

EVOLUÇÃO HUMANA

UMA HISTÓRIA DE OSSOS E DNA

Fabício R. Santos

Os estudos sobre a evolução humana instigam a curiosidade de leigos e cientistas ávidos por informações acerca de nossas origens. Afortunadamente, estamos em uma época repleta de evidências fósseis, morfológicas e moleculares sobre o passado de nossa espécie, o que permite a reconstrução de cenários históricos que não vislumbrávamos no século XX. A origem africana de nossa linhagem, hipótese levantada por Darwin e Huxley no século XIX, está agora bem estabelecida, embora a data de divergência de nossa linhagem irmã, a dos chimpanzés, seja ainda um ponto em debate. Inúmeros achados fósseis demonstraram a coexistência de quatro a oito espécies da linhagem humana em alguns períodos nestes últimos 6 milhões de anos. Estudos genéticos, incluindo sequências de genomas humanos atuais e antigos, têm permitido detalhar um pouco mais a origem recente do *Homo sapiens*, revelando que houve hibridização interespecífica com Neandertal e Denisovanos e que quase fomos extintos ao redor de 65 mil anos atrás.

A espécie humana, o *Homo sapiens*, é apenas uma entre as quase 1,8 milhões de espécies catalogadas pela Ciência na biodiversidade terrestre que, além de outras peculiaridades, consegue refletir sobre nossas próprias origens. Em um passado recente, nossa curiosidade era saciada por muitas religiões com seus diferentes mitos sobre a origem humana. Entretanto, nos dias de hoje, as ciências históricas nas áreas de paleoantropologia, arqueologia, linguística e genética, encaram os fatos e nos trazem narrativas científicas que ficam mais detalhadas e complexas a cada década de investigação. Nossa história nos aproximou dos outros seres vivos que também resultaram dos 3,5 bilhões de anos de evolução biológica no planeta Terra. Nossa espécie emerge na África ao redor de 200 mil anos atrás, mas aqueles caçadores-coletores vieram a ocupar todo o Velho Mundo, a Oceania e o Novo Mundo apenas nos últimos 60 mil anos. Tratava-se de uma espécie muito inteligente de primata que ocupou inúmeros ambientes e lugares distantes sem utilizar a escrita ou fundar cidades, e com muito poucas manifestações culturais da humanidade atual. Nos últimos milênios, principalmente a partir do início do sedentarismo e da agricultura há 12 mil anos, nossa espécie seguiu o atalho rápido da evolução cultural num ritmo que ultrapassa os limites intelectuais de um humano comum, dependente de uma vida em sociedade que dita as regras do jogo. Além disso, apenas nos últimos 26 mil anos estamos aparentemente sozinhos, sem outra espécie competidora que seja equivalente à nossa do ponto de vista intelectual. Em resumo, somos uma espécie peculiar de primata descendente de uma linhagem que, nestes últimos 6 milhões de anos, sobrepujou todos os seus adversários diretos, também dominadores do ambiente ao seu redor. Desvendar nosso passado evolutivo pode ser útil para entendermos o presente e vislumbrar o futuro da humanidade.

A ordem Primata e a origem antiga da linhagem humana

O *Homo sapiens* é uma espécie de antropeide da ordem Primata, que inclui espécies de dois grandes grupos taxonômicos: os Strepsirrhini (lêmures, lórisés e gálagos) e os Haplorrhini (tarsos e antropoides). Em comparação a outros mamíferos, os primatas possuem várias características compartilhadas, como cérebro desenvolvido, face pequena com olhos projetados para frente, duas mamas, dedos oponíveis nas mãos e nos pés que permitem agarrar, unhas ao invés de garras em muitas espécies, capacidade para ficar ereto etc.

A ordem Primata pertence à superordem Euarchontoglires, formando o clado Euarchonta junto com as ordens Scandentia (tupaias) e Dermoptera (colugos). As análises filogenéticas mais recentes consideram a ordem Dermoptera como grupo irmão atual dos Primatas (figura 1). Alguns táxons extintos de Primatas, os Adapiformes e Omomiformes, revelam grande diversidade de espécies fósseis (>200) no Eoceno e Mioceno, entre 55 e 33 milhões de anos atrás (*Maa*). Estes dois grupos são relacionados, respectivamente, aos Strepsirrhini e Haplorrhini.

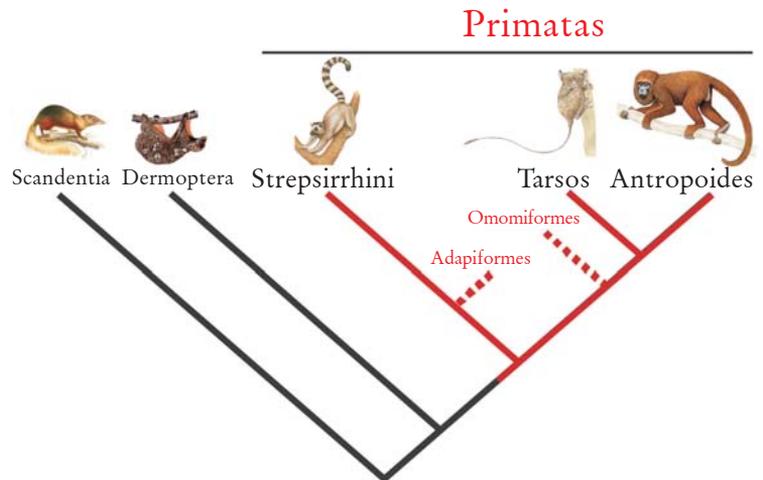


Figura 1: Filogenia dos Primatas atuais e grupos extintos relacionados

Apesar da relativa riqueza de registros de fósseis de Primatas durante o Eoceno, de maneira geral, a quantidade de fósseis úteis para a reconstrução detalhada da filogenia do grupo é muito pequena. Por exemplo, o *Aegyptopithecus* de 35 *Maa* é um dos poucos antropoídes Catarríneos utilizados para datar a divergência inicial dos macacos do Velho Mundo. Também não foram encontrados fósseis que permitam datar precisamente a divergência entre macacos do Velho Mundo (Catarríneos) e do Novo Mundo (Platirríneos). Por tal escassez, os tempos de divergência entre grupos de Primatas podem estar muito subestimados na paleontologia, já que estudos genéticos apontam geralmente datas bem mais antigas¹. Assumindo datas recentes, inconsistências biogeográficas dificultam a explicação da ocorrência dos Platirríneos na América do Sul, por exemplo, já que este continente se separou da África há 100 milhões de anos. No entanto, alguns achados paleontológicos recentes sugerem uma origem mais antiga dos Primatas Haplorrhini para o sudeste asiático², bem anterior a 56 *Maa*.

¹ WILLIAMS, B. A.; KAY, R. F. & KIRK, E. C. New perspectives on anthropoid origins. *PNAS*, 107(11):4.797-4.804, 2010.

² NI, X. *et al.* The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. *Nature*, 498, 60-64, 2013.

³ HUXLEY, Thomas Henry. *Evidence as to Man's place in nature*. London: Williams & Norwood, 1863.

⁴ DARWIN, Charles. *The Descent of man and selection in relation to sex*. London: John Murray, 1871.

Em 1863, Thomas Huxley³ escreveu a primeira obra dedicada exclusivamente à evolução da espécie humana, apresentando vários dados relativos à relação de ancestralidade comum com outros primatas (figura 2). Posteriormente, em 1871, Darwin publicou suas análises no livro *A ancestralidade humana*⁴, no qual deduziu: "...como estas duas espécies (chimpanzé e gorila) são consideradas os parentes mais próximos do homem, isto torna muito mais provável que nossos primeiros ancestrais teriam vivido também na África". Naquele momento, não era conhecido cientificamente nenhum fóssil de homínido da linhagem humana, mas, como veremos, a dedução que Darwin elaborou em 1871 foi amplamente corroborada por dados fósseis, morfológicos e genéticos.

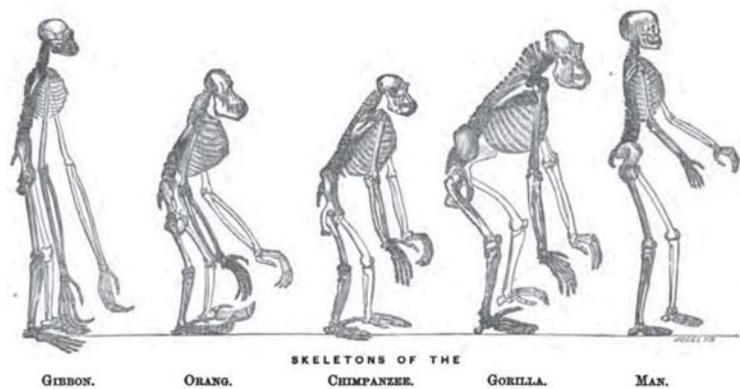


Figura 2: Comparações de esqueletos dos grandes símios sem cauda. Figura do livro Evidências do lugar do homem na Natureza de Thomas Huxley (1863)⁵. Os esqueletos não estão em escala proporcional ao tamanho de cada espécie

⁵ HUXLEY, Thomas Henry. *Op. cit.*

A sistemática atual dos antropóides está muito bem resolvida a partir da análise cladística de dados morfológicos e moleculares que surgiram nos anos 1990 (figura 3). Diferente da classificação antiga que incluía o homem em uma família exclusiva, Hominidae, atualmente ela inclui também os chimpanzés, o gorila e o orangotango.

A filogenia da figura 3 representa a história de diversificação e os tempos estimados de divergência entre as espécies de homínidos. Inúmeras evidências morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e genéticas indicam parentesco mais próximo entre homens e chimpanzés, do que destes com gorilas ou orangotangos. A comparação dos genomas de nossa espécie e os dos chimpanzés (que são duas espécies existentes) resulta em 1 a 2% de diferenças nos genes alinhados, que são menores do que as diferenças médias

⁶ WILDMAN, D. E. *et al.* Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: Enlarging genus *Homo*. *PNAS*, 100 (12): 7.181-7.188, 2003.

observadas entre os genomas de cavalos e zebras (4%), ambas espécies do gênero *Equus*. Por causa dessa discrepância, o grupo do Prof. Morris Goodman dos EUA sugeriu que chimpanzés deveriam pertencer também ao gênero *Homo*.⁶ Entretanto, uma eventual mudança do gênero do chimpanzé (*Pan*) para *Homo* implicaria também que todas as espécies ancestrais da linhagem humana (figura 3) teriam de ser realocadas no gênero *Homo*; por exemplo, *Australopithecus afarensis* se tornaria *Homo afarensis*.

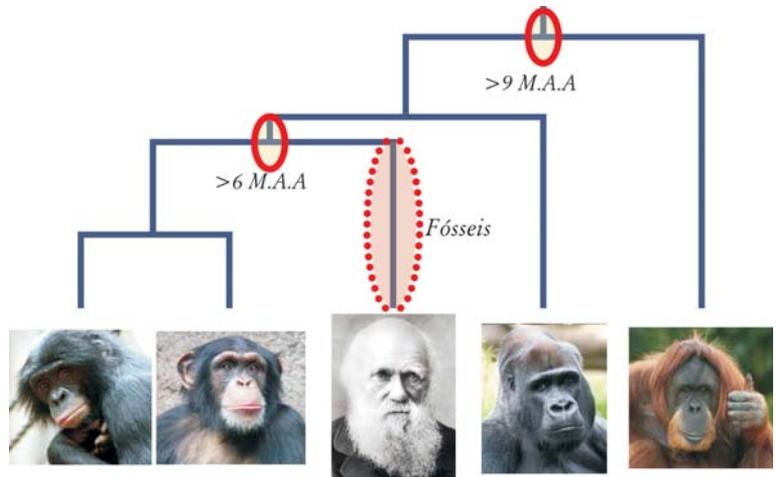


Figura 3: História filogenética dos hominídeos ressaltando os tempos de divergência entre algumas linhagens (elipses fechadas) e a ocorrência de fósseis relacionados com a linhagem humana (elipse pontilhada). As espécies representadas (da direita para esquerda) são: *Pan paniscus* (bonobo ou chimpanzé pigmeu), *Pan troglodites* (chimpanzé comum), *Homo sapiens*, *Gorilla gorilla* (gorila) e *Pongo pygmaeus* (orangotango)

Paleoantropologia

A Paleoantropologia é de grande importância para o estudo da ancestralidade humana devido à grande riqueza de evidências fósseis. Vários hominídeos ancestrais ou relacionados ao nosso passado evolutivo foram e estão sendo descobertos a todo o momento. A motivação para tantos achados é a busca de nossas origens através dos fósseis.

Notavelmente, há muito mais fósseis relacionados mais proximamente à nossa espécie do que qualquer outra linhagem de primata (figura 3). Isto se deve ao fato de a linhagem humana ter-se diferenciado das demais espécies de primatas pela ocupação dos mais diversos ambientes, dos desertos às montanhas, dos trópicos aos círculos polares

etc, o que não se deu com nossos “primos”, os chimpanzés e os gorilas, que até hoje permanecem na floresta equatorial africana. O domínio da floresta equatorial chuvosa não é propício à fossilização, mas em ambientes mais secos como savanas, desertos, cavernas etc, a fossilização é muito mais provável. Essa diferença de ocupação de habitats explica a descoberta de fósseis relacionados à nossa espécie, enquanto que as linhagens ancestrais dos chimpanzés e dos gorilas não apresentam fósseis que permitam detalhar seu passado.

Há mais de 20 espécies fósseis descritas que estão relacionadas com a linhagem humana, como ancestrais diretos ou espécies que compartilham ancestrais recentes conosco. Estes fósseis (figura 4) possuem muitas características derivadas que são compartilhadas com o homem moderno, mas inexistentes nos chimpanzés e outros primatas. Por exemplo, características do esqueleto associadas à adaptação ao bipedalismo, incluindo estruturas modificadas na coluna, bacia, crânio, membros e pés.

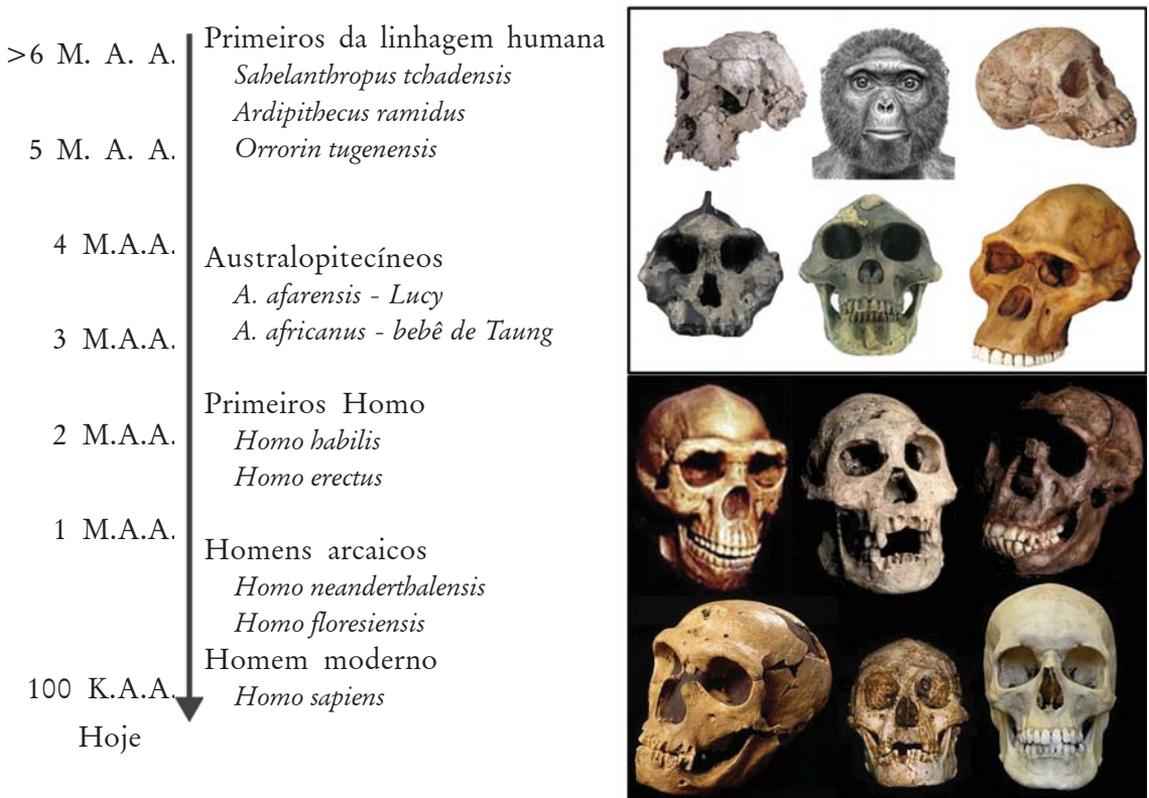


Figura 4: Espécies de hominídeos da linhagem humana. Várias espécies se diversificaram nestes últimos 6 a 7 milhões de anos, após a separação entre a linhagem humana e a dos chimpanzés

Vários fósseis de homínídeos foram descritos na linhagem humana (figura 4), todos datados nos últimos 7 milhões de anos. De todos os encontrados na África, aqueles que estão mais provavelmente relacionados à nossa ancestralidade direta são das espécies: *Sabelanthropus tchadensis* de 6,5 *Maa*, *Australopithecus afarensis* de 4,5 a 3,5 *Maa*, *Homo habilis* de 2 a 1,8 *Maa* e *Homo erectus* de 1,8 a 0,2 *Maa*.

A descoberta do *Sabelanthropus tchadensis* (figura 5) causou inicialmente grande controvérsia. Trata-se do fóssil de uma espécie que vivia no espaço de transição entre floresta e savana (atual Chade) e que sugere uma divergência mais antiga entre as linhagens do homem e dos chimpanzés (~ 7 *Maa*). Uma estrutura modificada na base do crânio indicava postura ereta, apontando o homem do Toumai ou *S. tchadensis* como ancestral direto de toda a linhagem humana. No entanto, novas escavações e estudos comparativos estão sendo executados para investigar detalhadamente a questão.

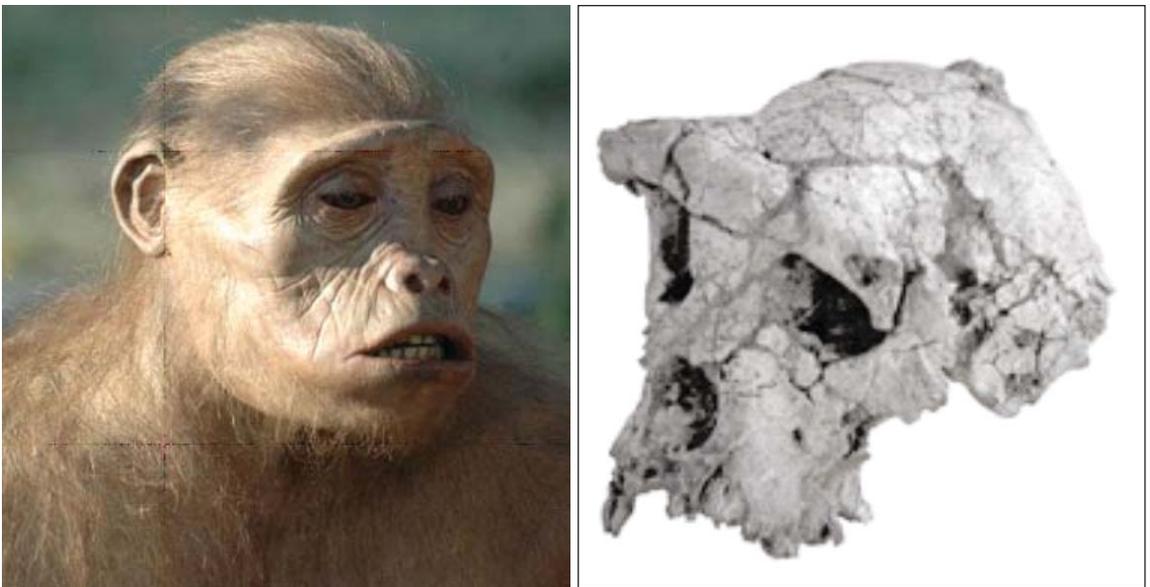


Figura 5: Reconstrução facial e fóssil do crânio de *Sabelanthropus tchadensis* (~6,5 milhões de anos atrás)

Outro provável ancestral direto da espécie humana é o *Australopithecus afarensis* (figura 6), que viveu em período de 4 a 3 *Maa* e foi o primeiro esqueleto completo de homínídeo antigo encontrado na África. Apesar de ter um cérebro do tamanho parecido com o de um chimpanzé (~400cm³), os ossos da bacia, da coluna vertebral, do crânio e dos pés também indicam postura ereta e bipedalismo.

Outros achados fósseis mais antigos indicam que o bipedalismo parece ter sido o que realmente permitiu a diferenciação inicial de nossa linhagem em relação à dos chimpanzés, desmistificando a ideia do início do século XX de que a inteligência seria a diferença primária e direcionadora da evolução humana em relação aos seus parentes primatas mais próximos.



Figura 6: Crânio fóssil de Australopithecus afarensis

A linhagem humana foi muito mais diversa no passado. Análises comparativas das estruturas corporais de inúmeras espécies fósseis mostram que muitas delas não devem ser nossos ancestrais diretos, apesar de terem ancestrais comuns mais recentes conosco, do que com os chimpanzés. Por exemplo, *Paranthropus aethiopicus*, *P. boisei* e *P. robustus* (figura 7) possuem estruturas únicas que indicam especialização a diferentes nichos alimentares. As espécies do gênero *Paranthropus* apresentam adaptações a hábitos vegetarianos que permitem o aproveitamento de grãos e tubérculos muito duros, por isso foram reconhecidos como “quebra-nozes”. Como nossa espécie não herdou tais adaptações a hábitos vegetarianos estritos, além de outras caracte-

terísticas ósseas, as espécies do gênero *Paranthropus* são excluídas da nossa ancestralidade direta. As várias espécies da linhagem humana do passado provavelmente se diversificaram com relativo sucesso porque tinham algumas adaptações-chave, como bipedalismo e inteligência (em relação a outros mamíferos), mas, por causa da competição por nichos alimentares, tenderiam a especializar-se em recursos não utilizados pelas espécies equivalentes.

Paranthropus robustus
2 M.A.A.



Paranthropus boisei
2,3 M.A.A.



Figura 7: Duas espécies fósseis de hominídeos do gênero *Paranthropus*

A existência de inúmeras espécies de hominídeos bípedes, muitos deles coexistindo na mesma época e local, e similarmente inteligentes (figura 8), nos leva a várias reflexões sobre o passado de nossa linhagem e sobre a nossa existência atual. A linhagem humana ocupou ambientes diferentes da floresta equatorial e foi muito bem sucedida evolutivamente nos últimos 6 milhões de anos. Com o aumento do cérebro e a diversificação de espécies, principalmente a partir de 2 Maa, houve uma provável especialização a nichos particulares, com o uso cada vez mais importante do intelecto para a obtenção de recursos alimentares por meio da caça e da coleta, na fuga de predadores, para a vida em sociedade etc. Há 26 mil anos, extinguíram-se os Neandertais (*Homo neanderthalensis*) na Europa, que conviviam desde 40 mil anos atrás (Kaa) com os Cro-Magnon (*Homo sapiens*, homem moderno que veio da África); da mesma

forma, há 13 mil anos, também se extinguiu o Homem de Flores (*H. floresiensis*), na Indonésia. As evidências fósseis e alguns registros arqueológicos indicadores de um comportamento social similar entre essas espécies sugerem uma potencial competição interespecífica por recursos obtidos através do uso do intelecto e da cognição do meio ambiente. A competição pode ser exemplificada pelas disputas registradas por território e outros recursos entre populações humanas no período histórico, quando populações indígenas foram aniquiladas (ou quase) por populações dominadoras (conquistadores). Vale lembrar que algumas populações indígenas foram consideradas pelos conquistadores europeus nos séculos XVI e XVII como “outra raça ou espécie inferior”, como no caso dos aborígenes da Austrália e da Tasmânia, uma discriminação que persistiu até o início do século XX.

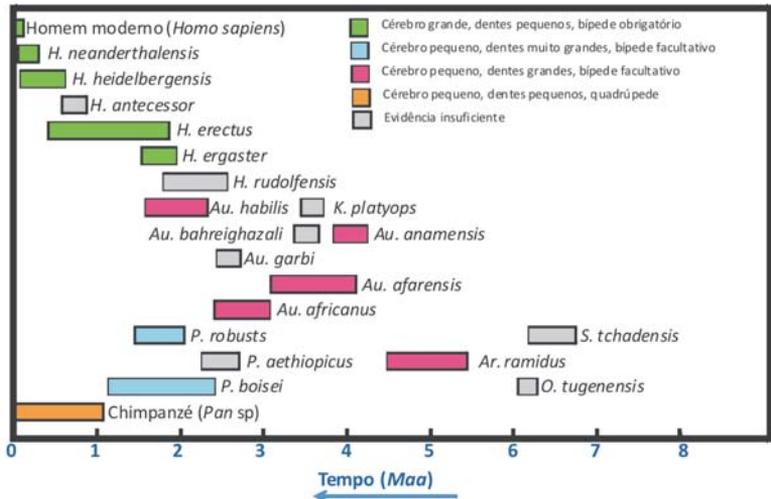


Figura 8: Cronologia da ocorrência de várias espécies da linhagem humana descritas para os últimos 7 milhões de anos. Várias espécies de hominídeos bípedes coexistiram em determinados momentos, mas apenas uma espécie em cada período foi ancestral direto do homem moderno

Dentre os hominídeos fósseis conhecidos, todos são encontrados exclusivamente na África entre 6,5 e 1,8 Maa. A partir de 1,8 Maa, algumas variedades de *H. erectus* (*H. ergaster*, *H. heidelbergensis*, *H. antecessor* etc) com volumes cerebrais acima de 850 cm³ passam também a ser encontradas na Europa e Ásia (figura 9). Isto indica a África como centro de origem e diversificação dos primeiros hominídeos, mas também demonstra uma história de dispersão fora da África em diferentes momentos a partir de 1,8 Maa.



Figura 9: Mapa de ocorrência de várias espécies fósseis da linhagem humana descritas para os últimos 7 milhões de anos. Em vermelho, espécies exclusivamente africanas, em verde, as espécies (ou complexos de espécies) que eram encontradas tanto na África quanto Eurásia, e em azul, espécies recentes derivadas de variantes de *Homo erectus* na Europa e na Indonésia

A paleoantropologia considera atualmente *Homo erectus* como um complexo de várias espécies portando cérebros grandes e nomes diferentes, abrangendo fósseis de 2 Maa a 200 Kaa, e que ocuparam diferentes partes da África, Ásia e Europa (figura 10). As formas mais antigas da África e da Europa são muitas vezes chamadas de *Homo ergaster*, possuindo cérebros um pouco menores ($\sim 900\text{cm}^3$) do que as formas mais recentes, tal como o *Homo heidelbergensis* da Europa ($\sim 1.190\text{cm}^3$) ou o *Homo rhodesiensis* ($\sim 1.230\text{cm}^3$) da África (figura 10). Por causa dos tamanhos dos cérebros que se superpõem aos tamanhos encontrados atualmente em alguns humanos modernos, estas espécies mais recentes de *H. erectus* já foram chamadas de *H. sapiens* arcaico, juntamente, por exemplo, com o *Homo neanderthalensis* da Europa e do Oriente Médio.

O complexo de espécies do *Homo erectus* está no cerne da discussão sobre a origem do homem moderno, o *Homo sapiens* (figura 11). Nesta discussão também está sempre presente o homem de Neandertal, que para a maior parte dos pesquisadores seria descendente do *H. erectus* europeu ou *H. heidelbergensis*, mas não seria ancestral dire-

to do homem moderno (*H. sapiens*). Para uma minoria de pesquisadores defensores do Modelo Multirregional de origem do *H. sapiens* (ver abaixo), o homem de Neandertal seria o ancestral do moderno homem europeu, assim como outras variedades de *H. erectus* da Ásia seriam ancestrais dos homens modernos asiáticos.

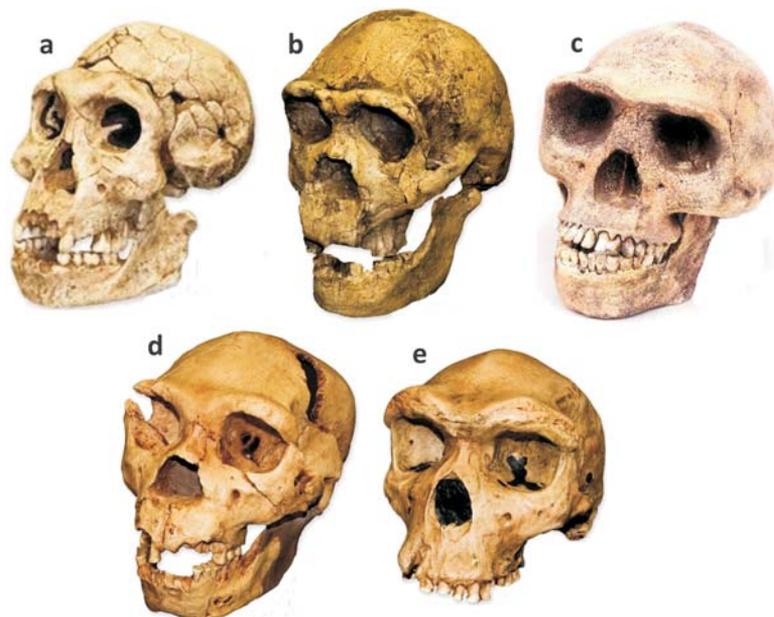


Figura 10: O *Homo erectus* é atualmente considerado um complexo de espécies. Nesta figura são apresentadas diferentes variedades temporais e geográficas: a) *H. erectus* ou *H. ergaster* de 1,8 *Maa* de Dmanisi, Georgia, Europa; b) *H. erectus* ou *H. ergaster* de 1,7 *Maa* de Koobi Fora, Quênia, África; c) *H. erectus* ou *H. pekinensis* de 700 *Kaa* de Zhoukoudian, China, Ásia; d) *H. erectus* ou *H. heidelbergensis* de 350 *Kaa* de Atapuerca, Espanha, Europa; e) *H. erectus* ou *H. rhodesiensis* de 300 *Kaa* de Kabwe, Zambia, África

Independente da interpretação do registro fóssil acerca da origem do homem, todos os pesquisadores aceitam que o homem anatomicamente moderno (*Homo sapiens*) apareceu inicialmente na África. Os fósseis mais antigos do rio Omo, na Etiópia, foram datados ao redor de 190 *Kaa* (figura 11). Os crânios recuperados demonstram todas as características presentes no homem, embora apresentem ossos um pouco mais robustos e cérebros um pouco maiores do que a média atual. Recentemente, estudos paleoantropológicos⁷ demonstraram que a espécie humana apresentou uma redução de até 10% da massa cerebral nos últimos 10 mil anos, hoje com média de 1.350cm³. Os maiores

⁷ HAWKS J. Selection for smaller brains in Holocene human evolution. <http://arxiv.org/abs/1102.5604>, 2011.

volumes cerebrais registrados estão na espécie do homem de Neandertal (*H. neanderthalensis*) de 80 a 30 *Kaa*, com média de 1.450cm³, e entre os *H. sapiens* da Europa (homem de Cro-Magnon) de 30 a 20 *Kaa*, que possuíam um volume médio de 1.500cm³ de cérebro.

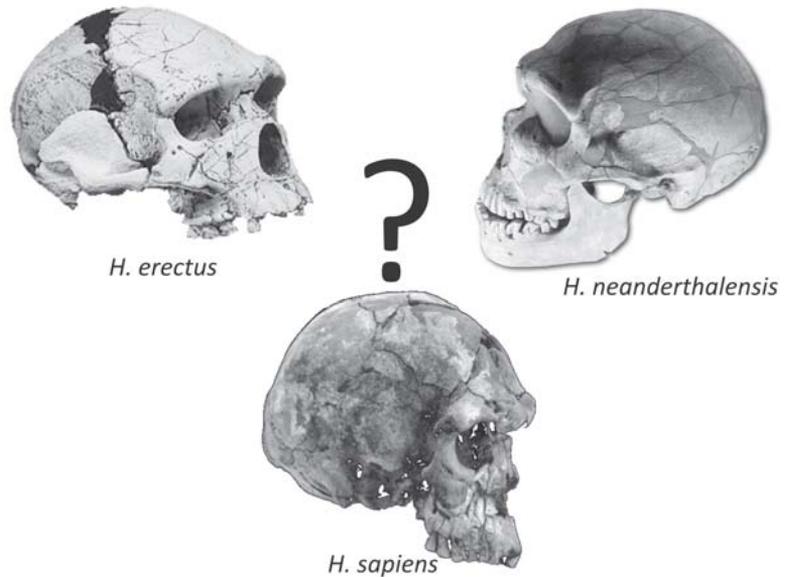


Figura 11: O *Homo sapiens* mais antigo foi encontrado na África, no vale do rio Omo na Etiópia, e possui várias características morfológicas no crânio que o definem como homem anatomicamente moderno. Na figura, um crânio de *H. sapiens* da Etiópia é comparado com um *H. erectus* africano e o *H. neanderthalensis* europeu. Estudar a relação entre estas três espécies é essencial para a compreensão da origem do homem moderno.

Origens do homem moderno

Nossa espécie é de origem recente, datando ao redor de 200 mil anos, fato este corroborado por vários estudos de genética e paleoantropologia. O homem moderno, tendo em vista todas as populações atuais, pertence à espécie *Homo sapiens*, também conhecida pelos paleoantropólogos como “homem anatomicamente moderno”. Alguns raros pesquisadores sustentam a ideia de que os homens atuais deveriam ser considerados uma raça ou subespécie, o *Homo sapiens sapiens*, pois consideram que o homem de Neandertal seria outra raça extinta recentemente, o *Homo sapiens neanderthalensis*. No entanto, dados arqueológicos, paleoantropológicos e pesquisas genéticas atuais (ver a seguir) apontam para uma separação bem antiga destas duas linha-

gens que, embora tenham convivido por 10.000 anos na Europa, não se hibridizaram de maneira significativa. Portanto, são consideradas na nomenclatura científica como duas espécies distintas, *Homo sapiens* e *Homo neanderthalensis*.

Hipóteses alternativas: o Modelo Multirregional e o Modelo fora da África Recente

A história da nossa espécie é objeto de investigação de várias disciplinas que se baseiam nos vestígios deixados pelos humanos no passado. Como vimos no tópico anterior, a paleoantropologia descobriu uma série de evidências fósseis que foram úteis para demonstrar a origem africana da linhagem humana. Mas, também dispomos atualmente de várias outras disciplinas que se complementam para detalhar um pouco mais esta história, principalmente no que diz respeito à origem de nossa espécie e como ela povoou todos os continentes. Assim, evidências de arqueologia, genética e linguística se somam aos dados de antropologia física (morfologia e paleoantropologia).

No entanto, a origem do homem moderno, ou seja, a transição de *Homo erectus* para *Homo sapiens*, configura-se como a questão mais debatida nesses estudos multidisciplinares. Há dois modelos diferentes que interpretam as evidências disponíveis de formas distintas quanto à origem da espécie humana, embora ambas considerem a África como o berço da humanidade.

O *Modelo Multirregional* (ou fora da África antiga) indica que a espécie *H. sapiens* se originou a partir dos vários *H. erectus* e de seus descendentes que já estavam na Ásia e Europa há pelo menos 1,8 milhão de anos. O *Modelo Fora da África Recente* (ou da substituição) considera que este homem moderno se originou há apenas 200 mil anos, na África, exclusivamente a partir do *H. erectus* africano.

Nossa espécie, o *Homo sapiens* aparece no registro fóssil ao redor de 190 *Kaa* na Etiópia, nordeste da África. Os ossos fósseis, principalmente crânios, são identificados por uma série de características anatômicas que, para a maioria dos paleoantropólogos, indica o aparecimento do homem anatomicamente moderno e, por isto, nossa espécie é considerada muito recente em termos evolutivos, segundo o *Modelo Fora da África Recente* – figura 12). Migrações de homens anatomicamente modernos saídos da África ocorreram a partir 60 *Kaa*, culminando com o aparecimento do homem moderno na Europa (homem de Cro-Magnon) ao redor de 40 *Kaa*, quando foi contemporâneo do homem

de Neandertal. Portanto, neste modelo, os homens modernos substituem as populações dos descendentes de *H. erectus* que já habitavam também Europa e Ásia, tal como o Neandertal.



Figura 12: Modelo Fora da África Recente para a origem do homem moderno. As populações nativas de cada continente se originaram da linhagem de *Homo erectus* africano há 200 mil anos, ocupando os demais continentes nos últimos 60 mil anos.

O *Modelo Multirregional*, por sua vez, dita que estes homens anatomicamente modernos teriam surgido paralelamente em distintos pontos do planeta, originados das populações de *Homo erectus* que, desde 1,8 *Maa*, teriam saído da África para a Ásia e a Europa (figura 13). A morfologia anatômica moderna também surgiu ao redor de 190 *Kaa* na África, mas isto não marcaria a origem de nossa espécie, que teria uma origem mais antiga, ao redor de 1,8 *Maa*, quando os fósseis destes hominídeos eram conhecidos como *Homo erectus*. Os raros defensores deste modelo reivindicam que todas as populações de *Homo erectus* situadas na África, Ásia e Europa teriam desenvolvido um cérebro maior e características anatômicas modernas comuns porque havia um alto fluxo gênico entre elas nos distintos continentes. Neste modelo, o homem de Neandertal não teria sido extinto e substituído pelo homem moderno, mas seria seu ancestral imediato, mais especificamente, ancestral dos europeus modernos.

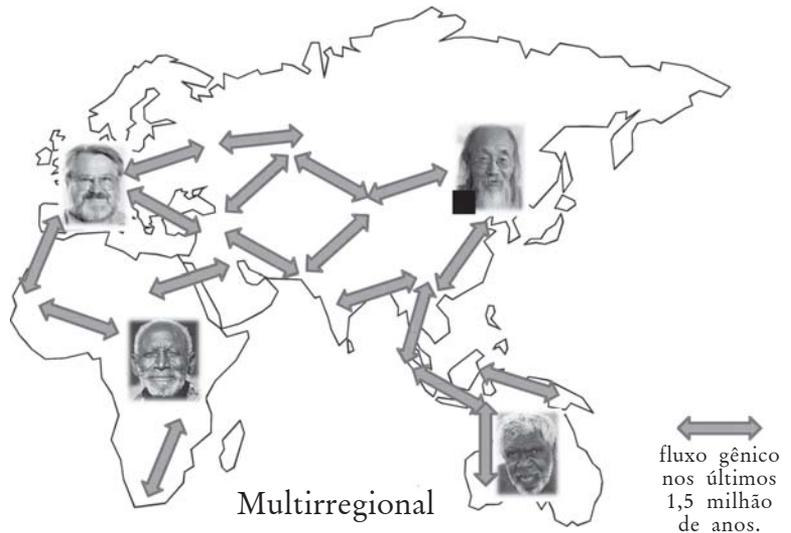


Figura 13: Modelo Multirregional para a origem do homem moderno. As populações nativas de cada continente se originaram da linhagem de *Homo erectus* que estava em cada local e evoluíram como uma única espécie por causa de um grande fluxo gênico inter e intracontinental

Evidências genéticas do primeiro homem moderno e o povoamento dos continentes

Os vestígios investigados pela genética residem nos genomas das populações humanas que registram nosso passado na forma de variações de sequências de DNA nos cromossomos. A análise destas variações é usada para traçar as migrações das populações e a origem de nossa espécie. No entanto, os movimentos migratórios iniciados pelas explorações marítimas no final do século XV desencadearam um processo de miscigenação que foi altamente intensificado através do aprimoramento de vários meios de transporte. Para a genética de populações, as migrações representaram o aumento do fluxo gênico entre diferentes grupos étnicos de diferentes continentes, um fator que mascara o registro histórico preservado no genoma das populações formadas antes da Era Contemporânea. As populações indígenas (nativas ou aborígenes) se mantiveram isoladas por vários milênios após se terem estabelecido nos cinco continentes durante nossa pré-história. As evidências atuais indicam que o povoamento dos vários continentes pelo homem moderno teria ocorrido durante os últimos 60 mil anos e se dado a partir da África, local de origem do homem moderno. Para desvendar o nosso passado pré-histórico

através da genética, faz-se necessário analisar o DNA de populações indígenas ou aborígenes que representam o legado genético da época anterior aos movimentos migratórios dos últimos 500 anos. Dessa forma, nos estudos genético-evolutivos, são analisadas, por exemplo, populações isoladas de Portugal e Inglaterra que representam os aborígenes da Europa ou de índios amazônicos e andinos que são aborígenes das Américas. Não há registro histórico (escrito) de muitos movimentos migratórios antigos de nossa espécie, portanto, as evidências genéticas devem ser comparadas e complementadas com outros estudos da arqueologia, linguística, etnologia e paleoantropologia.

Atualmente, muitas evidências genéticas da evolução humana se baseiam em marcadores genéticos uniparentais que reconstróem a história das linhagens maternas, representadas pelos variantes de DNA mitocondrial (DNAMt), e das linhagens paternas, com dados de variações do cromossomo Y. Estas linhagens são segmentos de DNA passados ao longo das gerações que não sofrem influência da recombinação, pois são regiões efetivamente haploides, isto é, possuem uma única cópia (Y), ou único tipo (DNAMt), por genoma, ao contrário dos pares cromossômicos de 1 a 22. Consequentemente, estes segmentos de DNA são herdados de apenas um dos genitores: o cromossomo Y é sempre herdado do pai pelos filhos e o DNA mitocondrial é sempre herdado da mãe pelos filhos e filhas (figura 14). Por tais características, as linhagens do Y e DNAMt acumulam variações genéticas sequencialmente ao longo das gerações, uma propriedade que permite o mapeamento de rotas migratórias e determinação do local de origem de nossa espécie, por exemplo. Além disso, sabendo-se que haverá mais mutações quanto mais gerações se passarem, pode-se fazer uma datação da origem destas linhagens e, conseqüentemente, inferir uma data aproximada da origem da nossa espécie. As linhagens maternas (matrilinhagens) e linhagens paternas (patrilinhagens) podem contar histórias distintas, mas complementares sobre a evolução do homem moderno.

Os estudos de linhagens começam com a caracterização das variações (mutações) em diferentes posições do Y e do DNAMt. A combinação dos estados alélicos nas diferentes posições é conhecida como haplótipo, que determina um tipo específico de cromossomo Y ou DNAMt. Os haplótipos correspondem de fato a indivíduos e cada população pode ser então definida por um conjunto de haplótipos. A genética de populações utiliza-se da relação genealógica entre os haplótipos e de sua distribuição nas popula-

ções de diferentes regiões do planeta para traçar a pré-história humana, elucidando as rotas migratórias até nossa mais remota origem.



Figura 14: Herança dos marcadores uniparentais paternos (Y – quadrados vermelhos) e maternos (DNAmt – quadrados verdes). Os cromossomos autossômicos são representados pelos pares coloridos grandes, o cromossomo Y é o pequeno e o DNA mitocondrial é representado pelos círculos coloridos.

O grupo do Dr. Alan Wilson do Havaí, nos EUA, publicou há três décadas o primeiro estudo célebre com linhagens maternas em evolução humana⁸. A análise do DNAmt de populações indígenas de todos os continentes indicou uma origem africana e recente (menos de 200 mil anos) para a nossa espécie, estudo que ficou conhecido como a busca da “Eva mitocondrial”. Posteriormente, com o estudo de variações do cromossomo Y humano em populações nativas humanas, vários grupos confirmaram nossa origem africana recente, ao redor de 150 *Kaa*, hipótese chamada metaforicamente de “Adão genético”. Ambas as linhagens paterna e materna se complementaram, indicando uma origem recente na África (figura 15).

Outro estudo recente do Projeto Genográfico (www.genographic.com)¹⁰ gerou e analisou dados de genomas mitocondriais completos em várias populações nativas africanas. Foi reafirmada a origem da espécie humana na África ao redor de 190 mil anos atrás, provavelmente no nordeste africano, próximo da Etiópia. Também ficou demonstrado que pelo menos 2/3 de toda a história do homem moderno se deu exclusivamente na África (entre 190-60 *Kaa*), e que o homem se espalhou para os demais continentes apenas

⁸ CANN, R. L.; STONEKING, M. & WILSON, A. C. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 325(6099): 31-36, 1987.

⁹ SANTOS, F. R.; BIANCHI, N. O. & PENNA, S. D. Worldwide distribution of human Y-chromosome haplotypes. *Genome Res.*, 6:601-611, 1996.

¹⁰ BEHAR, D. M. *et al.* The Dawn of Human Matrilineal Diversity. *Am. J. Hum. Genet.*, 82(5):1.130-1.140, 2008.

nos últimos 60 mil anos (figura 15). Este e vários outros estudos genéticos também atestam um momento crucial na história passada da humanidade, quando, ao redor de 65 *Kaa*, houve um grande declínio populacional que quase levou nossa espécie à extinção¹¹. As análises genéticas de reconstrução paleodemográfica sugerem que toda a população humana deste período do final do Pleistoceno foi reduzida a apenas mil indivíduos. Alguns pesquisadores apontam como possíveis causas as mudanças climáticas abruptas do Pleistoceno e a explosão do supervulcão Toba da Indonésia. A erupção do Toba, há ~70 mil anos, teria coberto o céu de cinzas por uma década ou mais, o que produziu um “inverno vulcânico” e afetou drasticamente várias espécies animais e vegetais no Velho Mundo, colocando a espécie humana à beira da extinção.

¹¹ AMBROSE, S. H. Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans. *J. Hum. Evol.*, 34(6):623-651, 1998.



Figura 15: Mapa das migrações humanas mostrando a origem do homem na África há ~200 mil anos, com posterior povoamento dos demais continentes a partir da África, iniciando há 60 mil anos

Paleoantropologia molecular: genomas modernos e antigos

Outra abordagem recente da genética, a arqueologia molecular, tem permitido o estudo do DNA de alguns fósseis não mineralizados e bem preservados, por exemplo, em ambientes frios e secos, e solos congelados. Nestes estudos utilizou-se o DNA antigo ainda preservado em ossos de homens de Neandertal, inicialmente apenas para gerar sequências de DNAm, mas em alguns espécimes conseguiram também gerar sequências parciais do genoma nuclear. Os Neandertais eram provavelmente muito inteligentes, com o cérebro em média maior do que o dos humanos

atuais. O *Homo neanderthalensis* é normalmente considerado como uma espécie com evolução separada da nossa, pelo menos dentro do modelo Fora da África Recente. Isto significa que os homens de Neandertal não seriam nossos ancestrais diretos, mas contemporâneos dos ancestrais de europeus (os Cro-Magnon). No entanto, para a Teoria Multirregional, menos aceita, o homem de Neandertal seria ancestral direto das populações do homem moderno que hoje habitam a Europa. Portanto, estudos de DNA do homem de Neandertal podem revelar detalhes importantes para compreender qual dos modelos de origem do homem moderno é mais adequado.

A partir de ossos antigos foi possível recuperar e sequenciar o DNAm de três exemplares de Neandertal no final do século XX. Os primeiros estudos¹² do grupo do Dr. Svante Paabo, da Alemanha, demonstraram que o Neandertal não se encaixava como possível ancestral, mas, sim, como um grupo de indivíduos de uma linhagem separada do homem moderno há pelo menos 500 mil anos (figura 16). Inúmeros estudos de genomas antigos foram publicados nos últimos dois anos, inclusive a análise de genomas completos de Neandertais¹³ e de outra linhagem da Sibéria, proxima-mente relacionada aos Neandertais, chamada de Denisovanos¹⁴. As análises destes genomas antigos demonstraram que ocorreu alguma hibridização interespecífica entre o homem moderno e as linhagens de Neandertal e Denisovanos, provavelmente na região do Oriente Médio e Ásia Central, ao redor de 100 mil anos atrás. Isto resultou em um legado genético de menos de 4% de alelos derivados de outras espécies no genoma dos homens modernos, encontrados principalmente nas populações nativas (indígenas) de regiões de fora da África subsaariana.

A identificação de algumas variações gênicas derivadas de Neandertais e Denisovanos levou a vários novos estudos e questionamentos. Por exemplo, por que não há mais genes de Neandertais entre os indígenas europeus se os humanos modernos conviveram entre 40 e 26 *Kaa* na Europa? Uma possível explicação é que estas linhagens já tinham isolamento reprodutivo completo neste período, mas não em épocas anteriores a 100 *Kaa*. Outras pesquisas recentes indicaram que provavelmente os genes neandertais persistiram porque tiveram alguma importância adaptativa, por exemplo, variantes relacionadas à adaptação ao frio na Ásia e Europa. No entanto, as conclusões ainda são preliminares e muitas novidades devem surgir ainda nesta década.

¹² KRINGS, M. *et al.* Neanderthal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell*, 90(1):19-30, 1997.

¹³ PRÜFER K. *et al.* The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505 (7481):43-49, 2014.

¹⁴ MEYER M. *et al.* A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*, 338 (6104):222-226, 2012. Os Denisovanos são encontrados na região dos Montes Altai, sul da Sibéria, e são conhecidos apenas por pequenos fragmentos ósseos, portanto, ainda não puderam ser descritos do ponto de vista morfológico.

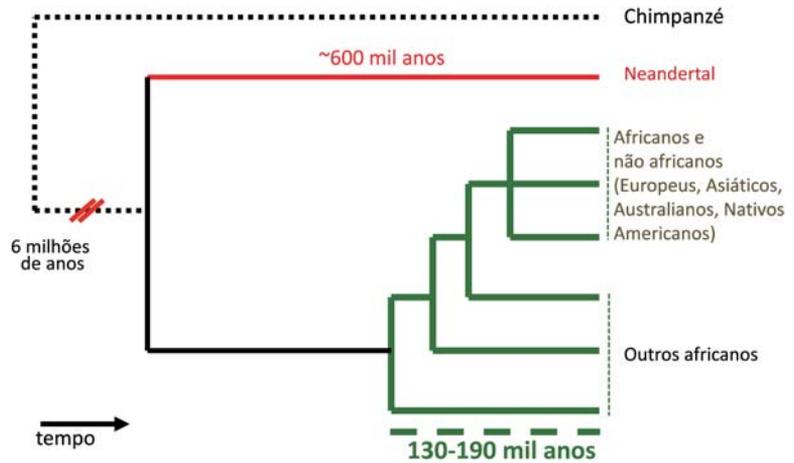


Figura 16: Filogenia do DNAmT do Neandertal em relação à espécie humana.

Diferenças biológicas entre populações continentais na espécie humana

As diferenças biológicas encontradas entre os vários povos da Terra são marcantes e foram utilizadas no passado para a atribuição de indivíduos a distintas “raças” humanas. Um estudo do fim do século XIX feito pelo alemão Ernest Haeckel, um cientista com um grande viés lamarckista, sugeria a existência de doze “raças” humanas derivadas de uma população originada no “Paraíso”, para ele, próximo às ilhas Maldivas, no Oceano Índico¹⁵.

Em biologia evolutiva, sistemática e taxonomia, o termo “raça” é uma subdivisão da espécie, equivalente ao termo subespécie, embora nos processos de seleção artificial e domesticação de animais, raças veterinárias podem ter inúmeros outros significados. A “raça” na biologia evolutiva resulta de processos de divergência populacional, principalmente por seleção natural e deriva genética. Este termo é mais apropriadamente aplicado a populações (ou grupos) geograficamente restritas que possuem um isolamento reprodutivo significativo em relação a outras populações. Portanto, “raças” biológicas surgem no caminho da especiação, sendo muitas vezes reconhecidas como espécies incipientes. Nas espécies silvestres em que existem subespécies (raças) bem definidas, estas têm geralmente uma origem muito antiga (milhões de anos), com populações apresentando grande divergência genética acumulada durante várias gerações de isolamento. Nas espécies reconhecidas de acordo com o conceito biológico de espécie, a diferenciação de subespécies deve

¹⁵ HAECKEL, Ernst Heinrich. *The Evolution of Man: a popular scientific study*. New York: G. P. Putnam, 1905.

resultar no início da formação de algumas barreiras reprodutivas. É o caso do chimpanzé, espécie dividida em três subespécies (raças) que, à primeira vista para nós, são muito semelhantes. Outras divisões populacionais claras são também encontradas entre os gorilas e os orangotangos, mas não na espécie humana. Entre nossa espécie e o chimpanzé, ou entre chimpanzé e gorila, o isolamento reprodutivo é completo e espera-se que algumas dificuldades reprodutivas apareçam entre subespécies de primatas, gerando um fenômeno deletério chamado de depressão exogâmica. No entanto, não há qualquer indício de que existam barreiras reprodutivas entre quaisquer indivíduos de populações humanas nativas (indígenas, não miscigenadas) de diferentes continentes.

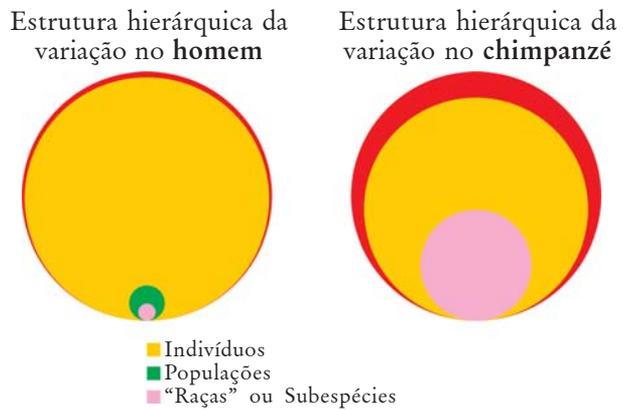


Figura 17: Hierarquia das diferenças genéticas no homem e no chimpanzé, ressaltando a porcentagem das variações que ocorre entre indivíduos (laranja), entre populações (verde) e entre “raças”, agrupamentos geográficos ou subespécies (rosa). A diversidade genética total está representada em vermelho



Cada espécie e população reconhece mais diferenças entre aqueles do seu mesmo grupo.

Uma pesquisadora trabalhando com chimpanzés consegue facilmente discriminar todos os indivíduos que ela estuda pela aparência.

No início do século XVI, os portugueses não conseguiam ver diferenças físicas entre japoneses e chineses, o que era uma grande ofensa para eles. Da mesma forma, os japoneses registraram que os portugueses recém-chegados, tinham todos a mesma aparência.

Figura 18: Reconhecendo semelhanças e diferenças nas espécies

Com o avanço do projeto genoma humano (e outras espécies de símios) e a descrição de muitas variações de sequências, verificou-se que a nossa espécie, o *Homo sapiens*, possui uma variabilidade genética muito menor do que as outras espécies de grandes símios, principalmente o chimpanzé. Isto reflete o fato de que o homem moderno surgiu em um tempo mais recente (~200 mil anos atrás) do que os demais símios, e, portanto, pouca variabilidade foi acumulada em nossa espécie, resultando em menor divergência genética entre as populações. A divergência em nossa espécie pode ser analisada observando-se a partição da variabilidade genética em diferentes níveis: dentro das populações ou individualmente, entre as populações e entre os grupos geográficos/continentais, que seriam as supostas “raças” (figura 17). Para todos os dados genéticos utilizados, observa-se em média uma grande variabilidade interindividual, uma menor variabilidade interpopulacional e uma variabilidade insignificante entre grupos continentais (indígenas) na espécie humana. Os dados indicam que não há divergência suficiente (significativa) para identificar raças biológicas (subespécies) na espécie humana tal como existe, por exemplo, nos chimpanzés, uma linhagem antiga (mais de 1 milhão de anos), cuja divergência entre populações e agrupamentos geográficos é muito maior e significativa (figura 17), embora os chimpanzés estejam restritos a uma floresta africana e a espécie humana esteja distribuída por todos os continentes.

De qualquer maneira, nossa espécie possui algumas características mais comuns em indivíduos nativos (indígenas) de certos continentes. Muitas das diferenças aparentes refletem a ocupação de regiões do globo com clima, relevo, umidade e fontes de alimentos diferentes. Isto se deve principalmente às migrações humanas nos últimos 60 mil anos, quando alguns de nossos ancestrais deixaram a África. Variações neutras ou adaptativas sutis foram fixadas em diferentes povos continentais, tais como a pigmentação da pele com mais melanina, que confere proteção à radiação solar, ou com menos melanina, que permite a síntese de mais vitamina D na pele em situações de pouca iluminação solar. Este tipo de variação adaptativa não é tão aparente nos grandes-símios (chimpanzé, gorila e orangotango), justamente porque o ambiente onde vivem é relativamente homogêneo, a floresta tropical, portanto estão sujeitos a pressões seletivas muito parecidas. Outras diferenças que notamos em nossa própria espécie se devem a aspectos psicológicos de reconhecimento do grupo (figura 18), por isto ressaltamos desigualdades, mesmo que muito pequenas, na espécie humana.

Fabrcio R. Santos é biólogo, geneticista, doutor em Bioquímica e Biologia Molecular pela Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, onde atua como professor titular de Evolução Biológica no Departamento de Biologia Geral do Instituto de Ciências Biológicas.

fsantos@icb.ufmg.br