

REVISTA DE ARQUEOLOGIA

Volume 37 No. 3 Setembro - Dezembro 2024

ARTIGO

EVOLUÇÃO HOMINÍNIA: O QUE REVELA O TAMANHO DOS DENTES POSTERIORES?

Walter Neves*, Leticia Valota**

RESUMO

A dentição tem grande importância para o estudo da evolução humana devido ao seu alto grau de preservação no registro fóssil e a sua capacidade de fornecer informações acerca dos indivíduos. Este trabalho busca identificar aspectos taxonômicos e relações evolutivas entre as espécies da linhagem humana a partir de uma análise fenética baseada em dados métricos da dentição posterior maxilar e mandibular, comparando-a com as ideias prevalecentes na literatura. As espécies incluídas abrangem os sete milhões de anos da evolução hominínia (totalizando 498 espécimes) e foram estudadas por meio de Análise de Componentes Principais. Além de fornecerem informações sobre o tamanho comparativo dos dentes de cada espécie, os resultados obtidos permitem que sejam discutidos o status hominínio do *Sahelanthropus tchadensis*, a relação de ancestralidade-descendência entre *Australopithecus anamensis* e *Australopithecus afarensis*, e o status taxonômico das espécies *Australopithecus garhi*, *Australopithecus sediba*, *Homo rudolfensis*, *Homo antecessor* e *Homo naledi*.

Palavras-chave: evolução humana; dentes pós-caninos; análise multivariada.

* Professor Sênior, Instituto de Estudos Avançados, Universidade de São Paulo. E-mail: waneves@ib.usp.br. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9124-3937>.

** Aluna de Iniciação Científica (Processo Fapesp 2023/15632-4), Instituto de Estudos Avançados, Universidade de São Paulo. E-mail: leticia.valota@usp.br. ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-7276-0247>.

HOMININ EVOLUTION: WHAT POSTERIOR TEETH SIZE REVEAL?

ABSTRACT

Dentition is a key element for studying human evolution due to its great preservation in the fossil record and its capacity to provide information about individuals. This study intended to identify taxonomic aspects and evolutionary relations between species of the human lineage based on metric data from the posterior maxillary and mandibular dentition. The species comprise 7 million years of hominin evolution, comprehending 498 specimens, and were analyzed using Principal Component Analysis. In addition to providing information about the comparative size of each species' teeth, the results obtained contribute to debates about the hominin status of *Sahelanthropus tchadensis*, the ancestor-descendant relationship between *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis* and the taxonomic status of *Australopithecus garhi*, *Australopithecus sediba*, *Homo rudolfensis*, *Homo antecessor* and *Homo naledi*.

Keywords: human evolution; post-canine teeth; multivariate analysis.

EVOLUCIÓN DE LOS HOMÍNINIOS: ¿QUÉ REVELA EL TAMAÑO DE LOS DIENTES POSTERIORES?

RESUMEN

La dentición es de gran importancia para el estudio de la evolución humana debido a su alto grado de preservación en el registro fósil y su capacidad para proporcionar información sobre los individuos. Este trabajo busca identificar aspectos taxonómicos y relaciones evolutivas entre especies del linaje humano basado en datos métricos de la dentición posterior maxilar y mandibular. Las especies incluidas abarcan siete millones de años de evolución humana en un total de 498 especímenes y se examinaron mediante análisis de componentes principales. Además de proporcionar información sobre el tamaño comparativo de los dientes de cada especie, los resultados obtenidos permiten discutir tanto el estatus de homínido de *Sahelanthropus tchadensis* como la relación de ascendencia-descendencia entre *Australopithecus anamensis* y *Australopithecus afarensis*; y también el estatus taxonómico de las especies *Australopithecus garhi*, *Australopithecus sediba*, *Homo rudolfensis*, *Homo antecessor* y *Homo naledi*.

Palabras clave: evolución humana, dientes poscaninos, análisis multivariado.

INTRODUÇÃO

Desde o início da Paleoantropologia, no final do século XIX, os dentes têm despertado especial interesse naqueles que se dedicam ao estudo da evolução humana (Klein, 2019). Isso se deve a vários fatores, em especial ao de que essa parte do esqueleto apresenta um grau de preservação mais consistente devido a dureza do esmalte dentário (Teaford, 2007; Nanci, 2013). Além disso, os dentes são extremamente informativos quanto a vários aspectos da paleobiologia dos hominínios, como filogenia (Ungar; Grine; Teaford, 2006), dieta (Teaford *et al.*, 2023), nicho ecológico (Ungar, 2011) e história de vida (Smith, 2013).

Este estudo teve seu foco nos aspectos taxonômicos e filogenéticos que a anatomia e o tamanho dentário podem revelar. Os dentes são importantes nesse contexto, embora possam ser afetados por fatores externos como cáries ou desgastes mecânicos, pois apresentam determinação genética expressiva, ou seja, sua morfologia não sofre variação por fatores intrínsecos ao organismo. Um exemplo disso é o fato de que não apresentam reabsorção e remodelação óssea, fenômeno comum nos ossos e que ocorre ciclicamente em longos intervalos de tempo à medida que a idade de um indivíduo avança (Hillson, 2005; White; Folkens, 2005; Hedges *et al.*, 2007; Fahy *et al.*, 2017).

Isso não significa que classificações e árvores filogenéticas construídas a partir da morfologia dentária sejam sempre consensuais. Várias taxonomias e árvores de parentesco evolutivo dos hominínios baseadas nos dentes se apresentaram muito divergentes (ver Strait e Grine, 2004, para exemplo) por distintas razões, como o uso de marcadores distintos (métricos e não-métricos), a análise cladística versus análise fenética, a inclusão de espécies distintas, o emprego de hipodigmas distintos, as cronologias duvidosas, além de possíveis vieses ideológicos dos autores (para exemplo, ver Roksandic *et al.*, 2021).

Outro fator que complica análises taxonômicas e filogenéticas baseadas em características morfológicas é um fenômeno denominado homoplasia ou evolução convergente (Gould, 2002). De acordo com esse fenômeno, mesmo que espécies repartam uma mesma característica não necessariamente significa que a herdaram de um ancestral comum. Muitas vezes, o mesmo atributo pode aparecer em distintas linhagens de um mesmo grande clado de forma independente, ao acaso. De acordo com Wood e Harrison (2011), as homoplasias parecem ter sido comuns na evolução dos hominínios, assim como no caso de outros mamíferos em geral.

Neste artigo, investigamos o processo evolutivo da linhagem humana a partir da análise da variabilidade do tamanho das dentições posteriores ao longo do tempo, mais especificamente entre 7 milhões e 30 mil anos atrás. A análise efetuada é eminentemente fenética, ou seja, ignora a polaridade dos caracteres, e aplicada a variáveis métricas. O principal objetivo deste trabalho é verificar se, incluindo a maioria dos hominínios fósseis em uma análise fenética a partir de características dentárias, os resultados obtidos confirmam ou não as ideias prevaletes na literatura das últimas décadas sobre nosso percurso evolutivo. A análise é concentrada no fator “tamanho”, tendo em vista a afirmação de Hunt (2007) de que isso apresenta tendências evolutivas mais evidentes do que “forma”. Em outras palavras, haveria uma maior preponderância de *stasis* na segunda propriedade do que na primeira.

MATERIAIS E MÉTODOS

Durante dois anos, um dos autores (LV) compilou da literatura especializada dados métricos de comprimento mesiodistal, que corresponde à maior distância entre as faces mesial e distal dos dentes, e buco-lingual, ou seja, a maior distância entre as

faces bucal e lingual dos dentes. Foram compilados dados de cerca de 858 espécimes de hominínios fósseis, incluindo as seguintes espécies: *Sahelanthropus tchadensis*, *Ardipithecus Kadabba*, *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus anamensis*, *Australopithecus afarensis*, *Kenyanthropus platyops*, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus garhi*, *Australopithecus sediba*, *Paranthropus aethiopicus*, *Paranthropus robustus*, *Paranthropus boisei*, *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo erectus*, *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *Homo naledi*, *Homo neanderthalensis*, *Homo longi*, e *Homo sapiens*.

Após uma primeira limpeza do banco original, indivíduos sem designação de espécie (352) foram removidos. Portanto, a matriz final de dados (aqui também denominada matriz operacional) se constituiu de 498 espécimes, sendo 318 maxilares e 335 mandíbulas. A análise foi restrita apenas aos dentes posteriores, tendo em vista sua maior preservação em relação à dos dentes anteriores, maximizando assim o número de indivíduos incluídos na análise. A fonte dos dados métricos para cada espécie está exposta na Tabela 1.

Tabela 1. Fontes dos dados métricos obtidos na literatura

Espécies	Fontes
<i>P. troglodytes</i>	Swindler et al. (1998); Kramer (informação pessoal)
<i>S. tchadensis</i>	Brunet et al. (2002)
<i>Ar. kadabba</i>	Haile-Selassie et al. (2009)
<i>Ar. ramidus</i>	White, Suwa e Asfaw (1994)
<i>Au. anamensis</i>	Leakey et al. (1995); Ward, Manthi e Plavcan (2013)
<i>Au. afarensis</i>	Kimbel et al. (2004)
<i>Au. africanus</i>	Wood (1991)
<i>Au. sediba</i>	Berger et al. (2010)
<i>Au. garhi</i>	Asfaw et al. (1999)
<i>P. aethiopicus</i>	Wood (1991)
<i>P. boisei</i>	Wood (1991)
<i>P. robustus</i>	Keyser (2000); Wood (1991)
<i>K. platyops</i>	Leakey et al. (2001)
<i>H. rudolfensis</i>	Wood (1991)
<i>H. habilis</i>	Wood (1991)
<i>H. erectus</i>	Wood (1991); Ni et al (2021)
<i>H. heidelbergensis</i>	Ni et al (2021)
<i>H. antecessor</i>	Martinón-Torres et al. (2019)
<i>H. naledi</i>	Hawks et al. (2017)
<i>H. neanderthalensis</i>	Trinkaus (1978); Tillier, Arensburg e Duday(1989); Ni et al (2021)
<i>H. sapiens</i>	Hershkovitz et al. (2018); White et al. (2003); Ni et al (2021)

Em seguida, foram calculadas as médias das variáveis tanto para os pré-molares quanto para os molares. Dentes maxilares e mandibulares foram mantidos separadamente. As Tabelas 2 e 3 apresentam as médias dos diâmetros mesiodistal (MD) e buco-lingual (BL) da dentição posterior maxilar e mandibular, respectivamente, separadas por espécie. Não

foram incluídas neste estudo maxilas da espécie *Kenyanthropus platyops* e mandíbulas das espécies *Sahelanthropus tchadensis*, *Australopithecus garhi* e *Homo antecessor*, pois apresentam mais de 60% de valores faltantes nesses casos (*missing values*).

Tabela 2. Médias dos diâmetros mesiodistal (MD) e buco-lingual (BL) da dentição posterior maxilar separada por espécie.

Espécies	MD P ³	BL P ³	MD P ⁴	BL P ⁴	MD M ¹	BL M ¹	MD M ²	BL M ²	MD M ³	BL M ³
<i>S. tchadensis</i>			8,0		11,3	11,9	12,8	12,8	11,6	13,3
<i>Ar. kadabba</i>	7,6	11,3			10,4	11,9			10,9	12,2
<i>Ar. ramidus</i>	7,7	12,5	8,4	11,3			11,8	14,55	10,2	12,3
<i>Au. anamensis</i>	8,2	13,0	8,3	12,6	10,2	11,9	12,0	13,2	11,0	12,0
<i>Au. afarensis</i>	8,6	12,1	9,0	12,4	11,9	13,3	13,1	14,6	13,0	14,7
<i>Au. africanus</i>	9,5	12,7	10,0	13,1	12,7	13,7	14,0	15,6	13,4	15,4
<i>Au. garhi</i>	11,4	16,0	11,4	16,0	14,4	16,5	14,4	17,7	15,2	16,9
<i>Au. sediba</i>	9,0	11,2	9,2	12,1	12,9	12,0	12,9	13,7	12,3	13,5
<i>P. aethiopicus</i>	9,6	12,9			15,0	15,7	15,5	15,3	13,0	16,0
<i>P. boisei</i>	10,8	15,0	11,7	16,2	14,8	16,2	16,2	18,2	15,6	19,1
<i>P. robustus</i>	10,0	14,1	10,6	15,3	13,2	14,8	14,1	15,9	14,7	16,7
<i>H. rudolfensis</i>	10,5	13,6	10,7	13,8	14,2	14,8	14,6	17,6		
<i>H. habilis</i>	9,5	12,0	9,1	11,7	12,5	12,9	12,7	14,2	12,1	13,6
<i>H. erectus</i>	8,3	11,7	7,9	11,4	11,9	12,5	12,1	13,2	10,3	12,6
<i>H. heidelbergensis</i>	8,0	11,8	7,3	11,2	12,4	12,8	11,3	13,2	9,6	11,6
<i>H. antecessor</i>	8,3	10,1	7,9	10,3	11,9	11,8	12,4	11,7	10,6	9,4
<i>H. naledi</i>	8	10,9	8,1	11,3	10,7	11,9	12,1	12,8	11,4	13,6
<i>H. neanderthalensis</i>	7,0	9,9	6,9	9,9	10,4	11,6	10,0	11,8	9,5	11,7
<i>H. sapiens</i>	7,8	10,0	7,4	10,0	11,1	12,5	11,1	12,5	10,1	12,0
<i>P. troglodytes</i> fêmeas (F)	8,2	9,8	7,2		10,7	11,3	10,1	11,4	9,1	10,7
<i>P. troglodytes</i> machos (M)	8,5	10,4	7,4		11	11,6	10,4	11,8	9,3	11

Tabela 3. Médias dos diâmetros mesiodistal (MD) e buco-lingual (BL) da dentição posterior mandibular separada por espécie (MD: comprimento mesiodistal; BL: largura buco-lingual).

Espécies	MD P ₃	BL P ₃	MD P ₄	BL P ₄	MD M ₁	BL M ₁	MD M ₂	BL M ₂	MD M ₃	BL M ₃
<i>Ar. kadabba</i>			8,3	10,2			12,7	11,8	13,3	
<i>Ar. ramidus</i>	8,2	11,5	8,1	9,6	10,8	10,2	12,8	11,9	12,7	11
<i>Au. anamensis</i>	11,0	10,7	8,9	11,9	12,4	12,4	13,7	13,2	15,0	13,6
<i>Au. afarensis</i>	9,2	10,4	9,7	11,0	12,9	12,5	14,4	13,5	14,8	12,6
<i>Au. africanus</i>	9,5	11,3	10,0	12,0	13,7	13,1	15,6	14,4	15,5	14,0
<i>Au. sediba</i>					12,2	11,4	14,3	12,6	14,5	13,2
<i>P. aethiopicus</i>	11,7	13,3	11,4	12,8			18,0	16,1	18,3	15,8

continua...

Tabela 3. Continuação

Espécies	MD P ₃	BL P ₃	MD P ₄	BL P ₄	MD M ₁	BL M ₁	MD M ₂	BL M ₂	MD M ₃	BL M ₃
<i>P. boisei</i>	10,6	12,8	13,2	14,6	15,9	15,0	17,5	16,3	18,9	16,0
<i>P. robustus</i>	10,2	12,0	11,7	13,1	15,1	13,8	16,5	15,0	17,3	15,1
<i>K. platyops</i>	9,8	12,5	11,3	12,6	13,7	12,9			16,4	13,6
<i>H. rudolfensis</i>	10,7	11,5	11,4	14,8	17,0	14,2	17,2			
<i>H. habilis</i>	9,7	9,7	9,6	10,4	13,8	12,2	14,0	12,6	15,0	12,8
<i>H. erectus</i>	9,0	10,2	8,7	10,5	12,9	11,8	13,1	12,3	13,3	12,0
<i>H. heidelbergensis</i>	8,8	9,8	8,0	9,9	12,4	11,4	12,9	12,0	12,0	11,1
<i>H. antecessor</i>					10,7	10,4				
<i>H. naledi</i>	8,4	9,3	8,2	9,1	11,2	10,6	12,3	11,5	13,3	11,7
<i>H. neanderthalensis</i>	7,4	8,7	6,7	8,7	10,7	10,4	11,3	10,5	11,3	10,8
<i>H. sapiens</i>	7,7	8,5	7,3	9,2	11,6	11,1	11,6	11,3	12,4	10,8
<i>P. troglodytes</i> Fêmea (F)	9,9	8,1	7,8	8,8	10,8	9,5	10,9	10,1	10	9,5
<i>P. troglodytes</i> Macho (M)	10,5	8,9	8,2	9,4	11,2	9,9	11,4	10,7	10,9	10,2

Os vetores de médias para cada espécie foram submetidos a uma Análise de Componentes Principais (ACP). Portanto, não houve correção do fator “tamanho”. A ACP é um método estatístico multivariado redutivo que permite diminuir a variância contida em muitas variáveis originais e em umas poucas das complexas, denominadas Componentes Principais (CPs), minimizando a perda de informações (Jolliffe; Cadima, 2016). Esses CPs permitem a construção de gráficos bi ou tridimensionais com a localização das espécies no morfoespaço definido pelos componentes principais adotados. Quanto mais próximas as espécies estudadas se apresentam no morfoespaço, maior a similaridade biológica entre elas e, portanto, maior a chance de repartirem uma história evolutiva íntima comum, assumindo-se que não houve a intervenção de homoplasias. As correlações de cada variável com cada CP também foram calculadas e, quanto maior o seu valor, maior a contribuição daquela variável para um CP determinado.

A análise estatística foi efetuada no software R (The R Foundation, 2023), incluindo funções do pacote MASS (Venables; Ripley, 2022) e ggplot2 (Wickham, 2016).

RESULTADOS

As Tabelas 4 e 5 apresentam a porcentagem de variância explicada pelos Componentes Principais 1 e 2 da dentição posterior superior e inferior, respectivamente. Conforme pode ser visto nos Gráficos 1 e 2, o CP1 explica 86,71% da variância contida nas dez variáveis originais, ao passo que o CP2 explica apenas 4,21%, no caso dos dentes maxilares. Já quanto aos mandibulares, esses valores atingem 86,07% e 6,69%, respectivamente. Em ambos os casos, os segundos componentes principais têm caráter residual, tornando suas interpretações muito difíceis. Isso pode ser observado com bastante clareza nos Gráficos 1 e 2. Em contraste, os primeiros componentes expressam exclusivamente o fator “tamanho” dentário: quanto menor o valor do PC, maior a dentição como um todo.

Tabela 4. Porcentagem de variância explicada pelos Componentes Principais 1 e 2 da dentição posterior superior.

CP1	CP2
86.71% da variância	4.21% da variância

Tabela 5. Porcentagem de variância explicada pelos Componentes Principais 1 e 2 da dentição posterior inferior.

CP1	CP2
87.87% da variância	6.96% da variância

Gráfico 1. Distribuição das espécies ao longo do morfoespaço definido por CP1 e CP2 (dentição posterior superior).

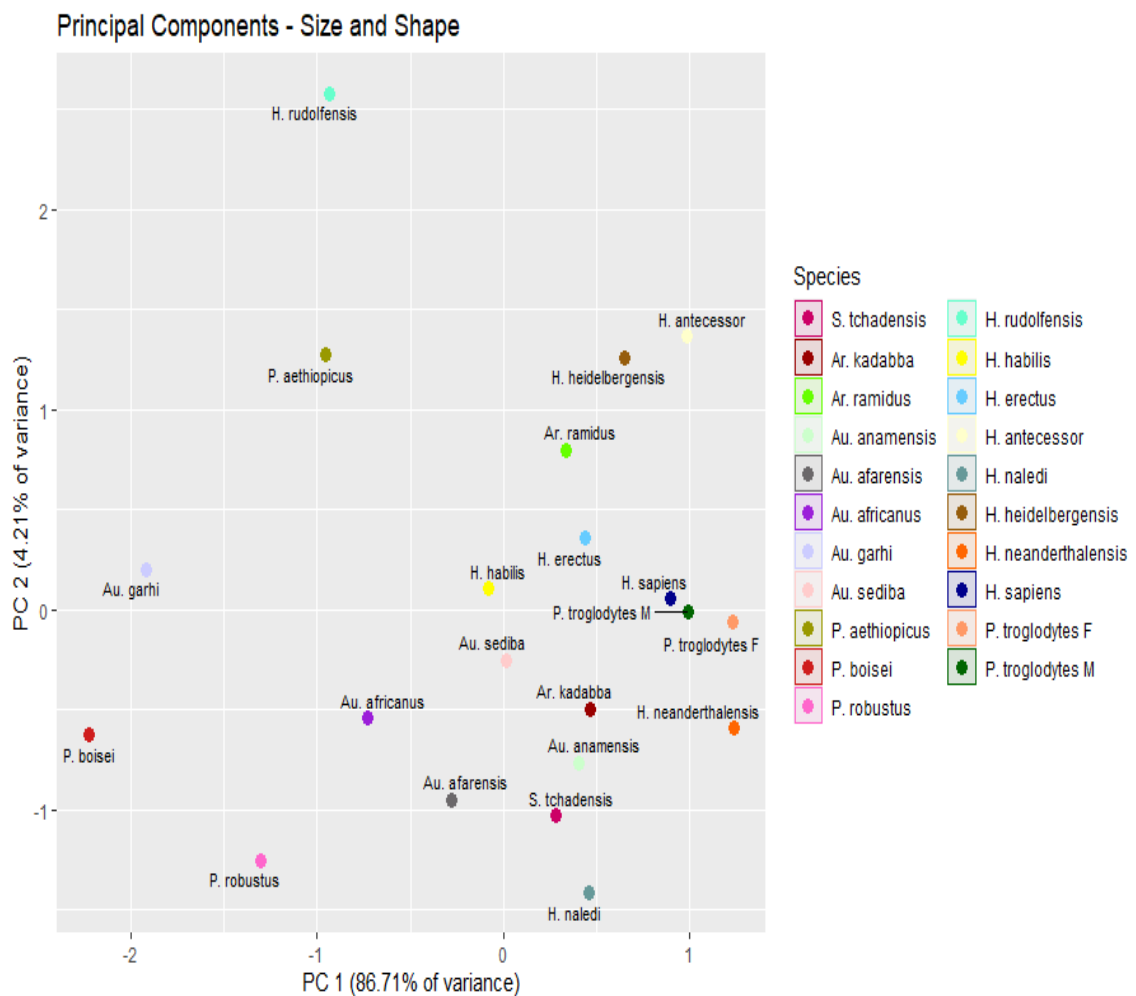
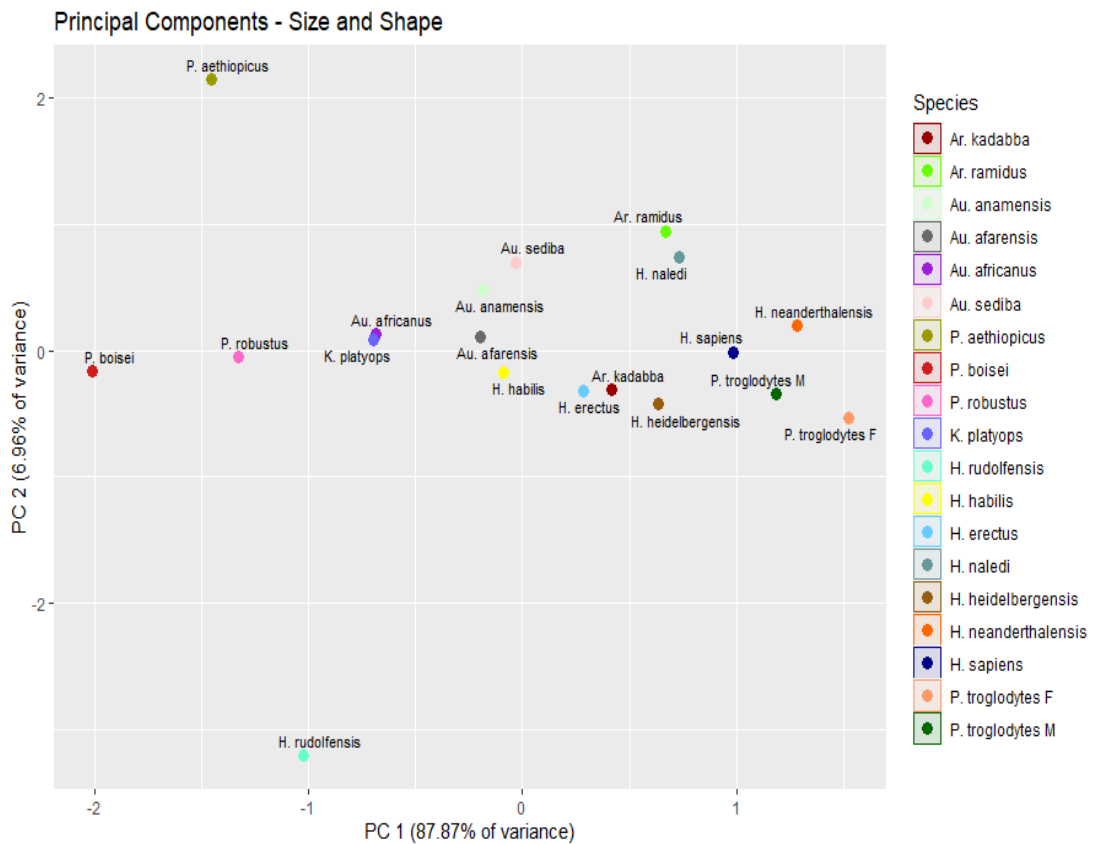


Gráfico 2. Distribuição das espécies ao longo do morfoespaço definido por CP1 e CP2 (dentição posterior inferior).



As Tabelas 6 e 7 apresentam as correlações entre os componentes gerados e as variáveis originais para os dentes maxilares e mandibulares, respectivamente. Conforme pode ser visto todas as variáveis apresentam altíssimas correlações com os CP1s em ambos os casos, ao passo que apenas as referentes aos primeiros molares apresentam alguma correlação com os CP2s.

Tabela 6. Correlação entre os primeiros componentes gerados e as variáveis originais de dentição posterior superior (MD: comprimento mesiodistal; BL: largura buco-lingual; P: pré-molar; M = molar).

Variável	CP1	CP2
MD P ³	-0.911	0.166
BL P ³	-0.928	0.036
MD P ⁴	-0.953	-0.001
BL P ⁴	-0.915	-0.128
MD M ¹	-0.860	0.397
BL M ¹	-0.937	0.219
MD M ²	-0.928	0.117
BL M ²	-0.956	0.158
MD M ³	-0.946	-0.228
BL M ³	-0.938	-0.258

Tabela 7. Correlação entre os primeiros componentes gerados e as variáveis originais de dentição posterior inferior.

Variável	CP1	CP2
MD P ₃	-0.664	-0.052
BL P ₃	-0.900	0.204
MD P ₄	-0.962	-0.101
BL P ₄	-0.947	-0.265
MD M ₁	-0.839	-0.521
BL M ₁	-0.905	-0.306
MD M ₂	-0.967	-0.032
BL M ₂	-0.952	0.228
MD M ₃	-0.950	0.262
BL M ₃	-0.956	0.235

As Tabelas 8 e 9 mostram os scores dos dois primeiros componentes principais dos maxilares e das mandíbulas, respectivamente. Esses valores foram usados para a construção dos gráficos bidimensionais expressos nos Gráficos 1 e 2.

Tabela 8. Scores dos Componentes Principais 1 e 2 da dentição posterior superior por espécie.

Espécies	CP1	CP2
<i>S. tchadensis</i>	0.28631071	-1.02840718
<i>Ar. kadabba</i>	0.46490765	-0.49412147
<i>Ar. ramidus</i>	0.33475280	0.79908742
<i>Au. anamensis</i>	0.40880535	-0.76334052
<i>Au. afarensis</i>	-0.28080638	-0.94971381
<i>Au. africanus</i>	-0.72718580	-0.54078261
<i>Au. garhi</i>	-1.92252203	0.20095800
<i>Au. sediba</i>	0.01794366	-0.25157797
<i>P. aethiopicus</i>	-0.95339901	1.27205939
<i>P. boisei</i>	-2.22549028	-0.62669564
<i>P. robustus</i>	-1.30731965	-1.25126911
<i>H. rudolfensis</i>	-0.93250442	2.57924074
<i>H. habilis</i>	-0.07593085	0.10330085
<i>H. erectus</i>	0.43980895	0.35731023
<i>H. heidelbergensis</i>	0.64966929	1.25702018
<i>H. antecessor</i>	0.99117935	1.36603755
<i>H. naledi</i>	0.46378465	-1.41593471
<i>H. neanderthalensis</i>	1.23898268	-0.59422840

continua...

Tabela 8. Continuação

Espécies	CP1	CP2
<i>H. sapiens</i>	0.89600273	0.05586438
<i>P. troglodytes</i> Fêmea (F)	1.23556044	-0.06459140
<i>P. troglodytes</i> Macho (M)	0.99745016	-0.01021591

Tabela 9. Scores dos Componentes Principais 1 e 2 da dentição posterior inferior por espécie.

Espécies	CP1	CP2
<i>Ar. kadabba</i>	-0.4626693	-1.22389187
<i>Au. anamensis</i>	0.5179938	-0.39241624
<i>Au. afarensis</i>	0.1898229	-0.32852279
<i>Au. africanus</i>	0.2878221	-0.22286229
<i>Au. sediba</i>	0.7910289	0.49797222
<i>P. aethiopicus</i>	2.2773549	1.41490343
<i>P. boisei</i>	0.3187578	0.31368398
<i>P. robustus</i>	0.2756968	-0.01399103
<i>K. platyops</i>	0.3550722	0.89178313
<i>H. rudolfensis</i>	-2.6363150	1.73408322
<i>H. habilis</i>	-0.1356032	-1.07769788
<i>H. erectus</i>	-0.4342347	-0.47013828
<i>H. heidelbergensis</i>	-0.7081440	-0.28559039
<i>H. naledi</i>	0.7290709	-0.80464798
<i>H. neanderthalensis</i>	-0.1187600	-1.25357295
<i>H. sapiens</i>	-0.2768571	-1.78344310
<i>P. troglodytes</i> Fêmea (F)	-1.1746188	0.77142562
<i>P. troglodytes</i> Macho (M)	-0.7925428	0.90670905

Conforme pode ser visto nos dois gráficos, as espécies estão distribuídas ao longo do CP1 de acordo com o tamanho de suas dentições posteriores. À esquerda se apresentam os hominínios com maior dentição (entre os quais se destaca a espécie *P. boisei*); à direita, os de menor dentição (entre os quais se destacam os chimpanzés e os neandertais). Assim, ao longo das coordenadas, pode-se dizer que existem hominínios com dentes grandes, localizados na parte esquerda do gráfico, dentes médios, localizados no centro, e dentes pequenos, localizados à direita.

Já no caso do CP2 (abscissas), que expressa a forma do primeiro molar, no caso dos maxilares (Gráfico 1) existe uma diferenciação entre dentes largos (ou seja, com diâmetro buco-lingual superior ao diâmetro mesiodistal) na parte inferior do gráfico (entre os quais se destaca o *Homo naledi*) e dentes quadrados (de diâmetro mesiodistal e buco-lingual proporcionais) na parte superior (em que se destaca o *H. rudolfensis*). No caso dos dentes mandibulares (Gráfico 2) ocorre algo similar, havendo uma separação entre os primeiros molares compridos (ou seja, com diâmetro mesiodistal superior, entre os quais se destaca

o *H. rudolfensis*) na parte inferior do gráfico, e primeiros molares quadrados na parte superior do gráfico (entre os quais se destaca o *P. aethiopicus*). Em princípio, o CP2 parece expressar a variabilidade intraespecífica de cada espécie.

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Tendo em vista o grande número de espécies envolvido no estudo e considerando que existe grande sobreposição de tamanhos dentários entre os distintos ramos da evolução humana (Wood; Abbott, 1983), optamos por nos concentrar em como nossos resultados lançam luzes sobre alguns debates existentes na Paleoantropologia atual, mantendo-se, entretanto, sua ordem cronológica.

Porém, antes é necessário fazer uma observação geral sobre a distribuição dos hominínios nos morfoespaços dos Gráficos 1 e 2. Algumas associações de proximidade nesses locais podem parecer estranhas, como aquela existente entre os chimpanzés e os humanos modernos, uma vez que correspondem a grupos de linhagens distintas. Evidentemente, isso não mostra coerência cronológica, decorrendo do fato de que estamos trabalhando com duas distribuições de tamanho que se superpõem. Existe um aumento quase linear de tamanho dentário que vai dos monos¹ (no caso, o chimpanzé), passando pelos pré-australopithecíneos e chegando ao *Australopithecus afarensis*. A partir daí, duas tendências se definem: uma segue adiante, em direção à esquerda, caracterizada por um contínuo aumento dos dentes e culminando no gênero *Paranthropus*, que provavelmente se alimentava de itens de baixo valor calórico (para uma revisão, ver Sponheimer *et al.*, 2022); e outra se envereda novamente para a direita, caracterizando o gênero *Homo*, com dentes cada vez menores. Portanto, as discussões abaixo devem ser vistas nesse contexto.

TAXONOMIA E RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DO SAHELANTHROPUS TCHADENSIS

Uma das maiores contribuições de Brunet *et al.* (2002) a partir de suas pesquisas empreendidas no deserto de Djurab, no Chad, foi a descoberta de um crânio quase completo (TM 266-01-60-1), ainda que deformado, por eles denominado *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet *et al.*, 2002). Uma mandíbula e dentes isolados também foram encontrados próximos ao crânio. Considerando a posição basal do forame magno em conjunto com sua datação estimada em 6-7 milhões de anos (Ma), os autores propuseram ser o primeiro bípede já encontrado e, portanto, o primeiro representante da linhagem hominínia (Brunet *et al.*, 2002). Datações posteriores efetuadas por berílio cosmogênico confirmaram a cronologia então obtida (Lebatard *et al.*, 2008; 2010).

Em seguida, Brunet *et al.* (2005) reportaram novos materiais encontrados na mesma área, com datações semelhantes. Hoje, o hipodigma da espécie se constitui de 6 a 9 indivíduos oriundos de três sítios próximos e associados a uma mesma unidade estratigráfica (Brunet *et al.*, 2005).

Desde a descoberta e a descrição do crânio, seu status hominínio tem sido severamente questionado, principalmente porque o espécime estava muito deformado por processos tafonômicos, tornando a observação da posição do forame magno duvidosa (Wolpoff *et al.*, 2002). Sua pequena capacidade craniana (360 a 370 cm³) também foi um fator utilizado no debate para defender que o fóssil era, na realidade, pertencente a um mono, e não a um hominínio. Entretanto, uma reconstrução virtual do crânio empreendida

¹ Monos correspondem aos grandes símios, do inglês *apes*.

por Zollikofer *et al.* (2005) confirmou a posição basal do forame magno, reforçando sua posição na linhagem humana.

Também reforça o caráter hominínio do *S. tchadensis* sua face com uma pré-maxila curta anteroposteriormente, um basioccipital curto, um plano nugal sub-horizontal, uma coroa canina não projetada e ausência do complexo C/P₃ e de diastema (Brunet *et al.*, 2005). Ao lado dessas características derivadas ocorrem, também, alguns traços primitivos típicos dos monos, como menor número e tamanho das raízes dentárias e, como mencionado, um neurocrânio pequeno (Brunet *et al.*, 2002).

Quanto ao pós-crânio, as inferências são contraditórias. Macchiarelli *et al.* (2020), analisando um fêmur associado à espécie, concluíram que não havia sinais de bipedia habitual, questionando seu status hominínio. Por outro lado, Daver *et al.* (2022), analisando o mesmo fêmur e duas ulnas do *Sahelanthropus*, chegaram à conclusão contrária. De acordo com esses autores, o fêmur na verdade indica bipedia habitual, ao passo que as ulnas apontam para um comportamento arborícola significativo (Daver *et al.*, 2022).

Nossos resultados mostram que, em termos do tamanho da dentição superior pós-canina e do formato de seu primeiro molar, o *S. tchadensis* se integra perfeitamente à distribuição dos primeiros hominínios, localizando-se próximo aos outros com dentes pequenos e primeiros molares largos (Gráfico 1). A mesma figura mostra claramente que o *S. tchadensis* está distante dos monos. Em outras palavras, nossos resultados se somam aos de Brunet *et al.* (2002), Zollikofer *et al.* (2005) e Daver *et al.* (2022) no sentido de legitimar o *S. tchadensis* como o primeiro representante conhecido da linhagem hominínia.

Contudo, uma nota de cautela deve ser aqui inserida. Como pode ser visto nas Tabelas 3 e 4, bem como nos Gráficos 1 e 2, o *S. tchadensis* só pôde ser incluído na análise dos dentes maxilares, tendo em vista o baixo número de dentes mandibulares existentes. O ideal seria que ambas as arcadas pudessem ser analisadas para se ter, de fato, uma ideia mais completa da dentição posterior da espécie.

RELAÇÃO ENTRE AUSTRALOPITHECUS AFARENSIS E AU. ANAMENSIS

O primeiro espécime de *Au. afarensis* foi encontrado no Afar, Etiópia (Aronson *et al.*, 1977; Leakey *et al.*, 1977). Mais tarde, foram encontrados outros espécimes na Tanzânia e no Quênia (Johanson; White; Coppens, 1978; Alemseged *et al.*, 2006; Kimbel, 1988), datados entre 3.8 e 2.9 milhões de anos. A descoberta e a descrição da espécie *Australopithecus afarensis* (Johanson; White; Coppens, 1978) revolucionou a compreensão que tínhamos sobre o último ancestral comum entre os australopitecíneos megadônticos – atualmente alocados no gênero *Paranthropus* – e o gênero *Homo*. Até então, acreditava-se que o último ancestral comum entre essas duas linhagens era o *Au. africanus* (Dart, 1925), cuja dentição posterior era considerada pequena (Robinson, 1954). Com a descoberta do *Au. afarensis*, ficou claro para a comunidade paleoantropológica que, na verdade, o *Au. africanus* já apresentava alguma expansão dos dentes posteriores em direção à megadontia e que, na realidade, o *Au. afarensis* corresponderia ao último ancestral comum entre ambas as linhagens (Kimbel; Rak; Johanson, 2004; Strait; Grine, 2004). Esse quadro permanece aceito até o momento (Alemseged, 2023).

Quando o *Australopithecus anamensis* foi encontrado em 1995 no Quênia e, mais tarde, datado entre 4.2 e 3.9 milhões de anos (Leakey *et al.*, 1995; Leakey *et al.*, 1998), muitos perceberam uma grande similaridade morfológica entre essa espécie e o *Au. afarensis*, que rapidamente o sucedeu no tempo. Para muitos, o primeiro seria o ancestral direto do segundo (para um exemplo, ver Leakey *et al.*, 1995). Já para outros, ambos os hipodigmas podem ser incluídos em uma única espécie, ou seja, *Au. afarensis*, levando-se em conta a primazia da descrição do último (Alemseged, 2023). Ambas as espécies

apresentam micro desgastes dentários muito semelhantes, indicando que a alimentação delas era muito similar (Deleuzene *et al.*, 2013). Essa descoberta abalou profundamente a proposta de Grine, Ungar e Teaford (2006) e Ungar *et al.* (2010), que sugerem ter havido, no início da história evolutiva dos australopithecíneos, um progressivo consumo de itens alimentares mais duros na dieta. Em síntese, o maior questionamento relacionado à espécie *Au. anamensis* é sua taxonomia e (caso aceite como uma espécie válida) se ele foi, de fato, o ancestral do *Au. afarensis* (Kimbel *et al.*, 2006). Para Alemseged (2023), nenhuma das afirmações está correta, tendo em vista o curtíssimo intervalo de tempo que separa ambas as espécies. Pelas mesmas razões, o autor descarta a impossibilidade do *Ar. ramidus* (datado em torno de 4.4 Ma) ter sido o ancestral do *Au. anamensis*.

Nossos resultados são dúbios quanto a essa discussão. Na análise da dentição superior, ambas as espécies se mostram separadas no morfoespaço, apontando que são distintas. Já quanto à dentição inferior, a proximidade entre ambas parece sugerir que o *Au. anamensis* e o *Au. Afarensis* podem ser considerados uma só espécie. Quanto a uma relação de ancestralidade-descendência entre elas, assumindo-se que são de fato duas espécies distintas, nossos resultados para a dentição superior são compatíveis com a ideia de que houve um aumento da área da coroa dos dentes pós-caninos ao longo do percurso evolutivo que as separa, reforçando essa possível relação de ancestralidade-descendência.

STATUS TAXONÔMICO DO AUSTRALOPITHECUS GARHI

Os primeiros fósseis de *Au. garhi* foram encontrados na região do Afar, Etiópia, em 1990, incluindo um crânio quase completo e datado em 2,5 Ma (Asfaw *et al.*, 1999). De acordo com Asfaw *et al.* (1999), a espécie apresenta grandes dentes anteriores e posteriores, podendo ultrapassar até mesmo o tamanho daqueles de australopithecíneos robustos. Entretanto, esses autores enfatizam que, apesar da grande dentição da espécie, suas proporções dentárias diferem daquelas encontradas no gênero *Paranthropus*, aproximando-o do *Au. africanus* e do gênero *Homo* (Asfaw *et al.*, 1999).

A grande importância do *Au. garhi* consiste no fato dele estar em uma faixa cronológica com grande pobreza de hominínios fósseis e que coincide, aproximadamente, com o momento do surgimento do gênero *Homo* no leste da África (Asfaw *et al.*, 1999). Apesar disso, os descobridores do fóssil optaram por classificá-lo como *Australopithecus*, tendo em vista seu pequeno cérebro (450 cm³) e sua quase megadontia.

Elementos pós-cranianos encontrados no mesmo estrato geológico do *Au. ghari* não podem ser atribuídos a ele com toda certeza. Entretanto, se o fizermos, a proporção entre o úmero e o fêmur aponta para um padrão humano, o que o diferencia significativamente de outros australopithecíneos como o *Au. afarensis* (Asfaw *et al.*, 1999). Já seu índice braquial é típico dos monos, aproximando-o da espécie hominínia Plio-pleistocênica citada (Asfaw *et al.*, 1999). Asfaw *et al.* (1999) acreditam que o *Au. garhi* está no local e no momento exatos para ser considerado o ancestral do gênero *Homo*, explicando sua megadontia como resultado de processos homoplásticos.

Os resultados deste estudo questionam a alocação do *garhi* no gênero *Australopithecus*, conforme proposto por Asfaw *et al.* (1999). Como pode ser visto no Gráfico 1, a espécie está integrada às espécies do gênero *Paranthropus*, no extremo esquerdo do gráfico. Acreditamos que a explicação mais parcimoniosa para o grande tamanho dos dentes pós-caninos da espécie é interpretar essa megadontia como um traço derivado compartilhado com os demais *Paranthropus*. Sua grande dentição pós-canina também contrasta com a ideia de que a espécie poderia estar na base da evolução do gênero *Homo*, e isso requereria uma redução dentária muito acentuada em um curto intervalo de tempo. Além disso,

atualmente já se conhecem no leste da África fósseis datados de 2.8 milhões de anos classificáveis como *Homo* sp. (ver Neves *et al.*, 2023, para uma revisão).

STATUS TAXONÔMICO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO AUSTRALOPITHECUS SEDIBA

Os restos esqueléticos do *Au. sediba* foram encontrados em 2008 na caverna de Malapa, África do Sul (Berger *et al.* 2010). Os espécimes achados correspondem a dois indivíduos, sendo um juvenil (MH1) e um adulto (MH2), datados entre 1.95 e 1.78 Ma (Berger *et al.*, 2010). De acordo com os descobridores, apesar de ter sido encontrado no sul e não no leste da África, onde se concentram a maioria das espécies do gênero, *Au. sediba* poderia ser considerado o ancestral do gênero *Homo*. Entretanto, o status taxonômico do *H. habilis* e do *H. rudolfensis* tem sido veementemente contestado, o que torna a comparação muito difícil (Davies *et al.*, 2024; ver Wood e Collard, 1999, para um exemplo).

Tendo em vista a morfologia da calota, da face, da mandíbula e dos dentes, o hominínio mais próximo da espécie é o *Au. africanus* (Berger *et al.*, 2010), razão pela qual os descobridores optaram por classificar os fósseis entre os australopithecíneos. Apesar disso, os autores ressaltam que o *Au. sediba* apresenta, também, alguns traços derivados em direção ao gênero *Homo* (Berger *et al.*, 2010). Sua dentição é pequena, similar à dos *H. habilis* – *H. rudolfensis* (*sic*) – *Homo erectus* (Berger *et al.*, 2010). Do ponto de vista pós-craniano, o *Au. sediba* apresenta braços longos, típicos dos monos e dos demais australopithecíneos, e pequena estatura, mas sua pélvis é mais próxima anatomicamente da do gênero *Homo* (Berger *et al.*, 2010).

Berger *et al.* (2010) sugerem a seguinte sequência evolutiva: *Au. sediba* → *H. habilis* → *H. erectus*. O problema dessa proposta é a datação mais recente desses fósseis em relação ao gênero *Homo* (ver Pickering *et al.*, 2011, para uma discussão), considerando que já havia representantes de *Homo* no leste da África há pelo menos 2.4 Ma (Dimaggio *et al.*, 2015), se não há 2.8 Ma (Villmoare *et al.*, 2015; Neves *et al.*, 2023).

Nossos resultados para a dentição maxilar (Gráfico 1) questionam a alocação do *Au. sediba* no gênero *Australopithecus*, já que ele está bastante integrado à distribuição do gênero *Homo* no morfoespaço. Cabe ressaltar que a espécie se apresenta próxima ao *H. habilis*, sugerindo que possa ser subsumido a esse segundo grupo. No entanto, isso implicaria na existência do *H. habilis* tanto no leste quanto no sul da África. Estaríamos falando de duas subespécies separadas geograficamente por milhares de quilômetros? Infelizmente, as análises dos dentes mandibulares não permitem uma ideia tão clara (Figura 2).

STATUS TAXONÔMICO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO HOMO RUDOLFENSIS

Desde sua descoberta em 1972, em Koobi Fora, no Quênia, a espécie *H. rudolfensis* (assim nomeado por Groves, 1989), datada em 1,9 Ma (McDougall *et al.*, 2012), tem sido um enigma interpretativo para a comunidade paleoantropológica (Klein, 2019). Isso ocorre por uma razão muito simples: apesar de apresentar alguns traços presentes em australopithecíneos, como dentição pós-canina relativamente grande, tem uma capacidade craniana típica do gênero *Homo* (Leakey; Wood, 1973). Outro fator complicador é que o exemplar mais completo da espécie (KM-ER-1470) foi encontrado na mesma região que espécimes de *Homo habilis* (como KNM-ER-1813) e de *Homo erectus* (como KNM-ER-3733) (Wood; Collard, 1999).

O espécime KNM-ER 1470 apresenta capacidade craniana de aproximadamente 752 cm³ e dentição moderada, ao passo que os espécimes citados de *H. habilis* e *H. erectus* apresentam cérebros de 850 e 804 cm³, respectivamente, e dentição menor. Em ambos os

casos, características eminentemente *Homo*. A grande questão que vem sendo colocada é se o crânio ER-1470 deve ser alocado no gênero *Australopithecus* (Walker; Leakey, 1978), no gênero *Homo* (Leakey, 1973) ou em um terceiro gênero, ainda desconhecido (Wood, 1985). Cameron (2003) propôs sua classificação como *Kenyanthropus rudolfensis* após a descoberta da espécie *Kenyanthropus platyops* em 2001 no Quênia, baseado em padrões de desenvolvimento cranianos similares nas duas espécies.

O *H. rudolfensis* apresenta dentes anteriores e posteriores grandes, especialmente os molares. Esses últimos são os maiores já encontrados em qualquer espécime do gênero *Homo* (Leakey, 2001). De acordo com Bromage, Schrenk e Zonneveld (1995), sua dentição posterior pode ser comparada às espécies de *Paranthropus*, reconhecidamente megadônticos. O grande tamanho da dentição pós-canina, associada com a grande espessura do esmalte dos pré-molares e dos molares, sugere um grande consumo de plantas, similar à espécie *P. boisei* (Lüdecke *et al.*, 2018).

Nossos dados confirmam o caráter megadôntico da dentição do *H. rudolfensis*, integrando-o aos *Paranthropus* e o afastando do gênero *Homo*. Isso pode ser notado tanto no Gráfico 1 quanto no Gráfico 2. No que se refere aos primeiros molares superiores, esses tendem a ser quadrados, ao passo que tendem a ser compridos na mandíbula. Tendo em vista sua posição no morfoespaço de ambas as figuras, nossa sugestão é que o *H. rudolfensis* seja alocado no gênero *Paranthropus*, e não no gênero *Homo*, apesar de sua grande capacidade craniana; ou que seja criado para ele um novo gênero.

O fato de que o exemplar KNM-ER-406, classificado como *Paranthropus*, apresenta uma capacidade craniana de 510 cm³ reforça a primeira proposta. Já o crânio KNM-ER-1470 não apresenta a robustez e as estruturas secundárias associadas ao complexo *heavy chewing*, como a crista sagital que caracteriza o gênero *Paranthropus* (Rak, 1983; Grine; Kay, 1988; Strait *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2015), opõe-se à proposta em questão.

STATUS TAXONÔMICO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO HOMO ANTECESSOR

A região da Sierra de Atapuerca, no norte da Espanha, apresenta várias evidências arqueológicas e, inclusive, paleontológicas descritas e estudadas desde o século XIX (Bermúdez de Castro *et al.*, 2017). Especificamente no sítio de Gran Dolina, entre os anos de 1994 e 1996, foram realizadas escavações que recuperaram uma coleção de hominínios fósseis envolvendo tanto partes do crânio quanto do pós-crânio junto com inúmeros artefatos líticos (Bermúdez de Castro *et al.*, 2012; Campaña *et al.*, 2016), datados entre 800 mil e 1,2 milhão de anos (Falguères *et al.*, 1999; Berger *et al.*, 2008; Moreno *et al.*, 2015; Arnold *et al.*, 2014).

Os fragmentos faciais encontrados apresentam uma grande similaridade morfológica com humanos modernos, e sua capacidade craniana é estimada em 1000 cm³ (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997). A mandíbula apresenta uma combinação de traços primitivos, similares aos primeiros representantes do gênero *Homo* e derivados (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Carbonell *et al.*, 2005; Bermúdez de Castro *et al.*, 2008), enquanto sua dentição apresenta características majoritariamente primitivas. Considerando esse mosaico de características, foi proposto que os fósseis de Gran Dolina poderiam ser o Último Ancestral Comum (UAC ou LCA, em inglês) entre neandertais e humanos modernos, sendo classificados como uma nova espécie: *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997). Apesar disso, estudos genéticos apontaram que a separação entre as linhagens de *Homo neanderthalensis* e de *Homo sapiens* teria ocorrido entre 550 e 765 mil anos, o que refuta a hipótese proposta por Bermúdez de Castro *et al.* (1997). Assim, atualmente os autores sugerem que *Homo antecessor* seria, na realidade, próximo filogeneticamente ao UAC, mas não o próprio (Bermúdez de Castro *et al.*, 2022).

Com relação à sua dentição, *H. antecessor* apresenta traços majoritariamente primitivos (como mencionado). Os dentes incisivos são de tamanho comparável a espécies basais do gênero *Homo*, e especificamente os incisivos laterais apresentam formato de pá, como ocorre em neandertais (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Bermúdez de Castro *et al.*, 2017; Martín-Torres *et al.*, 2007). Sua dentição posterior apresenta tamanho similar à de *H. erectus* e à de *Homo heidelbergensis*, sendo seus pré-molares compridos (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997). No caso desses, há um aumento de tamanho entre o primeiro e o segundo pré-molar. Mas no caso dos molares ocorre o oposto: o segundo molar é maior que o primeiro, o que é considerado um traço primitivo do gênero *Homo* (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Bermúdez de Castro *et al.*, 2017; Bermúdez de Castro, 1987). Por fim, observa-se uma forte redução do terceiro molar em comparação aos outros dois. Com relação à dieta, por meio da análise do desgaste dentário se sugere que os indivíduos da espécie *H. antecessor* comeriam, além de carne, alimentos duros e abrasivos (Pérez-Pérez *et al.*, 2017).

Nossos resultados mostram que, do ponto de vista do tamanho da dentição posterior (aqui representada apenas pela arcada superior), o *H. antecessor* apresenta uma dentição muito pequena, menor do que o que tem sido salientado na literatura. Por outro lado, quando tamanho e forma são levados em consideração ao mesmo tempo, seu vizinho mais próximo no morfoespaço é o *H. heidelbergensis*, o que converge com as proposições de Bermúdez de Castro *et al.* (1997) de certa forma. Voltando apenas ao aspecto “tamanho”, nossos resultados favorecem a ideia de que o *H. antecessor* pode ser de fato o último ancestral comum entre neandertais e modernos ou próximo filogeneticamente desse, apesar do problema cronológico. Urge que a cronologia de Gran Dolina seja revisada, utilizando-se novos métodos de datação.

STATUS TAXONÔMICO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO HOMO NALEDI

O *H. naledi* foi primeiramente descoberto entre 2013 e 2014 na câmara de Dinaledi, no complexo Rising Star, na África do Sul, perfazendo 1550 ossos que representam (no mínimo) 15 indivíduos (Berger *et al.*, 2015). Posteriormente, 133 ossos, representando entre 3 e 4 indivíduos, foram encontrados na câmara de Lesedi, também no mesmo complexo cavernícola (Hawks *et al.*, 2017). Sua capacidade craniana varia entre 460 e 610 cm³ (Hawks *et al.*, 2017), sendo muito próxima daquela dos australopitecíneos. Os fósseis de Dinaledi estão datados entre 335 e 236 Ka (Dirks *et al.*, 2015).

A dentição do *H. naledi* é pequena, o que lembra a de algumas espécies tardias do gênero *Homo* (Berger *et al.*, 2015), afastando-o dos *Paranthropus* e do *Au garhi*. De acordo com Berger *et al.* (2015), seus dentes são até menores do que aqueles de *Au. sediba* e *H. habilis*.

No que se refere ao pós-crânio, “*H. naledi* has humanlike manipulatory adaptations of the hand and wrist. It also exhibits a human like foot and lower limb. These humanlike aspects are contrasted with a more primitive australopith-like trunk, shoulder, pelvis and proximal femur” (Berger *et al.*, 2015, p. 2). Esse mosaico de características do pós-crânio pode nos levar a questionar se esses fósseis realmente representam uma sobrevivência tardia de *Homo* com uma capacidade craniana reduzida na África do Sul. Outra possibilidade é que eles seriam uma forma tardia de australopitecíneo que ali sobreviveu até recentemente, tendo ocorrido uma redução significativa dos dentes posteriores por seleção ou por homoplasia.

Nossos resultados confirmam a pequena dentição posterior da espécie *H. naledi*, bem como o fato de que ela se assemelha, realmente, à de alguns representantes tardios do gênero *Homo*. Isso é esperado tendo em vista sua datação recente, especialmente considerando os dentes mandibulares. Quanto à classificação dos hominínios fósseis

encontrados em Dinaledi e Lesedi em *Australopithecus* ou *Homo*, os resultados por nós obtidos concordam com a segunda hipótese, ainda que a capacidade craniana desses fósseis seja baixa (Garvin *et al.*, 2017) se compararmos, por exemplo, com a de *Homo erectus* (800 cm³) ou a de *Homo heidelbergensis* (1.200 cm³), espécies contemporâneas a ele.

Em síntese, nossos resultados por vezes confirmam as propostas da literatura para os sete grandes problemas da evolução humana enfocados acima; mas, por vezes, as questionam seriamente. Quatro críticas podem ser levantadas quanto à nossa análise: primeiro, ela foi efetuada com base em dados secundários, embora essa prática seja comum na paleoantropologia uma vez que poucos especialistas têm acesso aos fósseis originais, tradição devastadora em nossa área de trabalho; segundo que, das três medidas que podem ser tomadas em um dente (comprimento mesiodistal, largura buco-lingual e altura da coroa), utilizamos apenas as duas primeiras, pois o alto grau de desgaste dentário de nossos ancestrais influencia acentuadamente a terceira medida; terceiro que o tamanho dos dentes é muito recorrente na evolução hominínia, conforme já salientado anteriormente; e quarto, mas não menos importante, que nossas inferências taxonômicas e filogenéticas foram efetuadas com base apenas em um aspecto da paleobiologia dos nossos ancestrais.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à FAPESP pelo financiamento da pesquisa que deu origem a esse artigo (Processos 2023/06224-0 e 2023/15632-4). Também agradecemos Maria Senger, Mark Hubbe, Clóvis Monteiro e Gabriel Rocha pela assistência em diversos momentos da pesquisa, assim como Andy Kramer por ter nos fornecido seus dados sobre chimpanzés. Por fim, agradecemos também a Ricardo Guichon pela gentileza de traduzir nosso resumo para o espanhol.

REFERÊNCIAS

- ALEMSEGED, Zeresenay. Reappraising the palaeobiology of *Australopithecus*. *Nature*, v. 617, n. 7959, p. 45-54, 2023. DOI: 10.1038/s41586-023-05957-1.
- ALEMSEGED, Zeresenay et al. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature*, v. 443, n. 7109, p. 296-301, 2006. DOI: 10.1038/nature05047.
- ARNOLD, Lee J. et al. Luminescence dating and palaeomagnetic age constraint on hominins from Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, v. 67, p. 85-107, 2014. DOI: 10.1016/j.jhevol.2013.12.001.
- ARONSON, James L. et al. New geochronologic and palaeomagnetic data for the hominid-bearing Hadar Formation of Ethiopia. *Nature*, v. 267, n. 5609, p. 323-327, 1977. DOI: 10.1038/267323a0.
- ASFAW, Berhane et al. *Australopithecus garhi*: A New Species of Early Hominid from Ethiopia. *Science*, v. 284, n. 5414, p. 629-635, 1999. DOI: 10.1126/science.284.5414.629.
- BERGER, Lee R. et al. *Australopithecus sediba*: a new species of Homo-like australopith from South Africa. *Science*, v. 328, n. 5975, p. 195-204, 2010. DOI: 10.1126/science.1184944.
- BERGER, Lee R. et al. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife*, v. 4, 2015. DOI: 10.7554/eLife.09560.

- BERGER, GLENN W. et al. Luminescence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *Journal of Human Evolution*, v. 55, n. 2, p. 300-311, 2008. DOI: 10.1016/j.jhevol.2008.02.012.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, José Maria. Quantitative analysis of the molar-size sequence in human prehistoric populations of the Canary Isles. *Archives of Oral Biology*, v. 32, n. 2, p. 81-86, 1987. DOI: 10.1016/0003-9969(87)90049-5.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, José Maria et al. A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science*, v. 276, n. 5317, p. 1392-1395, 1997. DOI: 10.1126/science.276.5317.1392.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, José María et al. Early pleistocene human humeri from the gran dolina-TD6 site (sierra de atapuerca, spain). *American Journal of Physical Anthropology*, v. 147, n. 4, p. 604-617, 2012. DOI 10.1002/ajpa.22020.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, José María; MARTINÓN-TORRES, María. The origin of the Homo sapiens lineage: When and where?. *Quaternary International*, v. 634, p. 1-13, 2022. DOI 10.1016/j.quaint.2022.08.001.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, José María et al. Twentieth anniversary of *Homo antecessor* (1997-2017): a review. *Evolutionary Anthropology*, v. 26, n. 4, p. 157-171, 2017. DOI 10.1002/evan.21540.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, José María et al. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Journal of Human Evolution*, v. 55, n. 4, p. 729-735, 2008. DOI 10.1016/j.jhevol.2008.03.006.
- BROMAGE, Timothy G.; SCHRENK, Friedemann; ZONNEVELD, Frans W. Paleoanthropology of the Malawi Rift: An early hominid mandible from the Chiwondo Beds, northern Malawi. *Journal of Human Evolution*, v. 28, n. 1, p. 71-108, 1995. DOI 10.1006/jhev.1995.1007.
- BRUNET, Michel et al. New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature*, v. 434, n. 7034, p. 752-755, 2005. DOI 10.1038/nature03392.
- BRUNET, Michel. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, v. 418, n. 6894, p. 145-151, 2002. DOI 10.1038/nature00879.
- CAMERON, David W. Early hominin speciation at the Plio/Pleistocene transition. *Homo*, v. 54, n. 1, p. 1-28, 2003. DOI 10.1078/0018-442x-00057.
- CAMPAÑA, Isidoro et al. New interpretation of the Gran Dolina-TD6 bearing Homo antecessor deposits through sedimentological analysis. *Scientific Reports*, v. 6, n. 1, 2016. DOI 10.1038/srep34799.
- CARBONELL, Eudald et al. An Early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *PNAS*, v. 102, n. 16, p. 5674-5678, 2005. DOI 10.1073/pnas.0501841102.
- DART, Raymond. Australopithecus africanus The man-ape of South Africa. *Nature*, v. 115, n. 2884, p. 195-199, 1925. DOI 10.1038/115195a0
- DAVER, Guillaume et al. Postcranial evidence of late Miocene hominin bipedalism in Chad. *Nature*, v. 609, n. 7925, p. 94-100, 2022. DOI 10.1038/s41586-022-04901-z.
- DAVIES, Thomas W. et al. Dental morphology in Homo habilis and its implications for the evolution of early Homo. *Nature Communications*, v. 15, n. 1, 286, 2024. DOI 10.1038/s41467-023-44375-9.

- DELEZENE, Lucas K. et al. Premolar microwear and tooth use in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, v. 65, n. 3, p. 282-293, 2013. DOI 10.1016/j.jhevol.2013.06.001.
- DIMAGGIO, Erin N. et al. Paleoanthropology. Late Pliocene fossiliferous sedimentary record and the environmental context of early *Homo* from Afar, Ethiopia. *Science*, v. 347, n. 6228, p. 1355-1359, 2015. DOI 10.1126/science.aaa1415.
- DIRKS, Paul H. G. M. et al. Geological and taphonomic context for the new hominin species *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife*, v. 4, e09561, 2015. DOI 10.7554/eLife.09561.
- FAHY, Geraldine E. et al. Bone deep: Variation in stable isotope ratios and histomorphometric measurements of bone remodelling within adult humans. *Journal of Archaeological Science*, v. 87, p. 10-16, 2017. DOI 10.1016/j.jas.2017.09.009.
- FALGUÈRES, Christophe et al. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, v. 37, n. 3-4, p. 343-352, 1999. DOI: 10.1006/jhev.1999.0326.
- GARVIN, Heather M. et al. Body size, brain size, and sexual dimorphism in *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber. *Journal of Human Evolution*, v. 111, p. 119-138, 2017. DOI 10.1016/j.jhevol.2017.06.010.
- GOULD, Stephen Jay. *The structure of evolutionary theory*. Massachusetts: Harvard University Press, 2002.
- GRINE, Frederick E.; KAY, R.H. Tooth morphology, wear and diet in *Australopithecus* and *Paranthropus* from Southern Africa. In: GRINE, Frederick E. (Ed.). *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*. New York: Routledge, 1988.
- GRINE, Frederick E.; UNGAR, Peter S.; TEAFORD, Mark F. Was the Early Pliocene hominin 'Australopithecus' anamensis a hard object feeder?. *South African Journal of Science*, v. 102, p. 301-310, 2006.
- GROVES, Colin P. Natural selection and intelligent ancestors. *Mankind*, v. 19, n. 1, p. 76-82, 2009. DOI 10.1111/j.1835-9310.1989.tb00097.x.
- HAILE-SELASSIE, Yohannes et al. *Ardipithecus Kadabba*: late miocene evidence from the Middle Awash, Ethiopia. In: Haile-Selassie Yohannes; WoldeGabriel, Giday (Eds.). *The middle awash series*. Berkeley: University of California, 2009.
- HAWKS, John et al. New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. *eLife*, v. 6, e24232, 2017. DOI 10.7554/eLife.24232.
- HEDGES, Robert E. M. et al. Collagen turnover in the adult femoral mid-shaft: modeled from anthropogenic radiocarbon tracer measurements. *American Journal of Physical Anthropology*, v. 133, n. 2, p. 808-816, 2007. DOI 10.1002/ajpa.20598.
- HERSHKOVITZ, Israel et al. The earliest modern humans outside Africa. *Science*, v. 359, n. 6374, p. 456-459, 2018. DOI 10.1126/science.aap8369.
- HILLSON, Simon. *Teeth*. *Cambridge Manuals in Archaeology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- HUNT, Gene. The relative importance of directional change, random walks, and stasis in the evolution of fossil lineages. *PNAS*, v. 104, n. 47, p. 18404-18408, 2007. DOI 10.1073/pnas.0704088104.

- JOHANSON, Donald C., WHITE, Timothy D., COPPENS, Yves. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia*, v. 28, p. 1-14, 1978.
- JOLLIFFE, Ian T.; CADIMA, Jorge. Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical Transactions Series A, Mathematical, Physical, and Engineering Sciences*, v. 374, n. 2065, 20150202, 2016. DOI 10.1098/rsta.2015.0202.
- KEYSER, André W. The Drimolen skull: the most complete australopithecine cranium and mandible to date. *South African Journal of Science*, v. 96, p. 189-193, 2000.
- KIMBEL, William H. Identification of a partial cranium of *Australopithecus afarensis* from the Koobi Fora Formation, Kenya. *Journal of Human Evolution*, v. 17, n. 7, p. 647-656, 1988. DOI 10.1016/0047-2484(88)90022-x.
- KIMBEL, William H. et al. Was *Australopithecus anamensis* ancestral to *A. afarensis*? A case of anagenesis in the hominin fossil record. *Journal of Human Evolution*, v. 51, n. 2, p. 134-152, 2006. DOI 10.1016/j.jhevol.2006.02.003.
- KIMBEL, William H.; RAK, Yoel; JOHANSON, Donald C. *The skull of Australopithecus afarensis*. New York: Oxford University Press, 2004.
- KLEIN, Richard G. Population structure and the evolution of *Homo sapiens* in Africa. *Evolutionary Anthropology*, v. 28, n. 4, p. 179-188, 2019. DOI 10.1002/evan.21788.
- LEAKEY, M. G. et al. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, v. 376, n. 6541, p. 565-571, 1995. DOI 10.1038/376565a0.
- LEAKEY, Maeve G. et al. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature*, v. 393, n. 6680, p. 62-66, 1998. DOI 10.1038/29972.
- LEAKEY, Maeve G. et al. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature*, v. 410, n. 6827, p. 433-440, 2001. DOI 10.1038/35068500.
- LEAKEY, Mary D. et al. Fossil hominids from the Laetoli Beds, Tanzania. Geological Society special publication, v. 6, n. 1, p. 157-170, 1978. DOI 10.1144/gsl.sp.1978.006.01.13.
- LEAKEY, Richard E. Evidence for an advanced plio-pleistocene hominid from East Rudolf, Kenya. *Nature*, v. 242, n. 5398, p. 447-450, 1973. DOI 10.1038/242447a0.
- LEAKEY, Richard E. F.; WOOD, Bernard A. New evidence of the genus *Homo* from East Rudolf, Kenya. II. *American Journal of Physical Anthropology*, v. 39, n. 3, p. 355-368, 1973. DOI 10.1002/ajpa.1330390304.
- LEBATARD, Anne-Elisabeth et al. Application of the authigenic $^{10}\text{Be}/^{9}\text{Be}$ dating method to continental sediments: Reconstruction of the Mio-Pleistocene sedimentary sequence in the early hominid fossiliferous areas of the northern Chad Basin. *Earth and Planetary Science Letters*, v. 297, n. 1-2, p. 57-70, 2010. DOI 10.1016/j.epsl.2010.06.003.
- LEBATARD, Anne-Elisabeth et al. Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad. *PNAS*, v. 105, n. 9, p. 3226-3231, 2008. DOI 10.1073/pnas.0708015105.
- LÜDECKE, Tina et al. Dietary versatility of Early Pleistocene hominins. *PNAS*, v. 115, n. 52, p. 13330-13335, 2018. DOI 10.1073/pnas.1809439115.
- MACCHIARELLI, Roberto et al. Nature and relationships of *Sahelanthropus tchadensis*. *Journal of Human Evolution*, v. 149, n. 102898, 102898, 2020. DOI 10.1016/j.jhevol.2020.102898.

- MARTINÓN-TORRES, María et al. Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene. *PNAS*, v. 104, n. 33, p. 13279-13282, 2007. DOI 10.1073/pnas.0706152104.
- MARTINÓN-TORRES, María et al. New permanent teeth from Gran Dolina-TD6 (Sierra de Atapuerca). The bearing of *Homo antecessor* on the evolutionary scenario of Early and Middle Pleistocene Europe. *Journal of Human Evolution*, v. 127, p. 93-117, 2019. DOI 10.1016/j.jhevol.2018.12.001.
- MCDUGALL, Ian et al. New single crystal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages improve time scale for deposition of the Omo Group, Omo-Turkana Basin, East Africa. *Journal of the Geological Society*, v. 169, p. 213-226, 2012.
- MORENO, Davinia et al. New radiometric dates on the lowest stratigraphical section (TD1 to TD6) of Gran Dolina site (Atapuerca, Spain). *Quaternary Geochronology*, v. 30, p. 535-540, 2015. DOI 10.1016/j.quageo.2015.05.007.
- NANCI, Antonio. *Ten cate's oral histology: Development, structure, and function*. 8. ed. Missouri: Elsevier, 2013.
- NEVES, Walter et al. Ledi-Geraru strikes again: Morphological affinities of the LD 350-1 mandible with early Homo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 95, sup. 1, e20230032, 2023. DOI 10.1590/0001-3765202320230032
- NI, Xijun et al. Massive cranium from Harbin in northeastern China establishes a new Middle Pleistocene human lineage. *Innovation*, v. 2, n. 3, 100130, 2021. DOI 10.1016/j.xinn.2021.100130.
- PÉREZ-PÉREZ, Alejandro et al. The diet of the first Europeans from Atapuerca. *Scientific Reports*, v. 7, n. 1, 43319, 2017. DOI 10.1038/srep43319.
- PICKERING, Robyn et al. Australopithecus sediba at 1.977 Ma and implications for the origins of the genus Homo. *Science*, v. 333, n. 6048, p. 1421-1423, 2011. DOI 10.1126/science.1203697.
- THE R FOUNDATION. *The R Project for Statistical Computing*. Vienna, 2023. Disponível em: <https://www.R-project.org/>
- RAK, Yoel. Australopithecus Robustus. In: RAK, Yoel *The Australopithecine Face*. New York: Academic Press, 1983. p. 31-46.
- ROBINSON, J. T. Prehominid dentition and hominid evolution. *Evolution*, v. 8, n. 4, p. 324-334, 1954. DOI 10.1111/j.1558-5646.1954.tb01499.x.
- ROKSANDIC, Mirjana et al. Resolving the “muddle in the middle”: The case for *Homo bodoensis* sp. nov. *Evolutionary Anthropology*, v. 31, n. 1, p. 20-29, 2021. DOI: 10.1002/evan.21929.
- SMITH, Amanda L. et al. The Feeding Biomechanics and Dietary Ecology of *Paranthropus boisei*. *Anatomical Record*, v. 298, n. 1, p. 145-167, 2015. DOI 10.1002/ar.23073.
- SMITH, Tania M. Teeth and Human Life-History Evolution. *Annual Review of Anthropology*, v. 42, p. 191-208, 2013. DOI 10.1146/annurev-anthro-092412-155550.
- SPONHEIMER, Matt et al. Problems with *Paranthropus*. *Quaternary International*, v. 650, p. 40-51, 2022. DOI: 10.1016/j.quaint.2022.03.024.
- STRAIT, David S.; GRINE, Frederick E. Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa. *Journal of Human Evolution*, v. 47, n. 6, p. 399-452, 2004. DOI 10.1016/j.jhevol.2004.08.008.

- STRAIT, David S. et al. Viewpoints: Diet and Dietary Adaptations in Early Hominins: The Hard Food Perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, v. 151, n. 3, p. 339-355, 2013.
- SWINDLER, David R.; EMEL, L. M.; ANEMONE, Robert L. Dental variability of the Liberian chimpanzee, *Pan troglodytes* versus. *Human Evolution*, v. 13, n. 3-4, p. 235-249, 1998. DOI 10.1007/bf02436508.
- TEAFORD, Mark F.; UNGAR, Peter S.; GRINE, Frederick E. Changing perspectives on early hominin diets. *PNAS*, v. 120, n. 7, e2201421120, 2023. DOI 10.1073/pnas.2201421120.
- TEAFORD, Mark F. What Do We Know and not know about diet and enamel structure?. In: TEAFORD, Mark F. *Evolution Of The Human Diet*. New York: Oxford University Press, 2006. p. 56-76.
- TILLIER, Anne-Marie; ARENSBURG, Baruch; DUDAY, H. La Mandibule et les dents du Néanderthalien de Kebara (Homo 2), Mont Carmel, Israël. *Paléorient*, v. 15, n. 2, p. 39-58, 1989. DOI 10.3406/paleo.1989.4508.
- TRINKAUS, Erik. Dental remains from the Shanidar adult Neanderthals. *Journal of Human Evolution*, v. 7, n. 5, p. 369-382, 1978. DOI 10.1016/s0047-2484(78)80087-6.
- UNGAR, Peter S. Dental evidence for the diets of Plio-Pleistocene hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, v. 146, sup. 53, p. 47-62, 2011. DOI 10.1002/ajpa.21610.
- UNGAR, Peter S. Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates. *Evolutionary Anthropology*, v. 6, n. 6, p. 205-217, 1998. DOI 10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:6<205::AID-EVAN3>3.0.CO;2-9.
- UNGAR, Peter S.; GRINE, Frederick E.; TEAFORD, Mark F. Diet in Early Homo: A Review of the Evidence and a New Model of Adaptive Versatility. *Annual Review of Anthropology*, v. 35, p. 209-228, 2006. DOI 10.1146/annurev.anthro.35.081705.123153.
- UNGAR, Peter S. et al. Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 365, n. 1556, p. 3345-3354, 2010. DOI 10.1098/rstb.2010.0033.
- VENABLES, Bill N.; RIPLEY, Brian D. *Modern Applied Statistics with S*. 4. ed. New York: Springer, 2002.
- VILLMOARE, Brian et al. Early Homo at 2.8 ma from ledi-geraru, Afar, Ethiopia. *Science*, v. 347, n. 6228, p. 1352-1355, 2015. DOI 10.1126/science.aaa1343.
- WALKER, Alan; LEAKEY, Richard E. The hominids of east Turkana. *Scientific American*, v. 239, n. 2, p. 54-66, 1978. DOI 10.1038/scientificamerican0878-54.
- WARD, Carol V.; MANTHI, Fredrick K.; PLAVCAN, J. Michael. New fossils of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi, West Turkana, Kenya (2003-2008). *Journal of Human Evolution*, v. 65, n. 5, p. 501-524, 2013. DOI 10.1016/j.jhevol.2013.05.006.
- WHITE, Tim D. et al. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, v. 423, n. 6941, p. 742-747, 2003. DOI 10.1038/nature01669.
- WHITE, Timothy D.; FOLKENS, Pieter A. *Human Osteology*. New York: Academic Press, 1991.
- WHITE, Timothy D.; SUWA, Gen; ASFAW, Berhane. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, v. 371, n. 6495, p. 306-312, 1994. DOI 10.1038/371306a0.

- WICKHAM, Hadley. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer, 2016.
- WOLPOFF, Milford H. et al. Palaeoanthropology. Sahelanthropus or “sahelpithecus”? *Nature*, v. 419, n. 6907, p. 581-582, 2002. DOI 10.1038/419581a.
- WOOD, Bernard; COLLARD, Mark. The changing face of genus Homo. *Evolutionary Anthropology*, v. 8, n. 6, p. 195-207, 1999. DOI 10.1002/(sici)1520-6505(1999)8:6<195::aid-evan1>3.0.co;2-2.
- WOOD, Bernard. Early Homo in Kenya, systematic relationships. In: Delson, E. (ed.). *Ancestors: The hard evidence*. [S.l.]: A.R. Liss, 1985.
- WOOD, Bernard, ABBOTT, S.A. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. Mandibular molars: crown area measurements and morphological traits. *Journal of Anatomy*, v. 136, p. 197-219, 1983.
- WOOD, Bernard; HARRISON, Terry. The evolutionary context of the first hominins. *Nature*, v. 470, n. 7334, p. 347-352, 2011. DOI 10.1038/nature09709.
- WOOD, Bernard. *Koobi Fora research project volume 4: hominid cranial remains*. Oxford: Oxford University Press, 1991.
- ZOLLIKOFER, Christoph P. E. et al. Virtual cranial reconstruction of Sahelanthropus tchadensis. *Nature*, v. 434, n. 7034, p. 755-759, 2005. DOI 10.1038/nature03397.