William H; VILLMOARE, Brian. From Australopithecus to Homo: the transition that wasn't. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 371, 1-10, 2016.

KIVELL, Tracy L; KIBII, Job M; CHURCHILL, Steven E; SCHMID, Peter; BERGER, Lee R. Australopithecus sediba Hand Demonstrates Mosaic Evolution of Locomotor and Manipulative Abilities. **Science**, v. 333, 1411-1417, 2011.

KIVELL, Tracy L. Evidence in hand: recent discoveries and the early evolution of human manual manipulation. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 370, 1-11, 2015.

KLEIN, Richard G. Hominin Dispersals in the Old World. In: SCARRE, C (Org.) **The Human Past: World Prehistory & the Development of Human Societies**. London: Thames & Hudson, 2009a. p. 84-123.

KLEIN, Richard G. **The Human Career: human biological and cultural origins**. Chicago: The University of Chicago Press, 2009b.

KOUFOS, George D. Potential Hominoid Ancestors for Hominidae. In: HENKE, Winfried; TATTERSALL, Ian; HARDT, Thorolf (Org.). **Handbook of Paleoanthropology**. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. p. 1347-1378.

LARSEN, Clark Spencer. **Essentials of Physical Anthropology: discovering our origins**. New York: W. W. Norton & Company, 2010.

LEAKEY, L. S. B. Recent Discoveries at Olduvai Gorge, Tanganyika. **Nature**, v. 181, n. 4616, 1099-1103, 1958.

LEAKEY, L. S. B; TOBIAS, P. V; NAPIER, J.R. A new species of the genus Homo from Olduvai Gorge. **Nature**, v. 202, n. 4927, 7-9, 1964.

LEAKEY, R. E. F. Evidence for an Advanced Plio-Pleistocene Hominid from East Rudolf, Kenya. **Nature**, v. 242, 447-449, 1973.

LEAKEY, R. E. F; WOOD, B. A. A Hominid Mandible from East Rudolf, Kenya. **Am. J. Phys. Anthropol**, v. 41, 245-250, 1974.

LEAKEY, Meave G; SPOOR, Fred; BROWN, Frank H; GATHOGO, Patrick N; KIARIE, Christopher; LEAKEY, Louise N; MCDUGALL, Ian. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. **Nature**, v. 410, 433-440, 2001.

LEWIS, B; JURMAIN, R; KILGORE, L. Understanding the past: archaeological and Paleoanthropological methods. In: **Understanding humans: Introduction to physical anthropology and archaeology**. Wadsworth: Cengage Learning, 2012. p. 176-200.

LORDKIPANIDZE, David; DE LEÓN, Marcia S. Ponce; MARGVELASHVILI, Ann; RAK, Yoel; RIGHTMIRE, G. Philip; VEKUA, Abesalom; ZOLLIKOFER, Christoph P. E. A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early Homo. **Science**, v. 342, 2013.

MANZI, G. Humans of the middle pleistocene: the controversial calvarium from Ceprano (Italy) and its significance for the origin and variability of Homo heidelbergensis. **Quaternary International**. v. 411, 254-261, 2016.

MAYR, E. Numerical phenetics and taxonomic theory. **Systematic Zoology**, v. 14, n. 2, 73-97, 1965.

MCHENRY, Henry M. Relative Cheek-Tooth Size in Australopithecus. **American Journal of Physical Anthropology**, 297-306, 1984.

MCHENRY, Henry M; BERGER, Lee R; Body proportions in Australopithecus afarensis and A. africanus and the origin of the genus Homo. **Journal of Human Evolution**, v. 35, 1-22, 1998.

MCHENRY, Henry M; COFFING, Katherine. Australopithecus to Homo: Transformations in Body and Mind. **Annu. Rev. Anthropol**, v. 29, 125-146, 2000.

MCPHERRON, Shannon P; ALEMSEGED, Zeresenay; MAREAN, Curtis W; WYNN, Jonathan G; REED, Denné; GERAADS, Denis; BOBE, René; BÉARAT, Hamdallah A. Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. **Nature**, v. 466, 857-860, 2010.

MILLER, Joseph A. Does Brain Size Variability Provide Evidence of Multiple Species in Homo Habilis?. **American Journal Of Physical Anthropology**, v. 84, 385-398, 1991.

MOSS, W. WAYNE; WEBSTER, W. A. Phenetics and Numerical Taxonomy Applied to Systematic Nematology. **Journal of Nematology**, v. 2, n. 1, 16-25, 1970.

NEVES, Walter A. E no princípio... era o macaco!. **Estudos Avançados**, v. 20, n. 58, 249-285, 2006.

NEVES, Walter A; BERNARDO, Danilo V. The first hominin of Europe: a multivariate exploratory analysis. **Revista de Arqueologia**, v. 24, n. 1, 102-110, 2011.

NEVES, Walter. **Assim Caminhou a Humanidade**. São Paulo: Palas Athena, 2015.

NEVES, Walter A; BERNARDO, Danilo V; PANTALEONI, Ivan. Morphological affinities of Homo naledi with other Plio-Pleistocene hominins: a phenetic approach. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, 2199-2207, 2017.

PICKERING, Robyn; KRAMERS, Jan D. Re-appraisal of the stratigraphy and determination of new U-Pb dates for the Sterkfontein hominin site, South Africa. **Journal of Human Evolution**, v. 59, 70-86, 2010.

PICKERING, Robyn; DIRKS, Paul H. G. M; JINNAH, Zubair; DE RUITER, Darryl J;

CHURCHILL, Steven E; HERRIES, Andy I. R; WOODHEAD, Jon D; HELLSTROM, John C; BERGER, Lee R. Australopithecus sediba at 1.977 Ma and Implications for the Origins of the Genus Homo. **Science**, v. 333, 1421-1423, 2011.

POPPER, Karl R. **The logic of scientific discovery**. New York: Basic Books, 1959.

POPPER, Karl R. **Objective Knowledge**. Oxford: Clarendon Press, 1972.

POTTS, Richard; SHIPMANT, Pat. Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania. **Nature**, v. 291, 577-580, 1981.

RELETHFORD, John H. Craniometric variation among modern human populations. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 95, n. 1, 53-62, 1994.

RELETHFORD, John H. **50 Great Myths of Human Evolution**. West Sussex: Wiley Blackwell, 2017.

RICHMOND, Brian G. Biomechanics of phalangeal curvature. **Journal of Human Evolution**, v. 53, 678-690, 2007.

RICHMOND, B. G; GREEN, D. J; LAGUE, M. R.; CHIRCHIR, H; BEHRENSMEYER, A. K; BOBE, R; BAMFORD, M. K; GRIFFIN, N. L; GUNZ, P; MBUA, E; MERRITT, S. R; POBINER, B; KIURA, P; KIBUNJIA, M; HARRIS, J. W. K; BRAUN, D. R. The upper limb of *Paranthropus boisei* from Ileret, Kenya. **Journal of Human Evolution**, v. 141, 1-21, 2020.

RIGHTMIRE, G. Philip. Brain Size and Encephalization in Early to Mid-Pleistocene Homo. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 124, 109-123, 2004.

RIGHTMIRE, G. Philip; LORDKIPANIDZE, David; VEKUA, Abesalom. Anatomical descriptions, comparative studies and evolutionary significance of the hominin skulls from Dmanisi, Republic of Georgia. **Journal of Human Evolution**, v. 50, 115-141, 2006.

RIGHTMIRE, G. Philip; MARGVELASHVILI, Ann; LORDKIPANIDZE, David. Variation among the Dmanisi hominins: Multiple taxa or one species?. **Am J Phys Anthropol**, v. 168, 481-495, 2019.

ROBINSON, J. T. Homo 'habilis' and the australopithecines. **Nature**, v. 205, n. 4967, 121-124, 1965.

SAHNOUNI, Mohamed; PARÉS, Josep M; DUVAL, Mathieu; CÁCERES, Isabel; HARICHANE, Zoheir; VAN DER MADE, Jan; PÉREZ-GONZÁLEZ, Alfredo; ABDESSADOK, Salah; KANDI, Nadia; DERRADJI, Abdelkader; MEDIG, Mohamed; BOULAGHRAIF, Kamel; SEMAW, Sileshi. 1.9-million- and 2.4-million-year-old artifacts and stone tool-cutmarked bones from Ain Boucherit, Algeria. **Science**, 1-5, 2018.

SANTOS, Fabrício R; A Grande Árvore Genealógica Humana. **Rev. Ufmg**, v. 21, n. 1 e 2, 88-113, 2014.

SCARDIA, Giancarlo; PARENTI, Fabio; MIGGINS, Daniel P; GERDES, Axel. Chronologic constraints on hominin dispersal outside Africa since 2.48 Ma from the Zarqa Valley, Jordan. **Quaternary Science Reviews**, v. 219, 1-19, 2019.

SCARDIA, Giancarlo; NEVES, Walter A.; TATTERSALL, Ian; BLUMRICH, Lukas. What kind of hominin first left Africa? **Evolutionary Anthropology**, 1-6, doi.org/10/1002/evan.21863, 2020.

SCHMID, P; CHURCHILL, S. E; NALLA, S; WEISSEN, E; CARLSON, K. J; DE RUITER, D. J; BERGER, L. R. Mosaic Morphology in the Thorax of *Australopithecus sediba*. **Science**, v. 340, 2013.

SCHRENK, Friedemann; BROMAGE, Timothy G; BETZLER, Christian G; RING, Uwe; JUWAYEYI, Yusuf M. Oldest Homo and Pliocene biogeography of the Malawi Rift. **Nature**, v. 365, 833-836, 1993.

SCHROEDER, Lauren; SCOTT, Jill E; GARVIN, Heather M; LAIRD, Myra F; DEMBO, Mana; RADOVICIC, Davorka; BERGER, Lee R; DE RUITER, Darryl J; ACKERMANN, Rebecca R. Skull diversity in the Homo lineage and the relative position of Homo naledi. **Journal of Human Evolution**, v. 104, 124-135, 2017.

SCHWARTZ, Jeffrey H; TATTERSALL, Ian; CHI, Zhang. Comment on "A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early Homo". **Science**, v. 344, 360, 2014.

SCHWARTZ, Jeffrey H; TATTERSALL, Ian. Defining the genus Homo. **Science**, v. 349, 931-932, 2015.

SCOTLAND, Robert W; OLMSTEAD, Richard G; BENNETT, Jonathan R. Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. **Systematic Biology**, v. 52, 539-548, 2003.

SEMAW, S; RENNET, P; HARRIS, J. W. K; FELBEL, C. S; BERNOR, R. L; FESSEHA, N; MOWBRAY, K. 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. **Nature**, v. 385, 333-336, 1997.

SEMAW, Sileshi. The World's Oldest Stone Artefacts from Gona, Ethiopia: Their Implications for Understanding Stone Technology and Patterns of Human Evolution Between 2.6-1.5 Million Years Ago. **Journal of Archaeological Science**, v. 27, 1197-1214, 2000.

SEMAW, Sileshi; ROGERS, Michael J; QUADE, Jay; RENNE, Paul R; BUTLER, Robert F; DOMINGUEZ-RODRIGO, Manuel; STOUT, Dietrich; HART, William S; PICKERING, Travis; SIMPSON, Scott W. 2.6-Million-year-old stone tools and associated bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia. **Journal of Human Evolution**, v. 45, 169-177, 2003.

SHEA, John J. **Stone tools in human evolution: behavioral differences among technological primates**. New York: Cambridge University Press, 2017.

SIMONS, Elwyn L. Human origins. **Science**, v. 245, n. 4924, 1343+, 1989.

SIMPSON, Scott W; KLEINSASSER, Lynnette; QUADE, Jay; LEVIN, Naomi E; MCINTOSH, William C; DUNBAR, Nelia; SEMAW, Sileshi; ROGERS, Michael J. Late Miocene hominin teeth from the Gona Paleoanthropological Research Project area, Afar, Ethiopia. **Journal of Human Evolution**, v. 81, 68-82, 2015.

SMITH, Nathan D; TURNER, Alan H. Morphology's Role in Phylogeny Reconstruction: Perspectives from Paleontology. **Systematic Biology**, v. 54, 166-173, 2005.

SNEATH, P. H; SOKAL, R. R. **Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification**. San Francisco: W. H. Freeman, 1973.

SNODGRASS, J. Josh; LEONARD, William R.; ROBERTSON, Marcia L. The Energetics of Encephalization in Early Hominids. In: HUBLIN, J.-J; RICHARDS, M. P (Org.). **The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence**. Berlin: Springer Science + Business Media, 2009. p. 15-29.

SOKAL, Robert R; MICHENER, Charles D. A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships. **Science Bulletin**, v. 38, n. 22, 1409-1438, 1958.

SOKAL, R. R; SNEATH, P. H. A. **Principles of Numerical Taxonomy**. New York: W.H.

Freeman & Co., 1963.

SOKAL, R. R. Phenetic Taxonomy: Theory and Methods. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 17, 423-442, 1986.

SOKAL, Robert R; ROHLF, F. James. **Biometry**. New York: W. H. Freeman & Co., 2012.

SPOOR, F; LEAKEY, M. G; GATHOGO, P. N; BROWN, F. H; ANTÓN, S. C; MCDUGALL, I; KIARIE, C; MANTHI, F. K; LEAKEY, L. N. Implications of new early Homo fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya. **Nature**, v. 448, 688-691, 2007.

SPOOR, Fred; LEAKEY, Meave G; LEAKEY, Louise N. Hominin diversity in the Middle Pliocene of eastern Africa: the maxilla of KNM-WT 40000. **Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.**, v. 365, 3377-3388, 2010.

STATSOFT, INC. **Statistica (data analysis software system)**, versão 8, 2007. Disponível em: www.statsoft.com.

STRAIT, David S; GRINE, Frederick E; MONIZ, Marc A. A reappraisal of early hominid phylogeny. **Journal of Human Evolution**, v. 32, 17-82, 1997.

STRAIT, David S; GRINE, Frederick E. The Systematics of Australopithecus Garhi. **Ludus Vitalis**, vol. IX, n.15, 109-135, 2001.

SUSMAN, Randall L. Who Made the Oldowan Tools? Fossil Evidence for Tool Behavior in Plio-Pleistocene Hominids. **Journal of Anthropological Research**, v. 47, n. 2, 129-151, 1991.

SUWA, Gen; ASFAW, Berhane; KONO, Reiko T; KUBO, Daisuke; LOVEJOY, C. Owen; WHITE, Tim D. The Ardipithecus ramidus Skull and Its Implications for Hominid Origins. **Science**, v. 326, 68, 2009.

TATTERSALL, Ian. An Evolutionary Framework for the Acquisition of Symbolic Cognition by Homo sapiens. **Origin of Symbolic Cognition**, v. 3, 99-114, 2008.

TATTERSALL, Ian. **The Fossil Trail: How We Know What We Think We Know About Human Evolution**. New York: Oxford University Press, 2009.

TATTERSALL, Ian; SCHWARTZ, Jeffrey H. Evolution of the Genus Homo. **Annu. Rev. Earth Planet. Sci.**, v. 37, 67-92, 2009.

TATTERSALL, Ian. Paleoanthropology and Evolutionary Theory. **History and Philosophy of the Life Sciences**, v. 34, n. 1/2, 259-281, 2012a.

TATTERSALL, Ian. **Masters of the Planet: The Search for Our Human Origins**. London: Palgrave MacMillan Trade, 2012b.

TATTERSALL, Ian. Homo ergaster and Its Contemporaries. **Handbook of Paleoanthropology**, 1-18, 2013.

TATTERSALL, Ian. A tentative framework for the acquisition of language and modern human cognition. **Journal of Anthropological Sciences**, v. 94, 157-166, 2016.

THORNE, Alan G; WOLPOFF, Milford H. Regional Continuity in Australasian Pleistocene Hominid Evolution. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 55, 337-349, 1981.

TOBIAS, Phillip V. Australopithecus, Homo Habilis, Tool-Using and Tool-Making. **South African Archaeological Bulletin**, v. 20, n. 80, 167-192, 1965.

TOBIAS, Phillip V. The brain of *Homo habilis*: A new level of organization in cerebral evolution*. **Journal of Human Evolution**, v. 16, 741-761, 1987.

TOTH, Nicholas; SCHICK, Kathy; SEMAW, Sileshi. A Comparative Study of the Stone Tool-Making Skills of Pan, *Australopithecus*, and *Homo Sapiens*. In: TOTH, Nicholas; SCHICK, Kathy (Org.). **The Oldowan: Case Studies Into the Earliest Stone Age**. Indiana: Stone Age Institute Press, 2006. p. 156-222.

TURNER, Alan; O'REGAN, Hannah. Zoogeography: Primate and Early Hominin Distribution and Migration Patterns. In: HENKE, Winfried; TATTERSALL, Ian; HARDT, Thorolf (Org.). **Handbook of Paleoanthropology**. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. p.421-440.

VANSICKLE, Caroline; COFRAN, Zachary; GARCÍA-MARTÍNEZ, Daniel; WILLIAMS, Scott A; CHURCHILL, Steven E; BERGER, Lee R; HAWKS, John. *Homo naledi* pelvic remains from the Dinaledi Chamber, South Africa. **Journal of Human Evolution**, v. 125, 122-136, 2018.

VEKUA, Abesalom; LORDKIPANIDZE, David; RIGHTMIRE, G. Philip; AGUSTI, Jordi; FERRING, Reid; MAISURADZE, Givi; MOUSKHELISHVILI, Alexander; NIORADZE, Medea; DE LEON, Marcia Ponce; TAPPEN, Martha; TVALCHRELIDZE, Merab; ZOLLIKOFER, Christoph. A new skull of early *Homo* from Dmanisi Georgia. **Science**, v. 297, 85-89, 2002.

VILLMOARE, Brian; KIMBEL, William H; SEYOUM, Chalachew; CAMPISANO, Christopher J; DIMAGGIO, Erin N; ROWAN, John; BRAUN, David R; ARROWSMITH, J. Ramón; REED, Kaye E. Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. **Science**, v. 347, 1352-1355, 2015.

VRBA, Elisabeth S. Role of Environmental Stimuli in Hominid Origins. In: HENKE, Winfried; TATTERSALL, Ian; HARDT, Thorolf (Org.). **Handbook of Paleoanthropology**. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. p. 1441-1482.

WAKE, David B; WAKE, Marvalee H; SPECHT, Chelsea D. Homoplasy: From Detecting Pattern to Determining Process and Mechanism of Evolution. **Science**, v. 331, 1032-1035, 2011.

WALKER, A; LEAKEY, R. E; HARRIS, J. M; BROWN, F. H. 2.5-Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. **Nature**, v. 322, 517-522, 1986.

WARD, Carol V; PLAVCAN, J. Michael; MANTHI, Fredrick K. Anterior dental evolution in the *Australopithecus anamensis*-*afarensis* lineage. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 365, 3333-3344, 2010.

WELKER, Barbara Helm. **The History of Our Tribe: Hominini**. New York: Open SUNY Textbooks, 2017.

WHITE, Tim D; SUWA, Gen; SIMPSON, Scott; ASFAW, Berhane. Jaws and Teeth of *Australopithecus afarensis* From Maka, Middle Awash, Ethiopia. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 111, 45-68, 2000.

WHITE, Tim D; ASFAW, Berhane; BEYENE, Yonas; HAILE-SELASSIE, Yohannes; LOVEJOY, C. Owen; SUWA, Gen; WOLDEGABRIEL, Giday. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. **Science**, v. 326, 75-86, 2009.

WILLIAMS, S. A; OSTROFSKY, K. R; FRATER, N; CHURCHILL, S. E; SCHMID, P; BERGER, L. R. The vertebral column of *Australopithecus sediba*. **Science**, v. 340, 1232996, 2013.

WOLPOFF, Milford H; THORNE, Alan G; JELINEK, Jan; YINYUN, Zhang. The Case for

Sinking Homo erectus. 100 Years of Pithecanthropus is Enough!. **Courier Forschungs-Institut Senckenberg**, v. 171, 341-361, 1994a.

WOLPOFF, Milford H; THORNE, Alan G; SMITH, Fred H; FRAYER, David W; POPE, Geoffrey G. Multiregional Evolution: A World-Wide Source for Modern Human Populations. In: NITECKI, Matthew H; NITECKI, Doris V (Org.). **Origins of Anatomically Modern Humans**. New York: Plenum Press, 1994b. p. 175-199.

WOLPOFF, Milford H; HAWKS, John; CASPARI, Rachel. Multiregional, Not Multiple Origins. **American Journal Of Physical Anthropology**, v. 112, 129-136, 2000.

WONG, Kate. El misterioso Homo Naledi. **Investigación y ciencia**, n. 476, 18-30, 2016.

WOOD, Bernard. Origin and evolution of the genus Homo. **Nature**, v. 355, 783-790, 1992.

WOOD, Bernard. The oldest who dunnit in the world. **Nature**, v. 385, 292-293, 1997.

WOOD, Bernard. 'Homo rudolfensis' Alexeev, 1986—fact or phantom?. **Journal of Human Evolution**, v. 36, 115-118, 1999.

WOOD, Bernard; COLLARD, Mark. The Human Genus. **Science**, v. 284, 65-71, 1999.

WOOD, Bernard. Investigating human evolutionary history. **J. Anat.**, v. 197, 3-17, 2000.

WOOD, Bernard. Did early Homo migrate "out of " or "in to" Africa?. **PNAS**, v. 108, n. 26, 10375-10376, 2011.

WOOD, Bernard; BAKER, Jennifer. Evolution in the Genus Homo. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst**, v. 42, 47-69, 2011.

YESHURUN, Reuven. Middle Paleolithic Prey Choice Inferred from a Natural Pitfall Trap: Rantis Cave, Israel. In: CLARK, Jamie L; SPETH, John D (Org.). **Zooarchaeology and Modern Human Origins: Human Hunting Behavior during the Later Pleistocene**. New York: Springer, 2013. p. 45-58.

ZAIM, Yahdi; CIOCHON, Russell L; POLANSKI, Joshua M; GRINE, Frederick E; BETTIS III, E. Arthur; RIZAL, Yan; FRANCISCUS, Robert G; LARICK, Roy R; HEIZLER, Matthew; ASWAN; EAVES, K. Lindsay; MARSH, Hannah E. New 1.5 million-year-old Homo erectus maxilla from Sangiran (Central Java, Indonesia). **Journal of Human Evolution**, v. 61, 363-376, 2011.

ZHU, Zhaoyu; DENNELL, Robin; HUANG, Weiwen; WU, Yi; QIU, Shifan; YANG, Shixia; RAO, Zhiguo; HOU, Yamei; XIE, Jiubing; HAN, Jiangwei; OUYANG, Tingping. Hominin occupation of the Chinese Loess Plateau since about 2.1 million years ago. **Nature**, v. 559, 608-612, 2018.

ZIPFEL, Bernhard; DESILVA, Jeremy M; KIDD, Robert S; CARLSON, Kristian J; CHURCHILL, Steven E; BERGER, Lee R. The Foot and Ankle of Australopithecus sediba. **Science**, v. 333, 1417-1420, 2011.