

EVOLUÇÃO DA HISTÓRIA DE VIDA HUMANA

Pedro Da-Gloria

O conceito de história de vida é crucial para entendermos a diferença entre humanos e nossos parentes biológicos mais próximos, os grandes símios. História de vida é entendida aqui como a quantidade de energia alocada em cada uma das fases de vida do organismo, desde o nascimento até a morte, incluindo o crescimento, a primeira reprodução e o envelhecimento. Investigamos o registro fóssil da nossa linhagem a fim de traçar as origens do nosso ciclo de vida, que inclui extenso período de maturação e aprendizado, aumento da longevidade e diminuição do intervalo entre nascimentos. Parâmetros do registro fóssil, tais como formação dos dentes, tamanho do crânio e massa corpórea, indicam que esse padrão de história de vida começou a aparecer há cerca de 2 milhões de anos, com o *Homo erectus*. Porém, foi somente há menos de 100 mil anos, já com o *Homo sapiens*, que o atual padrão efetivamente surgiu. A partir deste momento, a interação entre biologia e cultura teve papel central na nossa história de vida.

Introdução

A teoria da evolução biológica tem um papel crucial no entendimento das origens morfológicas e comportamentais de nossa espécie. A partir da construção dessa teoria no século XIX¹, os humanos foram aproximados às outras espécies animais. Nossa origem passou a ser entendida como o resultado de modificações biológicas ao longo do tempo, e não como uma criação especial e pronta. Todavia, a trajetória evolutiva de nossa espécie ainda hoje gera intenso debate científico.² Qual a origem de nossas diferenças em relação aos nossos parentes biológicos mais próximos? Qual o papel da cultura e do ambiente nesse processo?

Neste capítulo nos deteremos especificamente à história de vida. Tal conceito pode ser entendido como a quantidade de energia que é alocada em cada uma das fases de vida do organismo, desde o nascimento até a morte, incluindo ritmo de aumento de peso, idade de desmame, erupção dentária, crescimento do cérebro, primeira reprodução, menopausa e envelhecimento. Essa alocação de energia influi diretamente na probabilidade de sobrevivência e na reprodução diferencial dos organismos envolvidos.³ A estratégia de alocação de energia nos humanos é bastante particular, sendo intimamente ligada às nossas características morfológicas e comportamentais, tais como cérebro grande, extenso período de aprendizagem, alta expectativa de vida e grande cuidado parental. Para entender nossas singularidades, é preciso saber primeiro o que nos diferencia de nossos parentes biológicos mais próximos, e em seguida saber quando essas mudanças apareceram durante a evolução da nossa linhagem.

História de vida nos grandes símios

Com base em dados morfológicos e genéticos, os primatas vivos que mais se assemelham aos humanos modernos são os grandes símios (orangotangos, gorilas e chimpanzés). Especificamente, os chimpanzés (*Pan* sp.) são os primatas vivos mais semelhantes a nós, com sua separação de nossa linhagem entre 5 e 7 milhões de anos. Um pouco mais antiga é a separação com os gorilas (*Gorilla* sp.), entre 6 e 8 milhões de anos, e ainda mais antiga é a separação com os orangotangos (*Pongo* sp.), entre 12 e 15 milhões de anos.⁴ Esses três grupos, portanto, são bons modelos comparativos para entendermos a história de vida humana.

Dentre esses três grupos, os gorilas são aqueles que mais se distanciam do padrão de desenvolvimento dos hu-

¹ DARWIN, C. *A origem das espécies*. [1859] Rio de Janeiro: Ediouro, 1987.

² TATTERSALL, I. *Masters of the planet: The search for our human origins*. New York: Palgrave Macmillan, 2012.

³ STEARNS, S. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press, 1992.

⁴ GLAZKO, G. V. & NEI, M. Estimation of divergence times for major lineages of primate species. *Molecular Biology and Evolution*, 20(3): 424-434, 2003.

manos modernos. São eles os maiores primatas viventes, com machos chegando a pesar mais de 200kg. O seu crescimento é relativamente rápido, com a primeira reprodução ocorrendo por volta dos 10 anos de idade. Além disso, apresentam alto dimorfismo sexual, ou seja, os machos são bem maiores que as fêmeas. Os chimpanzés, por outro lado, caracterizam-se por um dimorfismo sexual mais moderado, com machos cerca de 20% mais pesados que as fêmeas e massa corpórea menor, com indivíduos selvagens pesando entre 30 e 40kg. Os orangotangos, por sua vez, têm um período de crescimento e desenvolvimento mais extenso entre esses três grandes símios com primeira reprodução por volta de 16 anos e extensão de vida chegando ao máximo de 60 anos.⁵

Em comparação com os grandes símios, os humanos modernos são extremados quanto ao tempo de crescimento e desenvolvimento. Usando caçadores-coletores viventes como modelo, a média do primeiro filho é ao redor de 20 anos.⁶ Além disso, os humanos têm o maior tempo de gestação, com média de 270 dias, cerca de 10 dias a mais que os orangotangos.⁷ Já os bebês humanos são proporcionalmente maiores que os de outros primatas. Um recém-nascido da nossa espécie apresenta em média 6% da massa corpórea de um adulto, enquanto um recém-nascido de outros grandes símios tem cerca de 3% da massa corpórea de um adulto.⁸ A dentição é outro elemento importante para a inferência de padrões de história de vida. Nos grandes primatas, o primeiro molar erupciona antes dos dentes anteriores, ao passo que nos humanos o incisivo erupciona simultaneamente ao primeiro molar. Esse último padrão é comum em primatas com desenvolvimento mais lento.⁹ Além disso, o primeiro molar erupciona mais tardiamente em humanos, por volta de 6 anos de idade, enquanto nos grandes símios com vida selvagem isso ocorre entre 3 e 4 anos. É interessante notar que o tempo de formação do esmalte dentário é relativamente semelhante tanto para nós como para os grandes símios, porém, há atraso na formação da raiz do dente em humanos, resultando em um atraso em nossa erupção dentária.¹⁰

A extensão de vida em humanos é também bem maior que em grandes símios, chegando frequentemente a cerca de 70 anos em populações tradicionais, mas podendo atingir 120 anos em sociedades modernas. As condições de vida nas sociedades humanas atuais (por exemplo, baixa mortalidade) podem explicar parte dessa alta longevidade, porém a presença de indivíduos acima de 60 anos em sociedades tradicionais humanas nos leva a pensar em explicações evo-

⁵ ROBSON, S. L. *et al.* The derived features of human life history. In: HAWKES, K. & PAINE, R. R. (Orgs.). *The evolution of human life history*. Santa Fe: School of American Research Press, 2006. p. 17-44.

⁶ KAPLAN, H. *et al.* A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology*, 9:156-184, 2000.

⁷ ROBSON, S. L. *et al.*, *Op. cit.*

⁸ De SILVA, J. M. A shift toward birthing relatively large infants early in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 108:1.022-1.027, 2011.

⁹ SMITH, B. H. "Schultz's rule" and the evolution of tooth emergence and replacement patterns in primates and ungulates. In: TEAFORD, M. F. *et al.* (Orgs.). *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 212-227.

¹⁰ MACHO, G. A. & WOOD, B. A. The role of time and timing in hominid dental evolution. *Evolutionary Anthropology*, 4:17-31, 1995.

lutivas de longo prazo. Apesar de ser bem estabelecido que animais em cativeiro têm extensão de vida maior que animais selvagens, chimpanzés em geral raramente passam dos 50 anos de vida.¹¹

Apesar das diferenças citadas anteriormente, o fim do período reprodutivo nas fêmeas humanas e nas fêmeas de grandes símios é semelhante, ao redor dos 40 anos, quando normalmente a última cria é gerada. Tal similaridade está ligada à forma de produção dos gametas femininos. A formação dos oócitos, que posteriormente irão se diferenciar em óvulos, ocorre antes do nascimento. Milhões deles são formados, porém apenas poucas centenas são efetivamente diferenciadas em células passíveis de serem fecundadas. A perda desses oócitos ocorre por um processo chamado de atresia, que é relacionado a interações hormonais entre os órgãos reprodutivos e o sistema nervoso central. Uma vez que os oócitos diminuem em quantidade para cerca de mil, a diferenciação deles em óvulos é interrompida, e inicia-se então a menopausa. A ocorrência da menopausa por volta dos 50 anos em grandes primatas e humanos indica que o número de oócitos produzidos antes do nascimento é uma característica compartilhada em todos esses grupos, podendo ser um fator limitante para a extensão da reprodução além dessa idade.¹² Todavia, os humanos apresentam uma característica peculiar: sobrevivem além desse limite etário. Esse fato requer uma explicação evolutiva, uma vez que as mulheres não teriam mais função reprodutiva direta após a menopausa. Com efeito, esse período de vida pós-reprodutivo nas mulheres tem sido alvo de muito debate, gerando inúmeras teorias evolutivas. Por exemplo, Kristen Hawkes propõe que o período pós-reprodutivo nas mulheres foi selecionado para aumentar a probabilidade de sobrevivência de seus netos, uma vez que o desenvolvimento estendido das crianças humanas necessita de intenso cuidado parental.¹³

Tendo em vista que os humanos modernos apresentam extensão do período de crescimento e desenvolvimento, seria previsível que todas as etapas da história de vida fossem igualmente estendidas. Isso é observado, por exemplo, no caso da erupção dentária do primeiro molar em humanos, que acontece por volta dos seis anos de idade. Já nos outros grandes primatas, a erupção do primeiro molar ocorre antes dos cinco anos.¹⁴ Esse mesmo atraso de desenvolvimento nos humanos ocorre também na idade da menarca (primeira menstruação) e na idade da primeira reprodução, que acontecem mais tarde que em grandes símios. No entanto, dois marcadores de história de vida têm uma mu-

¹¹ GURVEN, M. & KAPLAN, H. Longevity among hunter-gatherers: A Cross-Cultural Examination. *Population and Developmental Review*, 33(2): 321-365, 2007.

¹² PECCEI, J. C. Menopause: Adaptation or epiphenomenon? *Evolutionary Anthropology*, 10:43-57, 2001.

¹³ HAWKES, K. Grandmothers and the evolution of human longevity. *American Journal of Human Biology*, 15:380-400, 2003.

¹⁴ KELLEY, J. & SCHWARTZ, G. T. Dental development and life history in living African and Asian apes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107:1.035-1.040, 2010.

dança não esperada em humanos: idade do desmame e intervalo entre nascimentos. O primeiro deles consiste na idade em que a mãe interrompe a amamentação, introduzindo outros alimentos na dieta da prole. Em sociedades caçadoras-coletoras modernas, o desmame ocorre entre 2 e 3 anos de idade, enquanto em chimpanzês isso se dá entre 4 e 5 anos. Esse período tem grande relevância para futuras gestações, pois a amamentação causa alta demanda energética na mulher, gerando mudanças hormonais que inibem a ovulação.¹⁵ Ao desmamar a prole mais cedo que outros grandes primatas, os humanos abrem a possibilidade de ter mais filhos com menor intervalo entre eles. No entanto, o atraso da maturação e o desmame mais cedo fazem com que crianças humanas sejam ainda dependentes dos pais após o desmame, o que não acontece nos outros grandes símios. Essa fase pós-desmame, entre 3 e 7 anos, conhecida como segunda infância (*childhood*), é exclusiva de humanos.¹⁶

A segunda infância apresenta uma série de características que a torna única em humanos modernos. 1º) Conforme foi mencionado, a prole continua mantendo certo grau de dependência dos adultos. Como a mãe normalmente se engaja em outra gravidez após o desmame, o cuidado da prole é feito com a ajuda de uma rede de suporte composta por pai, avó, filhos mais velhos, entre outros parentes. A diminuição do intervalo entre nascimentos permite que mais crianças sejam geradas, estimulando os filhos mais velhos a cuidarem dos mais novos. A natureza da interação social em humanos acentua a conexão entre as pessoas e estabelece redes familiares de suporte às crianças. Daí a preferência das mulheres por homens que invistam em cuidado parental por um período prolongado. 2º) O período da segunda infância é marcado por uma estabilização da taxa de crescimento corpóreo que permite a alocação da energia no crescimento do cérebro. Durante a primeira e segunda infância, tal crescimento em nossa espécie ocorre em ritmo acentuado, ao passo que nos chimpanzês, por exemplo, o cérebro desacelera seu crescimento logo após o nascimento. A segunda infância, portanto, permite que tenhamos um cérebro maior sem comprometimento do crescimento corpóreo. 3º) A segunda e a fase juvenil (entre 7 anos e a puberdade) permitem que a criança humana tenha mais tempo para aprender uma série de comportamentos essenciais para sua vida adulta sem que tenham que lidar com crescimento corpóreo acelerado ou com mudanças nos hormônios sexuais, que serão desencadeadas somente no começo da adolescência (puberdade).¹⁷

¹⁵ EMERY THOMPSON, M. E. *et al.* The energetics of lactation and the return to fecundity in wild chimpanzees. *Behavior Ecology*, 23: 1.234-1.241, 2012.

¹⁶ BOGIN, B. & SMITH, B. H. Evolution of the human life cycle. In: STINSON, S. *et al.* (Orgs.). *Human biology: An evolutionary and biocultural perspective*. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell, 2012. p. 515-586.

¹⁷ LEIGH, S. R. Evolution of human growth. *Evolutionary Anthropology*, 10:223-236, 2001.
BOGIN, B. Modern human life history: The evolution of human childhood and fertility. In: HAWKES, K. & PAINE, R. R. (Orgs.). *The evolution of human life history*. Santa Fe: School of American Research Press, 2006. p. 197-230.
BOGIN, B. & SMITH, B. H. *Op. cit.*

O desenvolvimento humano apresenta uma outra fase exclusiva, chamada de adolescência, que compreende um intervalo de 5 a 10 anos entre as mudanças hormonais desencadeadas na puberdade e a finalização do crescimento, que culmina com o início da vida reprodutiva. Essa fase inclui outra característica única de humanos, ou seja, o pico de crescimento. Tal pico consiste no aumento abrupto da taxa de crescimento, desencadeada por mudanças hormonais durante a adolescência, permitindo que os humanos tenham uma taxa de crescimento corporal reduzida durante a infância e a fase juvenil, mas, ainda assim, apresentando maior massa corpórea que os chimpanzés. Além disso, o intervalo entre puberdade e início da vida reprodutiva, definido como adolescência, propicia o aprendizado de práticas sociais e culturais que preparam o indivíduo para a vida adulta.¹⁸

¹⁸ LEIGH, S. R. *Op. cit.*
BOGIN, B. & SMITH, B.
H. *Op. cit.*

Em síntese, a história de vida humana difere da dos grandes símios por apresentar prolongamento do crescimento e desenvolvimento, incluindo ocorrência mais tardia da erupção do primeiro molar, da menarca e da primeira reprodução. Além disso, há um atraso do envelhecimento somático, ocasionando maior extensão de vida. Todavia, com a manutenção da idade de cessação da reprodução nas mulheres, surge um período pós-reprodutivo. Por outro lado, diminuem a idade de desmame e do intervalo entre nascimentos. Essa mudança faz com que humanos tenham maior número de filhos com uma primeira infância mais curta, ao passo que se alongam a segunda infância e a fase juvenil, além do surgimento da adolescência e do pico de crescimento. O fator crucial nessa estratégia de vida é o sucesso reprodutivo em um ambiente de baixa mortalidade e alta demanda de aprendizado social. A seguir, investigaremos as evidências fósseis do surgimento desses traços ao longo da evolução da nossa linhagem.

Primeiros hominínios

Estimativas genéticas mostram que a linhagem que deu origem à nossa espécie se separou da linhagem dos chimpanzés entre 5 e 7 milhões de anos atrás¹⁹. Devido à proximidade genética entre essas espécies, nossa linhagem tem sido classificada na tribo hominini, distinta da tribo dos chimpanzés, os panini. Dessa forma, o termo hominínio será adotado aqui para todas as espécies da linhagem humana que viveram depois da separação com a linhagem dos panínios.

Até recentemente, não havia um fóssil sequer no período estimado geneticamente para a separação entre essas

¹⁹ GLAZKO, G. V. & NEI, M.
Op. cit.

duas linhagens. Nos últimos vinte anos, porém, inúmeras descobertas mudaram esse quadro. O fóssil mais antigo de hominínio é, hoje, considerado o crânio achado no Chade, na África central, classificado como *Sabelanthropus tchadensis* e datado entre 7 e 6 milhões de anos atrás. Ele apresenta uma capacidade craniana próxima ao de um chimpanzé, porém já com indícios de uma postura bípede.²⁰ Os segundos fósseis mais antigos, classificados como *Orrorin tugenensis*, são fragmentos de mandíbula e fêmur achados no Quênia e datados de 6 milhões de anos. Há evidências de que o fêmur é de um indivíduo também com postura bípede.²¹ Por fim, fragmentos de dentes e ossos encontrados na Etiópia constituem o gênero *Ardipithecus*, datado entre 5,7 e 4,4 milhões de anos atrás. Recentemente, um fóssil bastante completo de *Ardipithecus ramidus* foi achado também na Etiópia, permitindo o cálculo de sua capacidade craniana e massa corpórea, que eram semelhantes às dos chimpanzés modernos.²²

Na ausência de fósseis juvenis que forneçam evidências diretas sobre os padrões de história de vida dessas espécies, a massa corpórea e a capacidade craniana podem ser usadas para estimar esses padrões. Usando correlações obtidas de primatas viventes, menor tamanho cerebral e menor massa corporal tendem a predizer histórias de vida aceleradas, tais como menor tempo de desenvolvimento e extensão de vida.²³ Os primeiros hominínios apresentavam tais parâmetros próximos ao de chimpanzés atuais, sugerindo que esse seria o padrão encontrado no nosso ancestral comum com os panínios. A partir dos representantes desses primeiros hominínios, um novo grupo morfológicamente distinto, chamado de ‘australopitecíneos’, surgiu na nossa linhagem.

Australopitecíneos

Os australopitecíneos são compostos por três gêneros: *Australopithecus*, *Kenyanthropus* e *Paranthropus*. O primeiro representante desse grupo foi encontrado em camadas estratigráficas datadas em 4,2 milhões de anos: o *Australopithecus anamensis*.²⁴ Os australopitecíneos sofreram diversificação a partir de 3 milhões de anos, quando várias espécies conviveram no leste e no sul da África.²⁵ As espécies do gênero *Australopithecus* são os *Au. anamensis*, *Au. Afarensis*, *Au. africanus*, *Au. sediba* e *Au. garhi*. O gênero *Kenyanthropus* é representado por uma espécie chamada de *K. platyopis*, conhecida por um crânio datado de 3,5 milhões de anos. O gênero *Paranthropus*, por sua vez, é repre-

²⁰ BRUNET, M. *et al.* A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418:145-151, 2002.

²¹ SENUT, B. *et al.* First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences*, 332:137-144, 2001.

²² WHITE, T. D. *et al.* *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326:75-86, 2009.

²³ SMITH, B. H. Dental development as a measure of life history variation in primates. *Evolution*, 43:683-688, 1989. SMITH, R. J. *et al.* Ontogeny of australopithecines and early Homo: evidence from cranial capacity and dental eruption. *Journal of Human Evolution*, 29:155-168, 1995.

²⁴ LEAKEY, M. G. *et al.* New four million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376:565-571, 1995.

²⁵ KLEIN, R. *The human career: Human biological and cultural origins*. 3. ed. Chicago: The University of Chicago Press, 2009.

sentado por três espécies que ocorreram na África entre 2,5 e 1,0 milhão de anos, chamadas de *P. aethiopicus*, *P. boisei* e *P. robustus*. Essas espécies fazem parte dos australopitecíneos robustos, uma vez que apresentam estruturas cranianas que indicam intenso poder de mastigação, tais como crista sagital, ossos faciais e dentes molares grandes (megadontia), com esmalte dentário muito espesso. Apesar da diversidade em questão, cabe discutir a história de vida dos australopitecíneos em conjunto, uma vez que dados específicos sobre cada uma das espécies ainda são muito escassos.

Os parâmetros mais acessíveis da história de vida em fósseis são a massa corpórea e o tamanho cerebral. Os australopitecíneos apresentam massa corpórea entre 30 e 50kg, ou seja, dentro do espectro dos primeiros hominínios e dos chimpanzés atuais. Todavia, o dimorfismo sexual desse grupo é bem mais acentuado que em humanos modernos e panínios. O *Au. afarensis*, que tem um conjunto fóssil mais numeroso, apresenta machos com cerca de 45kg e fêmeas com cerca de 30kg. Tal diferença contrasta, por exemplo, com os membros de *Ardipithecus*, que apresentam indivíduos com cerca de 50kg e com pouco dimorfismo sexual. O padrão de massa corpórea dos australopitecíneos mostra uma interessante mistura entre tamanho corporal de chimpanzés e dimorfismo sexual de gorilas.²⁶ As implicações desse padrão misto para a história de vida de australopitecíneos ainda precisam ser melhor compreendidas. O segundo parâmetro acessível em fósseis é a capacidade craniana. Os valores encontrados em australopitecíneos, variáveis entre 350 e 550cm³, são muito próximos dos valores de chimpanzés, que atingem por volta de 400cm³. As capacidades cranianas mais altas encontram-se em australopitecíneos mais recentes, como, por exemplo, nos *P. robustus*.²⁷ Mesmo neste último caso, o tamanho cerebral é muito mais próximo dos grandes símios do que dos humanos modernos, que possuem capacidade craniana de 1.350cm³. Dessa forma, os grandes símios são ainda os melhores modelos para entender o padrão de história de vida dos australopitecíneos.

Usando estimativas de capacidade craniana e massa corpórea de adultos, a massa corpórea de recém-nascidos de *Ardipithecus* e australopitecíneos foi estimada.²⁸ O primeiro grupo mostra recém-nascidos com cerca de 3% da massa corpórea da mãe, como em chimpanzés, enquanto o segundo grupo apresenta bebês com cerca de 6% da massa da mãe, semelhante aos humanos atuais. Esses resultados indicam que algumas mudanças de história de vida na direção do padrão humano já haviam ocorrido em australopite-

²⁶ PLAVCAN, M. J. Sexual size dimorphism, canine dimorphism, and male-male competition in primates: Where do humans fit in? *Human Nature*, 23:45-67, 2012.

²⁷ SKINNER, M. M. & WOOD, B. The evolution of modern human life history. In: HAWKES, K. & PAINE, R. R. (Orgs.). *The evolution of human life history*. Santa Fe: School of American Research Press, 2006. p. 321-400.

²⁸ De SILVA, J. M. *Op. cit.*

cíneos. Crianças maiores representam um desafio para a gestação e o transporte da criança pela mãe. Essa mudança pode estar relacionada a um hábito mais terrestre, ao uso das mãos para carregar as crianças e a um maior investimento do pai na criação da prole.

A erupção dentária é um elemento muito importante na inferência de história de vida a partir dos fósseis. Como dito anteriormente, a erupção do primeiro molar tem forte correlação com o ritmo de desenvolvimento em primatas.²⁹ Por outro lado, poucos fósseis juvenis de australopithecíneos estão disponíveis no registro fóssil. Nesses poucos casos, espécimes juvenis têm erupção do primeiro molar ao redor de três anos, como em chimpanzés. Da mesma forma, o ritmo de formação do esmalte dentário, assim como a ordem de erupção dos dentes, é semelhante ao padrão de grandes símios, com os primeiros molares erupcionando primeiro.³⁰ Como uma exceção, o gênero *Paranthropus* apresenta a mesma sequência de erupção dentária que os humanos modernos, com os primeiros molares erupcionando ao mesmo tempo que os incisivos. Por outro lado, mesmo sendo indivíduos megadônticos, a formação do esmalte e a erupção do dente ocorre mais rapidamente que em humanos modernos, com o primeiro molar erupcionando aos três anos de idade.³¹ Esses estudos se beneficiaram de técnicas para a medição do tempo de formação do esmalte dentário, tais como a contagem de *perikymata*, macroscopicamente, e as estrias marrons de Retzius, microscopicamente.³² Em síntese, mesmo considerando que existem variações entre espécies de australopithecíneos, a evidência aponta para uma ordem de erupção e um tempo de formação do esmalte próximos ao padrão dos grandes símios.

Gênero *Homo*

O surgimento do gênero *Homo* a partir dos australopithecíneos é envolto de intenso debate. Tradicionalmente o nosso gênero tem sido definido pela habilidade de usar ferramentas de pedra e pelo aumento da capacidade craniana. O *Homo habilis*, devido ao ligeiro aumento do cérebro, com cerca de 600cm³, e sua associação com a indústria lítica Olduvaiense, é o representante mais antigo do nosso gênero. Os fósseis mais antigos de *Homo habilis* datam de cerca de 2,4 milhões de anos atrás e foram encontrados na Etiópia.³³ Todavia, há intensa discussão sobre quantos tipos morfológicos existem realmente nessa espécie, resultando na classificação de alguns fósseis em outra espécie, tal como o crânio KNM-ER 1470 como *Homo rudolfensis*.³⁴ Já ou-

²⁹ SMITH, B. H. *Op. cit.*

³⁰ SMITH, R. J. *et al. Op. cit.* LACRUZ, R. S. & RAMIREZ-ROZZI, F. V. Molar crown development in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 58: 201-206, 2010.

³¹ MACHO, G. A. & WOOD, B. A. *Op. cit.*

³² SMITH, T. M. Incremental dental development: methods and applications in hominoid evolutionary studies. *Journal of Human Evolution*, 54:205-224, 2008.

³³ KIMBEL, W. H. *et al.* Systematic assessment of a maxilla of *Homo* from Hadar, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 103:235-262, 1997.

³⁴ LEAKEY, M. G. *et al.* New fossils from Koobi Fora in northern Kenya confirm taxonomic diversity in early *Homo*. *Nature*, 488:201-204, 2012.

tros pesquisadores defendem que os *H. habilis* sejam, na verdade, incluídos no gênero *Australopithecus*, uma vez que não apresentam uma série de características derivadas, tais como pernas mais longas e maior massa corpórea, encontradas em espécimes mais recentes de *Homo erectus*.³⁵

O padrão de história de vida dos primeiros *Homo* mostra que ainda estavam próximos ao padrão de australopitecíneos. O crescimento do cérebro foi ligeiro em relação aos hominínios anteriores, ao passo que o tamanho corpóreo manteve-se inalterado. Há algumas evidências de aumento de massa em *Homo rudolfensis*, porém os poucos ossos do pós-crânio associados a essa espécie poderiam ser também de *Homo erectus*, uma espécie mais derivada.³⁶ Quanto aos marcadores dentais, a pouca evidência disponível coloca os primeiros *Homo* como similares aos grandes símios em termos de tempo de formação dos dentes.³⁷ Dessa forma, os marcadores de história de vida corroboram a ideia de que os primeiros *Homo* eram bem mais semelhantes aos australopitecíneos do que aos humanos modernos.

A maior transição morfológica ocorreu por volta de 1,8 milhão de anos, com o surgimento do *Homo erectus* no leste da África. Essa espécie apresentou um conjunto de características que a diferenciavam dos hominínios anteriores. Houve um aumento de massa corpórea para cerca de 60kg, muito semelhante aos valores modernos de *Homo sapiens*. Já o tamanho craniano apresentou um significativo aumento para cerca de 850cm³ nos primeiros representantes da espécie, apresentando valores de até 1.225cm³ em espécimes mais tardios.³⁸ Tais indivíduos com tamanho craniano maior apresentavam continuação do crescimento do cérebro após o nascimento, pois a pélvis da nossa linhagem tem uma limitação de tamanho para a passagem do crânio do bebê. É bem possível que o crescimento do cérebro durante o primeiro ano de vida tenha necessitado maior cuidado parental na primeira infância das crianças.³⁹ Além disso, os *Homo erectus* foram os primeiros hominínios a saírem da África, apresentando pela primeira vez uma proporção corporal moderna, com braços mais curtos e pernas mais longas. A diminuição do tamanho dos molares em comparação com os australopitecíneos, sugere mudanças na consistência da dieta. O consumo de carne e o início da manipulação do fogo devem estar envolvidos nessa transição, uma vez que essa combinação acarretou aumento da qualidade nutricional dos alimentos consumidos, diminuição do tempo de digestão e consequente alocação da energia extra adquirida para o crescimento do cérebro.⁴⁰

³⁵ WOOD, B. A. & COLLARD, M. The human genus. *Science*, 284:65-71, 1999.

³⁶ KLEIN, R. *The human career...* Op. cit.

³⁷ DEAN, M. C. et al. Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins. *Nature*, 414:628-631, 2001.

³⁸ RIGHTMIRE, G. P. Brain size and encephalization in early to mid-Pleistocene *Homo*. *American Journal of Physical Anthropology*, 124: 109-123, 2004.

³⁹ LEIGH, S. R. Brain ontogeny and life history in *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 50:104-108, 2006.

⁴⁰ WRANGHAM, R. & CARMODY, R. Human adaptation to the control of fire. *Evolutionary Anthropology*, 19:187-199, 2010.

Como dito anteriormente, o aumento do cérebro é um excelente marcador de extensão do período de crescimento em mamíferos. Porém, devido ao aumento concomitante de massa corpórea, o aumento do quociente de encefalização não foi tão grande, uma vez que esse índice considera o tamanho do cérebro em relação à massa corpórea. De fato, estudos de tempo de formação e de erupção dentária mostram que os *H. erectus* apresentavam desenvolvimento mais lento que o dos humanos modernos. Um esqueleto achado na margem oeste do Lago Turkana no Quênia e datado de 1,5 milhão de anos tem revelado uma série de informações sobre o desenvolvimento em *H. erectus*. Com estatura de 1,6m, o garoto de Turkana, como é popularmente conhecido, serviu de base para estudos de formação do esmalte dentário. Esses estudos indicaram que o indivíduo tinha oito anos no momento de sua morte e que a erupção do seu primeiro molar aconteceu por volta de 4,5 anos, um pouco mais tardiamente do que nos australopitécneos, porém mais cedo que seis anos, como ocorre em humanos modernos. O mesmo resultado foi obtido em um espécime de *H. erectus* da ilha de Java na Indonésia.⁴¹ Esse reduzido tempo de desenvolvimento tem importantes implicações para o período de maturação e aprendizado social. Humanos modernos requerem um período estendido de maturação, exigindo cuidado parental mais intenso, mas ao mesmo tempo possibilitando mais tempo para a aprendizagem cultural. Os dados gerados indicam que os representantes de *H. erectus* ainda não mostravam estratégia de vida semelhante à nossa.

A sequência da evolução do *H. erectus* gerou uma nova espécie há cerca de 600 mil anos na África, com um quociente de encefalização ainda maior, conhecida como *Homo heidelbergensis*. A capacidade craniana desses indivíduos ficava entre 1.100 e 1.325cm³, já se aproximando dos valores de humanos modernos. Na Europa, alguns pesquisadores reconheceram outra linhagem de hominínios classificada como *Homo antecessor*, derivada de *Homo erectus*, e que posteriormente originou o *Homo neanderthelensis*. A contagem de *perikymata* do esmalte dentário mostrou que o *H. heidelbergensis* e o *H. antecessor* ainda apresentavam taxas de deposição de esmalte dentário mais rápidas que em humanos modernos, sugerindo um ritmo de desenvolvimento relativamente mais acelerado.⁴² Por outro lado, há cerca de 1 milhão de anos, o *H. antecessor* já apresentava a mesma ordem de erupção dentária que os humanos modernos, com erupção do primeiro molar por volta dos seis anos.⁴³

⁴¹ DEAN, M. C. *et al.* *Op. cit.*

⁴² RAMIREZ-ROZZI, F. V. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature*, 428:936-939, 2004.

⁴³ BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. *et al.* New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107:11.739-11.744, 2010.

Surgimento do *Homo sapiens*

O surgimento da espécie *Homo sapiens* marca o aparecimento de diversas características morfológicas de humanos modernos. O esqueleto com morfologia moderna mais antiga é considerado o crânio de Omo, encontrado na Etiópia e datado em 195 mil anos.⁴⁴ Fora da África há crânios modernos datados em 120 mil anos em Israel, com capacidade craniana de cerca de 1.350cm³. Enquanto a morfologia esquelética moderna aparece na África há cerca de 200 mil anos, na Europa as evidências arqueológicas de comportamento moderno datam a partir de 40 mil anos, documentadas amplamente por pinturas rupestres, enterramentos com acompanhamentos funerários elaborados, diversidade de ferramentas, objetos em osso, instrumentos compostos, estatuetas, objetos decorativos e uso de ocre para pintura. Essas manifestações pareciam ter surgido de maneira abrupta, no registro europeu, com a chegada do *Homo sapiens*. No entanto, estudos recentes no continente africano têm mostrado que o aparecimento de traços culturais modernos ocorreu gradualmente em sítios na África⁴⁵, com especial destaque para os sítios de Blombos e Pinnacle Point na África do Sul. A principal característica dos registros arqueológicos encontrados nesses sítios é a ocorrência de comportamentos simbólicos. A atribuição de significado a objetos e a posterior articulação desses símbolos em redes de significado constitui uma característica única dos seres humanos. No caso dos sítios africanos, são encontrados objetos de decoração corporal pintados com ocre, instrumentos compostos e plaquetas com sinais abstratos datadas de mais de 70 mil anos.⁴⁶

Enquanto os comportamentos simbólicos eram observados na África, indivíduos com morfologia distinta viveram na Europa e oeste asiático a partir de 200 mil anos. Tratava-se de indivíduos mais robustos, corpos mais compactos e maior tamanho craniano que o dos humanos modernos. Por outro lado, embora fossem exímios caçadores e muito bem adaptados a climas frios, não se caracterizavam pela elaboração cultural observada no *H. sapiens*. Classificados como *Homo neanderthalensis*, esses indivíduos não apresentavam muitos dos comportamentos simbólicos vistos nos indivíduos africanos classificados como *H. sapiens*. Alguns pesquisadores argumentam que os neandertais também tinham comportamentos simbólicos⁴⁷, como o enterramento de seus mortos e o uso de ocre, porém, a maioria dos pesquisadores acredita em uma diferença de grau entre o compor-

⁴⁴ McDOUGALL, I. *et al.* Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature*, 433:733-736, 2005.

⁴⁵ McBREARTY, S. & BROOKS, A. S. The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution*, 39:453-563, 2000.

⁴⁶ HENSHILWOOD, C. S. *et al.* Engraved ochres from the Middle Stone Age levels at Blombos Cave, South Africa. *Journal of Human Evolution*, 57:27-47, 2009.

⁴⁷ ZILHÃO, J. *et al.* Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107: 1.023-1.028, 2010. Ver artigo de J. Zilhão no presente volume.

- ⁴⁸ KLEIN, R. Whither the Neanderthals? *Science*, 299: 1.525-1.527, 2003.
- ⁴⁹ GREEN, R. E. *et al.* A Draft sequence of the neanderthal genome. *Science*, 328:710-722, 2010.
- ⁵⁰ SMITH, T. M. *et al.* Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107:20.923-20.928, 2010. Mas ver resultado diferente em: GUATELLI-STEINBERG, D. *et al.* Anterior tooth growth periods in Neanderthals were comparable to those of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 102:14.197-14.202, 2005.
- ⁵¹ SMITH, T. M. *et al.* Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104: 6.128-6.133, 2007.
- ⁵² GUATELLI-STEINBERG, D. Recent studies of dental development in Neanderthals: implications for Neanderthal life histories. *Evolutionary Anthropology*, 18:9-20, 2009.
- ⁵³ AUSTIN, C. *et al.* Barium distributions in teeth reveal early-life dietary transitions in primates. *Nature*, 498:216-219, 2013.
- ⁵⁴ GUNZ, P. *et al.* A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neanderthal newborn from Mezmaiskaya. *Journal of Human Evolution*, 62:300-313, 2012.
- ⁵⁵ PONCE DE LEÓN, M. S. *et al.* Neanderthal brain size at birth provides insights in to the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 105:13.764-13.768, 2008.
- ⁵⁶ MARTÍN-GONZÁLEZ, J. A. *et al.* Differences between

tamento do *H. sapiens* e o do *H. neandertalenses*.⁴⁸ Recentemente, ficou evidenciado através de estudos de DNA antigo que os neandertais cruzaram com os sapiens, transmitindo cerca de 1 a 4% do seu material genético para populações modernas da Europa, Ásia e Oceania.⁴⁹ Ainda assim, a origem africana da grande maioria da população moderna continua sendo o paradigma dominante.

O contraste entre parâmetros de história de vida de sapiens e neandertais tem revelado importantes diferenças entre eles. Em termos de massa corpórea e tamanho do cérebro, os neandertais apresentam valores ligeiramente mais altos. Todavia, como o quociente de encefalização é calculado em relação à massa corpórea, como foi dito anteriormente, ambas as espécies têm valores muito similares, sugerindo que teriam padrões de histórias de vida muito semelhantes. No entanto, estudos que estimam a taxa de formação do esmalte dentário dessas espécies têm mostrado que os neandertais caracterizam-se por um desenvolvimento dental mais rápido que os sapiens, e similar a espécies mais antigas como o *H. antecessor* e o *H. heidelbergensis*.⁵⁰ O registro mais antigo do padrão completo de formação dentária de humanos modernos foi encontrado em um espécime do norte da África datado de 160 mil anos e classificado como *H. sapiens*.⁵¹ Alguns pesquisadores alertam que uma taxa de formação rápida do dente não é sinônimo de desenvolvimento rápido em todos os outros parâmetros de história de vida.⁵² Um dado adicional para essa discussão é o cálculo do momento do desmame em neandertais usando sinais químicos de bário do esmalte dentário. Os espécimes de neandertais analisados mostraram desmame muito rápido, por volta de um ano.⁵³ O desenvolvimento craniano em neandertais também é distinto dos sapiens⁵⁴, incluindo crescimento mais acelerado do cérebro no primeiro ano de vida⁵⁵. De fato, a evidência disponível sugere um rápido desenvolvimento dentário e cerebral em neandertais, mas com lento crescimento em estatura, resultando em indivíduos mais baixos.⁵⁶ Esse padrão distinto poderia estar relacionado a um ambiente altamente estressante e com alta mortalidade em neandertais⁵⁷, o que estaria selecionando indivíduos que atingissem rapidamente a idade reprodutiva. Essa diferença de história de vida entre sapiens e neandertais pode ter sido um fator crucial durante a competição entre eles na Europa, uma vez que um período prolongado de desenvolvimento permite maior tempo de aprendizado, desde que em um ambiente de baixa mortalidade. De fato, um estudo aponta que os sapiens tinham densidade popula-

Neandertal and modern human infant and child growth models. *Journal of Human Evolution*, 63:140-149, 2012.

⁵⁷ TRINKAUS, E. Neanderthal mortality patterns. *Journal of Archaeological Science*, 22: 121-142, 1995. Mas ver resultado diferente em: GUA-TELLI-STEINBERG, D. *et al.* Prevalence and the duration of linear enamel hypoplasia: a comparative study of Neandertals and Inuit foragers. *Journal of Human Evolution*, 47:65-84, 2004.

⁵⁸ MELLARS P. & FRENCH J. C. Tenfold population increase in Western Europe at the neandertal-to-modern human transition. *Science*, 333:623-627, 2013.

⁵⁹ CASPARI, R. & LEE, S. H. Older age becomes common late in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101:10.895-10.900, 2004.

⁶⁰ CASPARI, R. & LEE, S. H. Is human longevity a consequence of cultural change or modern biology? *American Journal of Physical Anthropology*, 129:512-517, 2006.

⁶¹ KONISBERG, L. W. & HERRMANN, N. P. The osteological evidence for human longevity in the recent past. In: HAWKES, K. & PAINE, R. R. (Orgs.). *The evolution of human life history*. Santa Fe: School of American Research Press, 2006. p. 267-306.

⁶² BOCQUET-APPEL, J. & DEGIOANNI, A. Neanderthal demographic estimates. *Current Anthropology*, 54(S8): 202-213, 2013.
TRINKAUS, E. Late Pleistocene adult mortality patterns and modern human establishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 108:1.267-1.271, 2011.

cional dez vezes maior que os neandertais quando ambos viviam na Europa entre 40 e 30 mil anos, quando os neandertais foram extintos.⁵⁸

A longevidade é outro ponto de investigação sobre a história de vida. Calculou-se a proporção de adultos jovens (15 a 30 anos) e maduros (acima de 30 anos) no registro fóssil usando australopitecíneos e representantes do gênero *Homo*⁵⁹. A partir desses cálculos, observou-se que a proporção de indivíduos mais velhos aumenta abruptamente no conjunto fóssil de *H. sapiens* durante a chegada deles na Europa por volta de 40 mil anos. Esses valores evidenciam o primeiro momento da evolução humana em que muitos indivíduos chegam a idades superiores a 30 anos. Ainda mais interessante é o fato de que *H. sapiens* anatomicamente modernos, porém datados de antes de 40 mil anos, apresentavam número de adultos maduros ainda baixo, na mesma proporção de neandertais. Esses resultados sugerem que a anatomia humana moderna, que surgiu por volta de 200 mil anos atrás, não foi decisiva nessa mudança de longevidade, mas sim a aquisição de um pacote cultural que levou a uma diminuição da mortalidade e a um aumento de longevidade em sapiens modernos.⁶⁰ Todavia, a inferência de perfis paleodemográficos é bastante difícil e repleta de limitações e vieses.⁶¹ Análises posteriores empregando métodos e amostras distintas, permitiram observar que o perfil paleodemográfico de neandertais era semelhante ao de populações contemporâneas de sapiens, mesmo durante a explosão cultural há 40 mil anos.⁶² Dessa forma, ainda não há consenso sobre a diferença de longevidade entre neandertais e sapiens. O consenso que surge é que maior longevidade em humanos modernos apareceu tardiamente no registro fóssil, talvez somente a partir de 40 mil anos.

Em síntese, o surgimento dos humanos modernos reúne o pacote completo que caracteriza a história de vida humana, ou seja, extensos períodos de desenvolvimento e grande longevidade. Por outro lado, o aparecimento desse padrão moderno de história de vida não coincide completamente com o aparecimento da anatomia moderna. A aquisição de capacidade simbólica e a acumulação de inovações culturais foram essenciais para a expansão do *H. sapiens* por todo o globo.

Considerações finais

A reconstrução da história de vida a partir de fósseis de hominínios não é uma tarefa simples. Há diversas limitações nas correlações entre desenvolvimento dentário e

- ⁶³ ROBSON, S. L. *et al.* *Op. cit.*
GUATELLI-STEINBERG, D. 2009. *Op. cit.*
SMITH, T. M. Teeth and human life-history evolution. *Annual Review of Anthropology*, 42:191-208, 2013.
- ⁶⁴ LEIGH, S. R. & BLOMQUIST, G. E. Life history. In: CAMPBELL, C. J. *et al.* (Orgs.). *Primates in perspective*. New York: Oxford University Press, 2007. p. 396-407.
- ⁶⁵ SCHWARTZ, G. Growth, development and life history through out the evolution of Homo. *Current Anthropology*, 53(S6):395-408, 2012.
SMITH, T. M. Teeth and human life-history... *Op. cit.*
- ⁶⁶ BOGIN, B. & SMITH, B. H. *Op. cit.*
KUZAWA, C. W. & BRAGG, J. M. Plasticity in human life history strategy: implications for contemporary human variation and the evolution of genus *Homo*. *Current Anthropology*, 53(S6):369-382, 2012.

Agradecimentos

Este artigo não seria possível sem a Bolsa Jovem Pesquisador concedida pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, 2014/03424-9).

Pedro Da-Gloria é graduado em Biologia, mestre em Genética e Biologia Evolutiva e doutor em Antropologia. Atualmente é pesquisador associado ao Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos da Universidade de São Paulo.
da-gloria@ib.usp.br

períodos de desenvolvimento, assim como no uso de correlações derivadas de primatas em geral para interpretar padrões de espécies mais próximas entre si.⁶³ Por exemplo, a expectativa de que humanos tivessem idade de desmame mais tardia que a de outros grandes símios devido ao seu período estendido de desenvolvimento não é observada, quebrando as expectativas geradas pelas correlações. Alguns pesquisadores propõem que os diversos parâmetros da história de vida sejam divididos em módulos relativamente independentes.⁶⁴ Somado a essas limitações, o registro fóssil é ainda muito escasso, preservando apenas as partes mais duras, além de raramente preservar fósseis juvenis.

Apesar das dificuldades, o número de fósseis de hominínios tem crescido, junto com o surgimento de novas técnicas de medição de parâmetros de história de vida a partir dos dentes de hominínios fósseis.⁶⁵ Os dados tendem a gerar um quadro geral sobre a evolução da nossa história de vida. Os primeiros hominínios, os australopitecíneos e os primeiros *Homo* têm mostrado um padrão de história de vida muito próximo dos grandes símios. Ainda assim, é possível notar peculiaridades de algumas espécies, como o alto dimorfismo sexual de *A. afarensis*, o rápido desenvolvimento dental dos molares grandes de *Paranthropus* e o grande tamanho dos recém-nascidos de australopitecíneos. As mudanças na direção do padrão humano começam a surgir, efetivamente, só em *H. erectus*, com o crescimento do cérebro e o aumento de massa corpórea. Todavia, é somente com o surgimento do *H. sapiens* que o padrão moderno é atingido, tanto no que se refere ao desenvolvimento dental quanto ao cerebral. Diversos estudos têm mostrado diferenças entre sapiens e neandertais, com os primeiros apresentando desenvolvimento dental e cerebral mais lento, o que pode ter sido a origem da vantagem adaptativa dos sapiens sobre os neandertais.

Por fim, é crucial enfatizar a importância da interação entre biologia e ambiente na história de vida dos hominínios.⁶⁶ De fato, variações no ambiente natural e cultural geraram e continuam gerando variações no nosso ciclo de vida. Portanto, a interação entre cultura e biologia torna-se essencial para entendermos nossa própria história, incluindo as aceleradas mudanças de estilo de vida ocorridas nos últimos milênios e sua contribuição para manter em andamento a evolução da nossa história de vida.