

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS  
Instituto de Ciências Humanas  
Programa de Pós-Graduação em Antropologia



Dissertação de Mestrado

**Origens humanas: um estudo fenético-comparativo das afinidades morfológicas de  
Australopithecíneos e outros homínios Plio-Pleistocênicos**

Tamires Carolina Campos

Pelotas, 2021

Tamires Carolina Campos

**Origens humanas: um estudo fenético-comparativo das afinidades morfológicas de  
Australopithecíneos e outros hominínios Plio-Pleistocênicos**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Antropologia do Instituto de Ciências Humanas da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Antropologia com área de concentração em Arqueologia.

Orientador: Professor Dr. Danilo Vicensotto Bernardo

Pelotas, 2021

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas  
Catalogação na Publicação

C198o Campos, Tamires Carolina

Origens humanas: um estudo fenético-comparativo das afinidades morfológicas de australopithecíneos e outros hominínios plio-pleistocênicos / Tamires Carolina Campos ; Danilo Vicensotto Bernardo, orientador. — Pelotas, 2021.

286 f. : il.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Antropologia, Instituto de Ciências Humanas, Universidade Federal de Pelotas, 2021.

1. Paleoantropologia. 2. Homo habilis. 3. Homo rudolfensis. 4. Sistemática. I. Bernardo, Danilo Vicensotto, orient. II. Título.

CDD : 301

Tamires Carolina Campos

Origens humanas: um estudo fenético-comparativo das afinidades morfológicas de  
Australopithecíneos e outros hominínios Plio-Pleistocênicos

Dissertação aprovada, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Antropologia com área de concentração em Arqueologia, Programa de Pós-Graduação em Antropologia, Instituto de Ciências Humanas, Universidade Federal de Pelotas.

Data da defesa: 11 de outubro de 2021

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Danilo Vicensotto Bernardo (Orientador)

Doutor em Biologia Genética pela Universidade de São Paulo

-----

Profa. Dra. Caroline Borges

Doutora em Arqueologia e Zooarqueologia pelo Muséum national d'Histoire naturelle

-----

Prof. Dr. Pedro da Glória

Doutor em Antropologia pela The Ohio State University

-----

Prof. Dr. Mark Hubbe

Doutor em Biologia Genética pela Universidade de São Paulo

Para meus pais e minha irmã,  
meus três pilares de sustentação

## AGRADECIMENTOS

Desde que decidi pelo rumo acadêmico me falavam que o período do mestrado é um dos mais complicados. Contudo, ninguém imaginava que no meio desse período, por si só difícil, o mundo enfrentaria uma pandemia. Esses foram, sem dúvida alguma, os dois anos e meio mais intensos da minha vida, considerando que estou no auge dos meus 24 anos.

Assim que terminei a graduação não estava planejando iniciar a pós-graduação logo em seguida, até então não haviam caminhos certos para mim de onde poderia seguir estudando a nossa história evolutiva. Por isso, gostaria de começar agradecendo ao meu orientador, Professor Dr. Danilo V. Bernardo por ter me sugerido tentar entrar no PPGAnt. Obrigada pelo apoio e por sempre me trazer de volta à realidade nos momentos em que sentia estar no lugar errado, nossas conversas sempre foram muito importantes para mim. Obrigada por ser meu mestre por tantos anos.

Mesmo tendo o caminho que queria traçar definido nada disso seria possível sem o apoio de meus pais Amaro e Isabél, e de minha irmã, Tamara. Por isso, gostaria de agradecer a minha família por sempre me incentivarem a seguir fazendo o que me instiga. Obrigada por estarem sempre ao meu lado e serem meu porto seguro, o lugar onde sei que posso me refugiar quando tudo parecer impossível. Nessa linha, também gostaria de agradecer as minhas primas Alana, Karine e Thaís, que em conjunto com minha irmã, tornam meus dias muito mais leves. Também gostaria de agradecer aos meus tios Caco e Ângela, e João e Aglaé, pelos churrascos e trocas de ideia, foram momentos muito importantes para mim.

A pandemia nos trouxe uma série de dificuldades, sendo a distância uma delas. Por isso, gostaria de agradecer àquelas e àqueles que mesmo distantes estão perto. Obrigada as minhas amigas de longa data, e colegas de mestrado, Yasmin e Adara e ao amigo que o mestrado me trouxe, Thiago por termos compartilhado um ano de aprendizado em conjunto. Gostaria de agradecer em especial a Yasmin pela companhia e boas conversas em cada ida até Pelotas no nosso primeiro ano e por sempre me ajudar quando estava perdida em algum assunto burocrático. Também gostaria de agradecer a minha amiga Chayenne pelas nossas conversas de horas e pelo apoio mútuo mesmo que o tempo dificulte, para mim é como se ele não existisse. Do mesmo modo, gostaria de agradecer ao meu amigo, e colega de laboratório, Felipe, por toda ajuda e por sempre aprendermos um com o outro. Assim, gostaria também de agradecer às pessoas que fazem parte do LEAB, obrigada pela troca, é sempre um aprendizado passar tempo com vocês.

Embora seja o trabalho dela, gostaria de fazer um agradecimento especial à Lisiane, minha psicóloga. Sem a terapia, talvez eu não tivesse conseguido chegar até aqui. Sou muito grata por ter tido apoio da minha família para procurar ajuda. Saúde mental é um assunto extremamente importante, que deve ser tratado sem preconceitos. Não se isole, procurar ajuda não é sinal de fraqueza, se cuide.

## RESUMO

Desde a sua divulgação, em 1964, a espécie *H. habilis*, vem sofrendo com diversas críticas quanto ao seu lugar dentro da linhagem humana. Sua classificação, desencadeou dentro da Paleoantropologia, uma série de debates quanto a origem, e definição, do gênero *Homo*. Através da compilação de dados métricos da morfologia hominínia, retirados de diferentes publicações e planilhas disponíveis na *web*. Buscou-se realizar diferentes análises, a partir de uma abordagem fenético-comparativa, onde os dados métricos da morfologia de crânios, dentes e membros, foram transformados em matrizes de distância morfológica, e correlacionados, através de teste de Mantel, com matrizes geográficas e filogenéticas, a fim de testar sua validade. Como resultado, as matrizes de membros demonstraram as maiores correlações, sendo seguidas pelas matrizes de dentes mandibulares. Ambas relacionadas as matrizes filogenéticas. Esse resultado demonstrou, que os dados de membros e dentes mandibulares, são bons para a realização de inferências filogenéticas. Em contrapartida, as matrizes cranianas mostraram maior correlação com as matrizes geográficas. Em conclusão, todos os dendrogramas gerados, que apontaram maiores e significativas correlações ( $r \geq 0,5$  e  $p \leq 0,05$ ), evidenciaram relações diretas, entre *H. habilis* e *H. rudolfensis*, com membros de australopitecíneos. Através dos resultados obtidos, sugere-se que ambos os hominínios sejam reclassificados como pertencentes ao gênero *Australopithecus*.

PALAVRAS-CHAVE: Paleoantropologia; *Homo habilis*; *Homo rudolfensis*; Sistemática;

## ABSTRACT

Since its disclosure in 1964, the species *H. habilis* has been suffering from several criticisms as to its place within the human lineage. Its classification, within Paleoanthropology, triggered a series of debates regarding the origin, and definition, of the genus *Homo*. Through the compilation of metric data of hominid morphology, taken from different publications and spreadsheets available on the web. We sought to carry out different analyses, from a phenetic-comparative approach, where the metric data of the morphology of skulls, teeth and limbs were transformed into morphological distance matrices, and correlated, through the Mantel test, with geographic and phylogenetic matrices in order to test their validity. As a result, limb matrices showed the highest correlations, followed by mandibular tooth matrices. Both related to phylogenetic matrices. This result showed that data from limbs and mandibular teeth are good for making phylogenetic inferences. On the other hand, cranial matrices showed greater correlation with geographic matrices, which shows their greater response to phenotypic plasticity. In conclusion, all the dendrograms generated, which showed higher and significant correlations ( $r \geq 0.5$  and  $p \leq 0.05$ ), showed direct relationships between *H. habilis* and *H. rudolfensis*, with members of australopithecines. Through the results obtained, it is suggested that both hominins be reclassified as belonging to the genus *Australopithecus*.

KEYWORDS: Paleoanthropology; *Homo habilis*; *Homo rudolfensis*; Systematics;

## LISTA DE FIGURAS

|                                                                                                                         |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1.1 – Demonstração da relação de ancestralidade em uma filogenia hipotética.....                                 | 43  |
| Figura 1.2 – Demonstração de Simplesiomorfia e Sinapomorfia.....                                                        | 47  |
| Figura 1.3 – Mapa das principais áreas de depósito fóssil do continente africano.....                                   | 64  |
| Figura 2.4 – Dendrograma da matriz morfológica craniana para 5 espécies.....                                            | 93  |
| Figura 2.5 – Dendrograma da matriz morfológica de dentes mandibulares para 5 espécies.....                              | 93  |
| Figura 3.6 – Equação de tratamento dos dados pela média geométrica.....                                                 | 113 |
| Figura 3.7 – Mapa de dispersão dos espécimes de <i>H. habilis</i> .....                                                 | 118 |
| Figura 3.8 – Demonstração da tomada dos pontos centrais de dispersão das espécies.....                                  | 119 |
| Figura 3.9 – Mapa da distribuição dos pontos centrais de dispersão das espécies.....                                    | 120 |
| Figura 3.10 – Demonstração da medição das distâncias entre os pontos centrais.....                                      | 121 |
| Figura 3.11 – Representação dos “nós” em um cladograma hipotético.....                                                  | 125 |
| Figura 3.12 – Demonstração do método de contagem de novidades evolutivas.....                                           | 125 |
| Figura 3.13 – Cladograma proposto por PARINS-FUKUCHI et al, 2019.....                                                   | 126 |
| Figura 3.14 – Cladograma proposto por CAPARROS & PRAT, 2021.....                                                        | 126 |
| Figura 4.15 – Dendrograma de Matriz Craniana para 6 espécies e 6 variáveis.....                                         | 134 |
| Figura 4.16 – Dendrograma de Matriz Craniana para 8 espécies e 15 variáveis.....                                        | 135 |
| Figura 4.17 – Dendrograma de Matriz Craniana para 8 espécies e 15 variáveis (MG).....                                   | 136 |
| Figura 4.18 – Dendrograma de Matriz Craniana para 11 espécies e 19 variáveis.....                                       | 137 |
| Figura 4.19 – Dendrograma de Matriz Craniana para 11 espécies e 19 variáveis (MG).....                                  | 138 |
| Figura 4.20 – Dendrograma de Matriz Craniana para 11 espécies e 66 variáveis.....                                       | 139 |
| Figura 4.21 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 11 espécies e 23 variáveis sem dados faltantes.....     | 141 |
| Figura 4.22 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 6 espécies e 40 variáveis sem dados faltantes.....      | 142 |
| Figura 4.23 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 6 espécies e 40 variáveis sem dados faltantes (MG)..... | 143 |
| Figura 4.24 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 7 espécies e 22 variáveis.....                          | 144 |
| Figura 4.25 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 13 espécies e 23 variáveis sem dados faltantes.....     | 145 |
| Figura 4.26 – Dendrograma de Matriz de Dentes Maxilares para 6 espécies e 21 variáveis sem dados faltantes.....         | 147 |
| Figura 4.27 – Dendrograma de Matriz de Dentes Maxilares para 6 espécies e 21 variáveis sem dados faltantes (MG).....    | 148 |

|                                                                                                                       |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 4.28 – Dendrograma de Matriz de Dentes Maxilares para 14 espécies e 10 variáveis sem dados faltantes (MG)..... | 149 |
| Figura 4.29 – Dendrograma de Matriz de Dentes Maxilares para 12 espécies e 10 variáveis sem dados faltantes (MG)..... | 150 |
| Figura 4.30 – Dendrograma da Matriz de Membros para 6 espécies e 6 variáveis.....                                     | 152 |
| Figura 4.31 – Dendrograma da Matriz de Membros para 8 espécies e 15 variáveis.....                                    | 153 |
| Figura 4.32 – Dendrograma da Matriz de Membros para 6 espécies e 6 variáveis (MG).....                                | 154 |
| Figura 4.33 – Dendrograma da Matriz de Membros para 8 espécies e 15 variáveis (MG).....                               | 155 |
| Figura 4.34 – Dendrograma da Matriz de Membros para 10 espécies e 5 variáveis.....                                    | 156 |
| Figura 4.35 – Dendrograma da Matriz de Membros para 11 espécies e 15 variáveis.....                                   | 157 |
| Figura 4.36 – Dendrograma da Matriz de Membros para 12 espécies e 5 variáveis.....                                    | 158 |
| Figura 4.37 – Dendrograma da Matriz de Membros para 13 espécies e 15 variáveis.....                                   | 159 |
| Figura 4.38 – Dendrograma da Matriz de Membros para 11 espécies e 15 variáveis (MG).....                              | 160 |
| Figura 4.39 – Dendrograma da Matriz de Membros para 13 espécies e 15 variáveis (MG).....                              | 161 |

## LISTA DE TABELAS

|                                                                                                                            |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 2.1 – Cronologia das principais espécies hominínias.....                                                            | 95  |
| Tabela 2.2 – Variáveis craniométricas presentes na planilha de medidas cranianas.....                                      | 99  |
| Tabela 2.3 – Variáveis contempladas pela planilha de medidas de dentes mandibulares.....                                   | 104 |
| Tabela 2.4 – Variáveis contempladas pela planilha de medidas de dentes maxilares.....                                      | 105 |
| Tabela 2.5 – Elementos pós-cranianos e suas respectivas variáveis.....                                                     | 107 |
| Tabela 3.6 – Matriz Geográfica principal.....                                                                              | 122 |
| Tabela 3.7 – Matriz Filogenética obtida a partir do cladograma proposto por PARINS-FUKUCHI et al, 2019.....                | 127 |
| Tabela 3.8 – Matriz Filogenética obtida a partir do cladograma proposto por CAPARROS & PRAT, 2021.....                     | 128 |
| Tabela 3.9 – Nomenclatura das matrizes produzidas.....                                                                     | 131 |
| Tabela 4.10 – Correlações significativas e com os maiores valores de correlação entre matrizes cranianas.....              | 133 |
| Tabela 4.11 – Correlações significativas e com os maiores valores de correlação entre matrizes de dentes mandibulares..... | 140 |
| Tabela 4.12 – Correlações significativas e com os maiores valores de correlação entre matrizes de dentes maxilares.....    | 146 |
| Tabela 4.13 – Correlações significativas e com os maiores valores de correlação entre matrizes de membros.....             | 151 |

## SUMÁRIO

|                                                                                                                 |           |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>APRESENTAÇÃO.....</b>                                                                                        | <b>15</b> |
| <b>CAPÍTULO 1 – EVOLUÇÃO É UM PROCESSO LONGO, SUA HISTÓRIA TAMBÉM: CONTEXTUALIZANDO A PESQUISA.....</b>         | <b>18</b> |
| 1.1 Evolução Biológica.....                                                                                     | 20        |
| 1.1.1 Esse clérigo é meio herege.....                                                                           | 21        |
| 1.1.1.1 O primeiro mecanismo evolutivo: a Seleção Natural.....                                                  | 23        |
| 1.1.2 O monge jardineiro.....                                                                                   | 26        |
| 1.1.2.1 Desvendando a hereditariedade com ervilhas.....                                                         | 27        |
| 1.1.3 O laboratório das moscas e a descoberta da mutação.....                                                   | 28        |
| 1.1.4 Nem todo mundo vive onde nasce: definindo migração e fluxo gênico.....                                    | 31        |
| 1.1.5 Por um acaso ela existe: Deriva Genética.....                                                             | 33        |
| 1.1.6 Evoluir não significa melhorar: definindo evolução.....                                                   | 35        |
| 1.1.7 Interior vs Exterior: Síntese Moderna, genética e morfologia.....                                         | 38        |
| 1.2 Sistemática.....                                                                                            | 42        |
| 1.2.1 Tudo que se vê pode ser classificado: conceituando a Taxonomia.....                                       | 44        |
| 1.2.2 Como se constrói uma filogenia?.....                                                                      | 46        |
| 1.2.2.1 Tudo é derivado de um ancestral: sistemática filogenética.....                                          | 50        |
| 1.2.2.2 Nesse caso aparência importa: sistemática fenética.....                                                 | 55        |
| 1.3 Paleoantropologia.....                                                                                      | 61        |
| 1.3.1 “Minha filha cata osso”: entendendo o registro fóssil.....                                                | 64        |
| 1.3.1.1 Cuidado com a boca: o que os dentes podem dizer.....                                                    | 67        |
| 1.3.2 Os problemas da linhagem humana.....                                                                      | 68        |
| 1.3.2.1 O problema da Evolução em mosaico.....                                                                  | 68        |
| 1.3.2.2 O problema dos <i>Australopithecus</i> e <i>Homo</i> .....                                              | 70        |
| 1.3.2.2.1 Breve contexto dos principais personagens da linhagem hominínia.....                                  | 70        |
| 1.3.2.2.2 A criação do gênero <i>Homo</i> e seus conflitos.....                                                 | 81        |
| <b>CAPÍTULO 2 – MATERIAIS: EVIDENCIANDO UM MEIO DE SE TRABALHAR COM PALEOANTROPOLOGIA NO SUL DO BRASIL.....</b> | <b>88</b> |
| 2.1 Um trabalho de formigas: a criação e organização do banco de dados.....                                     | 89        |
| 2.1.1 Onde e Quando: especificando as informações gerais utilizadas.....                                        | 94        |

|                                                                                                                    |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 2.1.2 Com quantas cabeças se faz uma filogenia?: apontando os dados craniométricos.....                            | 96         |
| 2.1.3 O sorriso ancestral: evidenciando as planilhas métricas dentais.....                                         | 101        |
| 2.1.4 Um grupo “virado em perna”: apresentando os dados métricos de membros.....                                   | 105        |
| <b>CAPÍTULO 3 – DA PRODUÇÃO DE MAPAS À ESTATÍSTICA MULTIVARIADA: UM MÉTODO POR ESSÊNCIA MULTIDISCIPLINAR.....</b>  | <b>108</b> |
| 3.1 Mas não era de Humanas?: entendendo a Estatística Multivariada.....                                            | 110        |
| 3.1.1 Tem peça faltando nesse jogo: a produção das Matrizes Morfológicas.....                                      | 112        |
| 3.2 Situando as espécies no Planeta: GIS e a produção das Matrizes Geográficas.....                                | 116        |
| 3.3 Esse ponto marca mudança: as novidades evolutivas e as Matrizes Filogenéticas.....                             | 124        |
| 3.4 Só testando para saber se faz sentido: explicando o teste de correlação de Mantel.....                         | 129        |
| <b>CAPÍTULO 4 – COMO PEÇAS DE LEGO, DIFERENTES ENCAIXES LEVAM A DIFERENTES RESULTADOS.....</b>                     | <b>132</b> |
| 4.1 A organização das peças dos crânios.....                                                                       | 133        |
| 4.2 A organização das peças dos dentes mandibulares.....                                                           | 139        |
| 4.3 A organização das peças dos dentes maxilares.....                                                              | 145        |
| 4.4 A organização das peças dos membros.....                                                                       | 150        |
| <b>CAPÍTULO 5 – AS PEÇAS SE ENCAIXARAM, MAS NÃO COMO O ESPERADO: INTERPRETANDO E DISCUTINDO OS RESULTADOS.....</b> | <b>162</b> |
| 5.1 Eles são brutos, mas sensíveis: avaliando as estruturações dos dados.....                                      | 162        |
| 5.2 Será que é?: o que pode ser discutido dentro da linhagem hominínia.....                                        | 164        |
| <b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>                                                                             | <b>171</b> |
| <b>APÊNDICE A – Localizações Geográficas dos Espécimes.....</b>                                                    | <b>185</b> |
| <b>APÊNDICE B – Mapas de Dispersão das Espécies.....</b>                                                           | <b>224</b> |
| <b>APÊNDICE C – Resultados: todas as análises geradas.....</b>                                                     | <b>252</b> |
| <b>ANEXO A – Imagens dos principais hominínios.....</b>                                                            | <b>284</b> |

## APRESENTAÇÃO

Entender as origens das coisas sempre foi algo que fascinou nossa espécie. A partir do momento em que criamos consciência sobre a vida, um dos principais interesses foi explicar quem somos e por que somos assim. Não à toa, temos diversas histórias e visões de mundo que variam de acordo com os grupos e suas crenças. Desconsiderando os mitos, mas compreendendo sua importância quanto a criação de identidades de grupos e afins. O ocidente desenvolve o pensamento crítico científico que surge a partir dessa necessidade de se entender o mundo, através de uma explicação mais lógica e próxima da realidade. Dentro da ciência, a área que compreende nossa origem é a Paleoantropologia.

Nós seres humanos, somos extremamente complexos. Com isso em vista, não poderíamos presumir que a ciência encarregada por nos estudar fosse menos permeada por complexidades. Estudar a evolução de nossa espécie não é simples e rápido. Lidamos com material fóssil extremamente danificado pelos processos tafonômicos. O que por si só torna o trabalho tão enigmático quanto montar um quebra-cabeças com muito mais da metade das peças faltando, com um adicional de que as poucas peças que temos possuem avarias. Sabendo dessas dificuldades, paleoantropologistas buscam delimitar suas pesquisas a problemas menores e específicos.

Uma das questões que permanece desde fins do século passado é a posição dos primeiros Homo (*Homo rudolfensis* e *Homo habilis*) em nossa linhagem. Alguns autores acreditam que essas espécies deveriam ser reclassificadas como *Australopithecus* (WOOD & COLLARD, 1999), outros acreditam que esses espécimes<sup>1</sup> deveriam ser classificados como pertencentes a apenas uma única espécie de Homo (LORDKIPANIDZE *et al*, 2013), e mais recentemente, foi defendida a ideia de que *H. habilis* recebesse um gênero próprio, nem Homo nem *Australopithecus* (WOOD, 2014).

Essa discrepância entre os pesquisadores se dá por alguns motivos. Primeiro, a vertente teórico-metodológica de cada um, dentro da Paleoantropologia temos dois grandes lados, os *Lumpers* e os *Splitters*. Os *Lumpers* consideram que os espécimes são permeados por variação e que por isso, as diferenças entre os indivíduos devem ser realmente significativas para que haja a criação, e separação, de diferentes espécies. Já os *Splitters* entendem ao contrário, para essa vertente, basta um grupo compartilhar características diferentes, sem necessariamente ser significativo, para categorizá-lo como pertencente a uma espécie diferente do grupo em

---

<sup>1</sup> O espécime é um indivíduo dentro de uma espécie, ou seja, uma espécie é formada por vários espécimes.

comparação. De uma forma geral, os *Lumpers* tendem a agrupar os espécimes em menos espécies, enquanto os *Splitters* tendem a separar mais os grupos criando mais espécies.

O segundo possível motivo para o desacordo entre especialistas é a existência da evolução em mosaico. Basicamente, a evolução em mosaico define que a evolução não ocorre de maneira uniforme nos indivíduos, ou seja, que características do corpo evoluem de forma independente uma da outra. Para quem estuda fósseis, em sua maioria, extremamente mal preservados, a existência do mosaico se torna um grande problema, pois possuímos um número limitado de caracteres para comparação. Dependendo do carácter que se está avaliando, esse pode se mostrar mais próximo de determinada espécie que de outra, sendo que outro carácter da mesma espécie pode a aproximar de uma terceira espécie. É preciso estar ciente desse percalço na escolha do material e do método utilizado nas análises.

A proposta principal desse trabalho é confrontar essas diferentes posições dos pesquisadores quanto à disposição dos primeiros *Homo*. Para isso, pretende-se utilizar caracteres métricos craniodentais de diferentes espécimes do Plio-Pleistoceno. Esses caracteres serão analisados, e comparados, a partir de uma abordagem estatística multivariada. A escolha desse material foi pensada a partir de resultados obtidos em um trabalho anterior, que mostrou representantes de *H. habilis* mais próximos de representantes de *Australopithecus* do que de *Homo*. Considerando esse ponto de partida, espera-se encontrar uma definição mais precisa da posição dos primeiros *Homo*. Para isso, serão feitas análises de componente principal. A partir dos componentes principais, serão gerados gráficos bidimensionais e as análises de agrupamento (*cluster*). Com o intuito de evitar distorção nos resultados por homoplasia, as matrizes de distância fenética obtidas serão correlacionadas com matrizes de distância filogenética.

O respectivo trabalho será dividido em cinco capítulos principais. O primeiro será composto pela contextualização da pesquisa, onde serão expostas as principais teorias de suporte para esse trabalho, teorias vindas principalmente da grande área da Biologia, finalizando com a evidenciação do problema dos primeiros *Homo* dentro da paleoantropologia. O segundo capítulo será apresentado o material utilizado para a execução desse trabalho, nesse capítulo será evidenciado o banco de dados produzido desde o tempo da graduação e acrescido ao longo do período de mestrado previsto no cronograma projetado. Aqui serão mostradas todas as espécies que se dispõe para as análises e quais suas informações.

O terceiro capítulo será composto pelos métodos. Nessa parte serão expostas as análises, explicando a execução de cada uma e o porquê da sua utilização. O quarto capítulo será composto pelos resultados. Nessa parte todos os resultados obtidos nas análises serão expostos,

evidenciando principalmente aqueles mais significativos. Já o quinto capítulo será reservado para a discussão dos resultados, contrapondo os resultados obtidos com as ideias defendidas pelos principais pesquisadores até então. Para finalizar, o capítulo será fechado com as possíveis conclusões.

## CAPÍTULO 1 – EVOLUÇÃO É UM PROCESSO LONGO, SUA HISTÓRIA TAMBÉM: CONTEXTUALIZANDO A PESQUISA

A Antropologia não possui uma definição estrita, sua abrangência varia de acordo com a linha teórico-metodológica de quem realiza a pesquisa. Dentre essas diferentes linhas, destaca-se o modelo dos quatro campos antropológicos (BALÉE, 2009; STEELE *et al*, 2010). Surgiu por volta do século XVIII nos Estados Unidos, tendo sua maior expansão a partir da década de 1970, impulsionada principalmente pelos estudos do antropólogo alemão Franz Boas (1858-1942) (HANDLER, 1990; BALÉE, 2009). Possui um número significativo de adeptos entre cientistas, não restrito apenas a América do Norte, mas com adesão significativa na América Latina (BALÉE, 2009).

O modelo dos quatro campos antropológicos também conhecido por Escola Boasiana, divide a Antropologia em quatro áreas principais: a antropologia cultural, a arqueologia, a antropologia linguística e a antropologia biológica (HANDLER, 1990; LARSEN, 2010; STEELE *et al*, 2010). É essa última área, a antropologia biológica, que fomenta esse trabalho, pois permite a total interlocução com as ciências biológicas.

A antropologia biológica é um campo científico definido como o estudo da evolução humana e de sua variabilidade, tanto no passado, com populações fósseis, como no presente com populações vivas (LARSEN, 2010; GONZÁLEZ-JOSÉ & DÍAZ, 2016). Abrange diversos temas, podendo se debruçar sobre questões estritamente biológicas, como evolução e variação entre os espécimes estudados, até aspectos bioculturais, como questões levantadas acerca da inter-relação entre a herança genética e a herança cultural das populações (LARSEN, 2010).

Os temas de estudo relacionados a antropologia biológica são abundantes e diversificados, podendo abordar tanto sociedades humanas modernas e indivíduos contemporâneos, como também diferentes espécies de primatas, quanto espécies extintas dos ancestrais humanos. Tendo isso em mente, diferentes subáreas foram definidas para abordar os diversos temas de estudo abarcados pela antropologia biológica. Contudo, deve-se ter em conta que essas subáreas não são excludentes, sendo comum o suporte teórico-metodológico de mais de uma área em um mesmo estudo. Entre as principais áreas destacam-se: a Paleoantropologia, Paleopatologia, Antropologia Forense, Primatologia, Biologia Humana e Osteologia.

Como dito anteriormente, as subáreas da antropologia biológica não são excludentes. Esse trabalho está diretamente inserido na Paleoantropologia, que por si só, é multidisciplinar. A ciência paleoantropológica é responsável pelo estudo da trajetória evolutiva humana e seus desdobramentos. Por abranger uma questão complexa e bastante ampla, paleoantropologistas

se utilizam do diálogo com diferentes campos científicos na busca pela compreensão da trajetória humana sob o maior número de aspectos possíveis (RELETHFORD, 2017). A multidisciplinariedade da Paleoantropologia é incentivada, pois se torna imprescindível a utilização de diferentes olhares para entender as complexidades da trajetória humana no planeta Terra. Por se tratar de uma área que lida diretamente com o registro fóssil (LEWIS et al, 2012), os estudos derivados da Biologia se tornam fundamentais.

Os primeiros aspectos considerados para determinar as relações de ancestralidade e parentesco entre as populações, estão na identificação dos espécimes, nas tomadas de seus principais atributos biológicos e nas tomadas de suas medidas físicas (antropometria). Esses dados serão importantes para a realização das análises morfológicas, pois posteriormente, possibilitará as comparações entre os grupos (BUIKSTRA & UBELAKER, 1994).

A osteologia é uma das linhas mais amplas e disseminadas dentro da antropologia biológica, pois está relacionada as etapas iniciais dos trabalhos realizados na área. É intimamente ligada aos conhecimentos de anatomia humana e comparada. Seu arcabouço metodológico permite compreender a relação entre genética, variação biológica e geográfica entre as populações estudadas. Quando o objeto de estudo são os fósseis humanos, ou de seus ancestrais, a osteologia se torna primordial. É através dela que se consegue distinguir os diferentes espécimes e categorizá-los a partir de suas características físicas, possibilitando uma primeira margem de conhecimento sobre determinada população.

Pelo fato de o objeto de estudo variar cronologicamente, o membro mais antigo da linhagem humana possui até o momento cerca de 7 milhões de anos (VRBA, 2007; TURNER & O'REGAN, 2007; KOUFOS, 2007; LARSEN, 2010; WELKER, 2017), estudos genéticos acabam sendo limitados aos espécimes mais recentes, como neandertais, denisovanos e sapiens (RELETHFORD, 2017). Devido a fatores tafonômicos, o DNA desses fósseis mais recentes possui maiores chances de estar minimamente preservado. Como os estudos genéticos se mostram limitados, os fósseis permanecem sendo um excelente indicador para a compreensão da evolução humana, pois consegue nos dar informações morfológicas de todos os membros da linhagem.

O estudo dos fósseis ancestrais humanos, diretos e indiretos, permanece sendo fundamental para a paleoantropologia. Segundo Relethford (2017), existem diversos aspectos da vida de um organismo que a genética sozinha não é capaz de explicar. Para o entendimento desses aspectos, se torna necessário ver o desenvolvimento das características morfológicas durante a vida do indivíduo. Os estudos comparativos entre fósseis possibilitam essa visão sobre o desenvolvimento dos espécimes, auxiliando no entendimento das diferenças entre eles. Outras

informações que o estudo dos fósseis possibilita, diz respeito aos conhecimentos quanto aos eventos que acometeram o espécime em vida, como a dieta e possíveis enfermidades, podendo fornecer informações sobre o momento de morte, o que permite inferências quanto a longevidade média entre as espécies (RELETHFORD, 2017).

As características morfológicas são extremamente relevantes para responder algumas das grandes questões quanto a origem humana. Suas expressões são moldadas por genes em conjunto com o desenvolvimento do indivíduo relacionado ao ambiente em que se encontra (BOYD & SILK, 2009). Ao compreender como essas características variam, entende-se também, as relações de similaridade e dissimilaridade entre as espécies ancestrais, conseguindo assim, chegar aos seus ancestrais diretos. Para isso, precisa-se entender como operam os processos que lidam com essas expressões. Para tanto, será evidenciada a partir de uma revisão teórica, e histórica, como a teoria evolutiva foi sendo montada ao longo do tempo através de diferentes pesquisas. Depois de evidenciar essa teoria fundamental, será explicitada a utilização de conceitos teórico-metodológicos de Sistemática, área pertencente a Biologia Comparada e fundamental para a organização da diversidade do mundo natural. Por fim, será evidenciado o problema norteador desse trabalho, demonstrando as complexidades que permeiam os estudos paleoantropológicos.

### 1.1 Evolução Biológica

É impossível falar da teoria evolutiva sem falar das contribuições de Charles Darwin (1809-1882). Parte do que se sabe atualmente sobre evolução se deve muito a suas observações e teorias, tendo, inclusive, desvendado um dos principais mecanismos evolutivos (RELETHFORD, 2017). Com o avanço da ciência moderna, se torna difícil imaginar como era viver no mundo do século XIX, quando a crença vigente era a de que o mundo era majoritariamente constante e novo (MAYR, 2005). Muitos pesquisadores da época recusavam a acreditar na transformação das espécies, e, por conseguinte, na teoria evolutiva de Darwin (MAYR, 2005).

A evolução também era denominada como teoria da inconstância das espécies, pois era contrária a ideia vigente até então, de estabilidade biológico-temporal dos organismos (MAYR, 2005). A evolução definiu o porquê de as espécies não serem constantes na natureza, e explicou por que se vê tamanha diversidade no meio natural. Os quatro mecanismos evolutivos foram sendo descobertos e debatidos ao longo do tempo, com a resolução total obtida na metade do

século XX (LARSEN, 2010). A seguir, serão evidenciados esses mecanismos evolutivos, definindo por fim, o que é evolução.

### 1.1.1 Esse clérigo é meio herege

A concepção de evolução biológica, como se conhece atualmente, passou a existir a partir da exposição, em 1858, da seleção natural, o mecanismo teorizado pelos naturalistas britânicos Alfred Wallace (1823-1913) e Charles Darwin, que explica a existência da diversidade vista na natureza (RIDLEY, 2006; WEISS & BUCHANAN, 2010). No entanto, foi no ano seguinte, com a publicação de *On the Origin of Species* (Sobre a Origem das Espécies<sup>2</sup>) de Charles Darwin, que a teoria evolutiva ganhou notoriedade entre os cientistas, e principalmente, entre os “não cientistas” (MAYR, 2005; RIDLEY, 2006).

Antes, e por bastante tempo após Darwin, alguns naturalistas (teólogos), e principalmente, o público em geral, acreditavam que os organismos que compunham o mundo natural eram fixos (RIDLEY, 2006; COLANTONIO *et al.* 2016). Até então, no mundo ocidental, as explicações vigentes para o surgimento da vida e para a existência de diferentes espécies, eram de cunho religioso judaico-cristão (MAYR, 2005; BOYD & SILK, 2009; LARSEN, 2010). Segundo essa visão religiosa, o planeta era relativamente novo, e tudo, desde o que compunha a superfície, até as mais diversas formas de vida, não mudariam, pois haviam sido criadas por um único deus. Havia convicção da existência de um conjunto de leis que mantinham a ordem nesse mundo perfeitamente criado (MAYR, 2005; LARSEN, 2010). Nesse cenário, mudanças eram explicadas por catastrofismo, onde um evento geológico aleatório e de grandes proporções seria o responsável por dar fim a existência de grupos de organismos vivos (COLANTONIO *et al.* 2016).

A maior parte das pessoas acreditava nos dogmas. No entanto, nem todos estavam satisfeitos com as explicações divinas. Alguns naturalistas, anteriores a Darwin e Wallace, já tentavam explicar a diversidade dos organismos sem recorrer a um ser sobrenatural. Entre os principais, destacam-se, o cientista francês Maupertuis (1698-1759) e o enciclopedista Diderot

---

<sup>2</sup> Para Darwin, espécie era compreendida como um grupo de indivíduos semelhantes (COLANTONIO *et al.* 2016). A definição mais difundida pelos zoólogos é a de que espécie pode ser definida como um grupo no qual os membros se inter cruzam em condições naturais e de forma isolada, ou seja, que não inter cruzam com membros de uma espécie diferente devido à alguma condição (RIDLEY, 2006; DAWKINS, 2009). Essas condições podem ser tanto físicas (barreira geográfica, por exemplo), quanto comportamentais (escolha da fêmea, por exemplo) (DAWKINS, 2009).

(1713-1784), que discutiam mudanças nos organismos (RIDLEY, 2006), assim como o próprio avô de Charles Darwin, Erasmus Darwin (1731-1802), que levantou hipóteses sobre como a competição e a seleção sexual geravam mudanças nas espécies, além de discutir a ideia da mudança nos indivíduos a partir de um ancestral comum (COLANTONIO *et al.* 2016). Mesmo com ideias inovadoras para a época, nenhum desses naturalistas conseguiu desenvolver uma teoria robusta.

O primeiro naturalista a desenvolver uma teoria mais satisfatória, para explicar as mudanças vistas entre as espécies, foi o francês Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829). Segundo sua teoria, as espécies se transformavam em outras espécies ao longo do tempo (RIDLEY, 2006). Essa transformação se daria a partir de uma mudança nas condições externas, que acarretaria o surgimento de novos hábitos; se esses hábitos permanecessem por muito tempo, sem uma nova mudança, então, ocorreria uma mudança na forma da espécie (COLANTONIO *et al.* 2016). Seguindo essa lógica, as espécies mantinham-se permanentemente, não havia extinção nem ramificações, elas se transformavam (RIDLEY, 2006). Ao longo do tempo e sob diferentes tipos de testes, se percebeu que a teoria de Lamarck estava equivocada (ver MUKHERJEE, 2016 para exemplos).

Como evidenciado acima, diversos esforços teóricos surgiram sob o intuito de explicar a diversidade observada. Todos falharam no momento de explicar o mecanismo por trás da mudança. Contudo, em 1859, Darwin publica suas ideias em um livro e apresenta a teoria da seleção natural.

Darwin nasceu em uma família abastada, seu pai era um médico de sucesso, o que o possibilitou ter acesso aos melhores estudos. Inicialmente, Darwin cursou medicina na Universidade de Edinburgh, mas como não possuía vocação para médico, acabou indo para a Universidade de Cambridge estudar para ser clérigo (DESMOND & MOORE, 1995). Darwin sempre teve interesse pelo meio natural, e passava horas coletando diferentes espécimes para suas coleções. Essa dedicação chamou atenção de seu professor de botânica, John Stevens Henslow (1796-1861), que conseguiu a oportunidade de Darwin, agora recém-formado, ir em uma viagem no HMS Beagle<sup>3</sup> que tinha por objetivo mapear a costa da América do Sul (DESMOND & MOORE, 1995; BOYD & SILK, 2009). Darwin iria apenas como o “acompanhante intelectual” do capitão, que queria ter alguém instruído com quem conversar, e aproveitaria para coletar novas espécies para suas coleções e as de seus companheiros naturalistas (DESMOND & MOORE, 1995).

---

<sup>3</sup> O Beagle era um navio da marinha real britânica.

Essa viagem foi crucial, tanto na vida do jovem naturalista, quanto para a ciência como um todo. Após a viagem, Darwin começou a trabalhar com seus animais coletados. Quando estava analisando a sua coleção de aves das Ilhas de Galápagos, o naturalista percebeu que essas variavam e que, portanto, não eram membros de uma espécie apenas (DESMOND & MOORE, 1995; RIDLEY 2006). Darwin percebeu que cada ilha possuía a sua própria espécie de tentilhão, o que o levou a acreditar que cada uma dessas espécies deve ter se originado a partir de um tentilhão ancestral comum a todos (RIDLEY, 2006). Além dos tentilhões, Darwin também observou em sua coleção de plantas e animais, fósseis e vivos, que esses às vezes mudavam lentamente ao longo do tempo (Gradualismo<sup>4</sup>) (BOYD & SILK, 2009). Ele tinha as evidências, faltava, no entanto, a explicação do como e do porquê dessas mudanças ocorrerem.

#### 1.1.1.1 O primeiro mecanismo evolutivo: a Seleção Natural

Darwin passou anos analisando sua coleção de espécimes vivos e fósseis, observando o comportamento dos seres na natureza, e inclusive, fazendo alguns experimentos (MAYR, 2005, ver DARWIN, 2009, sexta edição). Darwin era um ávido leitor. As ideias de Charles Lyell (1797-1875)<sup>5</sup> sobre Uniformitarismo Geológico<sup>6</sup>, e principalmente, as ideias de Thomas Malthus (1766-1834)<sup>7</sup> sobre populações, variação e reprodução, foram imprescindíveis para a criação da sua teoria (LARSEN, 2010). Malthus falava de populações humanas contemporâneas

---

<sup>4</sup> Darwin defendia que as mudanças nos organismos ocorriam de forma lenta e gradual, a essa interpretação, se cunhou o termo Gradualismo (DARWIN, 2009, sexta edição). Contudo, mesmo atualmente, o gradualismo não é um consenso entre evolucionistas, ao menos não como única forma de a evolução ocorrer. Avaliando, principalmente material fóssil, os pesquisadores Gould e Eldredge desenvolveram a teoria do Equilíbrio Pontuado no ano de 1972 (ELDREDGE & GOULD, 1972; GOULD & ELDREDGE, 1993). Também conhecida por Saltacionismo, essa teoria defende que as espécies são estáveis por longos períodos de tempo (ELDREDGE & GOULD, 1972; LIEBERMAN & ELDREDGE, 2014). Quando há mudança, essa ocorre de maneira cladogênica, ou seja, ocorre especiação de um grupo inteiro, de forma abrupta (surgimento de barreira geográfica, por exemplo). Diferente do Gradualismo, no Equilíbrio Pontuado, ambas espécies, ancestral e descendente, podem coexistir, ao menos por algum período de tempo (LIEBERMAN & ELDREDGE, 2014).

<sup>5</sup> Geólogo, defendia que a Terra possuía uma história mais antiga do que a exposta na bíblia, e que esta não seguia nenhuma direção. Para ele o aparecimento e extinção das espécies tinha relação com a movimentação dos continentes e mudanças climáticas (COLANTONIO *et al.* 2016).

<sup>6</sup> Princípio primeiramente cunhado por James Hutton (1726-1797) em 1795, define que os processos geológicos do presente são os mesmos processos que ocorreram no passado, sendo esses, os responsáveis pelas características terrestres (LARSEN, 2010; COLANTONIO *et al.* 2016).

<sup>7</sup> Economista político, seu trabalho afirma que as populações são limitadas em tamanho pela quantidade de alimento disponível. Segundo sua teoria, aqueles que sobrevivem até a idade reprodutiva, são os mesmos que possuem sucesso na competição por alimento (LARSEN, 2010).

e Darwin percebeu que suas explicações poderiam fazer sentido para o mundo natural como um todo (DESMOND & MOORE, 1995).

Darwin argumentou então, que, possivelmente, a descendência que sobrevive é aquela que possui alguma característica vantajosa para a aquisição de alimento. Por esses sobreviventes possuírem tal característica, essa passaria a ser mais frequente dentro da população. Por outro lado, Darwin deduziu que descendentes que não possuem características favoráveis a uma possível modificação ambiental, deixariam de existir caso houvesse essa mudança no ambiente (LARSEN, 2010). Esse foi um dos pensamentos base que fundamentou a seleção natural, o primeiro mecanismo da Evolução.

Seleção natural é o processo que favorece a reprodução de indivíduos que possuem características que auxiliam sua adaptação ao meio no qual estão inseridos. Boyd & Silk (2009) salientam a importância de se perceber que a seleção opera a nível individual. Ela só tomará proporções populacionais, caso o indivíduo seja favorecido por estar bem adaptado. Pois, esse organismo acumulará maior quantidade de energia, o que o levará a ter mais atividade reprodutiva (sucesso reprodutivo diferencial), aumentando, conseqüentemente, a frequência de suas características na população, já que, as características são transmitidas de forma hereditária (LEWIN, 1999; BOYD & SILK, 2009; DARWIN, 2009; LARSEN, 2010).

A seleção natural não é previsível<sup>8</sup>, pois está sujeita a aleatoriedade da variação e das mudanças ambientais. Não define superioridade de uma espécie sobre outra, seu processo gera mudanças nos organismos, tornando-os melhor adaptados ao seu ambiente atual. Se o ambiente mudar bruscamente, outros organismos podem passar a ser mais aptos, podendo levar, inclusive, a extinção dos organismos que anteriormente dominavam aquele meio (RELETHFORD, 2017; WELKLER, 2017).

As mudanças vistas nos organismos abarcam tanto caracteres morfológicos quanto caracteres comportamentais (BOYD & SILK, 2009; DAWKINS, 2009). O ancestral do pica-pau que nasceu com um bico mais resistente, certamente teve vantagem na hora de perfurar as cascas das árvores em busca de insetos para se alimentar (DARWIN, 2009). Assim como a escolha da fêmea por se acasalar com o macho que possuía as penas mais vistosas, foi decisiva

---

<sup>8</sup> A Seleção não é previsível, no entanto, dependendo da característica observada, ela poderá seguir por três caminhos determinados. Podendo ser direcional, que é a ideia de seleção natural clássica, onde um atributo se sobressai e passa a prevalecer na população. Pode ser estabilizadora, por exemplo a estatura humana, ao longo do tempo, a seleção estabilizou a escala de estatura populacional (que varia entre ~1,4m e ~2m) dentro de uma distribuição normal. Ou pode ser disruptiva, considerando novamente uma distribuição normal, nessa circunstância, os dois extremos da distribuição são adaptativamente vantajosos, ou seja, ambos atributos extremos são igualmente interessantes, ao longo do tempo, essa seleção pode resultar em especiação (RIDLEY, 2006).

em algum momento entre os ancestrais das aves, por exemplo, pois esse comportamento é visto em muitas espécies diferentes de pássaros.

A seleção natural pode operar somente com as variações que já estão presentes na população (DARWIN, 2009; LARSEN, 2010). Sem variação não há sucesso reprodutivo diferencial, pois todos os indivíduos seriam iguais. Um dos problemas de Darwin e seus adeptos contemporâneos, era compreender exatamente como essa variação surgia nas populações. Eles sabiam que o mecanismo estava vinculado a hereditariedade; o problema era que eles desconheciam esse mecanismo (BOYD & SILK, 2009). Se a seleção “seleciona” características, em outras palavras, constrange a variação, em determinado momento, todos os indivíduos de uma população seriam iguais, o que não era observado.

Até aquele momento, Darwin vinculava a variação observada às diferenças ambientais (RELETHFORD, 2017), tentando explicar a hereditariedade; Darwin imaginou que todo o organismo produzia mini partículas que continham informações hereditárias; ele chamou essas partículas de gêmulas (LARSEN, 2010; MUKHERJEE, 2016). Cada gêmula repassaria a informação da parte do corpo a qual pertencia para as células reprodutoras, ou seja, a gêmula do nariz informaria como o nariz deveria ser formado, a gêmula da mão, como a mão deveria ser formada e assim por diante. Quando unidas, a partir do acasalamento, as gêmulas do macho e da fêmea se fundiriam e formariam o seu descendente (MUKHERJEE, 2016). Mais tarde, o próprio Darwin reconheceu que essa era uma ideia incipiente e que dificilmente estaria correta (MUKHERJEE, 2016).

Explicar o mecanismo que originava a variação era uma das lacunas da teoria da seleção natural, o que abria espaço para os céticos não considerarem o estudo<sup>9</sup>. Ironicamente, seis anos após a publicação de *Sobre a Origem das Espécies*, um monge Agostiniano publica sua pesquisa

---

<sup>9</sup> Por se tratar de uma teoria radical para a época, a teoria da Seleção, de Darwin e Wallace, não obteve um aceite imediato entre os estudiosos (BOWLER, 2005a). Ao final do século XIX, houve muitas críticas aos seus métodos e resultados, além de interpretações errôneas da teoria que levaram alguns a acreditar e difundir a ideia de evolução como progresso (BOWLER, 2005a). Denominado por Julian Huxley (1887- 1975) como “Eclipse do Darwinismo”, esse período foi marcado pelo surgimento de diferentes correntes teóricas que buscavam explicar os processos evolutivos (BOWLER, 2005b). Dentre os principais movimentos, também norteado pela adaptação como foco da evolução, se destaca o neo-Lamarckismo. Para os adeptos dessa corrente, as características adquiridas pelos espécimes na fase adulta eram transmitidas para a prole, isto é, se o indivíduo adquire novos caracteres devido a uma mudança no ambiente, na visão Lamarckista, não haveria motivos para essa mudança não ser repassada, pelo menos até certo ponto, para a prole (BOWLER, 2005b). Além de novas hipóteses de cunho adaptativo, também surgiram teorias que desconsideravam completamente a adaptação. Partindo de anti-Darwinistas mais radicais, a teoria da Ortogênese, defendia que a evolução era dirigida por uma força que gerava novas variações individuais e que essas variações apareciam de forma persistente e seguindo uma direção única, sendo essa a direção da evolução (BOWLER, 2005b). O “eclipse darwiniano” teve duração até o desenvolvimento dos trabalhos sobre mutação, onde se começou a entender as diferenças entre características herdadas e caracteres adquiridos ao longo do desenvolvimento individual (BOWLER, 2005b).

sobre hereditariedade em um jornal científico local. O trabalho de Gregor Mendel (1822–1884) com as plantações de ervilhas ficou perdido por muitos anos, sendo encontrado somente nos anos 1900 (LARSEN, 2010).

### 1.1.2 O monge jardineiro

Ainda jovem, Johann Mendel entrou para a abadia no ano de 1843, e obteve sua ordenação em 1847, assumindo o nome de Gregor Johann Mendel (MUKHERJEE, 2016). Mendel não possuía muito interesse na vida espiritual, era um jovem curioso e muito hábil, principalmente quanto a jardinagem. Ingressar no mosteiro se mostrou uma vantagem para o jovem filho de camponeses, pois teria um lar e um lugar que possibilitava o acesso a aprendizagem (MUKHERJEE, 2016). Como requisito da formação no mosteiro, Mendel assistiu aulas de teologia, história e ciências naturais na Faculdade de Teologia de Brno. Como o jovem monge se mostrou inapto às funções de um pároco, sua opção passou a ser lecionar a nível médio, mas para isso, Mendel precisava prestar uma prova de aptidão em ciências naturais (MUKHERJEE, 2016). O monge tivera um desempenho abaixo do esperado no teste, sendo aconselhado a partir disso, a buscar uma educação mais avançada em ciências naturais. Em 1851 Mendel entrou para a Universidade de Viena, começando então, sua história com a biologia (MUKHERJEE, 2016).

Mendel não se mostrava satisfeito com o modo com que se trabalhava com a biologia. Na época, a disciplina principal era a Taxonomia<sup>10</sup>. De um modo geral, Taxonomia é a disciplina responsável pela classificação das espécies através da descrição de suas características, obedecendo a ordem estabelecida por Carl Linnaeus (1707-1778) em 1735 (OHL, 2007). O que insatisfazia Mendel, é que essa disciplina era puramente descritiva e, até então, não havia uma lógica por trás dos agrupamentos (MUKHERJEE, 2016). Agrupavam os semelhantes, mas desconheciam a mecanismo que determinava a semelhança. Esse foi o problema norteador para o trabalho de Mendel.

Depois de concluir seus estudos na Universidade de Viena, Mendel retornou a Brno e começou a lecionar no mosteiro como professor substituto. Foi nesse período que ele tentou pela segunda vez se tornar professor. O monge falhou novamente no teste, e retornou ao mosteiro decidido a se manter como professor substituto (MUKHERJEE, 2016). Com o passar

---

<sup>10</sup> Essa disciplina será abordada na seção 1.2.1.

do tempo, Mendel se aprofundou no cumprimento de suas atividades e responsabilidades no mosteiro, entre as quais, cuidar da jardinagem da propriedade. Nesta tarefa, entre outros cultivos, iniciou, de maneira controlada, uma plantação de ervilhas. Durante cerca de três anos, o monge-jardineiro cultivou ervilhas, contabilizando minuciosamente detalhes da sua produção, o que se mostrou crucial para a preparação de seu experimento (MUKHERJEE, 2016; OLIVEIRA & SILVA, 2016). Mendel coletara 34 tipos de ervilhas nas fazendas da região e reproduziu-as de forma a selecionar os tipos que produziam descendentes com características idênticas<sup>11</sup>. Desse modo ele adquiriu as primeiras plantas de características “puras” para começar seus testes de cruzamento.

#### 1.1.2.1 Desvendando a hereditariedade com ervilhas

Antes de começar a cruzar as plantas de ervilhas puras, Mendel enumerou as características que seriam observadas. Ao todo ele selecionou sete caracteres que manifestam dois traços físicos diferentes, ou seja, duas variantes da mesma característica, sendo eles: a textura da semente (lisa ou rugosa), a cor das sementes (amarela ou verde), a cor da flor (branca ou violeta), a posição da flor (no topo da planta ou nos ramos), a cor da vagem (verde ou amarela), o formato da vagem (lisa ou enrugada) e a altura da planta (alta ou baixa) (LARSEN, 2010; MUKHERJEE, 2016; OLIVEIRA & SILVA, 2016). Algum tempo depois, os biólogos viriam a chamar esses caracteres variantes de *alelos*, por exemplo, “lisa e rugosa” são dois alelos do traço “textura da semente” (MUKHERJEE, 2016).

O primeiro passo do experimento de Mendel foi cruzar as plantas puras com os diferentes alelos, por exemplo, as plantas de flores roxas com as de flores brancas. Quando os descendentes floresceram, o monge notou que todas as plantas dessa nova geração (G1) eram de flores roxas. O segundo momento do experimento foi cruzar a G1 entre si; quando as descendentes da primeira geração floresceram (G2), Mendel notou que havia plantas roxas e brancas novamente, no entanto, as brancas estavam em menor proporção. Contabilizando as flores, ele notou uma proporção de 3 flores roxas para 1 flor branca: essa descoberta marca o início da genética (OLIVEIRA & SILVA, 2016).

Com os resultados obtidos, Mendel concluiu que uma unidade física discreta (hoje as conhecemos por genes) era responsável por cada atributo. Essa unidade física passou dos pais

---

<sup>11</sup> Depois de uma série de reproduções, as plantas passaram a gerar a prole com as mesmas características, ervilhas lisas geravam ervilhas lisas e ervilhas rugosas geravam ervilhas rugosas, por exemplo (MUKHERJEE, 2016).

para o filho de forma hereditária e podia ser rastreada através das gerações por cálculos matemáticos (LARSEN, 2010). Tendo isso em mente, outra conclusão evidente, era a de que os traços das ervilhas não se misturavam<sup>12</sup>, plantas de flores roxas e plantas de flores brancas não geravam plantas com flores lilás, por exemplo. Com o decorrer das gerações, as flores brancas diminuía e desapareciam (LARSEN, 2010). Com essa evidência, Mendel concluiu que existem dois tipos de alelos, o dominante e o recessivo (MUKHERJEE, 2016; OLIVEIRA & SILVA, 2016).

Nas flores da ervilha, o alelo roxo é dominante (R) e o alelo branco é recessivo (r), se a “mãe” fornece o alelo roxo (R) e o “pai” fornece o alelo branco (r), então o descendente (Rr) seria roxo, porque ele está carregando o alelo roxo que é dominante, o alelo dominante é expresso fisicamente, enquanto o recessivo fica oculto (LARSEN, 2010; MUKHERJEE, 2016). Outra maneira da flor descendente ser roxa é herdar os dois alelos dominantes dos pais (RR), e a única forma da variante recessiva ser expressa fisicamente é a prole receber os dois alelos recessivos dos pais (rr), note que as chances da flor expressar o carácter<sup>13</sup> recessivo é de 1 para 3 como exposto anteriormente, pois são três combinações dominantes (RR, Rr, rR) e apenas uma recessiva (rr) (LARSEN, 2010; OLIVEIRA & SILVA, 2016). Essa descoberta passou a ser denominada Hereditariedade Mendeliana (LARSEN, 2010).

Como explicitado anteriormente, os estudos de Mendel ficaram perdidos até meados dos anos 1900. De acordo com Larsen (2010), três cientistas descobriram e recriaram os experimentos de Mendel, de forma independente: o botânico alemão Carl Erich Correns (1864-1933), o botânico austríaco Erich Tschermak von Seysenegg (1871-1962) e o botânico holandês Hugo de Vries (1848-1935) (LARSEN, 2010; MUKHERJEE, 2016). Além de replicar os resultados de Mendel e confirmá-los, De Vries buscou entender como se originavam as variantes, ou seja, como surgiam os caracteres que eram repassados de forma hereditária, e o início da resposta partiu novamente de um jardim (MUKHERJEE, 2016).

### 1.1.3 O laboratório das moscas e a descoberta da mutação

---

<sup>12</sup> Como especulado por Darwin com a sugestão das gêmulas e por outros filósofos e naturalistas com a teoria da hereditariedade por mistura (ver MUKHERJEE, 2016 para exemplos).

<sup>13</sup> Na biologia, carácter é sinônimo de característica e não de um atributo de personalidade.

Em uma saída de campo, para coletar plantas para seus experimentos, De Vries encontrou uma área com flores silvestres, a espécie *Oenothera lamarckiana*. O botânico coletou 50 mil sementes daquela área e plantou em seu jardim. Conforme os anos foram se passando, De Vries notou que houve uma multiplicação massiva da planta e que as novas espécimes apresentavam novas variações, ao todo, o botânico contou cerca de 800 novas características: tinham plantas com folhas maiores que o visto em suas ancestrais, com caules pilosos ou com formatos de flores diferentes (MUKHERJEE, 2016). De Vries constatou que a natureza produziu anomalias de forma espontânea, as tais variantes necessárias para o funcionamento da seleção natural. Tendo isso em mente, o botânico resolveu chamar essas anomalias de mutantes<sup>14</sup> (MUKHERJEE, 2016).

Em 1909 o termo gene é adotado para se referir a unidade da hereditariedade. Para fugir do equívoco do termo criado por De Vries em homenagem a Darwin (pangene), o também botânico, Wilhelm Johannsen (1857- 1927), determinou a utilização de uma abreviação do antigo termo, a fim de evitar equívocos (MUKHERJEE, 2016). É também Johannsen quem cunha os termos genótipo, para se referir ao par de alelos (RR, Rr, rr) e fenótipo, para se referir as variantes físicas dos espécimes (roxo e branco, por exemplo) (LARSEN, 2010). A hereditariedade mendeliana forma a base da genética moderna, Mendel expos com clareza que os genes e seus dois alelos, que os compõe, estão localizados nas células reprodutivas dos espécimes, e que eles (os genes) são os responsáveis pelas características físicas dos organismos (LARSEN, 2010).

Com o aprimoramento do microscópio no final do século XIX, as estruturas celulares e as unidades da herança foram definidas (LARSEN, 2010). No início do séc. XX o biólogo celular Thomas Morgan (1866-1945) buscava descobrir a base física do gene, torná-lo visível, pois até então, se tinha apenas o conhecimento abstrato da sua existência, a nível estatístico (MUKHERJEE, 2016). Para realização de seus experimentos, Morgan escolheu trabalhar com a mosca das frutas (*Drosophila*), assim como Mendel, o biólogo celular começou a identificar as variantes hereditárias das moscas, aspectos físicos que ele podia acompanhar ao longo das gerações (MUKHERJEE, 2016). As descobertas de Morgan e seus estudantes foram fundamentais para a genética. Eles confirmaram que os genes são transmitidos dos pais aos filhos nas proporções indicadas por Mendel, e que esses se encontram nos cromossomos. Também confirmaram que tanto os genes quanto os cromossomos são transmitidos durante a divisão celular reprodutiva (LARSEN, 2010).

---

<sup>14</sup> Mutante é uma palavra de origem latina e significa mudança (MUKHERJEE, 2016).

Após uma visita ao jardim do botânico De Vries, Morgan se viu interessado nas plantas mutantes, cogitando a possibilidade de haver mutantes em suas moscas também (MUKHERJEE, 2016). Morgan avaliou milhares de moscas *Drosophila* no microscópio e começou a catalogar as várias moscas mutantes que surgiam. Uma rara possuía olhos brancos entre as moscas de olhos vermelhos, outras possuíam pelos bifurcados ou corpo preto, pernas curvas, asas arqueadas semelhantes à de morcegos, abdômen desarticulado, olhos deformados, era uma variedade de anomalias (MUKHERJEE, 2016). Após uma série de cruzamentos e análises celulares dos embriões das moscas, Morgan e seus alunos descobriram que um novo gene poderia surgir como uma resposta às mudanças espontâneas de um gene existente (LARSEN, 2010; MUKHERJEE, 2016), eles chamaram esse processo de Mutação. No entanto, ainda faltava entender exatamente como essas mutações ocorriam, não apenas notá-las no fenótipo.

Basicamente, o gene é formado por sequências de DNA. O DNA é formado por nucleotídeos que são constituídos por um fosfato e um açúcar ligados a uma das quatro bases químicas (RIDLEY, 2006). As bases são definidas por quatro letras (A, C, T e G)<sup>15</sup>. As sequências de nucleotídeos definem as instruções que regulam todos os processos da vida do indivíduo, desde a estrutura das proteínas (responsável pela regulação dos genes), até o desenvolvimento de um organismo (RIDLEY, 2006). O desenvolvimento de um organismo se dá a partir da replicação do DNA e é nesse momento que podem ocorrer as mutações.

A mutação é, como o próprio nome indica, uma mudança. Essa mudança ocorre de forma aleatória durante o processo de replicação genética, no momento da formação do indivíduo, quando a célula está se reproduzindo (RIDLEY, 2006). Os erros na cópia do DNA parental podem ser tanto em uma das bases, substituindo-a por outra, ou fazendo-a desaparecer, quanto em sequências maiores de DNA, podendo movimentar a sequência inteira de um cromossomo a outro (RIDLEY, 2006; MUKHERJEE, 2016; RELETHFORD, 2017; STONEKING, 2017). As mutações podem ocorrer no processo de duplicação de qualquer célula do organismo, e pode interferir, ou não, na função biológica das mesmas (RIDLEY, 2006; STONEKING, 2017). Segundo Ridley (2006), as mutações mais importantes, do ponto de vista evolutivo, são aquelas que ocorrem na produção dos gametas<sup>16</sup>, pois essas que serão passadas para a prole, o que pode vir a diferenciá-las dos seus progenitores.

---

<sup>15</sup> Adenina (A), Citosina (C), Timina (T) e Guanina (G) (RIDLEY, 2006).

<sup>16</sup> Células reprodutivas, espermatozoide nos machos e óvulo nas fêmeas (RIDLEY, 2006).

A teoria da hereditariedade de Mendel e a teoria da mutação, definiram o suporte teórico que faltava para a teoria de Darwin e Wallace. A seleção natural atua sobre as mutações e opera através da hereditariedade, pois os genes mendelianos mantêm suas características ao longo das gerações (RIDLEY, 2006). Se uma mutação acaba sendo prejudicial ao organismo que a produz, dificultando sua sobrevivência e por consequência, sua reprodução, ela acaba sendo eliminada do *pool* genético<sup>17</sup> daquela população. Em contrapartida, se uma mutação traz ou define uma vantagem para o indivíduo, tornando-o mais apto a viver naquele ambiente e aumentando sua capacidade reprodutiva, então essa nova característica será selecionada e aumentará em frequência ao longo do tempo, mudando o fenótipo geral da população (BOYD & SILK, 2009; RELETHFORD, 2017).

Outra lacuna preenchida pelo entendimento da mutação, diz respeito à variação. Darwin sabia que a seleção natural só poderia existir devido a diversidade do meio natural (DARWIN, 2009), se todos os espécimes fossem iguais, não teria o que selecionar. No entanto, a seleção natural tende a uniformizar os indivíduos, e mesmo assim, a variação inter e intra espécies permanece existindo. Um dos mecanismos promovedores de variação foi apresentado, a mutação, mas não é apenas esse mecanismo que aumenta a variação e mantém a diversidade do meio natural.

#### 1.1.4 Nem todo mundo vive onde nasce: definindo migração e fluxo gênico

Existe uma força evolutiva, além da mutação, responsável pelo aumento da variação dentro de uma população. Essa força é denominada migração, ou fluxo gênico<sup>18</sup> (RELETHFORD, 2010). A migração pode ser definida como o movimento genético de uma população para outra, ou o movimento de parte de uma população para outra, através da reprodução (BOYD & SILK, 2009; LARSEN, 2010), ou seja, quando um espécime sai do seu ambiente de origem e escolhe um parceiro para reprodução em um ambiente diferente daquele de seu nascimento (RIDLEY, 2006; WEISS & BUCHANAN, 2010). Para exemplificar: se um gato de pelos pretos migra para uma população de gatos de pelos brancos e se reproduz com

---

<sup>17</sup> Toda a informação genética contida em uma população.

<sup>18</sup> Os autores fazem distinção entre migração e fluxo gênico, a migração seria o ato de sair da população de origem para outra, carregando consigo seus genes, mas não necessariamente havendo reprodução (RIDLEY, 2006). Caso haja reprodução desse espécime na nova população, então seus genes serão transferidos para essa população, e é essa transferência que se denomina fluxo gênico (RIDLEY, 2006). Para fins de simplificação, migração e fluxo gênico não serão diferenciados nesse trabalho.

um de seus espécimes, na geração seguinte haverá aumentado a variação de características naquela população de gatos de pelos brancos, agora tendo não apenas o “gene branco”, mas o “gene preto” também.

Segundo Weiss & Buchanan (2010), a migração não é apenas um processo eventual entre populações diferentes e, de alguma forma, isoladas. Assim como o fluxo gênico transporta o material genético entre as populações, ele também pode movimentar o material genético dentro da própria população (BOYD & SILK, 2009; WEISS & BUCHANAN, 2010). Segundo Relethford (2010), o fluxo gênico também pode atuar em conjunto com a mutação no aumento da diversidade de uma população, para isso, uma mutação pode aparecer em um grupo e ser passada para um grupo adjacente através da migração de seus espécimes. Como atuam com mudanças mais graduais ao longo do espaço e do tempo, ambos, fluxo gênico e mutação, podem ser tidos como aspectos do mesmo tipo de mudança (WEISS & BUCHANAN, 2010).

De acordo com Boyd & Silk (2009), o fluxo gênico também pode atuar na manutenção das semelhanças entre os membros de uma mesma espécie. De um modo geral, a migração auxilia na redução da diferença genética entre as populações, quando essas trocam genes entre si<sup>19</sup>, elas se tornam mais semelhantes (RELETHFORD, 2007, 2010). Ainda segundo Relethford (2007), o grau de diferenciação de uma população para outra, irá depender, em partes, da amplitude do fluxo gênico entre elas, seja ele um fluxo local, restringido por algum tipo de isolamento, seja ele um fluxo disperso por uma longa distância. O movimento da variação é parcialmente contínuo no espaço, não existem limites estritos entre as populações, portanto, não há populações completamente inflexíveis (com exceção das populações extremamente isoladas) (WEISS & BUCHANAN, 2010).

Um exemplo para ilustrar a manutenção das semelhanças, são os tentilhões de Darwin. Considerando que existam duas ilhas próximas, na primeira, os pássaros possuem os bicos pequenos para ter melhor acesso ao alimento, já na segunda, os pássaros possuem os bicos grandes, também devido ao tipo de alimento disponível. Como as ilhas são próximas, as trocas gênicas são frequentes entre ambas as populações. Como resultado, ao longo das gerações, irá se notar que os bicos de ambas as populações alcançarão um tamanho médio, um fenótipo ideal para a sobrevivência em ambas as ilhas. Dessa maneira, a migração tende a fazer com que os espécimes de diferentes populações evoluam como uma unidade (BOYD & SILK, 2009). Como define Mayr (2005), é a combinação entre o cruzamento e o fluxo gênico que garante a espécie, a sua coesão interna.

---

<sup>19</sup> Nessa situação, os espécimes de ambas as populações migram e transferem seus genes, diferente da primeira situação, onde o membro de apenas uma população migra para outra.

### 1.1.5 Por um acaso ela existe: Deriva Genética

A quarta e última força evolutiva é denominada Deriva Genética. Contrária a seleção natural, a deriva não favorece a adaptação (RELETHFORD, 2017). De um modo geral, a deriva genética pode ser definida como a mudança aleatória na frequência alélica, ou seja, promove mudança nas variantes genéticas ao longo do tempo, devido ao efeito de amostragem (LARSEN, 2010; RELETHFORD, 2010, 2017). Através da deriva, é possível que haja mudanças na frequência gênica de determinada população, pelo acaso. Segundo alguns autores, essa força evolutiva é um exemplo de erro de amostragem, pois define que a frequência alélica da geração descendente, provavelmente não será a mesma da geração progenitora (RELETHFORD, 2010, 2017).

Segundo Weiss & Buchanan (2010), existem diversos fatores que a deriva genética contempla. Abrange, desde a transmissão dos alelos dos pais para a prole (hereditariedade mendeliana), que insere chances de o indivíduo obter, ou não, sucesso reprodutivo; até, fatores que podem, ou não, ser intencionais, como o celibato para algumas culturas, ou, uma mudança ambiental movida pelo acaso. A deriva ocorre de forma aleatória, ou pelo acaso, isso acontece, pois ela não depende dos genótipos que compõe a população que ela mesma afeta (WEISS & BUCHANAN, 2010). Ainda segundo Weiss & Buchanan (2010), a frequência de um carácter alélico está sempre suscetível a uma mudança probabilística para a próxima geração. Tendo isso em mente, a deriva passa a ser uma fonte predominante de variação em qualquer geração, algo fundamental para a manutenção da evolução.

As flores de Mendel podem ilustrar como opera o acaso da frequência alélica. Por exemplo, obtém-se uma flor roxa heterozigoto, ou seja, formada por um alelo dominante e um alelo recessivo, “Rr”, essa flor roxa terá 50 por cento de chance de transmitir seu alelo “r” para seu descendente, o que significa que mesmo entre indivíduos geneticamente idênticos e sob o mesmo ambiente e com mesma chance de reprodução, ainda assim haverá diferenças na prole (WEISS & BUCHANAN, 2010).

Além do nível genético (micro), a deriva também pode atuar a nível macro. Por exemplo, em uma situação hipotética em um canil, uma pessoa decide adotar 10 cães. No canil existem cachorros com pelo caramelo e cachorros com pelo branco, por decisão própria, a pessoa decide adotar os animais sem vê-los, escolhendo 10 deles, de forma aleatória. O esperado, é que a pessoa tenha escolhido 5 cães com cada tipo de pelagem, mas como a escolha foi aleatória, ela pode ter pegado 7 de um tipo e 3 de outro, ou 6 de um tipo e 4 de outro, e assim por diante. A partir dessa situação, pode-se concluir, que entre os 10 cães que a pessoa escolheu,

a proporção de caracteres mudou, em relação a população inicial do canil. Assim ocorre na natureza, mas ao invés de uma pessoa escolhendo aleatoriamente, ocorrem eventos ambientais que restringem a população de alguma forma, restringindo assim, os caracteres da população.

A escolha de poucos cães (10) não foi impensada. Quanto menor é a população afetada pela deriva genética, mais poderoso é o seu processo, pois as mudanças ocorrem mais rápido, devido a variação da amostragem ser maior em populações pequenas (RIDLEY, 2006; HUNEMAN, 2007; BOYD & SILK, 2009; LARSEN, 2010; RELETHFORD, 2010, 2017). Segundo Huneman (2007), esse fenômeno pode ser ilustrado pelo jogo de cara e coroa com uma moeda. Uma pequena amostra de jogadas, apresenta um resultado mais destoante entre cara e coroa (2 caras e 8 coroas, por exemplo), do que uma amostra grande de jogadas que mostrará um equilíbrio maior entre as quantidades de cara e coroa obtidas no lançamento da moeda. Isso acontece, segundo a lei dos grandes números, dentro da teoria da probabilidade (HUNEMAN, 2007). Em pequenas populações, alguns genes podem ser fixados, mesmo que suas aptidões não sejam superiores à de outros alelos, ou extintos, ao longo de muitas gerações (HUNEMAN, 2007; RELETHFORD, 2017).

Nenhuma das forças evolutivas age sozinha. As forças podem interagir de formas variadas e complexas. Uma nova mutação pode ser perdida em uma população pequena devido à deriva genética, assim como o contrário também pode ocorrer, a deriva pode aumentar a frequência dessa mutação (RELETHFORD, 2010). No entanto, esse aumento da mutação pode ser reduzido pelo fluxo gênico, o que acaba reduzindo o tamanho da mudança (RELETHFORD, 2010). Segundo Relethford (2007), o fluxo gênico retém alguns caracteres de continuar presentes nas gerações, por isso, não se espera que todas as características continuem nas populações seguintes à afetada pela deriva, apenas alguns traços prosseguem nas gerações. Como visto anteriormente, a mutação introduz novos genes a uma proporção baixa, enquanto a deriva elimina a variação em proporções que dependem do tamanho da população, podendo ser alta em populações pequenas e baixa em populações grandes (BOYD & SILK, 2009). Como definem Boyd & Silk (2009), a mutação e a deriva genética em muitos momentos, acabam por se equilibrar.

A deriva genética leva a uma evolução imprevisível. As mudanças nas frequências gênicas são aleatórias, por isso, esse mecanismo tende a diferenciar geneticamente populações isoladas por algum meio, mesmo que essas populações sejam geneticamente relacionadas, como não há intercruzamento, a deriva genética age como um fator de especiação (BOYD & SILK, 2009; LARSEN, 2010; RELETHFORD, 2010). Há um certo consenso entre biólogos evolucionistas quanto a importância de ambas, seleção natural e deriva genética, para o

andamento da evolução, embora não se tenha um consenso quanto a influência relativa de cada uma no meio natural (RELETHFORD, 2017).

#### 1.1.6 Evoluir não significa melhorar: definindo evolução

Seguindo o método científico, todos os mecanismos da evolução, discutidos acima, foram testados e observados diversas vezes. Além de uma teoria, a evolução também é considerada pela ciência moderna, como um fato, assim como a gravidade e o entendimento de que a Terra possui um formato geoide, e que pertence ao Sistema Solar (MAYR, 2005; COLANTONIO *et al.* 2016; RELETHFORD, 2017). Ademais, evolução também é um processo (GREGORY, 2008; COLANTONIO *et al.* 2016). As mudanças percebidas e documentadas dos fósseis encontrados em estratos rigorosamente datados, demonstram o fato evolutivo, assim como o fenômeno da descendência comum, que não faria sentido se a evolução não fosse um fato (MAYR, 2005).

Evolução significa, simplesmente, mudança (RIDLEY, 2006). Evolução não define melhora de um organismo, embora seja constantemente empregada no jargão popular, sob essa definição. Darwin definia evolução, simplesmente, como uma mudança biológica que ocorria de geração em geração (DARWIN, 2009; LARSEN, 2010). Após a descoberta dos genes, biólogos evolucionistas passaram a limitar a definição de evolução às mudanças genéticas (HUNEMAN, 2007; LARSEN, 2010). Contudo, essa definição não comporta as mudanças que os indivíduos adquirem ao longo da vida e que podem definir uma vantagem (ou desvantagem) adaptativa dentro da população; além de não comportar a importância dos dados históricos, focando apenas na mecânica da evolução (HUNEMAN, 2007; LARSEN, 2010).

Segundo Mayr (2005), a evolução consiste em dois processos substancialmente independentes: a transformação ao longo do tempo e a diversificação pelo espaço. De acordo com a teoria evolutiva, o mundo não é constante e não está em um ciclo infinito, na realidade, o mundo está sempre em mudança, parte aleatória, parte direcional, com os organismos sendo transformados ao longo do tempo (MAYR, 2005; RELETHFORD, 2017). A vida está sendo reabastecida continuamente, com o passar do tempo, consegue-se notar os movimentos da evolução para as mais variadas direções (RELETHFORD, 2017). Segundo Relethford (2017), não há uma direção fixa ou específica, as condições ambientais estão em constante mudança e não é sempre que a seleção natural atua. A evolução opera em diferentes níveis de mudança,

podendo inclusive, não apresentar mudança<sup>20</sup>. As espécies eventualmente se extinguem, e mesmo assim, a vida continua existindo (RELETHFORD, 2017).

Pode-se dizer então, que evolução é mudança ao longo do tempo (WEISS & BUCHANAN, 2010). Darwin já havia entendido que todas as espécies haviam surgido através dos mesmos processos evolutivos, e que são esses mesmos processos que determinam o porquê de os organismos serem como são, suas características morfológicas, fisiológicas e comportamentais (BOYD & SILK, 2009). Denomina-se evolução, esse processo, que produziu a partir de um ancestral comum, e ao longo do tempo, essa diversidade vista no meio natural (COLANTONIO *et al.* 2016). Contudo, deve se estar claro, que a evolução não envolve apenas os ancestrais diretos dos organismos que estão vivos no presente, a imensurável quantidade de organismos, populações e espécies extintas, também fazem parte da história evolutiva. Todos os organismos estão relacionados pela descendência comum, no entanto, aqueles que compartilham relações mais próximas, possuem um ancestral comum mais recente (LARSEN, 2010; COLANTONIO *et al.* 2016).

De maneira assertiva, Ridley (2006) define evolução como a mudança ao longo do tempo por meio de descendência com modificação. Os seres humanos fazem parte do meio natural, portanto, seus traços também são (e foram) afetados pelos processos evolutivos que criaram as mais distintas espécies (BOYD & SILK, 2009). Entender os processos e as condições as quais a linhagem humana evoluiu, permite obter a base para compreender a natureza humana, entender o porquê de as pessoas serem como são (BOYD & SILK, 2009).

A Evolução pode ser abordada através de dois modelos teórico-metodológicos: o modelo microevolutivo e o modelo macroevolutivo. Embora existam posições conflitantes (ver FUTUYMA, 2015 para exemplos), boa parte, entre especialistas, entende que ambos modelos interagem entre si (CRAMON-TAUBADEL, 2014). Os processos evolutivos que regem os modelos, são os mesmos, independentemente do nível da classificação que está sendo estudada. A microevolução é compreendida pelos processos evolutivos evidenciados anteriormente (mutação, migração, deriva genética e seleção natural) (CRAMON-TAUBADEL, 2014). Entende-se microevolução como as mudanças que ocorrem nos organismos a nível intraespecífico (CRAMON-TAUBADEL, 2014), ou seja, o estudo das diferenças encontradas entre os organismos pertencentes a uma mesma espécie.

Segundo Futuyma (2015), as definições para macroevolução variam entre cientistas. De maneira geral, macroevolução pode ser entendida como os processos e padrões relacionados ao

---

<sup>20</sup> Evolução neutra.

surgimento, extinção e persistência das espécies<sup>21</sup> (LIEBERMAN & ELDREDGE, 2014), ou seja, entende-se como as mudanças que ocorrem a nível interespecífico (entre espécies) (CRAMON-TAUBADEL, 2014). Ernest Mayr (1904-2005) defende que todos os fenômenos macroevolutivos podem ser rastreados até a sua variação intraespecífica (microevolução), embora seja um processo complexo (FUTUYMA, 2015). Com isso em mente, pode-se entender então, que os padrões macroevolutivos são o resultado dos processos microevolutivos, sobrexcedidos em longas escalas de tempo (CRAMON-TAUBADEL, 2014). A dinâmica macroevolutiva depende diretamente da interação entre as mudanças climáticas e a diversidade e ecologia das espécies (EZARD *et al*, 2011).

Ao longo do tempo, cientistas observaram algumas dificuldades com a integração de estudos macro e microevolutivos (CRAMON-TAUBADEL, 2014). Entende-se que grande parte dessas dificuldades, resulta das diferenças nas resoluções e na natureza dos dados disponíveis (CRAMON-TAUBADEL, 2014). Por exemplo, esse trabalho seguirá por um modelo macroevolutivo, pois serão analisadas diferentes espécies, baseadas em comparações fenotípicas de hominínios<sup>22</sup> fósseis. Muitos estudantes de características morfológicas, estão convencidos que essa evolui, principalmente por seleção natural (FUTUYMA, 2015). Contudo, explicar macroevolução a partir de fenômenos microevolutivos, não é um consenso.

Como será discutido a seguir, a teoria existente pode fornecer um relato plausível da causa de todos, ou da maioria, dos fenômenos evolutivos observados nos caracteres morfológicos. Segundo Futuyma (2015), é possível obter algum suporte ou contra evidência através dos dados, entretanto, o grau de detalhe não satisfará todas as pessoas. Ainda segundo o autor, pode haver evidências de seleção nos genes implícita a um fenótipo e a força da seleção natural, no entanto, os eventos de desenvolvimento entre gene e fenótipo podem ser desconhecidos. Nesses casos, Futuyma (2015) pontua, que as opiniões entre especialistas, podem variar entre a explicação ser suficiente ou não.

---

<sup>21</sup> Um dos principais contribuintes para o debate sobre macroevolução, George G. Simpson (1902-1984), considerava que esse modelo ocorria acima do nível de espécie. Contudo, essa posição foi contestada, pois os processos evolutivos ocorrem apenas a nível de espécie, tornando seu posicionamento infundado (LIEBERMAN & ELDREDGE, 2014; FUTUYMA, 2015).

<sup>22</sup> Nome dado aos representantes da linhagem humana. Todos os humanos e seus ancestrais diretos pertencem a tribo Hominini (WELKER, 2017).

### 1.1.7 Interior vs Exterior: Síntese Moderna, genética e morfologia

Os estudos evolutivos passaram por uma readequação teórica, entre as décadas de 1930 e 1940, a partir da descoberta da hereditariedade por Mendel. Nomeada pelo biólogo Julian Huxley (1887- 1975) como “Síntese Moderna”, também conhecida por “Síntese Evolutiva”, foi considerada o primeiro grande avanço teórico na biologia evolutiva, após o trabalho desenvolvido por Darwin (FUTUYMA, 2011). Os principais pressupostos da Síntese Moderna foram a união das teorias de Darwin (em especial a seleção natural) e a genética de Mendel, em conjunto com interpretações de paleontólogos, sistematas e naturalistas (FUTUYMA, 2011). Com a adesão da Síntese Evolutiva, algumas ideias contrárias ao Darwinismo, como o neo-Lamarckismo, ortogênese e o saltacionismo radical associado à "mutação sistêmica" foram rejeitadas (FUTUYMA, 2011).

A Síntese Moderna surgiu antes do entendimento da base molecular da hereditariedade (FUTUYMA, 2011). O estudo da variação observada no DNA só se tornou possível no início da década de 1980 (CAVALLI-SFORZA & FELDMAN, 2003). Mesmo no presente, a teoria genética populacional permanece em destaque dentro da Síntese Evolutiva, pois essa evidencia a unidade do genótipo (CHEVERUD, 1982; FUTUYMA, 2011). Com a maior aceitação da Síntese, os evolucionistas, em sua maioria, passaram a estudar os eventos evolutivos apenas a nível molecular, sob o pretexto de que essa seria a abordagem mais adequada, pois os mecanismos evolutivos operam diretamente na variação genética da população (FUTUYMA, 1986). Com esse pressuposto em mente, pouco foi, e é explorado, quanto a mecânica dos fenômenos de desenvolvimento e evolução fenotípica, sendo esses usualmente entendidos como resultados de fenômenos macroevolutivos (FUTUYMA, 2011).

Como explicado nos tópicos anteriores, os genes são responsáveis por carregar todas as informações dos indivíduos. Sofrem pressões evolutivas e são transmitidos ao longo das populações descendentes. Com o entendimento desses processos, as análises de dados moleculares se tornam interessantes, pois fornecem filogenias mais robustas, visto que, os dados estão menos sujeitos a homoplasias<sup>23</sup> (BRADLEY, 2008). Isso ocorre, porque grande parte das mudanças moleculares, utilizadas na reconstrução das relações evolutivas, são consideradas eventos raros e aleatórios, ou seja, eventos de difícil repetição (BRADLEY, 2008). De maneira geral, os dados moleculares apontam o tempo, e a ordem relativa, em que ocorrem

---

<sup>23</sup> Esse assunto será melhor abordado no subcapítulo seguinte.

as divergências entre as linhagens, enquanto os dados fósseis descrevem o ganho e a perda de características reconhecidas como distintivas da linhagem (BRADLEY, 2008).

Com a extração de DNA de um espécime, vivo ou fóssil, se torna possível rastrear toda a sua linhagem de descendência, permitindo inclusive (através de comparações morfológicas entre *taxa* vivos), o rastreio indireto dos processos evolutivos que formaram a linhagem ao longo de grandes períodos de tempo (HOFREITER *et al*, 2001; BRADLEY, 2008). Contudo, dependendo do intervalo temporal estudado, pouca (ou nenhuma) informação será obtida, pois o estudo de DNA de organismos fósseis é limitado (HOFREITER *et al*, 2001).

O DNA antigo pode ser extraído de fósseis e de outros materiais antigos, como os coprólitos, por exemplo (HOFREITER *et al*, 2001; HAGELBERG *et al*, 2015; STONEKING, 2017). O maior problema quanto a utilização de DNA antigo em estudos paleoantropológicos, é a sua preservação (CHEVERUD, 1988), o que acaba limitando sua abrangência a hominínios mais recentes, como *H. neanderthalensis*, *H. denisova* e *H. sapiens* (BALTER, 2010; REICH *et al*, 2010; CAVALLI-SFORZA & FELDMAN, 2003; HAGELBERG *et al*, 2015).

Com a morte do organismo, seu DNA inicia o processo natural de degradação (STONEKING, 2017). Ambientes úmidos, quentes, que viabilizem alta incidência de raios solares ultravioletas, favorecerão o processo de deterioração (STONEKING, 2017). Em contrapartida, ambientes que possibilitam uma rápida dessecação, que possuem temperaturas baixas, ou, altas concentrações de sal, o processo de deterioração do DNA ocorrerá de maneira mais lenta (HOFREITER *et al*, 2001). Após um longo período de tempo em processo de degradação, os danos no DNA serão tão abrangentes que não restará nenhuma molécula íntegra e passível de análise (HOFREITER *et al*, 2001).

De acordo com Hofreiter *et al* (2001), em um ambiente hipotético, com concentrações fisiológicas de sal, pH neutro, e temperatura com média de 15°C, seriam necessários cerca de 100 mil anos para que o DNA fosse destruído por completo, ou seja, que não restasse nenhuma parte que pudesse ser recuperada para análise. Condições ambientais favoráveis a menor degradação, estenderão essa estimativa de tempo, enquanto outras condições a reduzirão (HOFREITER *et al*, 2001). Todavia, ainda segundo Hofreiter *et al* (2001), encontrar moléculas de DNA minimamente íntegras e com mais de um milhão de anos, é altamente improvável.

Além disso, utilizar pequenos segmentos de dados de sequência gênica para reconstruir filogenias, pode gerar resultados enganosos. Segundo Bradley (2008), as árvores gênicas não refletem, necessariamente, as árvores das espécies. Comparar várias espécies, observando apenas um *locus* gênico, pode levar a comparações de sequências semelhantes relacionadas a alelos polimórficos persistentes após eventos de especiação, e não a uma relação de espécies

estritamente relacionadas<sup>24</sup> (BRADLEY, 2008). Tendo isso em mente, a contribuição de estudos morfológicos para calibrar as análises moleculares, se torna algo desejado, pois insere os dados moleculares nas estruturas de mudança ambiental e morfológica da evolução humana (BRADLEY, 2008).

Como será melhor abordado na última seção desse capítulo<sup>25</sup>, a linhagem humana possui até o momento, cerca de 7 milhões de anos (WELKER, 2017). Ao longo desse período, foi evidenciada uma extensa variedade de Hominínios ocupando diferentes posições espaço-temporais (KLEIN, 2009; LARSEN, 2010; WELKER, 2017). Como dito anteriormente, devido ao processo de degradação, a utilização de DNA antigo para estudo dos espécimes hominínios, se torna restrita as espécies mais recentes, e mesmo entre essas espécies, encontrar fragmentos de DNA minimamente preservados, não é algo simples e frequente. Com esse cenário em mente, a abordagem de estudo mais adequada para entender as relações entre as espécies da linhagem humana, e mais precisamente, as espécies mais antigas dessa linhagem, está na utilização de caracteres morfológicos.

O desenvolvimento morfológico está diretamente ligado aos genes e ao ambiente de crescimento do próprio espécime (CHEVERUD, 1988). Segundo Cheverud (1982), grande parte dos caracteres fenotípicos são resultantes da colaboração de uma série de genes estruturais e reguladores. Ainda segundo o autor, a maior parte dos traços que possuem importância evolutiva, são poligênicos<sup>26</sup>, além de que, muitos genes são pleiotrópicos, isto é, um gene pode afetar mais de uma característica morfológica<sup>27</sup>.

Para entender a variação fenotípica, é preciso estar ciente da importância do desenvolvimento do organismo. A forma do desenvolvimento estrutura a expressão da variação genética, e dos efeitos ambientais na variação fenotípica (HALLGRÍMSSON *et al*, 2005). Entender essa relação é fundamental, pois a seleção natural opera diretamente nas características fenotípicas, embora seus resultados sejam transmitidos a nível genético (hereditariedade) (HALLGRÍMSSON *et al*, 2005).

---

<sup>24</sup> O melhor exemplo para essa questão é a relação da espécie humana, *Homo sapiens*, com os chimpanzés, *Pan troglodytes*. Os humanos compartilham com esses símios, cerca de 98% do material genético (SENUT, 2007), ou seja, a nível genético, dependendo da abordagem, *H. sapiens* poderia ser classificado como estreitamente ligado aos chimpanzés (DISOTELL, 2007), no entanto, sabe-se que essas linhagens compartilharam o último ancestral comum a cerca de 6 -7 milhões de anos A.P.

<sup>25</sup> Seção 1.3.

<sup>26</sup> A característica em questão é determinada por vários genes, e não apenas por um.

<sup>27</sup> A teoria da Hereditariedade de Mendel não estava errada, contudo, não é apenas a relação um gene e uma característica, como evidenciado pelo monge, que ocorre no processo de formação de um organismo.

Outro fator relevante para o entendimento da variação fenotípica, diz respeito a dificuldade de se determinar quais genes são os responsáveis por determinada característica. Segundo Hallgrímsson *et al* (2005), diferentes mudanças genéticas podem produzir a mesma mudança no processo de desenvolvimento do organismo, do mesmo modo que, diferentes variações no processo de desenvolvimento podem gerar efeitos fenotípicos semelhantes. Como evidenciado acima, se torna uma tarefa complexa traçar quais genes influenciam a variabilidade fenotípica. Contudo, a concepção fundamental para esse trabalho, está no entendimento de que as características morfológicas possuem correlação com as características genéticas.

Segundo Cheverud (1988), existem razões pelas quais se pode esperar que exista semelhança entre correlações genéticas e fenéticas. Como dito anteriormente, as variações fenotípicas são a soma de variações genéticas e estresse ambiental, sendo seu resultado ponderado pela importância de efeitos hereditários e não hereditários. Em equivalência, a correlação genética será semelhante a fenotípica, independentemente do nível de herdabilidade<sup>28</sup> (CHEVERUD, 1988).

Em estudo publicado em 1988, Cheverud concluiu que a ampla similaridade vista nas matrizes de correlação genética e fenotípica indica que os efeitos genéticos e ambientais no desenvolvimento, normalmente produzem variações fenotípicas semelhantes. Devido a essa semelhança geral, encontrada nas matrizes genéticas e fenotípicas, o autor ainda concluiu, que em casos excepcionais, onde não há a possibilidade de acessar os caracteres genéticos dos *taxa*, as análises podem ser substituídas pelos dados fenéticos (CHEVERUD, 1988). Embora a substituição possa acarretar em alguns erros de inferência em casos específicos, o uso de dados fenéticos é justificável, sendo inclusive, mais preciso do que estimativas genéticas derivadas de pequenas amostras (CHEVERUD, 1988).

Os caracteres fenotípicos são mais simples de obter, e, no caso de material fóssil<sup>29</sup>, são os únicos possíveis. Segundo Cheverud (1988), as correlações fenotípicas entre caracteres podem ser estimadas de forma mais precisa, além de sua obtenção ser mais simples em comparação com os dados genéticos. Ainda segundo o autor, quando as correlações genéticas são bem estimadas, elas tendem a ser semelhantes em padrão ou magnitude, quando comparadas com as correlações fenotípicas (ROSEMAN & WEAVER, 2007). Contudo, essa discussão não retira a necessidade e importância das análises genéticas, pelo contrário, apenas

---

<sup>28</sup> Segundo Roseman & Weaver (2007), a herdabilidade indica o quão rápido uma característica responde as forças de evolução em relação a variância fenotípica da característica.

<sup>29</sup> Salvo condições especiais, como discutido no início dessa seção.

fomenta que a teoria evolutiva quantitativa pode ser aplicada, mesmo quando o único objeto de estudo disponível são dados fenéticos.

## 1.2 Sistemática

A sistemática é uma área pertencente a Biologia, mais precisamente, a Biologia Comparada (AMORIM, 2002). A biologia comparada tem por base a análise de características de diferentes espécies, a fim de entender as relações de semelhanças e dessemelhanças entre as mesmas (AMORIM, 2002). O objetivo principal da biologia comparada é, portanto, entender qual a origem dos padrões de similaridade e diferença tendo por base a teoria evolutiva, a nível populacional e de espécie (AMORIM, 2002).

O principal objeto de estudo da sistemática é a diversidade biológica do mundo natural, e a origem dos organismos vivos e extintos (AMORIM, 2002; WOOD, 2010). Segundo Ohl (2007), o conceito elementar e implícito da sistemática é a evolução biológica. O estudo, mas principalmente, a construção e manutenção de um sistema de classificação dos organismos, é considerado como o objetivo principal da sistemática (FELSENSTEIN, 2004; BOYD & SILK, 2009; LARSEN, 2010). Esse sistema de classificação, tem por intuito, determinar as relações evolutivas entre os seres observados (LARSEN, 2010).

As classificações são organizadas em árvores genealógicas, também denominadas filogenias. As árvores genealógicas são ramificações que seguem a ordem de descendência comum<sup>30</sup>. Quando há especiação, ou seja, quando uma espécie se divide em duas espécies, as espécies “filhas” apresentam características diferentes entre si (BOYD & SILK, 2009). Essas novas espécies seguirão sofrendo com processos evolutivos, e se diferenciando, ao ponto de sofrer cada uma, um novo processo de especiação<sup>31</sup> (BOYD & SILK, 2009). Por exemplo, conforme evidenciado na figura 1.1 abaixo: A espécie (z) que sofreu o processo de especiação é o ancestral comum de duas novas espécies (x, y), quando uma dessas novas espécies (x) divergir, ela será o ancestral comum mais recente das duas novas espécies (v, w), no entanto, a

---

<sup>30</sup> O avanço nos estudos de citologia, e bioquímica, confirmaram as evidências observadas na morfologia e na sistemática, para uma origem comum entre todos os organismos; atualmente, não há questionamentos entre biólogos, quanto a uma origem única da vida (MAYR, 2005).

<sup>31</sup> Essa ideia segue os pressupostos de evolução gradualista proposta por Darwin (2009). Contudo, a especiação não é regra, algumas espécies simplesmente deixam de existir (extinção) ao invés de se dividirem em espécies distintas (Ridley, 2006).

primeira espécie (z) será ancestral de todas, pois foi ela que originou o ancestral comum de ‘v’ e ‘w’.

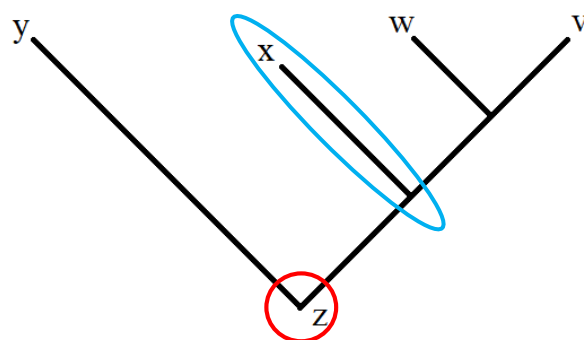


Figura 1.1 – Demonstração da relação de ancestralidade em uma filogenia hipotética. Grafado em vermelho o ancestral comum (z) a todas as espécies (y, x, w, v). Em azul claro o ancestral comum (x) das espécies mais recentes (w, v).

Na organização da filogenia, as espécies que divergiram recentemente, apresentam caracteres mais semelhantes entre si, do que espécies que divergiram em um passado mais distante (BOYD & SILK, 2009). Seguindo ainda esse exemplo, na figura 1.1, as espécies hipotéticas ‘w’ e ‘v’ serão mais semelhantes entre si, em comparação, do que ‘y’ e ‘w’, por exemplo, pois ‘y’ compartilha um ancestral mais antigo. Segundo Boyd & Silk (2009), é esse padrão de partilha de caracteres, que possibilita aos sistematas reconstruir a hierarquia<sup>32</sup> dos organismos, ou seja, que permite a sistematização do mundo natural (OHL, 2007).

Embora tenha sido utilizado no exemplo, não é apenas com espécies que a sistemática lida. De forma mais precisa, a unidade básica da sistemática é o *táxon* (plural: *taxa*) (OHL, 2007). *Táxon* é definido como um grupo de organismos, que pode ser diferenciado de outros grupos, e que pode ser nomeado e classificado dentro da hierarquia difundida por Linnaeus<sup>33</sup> (OHL, 2007; WOOD, 2010). Por exemplo, *Pan troglodytes* é um *táxon*, no entanto, a ordem dos primatas também pode ser considerada um *táxon* (WOOD, 2010). Os *taxa* dependem da moderação utilizada para a pesquisa, e do nível hierárquico das populações estudadas.

Segundo Wood (2010), os *taxa* são grupos reais aos quais são nomeados em estrutura semelhante a nomeação das pessoas. O nome atende como identificação daquela entidade biológica individual. Além disso, os *taxa* são divididos entre *taxa* inferior e *taxa* superior. Os

<sup>32</sup> Hierarquia no sentido conceitual, definida como a representação dos eventos de especiação na evolução (OHL, 2007).

<sup>33</sup> A hierarquia de *Linnaeus* será melhor abordada na seção a seguir.

*taxa* inferiores abrangem os níveis de espécie e gênero, e os *taxa* superiores abrangem os níveis superiores a gênero (WOOD, 2010). Portanto, a sistemática lida com *táxon* inferior e superior, compreendendo sua descrição e caracterização, e também sua origem, desenvolvimento e outros possíveis inter-relacionamentos (OHL, 2007).

Por muito tempo, as filogenias eram construídas com o propósito único da classificação. Segundo Boyd & Silk (2009), os termos sistemática e taxonomia eram utilizados para se referir a construção das filogenias e para sua utilização na nomeação, e classificação, dos organismos. A partir de descobertas recentes quanto a maior possibilidade de utilização das filogenias, para além da simples classificação (e esse trabalho é um exemplo disso), se fez necessária a utilização de termos que distinguíssem a construção filogenética da classificação (BOYD & SILK, 2009). Ainda segundo Boyd & Silk (2009), foi o antropólogo Robert Martin (1942-), quem sugeriu a utilização do termo Sistemática, para se referir a construção de filogenias, e Taxonomia, para tudo que envolve a classificação dos organismos (SOKAL, 1963).

#### 1.2.1 Tudo que se vê pode ser classificado: conceituando a Taxonomia

Antes das teorias de Darwin e Wallace surgirem, a maior parte dos naturalistas, que estudavam as formas de vida, consentiam quanto a importância do desenvolvimento de uma classificação dessas formas de vida, a fim de identificar suas relações biológicas (LARSEN, 2010). As primeiras tentativas de classificação taxonômica foram feitas através de agrupamentos por senso comum. Os animais foram agrupados como cães, gatos, cavalos, gado e pessoas, já as plantas foram agrupadas como árvores, arbustos, vieiras e ervas daninhas (LARSEN, 2010).

As primeiras classificações taxonômicas não possuíam motivação de cunho evolutivo. A instigação surgiu, em realidade, no intuito de apresentar uma imagem mais completa das intenções do “criador”, para com o mundo recém-criado (LARSEN, 2010). Como abordado na sessão 1.1, os naturalistas acreditavam que as espécies eram fixas. A taxonomia começou a surgir, como o campo atual, a partir das ideias do naturalista inglês John Ray (1627-1705). Com o intuito de construir a melhor taxonomia possível, Ray executou uma observação pessoal de plantas e animais, sendo essa, cuidadosamente descrita e sob avaliação de variados atributos (LARSEN, 2010).

A taxonomia se manteve inalterada, mesmo após a adesão da teoria de descendência comum de Darwin. Sua estabilidade decorreu pelo fato de os organismos serem agrupados por

suas características compartilhadas (semelhanças), e como abordado anteriormente, *taxa* semelhantes tendem a descender de ancestrais comuns (MAYR, 2005). Portanto, a teoria de Darwin e Wallace, não trouxe mudanças para a forma de se classificar, no entanto, contribuiu com a justificativa que faltava para o método empregado na classificação hierárquica (MAYR, 2005).

A Taxonomia foi a base da criação da sistemática (LARSEN, 2010). Atualmente ela é tida como um campo dentro da mesma. A taxonomia trata da nomeação dos *taxa*, a partir de um conjunto de regras desenvolvidas (OHL, 2007; WOOD, 2010). Abarca a identificação do *táxon* com referência a espécimes e *taxa* já nomeados, e a classificação de *taxa* vivos e extintos, a partir do desenvolvimento de uma ordenação desses *taxa* em uma hierarquia com base em seus caracteres genéticos e, ou, fenotípicos (OHL, 2007; LARSEN, 2010). A principal função da disciplina é descrever, estabelecer e compreender a possível ordem observada na diversidade biológica, em outras palavras, a biodiversidade é uma biblioteca contendo informações de toda a vida na Terra, e a taxonomia é o sistema de catalogação que todas as pessoas, interessadas nas informações, devem acessar (OHL, 2007).

A taxonomia segue normas hierárquicas para a nomeação e classificação dos *taxa* (OHL, 2007; WOOD, 2010). O sistema de nomeação e classificação utilizado pela ciência contemporânea foi desenvolvido pelo naturalista sueco Carl von Linné (*Carolus Linnaeus*, em latim) (1707-1778), no final do século XVIII (AMORIM, 2002; LARSEN, 2010; WOOD, 2010). Fortemente baseado nos estudos de John Ray, *Linnaeus* desenvolveu o sistema binomial, nesse sistema, duas (bi-) categorias devem ser estipuladas para a nomenclatura de cada espécie, devendo estas serem em latim, ou latinizadas (AMORIM, 2002; LARSEN, 2010; WOOD, 2010; WELKER, 2017). O naturalista sueco também determinou para cada planta e animal, uma nomenclatura de gênero (nível superior) e uma nomenclatura de espécie (nível inferior) (LARSEN, 2010; WELKER, 2017). Nesse sistema, um gênero pode englobar uma espécie ou mais, por exemplo, as pessoas são da espécie *Homo sapiens*, portanto, pertencem ao gênero *Homo*, assim como as diferentes espécies ancestrais: *Homo neanderthalensis*, *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis* e todos os demais *taxa* integrantes desse gênero.

Além do nome das espécies, *Linnaeus* também estipulou níveis diferentes de classificação baseados nos diferentes graus de semelhança física (LARSEN, 2010). A disposição dos nomes gerados pela taxonomia é organizada seguindo os agrupamentos hierárquicos definidos por *Linnaeus* (OHL, 2007), sendo eles: espécie, gênero, família, ordem, classe, filo e reino. Esses agrupamentos seguem a ordem hierárquica de maior semelhança física para menor semelhança, sendo atualmente baseados no fundamento teórico da descendência

comum (WELKER, 2017). O objetivo atual da Taxonomia é retratar o resultado das contínuas divisões dos *taxa*, ao longo da história evolutiva da vida na Terra (OHL, 2007).

### 1.2.2 Como se constrói uma filogenia?

Existem ao menos três escolas principais dentro da sistemática: Sistemática Evolutiva, Sistemática Filogenética e Sistemática Fenética (FELSENSTEIN, 2004). Ambas as escolas diferem na forma de se produzir as classificações, o que em muitos casos, quase não influencia no resultado final. Segundo Felsenstein (2004), a divergência entre as escolas importa a cada dia menos, pois, um sistemata evolucionista e um filogenético, por exemplo, podem fazer classificações muito diferentes, mas que ao mesmo tempo, podem inferir quase a mesma filogenia.

A filogenia é a base para identificação e classificação dos *taxa* (BOYD & SILK, 2009). Como exposto, as espécies evoluem a partir de espécies existentes, se diferenciando por algum fator reprodutivo. Tendo isso em mente, torna-se possível organizar os seres em uma única árvore filogenética, que também pode ser utilizada para identificar a ancestralidade de todas as espécies existentes (BOYD & SILK, 2009). Compreender as relações filogenéticas auxilia no entendimento do porquê de uma espécie ter desenvolvido determinada adaptação, ao invés de outra, pois, a filogenia permite saber de qual ancestral a espécie estudada derivou (BOYD & SILK, 2009). A filogenia também auxilia na dedução da função das características morfológicas, ou comportamentais, através da comparação dos caracteres de diferentes espécies, essa técnica é denominada método comparativo (BOYD & SILK, 2009).

Toda análise filogenética deve ser baseada nos caracteres, ou, mais precisamente, na condição dos caracteres (ZACHOS & HOBFELD, 2006). Não existe consenso quanto ao agrupamento dos caracteres a serem considerados nas análises, nem mesmo, quais atributos tornam um carácter adequado para pesquisa (FOLINSBEE *et al*, 2007). Um carácter é uma parte observável, um atributo hereditário de um organismo (FOLINSBEE *et al*, 2007). Segundo Zachos & Hobfeld (2006), para se conseguir definir a condição dos caracteres, é necessário saber o que é um carácter, ou seja, deve-se saber quais estruturas são comparáveis e quais não são. A natureza do carácter depende da sua ramificação, para ser utilizado em uma análise filogenética, o carácter deve ser homólogo e sinapomórfico (AMORIM, 2002; RIDLEY, 2006; ZACHOS & HOBFELD, 2006; FOLINSBEE *et al*, 2007; RIEPPEL, 2007; WOOD, 2010).

As diferentes expressões morfológicas dos caracteres são chamadas de ‘estados de caracteres’. Os estados de caracteres podem variar entre, ao menos, alguns dos *taxa* analisados (WOOD, 2010). Esses estados devem ser homólogos, ou seja, o carácter analisado deve ser compartilhado por duas ou mais espécies, tendo a base de desenvolvimento em um ancestral comum (RIDLEY, 2006; WOOD, 2010). Em outras palavras, homologia pode ser definida como: partes semelhantes de dois ou mais organismos, com todas as suas variações de forma ou função compartilhadas entre os *taxa*, devido a descendência a partir de um ancestral comum (RIEPPPEL, 2007; BOYD & SILK, 2009).

Os caracteres homólogos possuem subdivisões de acordo com sua condição, podendo ser Plesiomórficos ou Apomórficos (ver figura 1.2). Plesiomorfia, ou homologia ancestral, é o nome dado para a condição mais antiga (**a**), que está presente no ancestral comum a todas as espécies sob estudo, e que poderá vir a ser alterada, resultando em uma outra condição mais recente (**a'**) (AMORIM, 2002; RIDLEY, 2006). Já apomorfia, ou homologia derivada, é o nome dado para a condição mais recente (**a'**), ou seja, a característica que evoluiu dentro do grupo de espécies sob estudo, a partir de uma condição ancestral (**a**) (AMORIM, 2002; RIDLEY, 2006). Quando essas condições (Plesiomorfia ou Apomorfia) são compartilhadas pelos indivíduos de uma ou mais espécies, essas passam a ser denominadas Simplesiomorfia ou Sinapomorfia (AMORIM, 2002). Ou seja, o carácter é sinapomórfico quando o conjunto de todas as espécies estudadas compartilham uma condição apomórfica (**1, 2 e 3**) (AMORIM, 2002).

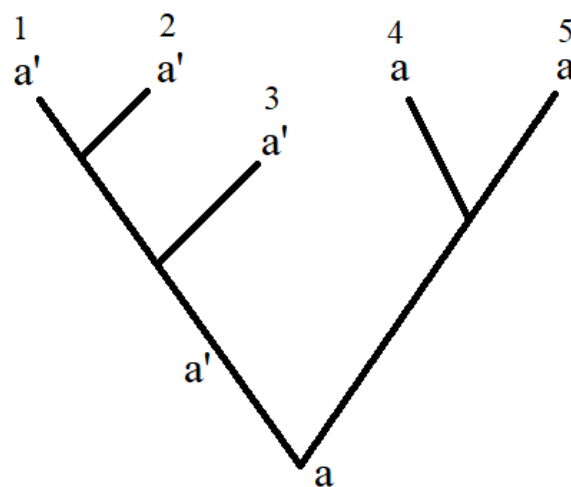


Figura 1.2 – Demonstração de Simplesiomorfia e Sinapomorfia. Carácter **a** é plesiomórfico e **a'** é apomórfico. **a'** é sinapomorfia das espécies 1, 2 e 3, enquanto **a** é simplesiomorfia das espécies 4 e 5.

Os caracteres homólogos são fundamentais para a construção de filogenias, pois sua organização obedece ao mesmo padrão hierárquico da filogenia dos *taxa* (RIEPPPEL, 2007). Segundo Folinsbee *et al* (2007), só se torna possível identificar se um carácter é sinapomórfico, a partir da execução de análises com base no maior número de caracteres possíveis. Os caracteres homólogos devem ser suscetíveis a avaliações objetivas, para isso, deve-se realizar uma descrição cuidadosa do carácter estudado, ou, realizar medições do mesmo (WOOD, 2010).

De modo geral, nas filogenias, os *taxa* são agrupados de acordo com suas características apomórficas, ou seja, se os grupos compartilham sinapomorfias. A compreensão dessa relação, permite que os *taxa* sejam identificados como “irmãos” em um diagrama de ramificações hierárquicas (WOOD, 2010). O uso de sinapomorfias é corroborado, pela observação de que animais profundamente relacionados tendem a ser semelhantes em morfologia, fisiologia, história de vida e comportamento (BOYD & SILK, 2009). Os diagramas hierárquicos variam, de acordo com a técnica empregada na sua inferência; na escola filogenética possuem o nome de cladograma, e na escola fenética são denominados fenogramas.

As filogenias são hipóteses<sup>34</sup>. Não há como ter certeza absoluta de que os processos ocorreram exatamente como elas apontam. Os processos retratados são pretéritos, o conhecimento é gerado a partir das poucas partes preservadas no registro fóssil, não há acesso direto aos acontecimentos. Segundo Ohl (2007), as hipóteses podem ter diferentes qualidades, a confiabilidade da filogenia proposta dependerá, em grande parte, da qualidade dos dados utilizados, juntamente com os aspectos teóricos e metodológicos. Embora a completude dos dados seja fundamental, a integridade dos caracteres é uma ilusão, pois cada organismo consiste, em teoria, a um número infinito de caracteres (OHL, 2007).

Segundo Folinsbee *et al* (2007), existe pelo menos três possibilidades a serem consideradas, caso a metodologia aplicada não forneça uma filogenia confiável: a primeira possibilidade defende que os dados podem estar incorretos, e, portanto, nenhuma quantidade adicional de dados poderá resolver o problema; a segunda possibilidade é o método utilizado possuir falhas; e a terceira possibilidade define que talvez, não tenham sido utilizados dados suficientes na análise. Se ao analisar o método, a primeira ou a segunda possibilidade for decretada, então a análise deverá ser desconsiderada. Caso a situação se encaixe na terceira possibilidade, o recomendável é adicionar novos dados e reavaliar as hipóteses com frequência, usar dados independentes para validar ou rejeitar as hipóteses, e deixar explícita a escolha dos

---

<sup>34</sup> Ver Cartmill (2018) para uma visão diferente.

caracteres (FOLINSBEE *et al*, 2007). O método da análise sistemática também deve ser explicitado, assim, diferentes especialistas estarão cientes dos métodos utilizados (FOLINSBEE *et al*, 2007) e poderão replicá-los, um princípio básico dentro da ciência.

A amostragem dos *taxa* é importante para uma análise sistemática. O estudo sistemático perfeito, englobaria todas as espécies do *táxon* estudado (OHL, 2007). Infelizmente, é praticamente impossível que a completude dos *taxa* seja obtida, principalmente, quando o objeto de estudo são populações fósseis. Contudo, a confiabilidade da análise sistemática aumenta com a ampliação da amostragem dos *taxa* e dos caracteres (AMORIM, 2002; OHL, 2007), ou seja, quanto mais próximo se chegar da amostra real existente na natureza. Grandes lacunas nos dados dos *taxa*, resultam em hipóteses filogenéticas menos confiáveis, algo recorrente entre *taxa* de distribuição irregular, como as populações fósseis. No caso de populações extintas, o ideal é a elaboração de diversas análises sob diferentes tipos de métodos, com a finalidade de se chegar a um possível denominador comum, que possa explicar a história evolutiva dessas populações com baixa amostragem.

Toda filogenia obedece ao princípio de parcimônia. Parcimônia tem por premissa a simplicidade, ou seja, a filogenia que exige o menor número de mudanças evolutivas é aquela que possui a estimativa mais real da classificação (AMORIM, 2002; RIDLEY, 2006; FOLINSBEE *et al*, 2007). Esse princípio representa uma regra prática, que favorece teorias, ou hipóteses, que utilizam o mínimo de suposições sobre os dados utilizados (FOLINSBEE *et al*, 2007). Uso da parcimônia na sistemática não implica que a evolução seja parcimoniosa, mas sim, que essa é tão complexa e improvável, que precisou ser adotado um princípio lógico para resolver o problema (RIDLEY, 2006; FOLINSBEE *et al*, 2007).

A parcimônia simplifica o processo evolutivo, considera que todos os estágios intermediários, entre o ancestral e a espécie atual, possuíam o mesmo estado de carácter (RIDLEY, 2006). Para que ocorra mudança evolutiva em um carácter, muitos processos devem estar envolvidos. Segundo Ridley (2006), é improvável ocorrer várias mudanças entre os caracteres. Ainda segundo o autor, é mais provável ocorrer a transmissão do mesmo carácter (com a mesma forma), de ancestral para descendente por meio de herança simples. Essa premissa se torna plausível, pois é observada na relação entre genitor e prole, onde, as características parentais são passadas de forma direta (RIDLEY, 2006).

Um dos fundamentos da parcimônia é a irrelevância de a hipótese mais parcimoniosa ser a mais próxima da verdade. A preocupação está em alcançar a maior robustez empírica dos resultados (FOLINSBEE *et al*, 2007). A mecânica é simples, se a hipótese mais parcimoniosa se mostrar pouco confiável, a adição de novos dados forçará o abandono dessa hipótese por

uma nova hipótese mais parcimoniosa. É a adição de novos dados que permite a falseabilidade das hipóteses anteriores (FOLINSBEE *et al*, 2007). A reconstrução filogenética é um processo que envolve a busca constante por informações, se, em determinado momento, a adição de dados não modificar a hipótese filogenética de determinados *taxa*, pode-se entender que essa filogenia está o mais próximo possível da realidade, ou, como usualmente é expresso, que essa filogenia é a mais robusta possível (FOLINSBEE *et al*, 2007).

Sistematas, em parte, acreditam ser relevante rotular alguns métodos de inferência de filogenias. Sendo comum o estranhamento entre adeptos das diferentes escolas. Métodos que envolvem parcimônia, normalmente são classificados como cladísticos (escola filogenética), enquanto métodos de matriz de distância são tidos como fenéticos (escola fenética) (FELSENSTEIN, 2004). Segundo Felsenstein (2004), fazer essas distinções implica que algo importante está faltando nos métodos da escola fenética, e que essa escola estaria ignorando informações que a escola filogenética (cladista) não estaria. Ambos os métodos podem ser considerados como métodos estatísticos, que apenas realizam suas estimativas de forma um pouco diferente (FELSENSTEIN, 2004).

Embora esse trabalho não faça grandes diferenciações entre as escolas, para fins de entendimento, serão expostos os principais pontos que fundamentam ambas as escolas. Nessa pesquisa serão utilizados métodos de análise advindos principalmente da escola fenética. Contudo, serão utilizadas algumas filogenias advindas de métodos cladísticos para comparações. A metodologia está descrita no capítulo 3.

#### 1.2.2.1 Tudo é derivado de um ancestral: sistemática filogenética

A Sistemática Filogenética foi formalizada como um método analítico a partir da publicação da obra “*Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*” do entomólogo alemão Willi Hennig<sup>35</sup> (1913-1976) em 1950. Obtendo maior notoriedade no meio acadêmico, a partir da publicação de sua tradução para o inglês em 1966, intitulada “*Phylogenetic Systematics*” (RIDLEY, 2006; DE OLIVEIRA, 2010; KLASSA & SANTOS, 2017). Nessa obra, Hennig sugere um novo método comparativo, implementando o conceito de ancestralidade comum recente para medição do grau de relação filogenética entre os grupos

---

<sup>35</sup> Embora Hennig seja considerado o pai da sistemática filogenética, outros dois pesquisadores desempenharam papéis fundamentais no desenvolvimento da escola filogenética, são eles os entomólogos Sergius G. Kiriakoff (1898-1984) e Lars Z. Brundin (1907-1993) (HULL, 1970).

estudados (HENNIG, 1965; HULL, 1970; DE OLIVEIRA, 2010; KLASSA & SANTOS, 2017). Técnicas utilizadas para análise de caracteres morfológicos são denominadas técnicas cladísticas<sup>36</sup>(RIDLEY, 2006).

A Sistemática Filogenética foi desenvolvida a partir da busca por uma classificação natural<sup>37</sup> (HULL, 1970). Segundo Heywood & McNeill (1964), uma classificação natural é aquela que representa de forma mais precisa, a natureza dos organismos. Como os organismos possuem diversas naturezas, isto é, características observáveis, há, por consequência, uma gama de classificações naturais possíveis (HEYWOOD & MCNEILL, 1964). Essas classificações podem variar, pois os padrões reconhecidos na natureza podem ser diferentes para cada cientista, isto é, de acordo com a constituição psicológica da pessoa em conjunto com a teoria científica empregada, diferentes padrões naturais podem ser reconhecidos e utilizados (HULL, 1970).

Segundo Heywood & McNeill (1964), somente a classificação filogenética é natural<sup>38</sup>. Ainda segundo os autores, para evitar conflitos, o ideal para se conseguir uma classificação mais próxima possível do natural reside na utilização de todos os atributos dos organismos. A filogenia não é equivalente a taxonomia. De maneira geral, a filogenia é a investigação de como os *taxa* surgiram, seu foco está na mudança, ou fluidez dos organismos, ou seja, é uma ferramenta de investigação (HEYWOOD & MCNEILL, 1964). Em contrapartida, a taxonomia tem por foco a constância, ou estabilidade dos caracteres, na sua classificação (HEYWOOD & MCNEILL, 1964).

De acordo com Hennig (1965), o principal objetivo da cladística é descobrir os graus de relação filogenética adequados, dentro de um determinado táxon. Todas as espécies possuem uma relação filogenética de vários graus, essa afirmação independe do conhecimento completo dessa relação (HENNIG, 1965). O resultado das análises cladísticas, evidenciando o grau de relação existente entre as diferentes espécies é representado de forma visual, e isenta a interpretações errôneas, através das árvores filogenéticas<sup>39</sup>( HENNIG, 1965; HULL, 1970).

---

<sup>36</sup> Derivação da palavra grega para ramo (RIDLEY, 2006).

<sup>37</sup> A Escola Evolutiva também utilizava, e defendia, uma abordagem evolutiva para a formação de classificações. Essa escola foi criada pelos biólogos evolucionistas Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr e George G. Simpson (HULL, 1970).

<sup>38</sup> Partindo desse pressuposto, alguns cientistas afirmam que se um sistema não é filogenético, esse não possui sentido (HEYWOOD & MCNEILL, 1964). Para contrapor essa visão, a Escola Fenética será apresentada na seção seguinte.

<sup>39</sup> Figuras 1.1 e 1.2.

Em uma classificação filogenética, todos os *taxa* devem ser monofiléticos<sup>40</sup> (HULL, 1970). Além disso, todas as espécies e grupos monofiléticos devem possuir nomes (HENNIG, 1965). A organização dos grupos monofiléticos através do seu grau de relação filogenética é denominada sistema filogenético (HENNIG, 1965). O sistema filogenético obedece a um sistema hierárquico. Em um sistema hierárquico, cada táxon (ou *taxa*) formado está relacionado a um táxon “iniciante”, que está relacionado com todos os membros daqueles *taxa* formados. O táxon “iniciante” é formado por uma população reprodutiva real, que existiu no passado como espécie ancestral dos grupos relacionados (HENNIG, 1965; HULL, 1970). Nesse sistema, a divisão é o único mecanismo reconhecido de formação de espécies (HULL, 1970). Se um táxon evoluiu de forma progressiva, e seus membros mais recentes são extremamente diferentes de seus ancestrais, todos os indivíduos permanecem sendo considerados pertencentes a mesma espécie (HULL, 1970).

A relação filogenética é determinada apenas entre espécies. O elemento mais simples da sistemática é o espécime. Segundo Hennig (1965), a primeira ação dentro da sistemática é estabelecer os diferentes indivíduos a suas espécies particulares. Definir espécies é uma tarefa complexa, pois essas são determinadas geneticamente e não morfologicamente, ou seja, são comunidades de reprodução, e não de semelhança (HENNIG, 1965). Para Hennig (1965), a diferença fundamental entre a sistemática fenética e a filogenética está no fato de que a filogenética quebra o “conceito simples de semelhança”.

A semelhança em si não é relevante para a análise filogenética. Evolutivamente, as diferenças entre os organismos foram surgindo através de mudanças em seus caracteres ao longo do tempo. A extensão da semelhança ou diferença entre os organismos não é importante. O foco das relações filogenéticas está na avaliação das conexões dos caracteres, se estes são concordantes ou divergentes em relação a condições de caracteres anteriores (HENNIG, 1965).

As semelhanças podem surgir a partir de diferentes situações, ou categorias. Nem toda a semelhança indica relação direta entre os organismos. Algumas semelhanças podem surgir através de convergência<sup>41</sup>, por exemplo. Mesmo desconsiderando caracteres convergentes, a

---

<sup>40</sup> Grupos monofiléticos são grupos de espécies, grandes ou pequenos, cujas espécies pertencentes podem ser consideradas mais intimamente relacionadas umas às outras em comparação com espécies que não pertencem a esses grupos (HENNIG, 1965). O tamanho do grupo monofilético varia de acordo com o grau da relação filogenética.

<sup>41</sup> Evolução Convergente define que as semelhanças que são notadas entre caracteres de diferentes organismos são resultado de mudanças independentes a partir de caracteres anteriores distintos (HENNIG, 1965). A convergência ocorre, normalmente, devido a adaptação a um ambiente comum (RIDLEY, 2006). Nesse caso, a semelhança não indica relação de ancestralidade comum, ou seja, as semelhanças são homoplasias e não homologies.

semelhança morfológica permanece sendo um critério pouco satisfatório para o grau de relação filogenética entre os organismos (HENNIG, 1965). Alguns caracteres podem permanecer inalterados ao longo de vários processos de especiação. Esses caracteres primitivos, ou plesiomorfias, embora homólogos, não evidenciam relações de proximidade direta entre seus possuidores, podendo distorcer os resultados, gerando ramos não monofiléticos (HENNIG, 1965; RIDLEY, 2006).

A única categoria de semelhança possível para a formação de grupos monofiléticos, que indica relação de maior proximidade entre duas ou mais espécies, reside nos caracteres homólogos derivados, ou apomorfias (HENNIG, 1965; RIDLEY, 2006). Quando se consegue demonstrar que diferentes espécies possuem sinapomorfias, conclui-se, por consequência, que essas apomorfias compartilhadas foram herdadas a partir de um ancestral comum a essas espécies, e apenas a elas (HENNIG, 1965).

A distinção entre caracteres homólogos ancestrais e derivados só pode ser realizada quando os caracteres são comparados entre mais de duas espécies. Quando apenas duas espécies são comparadas, suas homologias são apenas homologias. Para conseguir definir essas homologias, se faz necessária a comparação dos dois grupos com um terceiro. A partir desse terceiro grupo é possível determinar se a homologia analisada é derivada, ou primitiva, entre as duas primeiras espécies<sup>42</sup> (RIDLEY, 2006). Como define Hennig (1965), um sistema filogenético não pode ser formado apenas por grupos primitivos, ou apenas grupos derivados. Para se traçar as relações filogenéticas é necessário o reconhecimento de ao menos um caractere derivado, que se encontrará expresso de forma primitiva em um grupo diretamente relacionado (HENNIG, 1965). O reconhecimento de ambas as homologias se torna necessário para traçar a relação filogenética entre os grupos.

Para a cladística, o estágio de desenvolvimento da sinapomorfia utilizada para estabelecer o relacionamento entre os grupos não é relevante (HENNIG, 1965). Isso significa que mesmo que a filogenia seja estabelecida apenas com caracteres de um único estágio de desenvolvimento, essa ainda resultará em um grupo monofilético (HENNIG, 1965).

Como a semelhança em si não é relevante na cladística, mas sim a concordância entre uma categoria particular de caracteres (apomorfia); torna-se possível a utilização de outras características que não sejam de caráter físico (HENNIG, 1965). Hennig (1965) cita dois caracteres não morfológicos, são eles, a história de vida e a distribuição geográfica das espécies.

---

<sup>42</sup> A distinção entre os estados derivados e primitivos dos caracteres é referida também como a “polaridade da característica” (RIDLEY, 2006).

Contudo, o autor defende a utilização de estudos morfológicos para verificação de hipóteses baseadas nesses caracteres, já que, histórias de vida semelhantes costumam gerar semelhanças por convergência adaptativa, por exemplo.

Embora de forma mais complexa, a sistemática filogenética também pode ser utilizada para estabelecer relações entre organismos fósseis. A causa da complexidade reside no fato de os fósseis, normalmente, apresentarem poucas, senão pouquíssimas estruturas morfológicas que contemplem o organismo<sup>43</sup> (HENNIG, 1965). Além desse fator, sistematas que lidam com material fóssil, não possuem o benefício de poder observar seu objeto de estudo vivo, o que restringe a análise a apenas o pouco material morfológico preservado, diminuindo a confiabilidade dos resultados (HENNIG, 1965). Os fósseis também podem ser utilizados como grupo de comparação. Quando há indecisão quanto a caracteres semelhantes serem sinapomorfias, simplesiomorfias ou convergentes, deve-se buscar a sequência na qual as características evoluíram, na maior parte dos casos essas dúvidas são esclarecidas através dos fósseis<sup>44</sup> (HENNIG, 1965; RIDLEY, 2006).

O estabelecimento de organismos fósseis na filogenia é relevante, mas além desse propósito, quando um fóssil é firmemente estabelecido em um grupo monofilético, esse passa a situar cronologicamente o seu grupo (HENNIG, 1965). Mais do que isso, além de determinar a possível idade do seu grupo, o material fóssil também pode determinar a idade dos grupos relacionados (HENNIG, 1965). Compreender a cronologia dos grupos é fundamental para criação de filogenias. Segundo Hennig (1965), dois momentos são fundamentais para a história de um grupo monofilético, são eles: o momento em que um grupo é separado de seu grupo irmão pela divisão do ancestral comum (data de origem), e o momento em que o último ancestral comum a todas as espécies deixou de existir como um táxon reprodutivo e homogêneo (data do fim).

A árvore filogenética é apresentada a partir de uma dimensão temporal. Nela, o grau de relação entre os *taxa* é expresso pela forma de sua evolução, a partir de cada grupo ancestral comum (HENNIG, 1965). Como a filogenia é um sistema hierárquico, as sequências de subordinação entre as categorias de grupos devem ser mostradas. Saber o tempo real de origem dos grupos aprimora a classificação filogenética (HENNIG, 1965).

---

<sup>43</sup> Uma breve discussão sobre tafonomia será apresentada na seção 1.3.1.

<sup>44</sup> Além dos dois métodos citados no texto (comparação com grupo externo e utilização de fósseis) para determinar a polaridade dos caracteres, também pode ser utilizada a técnica de análise de desenvolvimento embrionário e análises moleculares (RIDLEY, 2006), no entanto, as últimas são dependentes do objeto de estudo possibilitar essas análises.

A posição de um táxon em uma classificação hierárquica permite inferir inúmeras suposições sobre o mesmo, mas para isso, o ideal é que os caracteres utilizados na classificação sejam evidenciados (HULL, 1970). A melhor classificação é aquela que possui o maior número de informações, ou seja, aquela que permite a maior possibilidade de inferências (HULL, 1970).

#### 1.2.2.2 Nesse caso aparência importa: sistemática fenética

Avaliando o decorrer da história, é correto assumir que a classificação dos organismos, através da sua semelhança morfológica, levou ao desenvolvimento da teoria da evolução (HENNIG, 1965). Essa associação só foi possível, porque as diferenças morfológicas observadas nos organismos são o resultado do desenvolvimento histórico; e porque, em termos gerais, os indivíduos muito semelhantes encontram-se mais próximos em relação a indivíduos muito diferentes (HENNIG, 1965).

A escola fenética agrupa os organismos de acordo com seus atributos fenotípicos observáveis (RIDLEY, 2006). Fenótipo pode ser definido como os atributos, as características físicas ou biológicas de um organismo, sua morfologia (MUKHERJEE, 2016). Cor dos olhos, altura, forma de partes do corpo, comprimento dos ossos, são alguns exemplos de fenótipos. Algumas características físicas são estritamente determinadas pelos genótipos, como a cor dos olhos, por exemplo. Outros fenótipos são moldados em conjunto com estressores do ambiente (MUKHERJEE, 2016). A altura é um exemplo de característica moldada, pois pode variar de acordo com o estilo de vida do organismo durante a fase de crescimento (ver GONÇALVES-SILVA *et al*, 2005 e SANTOS *et al*, 2005, para exemplos em humanos modernos). Em uma classificação, a semelhança fenética deve ser medida, para isso, quase todos os atributos observáveis nos organismos podem ser utilizados (RYDLEY, 2006).

Quando duas espécies divergem, elas não se diferenciam em todos os atributos fenotípicos (BOYD & SILK, 2009). Tendo isso em mente, não há fundamento teórico que descarte o fenótipo como um carácter utilizável para a inferência de filogenias, pois esse se mostra, ao menos parcialmente, como um resultado de variação herdável (GONZALEZ-JOSÉ *et al*, 2011). Algumas características podem diferir, enquanto a maior parte mantém-se na forma original (BOYD & SILK, 2009). Por exemplo, algumas das características que definem o grupo dos primatas, o qual a espécie humana está incluída, são: a presença de cinco dedos nas mãos com dígitos nas pontas, polegares opositores e olhos frontalizados (BOYD & SILK, 2009), em contrapartida, existem “n” características que diferem os mesmos *taxa* uns dos outros.

Embora não negue o conceito de espécie, baseado na genética, a sistemática fenética faz uso de diferentes conceitos de classificação para determinar os níveis acima e abaixo de espécie (HENNIG, 1965). A partir do estudo dos fenótipos surgiram diferentes conceituações de espécie, tendo o atributo físico como princípio base. Wood (2010) cita três trabalhos<sup>45</sup> de diferentes pesquisadores com propostas distintas: Sokal e Crovello definiam que todos os aspectos do fenótipo devem ter mesmo peso<sup>46</sup> e que, portanto, a análise multivariada definiria a espécie a partir do compartilhamento de fenótipos semelhantes entre os espécimes; Cracraft defendia dar ênfase apenas nos aspectos principais do fenótipo; Já Nixon e Wheeler definiam a espécie fenética como o menor agrupamento de populações identificadas por uma combinação singular de estados de carácter. Nenhum desses conceitos obteve reconhecimento por sistematas adeptos à escolas diferentes, isso se deve em partes, porque cladistas veem a semelhança morfológica como um critério auxiliar, cujas capacidades de utilização são limitadas<sup>47</sup>. Embora reconheçam sua importância para o estabelecimento de limites específicos entre os *taxa* (HENNIG, 1965).

Como explicitado na seção acima, a avaliação da semelhança fenética foi fundamental para o trabalho filogenético, e se mantém fundamental na avaliação de evidências fósseis (HEYWOOD & MCNEILL, 1964). Como os dados moleculares são escassos, os fósseis foram e seguem sendo atribuídos aos *taxa*, de acordo com suas características morfológicas (HEYWOOD & MCNEILL, 1964).

O principal problema de lidar com as semelhanças entre os caracteres é que essas podem ser resultado de eventos que não refletem relação de descendência. Heywood & McNeill (1964) apresentam o posicionamento de que a melhor alternativa para evitar a distorção das análises, está na comparação das mudanças fenéticas com as relações filogenéticas. Nessa visão, filogenética e fenética não são conflitantes, pois elas medem diferentes dimensões dentro da biologia. Compartilhando desse posicionamento, essa pesquisa pretende utilizar, em partes, recursos de ambas as escolas<sup>48</sup>.

A taxonomia numérica surgiu a partir do intuito de desenvolver uma classificação com os caracteres “não ponderados” (HEYWOOD & MCNEILL, 1964). Na realidade, a relevância desse novo método estava na captação dos dados. O diferencial, não era que os dados não

---

<sup>45</sup> Devido a antiguidade dos trabalhos, não foi possível encontrar os originais para uma melhor referência.

<sup>46</sup> Para um maior aprofundamento dessa ideia, ler Sneath & Sokal (1962).

<sup>47</sup> Ver Hennig (1965), para mais detalhes desse posicionamento.

<sup>48</sup> Ver o Capítulo 3, onde serão explicados os métodos e o porquê da sua escolha.

devessem ser ponderados, mas sim, que não deveria ocorrer uma ponderação *a priori*, ou “preconceituosa” (HEYWOOD & MCNEILL, 1964; HULL, 1970). Em seu artigo, Heywood & McNeill (1964) apresentam o posicionamento de alguns feneticistas, e para eles, a ponderação que era realizada podia ser entendida a partir de três categorias: a ponderação utilizada apenas entre caracteres disponíveis; a ponderação que utiliza apenas os caracteres que sejam convenientes, ou convenientes de manusear; e a ponderação que seleciona apenas os caracteres que são “importantes”. Nesse período, as análises de medidas quantitativas eram incomuns em relação aos estudos morfológicos. O método habitual era usar os estados de carácter qualitativos, que são subjetivos e em alguns casos, difíceis de replicar (BJARNASON, *et al*, 2011).

A escola fenética, também chamada de taxonomia numérica, surgiu no final da década de 1950 juntamente com os primeiros computadores eletrônicos (AMORIM, 2002). É definida por Sokal & Sneath (1963) como a avaliação numérica das semelhanças entre unidades taxonômicas, e ordenação dessas unidades em *taxa* com base em suas afinidades. Ainda segundo os autores, a taxonomia numérica pode incluir a ilustração de inferências filogenéticas, a partir das análises dos dados através de métodos estatísticos ou matemáticos (SOKAL & CAMIN, 1965).

Sua origem foi marcada por uma série de artigos, onde vários autores buscavam quantificar os processos e procedimentos usados por taxonomistas em suas classificações (HULL, 1970). Surgiu como um movimento que criticava a taxonomia até então realizada, que segundo esses pesquisadores era muito vaga, intuitiva e difusa, para permitir a quantificação e replicação (HULL, 1970; QUEIROZ & GOOD, 1997). A partir desses trabalhos, percebeu-se que a motivação desse novo movimento era tornar a taxonomia explícita, precisa e replicável (SOKAL & CAMIN, 1965, HULL, 1970). Ou seja, em posse dos mesmos caracteres codificados e empregando os mesmos métodos de análise, todo sistemata deve obter os mesmos resultados (SOKAL & CAMIN, 1965). O objetivo era medir a maior quantidade de caracteres possível, para assim, as particularidades individuais das amostras se diluírem (RIDLEY, 2006), resultando apenas as similaridades reais.

O livro lançado por Sokal e Sneath no início dos anos 1960 definiu as bases conceituais da escola fenética, marcada por extensas operações numéricas (para abarcar a ampla quantidade de dados), que só podiam ser realizadas com apoio tecnológico surgido na época (SOKAL, 1963; SOKAL & SNEATH, 1963; AMORIM, 2002; CARTMILL, 2018). A relação fenética pode ser entendida como uma ordenação por semelhança geral com base em todos os caracteres

disponíveis, sem qualquer implicação quanto a sua relação de ancestralidade (SOKAL & SNEATH, 1963; SOKAL & CAMIN, 1965).

Basicamente, os métodos fenéticos empregam um tratamento numérico para as matrizes de dados, produzindo a partir deles, dendrogramas (QUEIROZ & GOOD, 1997), ou fenogramas. Esses fenogramas representam as relações entre os *taxa*, a partir da semelhança média (ou geral) de seus caracteres utilizados nas matrizes de dados, sem qualquer tipo de ponderação *a priori* (HULL, 1970; AMORIM, 2002). A classificação fenética completa também compreende uma relação de níveis hierárquicos, onde os membros dos níveis mais elevados se assemelham cada vez menos entre si (RIDLEY, 2006). Os membros de mesmo gênero são mais semelhantes entre si em comparação com os membros de mesma classe, por exemplo.

Embora sigam o mesmo padrão hierárquico, a fenética se diferencia da filogenética por não depender de nenhuma teoria científica *a priori*. Para se classificar um organismo feneticamente não é necessário compreender a evolução. As espécies são agrupadas baseadas pela semelhança compartilhada de seus atributos observáveis, sendo esses não ponderados ou ponderados igualmente (HULL, 1970). Nenhum caráter pode ser mais “pesado” que outro (HULL, 1970). O diferencial dessa escola reside no fato de que o método pode ser aplicado a qualquer conjunto de coisas, sejam vivas ou não, sejam resultado do processo evolutivo ou não (RIDLEY, 2006). Contudo, em grande parte dos casos, quando o objeto de estudo são seres biológicos, a evolução sustenta a relação fenética, tornando-a uma classificação evolutiva (HULL, 1970). Não por acaso, diversos princípios filogenéticos e fenéticos acabam produzindo os mesmos grupos classificatórios (RIDLEY, 2006).

Antes da realização dos estudos fenéticos, deve-se decidir quais caracteres devem ser considerados iguais e em qual sentido eles devem ser considerados (HULL, 1970). Assim como, qual abordagem analítica será utilizada (RIDLEY, 2006). Embora tenha partido de uma premissa de objetividade, a escola fenética possui suas subjetividades, pois dependendo do tipo de análise utilizada, o resultado da classificação pode variar (SOKAL & CAMIN, 1965; RIDLEY, 2006). Por esse motivo, as escolhas metodológicas devem ser sempre evidenciadas.

No início da escola, as classificações fenéticas requeriam apenas a descrição física do objeto de estudo, pois a descrição é possível para todos os grupos (HULL, 1970). Esse posicionamento permanece válido para aquele objeto que possui somente a possibilidade de análise morfológica observável, como o material fóssil, por exemplo. Contudo, quanto mais dados puderem ser obtidos e quanto melhor esses dados puderem ser estabelecidos, com o

auxílio de dados moleculares, por exemplo, mais robusta se tornará a análise (HULL, 1970; RIDLEY, 2006).

Nesse trabalho, as análises serão realizadas a partir de características físicas de fósseis. Para isso, existem dois sistemas de registro morfológico que podem ser utilizados: o registro métrico, também chamado de morfométrico, e o registro não métrico (WOOD, 2010). Os registros métricos utilizam pontos padronizados, tradicionalmente, as medidas são realizadas a partir da menor distância entre os pontos de referência, denominados *Landmarks*<sup>49</sup>. Os *landmarks* normalmente são definidos por locais onde as suturas se encontram nos ossos, ou onde há o encontro de fissuras nos dentes; também podem ser pontos que são facilmente localizados, sem a ocorrência alta de equívocos (WOOD, 2010). Já as análises não métricas utilizam critérios de ausência e presença da característica, comparando características padrão nas morfologias, de cunho qualitativo (WOOD, 2010).

Depois de decidido como o carácter será coletado, cabe definir como serão realizadas as comparações. Os dados podem ser comparados um por vez em análises univariadas, podem ser comparados dois por vez comparando um contra o outro em análises bivariadas, ou ainda pode-se comparar muitos dados de forma simultânea em análises multivariadas (WOOD, 2010). As análises bivariadas e multivariadas comparam os *taxa* através do resumo das numerosas variáveis, transformando-as em um número menor de fatores ou eixos (WOOD, 2010). Esses fatores são analisados, e deles são extraídas as distâncias entre os indivíduos dentro do espaço multivariado (SOKAL, 1963). As distâncias permitem a comparação das diferenças entre os organismos, já outros métodos multivariados permitem identificar os grupos semelhantes (WOOD, 2010). As análises de distância permitem a observação da coerência fenética, ou seja, perceber se um espécime, ou grupo, é suficientemente diferente de outro(s) ao ponto de poderem ser categorizados como espécies diferentes, ou semelhantes (WOOD, 2010).

Alguns métodos dentro das análises multivariadas permitem a divisão dos caracteres entre forma e tamanho. Segundo Wood (2010), análises comparativas consistentes têm demonstrado que diferenças na forma das morfologias possuem mais valor taxonômico, do que as diferenças no tamanho geral. Com isso em vista, torna-se comum a utilização de métodos matemáticos para a correção do tamanho geral das amostras morfométricas.

Ao se trabalhar com o fenótipo, deve-se prestar atenção quanto a resultados de evolução convergente, paralelismo ou reversão (WAKE *et al*, 2011). Em alguns casos, os caracteres

---

<sup>49</sup> Não há uma tradução exata para o português, devido ao fato dos trabalhos científicos realizados em diferentes línguas manterem a palavra original, optou-se por manter a palavra em inglês, no entanto, caso houvesse uma tradução, essa provavelmente seria 'ponto de referência' (BERNARDO, 2012).

compartilhados por duas espécies podem não ser resultado da ancestralidade comum, ou seja, podem ser resultado da reversão para um traço ancestral, resultado de adaptações selecionadas de forma independente (BOYD & SILK, 2009), ou resultado de similaridade obtida através dos mesmos mecanismos genéticos de desenvolvimento (paralelismo) (WAKE *et al*, 2011). Esses caracteres semelhantes, que não possuem uma origem na ancestralidade comum, são denominados Homoplasias.

As homoplasias são o oposto das homologias. Os caracteres morfológicos complexos são autorregulados por desenvolvimento genético em conjunto com tempo e ambiente. O espaço morfológico é restrito, limitado, isso significa que não são todas as morfologias possíveis que são expressas nos organismos (WAKE *et al*, 2011). Essas limitações morfológicas aumentam a probabilidade do surgimento de homoplasias (WAKE *et al*, 2011). Obviamente, para a construção de filogenias as homoplasias devem ser evitadas, uma forma de verificar se o carácter utilizado é uma homoplasia está na observação da sua análise. Segundo Wake *et al* (2011) a homoplasia pode ser reconhecida através da sua discordância com outros caracteres presentes na análise de construção filogenética, algo possível de ser feito na cladística. Outra maneira de evitar homoplasias, está na utilização de grupos externos nas análises, técnica usualmente empregada na escola cladista (HENNIG, 1965).

Segundo Folinsbee *et al* (2007), os pesquisadores Engelmann e Wiley foram os primeiros a sugerir a realização de análises com comparações de grupos externos. Esses pesquisadores apontaram que a ligação com espécies fora do grupo interno permite a distinção de características que conflitam com a filogenia, as homoplasias, daquelas que parecem conflitar, as plesiomorfias (FOLINSBEE *et al*, 2007). O critério de grupo externo é baseado no princípio de parcimônia (FOLINSBEE *et al*, 2007; WOOD, 2010). Se qualquer estado de carácter presente nos *taxa* do grupo interno, também estiver presente no grupo externo relacionado, pode significar que o carácter em questão, provavelmente foi derivado da condição ancestral para o grupo interno (WOOD, 2010), o que o categoriza como uma homologia. Segundo Wood (2010), os *taxa* externos são selecionados por sua relação filogenética próxima e previamente determinada.

A análise fenética considera todos os caracteres por igual. Como resultado, é possível compreender qual a porcentagem de características que definem a semelhança compartilhada entre os grupos. Contudo, não é possível inferir quais são essas características que “pesam” mais nos resultados (HULL, 1970). Por tratar os caracteres de forma igual, a fenética também não faz distinção entre semelhanças geradas por homoplasia ou homologia (RIDLEY, 2006). Por esse motivo, esse trabalho unirá, até certo ponto, as escolas fenética e filogenética. Primeiro

serão testadas análises fenéticas com a utilização de *taxa* externos. Posteriormente será implementado um teste de correlação com matrizes filogenéticas, a fim de refutar o problema de distorção das análises fenéticas por homoplasia. As técnicas empregadas serão melhor explicadas no Capítulo 3.

### 1.3 Paleoantropologia

Todos os humanos em algum momento da vida se perguntaram sobre o porquê de serem como são, buscando uma explicação para a sua origem. Ao longo do tempo, diversas pessoas tentaram responder esse questionamento com abordagens que variavam entre doutrinas religiosas e reflexões filosóficas, a observações científicas (TAPIA *et al*, 1997). Essa pesquisa não se baseará em explicações dogmáticas ou filosóficas. Dentro das ciências, o campo amplo responsável por lidar com a origem da espécie humana é a Antropologia (TAPIA *et al*, 1997).

O campo da Antropologia não é simples de definir, como evidenciado no início desse capítulo, uma vez que esse se situa entre as ciências sociais e naturais, e também, porque é praticado de formas diferentes de acordo com cada país (GONZÁLEZ-JOSÉ & DÍAZ, 2016). Embora haja outras definições, de acordo com o segmento teórico de cada especialista, esse trabalho seguirá a definição proposta por González-José & Díaz (2016), que definem a grande área da antropologia como o estudo da variação e evolução biocultural da humanidade. Como expresso anteriormente, a ciência antropológica possui distintas ramificações teórico-metodológicas. Dentre essas ramificações, denominadas escolas, existe a Escola Antropológica Boasiana (HANDLER, 1990). Essa escola se divide em quatro áreas diferentes: antropologia cultural, arqueologia, antropologia linguística e antropologia biológica (LARSEN, 2010). A antropologia biológica é a área a qual se situa a paleoantropologia.

A antropologia biológica<sup>50</sup> pode ser definida como o estudo da evolução e da variabilidade biológica humana, no presente e no passado (GONZÁLEZ-JOSÉ & DÍAZ, 2016). É uma área ampla que abrange diferentes temas, podendo envolver tanto aspectos estritamente biológicos, como a evolução e variação entre os seres humanos do presente e seus ancestrais,

---

<sup>50</sup> Também conhecida por Antropologia Física, principalmente antes dos anos 1950. Após a incorporação da teoria da evolução no quadro teórico de referência, a partir da década de 1950, a disciplina passou a ser uma ciência onde as hipóteses podiam ser testadas com rigor científico, não sendo mais puramente descritiva. A partir desse momento o termo Antropologia Biológica passou a ser amplamente difundido (GONZÁLEZ-JOSÉ & DÍAZ, 2016).

quanto aspectos bioculturais, buscando entender as questões geradas a partir da inter-relação entre a herança genética e a herança cultural das populações (LARSEN, 2010).

A paleoantropologia é, portanto, uma área de estudo pertencente a antropologia biológica. De uma forma geral, a paleoantropologia é responsável pelo estudo da trajetória evolutiva humana e seus desdobramentos. Definida como o estudo global de hominínios fósseis por Lewis *et al* (2012), também tem por definição, o estudo dos primatas extintos (WELKER, 2017). A paleoantropologia é uma ciência transdisciplinar (GONZÁLEZ-JOSÉ & DÍAZ, 2016) e relativamente nova. Segundo Relethford (2017), os primeiros fósseis de representantes do gênero *Homo* encontrados, e que não eram de *Homo sapiens* moderno, foram encontrados apenas em meados do século XIX. Ainda segundo o autor, a paleoantropologia segue sendo um campo relativamente pequeno, com menos profissionais em comparação com outros campos científicos mais longevos.

Ao longo da sua curta existência, a paleoantropologia sofreu mudanças na natureza da pesquisa. No passado, os pesquisadores não se dedicavam primariamente a paleoantropologia, normalmente os pesquisadores eram anatomistas que trabalhavam com o registro fóssil em seus períodos de folga (RELETHFORD, 2017). A pesquisa também era muitas vezes limitada por questões geográficas, pois diferentes cientistas definiam suas pesquisas pela proximidade de onde moravam, não realizando expedições a lugares longínquos. Em sua maioria, quem realizava trabalhos de campo morava em regiões da África, ou era exceção (RELETHFORD, 2017). Devido aos avanços tecnológicos e metodológicos, não se torna mais necessário o acesso real ao material fóssil para a realização de pesquisas paleoantropológicas, e esse trabalho é um exemplo disso.

A mudança paradigmática norteada pelas teorias de Darwin foi fundamental para a consolidação da paleoantropologia. A mudança da visão estática de mundo para uma visão evolutiva (dinâmica), trouxe o reconhecimento de que os humanos fazem parte do mundo natural, ou seja, assim como todos os organismos, o *H. sapiens* também sofre com os processos evolutivos ao longo do tempo (HENKE, 2007).

Por ser uma área que compreende os processos ocorridos com a linhagem humana ao longo do tempo, a atenção ao momento dos acontecimentos se torna fundamental. Segundo Wagner (2007), os eventos registrados na história só fazem sentido, a partir do momento em que são organizados em sua ordem cronológica correta. Nesse sentido, torna-se imprescindível a coleta de dados cronológicos bem definidos. Uma vez que dada ordem é conhecida, pode-se confirmar ou rejeitar determinada relação entre eventos distintos. Por exemplo, a confirmação cronológica da coexistência dos neandertais com humanos modernos, descarta qualquer

hipótese de que os *H. sapiens* evoluíram de forma simples dos *H. neanderthalensis* (WAGNER, 2007). Assim sendo, a cronometria se torna fundamental para a resolução das hipóteses levantadas pela paleoantropologia.

A cronometria é a medição do tempo passado em anos. Seus resultados referem-se à idade de algo (WAGNER, 2007). Atualmente são utilizados vários métodos de datação cronométrica baseados em diversos fenômenos físicos. Antes da adoção da datação cronométrica, a determinação da idade se baseava, essencialmente, nos princípios estratigráficos (WAGNER, 2007). Esses princípios revelam apenas uma ordem relativa dos acontecimentos, baseado na deposição das camadas (camadas superiores são mais recentes e inferiores mais antigas) e dos fósseis encontrados nas mesmas (HARRIS, 1991). A primeira técnica de datação surgiu por volta de 1950 com a datação por radiocarbono, sendo seguida pela datação por potássio-argônio (WAGNER, 2007), resultando na ampla variedade de técnicas existentes atualmente, cada uma abrangendo períodos específicos de tempo.

A estratigrafia não era importante apenas para datações relativas, ela ainda é uma disciplina fundamental. Ter um bom conhecimento geológico é imprescindível, pois através dele se pode avaliar o potencial de preservação fóssil em uma área determinada (KULLMER, 2007). Além disso, o sucesso na exploração das camadas estratigráficas, na paleoantropologia, depende do conhecimento da formação das camadas, principalmente aquelas que remetem a depósitos de lagos e rios, abrangendo os períodos geológicos do Mioceno até o Pleistoceno (KULLMER, 2007). Até o momento, existem três grandes estruturas geológicas responsáveis pela produção da maior parte dos fósseis conhecidos da linhagem humana (ver figura 1.3): o *Rift Valley*,<sup>51</sup> localizado na região leste africana; a bacia intracratônica do Lago Chade; e os depósitos nas cavernas ricas em fósseis, localizadas na África do Sul (KULLMER, 2007).

A paleoantropologia é um campo de pesquisa dinâmico, novas descobertas podem surgir a todo momento, surpreendendo e possibilitando novas perspectivas (HENKE, 2007). Novas descobertas de materiais fósseis de *taxa* pouco conhecidos, ou mesmo desconhecidos, podem mudar algumas das percepções de como os ancestrais da linhagem hominínia evoluíram. Tendo isso em mente, a sistemática se torna uma ferramenta investigativa essencial para a geração e avaliação de novas hipóteses evolutivas (FOLINSBEE *et al*, 2007). A sistemática não propicia suposições, a análise de parcimônia gera hipóteses que permitem aos dados exporem como o processo evolutivo pode ter ocorrido nas linhagens (FOLINSBEE *et al*, 2007).

---

<sup>51</sup> Vale em fenda, em tradução livre.

Os fósseis fornecem algumas das evidências mais robustas que apoiam a evolução (FOLINSBEE *et al*, 2007). É o principal objeto de estudo entre paleoantropologistas. No entanto, trabalhar com o registro fóssil não é uma tarefa simples, como será exposto a seguir.

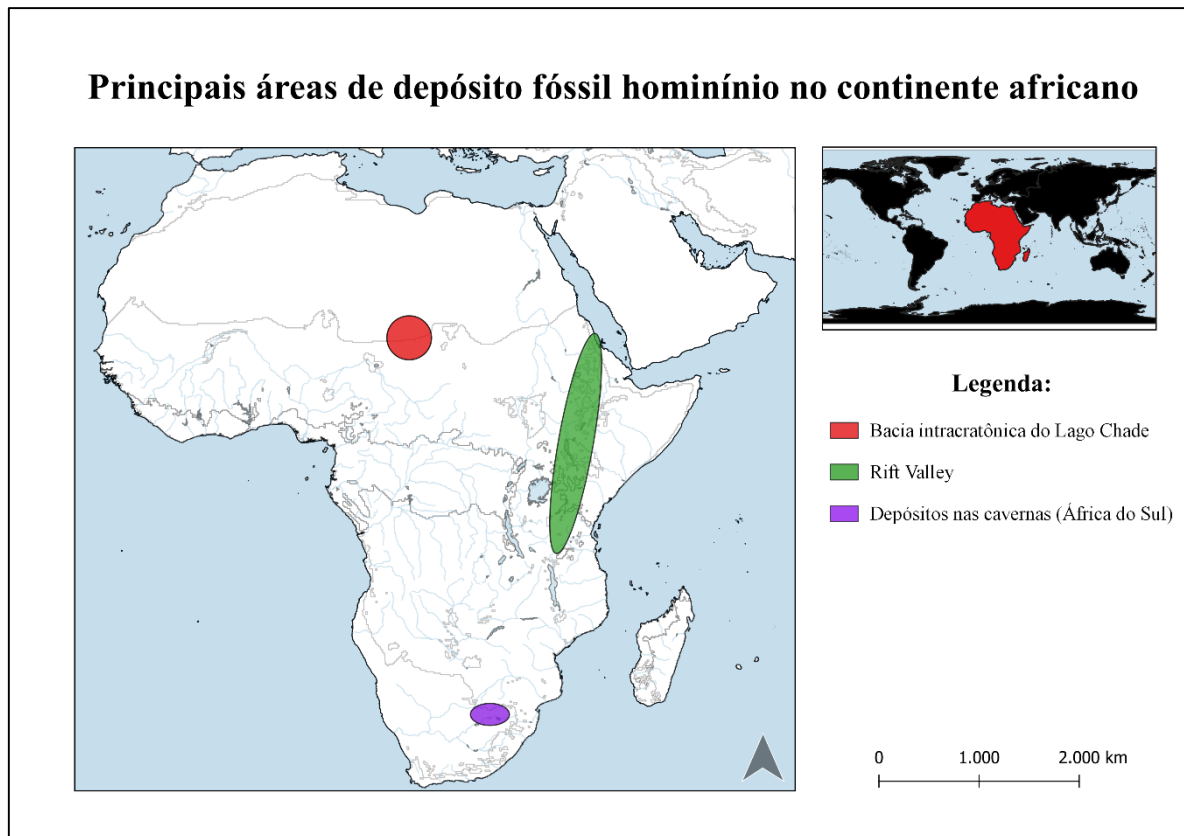


Figura 1.3 – Mapa das principais áreas de depósito fóssil do continente africano.

### 1.3.1 “Minha filha cata osso”: entendendo o registro fóssil

Fóssil é um resto de organismo. Palavra derivada do latim, *fossilis*, que significa “desenterrado” (LARSEN, 2010). Mais precisamente, fósseis são os restos preservados de organismos de períodos pretéritos, que foram transformados total ou parcialmente em rocha, por meio de um extenso processo de substituição química (HARDT *et al*, 2007; LARSEN, 2010). Durante esse processo de substituição, denominado litificação, os minerais remanescentes, como cálcio e fósforo, são substituídos por minerais formadores de rochas, como o ferro e a sílica, de forma gradual (LARSEN, 2010). Os fósseis são o elemento chave da

paleoantropologia, assim como da paleontologia e paleoecologia, pois atuam como um tipo de arquivo que preserva informação por um longo período de tempo (HARDT *et al*, 2007).

A fossilização é um evento raro, a exceção à regra. Muitos organismos se decompõem antes que haja a possibilidade de os ossos fossilizarem (GRUPE, 2007; RELETHFORD, 2017). A Tafonomia, subdisciplina da paleontologia (também adotada na paleoantropologia), é a responsável pelo estudo dos processos que o organismo sofre, desde o momento da sua morte até o momento em que se torna parte do registro fóssil (GRUPE, 2007; SPETH, 2010). Sendo responsável também pela descrição das variadas circunstâncias que devem ou não ocorrer, para que um organismo falecido se torne um fóssil (LARSEN, 2010). Via de regra, os fósseis podem derivar de qualquer parte do corpo, no entanto, quando se observa o registro, os ossos e dentes formam a base do que é preservado, constituindo cerca de 99% do total (LARSEN, 2010). Esse alto índice de preservação se dá pela constituição dos ossos e dentes, pois esses possuem estruturas que os tornam muito resistentes (KUCZUMOW *et al*, 2009). Resistência é fundamental, pois a fossilização não é um processo simples.

Como evidenciado anteriormente, é muito improvável a preservação de um organismo após sua morte. Segundo Hardt *et al* (2007), menos de 1% do total de organismos que existiram são preservados e encontrados. Vários fatores estão envolvidos na diminuta quantidade de evidências fósseis (KULLMER, 2007), inclusive da linhagem hominínia. Carcaças que permanecem na superfície, por qualquer período de tempo, normalmente não possuem a chance de se transformarem em fósseis (GRUPE, 2007; LARSEN, 2010). Se os restos do organismo ficarem expostos por mais de um dia após sua morte, larvas e animais carniceiros podem começar a se alimentar dos tecidos moles, espalhando pedaços, e muito provavelmente destruindo os ossos (KULLMER, 2007; LARSEN, 2010). As partes que restarem continuarão expostas ao clima, aquecidas pelo sol durante o dia, e resfriadas durante a noite. Essa exposição climática resulta em rachaduras no material devido à perda de água e redução de matéria orgânica dos ossos (KULLMER, 2007).

Geralmente esses processos de decomposição são acompanhados por atividade de microrganismos, e pelo transporte físico em leitos de rios ou várzeas devido a possíveis ocorrências de chuvas torrenciais (KULLMER, 2007). Todos esses processos podem modificar a superfície original dos ossos, ou mesmo separar suas porções (KULLMER, 2007). No momento em que apenas o esqueleto estiver visível, os ossos se desgastarão, quebrarão e deixarão de existir (LARSEN, 2010). Devido a improbabilidade de um sepultamento rápido, não realizado de forma intencional, pouquíssimos organismos se fossilizam (LARSEN, 2010).

Por isso, na maioria dos casos, o corpo do espécime acaba sofrendo decomposição completa (GRUPE, 2007; KULLMER, 2007).

A fossilização não é um processo do acaso. Os organismos que são preservados, normalmente são aqueles que fazem parte de um grupo com grande densidade populacional, e acima de tudo, costumam apresentar partes duras e duráveis na sua composição física, como tecidos mineralizados (GRUPE, 2007). Para que a fossilização ocorra, o ideal é que o organismo, ou ao menos os ossos, sejam cobertos e protegidos logo após a sua morte, o que pode ocorrer através de soterramento rápido de sedimentos, por exemplo (KULLMER, 2007; LARSEN, 2010). Se o soterramento ocorrer por sedimentos depositados pela água, os restos do indivíduo serão protegidos parcialmente dos necrófagos (LARSEN, 2010). Para haver uma fossilização precisa, os restos mortais devem se encontrar em um ambiente anóxico (sem oxigênio), pois assim os necrófagos não conseguirão acessar o corpo, e a atividade de decomposição das bactérias será limitada (LARSEN, 2010). Em alguns casos, os corpos ficam presos em cavidades, como fissuras ou fossas, o que favorece a preservação das suas articulações (KULLMER, 2007).

Contudo, mesmo em um ambiente de sepultamento ideal, com cobertura rápida, outros fatores ainda podem levar a decomposição ou alteração do cadáver (KULLMER, 2007; LARSEN, 2010). O contato com água subterrânea ou solos de composição ácida, como as áreas densamente florestadas, podem dissolver os ossos e os dentes. Pressões sobre o solo ou atividades geológicas podem distorcer a aparência de qualquer fóssil em potencial (GRUPE, 2007; LARSEN, 2010; RELETHFORD, 2017). Portanto, a fossilização por litificação não é um processo comum de ocorrer. Tendo isso em mente, o que se constata é que nem todos os lugares do planeta Terra possuem a mesma probabilidade de conter fósseis sob suas superfícies (GRUPE, 2007).

Os melhores lugares de preservação são as cavernas cársticas. O relevo cárstico é caracterizado por flutuações de baixa temperatura e condições levemente alcalinas, o que o torna um ambiente muito próximo do ideal para que haja fossilização (GRUPE, 2007). Mesmo em ambientes ideais o corpo sofrerá com alguma destruição gradual, ainda que não o leve ao desaparecimento total (GRUPE, 2007). Com isso, a recuperação de um esqueleto fossilizado quase completo, como o esqueleto do “Garoto de Turkana” - *Homo erectus* - KNM-WT 15000 (BROWN *et al* 1985), ou de várias partes de um mesmo esqueleto, como o esqueleto da “Lucy” *Australopithecus afarensis* - AL 288-1 (JOHANSON *et al*, 1982)<sup>52</sup>, é excepcional (GRUPE,

---

<sup>52</sup> Para maiores conhecimentos, imagens de ambos os esqueletos fósseis se encontram no Anexo A.

2007). Normalmente, o que se encontra no registro fóssil são partes do esqueleto fora de seu contexto anatômico, sendo os dentes a parte fóssil mais encontrada (GRUPE, 2007).

Dentro da paleoantropologia os processos tafonômicos são um problema evidente. Diversos trabalhos de reconstrução paleoambiental demonstram que os ancestrais hominínios se desenvolveram em ambientes heterogêneos, ou seja, ocuparam ambientes com alterações climáticas que variavam entre mais úmidos ou mais áridos ao longo do período de sua existência. (CERLING *et al*, 2011; REYNOLDS *et al*, 2011; DIMAGGIO *et al*, 2015; PLUMMER *et al*, 2015; SAYLOR *et al*, 2019, para alguns trabalhos que abordam esse tema). Devido a isso, a densidade de fósseis paleoantropológicos se encontra em um número excessivamente baixo. Segundo HARDT *et al*, (2007), a proporção de fósseis encontrados chega, provavelmente, a um fóssil para cada cem gerações. Além do problema de preservação, muitos fósseis se encontram em locais de difícil acesso, seja por razões físicas do ambiente de deposição, seja por questões geopolíticas ou mesmo financeiras como baixo investimento em pesquisa (HARDT *et al*, 2007; RELETHFORD, 2017).

Mesmo nas regiões onde os fósseis hominínios são encontrados com maior frequência, existem adversidades. A paisagem permanece em constante mudança, os sedimentos estão sempre desaparecendo e expondo os fósseis à ação de fatores abióticos antes que alguém os encontre (RELETHFORD, 2017). Segundo Relethford (2017), esses fósseis expostos pela ação da natureza podem desaparecer completamente em um ano, caso não sejam encontrados. Esse problema no registro fóssil causa lacunas que afetam as reconstruções filogenéticas, além de dificultar a classificação do que está preservado, pois a maior parte dos fósseis encontrados são fragmentados ou incompletos (HARDT *et al*, 2007). Quanto mais se volta no tempo menor é a chance de se encontrar um fóssil, ou seja, quanto mais antiga for a camada, menor é a possibilidade de um fóssil ter sido preservado e, por consequência, ser encontrado (KULLMER, 2007).

#### 1.3.1.1 Cuidado com a boca: o que os dentes podem nos dizer

Como exposto anteriormente, grande parte do registro fóssil primata, e isso inclui a linhagem hominínia, é formado por restos craniodentais, pois esses são duros e possuem boa preservação (BOYD & SILK, 2009; WOOD, 2010). Tendo isso em vista, é inevitável que a maior parte dos diagnósticos dos *taxa* fósseis sejam realizados através de análises morfológicas craniodentais (WOOD, 2010). Paleoantropologistas costumam utilizar os dentes para

identificar as relações filogenéticas entre os *taxa* hominínios extintos, além de produzir inferências quanto aos possíveis padrões de desenvolvimento, preferências alimentares e estrutura social das espécies (BOYD & SILK, 2009).

Os dentes permitem uma série de inferências devido a sua natureza de formação, possibilitando ao menos três perspectivas de análise (IRISH *et al*, 2013). Primeiro, as coroas dentárias estão constantemente em contato com o meio ambiente, com isso, diferentes deduções podem ser feitas quanto a dieta e determinados comportamentos dos hominínios (UNGAR & SPONHEIMER, 2011; UNGAR *et al*, 2012; STRAIT *et al*, 2013; UNGAR & BERGER, 2018, para alguns exemplos de pesquisa). Segundo, os dentes registram o crescimento do indivíduo, se há algum déficit na alimentação, o dente marca, e através da análise desse registro é possível entender a história de vida dos hominínios (BAILEY *et al*, 2016; BECAM & CHEVALIER, 2019, para exemplos de pesquisa). Em terceiro, os dentes são caracterizados por seu alto componente genético, mesmo com as possíveis distorções na morfologia causadas pelo ambiente, o que o torna um excelente meio de análise filogenética (WARD, 2014; PAN *et al*, 2016; IRISH *et al*, 2016; IRISH *et al*, 2018, para alguns exemplos de pesquisa).

### 1.3.2 Os problemas da linhagem humana

Na paleoantropologia a maior parte dos fósseis encontrados são remanescentes, quase exclusivamente de crânios e dentes (FOLINSBEE *et al*, 2007). Cabe a especialistas decidir se uma coleção de fósseis de várias centenas de anos, ou de milhares de anos, consiste em amostras de vários *taxa* diferentes ou de várias amostras do mesmo *táxon* (WOOD, 2010). Um dos fatores considerado para realizar essa distinção é a cronologia dos fósseis. Contudo, esse fator permanece sendo um problema dentro da paleoantropologia, já que as análises são restritas ao uso de restos de tecidos duros (WOOD, 2010). Além de tudo, a morfologia pode ser mais variável do que o esperado, o que gera controvérsias inclusive na definição de algumas espécies dentro da linhagem.

#### 1.3.2.1 O problema da Evolução em mosaico

Novas descobertas estão surgindo e causando mais confusão entre especialistas. A filogenia hominínia está longe de se tornar um consenso, no entanto, diferentes pesquisas estão

demonstrando que o modelo linear anagenético<sup>53</sup> para a filogenia humana deve ser substituído pelo modelo darwiniano de ramificações irregulares (PARRAVICINI & PIEVANI, 2019). Apesar das diversas tentativas de se formular uma filogenia para a linhagem, até este momento, não existe consenso entre especialistas quanto à disposição das espécies na filogenia.

Esses problemas de consenso filogenético ocorrem na linhagem hominínia devido ao que cientistas chamam de “Evolução em Mosaico” (FOLEY, 2016; PARRAVICINI & PIEVANI, 2019). A evolução em mosaico é um padrão amplo que caracterizou padrões evolutivos de vários grupos de organismos ao longo do tempo. Após uma série de descobertas, e posteriores análises fósseis, ficou comprovado que algumas adaptações podem evoluir com diferentes tempos e estágios em uma única linhagem (PARRAVICINI & PIEVANI, 2019).

Para exemplificar, um determinado organismo pode apresentar um mosaico de caracteres, sendo esses primitivos<sup>54</sup> e derivados em relação a seus próprios ancestrais. De forma simplificada, a evolução em mosaico define que dentro de uma linhagem, diferentes caracteres evoluem de forma independente e em momentos distintos (FOLEY, 2016). Essa percepção enfraquece a hegemonia das suposições de evolução linear (anagênese), todavia, esse entendimento não implica na inexistência da anagênese entre linhagens. A natureza é dinâmica e nada previsível, sendo esses dois processos possíveis para a explicação dos caminhos evolutivos das linhagens, a depender dos *taxa* observados (ver LACRUZ *et al*, 2012; WARD, 2014; DU *et al*, 2019; WARD *et al*, 2020, para exemplos de pesquisas que trabalham com a hipótese de anagênese entre dois membros de *Australopithecus*).

Os padrões de mosaico atuam fortemente dentro do campo da evolução humana. O esperado dentro da paleoantropologia é encontrar entre as comparações de fósseis ancestrais e descendentes, os fósseis intermediários que carreguem características também intermediárias (PARRAVICINI & PIEVANI, 2019). No entanto, não é uma história linear simples que os fósseis demonstram. Cada parte anatômica tem sua própria história, ou seja, evolui em um ritmo diferente e em alguns casos, em direções diferentes de acordo com cada espécie, gerando combinações anatômicas únicas (PARRAVICINI & PIEVANI, 2019). O mosaico na paleoantropologia define que existe instabilidade morfológica entre os hominínios. Morfologias específicas evoluem de forma independente uma da outra, de maneira irregular e em ritmos

---

<sup>53</sup> Anagênese é um processo evolutivo que ocorre a nível de espécie, se uma espécie adquire uma nova mutação, então todas as espécies descendentes serão herdeiras dessa modificação (AMORIM, 2002).

<sup>54</sup> No sentido de uma característica não derivada, mais antiga.

diferentes quando comparadas com outras espécies relacionadas (PARRAVICINI & PIEVANI, 2019).

Berger *et al* (2015) definem que a partir do entendimento da evolução em mosaico, as análises devem abdicar da utilização de pequenos fragmentos anatômicos para a realização de interpretações filogenéticas, e que para eles, apenas esqueletos completos poderão fornecer as respostas mais satisfatórias. Essa posição torna a interpretação filogenética mais complexa ainda. Essa pesquisa é contrária a esse posicionamento. Evidentemente é preciso conhecer a ação do mosaico, principalmente para não haver equívocos ao comparar anatomias distintas. Contudo, a comparação de caracteres da mesma porção anatômica, talvez possibilite evitar o erro causado pela evolução em mosaico. Ao confrontar os resultados de diferentes comparações (das mesmas porções anatômicas), e essas se mostrarem próximas, talvez será possível definir uma filogenia mais próxima do real. Tendo em vista que o registro fóssil limita as porções anatômicas que podem ser estudadas, talvez o método mais adequado seja analisar as porções anatômicas que os fósseis preservaram, de forma separada.

#### 1.3.2.2 O problema dos Australopithecus e Homo

O gênero *Homo* (e a espécie humana, *Homo sapiens*) foi definido pelo naturalista *Linnaeus* em 1758 através das palavras *nosce te ipsum*, o que significa, aquele que conhece a si mesmo (WOOD, 2000; SCHWARTZ & TATTERSALL, 2015). Desde aquele período até atualmente, os limites de espécie e gênero seguem imprecisos. Dentro da paleoantropologia, novos fósseis têm sido atribuídos as espécies do gênero *Homo* de forma inexata, sem se ater aos detalhes fenotípicos (WOOD, 2000; SCHWARTZ & TATTERSALL, 2015). O surgimento do gênero *Homo* é ainda hoje uma das mudanças adaptativas mais discutidas, e mal compreendidas dentro da história evolutiva (DERUITER *et al*, 2017).

##### 1.3.2.2.1 Breve contexto dos principais personagens da linhagem hominínia

O geólogo William King (1809-1886) foi o primeiro cientista a classificar um fóssil distinto de *H. sapiens* ao gênero *Homo* (WOOD, 2000; VILLMOARE, 2018). Segundo Villmoare (2018) em palestra ministrada em 1863, King propôs a denominação taxonômica de

*Homo neanderthalensis* em referência ao local de encontro do material fóssil<sup>55</sup>. Embora tenha sido o primeiro a classificar os fósseis de neandertais, King não foi o primeiro a encontrá-los. Segundo Wood (2000), em 1829 e 1848 já haviam sido encontrados fósseis que respondiam a morfologia posteriormente definida como neandertal.

A morfologia do *H. neanderthalensis* é distinta em todo o esqueleto do espécime. O crânio inclui: cristas supraorbitais discretas e arredondadas, face projetada anteriormente na linha média, ossos parietais projetados lateralmente e arredondados, osso occipital arredondado e projetado posteriormente, crista óssea adicional dentro do processo mastóide, dentes incisivos grandes e dentes pós-caninos com grandes canais radiculares (WOOD, 2000). O esqueleto pós-craniano inclui: ossos de membros curtos com eixos robustos e superfícies articulares relativamente grandes, áreas marcadas de fixação de músculo que auxilia no controle do ombro, e características do ramo púbico da pelve que provavelmente estão relacionadas a forma como a pelve distribui o peso durante a locomoção (WOOD, 2000).

Após a atribuição do *H. neanderthalensis*, a prática de atribuir o nome genérico *Homo* para fósseis encontrados na Europa foi amplamente difundida (WOOD, 2000; VILLMOARE, 2018). Em 1907 uma mandíbula foi encontrada em minas de areia, próxima a região de Heidelberg na Alemanha, pelo antropólogo Otto Schoetensack (1850-1912) (WOOD, 2000; VILLMOARE, 2018). O espécime foi classificado por Schoetensack como *H. heidelbergensis*, o antropólogo utilizou de base, principalmente, as características humanas da dentição, embora outras características, como a falta de queixo e robustez geral, distanciasse a mandíbula dos limites da variação humana conhecida na época (VILLMOARE, 2018).

A morfologia do *H. heidelbergensis* é distinguível da de *H. sapiens* pelo formato do crânio e robustez do esqueleto pós-craniano. Nesse espécime, as calotas cranianas são comumente menores em comparação aos humanos modernos, embora haja exceções, no entanto, são sempre mais robustas, apresentando grandes cristas acima das órbitas e região occipital espessa (WOOD, 2000). No esqueleto pós-craniano, a morfologia dos ossos dos membros é semelhante à do *H. sapiens*, com diferença nas diáfises dos ossos longos, que são mais grossas, normalmente, o que representa um índice de robustez mais elevado para essa espécie (WOOD, 2000).

No final do século XIX, e início do século XX, houve uma proliferação de novas descobertas fósseis sendo designadas ao gênero *Homo* (VILLMOARE, 2018). Nesse período surgiram as denominações: *H. mousteriensis*, *H. primigenius*, *H. antiquus*, *H. spelaeus*, *H.*

---

<sup>55</sup> Caverna Feldhofer, no Vale do Neander, Alemanha (WOOD, 2000).

*rhodesiensis*, *H. soloensis*, entre outros. Segundo Villmoare (2018) todos os fósseis humanos descobertos na Europa, nesse período, foram considerados congêneres ao *H. sapiens*. Fora da Europa o cenário foi diferente, surgindo nesse mesmo período novas designações genéricas para os achados (VILLMOARE, 2018).

O primeiro fóssil hominínio a ser classificado fora do gênero *Homo* foi uma calota craniana relativamente pequena, descoberta por Eugene Dubois (1858-1940) em Trinil, Indonésia (WOOD, 2000; VILLMOARE, 2018). Primeiramente atribuído ao gênero *Anthropopithecus*<sup>56</sup>, foi reclassificado após dois anos, passando a ser conhecido pelo gênero *Pithecanthropus*<sup>57</sup>, sob o argumento que o fóssil se tratava de uma forma de transição na linhagem humana, pois aparentava ser mais primitivo em comparação aos fósseis que se tinha conhecimento até então (WOOD, 2000; VILLMOARE, 2018). O que tornou a descoberta dessa calota craniana significativa foi seu tamanho diminuto, possuindo cerca de 850cm<sup>3</sup>, o que levou Dubois a classificá-la primeiramente como um símio (WOOD, 2000). Após essa descoberta, novos fósseis com aspectos semelhantes foram sendo encontrados em diferentes regiões do Velho Mundo, como Indonésia, China e partes do continente africano (WOOD, 2000).

Após debates e avaliações das morfologias os fósseis designados como *Pithecanthropus*, e suas diferentes variações, foram redefinidos por Mayr em 1950 como pertencentes ao gênero *Homo*, sob a classificação específica *Homo erectus* (WOOD, 2000). Essa adição modificou a definição de *Homo* para que os restos relativamente primitivos dessa espécie pudessem constituir o novo hipodigma de *H. erectus*. Com isso, *Homo* passou a incluir uma gama mais ampla de forma craniana, tamanho do cérebro e forma e tamanho dos dentes e mandíbula, em comparação a época em que o único táxon fóssil incluído no gênero era o *H. neanderthalensis* (WOOD, 2000).

Apesar da grande quantidade de crânios encontrados<sup>58</sup>, pouco era sabido sobre a morfologia pós-craniana do *H. erectus*. Essas informações só se tornaram conhecidas, a partir das descobertas realizadas em sítios no Leste africano. Foram encontradas uma pelve e fêmur (OH-28) em Olduvai Gorge, dois esqueletos parciais e fragmentados (KNM-ER 803 e KNM-ER 1800) no Leste de Turkana e uma das evidências com maior preservação, o esqueleto quase completo (KNM-WT 15000), encontrado no Oeste de Turkana (BROWN *et al*, 1985; WOOD, 2000; VILLMOARE, 2018). Embora haja diferença em comparação com *H. sapiens*, todo

---

<sup>56</sup> Gênero utilizado no século XIX para classificar Pan (VILLMOARE, 2018).

<sup>57</sup> “Homem-macaco” (VILLMOARE, 2018).

<sup>58</sup> Para um exemplo, ver Anexo A.

material pós-craniano de *H. erectus* evidencia que essa espécie possuía postura habitual ereta, membros inferiores mais compridos em relação aos membros superiores, demonstrando que sua locomoção era exclusivamente bípede (BROWN *et al*, 1985; WOOD, 2000; VILLMOARE, 2018).

O *H. erectus* é distinguível de outros representantes da linhagem hominínia pelas especificidades encontradas na sua morfologia<sup>59</sup>. O crânio possui abóbadas baixas de maior largura na direção da base, presença substancial e essencialmente contínua de *torus* supraorbital, assim como de *torus* sagital e angular em direção ao processo mastoide, a região occipital é angulada com sulco supratotal bem marcado, as paredes da abóbada craniana são espessas, possui maior largura na parte superior da face, seu palato é muito semelhante ao do *H. sapiens*, possui corpo mandibular mais robusto em comparação aos humanos modernos e não possui queixo bem marcado; as coroas dentárias são geralmente maiores em comparação aos de *H. sapiens*, sendo o terceiro molar menor, ou de igual tamanho, que o segundo molar (WOOD, 2000). O esqueleto pós-craniano é caracterizado por possuir osso cortical externo mais espesso, com os ossos dos membros possuindo diáfises mais robustas, já as diáfises do fêmur e da tíbia são relativamente achatadas nas direções: anterior-posterior e lateral-medial (WOOD, 2000).

Durante escavação em Olduvai Gorge, Tanzânia, Leakey e seus colegas encontraram evidências de um hominínio mais derivado em relação a espécie descoberta no mesmo local, um ano antes (*Zinjanthropus boisei*, atualmente conhecida por *Paranthropus boisei*). Foram encontrados ossos parietais, partes de uma mandíbula e, ao menos, 13 ossos da mão de um indivíduo juvenil (OH-7) (WOOD, 2000). Características do OH-7 demonstravam que esse não se tratava de um *P. boisei*. Os parietais não apresentavam cristas ósseas (uma característica de *P. boisei*), e os dentes molares e pré-molares eram muito menores em comparação (WOOD, 2000). Cerca de um ano depois, mais fósseis de um hominínio “não robusto” foram descobertos na mesma região de Olduvai Gorge (WOOD, 2000).

Em 1964 Leakey e seus colegas propuseram o reconhecimento de uma nova espécie correspondente aos fósseis do hominínio “grácil” descobertos por eles em Olduvai (LEAKEY

---

<sup>59</sup> Após avaliação dos fósseis encontrados em Koobi Fora, o material relativo ao espécime KNM-ER 992 foi classificado como pertencente a *H. erectus*. Contudo, análises apontam que esse espécime possui características mais primitivas em relação aos *H. erectus* encontrados fora do continente africano (WOOD, 2000). A partir disso, foi proposta a criação de um novo táxon, o *H. ergaster*, que representaria os *H. erectus* africanos iniciais. A criação desse novo táxon não é consenso dentro da paleoantropologia. Cientistas que defendem a separação dos *taxa* alegam que as coroas e raízes dentárias vistas em *H. ergaster* são mais semelhantes às esperadas em um ancestral comum hipotético dos hominínios, do que com as vistas em *H. erectus stricto sensu*. Outra alegação diz respeito a morfologia craniana de *H. ergaster* ser menos derivada (WOOD, 2000). Em contrapartida, quem é contra a separação alega que não há variação significativa entre ambas as espécies para haver distinção (WOOD, 2000).

*et al*, 1964). Segundo Leakey *et al* (1964), os restos fósseis deveriam ser atribuídos ao gênero *Homo*, como a espécie *Homo habilis*. A definição do *H. habilis* levou a uma nova mudança nos critérios estabelecidos para a composição do gênero *Homo*, como a diminuição do tamanho do cérebro por exemplo, para que o crânio relativamente pequeno<sup>60</sup> fosse qualificado (WOOD, 2000). Outros critérios, como destreza, postura ereta e marcha bípede não precisariam ser alterados, pois segundo a interpretação de Leakey *et al* (1964), as capacidades funcionais de *H. habilis* estavam de acordo<sup>61</sup> (WOOD, 2000).

O hipodigma de *H. habilis* foi formado principalmente, pelos fósseis encontrados em Koobi Fora, Leste de Turkana (WOOD, 2000). Os fósseis são formados por: um crânio (KNM-ER 1805), dois crânios com boa preservação (KNM-ER 1470 e KNM-ER 1813)<sup>62</sup>, mandíbula (KNM-ER 1802) e dentes isolados (WOOD, 2000). Inicialmente, grande parte desses espécimes foram classificados como “Homo inicial”. Fósseis de outras regiões também passaram a ser classificados como *H. habilis*, são eles: um crânio fragmentado, duas mandíbulas e dentes isolados encontrados na Formação Shungura (Bacia do rio Omo, Etiópia); um crânio fragmentado e alguns dentes isolados encontrados no Membro 5 (Sterkfontein, África do Sul); e o crânio “composto”, SK 847, encontrado no Membro 1 (Swarthkrans, África do Sul) (WOOD, 1992, 2000).

A morfologia específica atribuída ao *H. habilis* é relativamente variável. O volume craniano dessa espécie varia entre pouco menos de 500cm<sup>3</sup>, até cerca de 800cm<sup>3</sup> (WOOD, 2000). Quanto à forma, todos os crânios são mais largos na base do que na abóbada. A morfologia facial varia também, o espécime KNM-ER 1470 possui maior largura na face média e pouca projeção nasal, já o espécime KNM-ER 1813 possui a face superior mais larga (WOOD, 2000). As mandíbulas variam quanto ao tamanho e robustez, indivíduos maiores apresentam corpos mandibulares robustos e dentes pré-molares com coroas e raízes complexas (WOOD, 2000). Quanto ao esqueleto pós-craniano, a morfologia geral é entendida a partir dos fósseis encontrados em Olduvai, contudo, embora tenham sido atribuídos a *H. habilis*, esses espécimes podem pertencer, igualmente, a espécie *P. boisei* (WOOD, 2000). Segundo Wood (2000), a única evidência pós-craniana segura de *H. habilis* é o espécime OH-62. Pouco desse espécime está preservado, no entanto, é possível determinar que os braços eram mais longos

---

<sup>60</sup> O crânio descoberto por Leakey *et al* (1964) possui cerca de 600-700cm<sup>3</sup>.

<sup>61</sup> A definição de *H. habilis* e sua interpretação não foi completamente aceita entre paleoantropologistas, esse conflito será exposto na próxima seção.

<sup>62</sup> Imagens disponíveis no Anexo A.

em relação ao comprimento das pernas, algo até então não visto em nenhum representante do gênero *Homo* (WOOD, 1992, 2000). OH-62 pertencer a *H. habilis* significa automaticamente que o esqueleto pós-craniano de, ao menos, uma espécie de *Homo*, não poderia ser distinguível do esqueleto de *Australopithecus* e *Paranthropus* (WOOD, 2000).

Desde a sua revelação o *H. habilis* é alvo de debates. Até hoje não se obteve um consenso dentro do campo paleoantropológico sobre a sua classificação. Logo no início uma das principais objeções era de que essa espécie é muito variável para compor apenas um táxon (WOOD, 2000). De um lado, haviam os que defendiam a existência de apenas um grupo, *H. habilis lato sensu*, do outro lado havia quem apoiava uma divisão desse material em dois *taxa*, culminando no estabelecimento de uma nova espécie, o *Homo rudolfensis* (WOOD, 2000).

Em 1986 Valery Alexeev (1929-1991) fez a publicação de um livro sugerindo que haviam diferenças suficientes entre o crânio KNM-ER 1470 e os fósseis definidos como *H. habilis*, para justificar a separação do espécime em uma nova espécie, o *Pithecanthropus rudolfensis* (atualmente denominado *Homo rudolfensis*). Segundo Wood (2000), vários estudos demonstram que o grau de variação tida dentro de *H. habilis lato sensu* é maior do que o esperado em uma espécie única. A recomendação é que o material atribuído a *H. habilis* seja dividido em duas categorias, *H. habilis stricto sensu* com o hipodigma constituído por todo material encontrado em Olduvai e atribuído ao táxon original, e o *H. habilis lato sensu* formado pelo material encontrado em Koobi Fora (WOOD, 2000). Nesses estudos, o espécime KNM-ER 1470 não foi considerado, o que o torna disponível para ser o espécime-tipo da espécie *H. rudolfensis* (WOOD, 2000).

*H. rudolfensis* e *H. habilis* possuem diferentes conjuntos de características primitivas e derivadas (WOOD, 1992, 2000). A caixa craniana de *H. rudolfensis* é maior e sua face é mais larga na parte central, sua mandíbula é robusta, possui molares e pré-molares com coroas maiores e sistemas radiculares mais complexos que os vistos em *H. habilis* (WOOD, 2000). Quanto a morfologia do esqueleto pós-craniano de *H. rudolfensis*, até o momento não foram encontradas evidências confiáveis que possam ser associadas a essa espécie (WOOD, 2000; WOOD & BAKER, 2011).

O primeiro *Australopithecus* descoberto foi o *A. africanus*. Tradicionalmente, todos os fósseis hominínios primitivos encontrados em Taung (África do Sul), Sterkfontein, Membro 4 e Makapansgat foram classificados como *A. africanus* (FORNAI *et al*, 2021). Inicialmente foi considerado o ancestral mais provável de *Homo*. Seu hipodigma é extenso e altamente variável em sua morfologia (GRINE, 2013; DERUITER *et al*, 2017; FORNAI *et al*, 2021). O que mantém a discussão na paleoantropologia sobre essa ser uma espécie heterogênea, ou estar

sendo formada por mais de uma espécie (GRINE, 2013; DERUITER *et al*, 2017). Alguns fósseis individuais se assemelham feneticamente a *Paranthropus* e *Homo* (GRINE, 2013; DERUITER *et al*, 2017). Devido a sua morfologia, diferentes cientistas apontam o *A. africanus* como próximo do ponto de divergência evolutiva entre os *Australopithecus* “robustos” e o restante da linhagem humana (GRINE, 2013).

A falta de consenso entre especialistas sobre a classificação de *A. africanus* se dá pela variabilidade em diversos caracteres craniodentais. A depender da característica que a análise enfatiza, a espécie acaba resultando em classificações destoantes (GRINE, 2013). Uma das explicações encontradas para, ao menos, parte dessa alta variação é a existência de dimorfismo sexual entre os indivíduos. Segundo Grine (2013), as principais observações que levaram a atribuição de dimorfismo sexual foi a diferença no tamanho geral dos espécimes, em especial o tamanho dos caninos.

Defendendo a hipótese da existência de duas espécies distintas dentro do *A. africanus*, o paleoantropólogo Ronald J. Clarke (1944-) criou um esquema de identificação das morfologias (GRINE, 2013). Segundo esse esquema, *A. africanus*, composto pelos espécimes: Taung, Sts 5,<sup>63</sup> Sts 17, Sts 52 e MLD 6, são caracterizados por possuírem dentes menores na região das bochechas, crânio com margem supraorbital espessa e esqueleto nasal proeminente; já a hipotética segunda espécie seria composta pelos espécimes: Stw 252, Sts 71, Sts 36 e MLD 2, caracterizados por possuir crânio com margem supraorbital fina, esqueleto nasal plano ou côncavo e dentes maiores (GRINE, 2013). Nessa visão, essa “segunda espécie” seria ancestral direta dos *Paranthropus* (GRINE, 2019). Embora exista esse esquema, a presença de dois *taxa* de *Australopithecus*, intimamente relacionados no Membro 4 (Sterkfontein), permanece não sendo aceita de forma ampla, devido principalmente as interpretações conflitantes e a preservação fragmentária dos fósseis (FORNAI *et al*, 2021).

A descoberta de novos fósseis hominínios na década de 1970 em Laetoli (Tanzânia), e Hadar (Etiópia), posteriormente encontrado também em regiões do Quênia e possivelmente Chade (HAILE-SELASSIE *et al*, 2010), levou mais uma vez à reavaliação da filogenia hominínia, por ser até então o candidato mais próximo a ancestral direto dos primeiros *Homo* (JOHANSON & WHITE, 1979; DERUITER *et al*, 2017). Batizado de *Australopithecus afarensis* devido as suas maiores evidências serem originárias da região Afar, Etiópia (JOHANSON & WHITE, 1979). A definição do hipodigma dessa espécie conta com o maior

---

<sup>63</sup> Disponível no Anexo A.

número de espécimes associados, somando mais de 400 indivíduos (KIMBEL & DELEZENE, 2009).

As principais características morfológicas craniodentais de *A. afarensis* estão relacionadas a um estilo de vida voltado à “mastigação pesada”: os molares e pré-molares são caracterizados por serem revestidos por esmalte espesso com coroa baixa e de tamanho elevado (megadontia), os pré-molares são molarizados, o corpo mandibular é profundo com ramos altos e verticais, os ossos zigomáticos são largos e de construção robusta com os arcos profundos e espessos, também possuem regiões expansivas e rugosas para inserção muscular (m. temporalis e m. masseter) (JOHANSON *et al*, 1982; KIMBEL & DELEZENE, 2009). O esqueleto pós-craniano aponta para uma tendência a bipedia com braços relativamente maiores em relação as pernas, o que pode indicar que essa espécie possuía vida majoritariamente arborícola, com períodos de bipedia facultativa ou postural (JOHANSON *et al*, 1982; NEVES, 2006; KAPPELMAN *et al*, 2016).

O registro evolutivo hominínio do período Plioceno Médio é suficientemente denso para permitir a inferência da relação ancestral-descendente entre *A. afarensis* e *A. anamensis* (KIMBEL & DELEZENE, 2009; HAILE-SELASSIE *et al*, 2010). Análises realizadas avaliando a morfologia dental e relação cronológica, entre ambos os *taxa*, sugerem que houve evolução anagenética, com o *A. anamensis* sendo o ancestral direto do *A. afarensis* (KIMBEL & DELEZENE, 2009; HAILE-SELASSIE *et al*, 2010; WARD, 2014; DU *et al*, 2019). Ainda segundo essa hipótese, *A. anamensis* seria descendente direto da espécie *Ardipithecus ramidus* (WHITE *et al*, 2006; HAILE-SELASSIE *et al*, 2010; ver DU *et al*, 2019, para resultados contrários). Mesmo com as descobertas posteriores de Hominínios mais antigos, e com morfologia mais primitiva que a encontrada em *A. afarensis*, a hipótese de que esse hominínio é o táxon irmão de todas as espécies hominínias mais recentes permanece, devido as características da sua morfologia dentária (KIMBEL & DELEZENE, 2009).

A primeira espécie representante do gênero *Australopithecus* é o *Australopithecus anamensis* (LEAKEY *et al*, 1995; HAILE-SELASSIE *et al*, 2010). Os espécimes pertencentes desse táxon foram encontrados, principalmente, em Kanapoi e Allia Bay (Quênia) e Asa Issie (Middle Awash, Etiópia) (HAILE-SELASSIE *et al*, 2010). Devido a sua morfologia, acredita-se que essa espécie esteja situada entre *Ar. ramidus* e *A. afarensis* (LEAKEY *et al*, 1995, 1998). O material fóssil relacionado a *A. anamensis* sugere uma alta variação de tamanhos corporais entre os espécimes, levando a hipótese de presença de dimorfismo sexual na espécie (LEAKEY *et al*, 1998; WARD *et al*, 2020).

O *A. anamensis* compartilha de muitas semelhanças com o *A. afarensis*, contudo difere em algumas partes, principalmente na forma dos ossos gnáticos, formato do arco dentário e aspectos da topografia da coroa dos molares (KIMBEL & DELEZENE, 2009). *A. anamensis* também possui dentes caninos relativamente maiores em comparação aos de *A. afarensis*, sendo que na visão oclusal, o canino assume uma posição anterior quase paralelo as fileiras dos dentes pós-caninos, ao invés de se posicionar de forma medial a elas (LEAKEY *et al*, 1998; WARD *et al*, 2020). Quanto ao restante da dentição, os tamanhos se sobrepõem entre ambas espécies (LEAKEY *et al*, 1998). No geral, *A. anamensis* apresenta caracteres primitivos no crânio e mandíbula, assim como em partes do esqueleto pós-cranio, como a tíbia e partes dos membros anteriores (rádio, úmero distal, e falanges), seu esqueleto também demonstra tendência a bipedia (LEAKEY *et al*, 1998) assim como o *A. afarensis*.

Um dos candidatos a ancestral direto do gênero *Homo* é o *Australopithecus gahri* (ASFAW *et al*, 1999; DERUITER *et al*, 2017). Essa espécie foi estabelecida com base em restos apenas craniodentais, analisados de um crânio parcial encontrado em Bouri (oeste do moderno rio Awash, Etiópia) (ASFAW *et al*, 1999; DERUITER *et al*, 2017).

A espécie *A. gahri* é distinta de *A. afarensis* pela morfologia da sua dentição pós-canina ser muito maior, também por possuir a linha do esmalte mesio-bucal reduzida e menor assimetria oclusal (ASFAW *et al*, 1999). O *A. gahri* também não compartilha do conjunto de semelhanças dentárias, faciais e cranianas compartilhadas pelos *A. aethiopicus*, *A. robustus* e *A. boisei*<sup>64</sup> (ASFAW *et al*, 1999). Por fim, se distingue do *A. africanus* e de espécies iniciais de *Homo* devido a sua morfologia frontal, facial, palatina e subnasal ser mais primitiva (ASFAW *et al*, 1999).

Embora não possa ser afirmado que o *A. gahri* é o ancestral direto dos primeiros *Homo*, hipótese valorizada pela associação dos fósseis de *A. gahri* com evidência comportamental de tecnologia lítica, sabe-se que essa espécie persistiu na África oriental, possivelmente derivada de *A. afarensis*, até 2,5Ma (ASFAW *et al*, 1999). Contudo, como normalmente ocorre na paleoantropologia, apenas a descoberta de novos fósseis poderá confirmar ou refutar a hipótese da ancestralidade direta.

Atualmente o maior candidato a ancestral direto dos primeiros *Homo* é o *Australopithecus sediba* (BERGER *et al*, 2010, 2013; DERUITER *et al*, 2013, 2017; IRISH *et*

---

<sup>64</sup> Essas três espécies também são classificadas na literatura sob o nome de gênero *Paranthropus*. Representam a divisão morfológica dos *Australopithecus* definidos como robustos em sua morfologia geral em contraste aos *Australopithecus* de morfologia geral mais grácil.

*al*, 2013, 2016). Os fósseis de *A. sediba*<sup>65</sup> foram encontrados no sítio Malapa, África do Sul (BERGER *et al*, 2010; DERUITER *et al*, 2017). Segundo seus descobridores, as evidências craniodentais e pós-cranianas demonstram que essa espécie compartilha um maior número de caracteres derivados com os primeiros *Homo*, em relação a qualquer outra espécie de *Australopithecus*, o que segundo eles pode ser um indício da sua ancestralidade (BERGER *et al*, 2010; DERUITER *et al*, 2017; ver BALZEAU, 2019, para um contraponto através da análise do osso temporal).

Os caracteres derivados de *A. sediba* o separa de *A. anamensis* e *A. afarensis*, assim como a ausência de megadontia extrema, crista craniana longa e prognatismo facial o separa de *A. garhi* (BERGER *et al*, 2010). *A. sediba* também não compartilha das características associadas aos *Australopithecus* “robustos” (*A. aethiopicus*, *A. boisei* e *A. robustus*) (BERGER *et al*, 2010). Contudo, essa espécie demonstra proximidade morfológica com *A. africanus*, compartilhando semelhanças na abóbada craniana, esqueleto facial, mandíbula e dentes (BERGER *et al*, 2010; IRISH *et al*, 2013). Segundo DeRuiter *et al* (2013), a mandíbula de *A. sediba* se assemelha mais as dos primeiros *Homo* do que as de *A. africanus*, indo de contra a análise inicial de Berger *et al* (2010). No entanto, análises fenéticas dentárias realizadas por Irish *et al* (2013) levaram os autores a propor um clado de *Australopithecus* sul-africanos, pois *A. sediba* se mostrou mais próximo de *A. africanus*.

Ainda segundo Berger *et al* (2010), *A. sediba* pode ser diferenciado de *A. africanus* por outras características craniodentais e pós-cranianas. Quanto ao esqueleto pós-craniano, *A. sediba* se assemelha aos outros *Australopithecus*, pois possui tamanho corporal geral pequeno, membros superiores relativamente longos e com grandes áreas de articulação, indicando possível locomoção mista (bípede e arborícola), assim como retenção de características primitivas nos membros, tanto superiores quanto inferiores (BERGER *et al*, 2010; DERUITER *et al*, 2017; REIN *et al*, 2017).

Segundo Berger *et al* (2010), *A. sediba* também apresenta uma série de características derivadas dos coxais que o aproxima dos representantes de *H. erectus*. Ainda segundo os autores, *A. sediba* também compartilha um pequeno número de caracteres cranianos com *H. erectus*, caracteres que não são vistos em *H. habilis* e *H. rudolfensis*, como constrição pós-orbital e convexidade da região infra-orbital. DeRuiter *et al* (2017) não descartam a hipótese de que essas semelhanças podem ser resultado de homoplasias, contudo, não existem evidências concretas quanto a essa hipótese até então.

---

<sup>65</sup> Ver Anexo A, para um exemplar fóssil.

De acordo com Pickering *et al* (2011), conjuntamente, as espécies *A. sediba*, *H. habilis* e *H. rudolfensis* exibem as características morfológicas que resultam na evolução adaptativa direcionada ao grau de *Homo* (expresso em *H. erectus*). Essas características são: aumento e organização cerebral, redução dentognática, capacidade termorregulatória derivada (nariz projetado, por exemplo), aumento do tamanho corporal, reorganização biomecânica da pelve (para locomoção), alongamento dos membros inferiores, características bípedes derivadas no pé (presença de arco longitudinal) e potencial para uso de ferramentas (PICKERING *et al*, 2011).

Algumas hipóteses sugerem que a espécie *Kenyanthropus platyops* é uma candidata possível à ancestral dos primeiros *Homo* (DERUITER *et al*, 2017). Os fósseis de *K. platyops* foram encontrados nas drenagens dos rios Lomekwi e Topernawi, a Oeste do Lago Turkana, Quênia (LEAKEY *et al*, 2001; SPOOR *et al*, 2016). Comparado com *A. afarensis*, a morfologia de *K. platyops* é mais derivada na face e mais primitiva na ausência de um sistema de seio occipital (LEAKEY *et al*, 2001).

Entre as características distinguíveis de *K. platyops*, estão: contorno facial transversal plano abaixo dos ossos nasais, região malar alta, crista zigomático-alveolar baixa e curva, superfície anterior do processo zigomático maxilar posicionada sobre pré-molares e mais verticalmente orientada, clivus naso-alveolar longo e plano transversal e sagitalmente, prognatismo subnasal moderado, entrada da cavidade nasal escalonada, molares pequenos, entre outros (LEAKEY *et al*, 2001; SPOOR *et al*, 2016).

A descoberta de *K. platyops*, juntamente com outros Hominínios do Plioceno Médio, evidenciam a existência de maior diversidade taxonômica nesse período, demonstrando também que a morfologia facial ortognática, emergiu significativamente mais cedo na história da linhagem humana (LEAKEY *et al*, 2001).

O espécime holótipo de *K. platyops* (KNM-WT 40000) é considerado bastante semelhante em sua arquitetura facial ao espécime holótipo de *H. rudolfensis* (KNM-ER 1470), apesar da diferença temporal de 1,5Ma entre eles (LEAKEY *et al*, 2001). As semelhanças entre ambas as espécies levam a hipóteses quanto a uma possível relação de proximidade filogenética entre *H. rudolfensis* e *K. platyops* (LEAKEY *et al*, 2001). Esse entendimento pode afetar diretamente as interpretações de *H. rudolfensis*, pois recentemente tem-se sugerido que essa espécie seja removida do gênero *Homo* e alocada no gênero *Kenyanthropus*, que até então é formado apenas pela espécie *K. platyops* (VILLMOARE, 2018).

Expedições de campo realizadas na Etiópia, Quênia e Chade resultaram na descoberta das espécies hominínias mais antigas da linhagem. Na Etiópia foi descoberto o *Ardipithecus*

*Kadaba* datando entre 5,2-5,8Ma; no Quênia foi descoberto o *Orrorin tugenensis* datando entre 5,7-6,0 Ma; e no Chade foi encontrado o *Sahelanthropus tchadensis*, considerada a espécie mais antiga da linhagem, datando entre 6-7Ma (HAILE-SELASSIE *et al*, 2010). Devido a antiguidade e, por conseguinte, baixa preservação dos remanescentes fósseis, as relações filogenéticas entre esses hominínios acabam sendo um ponto de desacordo dentro da paleoantropologia (HAILE-SELASSIE *et al*, 2010).

#### 1.3.2.2.2 A criação do gênero *Homo* e seus conflitos

Inicialmente as classificações taxonômicas eram majoritariamente ateóricas. As relações de conspecificidade, ou congeneridade, eram baseadas principalmente no senso de similaridade geral entre os espécimes (VILLMOARE, 2018). Segundo Villmoare (2018), todos os espécimes hominínios fósseis que diferem de formas discerníveis (ou não) do *H. sapiens* foram classificados em algum momento em gêneros diferentes. Ainda segundo o autor, quase nenhum desses gêneros estabelecidos foram definidos através de razões zoológicas, pois não há exigência teórica que determine os limites da variação morfológica dentro de um gênero.

Schwartz & Tattersall (2015) apontam que as taxonomias atuais da paleoantropologia não atendem aos padrões definidos por outros campos da biologia evolutiva, e que a utilização do gênero *Homo* falha ao reconhecer a diversidade taxonômica presente ao longo da linhagem. Segundo Villmoare (2018) não existe definição do gênero humano quanto a sua limitação, ou grau adaptativo, porque gênero é um agrupamento baseado em ancestralidade comum. Ainda segundo o autor, estabelecer os limites de um gênero utilizando critérios morfológicos ou adaptativos, onde o grau de divergência pode ser tido como excessivo ou insuficiente, acaba sendo muito mais dependente de interpretações arbitrárias.

Em 1951 Ernst Mayr propôs aglutinar todos os gêneros e espécies hominínias em três cronoespécies dentro do gênero *Homo* (VILLMOARE, 2018). Segundo Mayr, o nicho ocupado pelo ser humano impedia a especiação, ou seja, considerando que os humanos preencheram todos os nichos disponíveis, nas palavras do biólogo, não poderia acontecer isolamento genético, a pré-condição principal para o evento de especiação (VILLMOARE, 2018). Alguns pesquisadores apoiaram o posicionamento de Mayr e começaram a defender a ação de agrupar todos os espécimes fósseis, conhecidos até então, em uma espécie altamente dimórfica que passou pelo processo de evolução anagenética (VILLMOARE, 2018).

Nos dias atuais permanecem os desacordos teórico-metodológicos entre cientistas que se identificam com as vertentes opostas: *Lumper* e *Splitter*. Mesmo atualmente, os debates e desacordos quanto as distinções taxonômicas de nível específico para os espécimes fósseis do Sul e Leste africanos se mantêm (VILLMOARE, 2018). Embora Mayr e diferentes cientistas atuais defendam maior aglutinação entre os espécimes (*Lumper*), as classificações dos hominínios seguem por uma tendência à separação e criação de diferentes espécies e gêneros (*Splitter*), evidenciadas na seção anterior.

Embora a proposta de agrupamento dos espécimes hominínios não tenha sido amplamente adotada dentro da paleoantropologia, os preceitos propostos pelos biólogos Mayr e Simpson acarretaram na utilização dos princípios taxonômicos da síntese moderna para a formação das classificações taxonômicas hominínias posteriores (VILLMOARE, 2018). Uma das mudanças metodológicas mais importantes foi a adoção da utilização da variação em espécies existentes como guias para a interpretação dos padrões de variação a nível de espécie entre os fósseis. A adição desse método permitiu que hipóteses de conspecificidade entre hominínios fósseis, ou seja, que a hipótese de que os espécimes pertençam a mesma espécie fosse testada estatisticamente (VILLMOARE, 2018).

Uma das principais dificuldades encontradas na pesquisa paleoantropológica são as classificações à nível de gênero. Acima da classificação das espécies, os *taxa* não são mais entendidos individualmente, mas sim em agrupamentos, isto é, gênero são agrupamentos de espécies, famílias são agrupamentos de gêneros (VILLMOARE, 2018) e assim se segue até o nível hierárquico mais elevado de classificação. Os *taxa* supraespecíficos (gênero, família, classe, etc) são formas de ordenar os organismos, de organizar as informações para a pesquisa científica, o que por conseguinte, os define como um sistema arbitrário (VILLMOARE, 2018).

O protocolo de nomenclatura zoológica, não especifica exatamente como um gênero biológico deve ser definido (WOOD & COLLARD, 1999; ANTÓN, 2012). No entanto, argumenta-se que o gênero deve compreender espécies intimamente relacionadas, ou seja, o gênero deve ser composto por uma espécie ou monofilo<sup>66</sup> com os membros pertencentes a mesma zona adaptativa<sup>67</sup> (WOOD & COLLARD, 1999; ANTÓN, 2012; KIMBEL & VILLMOARE, 2016). Esse é um senso geral onde os gêneros devem ser separados uns dos outros por um espaço definido pela morfologia, e, ou, pelo comportamento; ambas as

---

<sup>66</sup> Monofilo, ou monofilético, é um ramo da linhagem definido pelo agrupamento de espécies, incluindo todos os descendentes de um ancestral comum recente (DERUITER *et al*, 2017).

<sup>67</sup> A Zona adaptativa (também chamada de grau ou platô) basicamente define que o plano corporal do indivíduo é reflexo do seu estilo de vida, do comportamento (DERUITER *et al*, 2017).

separações são inferidas através da análise dos fenótipos (WOOD & BAKER, 2011). De acordo com essa definição, o gênero biológico é tanto um clado quanto um grau adaptativo (KIMBEL & VILMOARE, 2016).

Segundo Antón (2012), o principal problema dessa definição reside na avaliação da zona adaptativa. Tendo em vista a alta probabilidade dos caracteres associados a determinada zona terem se desenvolvido em forma de mosaico, se torna complexo o rastreio do desenvolvimento desses caracteres na base do gênero em questão (ANTÓN, 2012).

A partir da discussão acima, torna-se explícito que as espécies incluídas no gênero *Homo* devam formar um grupo monofilético (clado), isto é, devam compartilhar um ancestral comum mais recente que não seja compartilhado com outros *taxa* pertencentes a um clado diferente (WOOD & BAKER, 2011). Como todos os gêneros devem ser clados, mas nem todos os clados são gêneros, a utilização conjunta de características funcionais (comportamentais) (WOOD & BAKER, 2011) são incentivadas, pois possibilita maior rigor na classificação. Dentre as características comportamentais propostas para *Homo*, estão: a habilidade de usar linguagem complexa; habilidade para fazer um tipo de ferramenta, ferramenta lítica por exemplo; e habilidade para caçar (WOOD & BAKER, 2011). Já as variações morfológicas que distinguem os membros de *Homo* dos *Australopithecus* incluem a redução no tamanho dos dentes e da mandíbula, diferenciação na morfologia craniofacial e mudanças na forma e tamanho do corpo (ANTÓN, 2012).

Tradicionalmente, paleoantropologistas tendem a atribuir fragmentos fósseis descobertos recentemente ao gênero *Homo*, comparando-os com espécimes fósseis já descobertos e em maioria também fragmentados (DERUITER *et al*, 2017). Depois que os fragmentos recém-descobertos são firmados dentro do gênero, diferentes especialistas passam a reconhecer suas características adjacentes como também definidoras do gênero, e, portanto, diagnósticas para os espécimes que já faziam parte do táxon (DERUITER *et al*, 2017). Isso, segundo De Ruiter *et al* (2017), resulta em uma constante redefinição do *status* desses espécimes fósseis.

Todavia, o próprio ato de redefinir os critérios morfológicos para a definição de *Homo* tem sido controverso (DERUITER *et al*, 2017). Resultando em discordâncias dentro da área, quanto a quais espécies, e espécimes, deveriam compor o gênero (WOOD & COLLARD 1999; DERUITER *et al*, 2017). Segundo Schwartz & Tattersall (2015) essa indefinição teve origem a partir da extensão do conceito de *Homo* feito por Ernst Mayr na metade do século XX, segundo o biólogo, o gênero *Homo* deveria ser definido por sua adaptação ao invés da morfologia. Essa “nova” definição se tornou enraizada na paleoantropologia, levando Leakey

e seus colegas a definirem uma mandíbula parcial de cerca de 1,8 milhões de anos, uma calota craniana e uma mão (identificados como OH7), um pé (OH8), além de outros materiais da região de Olduvai como uma nova espécie, *Homo habilis* (LEAKEY *et al*, 1964; SCHWARTZ & TATTERSALL, 2015).

De acordo com Schwartz & Tattersall (2015), Leakey e sua equipe não possuíam uma justificativa morfológica robusta para incluir ao gênero *Homo* qualquer um dos materiais encontrados por eles em Olduvai Gorge. O que se percebe é que a maior motivação dos pesquisadores para incluir esses espécimes em *Homo* foi a identificação desses hominínios como os criadores das ferramentas de pedra simples (Olduvaiense), pois foram encontradas lascas de pedra em associação aos fósseis, seguindo o princípio do *Homo habilis* como o “Homem Fabricante de Ferramentas”<sup>68</sup> (LEAKEY *et al*, 1964; SCHWARTZ & TATTERSALL, 2015). Contudo, a falta de robustez na classificação dos pesquisadores fez com que *H. habilis* ampliasse a morfologia do gênero *Homo*, fazendo com que mais hominínios de outras localidades pudessem ser alocados dentro de *Homo* sem uma análise morfológica precisa (SCHWARTZ & TATTERSALL, 2015). Por consequência, não existe até o momento uma definição precisa para o gênero *Homo*.

Segundo Villmoare (2018), a natureza transicional do material atribuído ao *H. habilis* confundiu, e segue confundindo, pois exige a expansão do gênero *Australopithecus* ou do gênero *Homo*. No final da década de 1990 as semelhanças observadas entre os restos fósseis de *Australopithecus* (principalmente *Au. afarensis*) e os *Homo* pré-erectus inicial (*H. habilis* e *H. rudolfensis*), como proporção dos membros, tamanho do corpo e tamanho do cérebro, assim como aspectos da anatomia funcional levaram alguns pesquisadores a reclassificar os primeiros *Homo* como *Australopithecus* (WOOD & COLLARD, 1999, para um exemplo).

Segundo Wood & Collard (1999), a atribuição taxonômica de *Homo*, deveria ser composta pelas espécies: *H. erectus*, *H. heidelbergensis*, *H. antecessor*, *H. neandertalensis* e *H. sapiens*. Nessa proposta, os autores se baseiam no conceito de “grau”, segundo eles, *H. habilis* e *H. rudolfensis* são insuficientemente semelhantes às espécies posteriores de *Homo* (WOOD & COLLARD, 1999; VILLMOARE, 2018). Wood & Collard (1999) também

---

<sup>68</sup> A classificação de Leakey e seus colegas estava claramente fundamentada no pressuposto de que a manufatura de ferramentas era um caractere compartilhado entre todas as espécies pertencentes a *Homo* (HARMAND *et al*, 2015) e que talvez, representasse uma delimitação intelectual para esse gênero (VILLMOARE, 2018). Por si só essa referência deixou de ser relacionada ao gênero *Homo* a partir do momento em que lascas de pedra foram encontradas em associação com fósseis de *Australopithecus* (CULOTTA, 1999; SKINNER *et al*, 2015).

argumentaram que a inclusão de *H. habilis* e *H. rudolfensis* em *Homo* expandiu o gênero além do esperado, fazendo com que sua definição ficasse confusa.

Como solução os autores propuseram a redefinição dos gêneros como monofilos, onde os membros devem ocupar uma única zona adaptativa (WOOD & COLLARD, 1999). Para serem agrupadas, as espécies deveriam estar mais próximas das espécies-tipo do gênero (*H. sapiens* para *Homo*) do que das espécies-tipo de outro gênero (WOOD & COLLARD, 1999). Para *Homo*, a solução dos autores seria excluir *H. habilis* e *H. rudolfensis* do gênero, pois seu nicho adaptativo foi interpretado como mais semelhante ao nicho das espécies atribuídas aos *Australopithecus* (WOOD & COLLARD, 1999).

Villmoare (2018) faz uma crítica a proposta de Wood & Collard (1999), segundo o autor, restringir o *Homo* ao *H. erectus* e seus descendentes falha em compreender o fato de que as mudanças adaptativas estavam ocorrendo ao longo de todos os grupos hominínios, ao invés de surgir a partir de um momento após cerca de 2Ma (KIMBEL & VILLMOARE, 2016; VILLMOARE, 2018). Ainda segundo Villmoare (2018), quanto a cenários adaptativos mais amplos, *H. erectus* não pode mais ser considerada a única espécie capaz de sair do continente africano após descobertas realizadas em Dmanisi (Geórgia) (LORDKIPANIDZE *et al*, 2013) e na Ilha Flores (Indonésia) (BROWN *et al*, 2004). Embora alguns pesquisadores defendam que esses espécimes possam se tratar de espécimes modificados de *H. erectus* (LORDKIPANIDZE *et al*, 2013), outros defendem sua possível aproximação com espécimes de *Homo* inicial (*H. habilis*, por exemplo) (GORDON *et al*, 2008; ARGUE *et al*, 2017). Achados recentes também levantaram a hipótese da saída de um hominínio ainda mais basal, que pode ter sido o ancestral direto do *H. floresiensis* (SCARDIA *et al*, 2020).

Em sua pesquisa, Holliday (2012) demonstrou que a anatomia pós-craniana do holótipo de *H. erectus* (KNM-WT 15000) pode ser mais intermediária entre *Australopithecus* e os humanos modernos do que o evidenciado anteriormente. Segundo Villmoare (2018), essa pesquisa aponta que o *H. erectus* apresenta atributos que também são intermediários em um *continuum*, e não o resultado do momento inicial de um limite adaptativo.

Antón *et al* (2014) também são contrários à proposta de Wood & Collard (1999). Segundo os autores, os fósseis mais antigos atribuídos a *Homo* são fragmentários e distinguíveis pelos seus dentes e mandíbula de tamanho reduzido, assim como a forma e reorganização da morfologia craniofacial, o que os categorizaria como pertencentes a *Homo* e não a *Australopithecus* (ANTÓN *et al*, 2014).

Em contrapartida, alguns pesquisadores apontam que os fósseis atribuídos a *H. habilis* são muito semelhantes aos *Au. africanus* para justificar a criação de uma nova espécie

(ROBINSON, 1965; WOOD, 2014; VILLMOARE, 2018). Segundo Robinson (1965) não existem diferenças adaptativas discerníveis entre *Australopithecus* e *H. habilis*. Apesar de *H. habilis* ser geralmente maior que *A. africanus*, as poucas evidências da forma dos corpos, mãos e pés sugerem que *H. habilis* seria um escalador mais eficiente do que indiscutíveis ancestrais de *Homo* (*H. ergaster/erectus*) (WOOD, 2014).

*H. habilis* e *H. rudolfensis* possuem uma gama de caracteres primitivos e derivados, segundo Wood (2014) a adição dessas espécies a *Homo* deixa o gênero com uma mistura incoerente de características. Ainda segundo o autor, *H. habilis* é muito distinto de *H. erectus* para ser considerado o seu ancestral direto, o que pode significar que um modelo linear simples talvez não seja indicado para explicar esse estágio na evolução da linhagem humana. Tendo isso em mente, Wood (2014) sugere que *H. habilis* e, por conseguinte, *H. rudolfensis* sejam alocados em um gênero próprio nem *Australopithecus*, nem *Homo*. Já em trabalho publicado em 2013, Lordkipanidze e colaboradores sugeriram que as variações encontradas nos fósseis atribuídos aos representantes do *Homo* primitivo atendem aos requisitos de uma única espécie polimórfica. Em seu trabalho, os pesquisadores sugerem que todos os primeiros *Homo* deveriam ser agrupados em *H. erectus* (LORDKIPANIDZE *et al*, 2013). Segundo Villmoare (2018) a proposta de Lordkipanidze e colegas foi logo desconsiderada, pois a aglutinação de todos os *Homo* iniciais excederia o grau e o padrão de variância esperada para uma única espécie.

Como o registro fóssil é bastante pobre entre 2Ma e 3Ma na África Oriental, a ancestralidade do *Homo* permanece uma incógnita (VILLMOARE, 2018). Até o momento não foi definido um candidato forte à ancestral de *Homo*. Até o ano passado (2019), o hominínio mais cogitado por suas características morfológicas e cronológicas, principalmente, era o *Australopithecus sediba* (BERGER *et al*, 2010; PICKERING *et al*, 2011; IRISH *et al*, 2013; ANTÓN *et al*, 2014; DERUITER *et al*, 2017; BALZEAU, 2019). Contudo, achados recentes na região sul africana recuaram ainda mais a datação do *Homo erectus*. O crânio DNH134, foi datado em cerca de 2,04 Ma, cronologia que se sobrepõe a do *Au. sediba* encontrado na região mais próxima. Esse achado indica que representantes de *Homo*, *Paranthropus* e *Australopithecus* foram contemporâneos na África do Sul entre 2,04 e 1,95 Ma (HERRIES *et al*, 2020). A datação mostra que é muito improvável que *Au. sediba* seja ancestral de *Homo*, a não ser que se encontre um espécime com datação mais antiga (HERRIES *et al*, 2020).

Apesar do registro fóssil ter as suas fragilidades, atualmente tem-se uma coleção bastante expandida de espécimes e espécies hominínias. Os ancestrais da linhagem humana persistiram e se adaptaram a uma ampla variedade de ambientes em períodos de acentuadas

mudanças climáticas. Com esse cenário em mente, não é inesperado que se tenha tamanha diversidade entre os espécimes que compõe a linhagem humana (VILLMOARE, 2018). Tamanha diversidade, acarreta na dificuldade de se definir uma classificação. Por consequência, as análises das relações filogenéticas entre os hominínios acaba se tornando um processo contínuo que requer revisões e reavaliações à medida que novos fósseis são descobertos (MONGLE *et al*, 2019) e, portanto, novas informações surgem. Intrinsecamente, isso implica que nenhuma árvore filogenética inferida, é absoluta (MONGLE *et al*, 2019).

## CAPÍTULO 2 – MATERIAIS: EVIDENCIANDO UM MEIO DE SE TRABALHAR COM PALEOANTROPOLOGIA NO SUL DO BRASIL

Segundo Mongle e colaboradores (2019), diferentes pesquisadores podem adotar diferentes padrões para a captação de caracteres, devido a esse fator, a mistura de conjuntos de dados pode ser problemática. Contudo, ainda segundo os autores, não existem problemas significativos em se analisar grandes conjuntos de caracteres, porém, nesse contexto os dados devem ser detalhados o suficiente para que possam ser validados (MONGLE *et al*, 2019).

Os caracteres métricos são definidos por Larsen (1997) como variáveis contínuas obtidas através de medições lineares utilizadas para caracterizar o tamanho e a forma dos elementos esqueléticos, em sua maioria elementos craniodentais. As análises antropométricas são realizadas a partir da tomada de pontos de medições nos ossos, o que deve ser feito de forma padronizada para suportar comparações. Segundo Okumura (2007) o primeiro aspecto que deve ser considerado é a adoção dos pontos de referência (*landmarks*). Ainda segundo a autora, esses pontos devem ser locais que apresentam algum significado anatômico funcional, estrutural, de desenvolvimento ou evolutivo, devendo se ater ao fato de que a escolha dos pontos deve ser adequada as hipóteses testadas (OKUMURA, 2007).

Com o advento dos computadores e da rede de internet que mantém o mundo interconectado, não há mais limitações ao se pensar em um objeto de estudo. Pode-se sem grandes dificuldades, estudar fósseis encontrados exclusivamente em ambientes do Velho Mundo sem nunca ter saído do continente Americano. Obviamente, a pesquisa deve-se adequar aos limites que o material impõe, algo que não diferiria significativamente caso o material estivesse disponível para análise em mãos. Nesse sentido, o enfoque da pesquisa ainda assim dependeria do grau de preservação do fóssil, por exemplo.

Como pontuado por Bernardo e colaboradores (2020) existem ao menos dois caminhos pelos quais cientistas do Brasil podem optar para a realização de pesquisas em Paleoantropologia: o primeiro caminho diz respeito a realização de grandes sínteses teóricas, onde o foco do trabalho consiste em realizar ensaios que abordem de maneira atualizada e crítica o conhecimento produzido na área (BERNARDO *et al*, 2020); o segundo caminho possível é a realização de pesquisas a partir da leitura e interpretação de dados utilizados em pesquisas já publicadas por paleoantropologistas. Nesse sentido, além da revisão teórica, o segundo caminho possibilita a corroboração ou contestação de interpretações existentes, possibilitando inclusive a criação de novas interpretações (BERNARDO *et al*, 2020).

Aproveitando as tecnologias disponíveis, optou-se por realizar uma pesquisa através dos dados disponibilizados por especialistas da área paleoantropológica. Seguindo um dos preceitos básicos do método científico (replicabilidade) (POPPER, 1972), diferentes cientistas disponibilizam em suas publicações as informações que foram utilizadas em suas análises. Os dados obtidos, em sua maioria pelas equipes de pesquisa em atividades de campo (BROWN *et al*, 1985; WHITE *et al*, 1994; LEAKEY *et al*, 1995, 1998; VILLMOARE *et al*, 2015; GRINE *et al*, 2019; WARD *et al*, 2020, para alguns exemplos de trabalhos) variam de acordo com o enfoque do trabalho publicado.

## 2.1 Um trabalho de formigas: a criação e organização do banco de dados

Usualmente existem dois tipos de informações disponibilizadas nas publicações. O primeiro tipo, denominado neste trabalho por informações de cunho geral, são aquelas informações que dizem respeito ao espécime encontrado e seu entorno, como a localização e datação, por exemplo. Já o segundo grupo é composto por informações mais estritas, são as variáveis métricas obtidas diretamente do material fóssil. Nessa parte das publicações são dispostas as tabelas especificando a *landmark* observada e qual o valor obtido para a mesma. Ambos tipos de informação são relevantes para as pesquisas paleoantropológicas. As informações métricas são utilizadas no desenvolvimento de análises e interpretações, e as informações gerais, além de contribuírem nas análises também auxiliam na contextualização do material fóssil.

Além dos dados disponibilizados em publicações, diferentes cientistas optam por disponibilizar todos os dados coletados por suas equipes, ou mesmo, dados que coletaram ao longo de suas jornadas profissionais em *sites* próprios na internet. Essa é uma iniciativa que surge a partir da dificuldade de se obter os dados através da coleta direta, além de otimizar o tempo da pesquisa caso os dados já tenham sido coletados por cientistas anteriores (VOISIN *et al*, 2012). Para a fomentação do banco de dados obteve-se acesso a três sites distintos, o primeiro focado em dados métricos cranianos, mandibulares e dentários denominado *Human Origins Database*<sup>69</sup>, o segundo focado em dados métricos dentários, denominado *Human fossil*

---

<sup>69</sup> Se encontrava disponível em: [www.humanoriginsdatabase.org](http://www.humanoriginsdatabase.org). Atualmente o site se encontra desativado.

*teeth*<sup>70</sup>, e o terceiro focado em dados craniométricos, denominado *Peter Brown's Australian & Asian Palaeoanthropology*<sup>71</sup>.

Importante salientar um viés observado na obtenção dos dados através das compilações prontas. Cientistas compilam aqueles dados que são do seu próprio interesse, ou seja, nem sempre os dados disponibilizados ali estarão alinhados com a pesquisa projetada inicialmente. Por exemplo, em muitos casos os espécimes não apresentavam as datações ou informações mais precisas de localização (coordenadas geográficas), para isso foram necessárias buscas extras para contemplar aquilo que para esse trabalho seria uma informação relevante. Com esse percalço em mente, se torna indispensável a utilização de mais de uma fonte de obtenção de informações. Nas compilações prontas o foco principal está nos dados métricos, já as publicações costumam, embora não seja regra, trazer uma série de informações gerais adicionais.

Quanto a sua organização, o banco de dados foi produzido a partir da utilização do programa editor de planilhas Microsoft Excel (2016). Composto por seis planilhas distintas e organizadas de acordo com o espécime, isto é, a mesma linha em todas as planilhas corresponde ao mesmo espécime fóssil. A primeira planilha contém as informações gerais dos espécimes, abarcando: a referência do trabalho onde os dados foram encontrados, qual espécie pertence, qual o número de identificação, nomenclatura usual (se houver), espécie alternativa, datação, período de existência (caso não possua datação precisa), sítio em que foi encontrado, qual camada estratigráfica, qual unidade geológica, localização (país), coordenada geográfica do local, material fóssil, sexo, idade (anos ou faixa etária) e cultura material associada.

Atualmente o banco conta com 3318 espécimes ao todo sendo essas compostas por Hominínios: Hominínios (sem definição mais precisa), *S. tchandensis*, *O. tugenensis*, *Ar. ramidus*, *Ar. kadabba*, *Paranthropus* (nível de subgênero), *P. boisei*, *P. robustus*, *P. aethiopicus*, *Au. anamensis*, *Au. afarensis*, *Au. deyiremeda*, *Au. africanus*, *Au. bahrelghazali*, *Au. garhi*, *Au. sediba*, *K. platyops*, *Homo* (nível de gênero), *Homo* inicial (sem definição), *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. luzonensis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. floresiensis*, *H. naledi*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. denisova*, *Homo* indefinido anterior a neandertal, contemporâneos africanos de Neandertal, *H. neanderthalensis*, *H. sapiens* e *H. sapiens* moderno. Além dos membros da linhagem humana, o banco também conta com mais três espécies de Hominídeos: *Gorilla*

<sup>70</sup> Disponível em: <http://anthropologicaldata.free.fr>.

<sup>71</sup> Disponível em: <https://peterbrown-palaeoanthropology.net>.

gorila, *Pan troglodytes* e *Pongo pygmaeus*, além de alguns Hominídeos sem definição específica.

A segunda planilha é composta por medidas cranianas. Possui 116 espécimes e 217 variáveis craniométricas ao todo. É composta pelas espécies: Hominínios (sem definição mais precisa), *P. boisei*, *P. robustus*, *P. aethiopicus*, *Au. afarensis*, *Au. africanus*, *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. floresiensis*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* e *H. sapiens*. A terceira planilha é composta por medidas mandibulares. Possui 163 espécimes e 48 variáveis de métricas mandibulares ao todo. É composta pelas espécies: Hominínios (sem definição mais precisa), *Paranthropus* (nível de subgênero), *P. boisei*, *P. robustus*, *P. aethiopicus*, *Au. afarensis*, *Au. africanus*, *Homo* (nível de gênero), *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, *H. erectus* e *H. heidelbergensis*.

A quarta e quinta planilhas correspondem as medições dos dentes mandibulares e maxilares, respectivamente. Pelos dentes serem elementos pareados, ou seja, possuírem um correspondente em posição oposta no esqueleto (canino esquerdo e direito, por exemplo), a organização das planilhas teve que ser pensada para que comportasse ambos dentes como elementos individuais. Quando se trabalha com planilhas, as células de valores devem conter apenas o valor correspondente. Qualquer informação adicional deve ser relacionada de forma a não interferir na integridade da célula com o valor a ser analisado. Diferentes informações em uma mesma célula impossibilitam a análise dos dados. Posto isso, como forma não intrusiva optou-se por aumentar as informações contidas no cabeçalho, evidenciando além da variável e do dente em si, a posição ocupada pelo mesmo (esquerda ou direita).

Como exposto acima, a quarta planilha corresponde as medidas de dentes mandibulares tanto permanentes quanto decíduos. É formada por 1589 espécimes e 65 variáveis. É composta pelas espécies Hominínias: Hominínios (sem definição mais precisa), *Paranthropus* (nível de subgênero), *P. boisei*, *P. robustus*, *P. aethiopicus*, *Ar. ramidus*, *Au. anamensis*, *Au. afarensis*, *Au. africanus*, *Au. deyiremeda*, *Au. sediba*, *Homo* (nível de gênero), *Homo* inicial (sem definição), *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. antecessor*, *H. naledi*, *H. heidelbergensis*, *Homo* indefinido anterior a neandertal, *H. neandertalensis*, *H. sapiens*. Também possui dados de três espécies Hominíneas: *Gorilla gorila*, *Pan troglodytes* e *Pongo pygmaeus*.

A quinta planilha corresponde as medidas de dentes maxilares tanto permanentes quanto decíduos. É formada por 1580 espécimes e 51 variáveis. É composta pelas espécies Hominínias: Hominínios (sem definição mais precisa), *Paranthropus* (nível de subgênero), *P. boisei*, *P. robustus*, *P. aethiopicus*, *Au. anamensis*, *Au. afarensis*, *Au. africanus*, *Au. deyiremeda*, *Au.*

*sediba*, *Homo* (nível de gênero), *Homo* inicial (sem definição), *H. habilis*, *H. luzonensis*, *H. erectus*, *H. antecessor*, *H. naledi*, *H. heidelbergensis*, *Homo* indefinido anterior a neandertal, *H. neanderthalensis*, *H. denisova*, *H. sapiens*. Também possui dados de três espécies Hominídeas: *Gorilla gorila*, *Pan troglodytes* e *Pongo pygmaeus*.

A sexta planilha surgiu como uma possibilidade para o desenvolvimento de trabalhos futuros, no entanto acabou fazendo parte de alguns testes desse trabalho. É formada por algumas medidas de membros superiores e inferiores, contudo, se encontra em um estágio inicial de formação e organização. Atualmente composta por 224 espécimes, abarca medidas de: úmero, rádio, fêmur, tíbia, metatarso 1, metatarso 3, metatarso 4, metatarso 5 e tálus; contendo até o momento duas variáveis para cada material ósseo. É composta pelas espécies: *O. tugenensis*, *Ar. ramidus*, *Au. afarensis*, *Au. africanus*, *Au. garhi*, *Au. sediba*, *H. habilis*, *H. erectus*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*. E dois outros representantes de Hominídeos: *Gorilla gorila* e *Pan troglodytes*.

Embora em um primeiro momento a escolha por se trabalhar com um banco de dados possa parecer algo circunstancial, não é essa a realidade. O banco de dados se mostra uma excelente ferramenta para se desenvolver uma pesquisa. Como abarca todas as informações que a pesquisa dispõe, se tornam mais evidentes as possibilidades de análises que podem ser desenvolvidas, isto é, quais análises podem ser utilizadas e até que ponto pode-se chegar com os dados que o banco detém. Outro fator positivo de se utilizar um banco de dados é a sua plasticidade, ou seja, é possível manipular<sup>72</sup> os dados de acordo com a análise pretendida.

Os dados não são estáticos, existem inúmeras formas de manejá-los e fazê-los responderem as mais diversas questões. Para esse trabalho optou-se pela utilização das planilhas de informação geral, dados métricos de crânio e dados métricos de dentes, além da planilha de dados métricos de membros para testes adicionais. A escolha desses dados não foi ao acaso, em 2018 um trabalho realizado pelos mesmos autores (CAMPOS & BERNARDO, no prelo), apresentou resultados iniciais significativos para uma organização entre os primeiros *Homo* (representados por *H. habilis*) divergente da organização esperada pela literatura paleoantropológica conservadora. Segundo o esperado, *H. habilis* deveria se apresentar mais próximo à espécie pertencente ao seu gênero designado, nessa análise, ao *H. erectus*. Contudo, sua proximidade maior foi tida com as espécies representantes de *Australopithecus*. Esses resultados demonstrados nas figuras 2.4 e 2.5 foram gerados a partir de análises cranianas e dentárias, são considerados os motivadores para a execução dessa dissertação.

---

<sup>72</sup> No sentido de ser possível tratar os dados matematicamente, não no sentido de realizar algum tipo de alteração nos dados que afetaria a sua integridade e os resultados decorrentes.

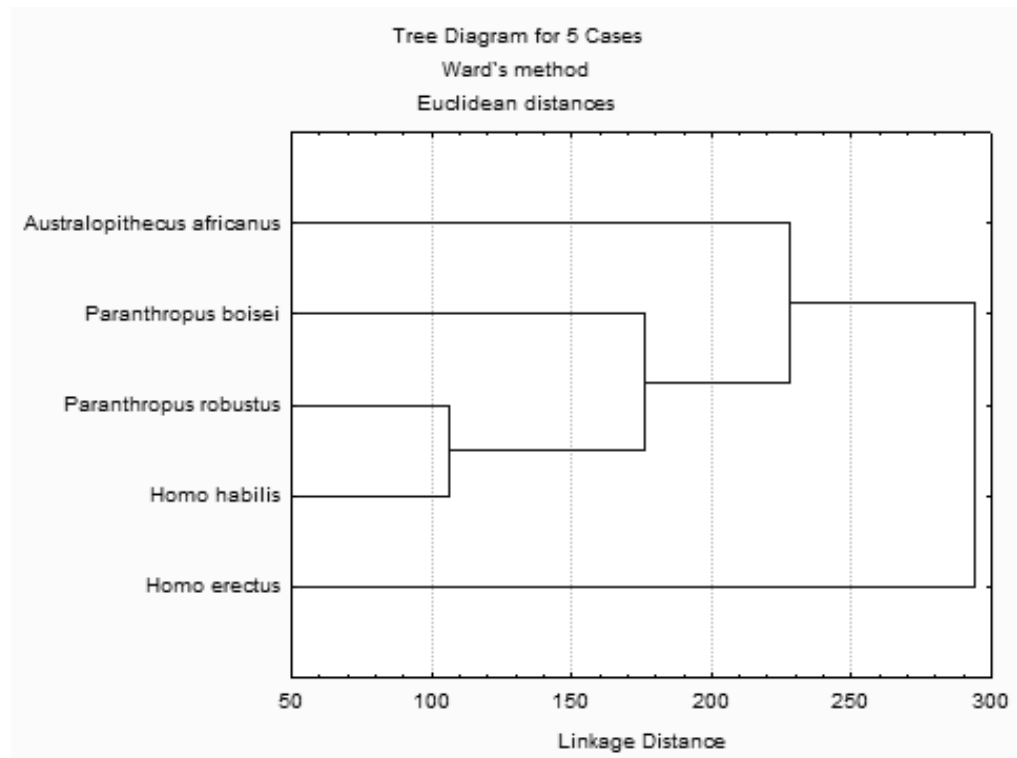


Figura 2.4 - Dendograma da matriz morfológica craniana para 5 espécies. Retirado de Campos & Bernardo (no prelo).

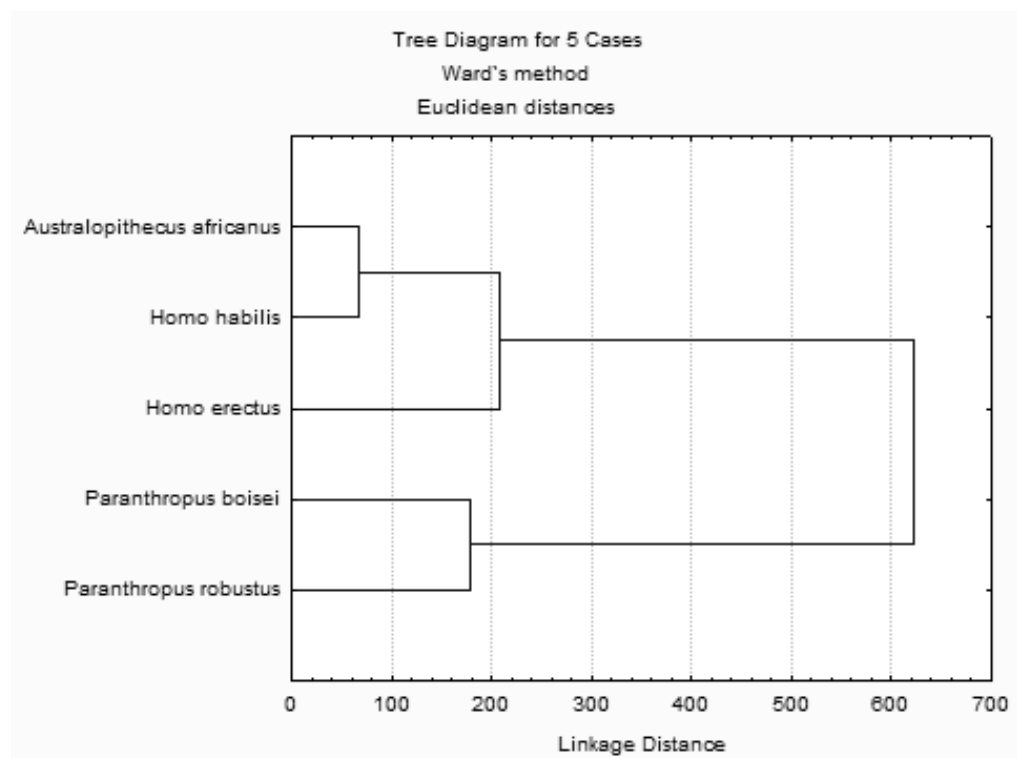


Figura 2.5 - Dendograma da matriz morfológica de dentes mandibulares para 5 espécies. Retirado de Campos & Bernardo (no prelo).

### 2.1.1 Onde e Quando: especificando as informações gerais utilizadas

Como dito anteriormente, a planilha denominada por Informações Gerais detém todos os dados qualitativos. Embora essas informações estejam presentes em sua maioria nas publicações, não são todos os trabalhos que as apresentam. A grande maioria entre especialistas, se atém apenas as informações de caráter métrico, por essa razão existe um grande número de informações faltantes. Das 3318 espécimes, o banco conta com: 1547 datações; 2481 informações acerca do sítio arqueológico, 275 informações quanto a posição do espécime na camada estratigráfica e 27 informações da unidade geológica a qual o espécime se encontrava; 2097 localizações geográficas dos espécimes, alguns contendo informações mais específicas contemplando a cidade a qual o fóssil foi encontrado, no entanto, a maior parte contempla apenas o país de origem; 2096 conjuntos de coordenadas geográficas intrinsecamente ligadas a existência da localização dos fósseis; 446 descrições de material fóssil encontrado; 1891 definições de sexo, abrangendo feminino, masculino e indeterminado; 1638 dados abrangendo idade, variando entre direta (numeral) e indireta (classificação por maturidade); 82 dados de capacidade craniana; 5 medições de estatura aproximada; 1 informação quanto a presença de diastema; 73 dados de massa estimada; e 151 informações de associação tecnológica, expondo qual a tradição identificada.

A partir do levantamento desses dados algumas informações puderam ser trabalhadas. Com a obtenção dos locais de origem dos fósseis, foram pesquisadas as coordenadas geográficas referentes. Essas coordenadas foram recuperadas em parte, por meio de uma lista de sítios georreferenciados disponíveis na página web: *Human Origins Locality Data Collective*<sup>73</sup>, aqueles que não constavam nessa página foram encontrados em buscas livres na internet. Todos os espécimes georreferenciados se encontram na tabela A.1, presente no Apêndice A. Com a obtenção das coordenadas geográficas se torna possível a criação de mapas, uma ferramenta utilizada não apenas para visualização do material, mas também como uma ferramenta de análise e criação de dados<sup>74</sup>.

Assim como os dados de localização geográfica, os dados cronológicos também foram organizados de maneira mais precisa. A partir do conhecimento da abrangência cronológica de uma espécie, se torna possível corroborar ou discordar das hipóteses de organização filogenética das espécies, afinal, espécies com grandes distâncias temporais dificilmente terão

---

<sup>73</sup> Disponível em: [http://www.fossilized.org/memosphere/locality\\_list\\_full.php](http://www.fossilized.org/memosphere/locality_list_full.php).

<sup>74</sup> A criação e utilização dos mapas será explicada no próximo capítulo.

uma relação de parentesco próxima. Nesse sentido, a partir da planilha de Informações Gerais, foi gerada a tabela 2.1, apresentada a seguir, contendo informações cronológicas das principais espécies hominínias com o intuito de auxiliar nas interpretações das análises geradas nesse trabalho.

Tabela 2.1 - Cronologia das principais espécies hominínias. Datações em anos antes do presente (A.P.).

| Espécie                            | Cronologia |           |           |
|------------------------------------|------------|-----------|-----------|
|                                    | Média      | Mínima    | Máxima    |
| <i>Sahelanthropus tchadensis</i>   | 6.500.000  | 6.000.000 | 7.000.000 |
| <i>Orrorin tugenensis</i>          | 5.966.667  | 5.900.000 | 6.000.000 |
| <i>Ardipithecus kadabba</i>        | 5.575.000  | 5.500.000 | 5.650.000 |
| <i>Ardipithecus ramidus</i>        | 4.378.462  | 3.600.000 | 5.000.000 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>  | 4.071.667  | 3.900.000 | 4.150.000 |
| <i>Kenyanthropus platyops</i>      | 3.500.000  | 3.500.000 | 3.500.000 |
| <i>Australopithecus deyiremeda</i> | 3.400.000  | 3.400.000 | 3.400.000 |
| <i>Australopithecus afarensis</i>  | 3.293.738  | 3.100.000 | 3.800.000 |
| <i>Australopithecus garhi</i>      | 2.500.000  | 2.500.000 | 2.500.000 |
| <i>Paranthropus aethiopicus</i>    | 2.483.333  | 2.450.000 | 2.500.000 |
| <i>Australopithecus africanus</i>  | 2.452.500  | 2.100.000 | 3.200.000 |
| <i>Homo rudolfensis</i>            | 2.089.375  | 1.600.000 | 2.400.000 |
| <i>Australopithecus sediba</i>     | 1.865.000  | 1.865.000 | 1.865.000 |
| <i>Homo habilis</i>                | 1.842.273  | 1.600.000 | 2.300.000 |
| <i>Paranthropus robustus</i>       | 1.825.000  | 1.650.000 | 2.000.000 |
| <i>Paranthropus boisei</i>         | 1.703.125  | 1.150.000 | 2.500.000 |
| <i>Homo ergaster</i>               | 1.263.889  | 650.000   | 1.650.000 |
| <i>Homo erectus</i>                | 914.316    | 175.000   | 1.810.000 |
| <i>Homo antecessor</i>             | 830.000    | 780.000   | 840.000   |
| <i>Homo heidelbergensis</i>        | 427.070    | 114.500   | 650.000   |
| <i>Homo naledi</i>                 | 285.500    | 285.500   | 285.500   |
| <i>Homo neanderthalensis</i>       | 107.791    | 30.800    | 565.000   |
| <i>Homo luzonensis</i>             | 58.500     | 58.500    | 58.500    |
| <i>Homo denisova</i>               | 50.000     | 50.000    | 50.000    |
| <i>Homo floresiensis</i>           | 18.000     | 18.000    | 18.000    |
| <i>Homo sapiens</i>                | 43.384     | 5.000     | 300.000   |

### 2.1.2 Com quantas cabeças se faz uma filogenia?: apontando os dados craniométricos

Estudos craniométricos humanos ainda atualmente possuem resistências entre diferentes cientistas e meios acadêmicos. Essa resistência é um reflexo à obsessão de antropólogos físicos do século 19, e início do século 20, com a definição de tipologias raciais<sup>75</sup> humanas (ROSEMAN & WEAVER, 2007; ELLISON, 2018) o que gerou uma série de classificações populacionais problemáticas que fomentaram atitudes racistas e preconceituosas de maneira geral (PENA & BIRCHAL, 2006). Com o advento do neodarwinismo, e do crescente aumento do registro fóssil, houve um redirecionamento teórico-metodológico quanto a utilização da forma craniana humana como um material comparativo (ROSEMAN & WEAVER, 2007; ELLISON, 2018).

Embora ainda existissem os antropólogos físicos que seguiam reproduzindo a “velha antropologia física” (ELLISON, 2018). Os antropólogos físicos neodarwinistas passaram a difundir também suas ideias. A partir da visão da “nova antropologia física”, as diferenças vistas nos crânios já não eram mais tidas como resultados de diferenças raciais (ELLISON, 2018). Os antropólogos neodarwinianos demonstraram a importância da seleção natural em relação a qualquer outra possível força na geração das diferenças percebidas entre os grupos humanos, tanto vivos quanto do registro fóssil (ROSEMAN & WEAVER, 2007). Historicamente, as explicações evolutivas utilizadas para explicar os diferentes aspectos morfológicos do esqueleto e pressões seletivas dependiam diretamente do auxílio da seleção natural (ROSEMAN & WEAVER, 2007)

Embora por muito tempo a seleção natural tenha sido a principal explicação para as mudanças morfológicas, hoje se sabe da existência de diferentes estressores. Contudo, mesmo atualmente não se tem um consenso exato de quais forças tem papel de maior relevância na variação craniana. O quanto o clima moldou o crânio permanece sendo um fervoroso debate (BETTI *et al*, 2010). Diferentes cientistas notaram efeitos significativos da seleção natural em alguns caracteres cranianos, enquanto outros estudos não encontraram ligação significativa entre o clima e a morfologia craniana (ver BETTI *et al*, 2010, para esse debate). Betti e colaboradores (2010) apontam que as diferenças dos resultados desses estudos está no fato

---

<sup>75</sup> Mesmo que os cientistas por trás das pesquisas não tivessem essa motivação, o que é difícil supor, seus trabalhos geraram interpretações que influenciaram políticas de cunho racistas e preconceituosas (PENA & BIRCHAL, 2006). Contudo, inúmeros trabalhos realizados posteriormente demonstraram que o próprio conceito de raça para as populações humanas não tem sentido. Quando se avalia a variação interpopulacional, encontra-se menos diferenciações do que quando se avalia um grupo humano de forma intrapopulacional (RELETHFORD, 1994).

destes lidarem com diferentes dados métricos fenotípicos, referidos ao tamanho do crânio, formato ou ambos. Ainda segundo os autores, os estudos que utilizaram métricas relacionadas ao tamanho, ou ambos (tamanho e formato), notaram sinais de seleção pelo clima.

Por alguns traços cranianos demonstrarem ligação com fatores climáticos, sua utilização em estudos de detecção de ancestralidade sofreu diversas críticas<sup>76</sup>. Principalmente no passado, quando a validação dos dados craniométricos era questionada como uma ferramenta de investigação (OKUMURA, 2007). Segundo Relethford (2004), as variáveis craniométricas demonstram graus de plasticidade no seu desenvolvimento, contudo, a magnitude dessas mudanças devido a plasticidade não é suficiente para desconsiderar o padrão implícito das relações populacionais. Seguindo essa linha, em um estudo publicado em 2002, Sparks & Jantz demonstraram através da reanálise dos dados de Boas (1912) que a plasticidade óssea não é a fonte primária de variação craniana, algo defendido e difundido até poucos anos atrás (BOAS, 1912). A partir de suas análises, os autores demonstraram que o ambiente produziu um efeito menor nas dimensões do crânio, quando relacionado aos efeitos ancestrais. O resultado final os fez chegar à conclusão de que a maior parte da variação vista nos crânios é de caráter genético (SPARKS & JANTZ, 2002).

De acordo com Relethford (2004), a interpretação dos fatores que influenciam o desenvolvimento é moldada, até certo ponto, pelos objetivos de quem pesquisa. Em seu estudo precursor, Boas (1912) concluiu que o determinismo genético era inadequado para explicar a variação craniométrica, contudo, o autor também concluiu que qualquer explicação de cunho determinista também estaria incorreta para explicar o desenvolvimento (interpretação posteriormente corroborada por SPARKS & JANTZ, 2002 e RELETHFORD, 2004). Segundo Relethford (2004) os dados craniométricos podem ser utilizados para a investigação de diferentes fatores (plasticidade do desenvolvimento, adaptação ambiental, história populacional extinta e contemporânea...), a depender das populações e variáveis analisadas (BETTI *et al*, 2010).

Mesmo com os avanços na extração e sequenciamento de DNA antigo, sua abrangência temporal limitada segue mantendo a importância dos estudos morfológicos esqueléticos (BETTI *et al*, 2010). Estudos de herdabilidade têm apontado para a existência de contribuições genéticas que atuam diretamente na determinação da morfologia craniana, mesmo com a influência de fortes mudanças ambientais (CHEVERUD, 1982; OKUMURA, 2013). Estudos indicam que a

---

<sup>76</sup> O crânio, assim como os outros ossos presentes no esqueleto, possui plasticidade, o que significa que o crânio responde a forças ambientais durante seu desenvolvimento, e que, portanto, pode ser moldado por esses fatores (SPARKS & JANTZ, 2002).

proporção de variância fenotípica é semelhante a proporção de variância genética entre regiões do crânio, e que as distâncias genéticas e fenotípicas cranianas tendem a ser moderadas a altamente correlacionadas (ROSEMAN & WEAVER, 2007).

Segundo Carson (2006) as medidas cranianas de comprimento geralmente apontam níveis maiores de herdabilidade quando comparadas às medidas de largura. Ainda segundo a autora, as dimensões faciais são em maior parte menos hereditárias do que as medidas neurocranianas. Essa relação pode ser explicada por alguma mudança na dieta, que afetou os músculos mastigatórios e a estrutura facial associada, no entanto, distorção na interpretação devido à baixa amostra craniana não pôde ser descartada (CARSON, 2006).

As análises craniométricas são realizadas a partir da medição das *Landmarks*, definidas por pontos marcados no crânio humano, estabelecidas a partir do protocolo de medidas proposto por Howells (1973). A adesão a esse protocolo tornou a tomada de medidas uniforme, e menos subjetiva (BERNARDO, 2012), o que auxilia na replicabilidade das análises e permite a sua utilização e comparação com dados de outros pesquisadores.

Todos os dados craniométricos contemplados na planilha de medidas cranianas foram retirados da compilação disponibilizada no banco de dados *Human Origins Database* e do banco de dados *Peter Brown's Australian & Asian Palaeoanthropology*. Como explicado anteriormente, o primeiro banco se trata de uma compilação de dados métricos tomados por vários pesquisadores, sendo eles: Weidenreich (1943); Arambourg (1963); Tobias (1967); Rak & Howell (1978); Kimbel, Johanson, & Coppens (1982); Leakey & Walker (1988); Wood (1991)<sup>77</sup>; já o segundo banco se trata de uma compilação de dados realizada pelo antropólogo Peter Brown e disponibilizada em página *web* própria, nesse banco foram compilados apenas os dados referentes a craniometria de espécies hominínias ancestrais, no entanto, o banco conta ao total com uma gama maior de dados craniométricos de diferentes populações de *H. sapiens* recentes que serão posteriormente adicionados ao banco de dados principal formado e utilizado para esse trabalho.

Para relembrar, a planilha de medidas cranianas é formada por um total de 116 espécimes e 217 variáveis craniométricas evidenciadas na tabela 2.2. As variáveis são formadas pela gama proposta e padronizada por Howells (1973) e também por variáveis estimadas pelos próprios pesquisadores. Atualmente a planilha conta com um total de 4509 medidas, distribuídas entre os espécimes e suas variáveis.

---

<sup>77</sup> Por se tratarem de trabalhos antigos, não foi possível consegui-los na íntegra. Tendo isso em vista, esses trabalhos não serão referenciados separadamente, a referência será do próprio banco de dados no qual foram encontrados.

Tabela 2.2 – Variáveis craniométricas presentes na planilha de medidas cranianas. As variáveis se encontram escritas em inglês pois assim estavam no banco original, decidiu-se por manter na língua original, por ser a linguagem mais comumente empregada em trabalhos científicos.

| Variáveis contempladas pela planilha de medidas cranianas        |                                                  |                                          |                                                |                                                        |
|------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------------------|------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| Alveolar height (mm)                                             | Frontal torus breadth chord-arc index (unitless) | Glabella-opisthocranion (mm)             | Internal alveolar breadth at M3 (mm)           | Nasion-basion angle (degrees)                          |
| Anterior interorbital breadth (mm)                               | Porion-zygomatic process index (unitless)        | Biporionic breadth (mm)                  | Palatal height (mm)                            | Auricular height-breadth index (unitless)              |
| Anteroposterior thickness of glabella (Arc) (mm)                 | Orbitoalveolar brackets                          | Bregma-left pterion (Chord) (mm)         | Lambda thickness (O) (mm)                      | Bregma-right pterion chord-arc index (unitless)        |
| Anteroposterior thickness of the supraorbital torus (Arc) (mm)   | Facial Height/biporion brackets                  | Postglabellar sulcus-bregma (Arc) (mm)   | Bregma/lambda thickness (mm)                   | Bregma-left pterion chord-arc index (unitless)         |
| Anteroposterior thickness of the supraorbital torus (Chord) (mm) | Facial height/biorbital brackets                 | Postglabellar sulcus-bregma (Chord) (mm) | Parietal eminence thickness (mm)               | Postglabellar sulcus-bregma chord-arc index (unitless) |
| Bijugal breadth (mm)                                             | Maxillo-alveolar index (unitless)                | Mastoid length (mm)                      | P3 interalveolar distance (mm)                 | Occipital condyle angle (degrees)                      |
| Bimaxillary breadth (mm)                                         | Porion-subnasale index (unitless)                | Maximum parietal breadth (mm)            | M2 interalveolar distance (mm)                 | Altitudinal index (unitless)                           |
| Biorbital breadth (mm)                                           | Occipital condyle shape index (unitless)         | Porion height (mm)                       | Inter canine distance (mm)                     | Mandibular fossa angle (degrees)                       |
| Bizygomatic breadth (mm)                                         | Palatal index (unitless)                         | Minimum frontal breadth (mm)             | P4 interalveolar distance (mm)                 | Cranial index (unitless)                               |
| Depth of articular eminence (mm)                                 | Mandibular fossa breadth (Chord)                 | Inion-opisthion (Chord) (mm)             | Foramen magnum area (Computed) (mm)            | Superior facial index II (unitless)                    |
| Depth of postglenoid process (mm)                                | Mandibular fossa length (Arch)                   | Lambda-inion (Arc) (mm)                  | M1 alveolus-porion (mm)                        | Superior facial index I (unitless)                     |
| Foramen magnum length (mm)                                       | Occipital torus breadth                          | Parietal lambdoid length (Arc) (mm)      | Masseter attachment-porion (mm)                | Length-breadth chord index (unitless)                  |
| Foramen magnum maximum width (mm)                                | Postorbital breadth                              | Bregma-asterion (Chord) (mm)             | Zygomatic process-porion (mm)                  | Lower-upper occipital scale arc index (unitless)       |
| Frontal torus breadth (Arc) (mm)                                 | Zygomaticoalveolar height                        | Bregma-right pterion (Chord) (mm)        | External occipital protuberance thickness (mm) | Temporal chord-arc index (unitless)                    |
| Frontal torus breadth (Chord) (mm)                               | Orbitoalveolar Height/Facial height              | Bregma-left pterion (Arc) (mm)           | Asterion thickness (O) (mm)                    | Sagittal chord-arc index (unitless)                    |

|                                                                                  |                                                                                 |                                             |                                                                                         |                                                               |
|----------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|
| Incisive canal-palatomaxillary suture (mm)                                       | Biasterionic-supramastoid breadth                                               | Superior facial height (mm)                 | Nasal profile angle (degrees)                                                           | Anteroposterior supraorbital torus chord-arc index (unitless) |
| Inferior breadth of nasal bones (mm)                                             | Sulcus/bregma thickness (F)                                                     | Parietal coronal breadth (Arc) (mm)         | Alveolare-porion (mm)                                                                   | Occipital sagittal length chord-arc index (unitless)          |
| Infratemporal fossa depth (mm)                                                   | Vertical thickness of occipital torus                                           | Parietal lambdoid length (Chord) (mm)       | Ectoconchion--porion (mm)                                                               | Biasterionic breadth chord-arc index (unitless)               |
| Malar thickness (mm)                                                             | Mandibular fossa breadth (mm)                                                   | Entoglenoid breadth (mm)                    | Pterion thickness (P) (mm)                                                              | Auricular height-length index (unitless)                      |
| Maxillo-alveolar breadth (mm)                                                    | Glabellar thickness (Frontal)                                                   | Occipital sagittal length (Chord) (mm)      | Frontal squame angle (degrees)                                                          | Orbital index (unitless)                                      |
| Maxillo-alveolar length (mm)                                                     | Mandibular fossa breadth (Arch)                                                 | Inion-opisthion (Arc) (mm)                  | Occipital condyle area (Computed) (mm)                                                  | Zygomatoco-maxillary index (unitless)                         |
| Maximum nasal width (mm)                                                         | Zygomatocoalveolar height/Facial height                                         | Bregma-right pterion (Arc) (mm)             | Pterion thickness (T) (mm)                                                              | Coronal chord-arc index (unitless)                            |
| Minimum malar height (mm)                                                        | Glabella/bregma thickness (mm)                                                  | Interentoglenoid breadth (mm)               | Lambda thickness (P) (mm)                                                               | Auricular height-biporionic index (unitless)                  |
| Nasal height (mm)                                                                | Calvarial/Length                                                                | Parietal sagittal length (Chord) (mm)       | Asterion thickness (T) (mm)                                                             | Lambdoid chord-arc index (unitless)                           |
| Occipital condyle maximum length (mm)                                            | Interpostglenoid                                                                | Bregma-asterion (Arc) (mm)                  | Zygo-orbitale-porion (mm)                                                               | Occipito-parietal arc index (unitless)                        |
| Occipital condyle maximum width (mm)                                             | Mandibular fossa length (Chord)                                                 | Lambda-inion (Chord) (mm)                   | Zygomaxillare-porion (mm)                                                               | Occipito-parietal chord index (unitless)                      |
| Orbital breadth (mm)                                                             | Porion-M1 index (unitless)                                                      | Supramastoid breadth (mm)                   | Bregma thickness (F) (mm)                                                               | Tranverse fronto-parietal index (unitless)                    |
| BieCaF Br - direct tranverse breadth between the centers of the carotid foramina | Bi-FoOv Br - direct tranverse breadth between the centers of the foramina ovale | Maximum breadth across mastoid process (mm) | Ca-FoOv Lt - direct length between the centers of the carotid foramen and foramen ovale | Frontal-supramastoid index (unitless)                         |
| Orbitale - zygomaxillare (mm)                                                    | Orbital height (mm)                                                             | Biasterionic breadth (Chord) (mm)           | Bregma thickness (P) (mm)                                                               | Fronto-temporal index (unitless)                              |
| Outer alveolar breadth (mm)                                                      | Porion-alveolare index (unitless)                                               | Maximum temporal breadth (mm)               | M3 interalveolar distance (mm)                                                          | Vertical index (unitless)                                     |
| Palate breadth (mm)                                                              | Biasterionic-biauricular breadth                                                | Biasterionic breadth (Arc) (mm)             | Alveolar profile angle (degrees)                                                        | Subnasal projection index (unitless)                          |

|                                                   |                                       |                                       |                                  |                                              |
|---------------------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------------------|
| Palate length A (mm)                              | Porion-opisthocranion                 | Occipital sagittal length (Arc) (mm)  | Occipital squame angle (degrees) | Interorbital index (unitless)                |
| Palate length B (mm)                              | Biporionic-biauricular breadth        | Biasterionic breadth (Chord) (mm)     | Facial angle (degrees)           | Zygomatiko-suprafacial index (unitless)      |
| Rhinion-nasospinale (mm)                          | Facial Ht/biorbital/Calvarial Lgt     | Parietal sagittal length (Arc) (mm)   | Glabella-porion (mm)             | Bregma-asterion chord-arc index (unitless)   |
| Sagittal length of nasal bones (Arc) (mm)         | bi-Mastoidale                         | Parietal temporal length (Arc) (mm)   | Rhinion-porion (mm)              | Lambda-inion chord-arc index (unitless)      |
| Sagittal length of nasal bones (Chord) (mm)       | Biauricular breadth                   | Parietal temporal length (Chord) (mm) | Nasion-porion (mm)               | Sagittal-coronal arc length index (unitless) |
| Subnasale-prosthion (Chord) (mm)                  | Nasal index (unitless)                | Prosthion-inion (mm)                  | I1-I2 alveolar length (mm)       | Nasion-opisthion angle (degrees)             |
| Subnasale-prosthion (Horizontal) (mm)             | Nasal aperture index (unitless)       | Posterior cranial length (mm)         | Canine alveolus breadth (mm)     | Foramen magnum angle (degrees)               |
| Subnasale-prosthion (Vertical) (mm)               | Nasal bone width index (unitless)     | Basion-bregma (mm)                    | P3-P4 alveolar length (mm)       | Petromedian angle (degrees)                  |
| Superior breadth of nasal bones (mm)              | bi-stephanic breadth                  | Parietal coronal breadth (Chord) (mm) | Subnasale-porion (mm)            | Inion-opisthion chord-arc index (unitless)   |
| Superior facial breadth (mm)                      | Foramen magnum shape index (unitless) | Basion-nasion (mm)                    | M1-M3 alveolar length (mm)       | Tympanomedian angle (degrees)                |
| Vertical thickness of the supraorbital torus (mm) | Mandibular Fossa index (unitless)     | Glabella-bregma (Arc) (mm)            | Stephanion thickness (mm)        | Glabella-bregma chord-arc index (unitless)   |
| Width temporal gutter (mm)                        | Postorbital constrict - biauricular   | Glabella-bregma (Chord) (mm)          | Asterion thickness (P) (mm)      | Posterior cranial length index (unitless)    |
| Mandibular fossa depth                            | Superior facial length (mm)           |                                       |                                  |                                              |

---

### 2.1.3 O sorriso ancestral: evidenciando as planilhas métricas dentais

Além do crânio, a utilização de dentes para análises de ancestralidade é bastante empregada, isso se dá por principalmente dois fatores: o primeiro é que os dentes possuem uma

alta taxa de preservação no registro fóssil devido a sua constituição<sup>78</sup> que proporciona resistência e durabilidade (BARTOLOMUCCI, 2006); o segundo fator é a taxa de herdabilidade da morfologia dental, que varia entre 60% e 80%, uma taxa que indica forte influência genética na determinação da forma da dentição (SCOTT, 1997).

A arcada dentária é formada por 20 dentes decíduos e 32 dentes permanentes, sendo os permanentes compostos por quatro incisivos, dois caninos, quatro pré-molares e seis molares na parte inferior (mandibular) e na parte superior (maxilar). O dente é dividido morfologicamente em três porções: coroa, colo e raiz. Possuem planos limitantes<sup>79</sup> diferentes dos utilizados para delimitar o crânio humano, sendo eles: lingual (face voltada para a língua), labial (face voltada para os lábios, em incisivos e caninos), bucal (para pré-molares e molares, pois não estão em contato com os lábios), mesial (face voltada para o ponto entre os dois incisivos centrais, chamada face anterior), distal (face voltada para a parte posterior da boca, oposta a mesial) (BUIKSTRA & UBELAKER, 1994).

A coroa dentária é constituída por cúspides<sup>80</sup>. As cúspides variam em quantidade de acordo com o tipo de dente. Os incisivos e caninos possuem uma cúspide apenas. Os pré-molares possuem duas cúspides, uma lingual e uma facial. Os molares possuem um número variável de cúspides, com mínimo de três cúspides para molares superiores e quatro cúspides para os inferiores (BARTOLOMUCCI, 2006). Nos molares superiores cada cúspide possui sua própria denominação, sendo elas: hipocone (disto-lingual), metacone (disto-facial), paracone (meso-facial) e protocone (meso-lingual) (BARTOLOMUCCI, 2006). Segundo Bartolomucci (2006) esses dentes também podem apresentar outras quatro cúspides menores, sendo elas: a quinta cúspide (entre hipocone e metacone), a cúspide mesial (entre paracone e protocone), a cúspide paraestilo (superfície bucal entre paracone e metacone) e a carabellis (superfície lingual no protocone). Ainda segundo a autora os molares inferiores se diferem dos superiores, pois possuem suas cúspides numeradas de 1 a 7 onde quatro sempre se encontram presentes. O número de cúspides, suas diferentes formas e tamanhos, e o número de raízes que podem ser vistos nos dentes são caracterizados por variáveis não-métricas dentárias (BARTOLOMUCCI, 2006).

---

<sup>78</sup> O dente é formado por 95% de matéria mineral, sendo o esmalte o produto mais duro do corpo humano (BARTOLOMUCCI, 2006).

<sup>79</sup> Planos imaginários utilizados para circunscrever os limites corpóreos são importantes para determinar a posição e direção dos ossos e dentes.

<sup>80</sup> Elevações da coroa.

As medições dentárias fornecem informações importantes quanto as relações de parentesco e de tendências evolutivas (BUIKSTRA & UBELAKER, 1994). Essas medidas são tomadas a partir dos pontos limitantes expostos anteriormente. Segundo Buikstra e Ubelaker (1994) ao menos três medições devem ser tomadas para a realização de análises, são elas: diâmetro mesiodistal, diâmetro bucolingual e, ou, labiolingual, e a altura da coroa.

As planilhas métricas de dentes mandibulares e maxilares são formadas, respectivamente, por um total de 1589 e 1580 espécimes, contemplando 65 variáveis para os dentes mandibulares (tabela 2.3) e 51 variáveis para os dentes maxilares (tabela 2.4). Ambos contém dentes permanentes e decíduos<sup>81</sup>. Ao todo o banco de dentes mandibulares conta com 19971 dados métricos, já o banco de dentes maxilares conta com um total de 16094 dados métricos.

Os caracteres craniodentais são de suma importância para a realização de análises de biodistância. Contudo, especialistas devem se ater aos fatores biológicos (e também culturais)<sup>82</sup> que podem dificultar a detecção dos caracteres para análise e gerar distorções nos resultados obtidos, para isso esses fatores devem ser identificados e considerados dentro da população estudada a fim de minimizar sua influência nas análises. Além disso, para análises de biodistância, Bartolomucci (2006) salienta a utilização apenas de dentes permanentes, pois os dentes decíduos não possuem graus correspondentes as variáveis dos permanentes, contudo, um estudo recente realizado por Paul & Stojanowski (2017) demonstrou que os dentes decíduos se mostraram indicadores mais confiáveis de parentesco biológico.

Para fins complementares de análise também se utilizarão os dados de dentes decíduos obtidos. Contudo, devido à baixa concentração (pela baixa preservação) de decíduos no registro fóssil, as análises serão reduzidas. Os dentes mandibulares decíduos são compostos por um total de 11 espécies hominínias, 6 variáveis e 152 medidas. Já os dentes maxilares decíduos são compostos por um total de 10 espécies, 5 variáveis e 102 medidas. Para fins ilustrativos as variáveis que compõem os dentes decíduos serão destacadas nas respectivas tabelas das variáveis dentais (Tabela 2.3 e 2.4).

---

<sup>81</sup> Popularmente conhecidos como dentes de leite.

<sup>82</sup> As populações estudadas aqui não possuíam cultura. Nesse caso, a atenção deve ser direcionada apenas a fatores biológicos, como condições nutricionais e patologias, por exemplo (BARTOLOMUCCI, 2006). Para populações com cultura desenvolvida, cientistas devem se ater também a possíveis fatores sociais, como desgaste não-mastigatório e mutilações, por exemplo.

Tabela 2.3 – Variáveis contempladas pela planilha de medidas de dentes mandibulares. Destacado em negrito as variáveis abarcadas pelos dentes decíduos.

| Variáveis contempladas pela planilha de medidas de dentes mandibulares |                                                  |                                                        |                                                           |                                                          |
|------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| Área cúspide bucal (mm)                                                | Área da cúspide entoconid II reconstruída (mm)   | Comprimento mesial da raiz (mm)                        | Altura Máxima do Dente (mm)                               | Volume da Dentina da raiz (mm <sup>3</sup> )             |
| <b>Área da base da coroa (mm)</b>                                      | Área da cúspide Hipoconid (mm)                   | Crista distal trigonal (contagem)                      | Altura da Coroa (mm)                                      | Volume pulp de todo o dente (mm <sup>3</sup> )           |
| Área da coroa (mm)                                                     | Área da cúspide hipoconulid I (mm)               | Crista Entoconid-hypoconulid (contagem)                | Diâmetro Cervical Mesiodistal (mm)                        | Dentina e volume pulp de todo o dente (mm <sup>3</sup> ) |
| <b>Área da coroa (Computada) (mm)</b>                                  | Área da cúspide hipoconulid II reconstruída (mm) | Deflexão de vinco (contagem)                           | Diâmetro Cervical Bucolingual (mm)                        | Bucolingual anterior (mm)                                |
| Área da cúspide lingual (mm)                                           | Área da cúspide Metaconid I (mm)                 | <b>Diâmetro bucolingual coroa (mm)</b>                 | Altura da Raiz (mm)                                       | Bucolingual posterior (mm)                               |
| Desgaste oclusal (contagem)                                            | Área da cúspide metaconid II reconstruída (mm)   | Diâmetro bucolingual da coroa (Hypoconid) (mm)         | Diâmetro Mesiodistal da Raiz (mm)                         | Mínimo diâmetro da coroa (Mn)                            |
| <b>Diâmetro labiolingual coroa (mm)</b>                                | Área da cúspide protoconid (mm)                  | Diâmetro bucolingual da coroa (Protoconid) (mm)        | Diâmetro Bucolingual da raiz                              | Máximo diâmetro da coroa (Mn)                            |
| <b>Diâmetro mesiodistal da coroa (mm)</b>                              | Área protostylid (mm)                            | Forma da raiz (contagem)                               | Volume da Raiz (mm <sup>3</sup> )                         | Distância da linha do esmalte bucal para a ponta         |
| Fissura longitudinal medial (contagem)                                 | Área Talonid (mm)                                | Número de cúspide (contagem)                           | Volume do esmalte da Coroa (mm <sup>3</sup> )             | Comprimento da coroa (mm)                                |
| <b>Índice da forma da coroa (sem unidade)</b>                          | Comprimento da raiz (mm)                         | Protostylid (mm)                                       | Dentina Coronal e Volume pulp da Coroa (mm <sup>3</sup> ) | Área de superfície da raiz (mm <sup>2</sup> )            |
| Área C6 (mm)                                                           | Comprimento da raiz (raiz mesial) (mm)           | Tuberculo intermedium/lingual da cúspide/C7 (contagem) | Volume da Dentina da Coroa (mm <sup>3</sup> )             | Área cervical (mm <sup>2</sup> )                         |
| Área C7 (mm)                                                           | Comprimento da raiz (raiz distal) (mm)           | Tuberculo sextum/distal da cúspide/C6 (contagem)       | Volume pulp da coroa (mm <sup>3</sup> )                   | Volume da coroa (mm <sup>3</sup> )                       |
| Área da cúspide Entoconid I (mm)                                       | Comprimento distal da raiz (mm)                  | Padrão de fissura (contagem)                           | Volume pulp da raiz (mm <sup>3</sup> )                    | Superfície do EDJ (mm <sup>2</sup> )                     |

Tabela 2.4 – Variáveis contempladas pela planilha de medidas de dentes maxilares. Destacado em **negrito** as variáveis abarcadas pelos dentes decíduos.

| Variáveis contempladas pela planilha de medidas de dentes maxilares |                                        |                                                           |                                                          |                                           |
|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-------------------------------------------|
| Área bucal cúspide (mm)                                             | Área hipocone (mm)                     | Altura da Coroa (mm)                                      | Diâmetro Mesiodistal da Raiz (mm)                        | Área cervical (mm <sup>2</sup> )          |
| <b>Área da base da coroa (mm)</b>                                   | Área metacone (mm)                     | Altura da Coroa Vestibular (mm)                           | Diâmetro Bucolingual da Raiz (mm)                        | Espessura oclusal máxima (B) (mm)         |
| Área da coroa (mm)                                                  | Área paracone (mm)                     | Altura da Coroa Lingual (mm)                              | Volume pulp da coroa (mm <sup>3</sup> )                  | Espessura oclusal máxima (L) (mm)         |
| Área da coroa (Computada) (mm)                                      | Área protocone (mm)                    | Diâmetro Cervical Mesiodistal (mm)                        | Volume pulp da raiz (mm <sup>3</sup> )                   | Espessura lateral máxima (B) (mm)         |
| Área da cúspide lingual (mm)                                        | Complexo Carabelli (contagem)          | Diâmetro Cervical Bucolingual (mm)                        | Volume pulp de todo dente (mm <sup>3</sup> )             | Espessura lateral máxima (L) (mm)         |
| Desgaste oclusal (contagem)                                         | Crista oblíqua (contagem)              | Altura da Raiz (mm)                                       | Dentina e volume pulp de todo o dente (mm <sup>3</sup> ) | Espessura da ponta da cúspide (B) (mm)    |
| <b>Diâmetro labiolingual coroa (mm)</b>                             | Cúspide distal (contagem)              | Comprimento da Raiz (mm)                                  | Bucolingual anterior (mm)                                | Espessura da ponta da cúspide (L) (mm)    |
| <b>Diâmetro mesiodistal da coroa (mm)</b>                           | <b>Diâmetro bucolingual coroa (mm)</b> | Volume da Raiz (mm <sup>3</sup> )                         | Bucolingual posterior (mm)                               | Área da dentina (mm <sup>2</sup> )        |
| Fissura longitudinal medial (contagem)                              | Número de cúspide (contagem)           | Volume do esmalte da Coroa (mm <sup>3</sup> )             | Comprimento da coroa (mm)                                | Volume da Dentina (mm <sup>3</sup> )      |
| <b>Índice da forma da coroa (sem unidade)</b>                       | Altura Máxima do Dente (mm)            | Dentina Coronal + Volume pulp da Coroa (mm <sup>3</sup> ) | Área de superfície da raiz (mm <sup>2</sup> )            | Área da superfície EDJ (mm <sup>2</sup> ) |
| Área do esmalte (mm <sup>2</sup> )                                  |                                        |                                                           |                                                          |                                           |

#### 2.1.4 Um grupo “virado em perna”<sup>83</sup>: apresentando os dados métricos de membros

A planilha de membros começou a ser formada a partir do achado de alguns artigos que despertaram o interesse de se trabalhar com esse tipo de dados no futuro (ver STEUDEL-NUMBERS & TILKENS, 2004; BERGER *et al*, 2010; HAILE-SELASSIE *et al*, 2010;

<sup>83</sup> Termo gaúcho comumente utilizado para designar pessoas de estatura alta.

PONTZER *et al*, 2010, para exemplos de trabalhos que trazem dados métricos de membros). Por se tratar de uma planilha iniciada recentemente, em comparação com as outras, a quantidade de dados compilados se encontra em menor número. Contudo, para fins de análises complementares se achou pertinente a utilização e execução de análises a partir desses dados.

Segundo Holliday (1997) as proporções corpóreas variam conforme o clima ao qual o indivíduo está inserido, ou seja, correspondem ao menos em parte a seleção climática. Ao observar as diferenças corporais entre diferentes espécies de animais homeotérmicos de diferentes regiões geográficas, notou-se que aqueles que se encontravam mais próximos dos polos possuíam maior massa corporal e extremidades mais curtas<sup>84</sup>, em relação a seus coespecíficos que viviam em regiões mais próximas a linha do equador (HOLLIDAY, 1997; WATT *et al*, 2010). Essa relação ocorre, segundo seus proponentes, devido a minimização da relação da área de superfície pelo volume dos corpos dos animais homeotérmicos. A diminuição da superfície facilita a conservação do calor interno em regiões mais frias, já que a perda de calor nos animais está diretamente ligada ao tamanho de sua área (HOLLIDAY, 1997; WATT *et al*, 2010).

Mesmo com evidências de resposta a diferentes climas, pesquisas ontogenéticas assim como análises realizadas com migrantes, demonstraram que as dimensões corporais parecem responder substancialmente ao componente genético, e que, portanto, pouco respondem as pressões seletivas (HOLLIDAY, 1997). Diferentes estudos realizados com esquimós, aborígenes australianos, populações afro-americanas e euro-americanas apontaram que suas características corpóreas se manifestam no início da vida fetal, indicando alta codificação genética no seu desenvolvimento (ver HOLLIDAY, 1997, para a referência aos trabalhos). Além desses fatores, Holliday (1997) também pontua que características relacionadas a forma do corpo humano demonstram ser mais resistentes à estressores externos, como déficit nutricional ou doenças, em comparação a características relacionadas ao tamanho.

Todas as evidências abordadas acima sugerem que as proporções corpóreas demonstram ser bons marcadores filogenéticos. Ainda segundo Holliday (1997), estudos relacionados a forma corporal podem fornecer pistas para dispersões evolutivas de curto e longo prazo.

Restringindo o olhar para o táxon primata, muitos clados, incluindo o Hominínio, apresentam alta diversidade nas proporções de seus membros (STEUDEL-NUMBERS & TILKENS, 2004). Segundo Richmond e colaboradores (2002), as variações observadas nos membros tanto anteriores quanto posteriores dos primatas atuais possuem alta correlação com

---

<sup>84</sup> O aumento de massa corporal é conhecido como regra de Bergmann, já a relação de encurtamento dos membros é conhecida como regra de Allen (HOLLIDAY, 1997).

as suas diferenças de comportamento posicional<sup>85</sup>. Devido a isso, muitos trabalhos relacionados as proporções dos membros buscam a reconstrução das estratégias de locomoção entre os *taxa* fósseis (ver, HAILE-SELASSIE *et al*, 2012; WARD *et al*, 2012; GRUSS & SCHMITT, 2015, para alguns exemplos).

Os membros também são bons indicadores de relações filogenéticas (HOLLIDAY, 1997; RICHMOND *et al*, 2002). Segundo Mchenry & Brown (2008), os espécimes hominínios exibem em parte da sua anatomia pós-craniana um padrão semelhante, onde as espécies iniciais da linhagem apresentam corpos com características mais primitivas em relação as espécies posteriores. Pickering e colegas (2011) apontam que de modo geral, as espécies *Au. sediba*, *H. habilis* e *H. rudolfensis* apresentam características morfológicas que demonstram uma evolução adaptativa em direção ao grau de *Homo*, evidenciado na espécie *H. erectus*. Dentre essas características, as proporções corpóreas se destacam quanto ao aumento geral do tamanho do corpo, reorganização biomecânica da pelve para locomoção, alongamento relativo dos membros inferiores e características relacionadas a bipedia nos pés, como a presença de arco longitudinal por exemplo (PICKERING *et al*, 2011; WARD *et al*, 2011).

Para a realização das análises, a planilha de membros conta com um total de 224 espécimes e 18 variáveis com 2683 medidas. Os elementos pós-cranianos e suas respectivas variáveis estão expostas na tabela 2.5, a seguir.

Tabela 2.5 – Elementos pós-cranianos e suas respectivas variáveis.

| Fêmur              |                              |                    | Tíbia              |                        |
|--------------------|------------------------------|--------------------|--------------------|------------------------|
| Comprimento Máximo | Circunferência do eixo médio | Diâmetro da cabeça | Comprimento Máximo | Rotação da Tíbia       |
| Úmero              |                              | Rádio              | Metatarso 1        |                        |
| Comprimento Máximo | Diâmetro da cabeça           | Comprimento        | Comprimento Máximo | Diâmetro do eixo médio |
| Metatarso 3        |                              |                    | Metatarso 5        |                        |
| Comprimento Máximo | Diâmetro do eixo médio       |                    | Comprimento Máximo | Diâmetro do eixo médio |
| Metatarso 4        |                              |                    | Tálus              |                        |
| Comprimento Máximo | Diâmetro do eixo médio       |                    | Comprimento        | Comprimento da cabeça  |

<sup>85</sup> “*Positional Behavior*”, conceito muito utilizado na primatologia, de modo geral refere-se ao comportamento de uma espécie relacionada ao seu ambiente natural (ver HUNT, 1991).

### CAPÍTULO 3 – DA PRODUÇÃO DE MAPAS À ESTATÍSTICA MULTIVARIADA: UM MÉTODO POR ESSÊNCIA MULTIDISCIPLINAR

Segundo Pietrusewsky (2008), o estabelecimento de critérios de medição dos corpos de populações vivas (antropometria) e dos restos mortais (osteometria e craniometria), assim como os métodos de análises desses dados variados, podem ser considerados uma das maiores contribuições da Antropologia Biológica para a ciência. Inicialmente, a maior parte das medições e descrições visavam investigar a estrutura da população humana e suas relações biológicas passadas, assim como a atribuição de espécimes desconhecidos a *taxa* conhecidos (PIETRUSEWSKY, 2008). Segundo Buikstra e colaboradores (1990), esses primeiros esforços geraram interpretações equivocadas de vários pesquisadores que defendiam a ideia de que pela taxa de herdabilidade das características ser desconhecida, e sua probabilidade possivelmente baixa, as análises de distância biológica não seriam úteis para a avaliação de relações entre as populações ancestrais.

A distância biológica, ou biodistância, é definida como uma medida de divergência populacional que tem por base características poligênicas (BUIKSTRA *et al*, 1990). Usualmente as características poligênicas possuem componentes ambientais e genéticos, por esse fator as distâncias biológicas podem refletir tanto diferenças genéticas entre os *taxa*, quanto ambientais (BUIKSTRA *et al*, 1990). As análises de biodistância são utilizadas para reconstruir os processos evolutivos em populações ancestrais (fósseis) (BARTOLOMUCCI, 2006; PAUL & STOJANOWSKI, 2015). Essa se tornou uma importante ferramenta, pois nesses casos as verdadeiras distâncias genéticas geralmente não podem ser obtidas (BUIKSTRA *et al*, 1990). Está baseada no pressuposto de que as populações que compartilham traços entre si, que possuem concordância estatística na frequência das variáveis, estão mais intimamente relacionadas do que as populações que não compartilham os mesmos traços (LARSEN, 2002; BARTOLOMUCCI, 2006).

Os estudos de distância biológica são realizados a partir de duas classes de dados, métricos e não-métricos. Os dados métricos são medições ou índices lineares contínuos derivados dessas medidas, usados para evidenciar o tamanho e a forma dos ossos e dentes. Já os dados não-métricos são traços não-mensuráveis (discretos), normalmente descontínuos ou quase-contínuos. Sua contagem é realizada através da análise de presença ou ausência, podendo também incluir a existência de diferentes graus de expressão entre as duas categorias (BUIKSTRA *et al*, 1990; LARSEN, 2002; BARTOLOMUCCI, 2006; PIETRUSEWSKY, 2008).

De maneira geral, os estudos de biodistância esquelética examinam a variação na forma e tamanho dos ossos e dentes, uma vez que esses elementos biológicos possuem base genética (PIETRUSEWSKY, 2008). O intuito principal torna-se a definição dos padrões que demonstrem essas relações genéticas entre os grupos (BUIKSTRA *et al*, 1990), ou seja, demonstrar as relações de similaridade e dissimilaridade entre as populações ou subgrupos populacionais baseando-se na variação dos seus caracteres morfológicos (PAUL & STOJANOWSKI, 2015). Esse método se baseia no pressuposto de que os grupos que compartilham mais caracteres métricos e não métricos em comum, tendem a ser considerados mais relacionados do que os grupos que não os compartilham (LARSEN, 2002; PIETRUSEWSKY, 2008).

Dentre os elementos esqueléticos mais utilizados na reprodução de análises de distâncias biológicas destacam-se o crânio e os dentes. Segundo Manolis (2001), o estudo do material craniano possui enfoque diferenciado, pois as diferenças genéticas são expressas devido as suas diferentes taxas de crescimento. Com isso, as diferenças nos valores médios das medidas cranianas, de diferentes grupos, podem ser interpretadas como a expressão de diferenças na composição genética dos mesmos (MANOLIS, 2001). Os dados métricos dentais são comumente utilizados em análises macroevolutivas, principalmente devido a sua resiliência geral, e por consequência, grau elevado de preservação no registro fóssil (PAUL & STOJANOWSKI, 2015; PAUL *et al*, 2020). Além disso, a forma e tamanho dentários são fortemente determinados pelo genótipo (LUNA, 2015; PAUL & STOJANOWSKI, 2015). Depois de formados não sofrem com remodelagens plásticas, como os ossos por exemplo, o que faz diferentes especialistas apontarem os dentes como melhor marcador evolutivo, devido a sua evolução conservadora (LARSEN, 2002; PAUL & STOJANOWSKI, 2015).

As análises de biodistância podem fornecer informações tanto sobre as relações biológicas intrapopulacionais (dentro dos grupos), quanto interpopulacionais (entre os grupos) (BUIKSTRA *et al*, 1990). Possibilita identificar as fronteiras populacionais, os grupos familiares consanguíneos, os padrões de residência e de fluxo de trocas gênicas ligado aos casamentos (exogamia) (BARTOLOMUCCI, 2006). A obtenção dessas relações se torna possível através da utilização de análises estatísticas multivariadas e suas ferramentas de análise, sendo comum a utilização de análises de componente principal, função discriminante, análises de *cluster* e escalas multidimensionais, por exemplo. (LARSEN, 2002; BARTOLOMUCCI, 2006; PIETRUSEWSKY, 2008).

Nos princípios da década de 1980 houve a expansão no desenvolvimento de novos métodos estatísticos aplicados aos problemas relacionados a variação biológica pré-histórica

(BUIKSTRA *et al*, 1990). Dentre essas novidades estava o uso do método de correlação de matrizes em conjunto com o uso de métodos de permutação para avaliação de significância (BUIKSTRA *et al*, 1990). Seguindo essa metodologia, para esse trabalho serão realizadas análises a partir da produção de três tipos de matrizes. Essas matrizes serão produzidas a partir de diferentes dados extraídos dos ancestrais da linhagem hominínia. Esses três tipos de matrizes foram denominados: Morfológicas, formadas a partir dos dados métricos dos fósseis hominínios; Geográficas, formadas a partir dos dados de dispersão geográfica dos fósseis; e Filogenéticas, formadas a partir de trabalhos filogenéticos recentes. Os métodos empregados para formação de cada tipo de matriz serão evidenciados a seguir.

### 3.1 Mas não era de Humanas?: entendendo a Estatística Multivariada

Todo estudo voltado a explicação de um fenômeno, independentemente de sua natureza, deve passar primariamente pela coleta e posterior análise de dados (JOHNSON & WICHERN, 2007). A estatística é um método utilizado para a coleta, organização, descrição, análise e interpretação de dados (MACHADO *et al*, 2004). Boa parte dos fenômenos estudados, e isso inclui o estudo dos ancestrais humanos, requerem uma larga quantidade de informações sobre diferentes tipos de variáveis (JOHNSON & WICHERN, 2007). A utilização de métodos estatísticos torna possível a análise dos dados e, por conseguinte, a fundamentação de interpretações perante determinadas condições e situações (MACHADO *et al*, 2004). Como os dados aqui analisados requereram medições simultâneas em variáveis diversas, o escopo metodológico estatístico utilizado será o da análise multivariada (JOHNSON & WICHERN, 2007).

Bernardo (2007) define a estatística multivariada como todos os métodos que analisam de forma simultânea diversas medidas em cada indivíduo ou objeto de estudo. Ainda segundo o autor, um dos objetivos da estatística multivariada é a simplificação dos dados, pois reduz o número de dimensões sem prejudicar a maior parcela de variância contida no conjunto de variáveis amostradas.

A estatística multivariada não possui apenas uma técnica padrão de análise (JOHNSON & WICHERN, 2007). Devido a isso, Johnson & Wichern (2007) apontam a complexidade de se estabelecer um esquema de classificação para as técnicas multivariadas que seja amplamente aceito. Ainda segundo os autores, uma classificação se refere a distinção entre as técnicas utilizadas para estudar os relacionamentos interdependentes e os relacionamentos dependentes,

enquanto outra classificação define as técnicas segundo o número de populações e de conjuntos de variáveis no estudo realizado.

Independentemente da falta de consenso quanto a uma classificação das técnicas, essas devem ser realizadas invariavelmente com o auxílio de computadores. Ao longo dos anos são notórios os avanços tecnológicos. Tecnologias voltadas para a computação foram, e seguem sendo, acompanhadas pelo desenvolvimento de softwares estatísticos bastante sofisticados, o que torna a etapa de análise mais simples e dinâmica. Para a realização da preparação dos dados e posterior análise foram utilizados os programas computacionais: Microsoft Excel (2016), Statistica (STATSOFT, 2007) e R (R Core Team, 2020).

Para saber qual análise estatística deve ser utilizada, deve-se primeiramente definir o problema de estudo e os objetivos do mesmo, para a partir disso escolher a técnica (ou técnicas) multivariada mais apropriada (BERNARDO, 2007; JOHNSON & WICHERN, 2007). Segundo Johnson & Wichern (2007), os objetivos das pesquisas que se mostram mais concordantes com os métodos de estatística multivariada são:

- 1) Redução dos dados ou simplificação estrutural geral: o objetivo é representar os dados da forma mais simples sem comprometer a sua integridade. Visa facilitar a interpretação de quem pesquisa;
- 2) Classificação e agrupamento dos elementos: objetos ou variáveis são agrupados de acordo com a similaridade de suas medidas. Dependendo dos elementos estudados pode haver a necessidade de se utilizar regras para definição dos agrupamentos;
- 3) Investigação da relação de dependência entre as variáveis: relevante para entender a natureza das relações entre as variáveis, se são todas independentes umas das outras ou se há algum tipo de dependência entre uma ou mais;
- 4) Predição: as relações entre as variáveis são determinadas com o intuito de prever os valores de uma ou mais variáveis com base na observação dessa determinação inicial;
- 5) Produção e teste de hipóteses: criação de hipóteses específicas geradas a partir da avaliação de populações multivariadas e testadas. Utilizado para validar suposições ou reforçar princípios anteriores;

Como exposto no capítulo anterior, para esse trabalho serão realizadas análises de caracteres morfológicos com o intuito de compreender as relações de similaridade e dissimilaridade entre diferentes *taxa* hominínios. Para isso, os métodos estatísticos mais adequados são os relacionados a interdependência<sup>86</sup>. Por fim, deve-se definir as técnicas

---

<sup>86</sup> Nessa técnica todas as variáveis são analisadas como um conjunto, não há separação entre as mesmas (BERNARDO, 2007).

estatísticas mais apropriadas tendo por base as características das variáveis obtidas, questões como tamanho amostral e tipos de variáveis (métricas ou discretas), além das particularidades de cada técnica multivariada (BERNARDO, 2007; JOHNSON & WICHERN, 2007).

### 3.1.1 Tem peça faltando nesse jogo: a produção das Matrizes Morfológicas

Os dados multivariados surgem quando há a necessidade de se estudar uma série de variáveis em conjunto. Para isso, os valores devem ser registrados (organizados) para cada indivíduo distinto. A organização dos dados em forma de matriz facilita sua exposição e permite que os cálculos estatísticos sejam realizados de forma ordenada e eficiente (JOHNSON & WICHERN, 2007). Atualmente muitos softwares utilizam linguagens e pacotes estatísticos que realizam operações em matrizes. Para a produção das Matrizes Morfológicas, optou-se pelos métodos estatísticos de Análise de Componente Principal (PCA), seguido da Análise de Agrupamento (*Cluster*). Contudo, por se tratarem de dados métricos extraídos de material fóssil, as variáveis tiveram que receber um tratamento inicial.

Embora tenha se conseguido uma considerável quantidade de dados, as planilhas de medidas possuem uma extensa quantia de valores faltantes (*missing values*). Lidar com a falta de dados é comum quando se trabalha com material fóssil devido as questões de baixa preservação do objeto de estudo (processo tafonômico). Lamentavelmente, a maioria das análises multivariadas necessitam que os conjuntos de dados estejam completos, por esse fator, muitas análises não podem ser aplicadas aos conjuntos de dados fósseis (incompletos) (KENYHERCZ & PASSALACQUA, 2016). Para suprir o problema da incompletude dos dados, Howells (1973) sugeriu três possíveis abordagens: a primeira seria utilizar a média da série para suprir as faltas na variável; a segunda abordagem seria utilizar uma estimativa, a partir de fórmulas de regressão; e a terceira abordagem era fazer uma “suposição cuidadosa” com base no tamanho e forma geral do fóssil (crânio, nesse caso). Todas as três propostas de Howells (1973) foram severamente julgadas (KENYHERCZ & PASSALACQUA, 2016).

Embora seja uma abordagem bastante criticada, optou-se nesse trabalho pelo tratamento dos dados através da sua média (KENYHERCZ & PASSALACQUA, 2016). A média foi utilizada em dois momentos, primeiro para restringir os dados ao nível de espécie. A média aritmética é uma técnica estatística descritiva que fornece o valor central de um conjunto de números (JOHNSON & WICHERN, 2007). Como as planilhas foram organizadas a partir dos dados dos espécimes fósseis, cada espécie conta com um número ( $n$ ) de indivíduos, o que por

si só aumentava a quantidade de dados faltantes. Por esse motivo foram extraídas as médias aritméticas de todas as variáveis para cada espécie, passando os dados, assim, para o nível específico.

Com os dados organizados em espécies, foram realizadas médias para cada variável novamente, o resultado dessas médias foi inserido no lugar dos dados ausentes. Uma das vantagens de se utilizar substituição pela média é que os dados adicionados não influenciam na integridade dos dados existentes, por outro lado essa também é a sua desvantagem. Com a substituição pela média nenhuma informação nova é obtida, os dados substituídos são, essencialmente, ruído na análise (KENYHERCZ & PASSALACQUA, 2016).

Depois de todas as lacunas estarem preenchidas, como um dos critérios de seleção de variáveis para as análises foram geradas as variâncias de cada conjunto de variável. A variância é uma medida de dispersão que leva em consideração a totalidade dos valores da variável (MACHADO *et al*, 2004). É baseada nos desvios em torno da média aritmética e determina a média aritmética dos quadrados dos desvios (MACHADO *et al*, 2004; JOHNSON & WICHERN, 2007). A variância indica o quanto um conjunto de valores se encontra diversificado em relação ao valor de tendência central (do valor médio) (MACHADO *et al*, 2004). Quanto maior seu valor, maior a diversificação da amostra selecionada.

Além da utilização das métricas “originais”, optou-se por fazer um tratamento de todas as variáveis com Média Geométrica (GM). A GM define a média dos valores selecionados a partir de seus valores discrepantes (MCALISTER, 1879). Com o intuito de diminuir possíveis distorções nos dados causados pelo ambiente, realizou-se a divisão dos dados das variáveis pela GM extraída de cada uma, conforme a equação (figura 3.6). Com esse tratamento os dados passam a representar apenas características de forma sem interferência do tamanho. As análises foram feitas com ambos tipos de dados, tratados por GM e não tratados.

$$\text{Dado GM} = \frac{\text{Medida "original" da variável}}{\text{GM da variável}}$$

Figura 3.6 – Equação de tratamento dos dados pela média geométrica.

Depois dos dados devidamente tratados, as matrizes foram organizadas segundo diferentes critérios que serão evidenciados no próximo capítulo. Com a organização finalizada,

as matrizes foram transferidas para o programa computacional Statistica<sup>87</sup> (STATSOFT, 2007) onde foram realizadas as análises multivariadas.

A primeira análise realizada foi a Análise de Componente Principal (PCA). A PCA é a técnica estatística mais utilizada nos estudos de Antropologia Biológica devido a facilidade com que estabelece as relações de similaridades, e diferenças, entre os objetos de estudo (BERNARDO, 2007). Busca explicar a estrutura de variância-covariância em um conjunto de variáveis por meio de combinações lineares, tendo por objetivos a redução dos dados e sua interpretação (JOHNSON & WICHERN, 2007). As variáveis correlacionadas são condensadas e transformadas em variáveis não correlacionadas e independentes (AYRES *et al*, 2007). Essas variáveis independentes são dispostas em colunas perpendiculares combinadas de forma linear e em ordem decrescente de importância (AYRES *et al*, 2007).

As colunas de uma PCA são compostas por porcentagens (índices) cumulativas da variância contida nos dados originais. Cada coluna, ou componente, carrega a informação resumida de diversas variáveis, sendo que a primeira coluna detém o maior índice de variância que passa a decair ao longo da quantidade de componentes gerados (JOHNSON & WICHERN, 2007). Segundo Ayres *et al* (2007), os primeiros índices gerados são os denominados por Componentes Principais (PC). Ainda segundo os autores, as pesquisas devem se ater a utilização dos componentes que descrevem 80% ou mais da variação presente na amostra. Em alguns casos esses índices estão representados pelo primeiro e segundo componentes (AYRES *et al*, 2007).

A PCA pode ser realizada por dois meios, através da lógica de correlação entre as variáveis ou através da lógica de covariância entre as mesmas. Para esse trabalho, optou-se por realizar a PCA através da lógica de covariância, que determina a medida de dependência entre as variáveis (HARDLE & SIMAR, 2003). Os PCs são usualmente utilizados como intermediários em análises estatísticas (JOHNSON & WICHERN, 2007). Depois de gerados, os PCs foram utilizados na composição de gráficos bidimensionais e na análise de agrupamentos (*cluster*).

A utilização de gráficos estatísticos é bastante difundida no meio acadêmico. O gráfico é uma forma de se apresentar os dados estatísticos de uma maneira rápida e clara (MACHADO *et al*, 2004; AYRES *et al*, 2007). Por esse motivo se torna um importante instrumento de comunicação, pois poupa tempo e esforço na visualização dos dados pelo público em geral

---

<sup>87</sup> O Statistica é um sistema de análise de dados, gráficos, gerenciamento de banco de dados e desenvolvimento de aplicativos personalizados, possui uma ampla seleção de procedimentos analíticos básicos e avançados para aplicativos de negócios, mineração de dados, ciência e engenharia (STATSOFT, 2007).

(MACHADO *et al*, 2004; AYRES *et al*, 2007). Contudo, os gráficos não são utilizados apenas como meios de apresentação de dados, eles também podem ser utilizados como meios de análise.

Composto por um plano cartesiano formado pelos eixos X e Y. Os gráficos bidimensionais são gerados a partir da utilização dos dois primeiros PCs que determinam o valor de ambos eixos. A disposição das variáveis no plano bidimensional define as possíveis relações entre as mesmas. Variáveis que apresentam maior proximidade tendem a ser mais semelhantes entre si, enquanto as variáveis mais distantes tendem ao oposto.

Com a utilização dos quatro primeiros PCs foi realizada a Análise de *Cluster*. Essa análise fornece um meio informal de avaliação da dimensionalidade, identifica os grupos distantes e sugere hipóteses de relacionamentos entre os objetos analisados (HARDLE & SIMAR, 2003; JOHNSON & WICHERN, 2007). Segundo Ayres *et al* (2007), os *clusters* são formados pelos grupos que compõe a amostra em análise. Como a amostra estudada apresenta unidades de semelhança e diferença entre si, a análise de conglomerados avalia essas unidades e classifica os grupos de acordo com seus graus de semelhança (HARDLE & SIMAR, 2003; AYRES *et al*, 2007; JOHNSON & WICHERN, 2007).

Conforme apontado por Ayres *et al* (2007), a análise *cluster* é realizada a partir da definição de alguns critérios de procedimentos. Esses critérios são definidos no momento da análise de acordo com as características das variáveis estudadas. O primeiro critério a ser definido é o método de agregação, ou seja, qual será o ponto dentro da amostra que servirá de referência para se calcular as distâncias entre os grupos (AYRES *et al*, 2007). Para a formação dos *clusters* optou-se pelo método de Ward.

O algoritmo proposto por Ward não agrupa os grupos pela menor distância (HARDLE & SIMAR, 2003). O enfoque do método é o agrupamento com base na minimização da perda de informação (JOHNSON & WICHERN, 2007). São agrupadas aquelas amostras que não aumentam (muito) uma determinada medida heterogênea. O objetivo do método é unir os grupos de forma que a variação dentro dos mesmos não aumente drasticamente, com isso, os grupos consequentes são tão homogêneos quanto possível (HARDLE & SIMAR, 2003).

O segundo critério a ser definido é o tipo de distância. A distância é o parâmetro que define o grau de semelhança entre os grupos. Para esse trabalho optou-se pelo uso da Distância Euclidiana. A distância Euclidiana, também conhecida por Linha Reta<sup>88</sup>, define que cada

---

<sup>88</sup> *Straight-line*.

coordenada da amostra contribui de forma igual para o cálculo da distância (JOHNSON & WICHERN, 2007).

Depois de selecionados os critérios, os dendrogramas foram gerados. O dendrograma é a representação gráfica bidimensional da sequência de agrupamentos (HARDLE & SIMAR, 2003; JOHNSON & WICHERN, 2007). Exibe as observações, sequências e distâncias entre os *clusters*. Em sua representação o eixo vertical exibe os índices dos pontos, enquanto o eixo horizontal exibe a distância entre os grupos, grandes distâncias indicam agrupamentos de elementos heterogêneos (HARDLE & SIMAR, 2003). A partir do dendrograma conseguiu-se obter a matriz de distância entre os grupos analisados (Matriz Morfológica), essa matriz nada mais é do que a tradução da organização do dendrograma em formato matricial.

O dendrograma é o resultado final da análise, a partir dele pode-se chegar às conclusões quanto as relações de semelhança entre os objetos estudados, no caso desse trabalho, as possíveis relações de ancestralidade entre as espécies hominínias.

### 3.2 Situando as espécies no Planeta: GIS e a produção das Matrizes Geográficas

O Sistema de Informação Geográfica (GIS) é um sistema de aplicativo suportado por hardwares e operado através de softwares computacionais (DONGQING, 2008). A ciência GIS inclui a teoria, técnicas e aplicativos que sustentam o software GIS, assim como os processos de caracterização, medição, armazenamento e análise de todos tipos de fenômenos espaciais (ANEMONE *et al*, 2011). Possui por função coletar, gerenciar, manipular, simular e exibir dados espaciais baseados em bancos de dados geográficos (DONGQING, 2008). Utiliza metodologia analítica de modelagem geográfica, que permite organizar e avaliar informações geograficamente determinadas de diferentes formas, a fim de entender possíveis padrões e relacionamentos dentro dos dados (ANEMONE *et al*, 2011).

Segundo Dongqing (2008), o GIS teve origem no Canadá e Estados Unidos durante a década de 1960. Contudo, foi apenas na década de 1980, com o avanço vertiginoso da tecnologia computacional, que a tecnologia GIS se tornou mais madura quanto a sua capacidade de geoprocessamento e análise (DONGQING, 2008). A área da geografia foi a precursora na utilização do GIS em suas pesquisas, com o passar do tempo e a consequente socialização da aplicação do sistema os temas de pesquisa foram sendo ampliados para além da geografia, incluindo os mais diversos campos científicos (DONGQING, 2008).

Embora sua adesão tenha sido relativamente recente (ANEMONE *et al*, 2011), a utilização de GIS em trabalhos paleoantropológicos não é novidade. Tanto sua utilização para a confecção de mapas, bidimensionais e tridimensionais, para divulgação dos lugares de achados fósseis (ver CONROY, 2006, para um exemplo), quanto de trabalhos evidenciando métodos de utilização da ferramenta GIS na formação de mapas preditivos para realização de futuras prospecções (ver EGELAND *et al*, 2010, para um exemplo), são difundidos dentro da paleoantropologia. Para esse trabalho, além da utilização de GIS para formação de mapas expositivos, os dados geográficos foram utilizados também para a produção de matrizes de distância geográfica entre as espécies.

Para se trabalhar com GIS deve-se utilizar coordenadas cartesianas ou outro tipo de coordenada espacial suportada pelo software (ANEMONE *et al*, 2011). Os fenômenos geográficos são representados a partir de três modelos de dados: vetor, *raster* ou redes trianguladas irregulares (ANEMONE *et al*, 2011). Os fenômenos discretos são caracterizados através do modelo vetorial, suas localizações são representadas através de coordenadas (x,y) ou (x,y,z) (ANEMONE *et al*, 2011). Em um vetor cada ponto discreto, linha ou área, está vinculado a um registro, isto é, a um banco de dados que contém as informações descritivas, sejam quantitativas ou qualitativas dos atributos (ANEMONE *et al*, 2011).

Todos os dados geográficos foram trabalhados a partir do programa QGIS (v. 3.16.8 - Hannover)<sup>89</sup>. Os mapas foram produzidos com a utilização de arquivos vetoriais (*shapefile*). Para a montagem dos mapas utilizou-se: *shapefile* dos continentes, *shapefile* da divisão dos continentes pelo seu bioma, *shapefile* dos oceanos e *shapefile* contendo todos os rios e lagos do Planeta. Esses vetores foram encontrados em diferentes páginas *web* especializadas em dados para GIS<sup>90</sup>. Após a obtenção dos arquivos necessários para a formação do mapa, os pontos de dispersão dos espécimes começaram a ser plotados. As coordenadas geográficas de cada espécime utilizado se encontram no Apêndice A.

Para que possam ser utilizadas, as coordenadas precisam estar em Graus Decimais. Antes da importação dos pontos de localização, o Sistema de Referência de Coordenadas (SRC)

---

<sup>89</sup> O QGIS é um GIS de Código Aberto licenciado segundo a Licença Pública Geral GNU. É um projeto oficial da Open Source Geospatial Foundation (OSGeo). Disponível em: <https://qgis.org>.

<sup>90</sup> Principais sites utilizados para a obtenção de vetores:  
<https://www.naturalearthdata.com/downloads/10m-physical-vectors>  
<https://glad.umd.edu/dataset/gfm/globaldata/global-data>  
<https://datacatalog.worldbank.org/dataset/world-bank-official-boundaries>

foi definido. Por se tratarem de coordenadas tomadas em diferentes momentos e por diferentes cientistas optou-se pela utilização do SRC: WGS 84<sup>91</sup>.

Para serem importadas para o QGIS as coordenadas tiveram que ser separadas de acordo com a espécie e salvas em arquivo (.txt). Após a sua importação como vetores em formato de pontos, as localizações dos espécimes foram exportadas e transformadas em arquivos *shapefile*. Ao todo foram gerados um arquivo *shapefile* de dispersão para cada espécie. Com todas as camadas vetoriais organizadas no programa, geraram-se os mapas de dispersão de cada espécie como demonstrado na figura 3.7. Todos os mapas de dispersão gerados se encontram no Apêndice B (Tabelas B.1 até B.27).

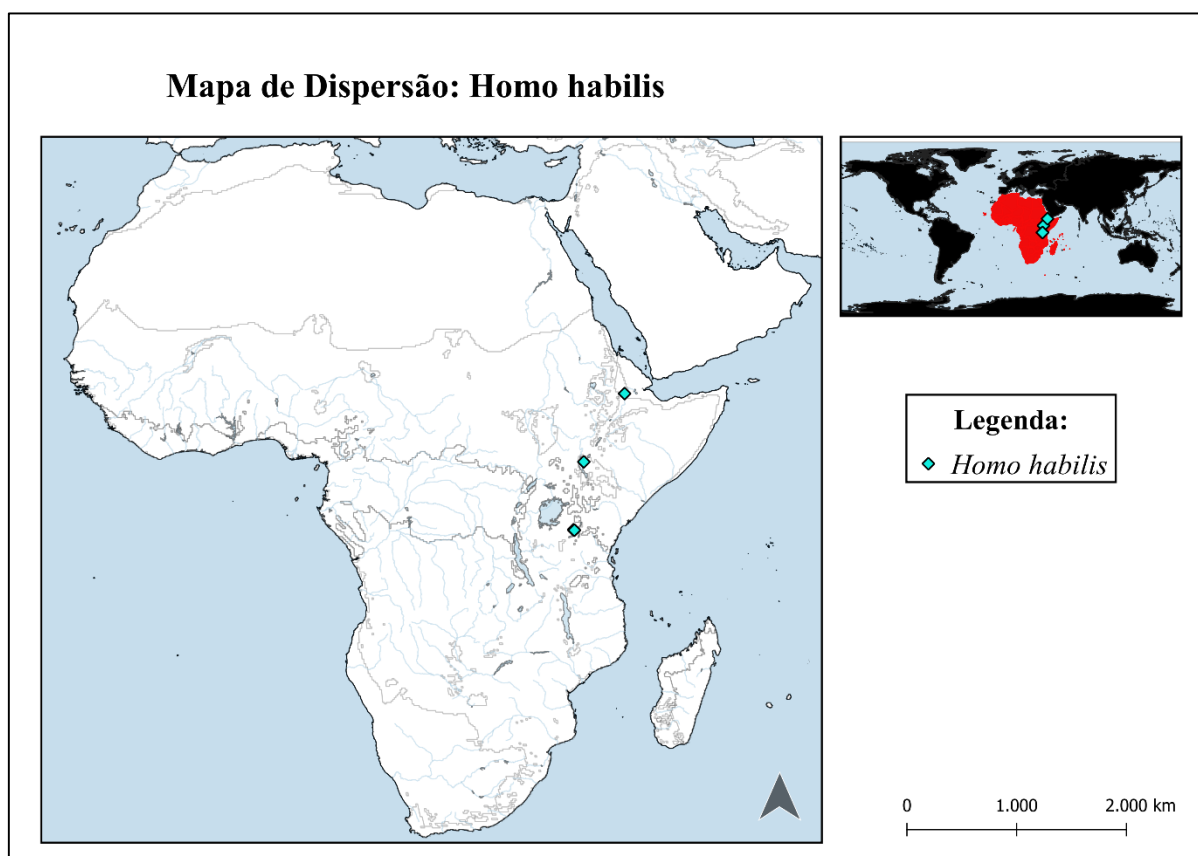


Figura 3.7 – Mapa de dispersão dos espécimes de *H. habilis*.

<sup>91</sup> O WGS 84 é um sistema de referência terrestre baseado em um conjunto de constantes e parâmetros de modelos que descrevem o tamanho, forma e gravidade da Terra. É um sistema de referência global para informações geoespaciais, sendo o sistema de referência para o Sistema de Posicionamento Global (GPS), além de ser compatível com o Sistema Internacional de Referência Terrestre (ITRS) (SLATER & MALYS, 1998).

Com a produção de todos os mapas de dispersão foram traçados os pontos médios de distribuição. Esses pontos foram tomados a partir da definição dos pontos extremos da distribuição como exemplificado na figura 3.8. Nessa etapa não houve distinção entre regiões lacustres e oceânicas em relação as regiões terrestres.

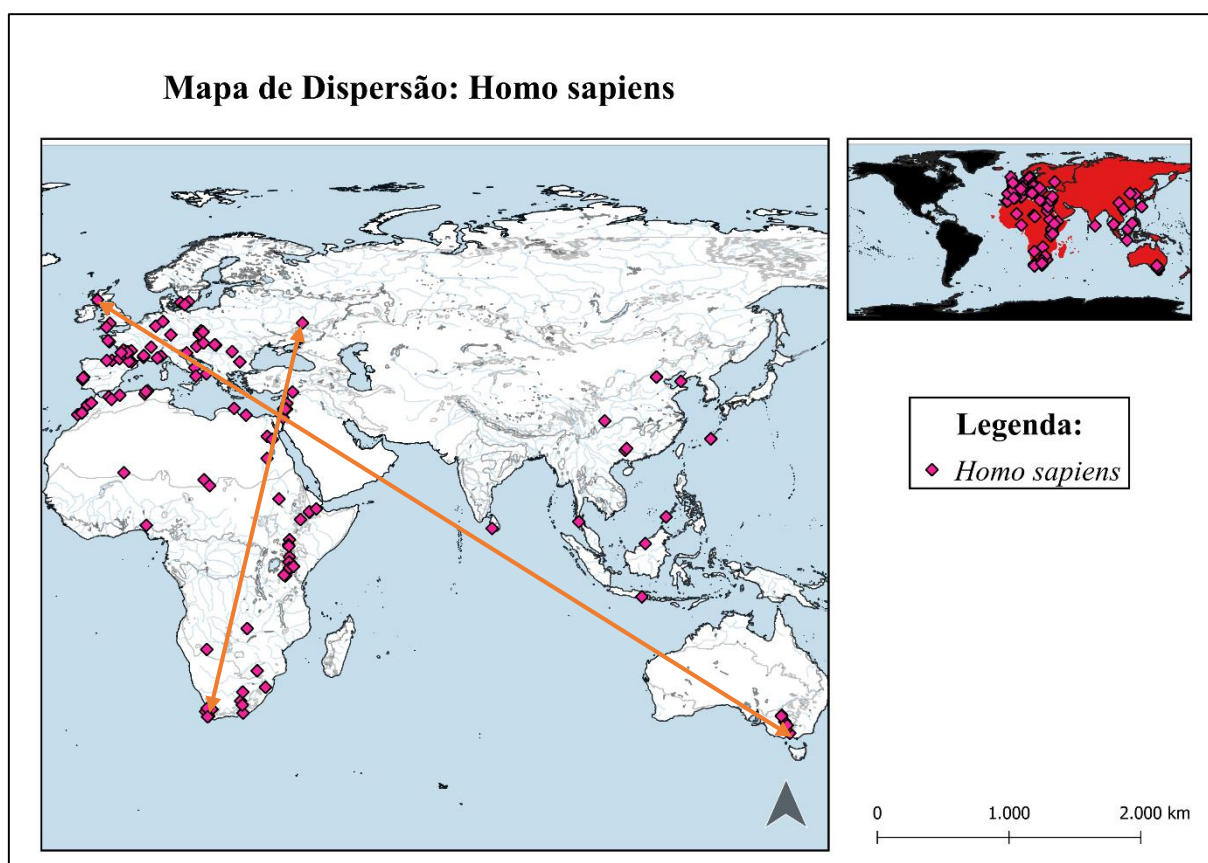


Figura 3.8 – Demonstração da tomada dos pontos centrais de dispersão das espécies.

Com a definição dos pontos extremos da dispersão, os pontos centrais foram demarcados e transformados em vetores. Esses vetores foram transformados posteriormente em arquivos *shapefile*. Tendo todos os arquivos vetoriais dos pontos médios finalizados, foi produzido o mapa com a distribuição dos pontos médios das espécies, evidenciado na figura 3.9. A partir desse mapa, utilizando a ferramenta de medição de linha do QGIS, foram extraídas as distâncias em quilômetros entre cada ponto médio de dispersão. Nessa medição apenas áreas de terra foram consideradas (figura 3.10), gerando assim a Matriz Geográfica (Tabela 3.6).

### Pontos centrais de dispersão das espécies hominíneas

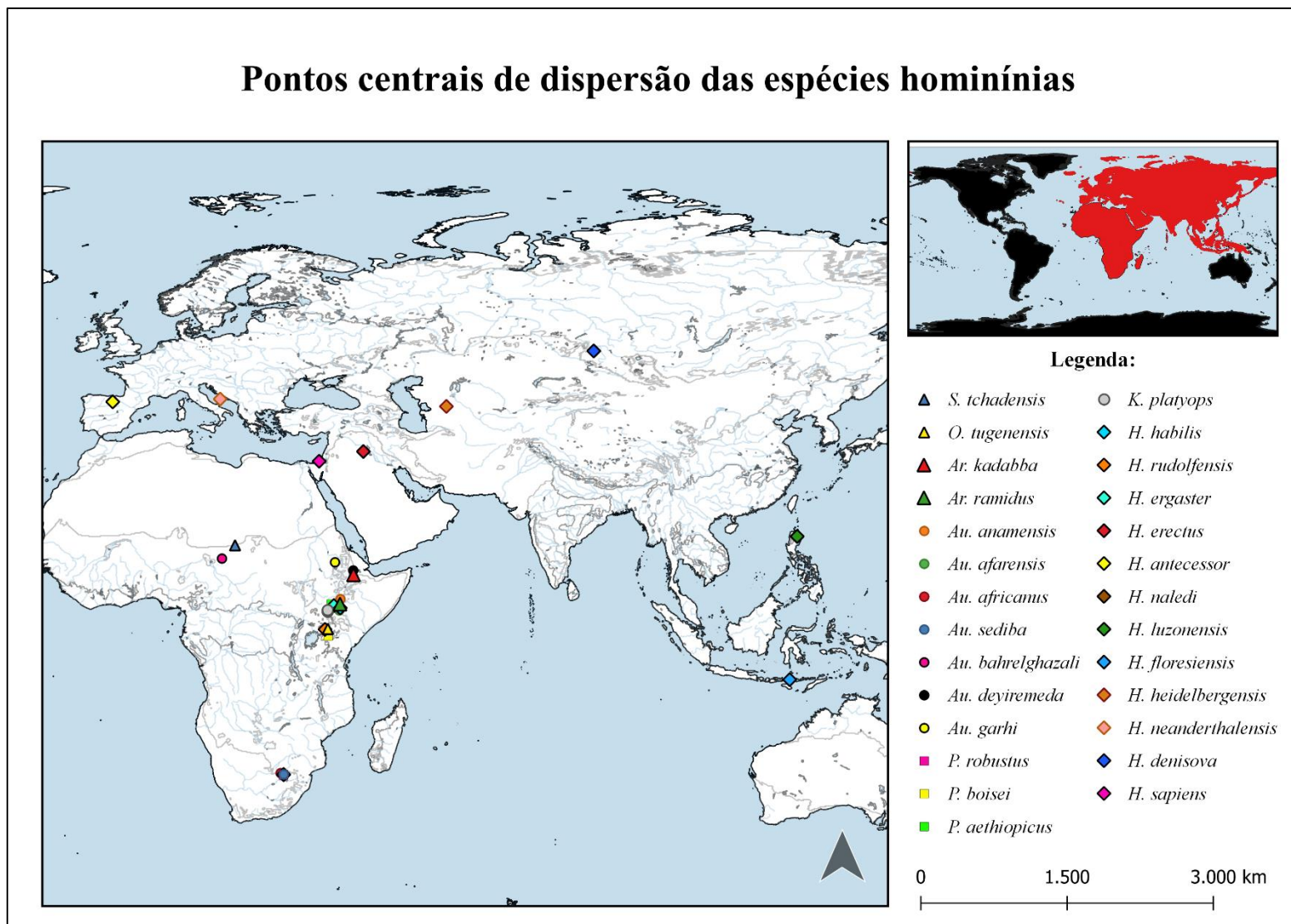


Figura 3.9 - Mapa da distribuição dos pontos centrais de dispersão das espécies.

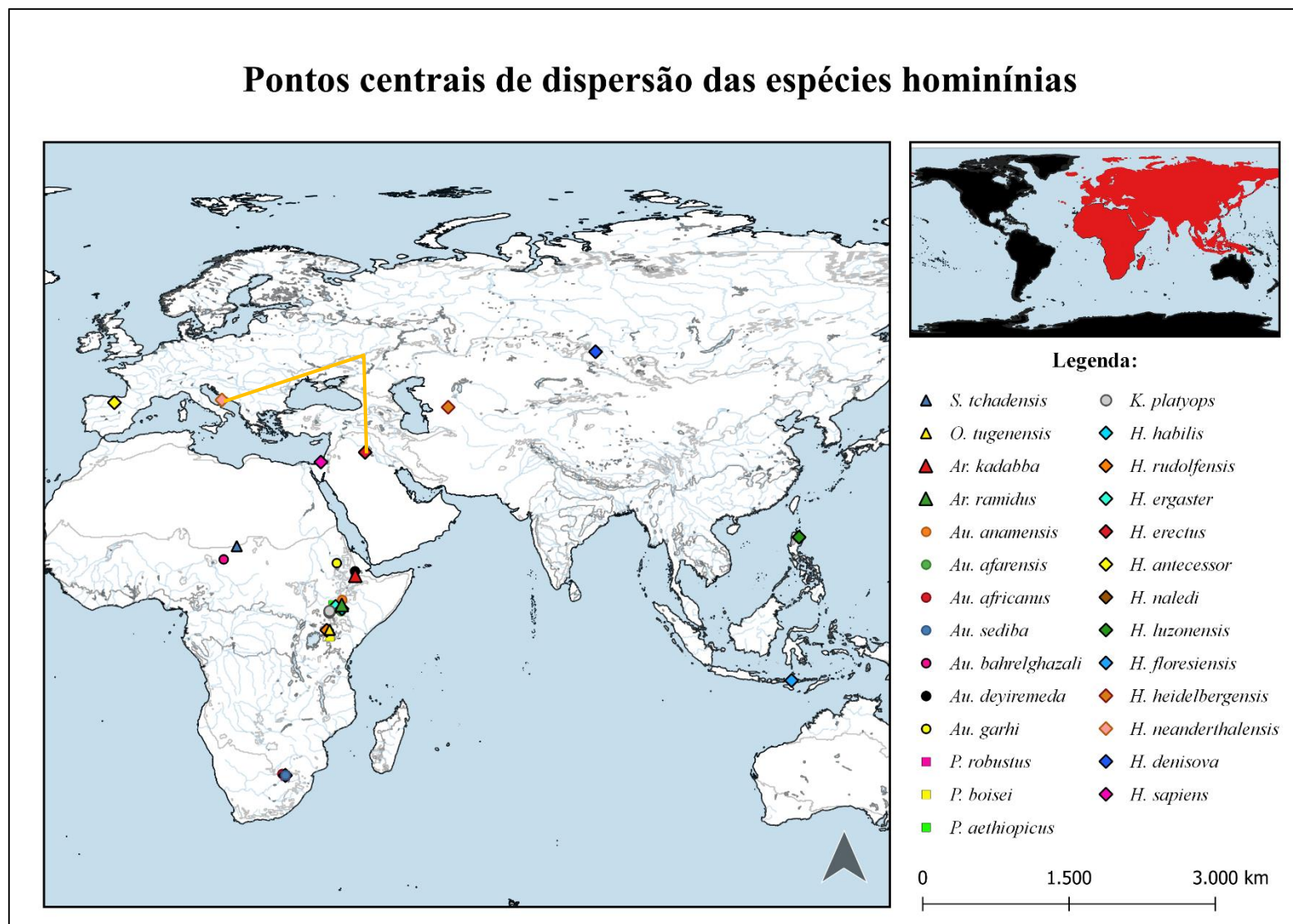


Figura 3.10 – Demonstração da medição das distâncias entre os pontos centrais. No exemplo, distância entre as espécies *H. erectus* e *H. neanderthalensis*.

Tabela 3.6 – Matriz Geográfica principal. Apresenta todas as espécies disponíveis.

| Km                  | S.<br>tchadensis | O.<br>tugenensis | Ar.<br>kadabba | Ar.<br>ramidus | Au.<br>anamensis | Au.<br>afarensis | Au.<br>africanus | Au.<br>bahrelghazali | Au.<br>deyiremeda | Au.<br>garhi | Au.<br>sediba | P.<br>aethiopicus | P.<br>boisei |
|---------------------|------------------|------------------|----------------|----------------|------------------|------------------|------------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|-------------------|--------------|
| S. tchadensis       | 0                |                  |                |                |                  |                  |                  |                      |                   |              |               |                   |              |
| O. tugenensis       | 2550             | 0                |                |                |                  |                  |                  |                      |                   |              |               |                   |              |
| Ar. kadabba         | 2489             | 1213             | 0              |                |                  |                  |                  |                      |                   |              |               |                   |              |
| Ar. ramidus         | 2456             | 570,9            | 652,91         | 0              |                  |                  |                  |                      |                   |              |               |                   |              |
| Au. anamensis       | 2409             | 674,7            | 535,85         | 104,1          | 0                |                  |                  |                      |                   |              |               |                   |              |
| Au. afarensis       | 2506             | 463,6            | 749,23         | 122,71         | 230,18           | 0                |                  |                      |                   |              |               |                   |              |
| Au. africanus       | 4710             | 3068             | 4283,2         | 3631,5         | 3750,5           | 3529,2           | 0                |                      |                   |              |               |                   |              |
| Au. bahrelghazali   | 367,8            | 2605             | 2702,6         | 2579,9         | 2549,3           | 2603,5           | 4511,7           | 0                    |                   |              |               |                   |              |
| Au. deyiremeda      | 2462             | 1320             | 89,722         | 760,95         | 641,73           | 857,74           | 4381,6           | 2705,3               | 0                 |              |               |                   |              |
| Au. garhi           | 2069             | 1387             | 455,16         | 872,84         | 756,69           | 1013,1           | 4434,4           | 2301,8               | 409,8             | 0            |               |                   |              |
| Au. sediba          | 4746             | 3071             | 4299           | 3633,2         | 3760,4           | 3503,6           | 69,623           | 4574,3               | 4376              | 4453,5       | 0             |                   |              |
| P. aethiopicus      | 2287             | 532,7            | 738,47         | 174,08         | 215,08           | 205,68           | 3579,9           | 2408,9               | 817,4             | 823,31       | 3591,5        | 0                 |              |
| P. boisei           | 2636             | 118,5            | 1333,3         | 676,08         | 807,39           | 570,12           | 2955,7           | 2676,7               | 1437              | 1505,5       | 2950,5        | 649,24            | 0            |
| P. robustus         | 4754             | 3096             | 4306,4         | 3645,7         | 3770,3           | 3536,1           | 67,93            | 4589,4               | 4401              | 4422,8       | 8,734         | 3617,5            | 2990,3       |
| K. platyops         | 2310             | 386,1            | 897,72         | 292,52         | 362,23           | 244,79           | 3431,3           | 2403,5               | 979,2             | 985,23       | 3465,4        | 158,58            | 505,31       |
| H. habilis          | 2476             | 522              | 724,37         | 72,997         | 181,24           | 48,656           | 3584,4           | 2593,2               | 802,5             | 920,72       | 3571          | 200,9             | 629,22       |
| H. rudolfensis      | 2499             | 58,72            | 1242,5         | 592,65         | 708,38           | 486,22           | 3048,6           | 2535,8               | 1311              | 1384,1       | 3068,7        | 537,06            | 160,43       |
| H. ergaster         | 2350             | 499,8            | 734,37         | 130,56         | 195,1            | 148,08           | 3578,8           | 2473,1               | 803,8             | 899,57       | 3582,9        | 60,142            | 625,91       |
| H. erectus          | 3328             | 4471             | 3693,3         | 4082,5         | 3953,5           | 4156,4           | 7371,4           | 3675,2               | 3567              | 3229,7       | 7455,8        | 4044,2            | 4667,7       |
| H. antecessor       | 10776            | 11256            | 10953          | 11549          | 10935            | 11202            | 14470            | 10558                | 10509             | 10360        | 14345         | 10994             | 11612        |
| H. floresiensis     | 14871            | 16037            | 15137          | 15628          | 15300            | 15427            | 19131            | 15518                | 15223             | 14749        | 19278         | 15991             | 16459        |
| H. luzonensis       | 16942            | 17610            | 17085          | 17413          | 17351            | 17684            | 21178            | 17541                | 17741             | 16888        | 21281         | 17877             | 18120        |
| H. heidelbergensis  | 5569             | 6865             | 6019,8         | 6377,3         | 6276             | 6413,2           | 9874,9           | 6107,6               | 6036              | 5767,5       | 9832,8        | 6244,8            | 6891,5       |
| H. denisova         | 8601             | 10131            | 9113,3         | 9733,9         | 9463,1           | 9712,5           | 13076            | 9132                 | 9278              | 8891,4       | 13087         | 9711,5            | 10045        |
| H. naledi           | 4742             | 3066             | 4241,7         | 3628,3         | 3762,9           | 3513,7           | 67,844           | 4589,4               | 4416              | 4445,5       | 3,927         | 3611              | 2965,5       |
| H. neanderthalensis | 8216             | 9391             | 8891,4         | 8816,4         | 6160,2           | 8848,4           | 12079            | 8145,9               | 8663              | 7971,8       | 12318         | 8622,9            | 9266,7       |
| H. sapiens          | 2452             | 3591             | 2746,3         | 3205,9         | 3017,5           | 3256,4           | 6444,6           | 2808,3               | 2836              | 2332,8       | 6531,2        | 3095,2            | 3759,4       |

(Continuação)

| P.<br>robustus | K.<br>platyops | H.<br>habilis | H.<br>rudolfensis | H.<br>ergaster | H.<br>erectus | H.<br>antecessor | H.<br>floresiensis | H.<br>luzonensis | H.<br>heidelbergensis | H.<br>denisova | H.<br>naledi | H.<br>neanderthalensis | H.<br>sapiens |
|----------------|----------------|---------------|-------------------|----------------|---------------|------------------|--------------------|------------------|-----------------------|----------------|--------------|------------------------|---------------|
| 0              |                |               |                   |                |               |                  |                    |                  |                       |                |              |                        |               |
| 3465,4         | 0              |               |                   |                |               |                  |                    |                  |                       |                |              |                        |               |
| 3581           | 261,95         | 0             |                   |                |               |                  |                    |                  |                       |                |              |                        |               |
| 3067,6         | 380,29         | 542,3         | 0                 |                |               |                  |                    |                  |                       |                |              |                        |               |
| 3610,1         | 162,45         | 138,35        | 573,68            | 0              |               |                  |                    |                  |                       |                |              |                        |               |
| 7374,6         | 4127,6         | 4127,9        | 4477,1            | 3986,8         | 0             |                  |                    |                  |                       |                |              |                        |               |
| 14261          | 11153          | 11009         | 11499             | 10923          | 7049,2        | 0                |                    |                  |                       |                |              |                        |               |
| 18885          | 15888          | 15746         | 16206             | 15377          | 11232         | 17301            | 0                  |                  |                       |                |              |                        |               |
| 20962          | 18197          | 17412         | 18028             | 17350          | 13164         | 19300            | 5789,6             | 0                |                       |                |              |                        |               |
| 9838,1         | 6452,3         | 6351,6        | 6613,9            | 6317,1         | 2340,4        | 7474,8           | 9983,2             | 11691            | 0                     |                |              |                        |               |
| 12953          | 9696,6         | 9468,4        | 9732,3            | 9248,9         | 5264,8        | 9989,1           | 8607,9             | 10505            | 3211,4                | 0              |              |                        |               |
| 5,259          | 3459,8         | 3603,3        | 3089,4            | 3600,3         | 7361,3        | 14720            | 19241              | 20781            | 9478                  | 12490          | 0            |                        |               |
| 12467          | 8793,8         | 8660,3        | 9178,5            | 8695,4         | 4941,8        | 2503,6           | 15044              | 17153            | 5183,7                | 7782,9         | 11935        | 0                      |               |
| 6547,1         | 3213,2         | 3169,9        | 3512,8            | 3195,6         | 933,45        | 7892,1           | 12278              | 14158            | 3125,3                | 6075           | 6548,8       | 5123,3                 | 0             |

### 3.3 Esse ponto marca mudança: as novidades evolutivas e as Matrizes Filogenéticas

Como explicitado no Capítulo 1, um dos problemas que devem ser levados em consideração em análises fenéticas é a distorção dos resultados por homoplasia. A semelhança também pode ser representada por caracteres simplesiomórficos (HENNIG, 1965). Como uma forma de validar os resultados obtidos nas análises fenéticas (Dendrogramas e suas Matrizes Morfológicas), buscou-se desenvolver um método de comparação com filogenias propostas por pesquisas cladistas recentes.

Os métodos filogenéticos visam desvendar os padrões de descendência entre os grupos, rastreando suas mudanças ocorridas ao longo do tempo. Essas mudanças são as sinapomorfias, também chamadas de novidades evolutivas (HENNIG, 1965). O método filogenético atua sob três pilares: genealogia, novidade e comunicação dos padrões evolutivos na formação das classificações (FINK, 1988). Os diagramas ramificados, denominados cladogramas ou árvores filogenéticas representam as conexões genealógicas entre os *taxa* analisados (HENNIG, 1965; FINK, 1988).

Pelas classificações filogenéticas se basearem em sinapomorfias, pôde-se notar que algumas características são hierárquicas (no sentido biológico). As características refletem a história das relações de seus portadores, uma história, por conseguinte, também hierárquica (FINK, 1988). Na sua forma mais comum as filogenias atuam como um instrumento que resume as distribuições dos caracteres, evidenciando onde o carácter ocorre (FINK, 1988).

Um dos preceitos fundamentais da escola filogenética define que as filogenias produzidas devem demonstrar com fidelidade as relações evolutivas entre as espécies (AMORIM, 2002; FELSENSTEIN, 2004). Deve ser possível apenas olhando para um cladograma entender os passos evolutivos e, portanto, as relações de parentesco entre os *taxa* (AMORIM, 2002). Em uma filogenia os grupos ancestrais são ilustrados por pontos de intersecção (nós) entre os *taxa* (ver figura 3.11) (FINK, 1988). Esses “nós” marcam uma mudança que surgiu, culminando na existência desse determinado *táxon* ancestral.

Há tempos se segue a discussão entre fenética e filogenética, onde é comumente defendido que a semelhança fenética não possui sentido e que apenas o estudo das relações filogenéticas vale a pena (SOKAL & CAMIN, 1965). A intenção com esse método vai de encontro com o defendido por Sokal & Camin (1965), quando esses expõem que ambas as abordagens, cladista e fenética, são valiosas dentro da sistemática e que uma depende da outra para se chegar a uma representação completa da história filogenética.

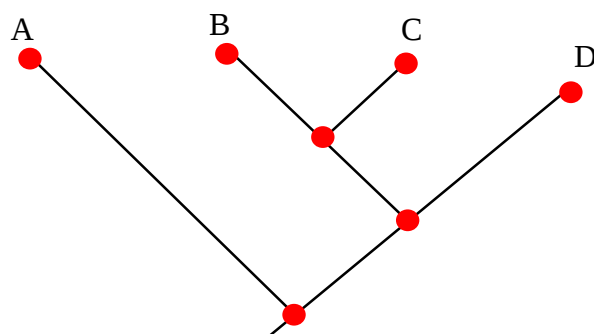


Figura 3.11 – Representação dos “nós” em um cladograma hipotético. As letras correspondem aos *taxa* terminais e os pontos vermelhos marcam os pontos de novidades evolutivas.

A partir do conhecimento dos aspectos que caracterizam a produção de um cladograma, decidiu-se utilizar cladogramas existentes e recentes para a produção de matrizes de distância entre as espécies. Essas matrizes foram denominadas Matrizes Filogenéticas. Como método de produção pensou-se na contagem de novidades evolutivas (evidenciadas pelos “nós” nos cladogramas) demonstrado na figura 3.12, por essas marcarem as etapas de mudança entre os *taxa*. Os cladogramas utilizados foram retirados de dois trabalhos distintos de pesquisadores da área (PARINS-FUKUCHI *et al*, 2019; CAPARROS & PRAT, 2021) evidenciados pelas figuras 3.13 e 3.14. A partir dos cladogramas as matrizes de distância filogenética foram montadas. As matrizes filogenéticas estão evidenciadas nas tabelas a seguir (Tabela 3.7 e 3.8).

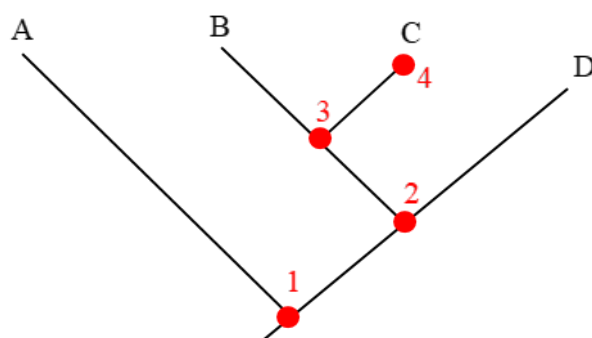


Figura 3.12 – Demonstração do método de contagem de novidades evolutivas. Na figura estão sendo contadas as novidades evolutivas existentes entre os *taxa* “A” e “C” resultando em um total de 4 novidades.

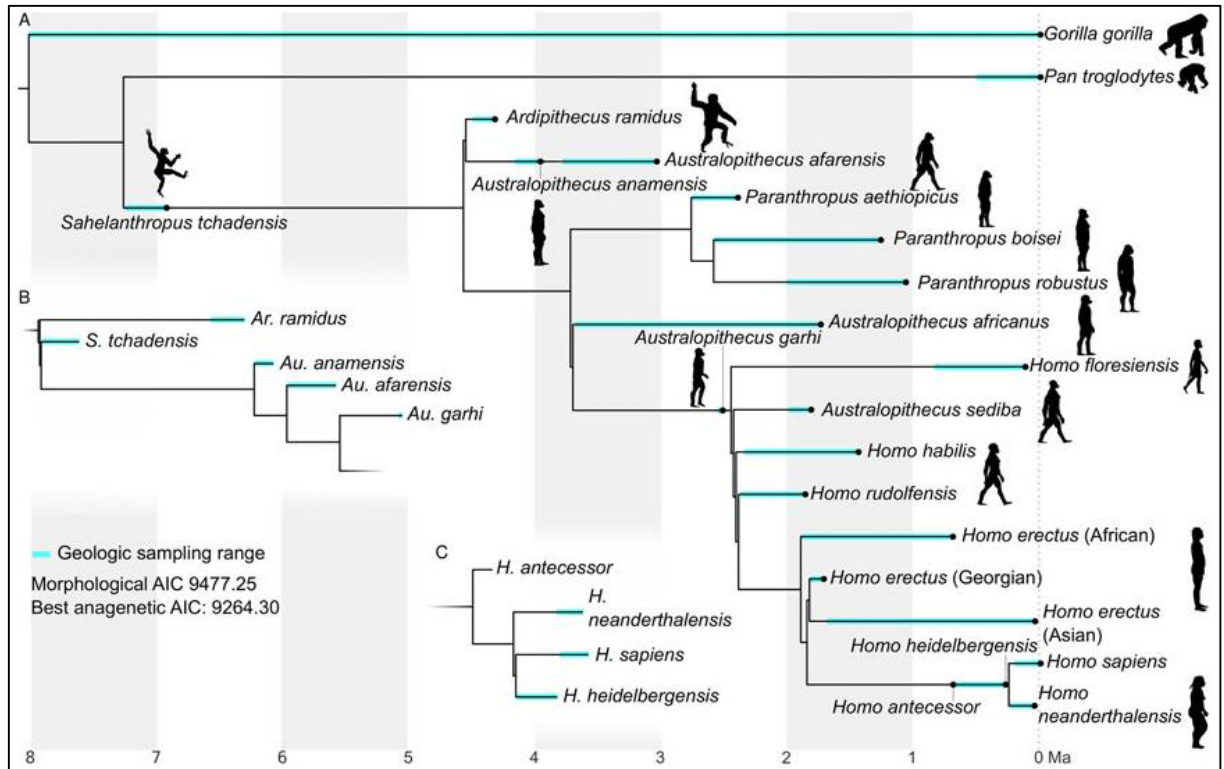


Figura 3.13 – Cladograma proposto por PARINS-FUKUCHI *et al*, 2019.

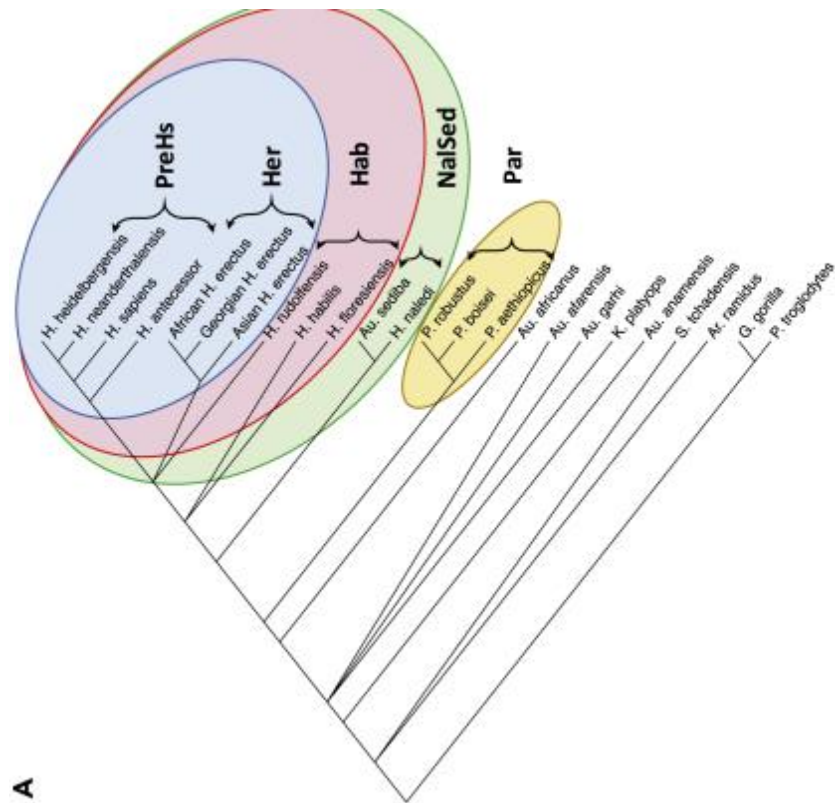


Figura 3.14 – Cladograma proposto por CAPARROS & PRAT, 2021.

Tabela 3.7 – Matriz Filogenética obtida a partir do cladograma proposto por PARINS-FUKUCHI et al, 2019.

| NovEvo              | S.<br>tchaden<br>sis | Ar.<br>ramid<br>us | Au.<br>anam<br>ensis | Au.<br>afare<br>nsis | Au.<br>africa<br>nus | Au.<br>garhi | Au.<br>sedib<br>a | P.<br>aethi<br>opicu<br>s | P.<br>boise<br>i | P.<br>robust<br>us | H.<br>habili<br>s | H.<br>rudol<br>fensis | H.<br>ergas<br>ter | H.<br>erect<br>us | H.<br>anteces<br>sor | H.<br>flores<br>iensis | H.<br>heidelb<br>ergensi<br>s | H.<br>denisov<br>a | H.<br>neande<br>rthalen<br>sis | H.<br>sapiens |
|---------------------|----------------------|--------------------|----------------------|----------------------|----------------------|--------------|-------------------|---------------------------|------------------|--------------------|-------------------|-----------------------|--------------------|-------------------|----------------------|------------------------|-------------------------------|--------------------|--------------------------------|---------------|
| S. tchadensis       | 0                    |                    |                      |                      |                      |              |                   |                           |                  |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| Ar. ramidus         | 3                    | 0                  |                      |                      |                      |              |                   |                           |                  |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| Au. anamensis       | 3                    | 2                  | 0                    |                      |                      |              |                   |                           |                  |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| Au. afarensis       | 4                    | 3                  | 1                    | 0                    |                      |              |                   |                           |                  |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| Au. africanus       | 4                    | 5                  | 5                    | 6                    | 0                    |              |                   |                           |                  |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| Au. garhi           | 4                    | 5                  | 5                    | 6                    | 2                    | 0            |                   |                           |                  |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| Au. sediba          | 7                    | 8                  | 8                    | 9                    | 5                    | 3            | 0                 |                           |                  |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| P. aethiopicus      | 4                    | 5                  | 5                    | 6                    | 4                    | 4            | 7                 | 0                         |                  |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| P. boisei           | 5                    | 6                  | 6                    | 7                    | 5                    | 5            | 8                 | 3                         | 0                |                    |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| P. robustus         | 5                    | 6                  | 6                    | 7                    | 5                    | 5            | 8                 | 3                         | 2                | 0                  |                   |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| H. habilis          | 8                    | 9                  | 9                    | 10                   | 6                    | 4            | 3                 | 8                         | 9                | 9                  | 0                 |                       |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| H. rudolfensis      | 9                    | 10                 | 10                   | 11                   | 7                    | 5            | 4                 | 9                         | 10               | 10                 | 3                 | 0                     |                    |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| H. ergaster         | 10                   | 11                 | 11                   | 12                   | 8                    | 6            | 5                 | 10                        | 11               | 11                 | 4                 | 3                     | 0                  |                   |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| H. erectus          | 12                   | 13                 | 13                   | 13                   | 10                   | 8            | 7                 | 12                        | 13               | 13                 | 6                 | 5                     | 4                  | 0                 |                      |                        |                               |                    |                                |               |
| H. antecessor       | 11                   | 12                 | 12                   | 13                   | 9                    | 7            | 6                 | 11                        | 12               | 12                 | 5                 | 4                     | 3                  | 3                 | 0                    |                        |                               |                    |                                |               |
| H. floresiensis     | 6                    | 7                  | 7                    | 8                    | 4                    | 2            | 3                 | 6                         | 7                | 7                  | 4                 | 5                     | 6                  | 8                 | 7                    | 0                      |                               |                    |                                |               |
| H. heidelbergensis  | 12                   | 13                 | 13                   | 14                   | 10                   | 8            | 7                 | 12                        | 13               | 13                 | 6                 | 5                     | 4                  | 4                 | 1                    | 8                      | 0                             |                    |                                |               |
| H. denisova         | 12                   | 13                 | 13                   | 14                   | 10                   | 8            | 7                 | 12                        | 13               | 13                 | 6                 | 5                     | 4                  | 2                 | 3                    | 8                      | 4                             | 0                  |                                |               |
| H. neanderthalensis | 13                   | 14                 | 14                   | 15                   | 11                   | 9            | 8                 | 13                        | 14               | 14                 | 7                 | 6                     | 5                  | 5                 | 2                    | 9                      | 1                             | 5                  | 0                              |               |
| H. sapiens          | 13                   | 14                 | 14                   | 15                   | 11                   | 9            | 8                 | 13                        | 14               | 14                 | 7                 | 6                     | 5                  | 5                 | 2                    | 9                      | 1                             | 5                  | 2                              | 0             |

Tabela 3.8 – Matriz Filogenética obtida a partir do cladograma proposto por CAPARROS &amp; PRAT, 2021.

| NovEvo                 | S.<br>tchade<br>nsis | Ar.<br>ramid<br>us | Au.<br>anam<br>ensis | Au.<br>afare<br>nsis | Au.<br>africa<br>nus | Au.<br>garhi | Au.<br>sedib<br>a | P.<br>aethi<br>opicu<br>s | P.<br>boise<br>i | P.<br>robus<br>tus | H.<br>habili<br>s | H.<br>rudol<br>fensis | H.<br>ergas<br>ter | H.<br>erect<br>us | H.<br>antec<br>essor | H.<br>flores<br>iensis | H.<br>heidelb<br>ergensi<br>s | H.<br>deniso<br>va | H.<br>neande<br>rthalen<br>sis | H.<br>sapie<br>ns | H.<br>naledi |
|------------------------|----------------------|--------------------|----------------------|----------------------|----------------------|--------------|-------------------|---------------------------|------------------|--------------------|-------------------|-----------------------|--------------------|-------------------|----------------------|------------------------|-------------------------------|--------------------|--------------------------------|-------------------|--------------|
| S. tchadensis          | 0                    | 2                  | 3                    | 4                    | 5                    | 4            | 8                 | 7                         | 8                | 8                  | 8                 | 9                     | 11                 | 11                | 10                   | 8                      | 12                            | 10                 | 12                             | 11                | 8            |
| Ar. ramidus            | 2                    | 0                  | 3                    | 4                    | 5                    | 4            | 8                 | 7                         | 8                | 8                  | 8                 | 9                     | 11                 | 11                | 10                   | 8                      | 12                            | 10                 | 12                             | 11                | 8            |
| Au. anamensis          | 3                    | 3                  | 0                    | 3                    | 4                    | 3            | 7                 | 6                         | 7                | 7                  | 7                 | 8                     | 10                 | 10                | 9                    | 7                      | 11                            | 9                  | 11                             | 10                | 7            |
| Au. afarensis          | 4                    | 4                  | 3                    | 0                    | 3                    | 2            | 6                 | 5                         | 6                | 6                  | 6                 | 7                     | 9                  | 9                 | 8                    | 6                      | 10                            | 8                  | 10                             | 9                 | 6            |
| Au. africanus          | 5                    | 5                  | 4                    | 3                    | 0                    | 3            | 5                 | 4                         | 5                | 5                  | 5                 | 6                     | 8                  | 8                 | 7                    | 5                      | 9                             | 7                  | 9                              | 8                 | 5            |
| Au. garhi              | 4                    | 4                  | 3                    | 2                    | 3                    | 0            | 6                 | 5                         | 6                | 6                  | 6                 | 7                     | 9                  | 9                 | 8                    | 6                      | 10                            | 8                  | 10                             | 9                 | 6            |
| Au. sediba             | 8                    | 8                  | 7                    | 6                    | 5                    | 6            | 0                 | 5                         | 6                | 6                  | 4                 | 5                     | 7                  | 7                 | 6                    | 5                      | 8                             | 6                  | 8                              | 7                 | 2            |
| P. aethiopicus         | 7                    | 7                  | 6                    | 5                    | 4                    | 5            | 5                 | 0                         | 3                | 3                  | 5                 | 6                     | 8                  | 8                 | 7                    | 5                      | 9                             | 7                  | 9                              | 8                 | 5            |
| P. boisei              | 8                    | 8                  | 7                    | 6                    | 5                    | 6            | 6                 | 3                         | 0                | 2                  | 6                 | 7                     | 9                  | 9                 | 8                    | 6                      | 10                            | 8                  | 10                             | 9                 | 6            |
| P. robustus            | 8                    | 8                  | 7                    | 6                    | 5                    | 6            | 6                 | 3                         | 2                | 0                  | 6                 | 7                     | 9                  | 9                 | 8                    | 6                      | 10                            | 8                  | 10                             | 9                 | 6            |
| H. habilis             | 8                    | 8                  | 7                    | 6                    | 5                    | 6            | 4                 | 5                         | 6                | 6                  | 0                 | 3                     | 5                  | 5                 | 4                    | 2                      | 6                             | 4                  | 6                              | 5                 | 4            |
| H. rudolfensis         | 9                    | 9                  | 8                    | 7                    | 6                    | 7            | 5                 | 6                         | 7                | 7                  | 3                 | 0                     | 4                  | 4                 | 3                    | 3                      | 5                             | 3                  | 5                              | 4                 | 5            |
| H. ergaster            | 11                   | 11                 | 10                   | 9                    | 8                    | 9            | 7                 | 8                         | 9                | 9                  | 5                 | 4                     | 0                  | 2                 | 5                    | 5                      | 7                             | 3                  | 7                              | 6                 | 7            |
| H. erectus             | 11                   | 11                 | 10                   | 9                    | 8                    | 9            | 7                 | 8                         | 9                | 9                  | 5                 | 4                     | 2                  | 0                 | 5                    | 5                      | 7                             | 3                  | 7                              | 6                 | 7            |
| H. antecessor          | 10                   | 10                 | 9                    | 8                    | 7                    | 8            | 6                 | 7                         | 8                | 8                  | 4                 | 3                     | 5                  | 5                 | 0                    | 4                      | 4                             | 4                  | 4                              | 3                 | 6            |
| H. floresiensis        | 8                    | 8                  | 7                    | 6                    | 5                    | 6            | 5                 | 5                         | 6                | 6                  | 2                 | 3                     | 5                  | 5                 | 4                    | 0                      | 6                             | 4                  | 6                              | 5                 | 5            |
| H.<br>heidelbergensis  | 12                   | 12                 | 11                   | 10                   | 9                    | 10           | 8                 | 9                         | 10               | 10                 | 6                 | 5                     | 7                  | 7                 | 4                    | 6                      | 0                             | 6                  | 2                              | 3                 | 8            |
| H. denisova            | 10                   | 10                 | 9                    | 8                    | 7                    | 8            | 6                 | 7                         | 8                | 8                  | 4                 | 3                     | 3                  | 3                 | 4                    | 4                      | 6                             | 0                  | 6                              | 5                 | 6            |
| H.<br>neanderthalensis | 12                   | 12                 | 11                   | 10                   | 9                    | 10           | 8                 | 9                         | 10               | 10                 | 6                 | 5                     | 7                  | 7                 | 4                    | 6                      | 2                             | 6                  | 0                              | 3                 | 8            |
| H. sapiens             | 11                   | 11                 | 10                   | 9                    | 8                    | 9            | 7                 | 8                         | 9                | 9                  | 5                 | 4                     | 6                  | 6                 | 3                    | 5                      | 3                             | 5                  | 3                              | 0                 | 7            |
| H. naledi              | 8                    | 8                  | 7                    | 6                    | 5                    | 6            | 2                 | 5                         | 6                | 6                  | 4                 | 5                     | 7                  | 7                 | 6                    | 5                      | 8                             | 6                  | 8                              | 7                 | 0            |

### 3.4 Só testando para saber se faz sentido: explicando o teste de correlação de Mantel

As matrizes são conjuntos de dados caracterizados por sua homogeneidade, ou seja, os dados são organizados seguindo uma ordem simétrica (quadrada). Com todas as matrizes prontas, o passo seguinte foi a realização das correlações entre elas. A análise de correlação propicia um meio de verificação do grau de associação entre duas ou mais variáveis (AYRES *et al*, 2007). Para essa análise utilizou-se o programa estatístico R (R Core Team, 2020)<sup>92</sup> em conjunto com o pacote estatístico *Vegan* (OKSANEN *et al*, 2020). Para que as correlações sejam efetivas todas as matrizes devem conter as mesmas dimensões, ou seja, abarcar a mesma quantidade de variáveis. Com isso em vista, as matrizes geográficas e filogenéticas foram reorganizadas para se adequarem a distribuição de cada matriz morfológica produzida.

Para a realização das correlações optou-se pela utilização do Teste de Correlação de Mantel (MANTEL, 1967) com base no coeficiente de correlação de Pearson. Esse é um teste comumente utilizado por biólogos para avaliação de congruência entre conjuntos de dados multivariados (PERES-NETO & JACKSON, 2001). Em linhas gerais, o teste de Mantel foi projetado para testar a independência dos elementos de duas matrizes (MANTEL, 1967; DUTILLEUL *et al*, 2000; CASTELLANO & BALLETTTO, 2002). A análise é realizada a partir de modelos lineares, com uma matriz de distância dependente e uma ou mais matriz de distância independente, a correlação é aplicada entre os elementos das matrizes dependentes e independentes (PERES-NETO & JACKSON, 2001; CASTELLANO & BALLETTTO, 2002). Nesse processo as matrizes independentes são mantidas rígidas, enquanto a matriz dependente tem suas linhas e colunas permutadas de forma aleatória e por uma quantidade de vezes estipulada (CASTELLANO & BALLETTTO, 2002). Para as correlações estipulou-se a quantidade de 1000 permutações.

No teste de Mantel a probabilidade da hipótese nula (que não há correlação) é estimada a partir da contagem do número de randomizações. Nessa contagem o número estatístico obtido no teste é menor ou igual ao obtido nas matrizes originais e é dividido pela quantidade de permutações realizadas (CASTELLANO & BALLETTTO, 2002). A randomização é utilizada para avaliar se a correlação observada não é resultado de processo aleatório (PERES-NETO & JACKSON, 2001). Nesse sentido, por utilizar o método de Pearson as correlações ( $r$ ) mais altas, que demonstram maior grau de relação entre as variáveis, são aquelas que apresentam valores

---

<sup>92</sup> O R é um software livre voltado para computação estatística e gráfica. Foi criado a partir de um projeto colaborativo. Possui uma linguagem de execução própria inspirada em diferentes tipos de linguagens de programação (R Core Team, 2020). Disponível para *download* em: <https://www.R-project.org/>.

próximos de 1 ou -1 (AYRES *et al*, 2007). Correlações com valor zero indicam ausência de correlação (AYRES *et al*, 2007).

O nível alfa (valor-p) considerado foi de 0,05. O valor-p define a probabilidade de se encontrar um valor de teste estatístico maior ou igual ao encontrado (FERREIRA & PATINO, 2015). O valor de corte tradicionalmente estipulado é de 0,05, estipulando que o valor do teste obtido é tão extremo ao ponto de ser esperado em menos de 5% dos testes (FERREIRA & PATINO, 2015). Se uma correlação obtiver uma significância igual ou inferior ao nível alfa considerado, significa que a correlação não é um produto do acaso. Ou nessa situação, significará que o dendrograma não sofre com distorção por homoplasia.

Além de estipular a correlação ( $r$ ) e o valor de significância do teste ( $p$ ), também se estipulou o valor do coeficiente de determinação ( $r^2$ ). Como a própria representação demonstra, o coeficiente de determinação é o quadrado do coeficiente de correlação (MARTINS, 2018). De modo geral o  $r^2$  mede a qualidade do ajuste, um resultado alto ( $r^2 \approx 1$ ) indica bom ajuste entre os dados e o teste, já um resultado baixo ( $r^2 \approx 0$ ) indica que o ajuste é ruim (FREEDMAN, 2009; MARTINS, 2018).

O coeficiente de determinação foi calculado através do programa Microsoft Excel (2016) no momento da formação das tabelas que apresentam os resultados das correlações e suas significâncias, evidenciadas no Capítulo 4. A base do *script* utilizado para rodar as análises no programa R (R Core Team, 2020) se encontra evidenciado a seguir:

```
getwd()
setwd("diretório onde se encontram todos os dados que serão utilizados")
library(vegan)
#####
setwd("diretório onde estão os dados que vão ser analisados nesse momento")
read.table("arquivo.txt da matriz morfológica.txt",sep=",")->Nomeie a tabela (Ma)
Ma
read.table("arquivo.txt da matriz filogenética.txt",sep=",")->Nomeie a tabela (Mb)
Mb
mantel(Ma,Mb,method="pearson",permutations=1000)->l2
l2
```

As partes destacadas em negrito referem-se aos comandos que variam de acordo com a organização dos dados de cada cientista. Todo diretório possui o seu próprio “endereço”, variando assim como os nomes dos arquivos, conforme a definição de quem os cria.

A nomenclatura das matrizes foi pensada visando facilitar o manuseamento dos dados. Teve por propósito dispor todas as informações mais relevantes quanto a sua formação. No quadro apresentado a seguir (Tabela 3.9) estão definidos os significados de cada componente que compõem as nomenclaturas. Por exemplo: matriz denominada Mc\_8e\_15v\_100dados\_MG, significa que essa matriz é referente a dados morfológicos de crânio (Mc), contemplando oito espécies (8e) e 15 variáveis (15v) com 100% de dados originais (100dados) sendo todos os dados tratados por média geométrica (MG). Esse quadro servirá de apoio para compreender as tabelas de correlações apresentadas no próximo capítulo.

Tabela 3.9 – Nomenclatura das matrizes produzidas.

| <b>Nomenclatura</b> | <b>Significado</b>                                                  |
|---------------------|---------------------------------------------------------------------|
| M                   | Morfológica                                                         |
| G                   | Geográfica                                                          |
| F                   | Filogenética                                                        |
| c                   | Crânio                                                              |
| dmd                 | dente mandibular                                                    |
| dmx                 | dente maxilar                                                       |
| mb                  | Membro                                                              |
| dcmd                | decíduo mandibular                                                  |
| dcmx                | decíduo maxilar                                                     |
| e                   | quantidade de espécies                                              |
| v                   | quantidade de variáveis/medidas utilizadas                          |
| var                 | quantidade mínima de variância considerada na escolha das variáveis |
| dados               | porcentagem de dados originais utilizados                           |
| MG                  | matriz tratada com média geométrica                                 |
| PF_2019             | filogenia de PARINS-FUKUCHI et al, 2019                             |
| CP_2021             | filogenia de CAPARROS & PRAT, 2021                                  |

## CAPÍTULO 4 – COMO PEÇAS DE LEGO, DIFERENTES ENCAIXES LEVAM A DIFERENTES RESULTADOS

Dois elementos principais foram considerados no momento de se selecionar os dados para a realização das análises morfológicas: a quantidade de espécies e a quantidade de variáveis. Como protocolo geral de análise foi estabelecido que a primeira análise, para todos os tipos fósseis, seria realizada com todos os dados sem exclusão. Nessa análise foram utilizadas todas as espécies e todas as variáveis disponíveis, sem diferenciar os dados originais daqueles substituídos pela média. Após essa primeira avaliação, diferentes análises seguindo diferentes critérios de seleção de dados foram sendo geradas.

Quando as espécies foram priorizadas deu-se maior importância ao maior número de espécies com variáveis sem grandes quantidades de dados faltantes, nesse ponto também foram avaliadas variáveis com maiores *scores* de variância. Quando as variáveis foram priorizadas foram consideradas as maiores quantidades de variáveis sem dados faltantes, excluindo aquelas espécies com baixa quantidade de dados, algumas análises também levaram em conta variáveis com maiores *scores* de variância.

Algumas matrizes morfológicas foram formadas com *outliers* (*Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* e *Pongo pygmaeus*) e espécies hominíneas descobertas recentemente (*Au. deyremeda* e *H. luzonensis*, por exemplo). Devido à falta de informações relativas a esses espécimes para a formação de algumas matrizes filogenéticas e geográficas, optou-se pela sua exclusão nas matrizes morfológicas para que fosse possível a execução das correlações. Essa medida foi necessária, pois ambas matrizes precisam ser quadradas para o teste de Mantel, ou seja, terem exatamente a mesma quantidade de dados e apresentarem a mesma organização. A exclusão dos espécimes não interfere na integridade das matrizes, pois as distâncias entre os grupos permanecem inalteradas.

Todas as análises seguiram a divisão das matrizes morfológicas, portanto os resultados estão organizados de acordo com o fóssil analisado. Para melhor visualização os dados apresentados neste capítulo constituirão apenas aqueles que demonstraram altas ( $r \geq 0,5$ ) e significativas ( $p \leq 0,05$ ) correlações<sup>93</sup>. Assim, em ordem de apresentação, serão evidenciadas as tabelas de correlação das matrizes seguidas dos dendrogramas referentes.

---

<sup>93</sup> As tabelas de correlações completas, assim como todos os dendrogramas obtidos e seus respectivos critérios de formação estão compreendidos no Apêndice C.

#### 4.1 A organização das peças dos crânios

Os dados morfológicos cranianos foram analisados de dez formas diferentes. Dessas dez análises todas foram realizadas igualmente para os dados tratados e não tratados por MG. Ao final obteve-se um total de vinte matrizes morfológicas. Essas matrizes foram correlacionadas com as matrizes filogenéticas e geográficas. Para esse trabalho foram consideradas as matrizes que apresentaram correlações ( $r$ ) acima de 0,5 conforme a tabela 4.10 apresentada a seguir:

Tabela 4.10 – Correlações significativas e com os maiores valores de correlação entre matrizes cranianas. Os dados estão apresentados em ordem de maior para menor correlação.

| Comparação                  |                                  | $r$   | $p$   | $r^2$ |
|-----------------------------|----------------------------------|-------|-------|-------|
| Mc_6e_6v_var                | Gc_6e                            | 0,855 | 0,021 | 0,730 |
| Mc_8e_15v_100dados          | Gc_8e                            | 0,646 | 0,003 | 0,417 |
| Mc_8e_15v_100dados_MG       | Fc_PF2019_8e_15v_100dados        | 0,624 | 0,002 | 0,389 |
| Mc_8e_15v_100dados          | Fc_CP2021_8e_15v_100dados        | 0,622 | 0,003 | 0,387 |
| Mc_11e50dados_19v80dados    | Fc_PF2019_11e50dados_19v_80dados | 0,613 | 0,002 | 0,376 |
| Mc_11e50dados_19v80dados    | Fc_CP2021_11e50dados_19v80dados  | 0,609 | 0,002 | 0,371 |
| Mc_8e_15v_100dados          | Fc_PF2019_8e_15v_100dados        | 0,602 | 0,005 | 0,363 |
| Mc_11e50dados_19v80dados_MG | Fc_PF2019_11e50dados_19v_80dados | 0,600 | 0,002 | 0,360 |
| Mc_8e_15v_100dados_MG       | Fc_CP2021_8e_15v_100dados        | 0,563 | 0,006 | 0,317 |
| Mc_11e40dados_66v50dados    | Fc_CP2021_11e40dados_66v50dados  | 0,534 | 0,005 | 0,285 |

Para os dados cranianos, como evidenciado na tabela acima, a matriz de maior correlação ( $r = 0,855$ ) com dados geográficos foi composta por seis espécies e seis variáveis. Para a construção dessa matriz foram priorizadas as variáveis com maiores variâncias e as espécies que possuíam a maior parte das medidas sem valores faltantes. As espécies que apresentavam apenas uma medida original foram excluídas. O dendrograma formado por essa matriz será evidenciado a seguir pela figura 4.15.

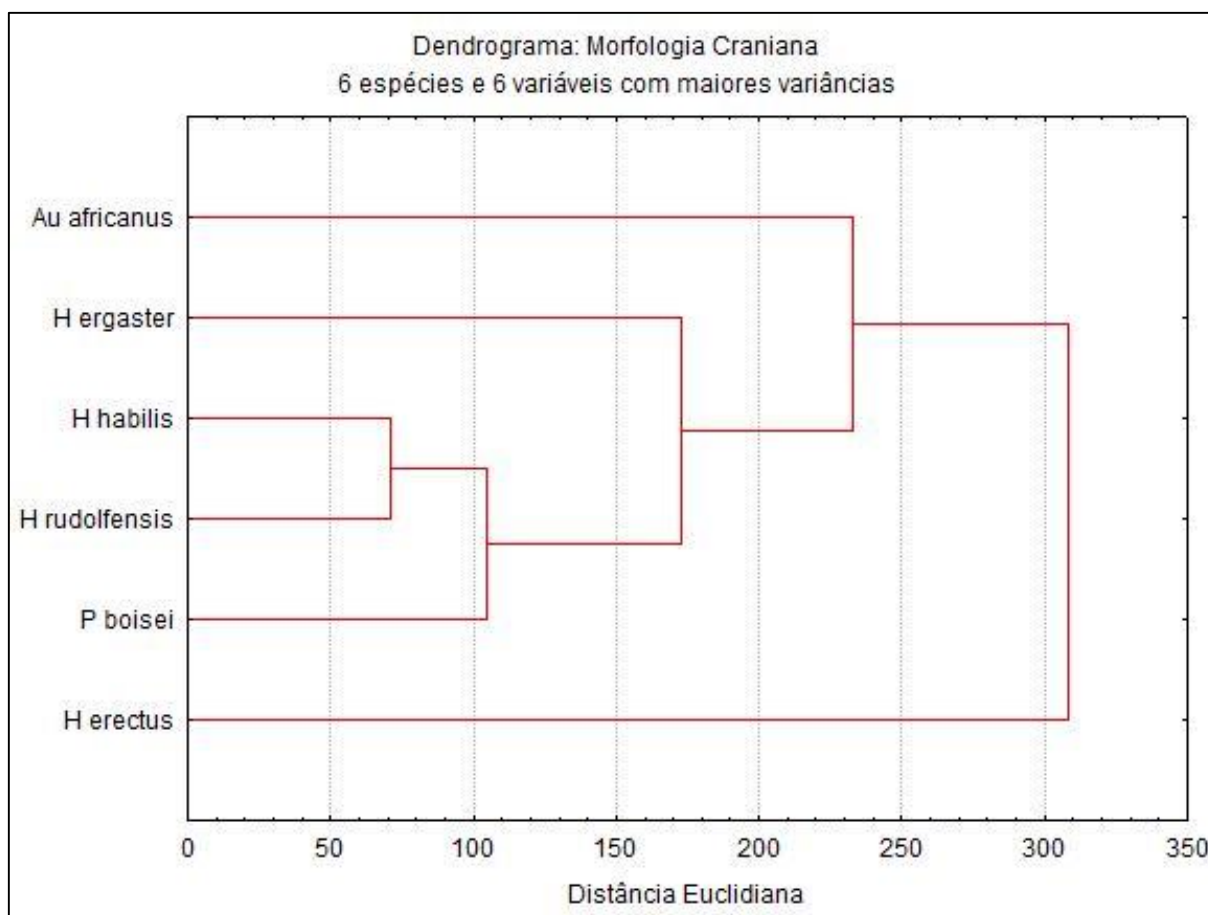


Figura 4.15 – Dendrograma de Matriz Craniana para 6 espécies e 6 variáveis.

A segunda maior correlação ( $r = 0,646$ ), também com dados geográficos, foi da matriz craniana produzida a partir de oito espécies e 15 variáveis. A matriz base para essa análise foi produzida a partir da priorização das variáveis com a menor quantidade de dados faltantes. Depois foram retiradas as espécies que não contemplavam todas as medidas das variáveis, restando por fim, uma matriz com todos os dados originais. O dendrograma produzido a partir desses dados será apresentado pela figura 4.16.

Além da segunda maior correlação, essa matriz morfológica teve mais duas correlações altas com os dados filogenéticos. Apontou a quarta maior correlação ( $r = 0,622$ ) com a matriz de dados filogenéticos do trabalho de CAPARROS & PRAT (2021); e a sétima maior correlação ( $r = 0,602$ ) com a matriz referente aos dados filogenéticos retirados de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019).

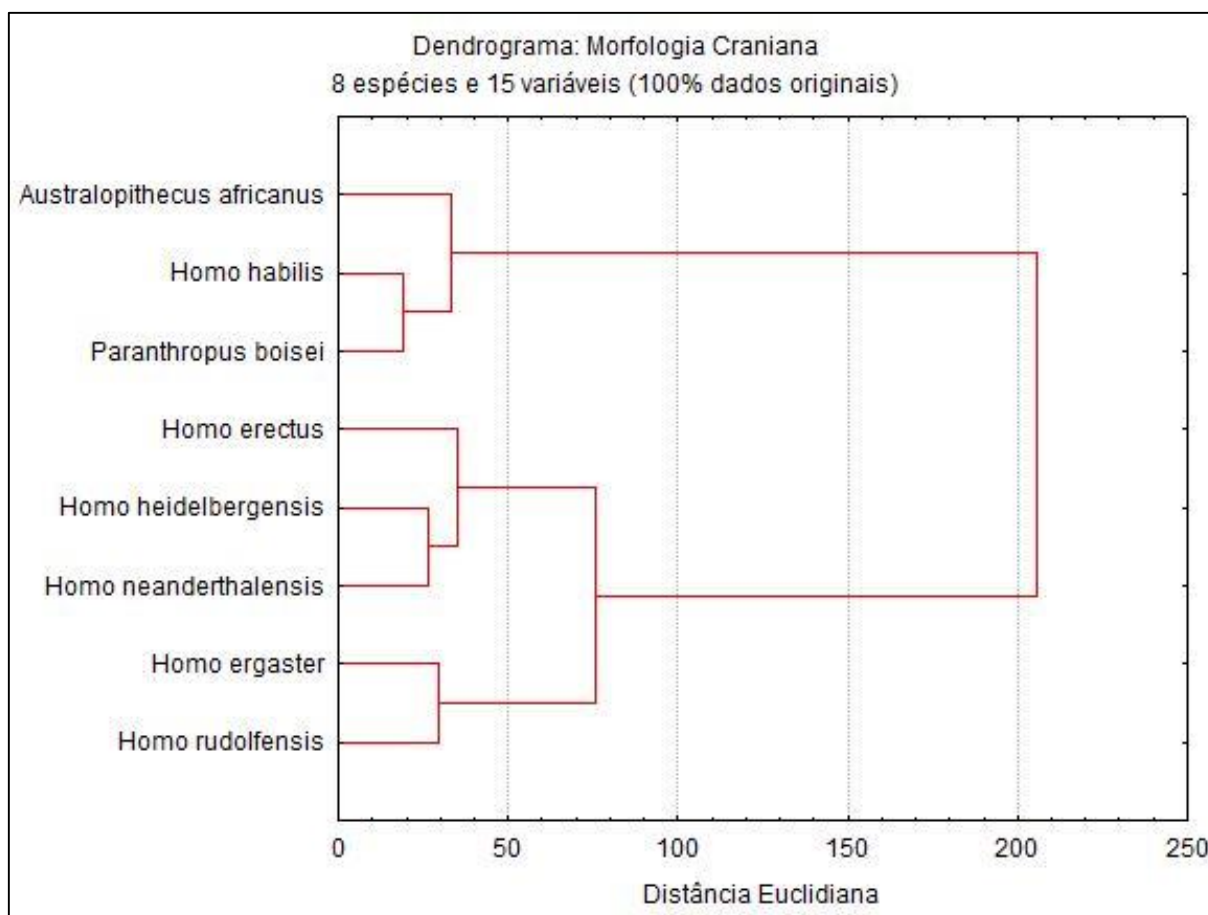


Figura 4.16 – Dendrograma de Matriz Craniana para 8 espécies e 15 variáveis.

A terceira ( $r = 0,624$ ) e nona ( $r = 0,563$ ) maiores correlações corresponde a matriz morfológica com oito espécies e 15 variáveis, mas com todos os dados tratados pela MG. Essa é a maior correlação entre uma matriz morfológica craniana e uma matriz filogenética, nesse caso, matriz formada pelos dados da filogenia proposta por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), a segunda correlação foi obtida a partir da filogenia de CAPARROS & PRAT (2021). A formação da matriz morfológica base para essa matriz seguiu o mesmo critério da anterior, a única diferença é que aqui os dados foram tratados pela média geométrica. O dendrograma a seguir (figura 4.17) foi formado a partir dessa matriz.

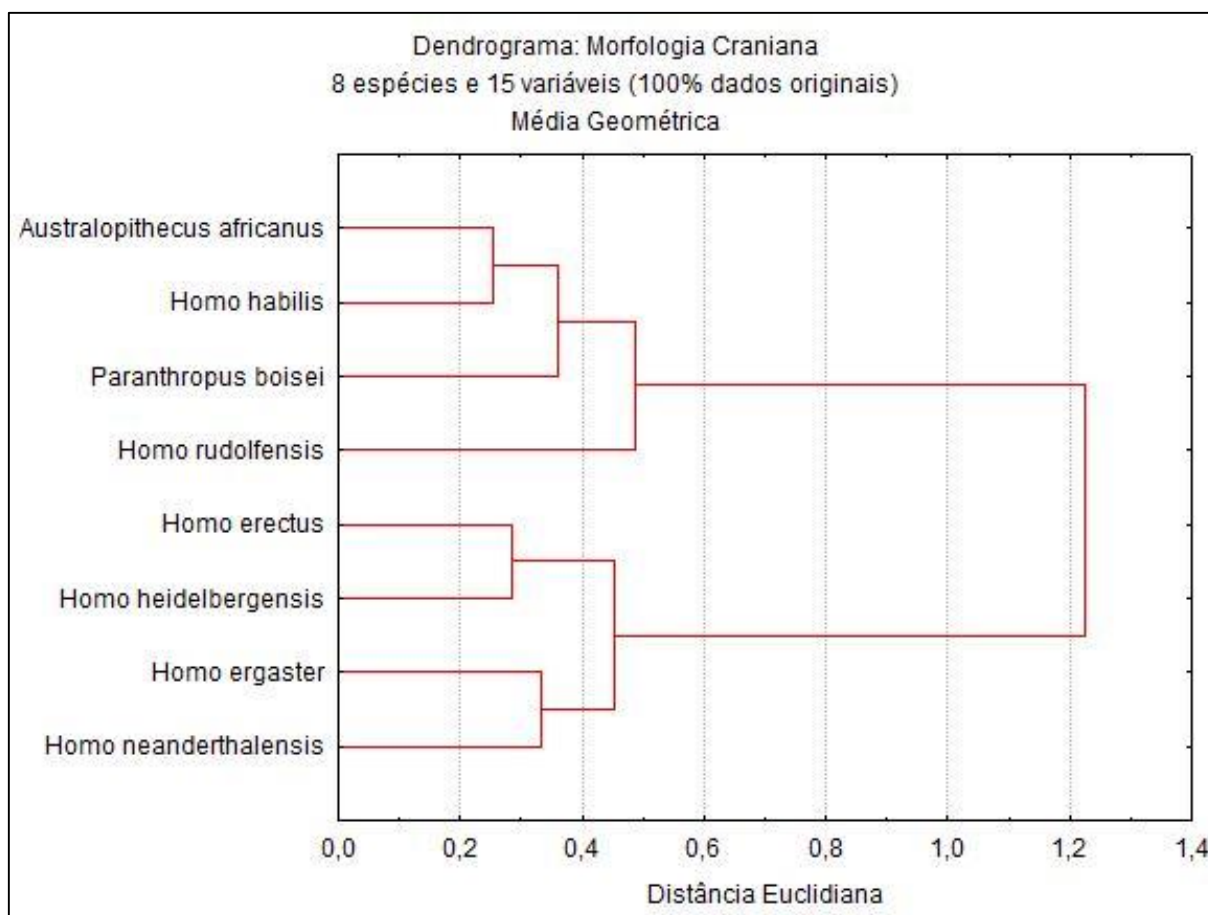


Figura 4.17 – Dendrograma de Matriz Craniana para 8 espécies e 15 variáveis (MG).

A quinta ( $r = 0,613$ ) e sexta ( $r = 0,609$ ) maiores correlações estão relacionadas a matriz morfológica de 11 espécies e 19 variáveis. Ambas correlações estão ligadas as matrizes filogenéticas, a primeira relacionada a filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019) e a segunda relacionada a filogenia de CAPARROS & PRAT (2021). Essa matriz morfológica base foi formada priorizando as variáveis que apresentavam mais de 80% dos dados sem valores faltantes, depois foram destacadas as espécies que apresentavam mais de 50% dos dados originais. O dendrograma apresentado a seguir (figura 4.18) foi produzido a partir dessa matriz.

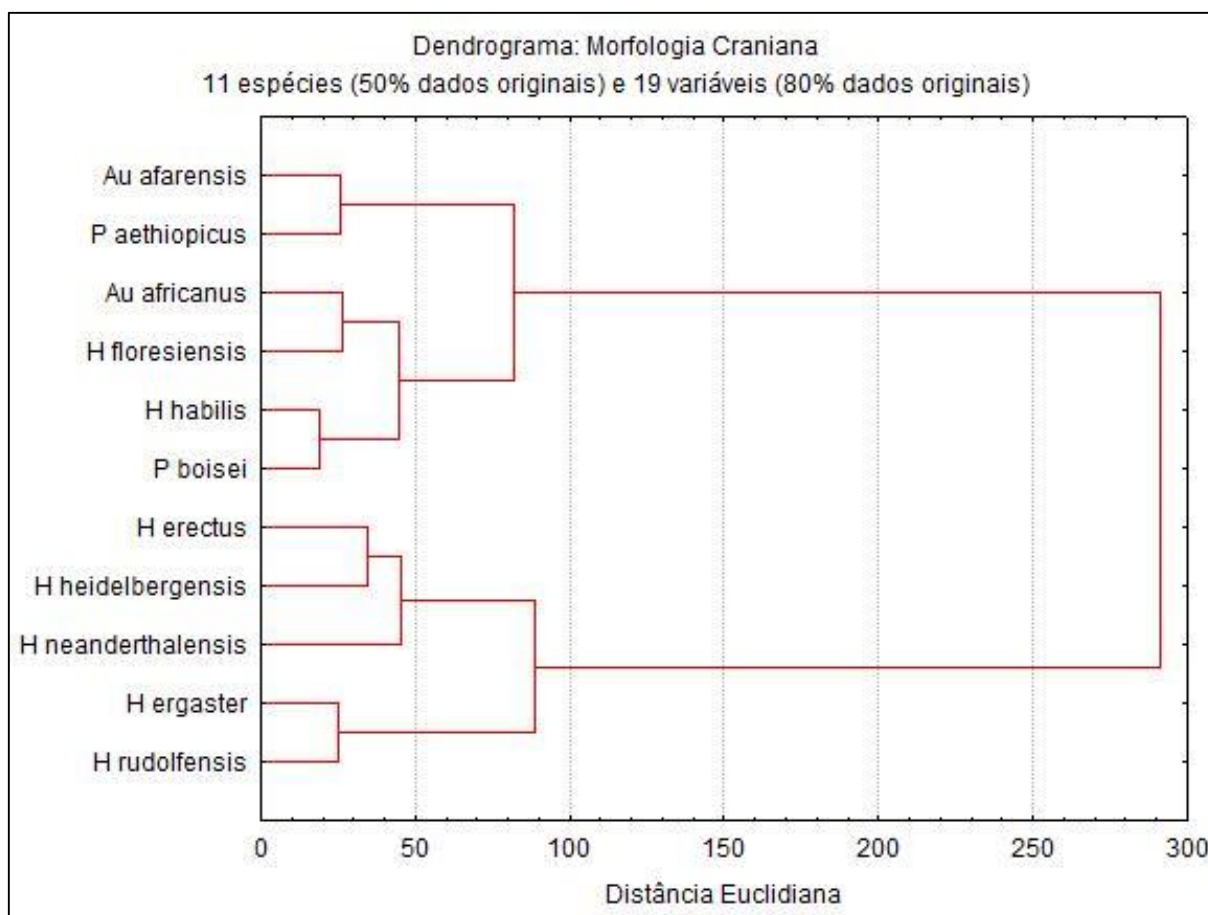


Figura 4.18 – Dendrograma de Matriz Craniana para 11 espécies e 19 variáveis.

A oitava maior correlação ( $r = 0,600$ ) está relacionada a matriz morfológica produzida a partir de 11 espécies e 19 variáveis. Sua correlação está relacionada a matriz filogenética gerada com a filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019). A matriz morfológica base foi gerada a partir dos mesmos critérios da matriz anterior, a diferença é que essa teve seus dados tratados por MG. O dendrograma apresentado a seguir (figura 4.19) foi gerado a partir dessa matriz.

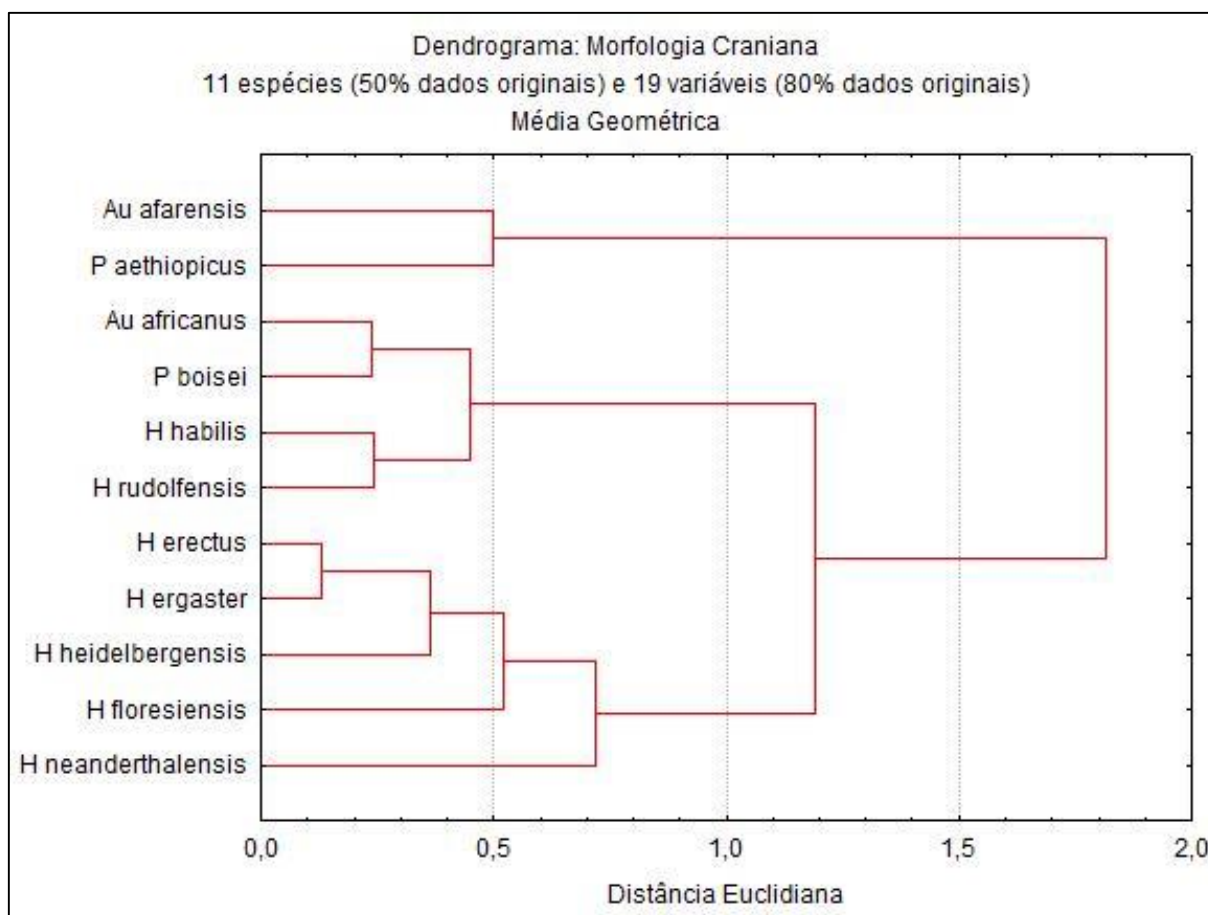


Figura 4.19 – Dendrograma de Matriz Craniana para 11 espécies e 19 variáveis (MG).

A décima e última correlação ( $r = 0,534$ ) considerada para os dados morfológicos cranianos é referente a matriz craniana com 11 espécies e 66 variáveis. Sua correlação está relacionada aos dados da matriz filogenética obtida a partir dos dados de CAPARROS & PRAT (2021). Sua matriz morfológica base foi gerada priorizando as variáveis que possuíam mais de 50% dos dados originais, depois foram mantidas apenas as espécies que possuíam 40% desses dados. O dendrograma mostrado a seguir (figura 4.20) foi produzido a partir dessa matriz.

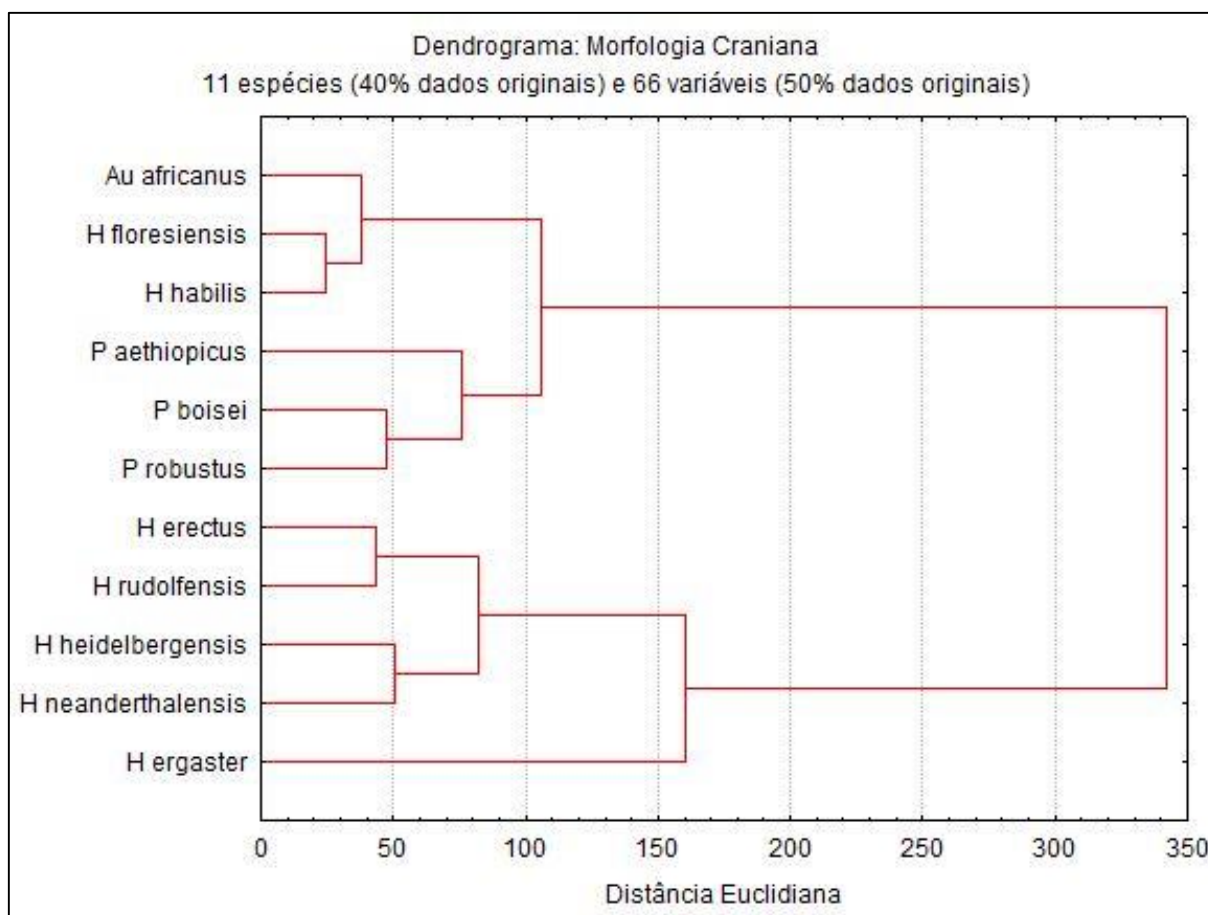


Figura 4.20 – Dendrograma de Matriz Craniana para 11 espécies e 66 variáveis.

#### 4.2 A organização das peças dos dentes mandibulares

Assim como na análise dos crânios, os dados morfológicos dos dentes mandibulares foram analisados de dez formas diferentes. Dessas dez análises todas foram realizadas igualmente para os dados tratados e não tratados por MG. Ao final obteve-se também um total de 20 matrizes morfológicas de dentes mandibulares.

Diferente dos dados cranianos, os dados dos dentes mandibulares possuem três *outliers*. Essas espécies de símios foram consideradas em conjunto com as espécies hominínias em algumas análises a fim de testar como as espécies se organizavam.

As matrizes morfológicas foram correlacionadas com as matrizes filogenéticas e geográficas. Para esse trabalho foram consideradas as matrizes que apresentaram correlações ( $r$ ) acima de 0,5. A tabela 4.11 apresenta essas relações a seguir:

Tabela 4.11 – Correlações significativas e com os maiores valores de correlação entre matrizes de dentes mandibulares. Os dados estão apresentados em ordem de maior para menor correlação.

| Comparação              |                     | r     | p     | r <sup>2</sup> |
|-------------------------|---------------------|-------|-------|----------------|
| Mdmd_11e_23v_100dados   | Fdmd_PF2019_11e     | 0,722 | 0,001 | 0,522          |
| Mdmd_6e_40v_100dados    | Fdmd_PF2019_6e      | 0,719 | 0,011 | 0,517          |
| Mdmd_6e_40v_100dados    | Fdmd_CP2021_6e      | 0,698 | 0,011 | 0,488          |
| Mdmd_6e_40v_100dados_MG | Fdmd_PF2019_6e      | 0,670 | 0,014 | 0,449          |
| Mdmd_6e_40v_100dados_MG | Fdmd_CP2021_6e      | 0,664 | 0,014 | 0,440          |
| Mdmd_7e_22v_200var      | Fdmd_PF2019_7e      | 0,649 | 0,016 | 0,421          |
| Mdmd_7e_22v_200var      | Fdmd_CP2021_7e      | 0,548 | 0,025 | 0,301          |
| Mdmd_11e_23v_100dados   | Fdmd_CP2021_11e     | 0,537 | 0,004 | 0,289          |
| Mdmd_13e_23v_100dados   | Fdmd_CP2021_13e_23v | 0,535 | 0,006 | 0,286          |

A maior correlação ( $r = 0,722$ ), evidenciada na tabela acima, corresponde a matriz morfológica produzida a partir de 11 espécies e 23 variáveis. A matriz morfológica se mostrou correlacionada com a matriz filogenética obtida a partir da filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019). Essa matriz também marca a oitava maior correlação ( $r = 0,537$ ) relacionada aos dados filogenéticos propostos por CAPARROS & PRAT (2021). Na produção da matriz base foram selecionadas inicialmente as variáveis com mais de 80% dos dados originais. Depois foram selecionadas apenas as espécies que não apresentavam dados faltantes. Por fim os símios foram retirados. O dendrograma gerado a partir dessa matriz está evidenciado pela figura 4.21.

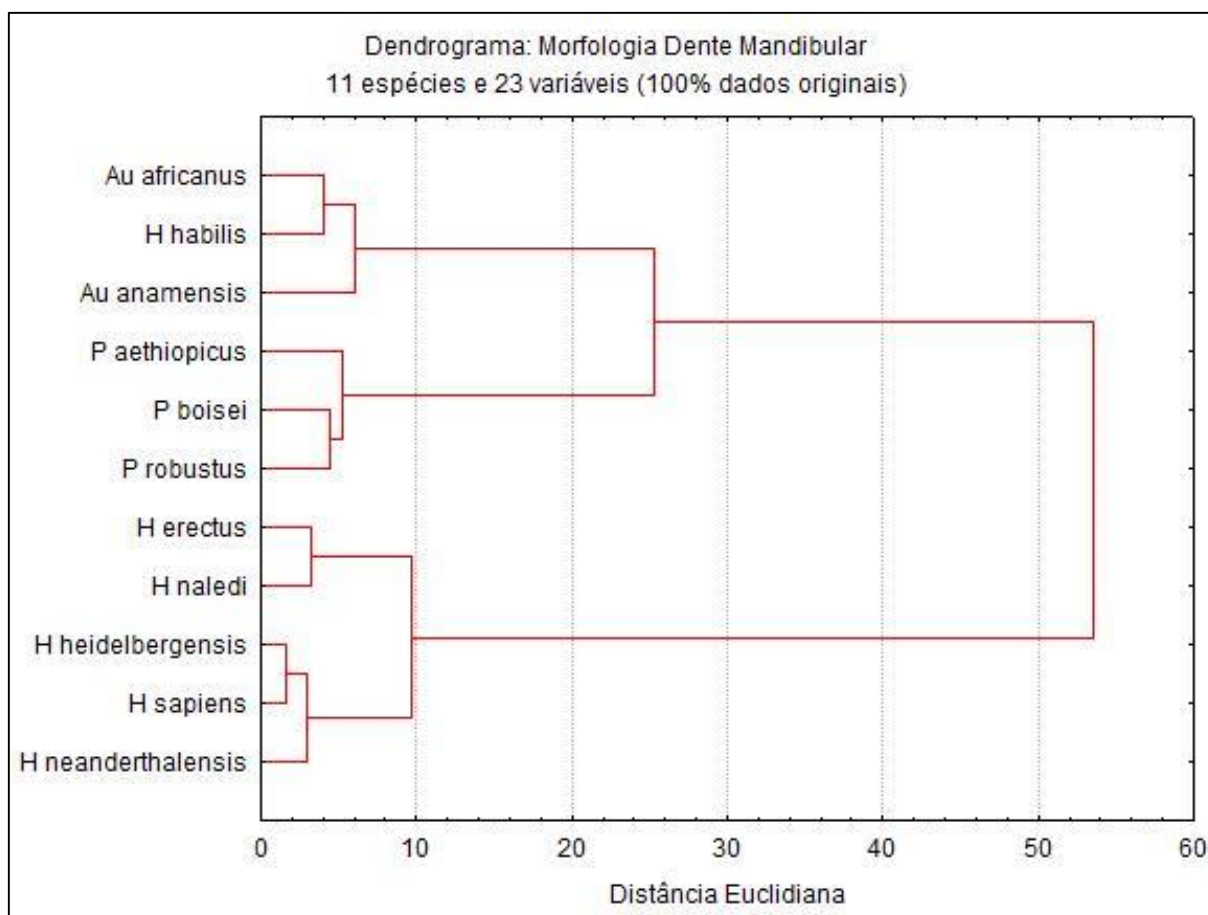


Figura 4.21 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 11 espécies e 23 variáveis sem dados faltantes.

A segunda ( $r = 0,719$ ) e terceira ( $r = 0,698$ ) maiores correlações correspondem a matriz morfológica gerada a partir de seis espécies e 40 variáveis. A matriz morfológica demonstrou correlação com ambas matrizes filogenéticas, a primeira correlação com a matriz gerada pelos dados de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019) e a segunda correlação com os dados de CAPARROS & PRAT (2021). Sua matriz base foi formada priorizando inicialmente as variáveis com mais de 40% das medidas originais. Depois foram excluídas as espécies que apresentavam menos de 80% das medidas originais. Por fim foram excluídas as variáveis que ainda apresentavam dados faltantes, restando apenas variáveis com dados originais. O dendrograma referente a essa matriz está evidenciado pela figura 4.22.

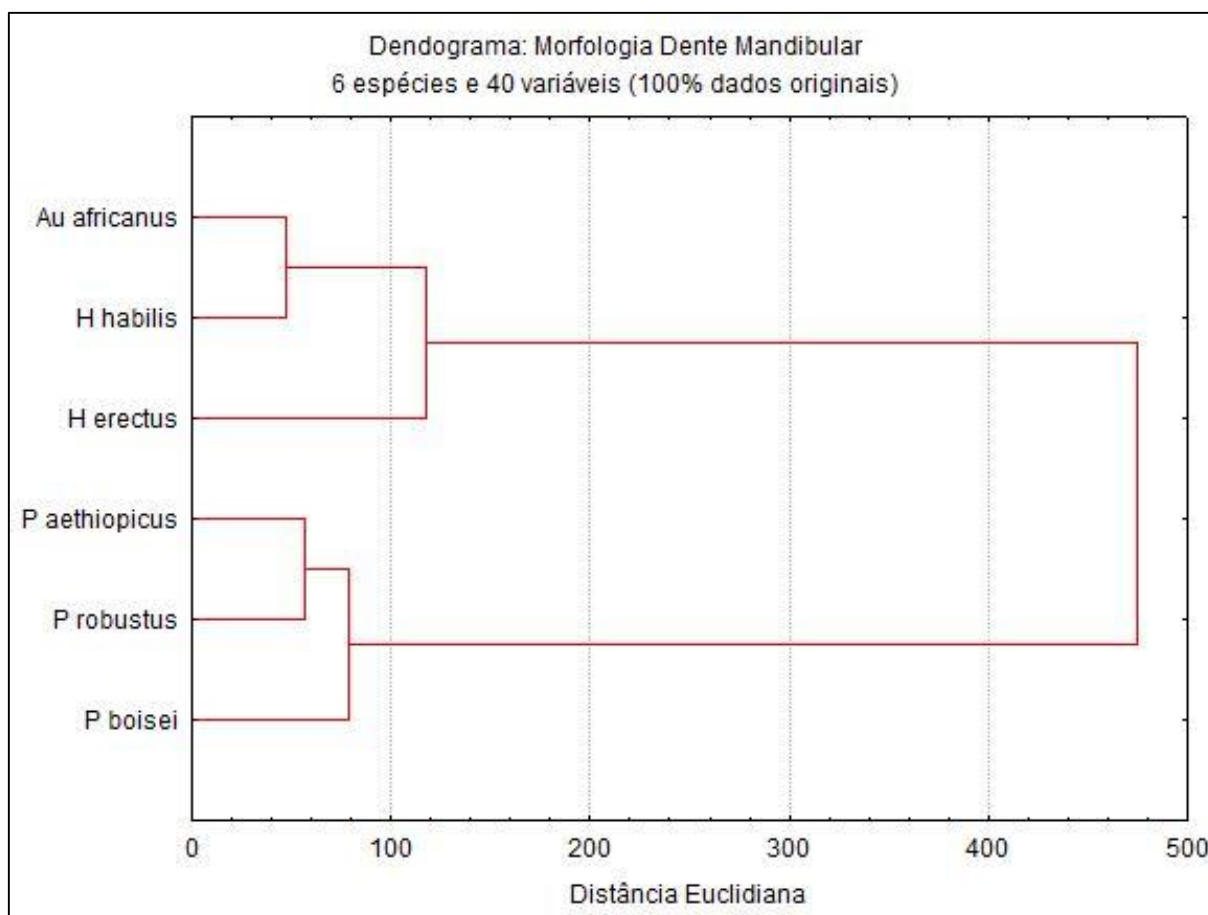


Figura 4.22 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 6 espécies e 40 variáveis sem dados faltantes.

A quarta ( $r = 0,670$ ) e quinta ( $r = 0,664$ ) correlações mais altas correspondem a matriz morfológica para seis espécies e 40 variáveis. Essa matriz foi formada seguindo as mesmas prioridades da matriz anterior, contudo seus dados foram tratados por média geométrica. Assim como na matriz anterior, suas correlações foram com os dados das matrizes filogenéticas seguindo a mesma ordem, primeira correlação com os dados da filogenia proposta por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019) e a segunda correlação com os dados da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). O dendrograma apresentado pela figura 4.23 evidencia a organização dessa matriz.

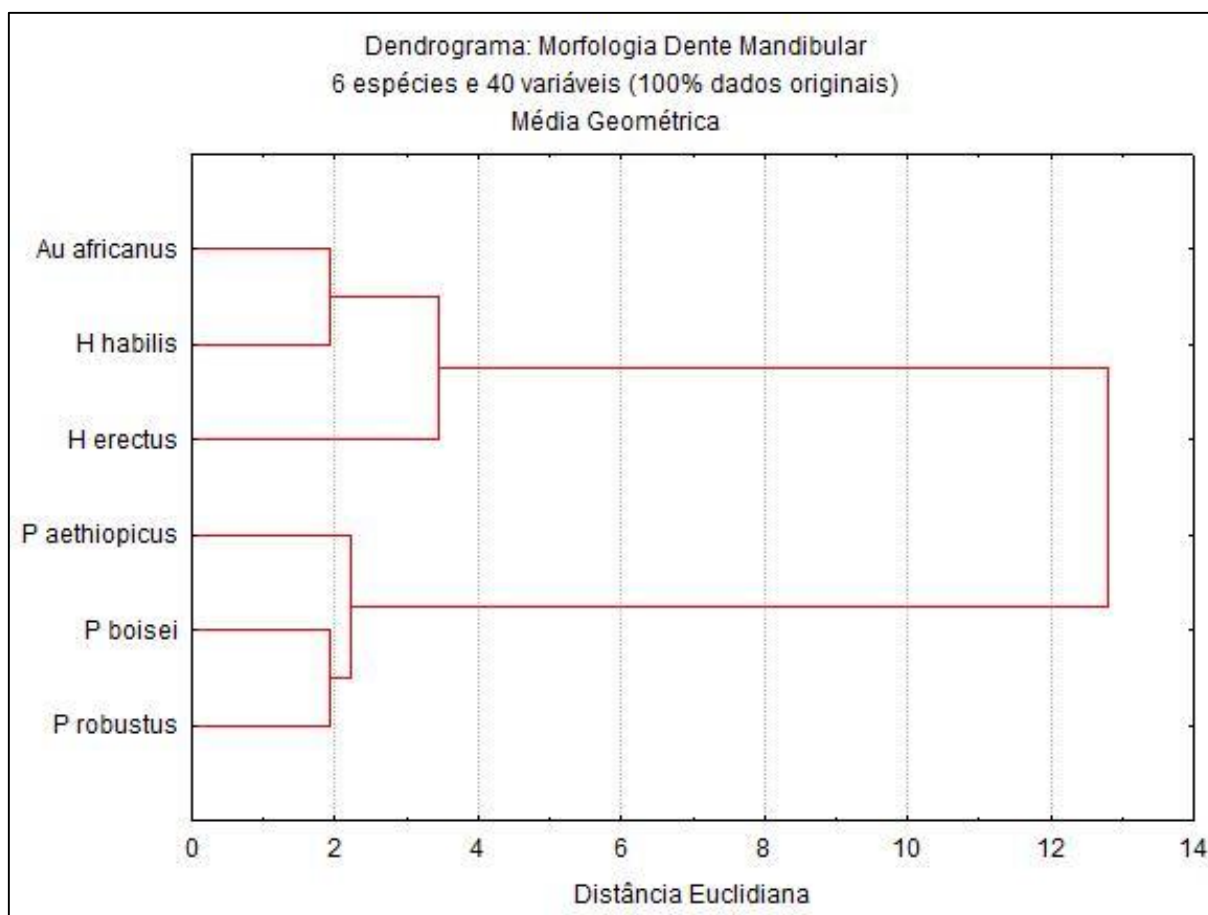


Figura 4.23 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 6 espécies e 40 variáveis sem dados faltantes (MG).

A sexta ( $r = 0,649$ ) e sétima ( $r = 0,548$ ) correlações mais altas estão relacionadas a matriz morfológica gerada a partir de sete espécies e 22 variáveis. Sua matriz base foi produzida priorizando as variáveis que apresentavam variância acima de 200. As espécies que apresentavam muitos dados faltantes nessas variáveis foram excluídas. Ambas correlações estão relacionadas aos dados das matrizes filogenéticas, a primeira correlação com os dados da filogenia proposta por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019) e a segunda correlação relacionada aos dados da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). O dendrograma apresentado pela figura 4.24 evidencia a organização dessa matriz morfológica.

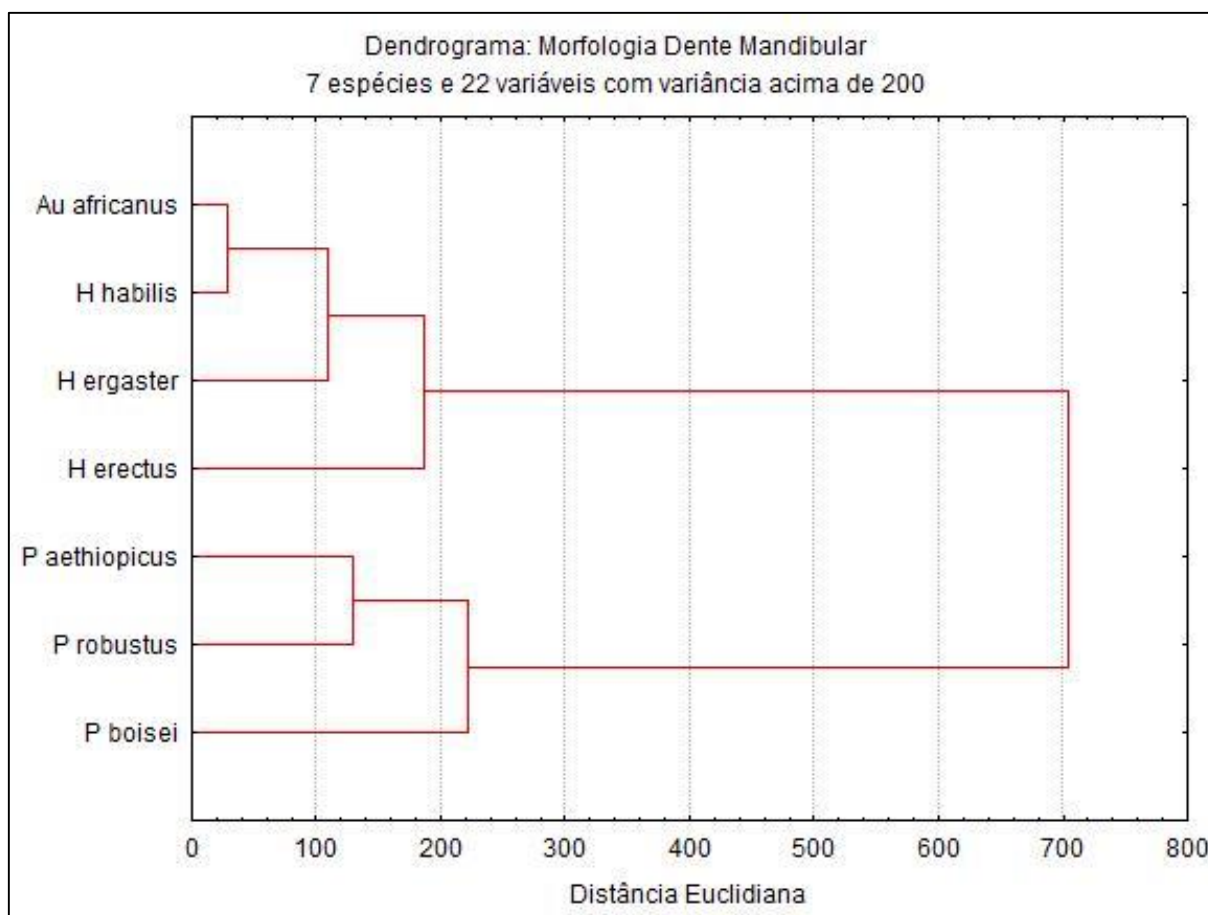


Figura 4.24 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 7 espécies e 22 variáveis.

A nona ( $r = 0,535$ ) e última maior correlação corresponde a matriz morfológica formada por 13 espécies e 23 variáveis. Sua matriz base foi produzida priorizando as variáveis presentes nas espécies símias. Dessas variáveis foram selecionadas aquelas que apresentaram mais de 80% dos dados originais. Por fim foram selecionadas apenas as espécies que não apresentavam dados faltantes entre as variáveis. A matriz morfológica demonstrou correlação com a matriz filogenética produzida a partir da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). O dendrograma representado na figura 4.25 corresponde a organização da matriz morfológica.

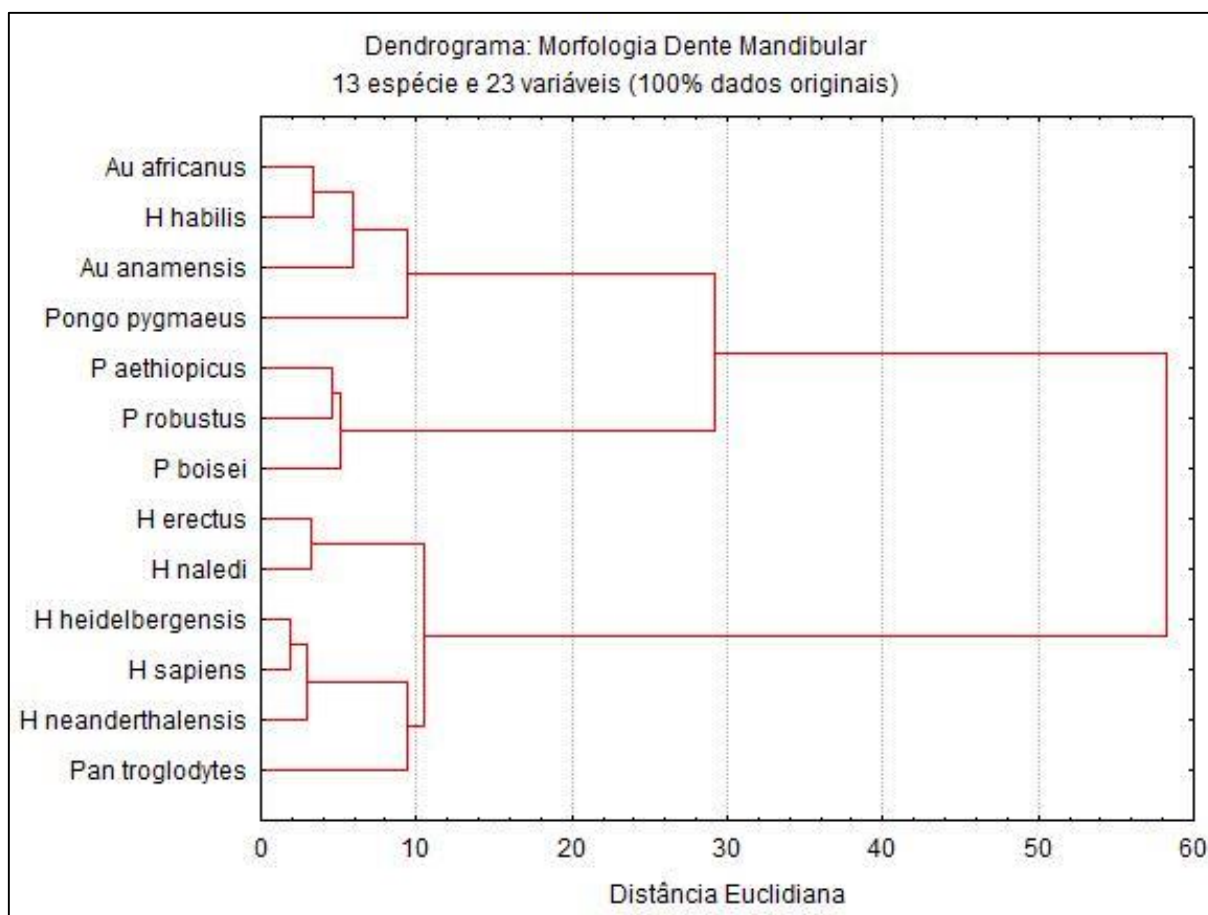


Figura 4.25 – Dendrograma de Matriz de Dentes Mandibulares para 13 espécies e 23 variáveis sem dados faltantes.

Também foram realizadas análises com os dentes mandibulares decíduos. No entanto, devido à baixa quantidade de dados, foram realizadas apenas duas análises. Nenhuma das matrizes apontaram correlações altas e significativas. Os resultados obtidos estão demonstrados no Apêndice C juntamente com o restante dos resultados obtidos.

### 4.3 A organização das peças dos dentes maxilares

Diferente das análises dos crânios e dentes mandibulares, os dados morfológicos dos dentes maxilares foram analisados de nove formas diferentes. Conforme a metodologia dessas nove análises, todas foram realizadas igualmente para os dados tratados e não tratados por MG. Ao final obteve-se também um total de 19 matrizes morfológicas de dentes maxilares.

Assim como os dados de dentes mandibulares, os dados dos dentes maxilares possuem três *outliers*. Essas espécies de símios foram consideradas em conjunto com as espécies hominíneas em algumas análises com o objetivo de testar a organização dos *taxa* com a presença de grupos de fora da linhagem.

As matrizes morfológicas foram correlacionadas com as matrizes filogenéticas e geográficas. Para esse trabalho foram consideradas as matrizes que apresentaram correlações (*r*) acima de 0,5. A tabela 4.12 demonstra essas relações.

Tabela 4.12 – Correlações significativas e com os maiores valores de correlação entre matrizes de dentes maxilares. Os dados estão apresentados em ordem de maior para menor correlação.

| Comparação               |                | r     | p     | r <sup>2</sup> |
|--------------------------|----------------|-------|-------|----------------|
| Mdmx_6e_21v_100dados     | Fdmx_PF2019_6e | 0,652 | 0,017 | 0,425          |
| Mdmx_6e_21v_100dados_MG  | Fdmx_PF2019_6e | 0,642 | 0,008 | 0,413          |
| Mdmx_14e_10v_100dados_MG | Gdmx_14e       | 0,632 | 0,001 | 0,400          |
| Mdmx_6e_21v_100dados     | Fdmx_CP2021_6e | 0,629 | 0,017 | 0,395          |
| Mdmx_6e_21v_100dados_MG  | Fdmx_CP2021_6e | 0,626 | 0,017 | 0,392          |
| Mdmx_12e_10v_100dados_MG | Gdmx_12e       | 0,618 | 0,001 | 0,382          |

A maior correlação ( $r = 0,652$ ) demonstrada na tabela acima corresponde a matriz morfológica gerada a partir de seis espécies e 21 variáveis. A matriz morfológica se mostrou correlacionada com a matriz filogenética obtida a partir da filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019). Essa matriz também marca a quarta maior correlação ( $r = 0,629$ ) relacionada aos dados filogenéticos propostos por CAPARROS & PRAT (2021).

Na produção da matriz base foram retirados os símios e a espécie *H. denisova*, pois essa possuía apenas quatro medidas originais. Foram selecionadas as variáveis com mais de 40% dos dados originais. Depois foram selecionadas as espécies com mais variáveis e excluídas as variáveis com valores faltantes. Ao final restaram apenas dados originais. O dendrograma referente a essa matriz está demonstrado na figura 4.26 apresentado a seguir.

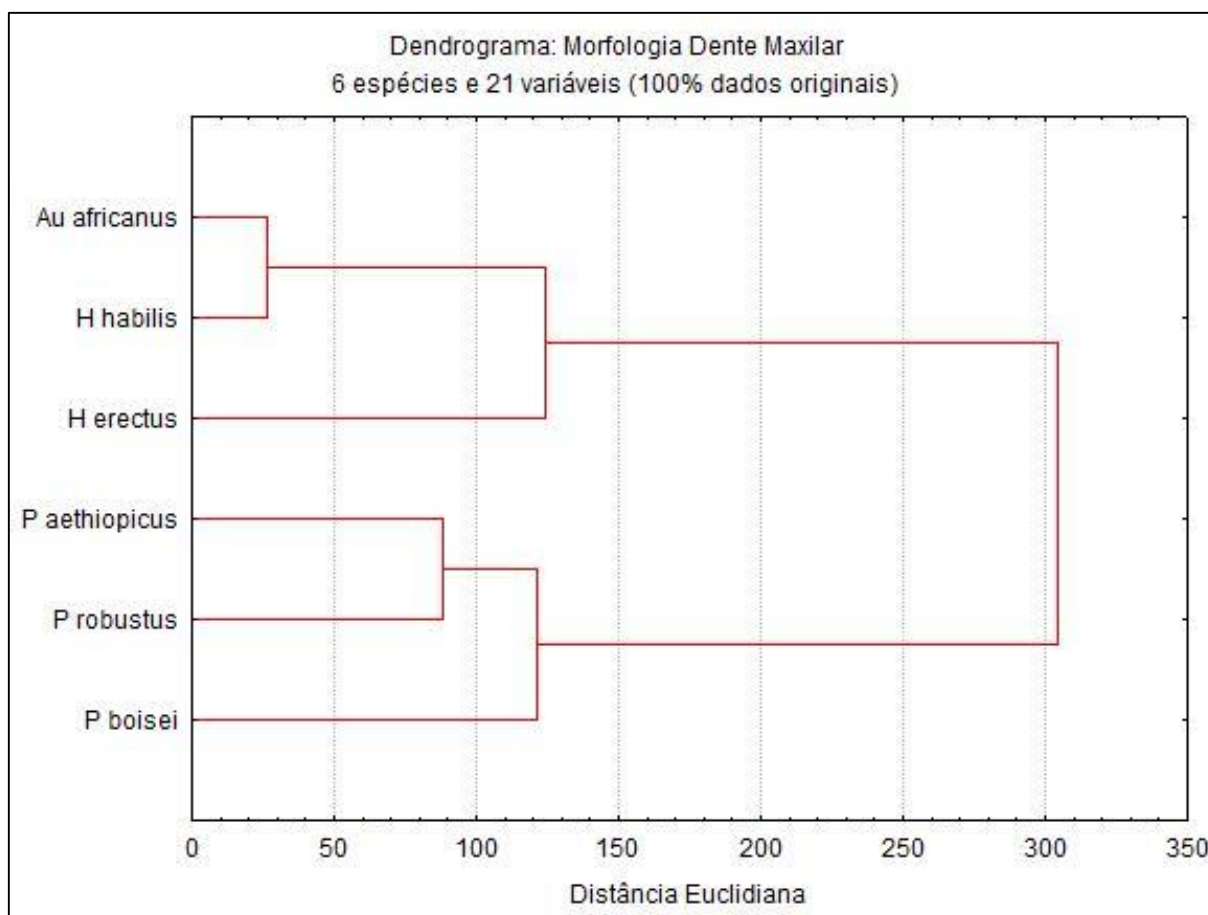


Figura 4.26 – Dendrograma de Matriz de Dentes Maxilares para 6 espécies e 21 variáveis sem dados faltantes.

A segunda ( $r = 0,642$ ) e quinta ( $r = 0,626$ ) maiores correlações são da matriz morfológica gerada a partir de seis espécies e 21 variáveis. Ambas correlações ocorreram com as matrizes filogenéticas, a primeira correlação com os dados da filogenia proposta por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), já a segunda correlação foi com os dados da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). A matriz base foi produzida seguindo os mesmos pontos da matriz anterior. Contudo, nessa matriz os dados foram tratados por média geométrica. O dendrograma mostrado pela figura 4.27 apresenta a organização dessa matriz morfológica.

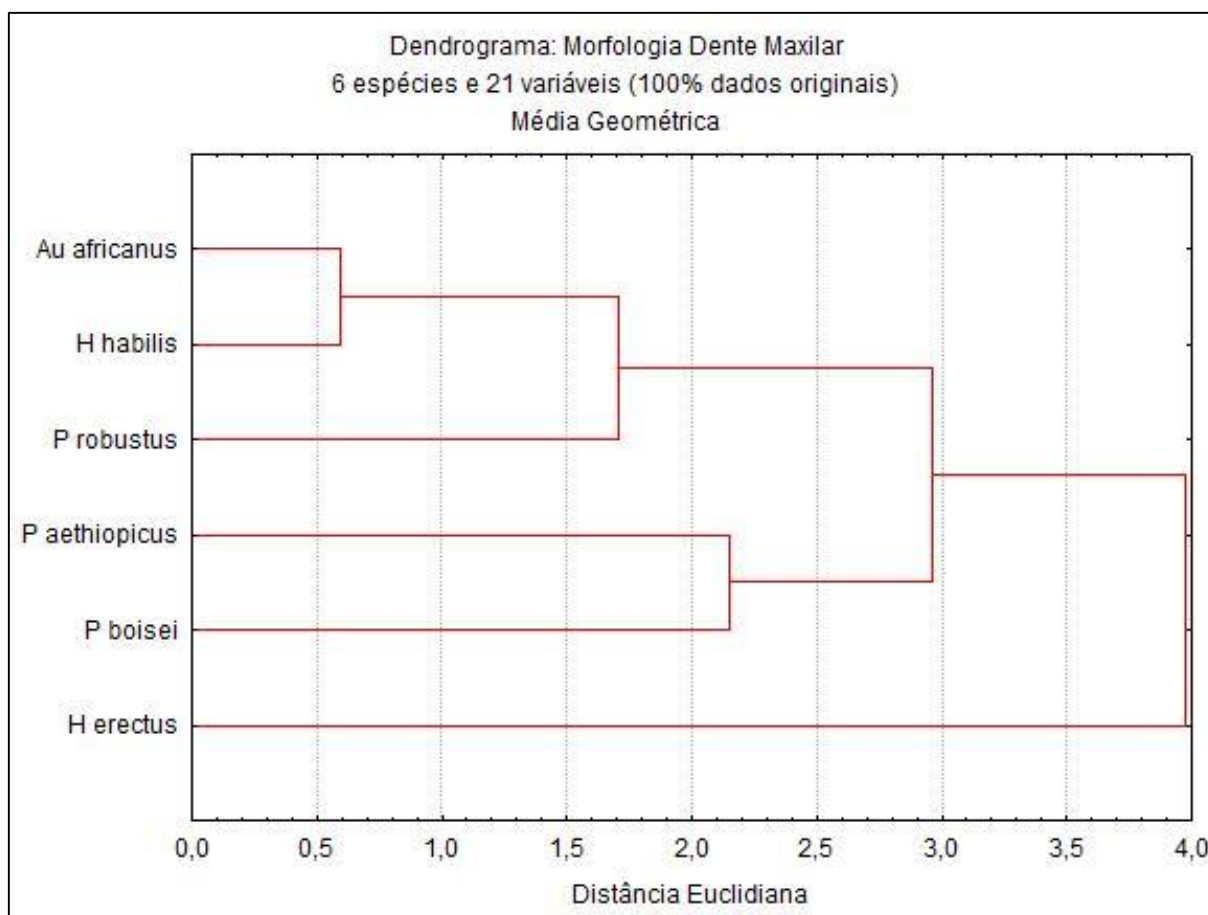


Figura 4.27 – Dendrograma de Matriz de Dentes Maxilares para 6 espécies e 21 variáveis sem dados faltantes (MG).

A terceira maior correlação ( $r = 0,632$ ) está relacionada a matriz morfológica gerada a partir de 14 espécies e dez variáveis. A correlação ocorreu com a matriz de distância geográfica. Sua matriz base foi feita priorizando inicialmente as variáveis com mais de 60% dos dados originais. Depois, foram selecionadas as variáveis que apresentavam medidas da espécie com menor quantidade de dados (*Au. afarensis*). A partir dessa seleção as espécies com mais de uma medida faltante foram retiradas e por fim, as variáveis que ainda apresentavam algum dado faltante foram removidas, restando apenas dados originais. Todos os dados foram tratados por média geométrica. O dendrograma representado na figura 4.28 aponta a organização da matriz morfológica.

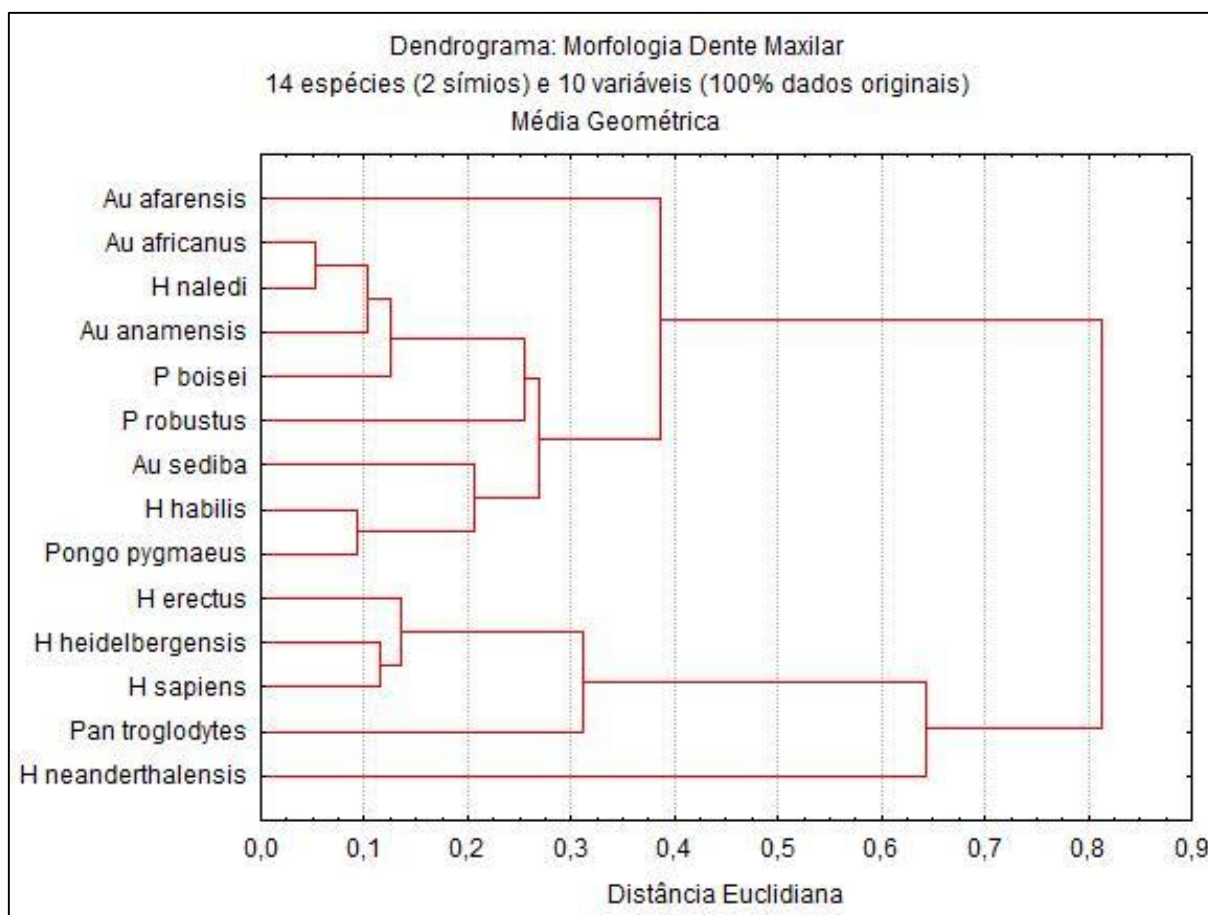


Figura 4.28 – Dendrograma de Matriz de Dentes Maxilares para 14 espécies e 10 variáveis sem dados faltantes (MG).

A sexta e última maior correlação ( $r = 0,618$ ) ocorreu com a matriz morfológica produzida a partir de 12 espécies e dez variáveis. A correlação se deu com os dados da matriz de distância geográfica. A produção da matriz base seguiu os mesmos critérios da matriz descrita anteriormente, contudo, para essa matriz foram retiradas as duas espécies símias. Os dados também foram tratados por MG. O dendrograma apresentado na figura 4.29 mostra a organização dessa matriz morfológica.

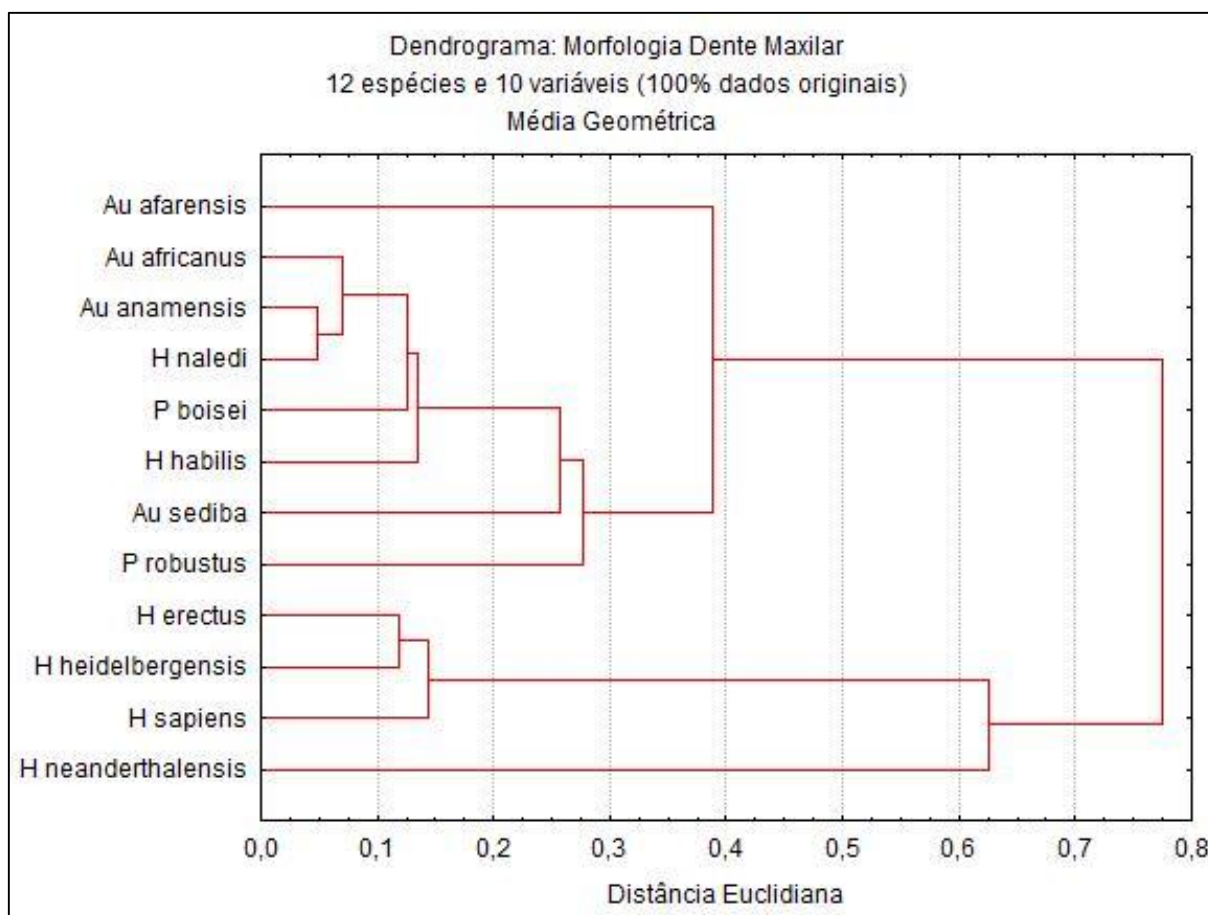


Figura 4.29 – Dendrograma de Matriz de Dentes Maxilares para 12 espécies e 10 variáveis sem dados faltantes (MG).

Devido à baixa quantidade de dados originais e por todas as variáveis contempladas apontarem baixa variância. Foi possível rodar apenas uma análise para os dados de dentes decíduos maxilares. Ambas matrizes, com dados tratados e não tratados por MG demonstraram baixas e não significativas correlações. Os resultados estão expostos no Apêndice C em conjunto com as correlações dos dados dos dentes mandibulares decíduos.

#### 4.4 A organização das peças dos membros

Os dados morfológicos de membros foram analisados de seis formas diferentes. Conforme a metodologia dessas seis análises, todas foram realizadas igualmente para os dados tratados e não tratados por MG. Ao final obteve-se também um total de 12 matrizes morfológicas de membros.

Assim como os dados dos dentes, os dados de membros possuem dois *outliers*. Essas espécies símias foram consideradas em conjunto com as espécies hominínias em algumas análises. O objetivo foi testar a organização das espécies com a presença de grupos de fora da linhagem.

As matrizes morfológicas foram correlacionadas com as matrizes filogenéticas e geográficas. Para esse trabalho foram consideradas as matrizes que apresentaram correlações ( $r$ ) acima de 0,5. A tabela 4.13 apresenta essas relações.

Tabela 4.13 – Correlações significativas e com os maiores valores de correlação entre matrizes de membros. Os dados estão apresentados em ordem de maior para menor correlação.

| Comparação        |                | R     | p     | r <sup>2</sup> |
|-------------------|----------------|-------|-------|----------------|
| Mmb_6e_6v         | Fmb_PF2019_6e  | 0,883 | 0,003 | 0,780          |
| Mmb_8e_15v        | Fmb_PF2019_8e  | 0,879 | 0,003 | 0,772          |
| Mmb_6e_6v_MG      | Fmb_PF2019_6e  | 0,835 | 0,003 | 0,697          |
| Mmb_8e_15v_MG     | Fmb_PF2019_8e  | 0,832 | 0,003 | 0,692          |
| Mmb_10e_5v_300var | Fmb_PF2019_10e | 0,778 | 0,001 | 0,605          |
| Mmb_11e_15v       | Fmb_PF2019_11e | 0,777 | 0,001 | 0,604          |
| Mmb_12e_5v_300var | Fmb_PF2019_12e | 0,773 | 0,002 | 0,598          |
| Mmb_13e_15v       | Fmb_PF2019_13e | 0,773 | 0,001 | 0,597          |
| Mmb_6e_6v         | Fmb_CP2021_6e  | 0,721 | 0,007 | 0,519          |
| Mmb_8e_15v        | Fmb_CP2021_8e  | 0,716 | 0,007 | 0,512          |
| Mmb_11e_15v_MG    | Fmb_PF2019_11e | 0,686 | 0,001 | 0,470          |
| Mmb_13e_15v_MG    | Fmb_PF2019_13e | 0,681 | 0,003 | 0,464          |
| Mmb_6e_6v_MG      | Fmb_CP2021_6e  | 0,618 | 0,031 | 0,382          |
| Mmb_8e_15v_MG     | Fmb_CP2021_8e  | 0,608 | 0,031 | 0,370          |
| Mmb_12e_5v_300var | Fmb_CP2021_12e | 0,600 | 0,002 | 0,360          |
| Mmb_13e_15v       | Fmb_CP2021_13e | 0,599 | 0,001 | 0,359          |
| Mmb_10e_5v_300var | Fmb_CP2021_10e | 0,596 | 0,002 | 0,355          |
| Mmb_11e_15v       | Fmb_CP2021_11e | 0,596 | 0,004 | 0,355          |

A maior correlação ( $r = 0,883$ ) demonstrada na tabela acima corresponde à matriz morfológica gerada a partir de seis espécies e seis variáveis. A matriz morfológica se mostrou correlacionada com a matriz filogenética obtida a partir da filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019). A matriz também corresponde a nona maior correlação ( $r = 0,721$ ) relacionada a outra matriz de distância filogenética, gerada a partir dos dados da filogenia de CAPARROS & PRAT (2021). A matriz morfológica base foi gerada priorizando as espécies que possuíam mais de uma medida original, em seguida as espécies símias foram retiradas, assim como as variáveis

de metatarso, pois essas apresentavam apenas duas espécies com medidas originais. O dendrograma representado na figura 4.30 demonstra a organização da matriz morfológica.

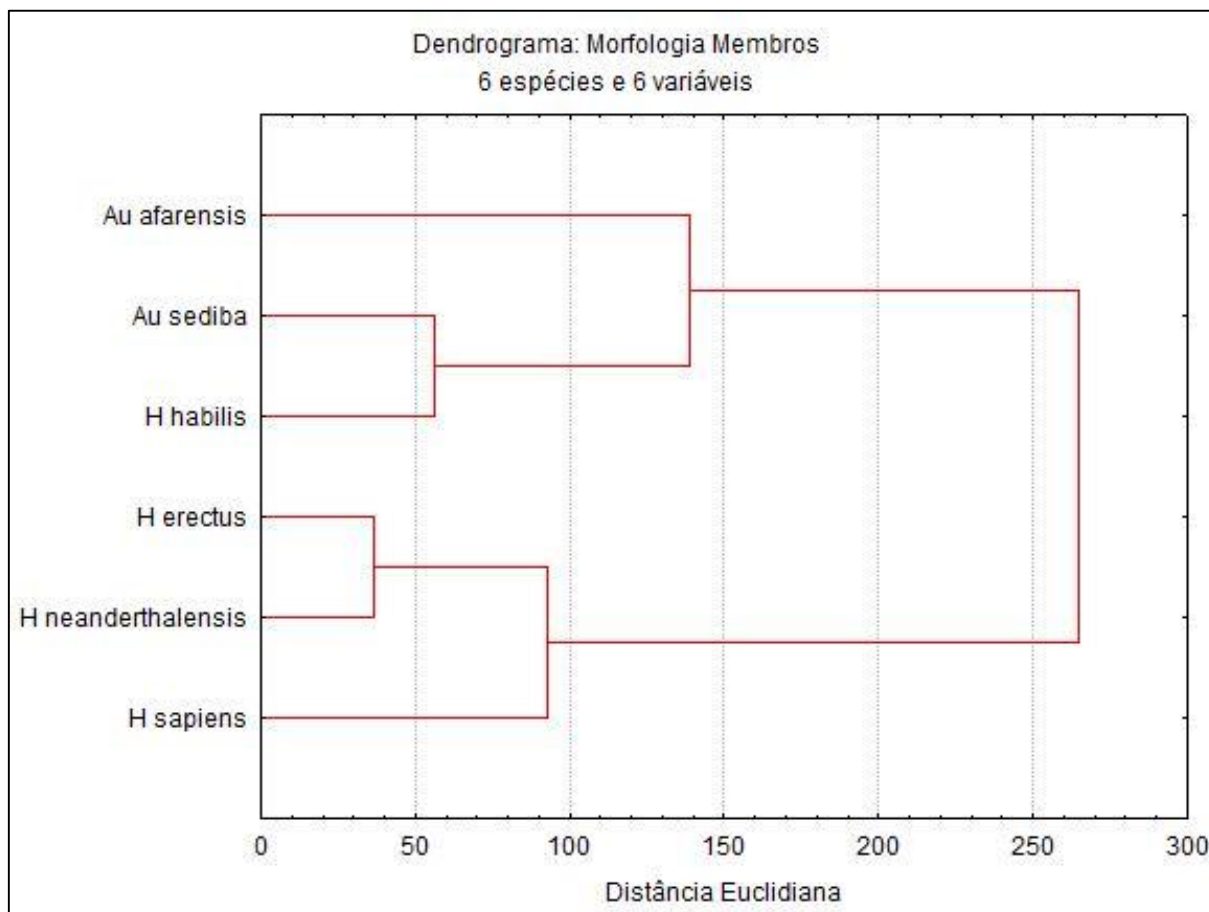


Figura 4.30 – Dendrograma da Matriz de Membros para 6 espécies e 6 variáveis.

A segunda ( $r = 0,879$ ) e décima ( $r = 0,716$ ) maiores correlações correspondem a matriz para oito espécies e 15 variáveis. Ambas correlações ocorreram com as matrizes filogenéticas, a primeira relacionada a filogenia proposta por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), e a segunda para a filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). A matriz morfológica base foi gerada priorizando as espécies que possuíam mais de uma medida original. O dendrograma apresentado na figura 4.31 demonstra a organização dessa matriz.

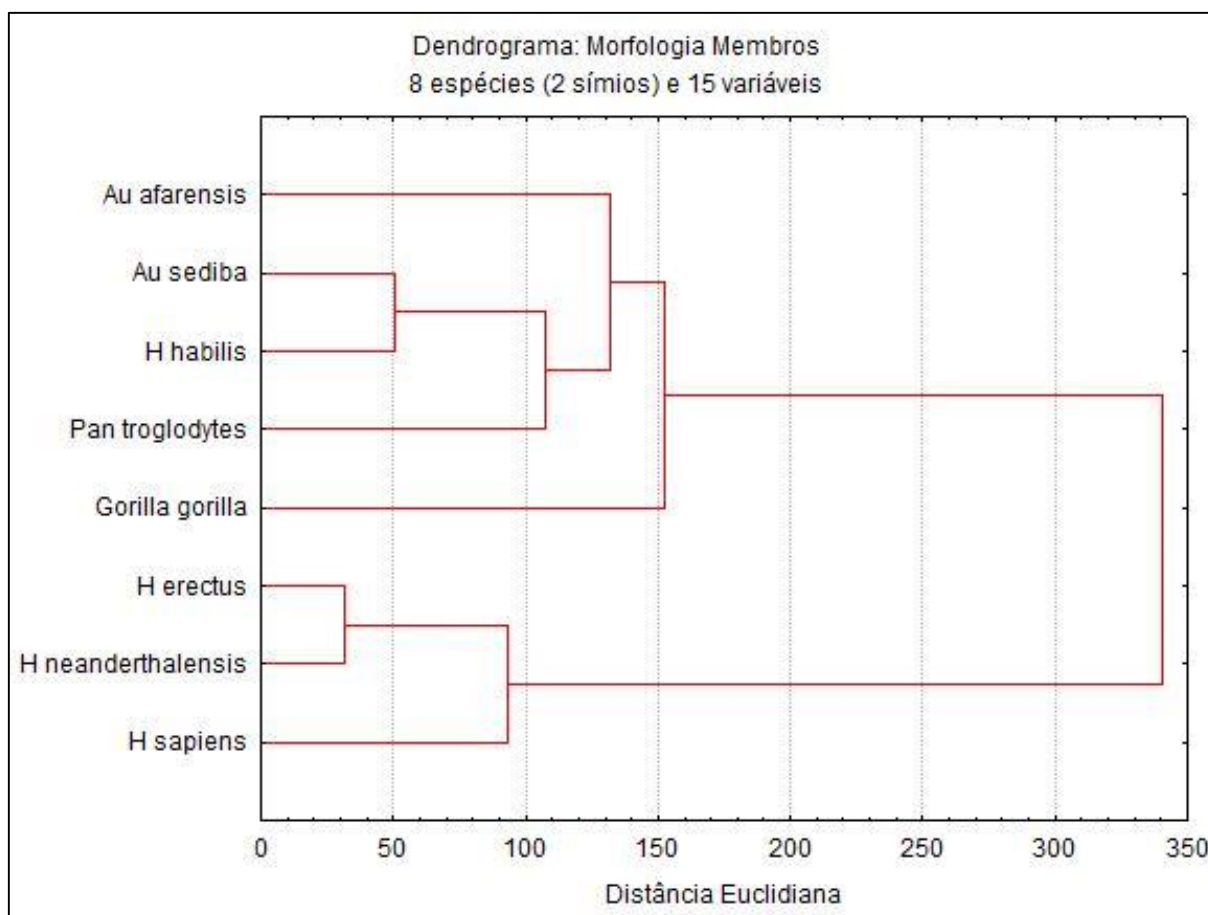


Figura 4.31 – Dendrograma da Matriz de Membros para 8 espécies e 15 variáveis.

A terceira ( $r = 0,835$ ) e 13ª ( $r = 0,618$ ) maiores correlações estão relacionadas a matriz morfológica produzida a partir de seis espécies e seis variáveis. Ambas correlações estão associadas as matrizes filogenéticas, a primeira demonstrou correlação com os dados da filogenia proposta por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), e a segunda demonstrou correlação com a filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). A matriz morfológica base foi gerada seguindo o mesmo protocolo da matriz que obteve a maior correlação (Mmb\_6e\_6v), contudo, para essa matriz os dados foram tratados pela média geométrica. O dendrograma apresentado na figura 4.32 evidencia a organização da matriz morfológica.

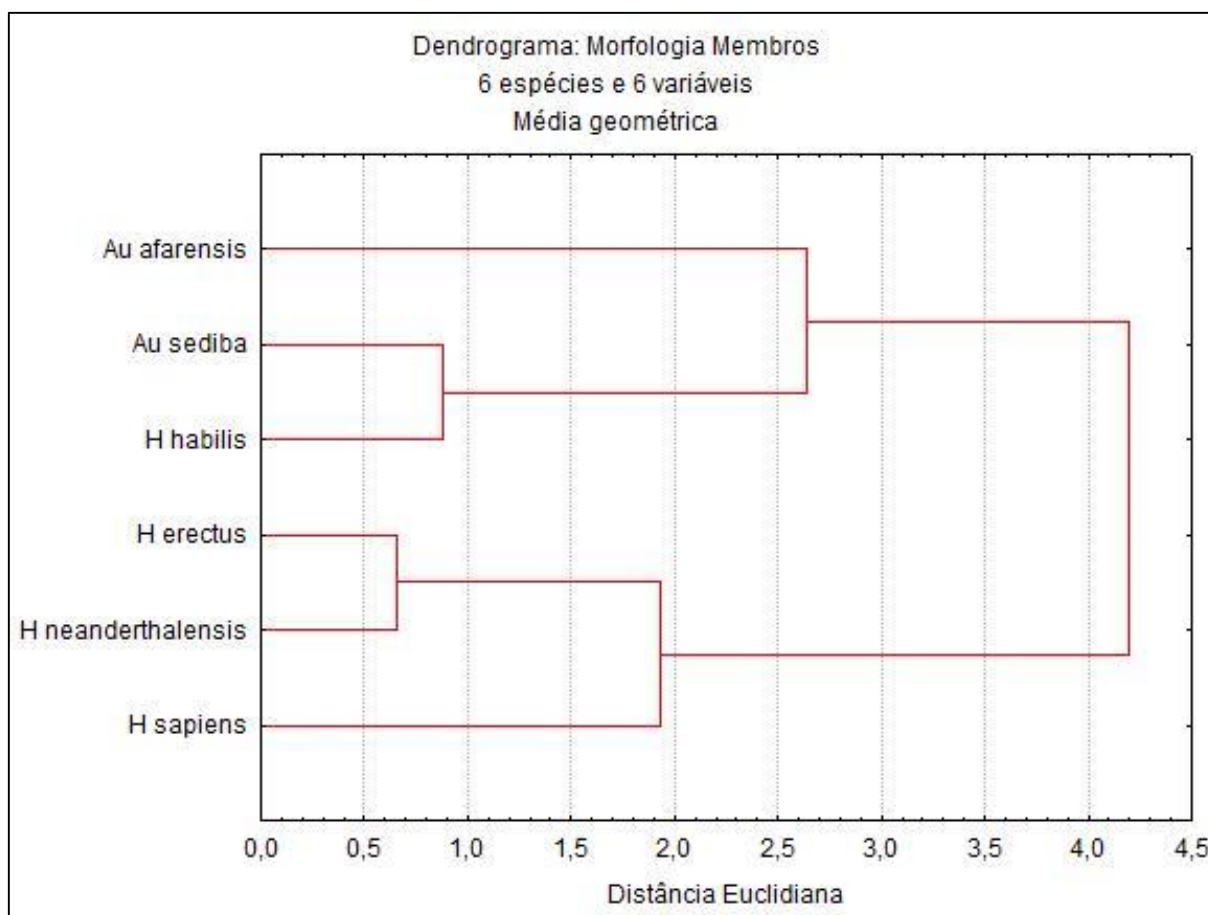


Figura 4.32 – Dendrograma da Matriz de Membros para 6 espécies e 6 variáveis (MG).

A quarta ( $r = 0,832$ ) e 14ª ( $r = 0,608$ ) maiores correlações estão relacionadas a matriz morfológica gerada a partir de oito espécies e 15 variáveis. Ambas correlações ocorreram com as matrizes filogenéticas, a primeira relacionada a matriz gerada a partir dos dados da filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), e a segunda correlacionada a matriz produzida a partir dos dados da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). A matriz morfológica base foi produzida priorizando as espécies que possuíam mais de uma medida original. Ao final todos os dados foram tratados por média geométrica. O dendrograma apresentado na figura 4.33 demonstra a organização da matriz morfológica.

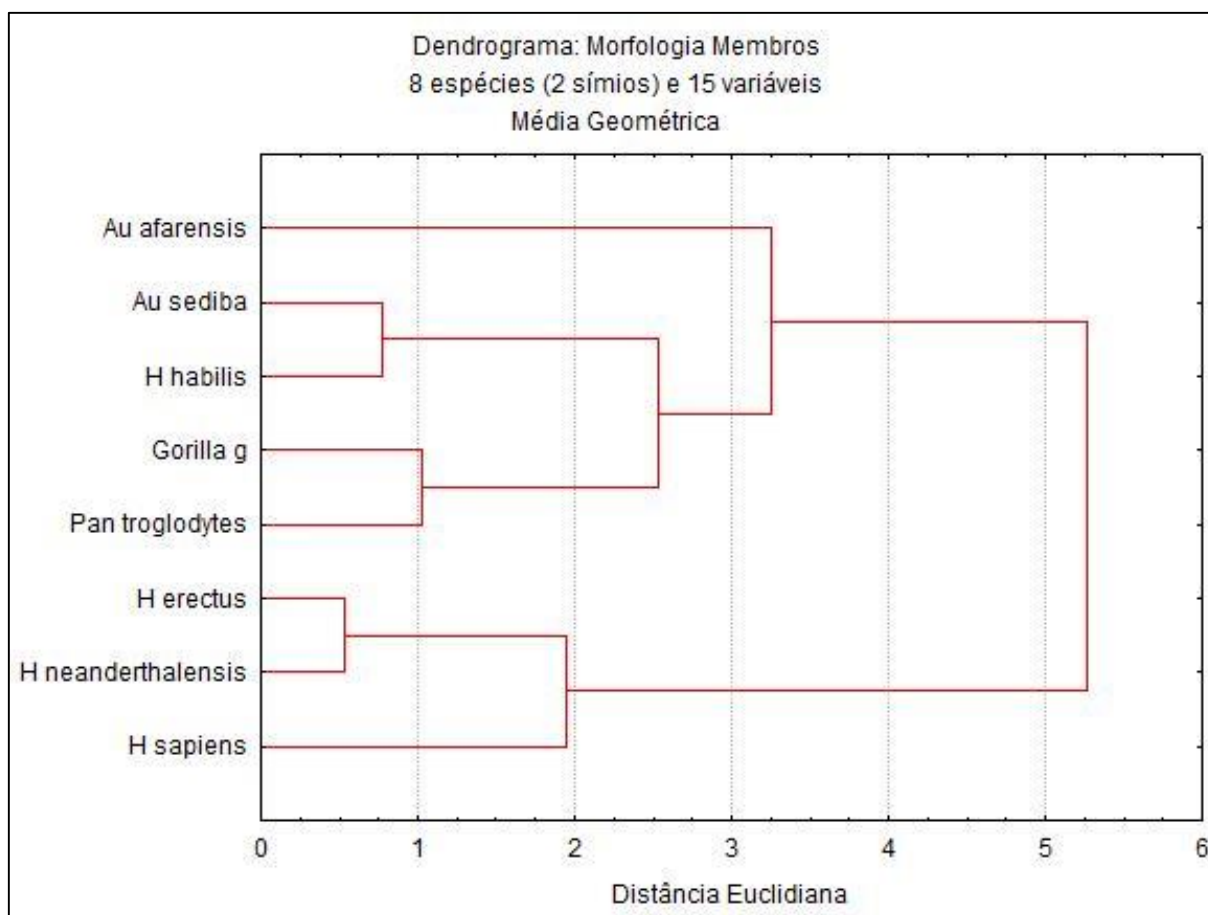


Figura 4.33 – Dendrograma da Matriz de Membros para 8 espécies e 15 variáveis (MG).

A quinta ( $r = 0,778$ ) e 17ª ( $r = 0,596$ ) maiores correlações correspondem a matriz morfológica produzida a partir de dez espécies e cinco variáveis. Ambas correlações ocorreram com as matrizes filogenéticas, a primeira relacionada a matriz gerada a partir dos dados da filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), e a segunda correlacionada a matriz produzida a partir dos dados da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). A matriz morfológica base foi formada priorizando as variáveis que apresentavam variância acima de 300. Em seguida as espécies que não possuíam dados originais foram retiradas. O dendrograma que evidencia a organização da matriz morfológica está apresentado na figura 4.34.

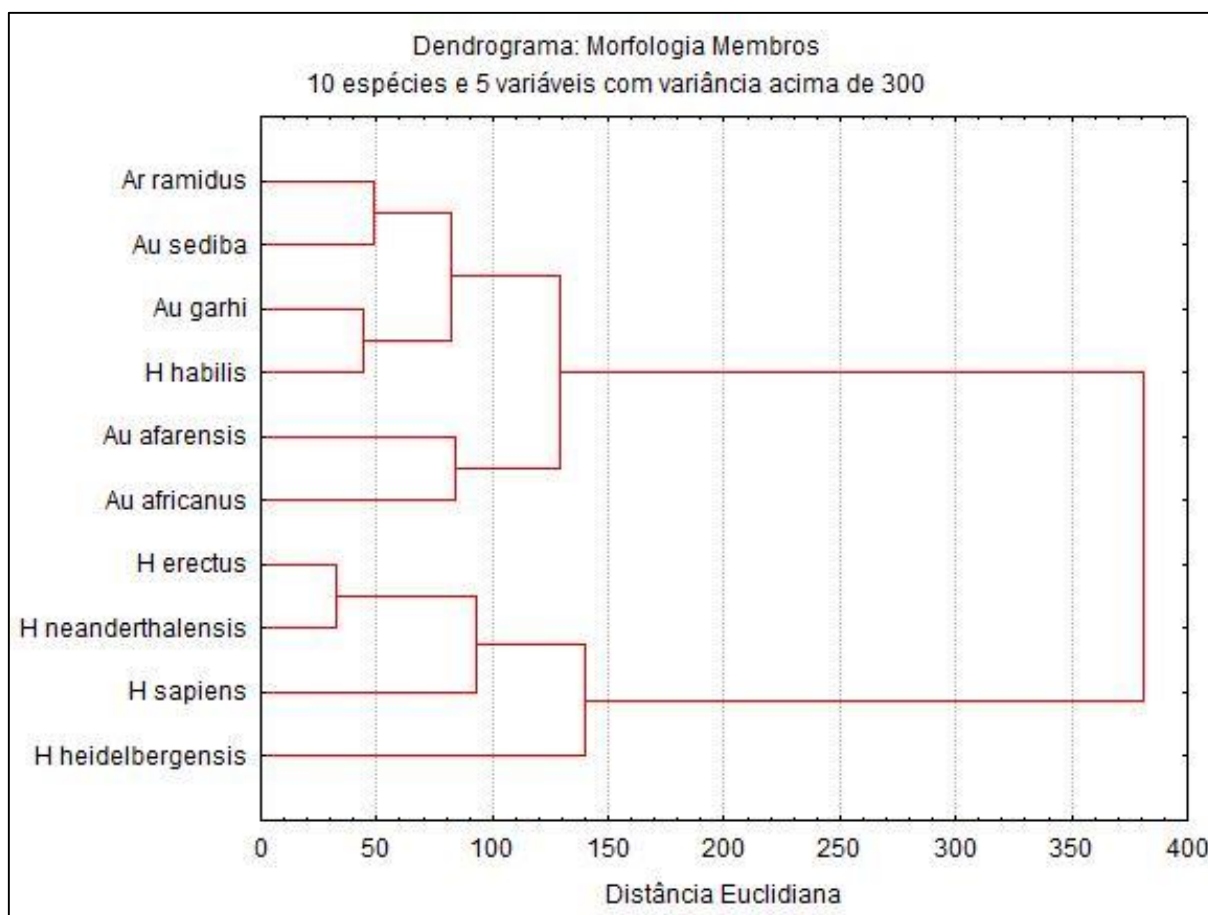


Figura 4.34 – Dendrograma da Matriz de Membros para 10 espécies e 5 variáveis.

A sexta ( $r = 0,777$ ) e 18ª ( $r = 0,596$ ) maiores correlações correspondem a matriz morfológica produzida a partir de 11 espécies e 15 variáveis. Ambas correlações ocorreram com as matrizes filogenéticas, a primeira relacionada a matriz gerada a partir dos dados da filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), e a segunda correlacionada a matriz produzida a partir dos dados da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). A matriz morfológica base foi gerada priorizando todas as variáveis. As espécies símias foram excluídas. O dendrograma apresentado na figura 4.35 mostra a organização da matriz.

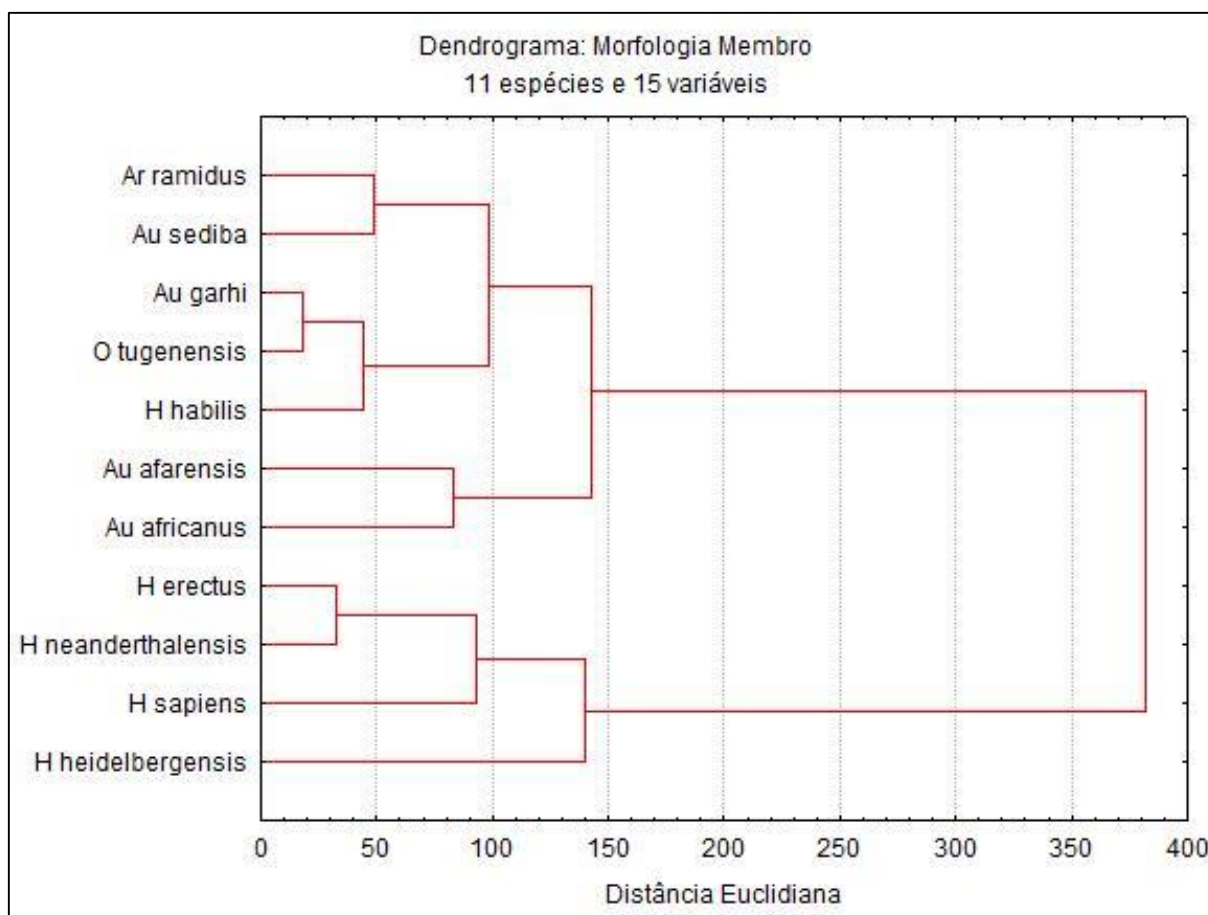


Figura 4.35 – Dendrograma da Matriz de Membros para 11 espécies e 15 variáveis.

A sétima ( $r = 0,773$ ) e 15ª ( $r = 0,600$ ) maiores correlações correspondem a matriz morfológica produzida a partir de 12 espécies e cinco variáveis. Ambas correlações ocorreram com as matrizes filogenéticas, a primeira relacionada à matriz gerada a partir dos dados da filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), e a segunda correlacionada a matriz produzida a partir dos dados da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). A matriz morfológica base foi gerada priorizando as variáveis que apresentavam variância acima de 300. As espécies que não possuíam dados originais entre essas variáveis foram excluídas. O dendrograma apresentado na figura 4.36 demonstra a organização da matriz morfológica.

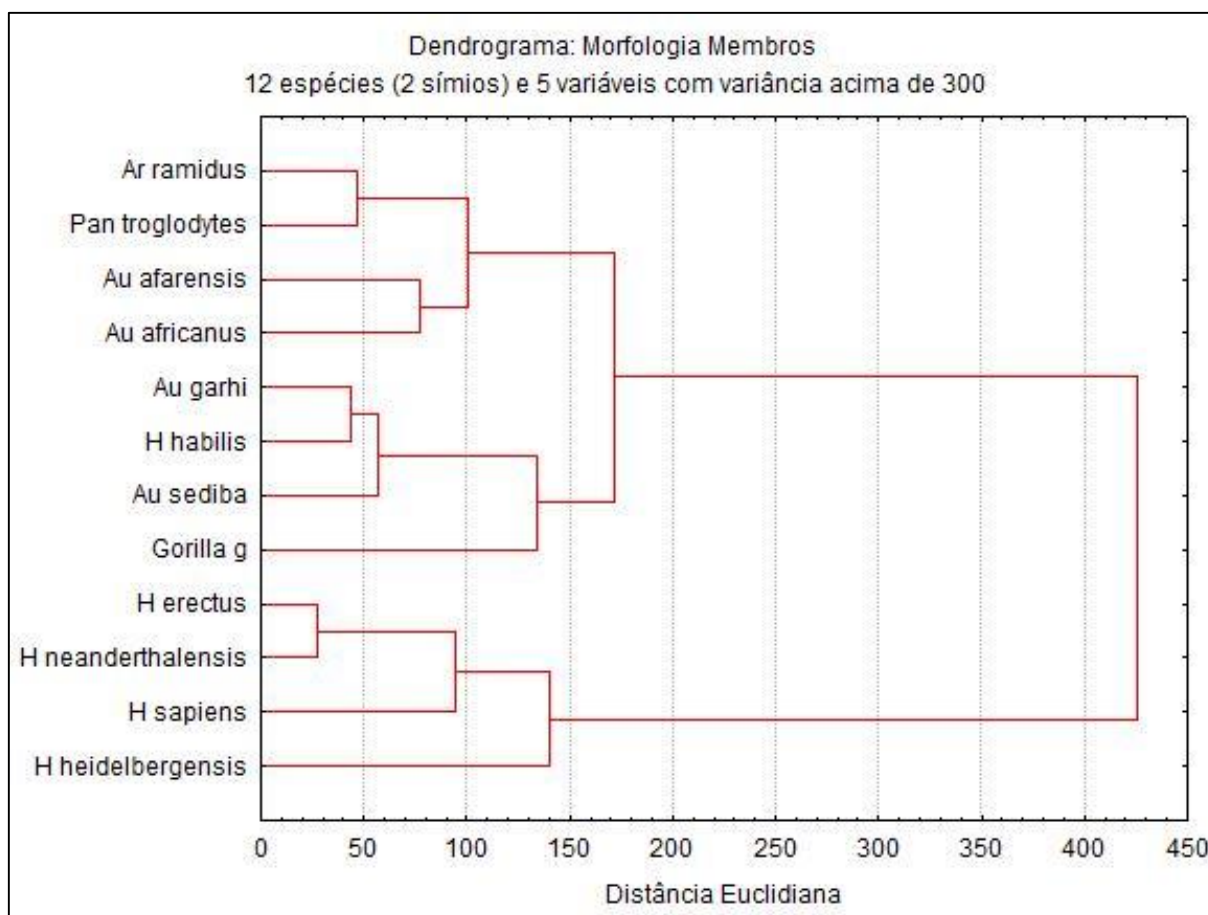


Figura 4.36 – Dendrograma da Matriz de Membros para 12 espécies e 5 variáveis.

A oitava ( $r = 0,773$ ) e 16ª ( $r = 0,599$ ) maiores correlações correspondem a matriz morfológica formada a partir de 13 espécies e 15 variáveis. Ambas correlações ocorreram com as matrizes filogenéticas, a primeira relacionada a matriz gerada a partir dos dados da filogenia de PARINS-FUKUCHI *et al* (2019), e a segunda correlacionada a matriz produzida a partir dos dados da filogenia proposta por CAPARROS & PRAT (2021). A matriz morfológica base foi formada priorizando todas as variáveis e espécies. O dendrograma apresentado na figura 4.37 demonstra a organização da matriz morfológica.

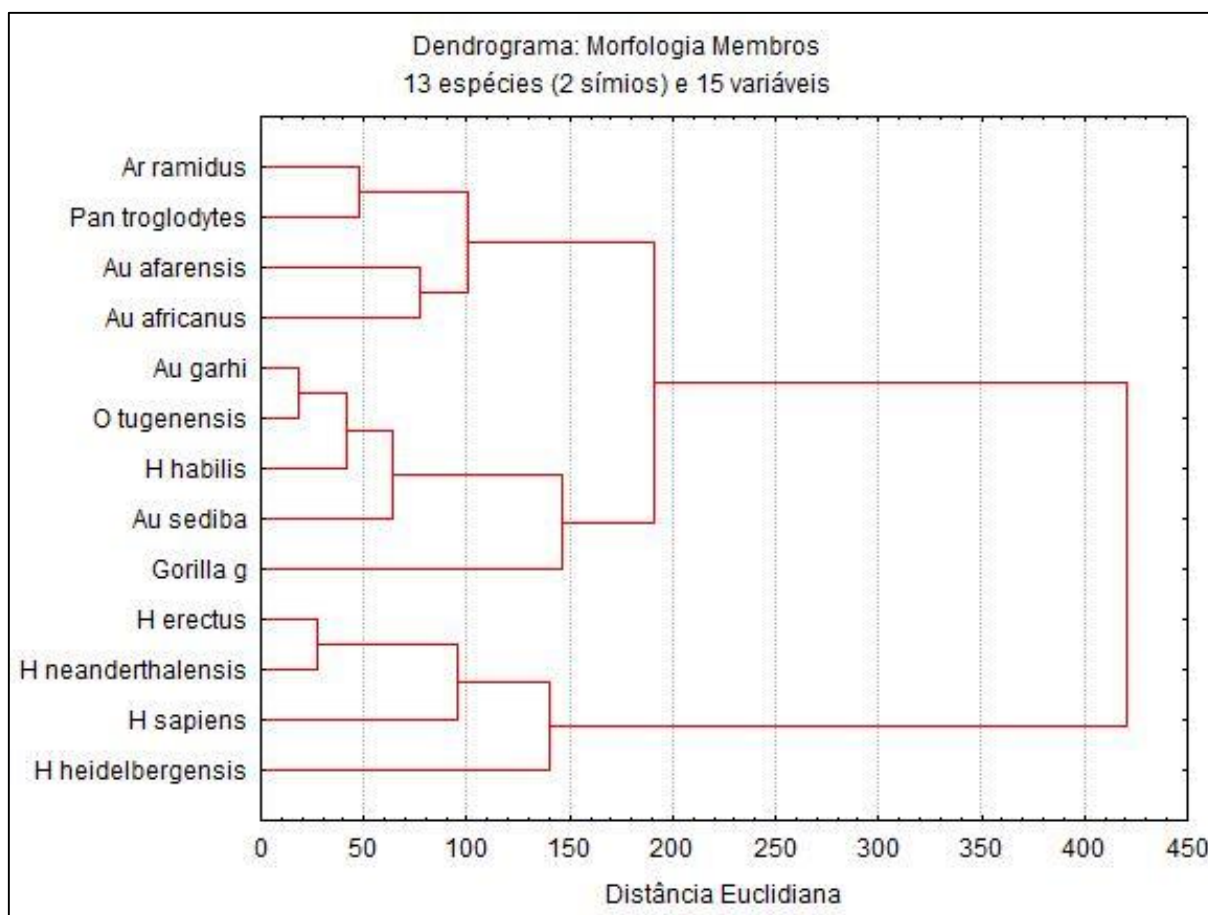


Figura 4.37 – Dendrograma da Matriz de Membros para 13 espécies e 15 variáveis.

A 11ª maior correlação ( $r = 0,686$ ) corresponde a matriz morfológica formada a partir de 11 espécies e 15 variáveis. A correlação está relacionada a matriz filogenética formada a partir dos dados da filogenia proposta por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019). A matriz morfológica base foi produzida priorizando todas as variáveis. As espécies símias foram excluídas. Os dados foram tratados por média geométrica. O dendrograma apresentado pela figura 4.38 demonstra a organização da matriz morfológica.

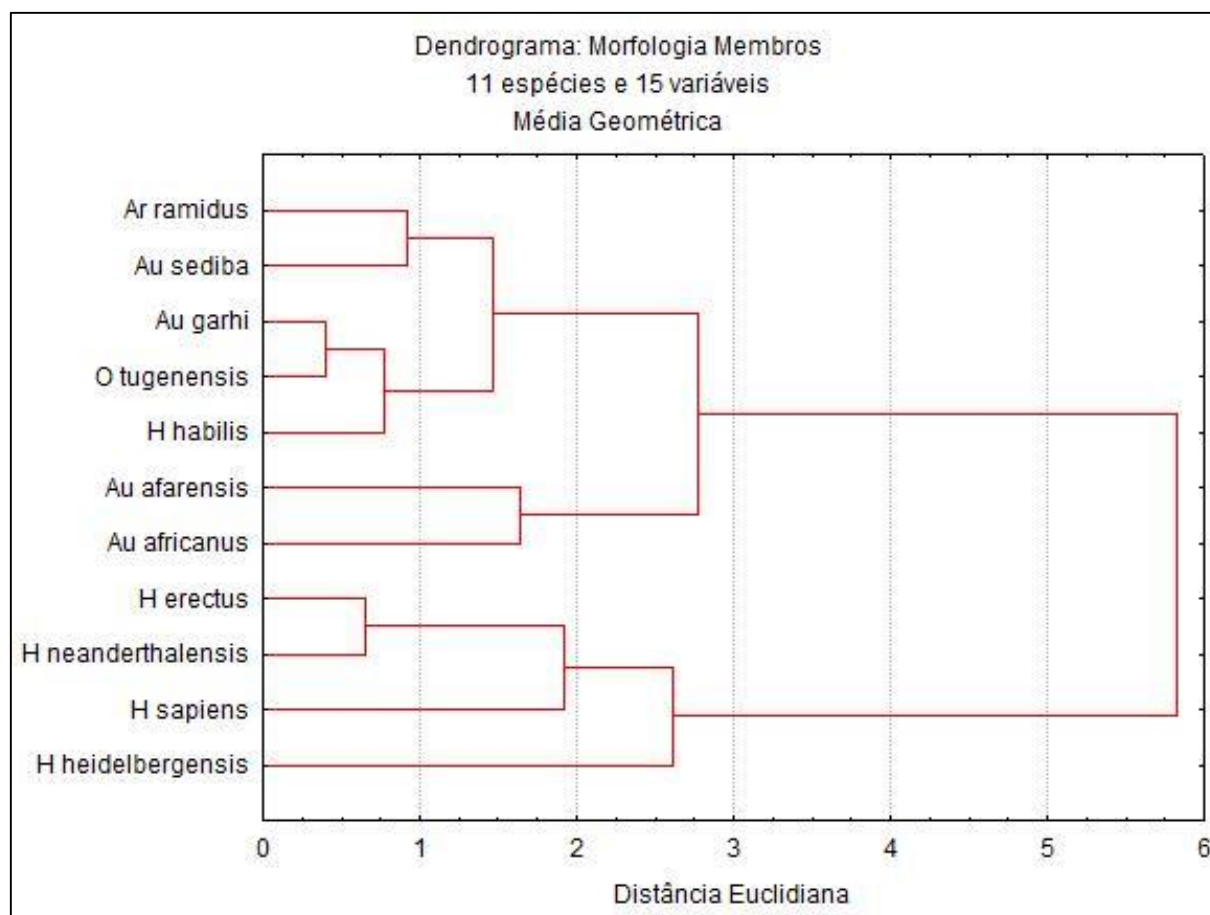


Figura 4.38 – Dendrograma da Matriz de Membros para 11 espécies e 15 variáveis (MG).

A 12ª maior correlação ( $r = 0,681$ ) corresponde a matriz morfológica formada a partir de 13 espécies e 15 variáveis. A correlação está relacionada a matriz filogenética formada a partir dos dados da filogenia proposta por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019). A matriz morfológica base foi formada priorizando todas as variáveis e espécies. Os dados foram tratados por média geométrica. O dendrograma apresentado na figura 4.39 demonstra a organização da matriz morfológica.

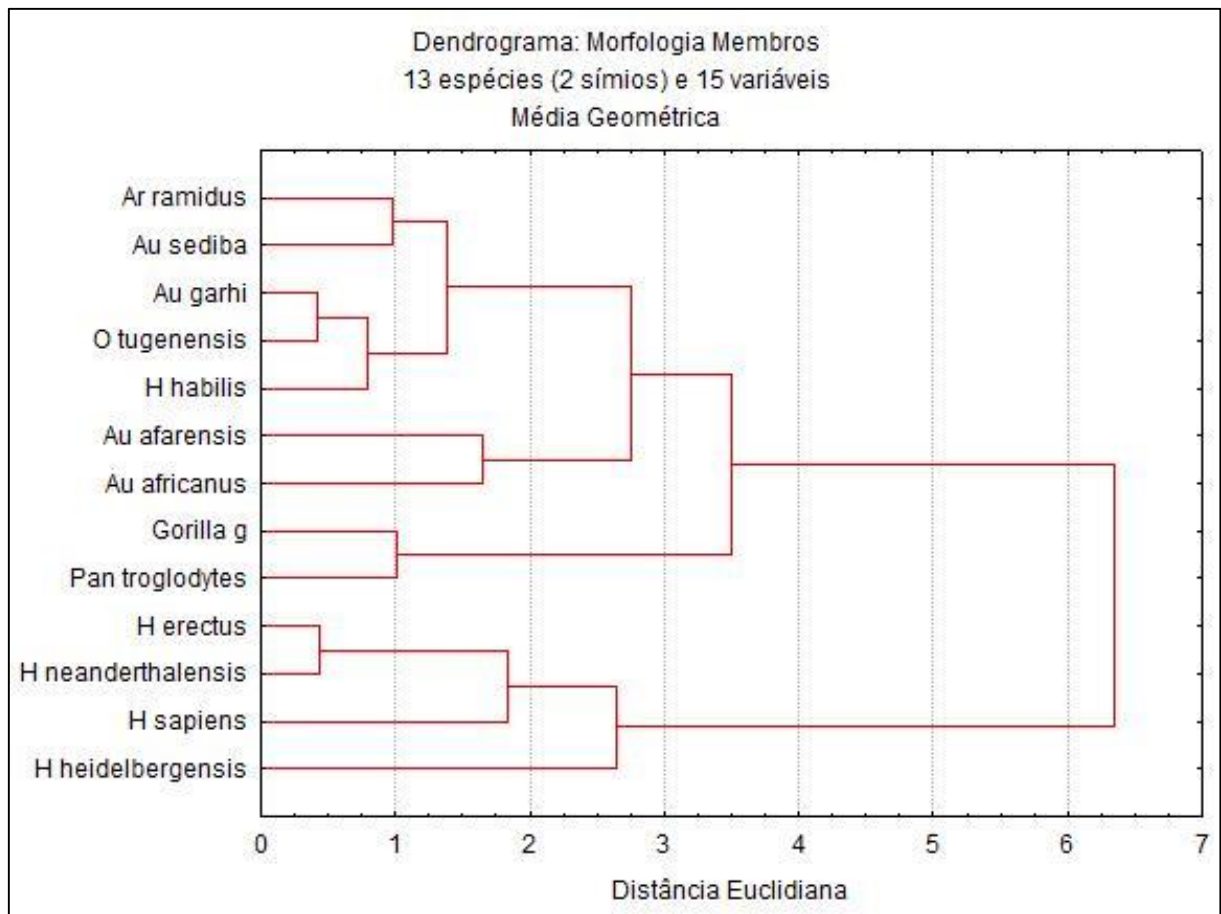


Figura 4.39 – Dendrograma da Matriz de Membros para 13 espécies e 15 variáveis (MG).

## CAPÍTULO 5 – AS PEÇAS SE ENCAIXARAM, MAS NÃO COMO O ESPERADO: INTERPRETANDO E DISCUTINDO OS RESULTADOS

As maiores correlações estão massivamente representadas pelas matrizes de membros. Das cinco correlações com *score* acima de 0,8 quatro estão relacionadas a morfologia dos membros, enquanto uma corresponde a morfologia craniana. Dessas correlações, os membros se mostram altamente relacionados com os dados filogenéticos propostos por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019). Em contrapartida, os dados cranianos apresentaram maior correlação com os dados geográficos. Os dados de dentes mandibulares demonstraram correlação mais baixa com *score* acima de 0,7, também relacionada aos dados filogenéticos do trabalho realizado por PARINS-FUKUCHI *et al* (2019).

Os resultados obtidos a partir das análises permitem uma série de apontamentos. Tanto de nível sistemático “operacional”, relacionado à acomodação dos dados morfológicos de acordo com as manipulações realizadas. Quanto à nível paleoantropológico através da organização mais evidente das espécies, evidenciadas pelos dendrogramas gerados.

### 5.1 Eles são brutos, mas sensíveis: avaliando as estruturações dos dados

Segundo Sokal & Camin (1965) mesmo que as matrizes utilizadas nas análises sejam idênticas, a utilização de diferentes procedimentos computacionais resultará em diferentes matrizes de classificação. As matrizes criadas e utilizadas nesse trabalho não eram idênticas, contudo, os procedimentos utilizados seguiram os mesmos critérios estatísticos. A padronização metodológica permite que se perceba as diferenças entre os tipos de dados utilizados, através da comparação de sua organização resultante.

Através dos resultados obtidos percebe-se que os dados morfológicos de membros e de dentes mandibulares possuem maior relação filogenética, quando comparados com a morfologia craniana. O que permite a interpretação de que esses dados se mostram mais relevantes para a explicação das relações filogenéticas entre as espécies. Em contrapartida, a morfologia craniana se mostrou mais relacionada aos dados geográficos. Diferentes trabalhos apontam que o crânio possui alta plasticidade (RELETHFORD, 2004) e que, portanto, sua forma responde a diferentes condições climáticas (BETTI *et al*, 2010).

Populações afetadas por climas semelhantes comumente habitam regiões geográficas próximas (BETTI *et al*, 2010). Essa relação entre a plasticidade craniana e o clima (ambiente)

pode explicar a alta correlação dos dados cranianos com a matriz de distância geográfica entre as espécies. A distância geográfica é apontada como um bom fator de determinação de proximidade genética entre os indivíduos (CASTELLANO & BALLETTTO, 2002; MANICA *et al*, 2005), o fato de os dados cranianos estarem relacionados aos dados geográficos não refuta sua relevância como ferramenta para entender as relações de parentesco entre as espécies. Contudo, por ter apresentado correlações mais baixas com as matrizes filogenéticas em relação as morfologias de membros e dentes mandibulares, esses últimos se mostraram melhores ferramentas de avaliação filogenética.

Em seu trabalho, Sokal & Camin (1965) alegaram que os coeficientes de correlação respondem melhor aos dados de forma dos *taxa* utilizados, em comparação aos dados que consideram também o tamanho. Os resultados aqui obtidos apontaram o contrário. As matrizes formadas pelos dados brutos, constituídos pela forma e tamanho, apontaram correlações maiores em comparação com as matrizes formadas pelos mesmos dados, mas constituídos apenas pela forma (tratados por MG). No entanto, no momento da interpretação dos dados deve-se ter ciência da constituição dos mesmos. Embora o tamanho apresente maiores correlações, seus resultados podem gerar aproximações equivocadas entre as espécies<sup>94</sup> devido a sua tendência a responder aos estímulos ambientais (CORRUCCINI, 1973).

Como revisado nos capítulos anteriores, trabalhos de cunho fenético dificilmente fazem uso de *outliers* nas suas análises. Isso ocorre, pois, o método fenético considera os dados de maneira independente a partir de sua semelhança geral, sem pesar possíveis relações de ancestralidade (SOKAL & SNEATH, 1963; SOKAL & CAMIN, 1965). A utilização de grupos externos, em contrapartida, é um método comum à Escola Cladista, pois essa é fundamentada pelas relações de ancestralidade entre os grupos analisados (HENNIG, 1965; RIDLEY, 2006). Todavia, Johnson & Wichern (2007) apontam que o método de agrupamento (*cluster*) é sensível a utilização de *outliers*. Tendo isso em mente, testes fenéticos com grupos externos foram realizados.

Os resultados de análises com grupos externos demonstraram pouca interferência desses na organização geral das espécies hominínias. No geral, poucos dendrogramas com a presença de *outliers* apontaram altas e significativas correlações. Para o dendrograma de dente mandibular (figura 4.25) a presença das duas espécies símias manteve a mesma organização entre as espécies hominínias, como pode ser visualizado na figura 4.21.

---

<sup>94</sup> Essa percepção será retomada na próxima seção, a partir da discussão sobre a possível relação entre *H. habilis* e *H. floresiensis*.

Para os dendrogramas com maiores correlações, de membros e dente maxilar, as espécies símias divergiram mais de acordo com a estruturação da matriz base. No geral, pode-se observar nesses dendrogramas que quando analisados os dentes, a espécie *Pongo pygmaeus* se mostrou próxima as espécies australopitecíneas, enquanto a espécie *Pan troglodytes* se mostrou mais próxima aos representantes de *Homo* tardio<sup>95</sup>. Contudo, quando avaliado os membros das espécies, tanto *Pan troglodytes* quanto *Gorilla Gorilla* se mostraram mais próximos as espécies hominínias mais primitivas em relação as espécies de *Homo* tardio.

Essas diferentes aproximações entre os *outliers* e as espécies hominínias podem direcionar à diferentes interpretações. As diferentes organizações podem ser resultado da evolução em mosaico (PARRAVICINI & PIEVANI, 2019), já que cada dendrograma foi gerado a partir da união de diferentes tipos de variáveis e partes fósseis. Nesses casos, distorção por homoplasia é descartada, pois todos apresentaram altas e significativas correlações com os dados filogenéticos.

Outra explicação possível para as diferenças observadas, está na quantidade de dados e variáveis envolvendo os grupos externos. Algumas análises priorizaram as variáveis com maior quantidade de dados para os símios, levando a utilização de substituição por média para algumas medidas das espécies hominínias. Embora esse método não interfira na integridade dos dados, pode levar a flutuação de espécies com menos dados originais (KENYHERCZ & PASSALACQUA, 2016). Isto é, espécies com muito dado de substituição pode assumir uma posição média dentro do espaço bidimensional que não necessariamente seria a sua posição real, pois o cluster é também sensível a pontos de ruído (JOHNSON & WICHERN, 2007).

## 5.2 Será que é?: o que pode ser discutido dentro da linhagem hominínia

A sistemática hominínia ainda é frequentemente tida como “uma discussão entre os diferentes nomes de espécies”. Desde o seu início a paleoantropologia foi guiada pelo hábito de se criar novos nomes para os organismos, por mais justificável que fosse, algumas dessas definições acabaram por apagar o entendimento de que as espécies são formadas por um conjunto de seres dinâmicos e variados (TATTERSALL & SCHWARTZ, 2009). Com esse método enraizado, amplia-se a cada nova descoberta as discussões entre especialistas que

---

<sup>95</sup> Diversas evidências físicas, mas principalmente genéticas, apontam o chimpanzé (*P. troglodytes*) como sendo o animal mais intimamente relacionado ao *H. sapiens* moderno (WOOD & RICHMOND, 2000).

defendem a maior aglutinação dos espécimes encontrados (*Lumpers*) e especialistas que defendem as suas separações em grupos menores (*Splitters*) (VILLMOARE, 2018).

Desconsiderando os embates teórico-metodológicos, é fato que ao longo dos anos o registro fóssil hominínio está passando por uma larga expansão. As novas descobertas estão ampliando o entendimento da diversidade do passado humano (TATTERSALL & SCHWARTZ, 2009; SCHROEDER & ACKERMANN, 2017). Como resultado, inúmeros são os debates avaliando as evidências morfológicas descobertas, sob as mais variadas abordagens<sup>96</sup>. Esse dinamismo define a paleoantropologia como uma ciência em atual estado de fluxo (TATTERSALL & SCHWARTZ, 2009).

Dentre os diversos enfoques de pesquisa paleoantropológica, as questões de origem do gênero humano permanece sendo um ponto de intenso debate, como revisado anteriormente. Até a primeira metade do século passado o *H. erectus* era tido como a espécie mais antiga pertencente ao gênero *Homo* (WOOD, 2012). Nesse período o gênero era composto por uma variedade bastante ampla de espécies (que aos poucos foram sendo aglutinadas nas espécies que se conhece atualmente). Contudo, apesar desse maior número, as espécies que constituíam o gênero até então, pareciam distintamente modernas quando comparadas as espécies formadas pelos *Australopithecus* (TATTERSALL & SCHWARTZ, 2009).

Com a exposição da descoberta do *Homo habilis* em 1964 a gama morfológica definida para o gênero *Homo* teve de ser ampliada, sob o pressuposto da descoberta dos primeiros criadores de ferramentas (LEAKEY *et al*, 1964; WOOD & COLLARD, 1999, 2001; WOOD, 2012, 2014). Para inserir a nova espécie ao gênero *Homo*, a amplitude de capacidade craniana do gênero teve de ser reduzida para 600cm<sup>3</sup> (WOOD & COLLARD, 2001; TATTERSALL & SCHWARTZ, 2009). Contudo, para fortalecer a sua classificação, Leakey e seus colegas (1964) utilizaram os critérios de que os hominínios encontrados possuíam postura ereta e marcha bípede além de sugerirem que estes possuíam polegares totalmente oponíveis, o que possibilitava a pegada de precisão, três critérios estabelecidos e influentes para definição do gênero *Homo* em 1955 (WOOD & COLLARD, 2001; WOOD, 2014).

Desde o momento de sua exposição, diferentes especialistas passaram a questionar a integridade do *H. habilis* (WOOD, 2000). Os critérios interpretados e definidos por Leakey e seus colegas começaram a ser contestados. As opiniões quanto à postura, locomoção e destreza do hominínio mudaram a partir do momento que novas evidências fósseis foram sendo encontradas (WOOD & COLLARD, 2001). Interpretações posteriores sugerem que a

---

<sup>96</sup> Essas diferentes abordagens podem ser contempladas pela avaliação de grande parte da bibliografia utilizada neste trabalho.

locomoção e postura do *H. habilis* não era bípede obrigatória, sendo seus restos esqueléticos interpretados como mais semelhantes ao de um símio, similar ao tido nos *Australopithecus* (WOOD & COLLARD, 2001; WOOD, 2012). Quanto a destreza nas mãos proposta por seus descobridores, diferentes avaliações passaram a sugerir que a precisão encontrada em *H. habilis* seria bem inferior a destreza apresentada pelos humanos modernos (WOOD & COLLARD, 2001).

Além dos critérios apontados por Leakey e seus colegas (1964), outras características da espécie *H. habilis* foram analisadas. Nesse sentido, alguns fragmentos cranianos apontaram para um tamanho de cérebro pouco maior do que o tido em *Australopithecus* e consideravelmente menor do que o visto nos espécimes de *H. erectus/ergaster* (TATTERSALL & SCHWARTZ, 2009; WOOD, 2012). Outras características também se mostraram menos semelhantes às vistas nos humanos modernos, sendo seus ossos uma combinação muito mais próxima à vista nos *Australopithecus* (WOOD, 2014).

Como já exposto nesse trabalho, um gênero é definido como um grupo de espécies de ancestralidade comum que difere de outros grupos de espécies a partir de seu conjunto de características compartilhadas (WOOD & COLLARD, 1999). Seguindo o pressuposto de Wood & Collard (1999, 2001) para que uma espécie hominínia extinta seja designada ao gênero *Homo*, essa deve atender à duas condições: primeiro, as análises cladistas (e fenéticas) devem apontar que a espécie se encontra mais relacionada com a espécie-tipo do gênero *Homo* (*H. sapiens*), do que com as espécies-tipo dos outros gêneros hominínios (*Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Kenyanthropus*, *Orrorin*, *Sahelanthropus* e *Paranthropus*); segundo, a massa e forma corporal, a estratégia de locomoção, a proporção e o princípio de desenvolvimento dos ossos e o tamanho do aparelho mastigatório da espécie analisada devem ser mais similares em comparação ao visto nas espécies-tipo de *Homo*, em relação às vistas nas espécies-tipo dos outros gêneros apontados anteriormente.

Ao avaliar as características das espécies existentes até então, Wood & Collard (2001) chegaram à interpretação de que os espécimes da linhagem humana podem ser divididos em dois grupos morfológicos principais. Ainda segundo os autores, o primeiro grupo seria composto pelos organismos que apresentam massa corporal relativamente baixa com forma corpórea voltada para termorregulação adequada a ambientes mais fechados e esqueleto pós-craniano sugerindo uma combinação entre bipedia terrestre e escalada eficiente; o segundo grupo seria composto por organismos com massa corporal mais alta com aparência mais próxima à dos humanos modernos, forma corpórea voltada a termorregulação conveniente a ambientes mais abertos e esqueleto pós-craniano voltado para locomoção estritamente bípede

ou seja, com capacidade de escalada limitada. Ao final de sua argumentação os autores constataram que as espécies dentro dos gêneros *Australopithecus* e *Paranthropus*, em conjunto com os representantes de *H. habilis* e *H. rudolfensis*, integram o primeiro grupo, enquanto *H. erectus*, *H. ergaster*, *H. heidelbergensis* e *H. neanderthalensis* integram o segundo (WOOD & COLLARD, 2001).

Os resultados aqui amostrados concordam com as interpretações propostas por Wood & Collard (1999, 2001). Em todos os dendrogramas apresentados com correlação significativa ( $r \geq 0,5$  e  $p \leq 0,05$ ), os representantes de *H. habilis* se mostraram, em algum grau, mais próximos as espécies de *Australopithecus* e *Paranthropus*. Nesse sentido, também se mostra evidente a separação dos grupos Hominínios conforme proposto por Wood & Collard (2001). Os dois grupos distintos se apresentam em forma de ramificações nos dendrogramas gerados, uma ramificação contendo as espécies características de *Homo* e a outra ramificação contendo as espécies com características mais primitivas, com *H. habilis* e *H. rudolfensis* se mostrando pertencentes a esse último grupo.

Embora alguns trabalhos sugiram não haver diferenças entre as proporções de membros de *Australopithecus* e *Homo* (ver ANTÓN, 2012). Os dendrogramas de membros gerados corroboram a hipótese de dois grupos com diferentes estratégias de locomoção, o grupo formado por hominínios bípedes facultativos e o grupo dos bípedes obrigatórios. A utilização dos grupos externos auxiliou na interpretação desses resultados. Como pode ser visualizado nos dendrogramas dos membros, expostos no capítulo anterior, os símios se mostraram mais próximos das espécies de *Australopithecus* e *Orrorin*, com *H. habilis* compondo essa grande ramificação. Esses resultados corroboram a interpretação de que os *Australopithecus* apresentam uma mistura de características símias e humanas (LARSON, 2012). Os símios (nodopedálicos) se aproximaram do primeiro grupo de hominínios (proposto por Wood e Collard) indicando que esses possuem morfologia semelhante o que, portanto, revigora a hipótese de locomoção bípede facultativa para esses *taxa* anteriores a *Homo* (HUNT, 1994; NEVES, 2006; HAILE-SELASSIE *et al*, 2012; LARSON, 2012; GRUSS & SCHMITT, 2015).

Dendrogramas de morfologia craniana apontaram uma relação entre *H. habilis* e *H. floresiensis*. Embora esses resultados possam ser consequentes de distorção pelo tamanho, pois o dendrograma com dados tratados por MG realocaram o *H. floresiensis* com as espécies de *Homo*. Estudos iniciais apontaram o *H. floresiensis* como um representante diminuto de *H. erectus* altamente adaptado ao ambiente insular (GORDON *et al*, 2008). Contudo, estudos mais recentes apontam a possibilidade desse hominínio ser resultante de um ancestral derivado de *H. erectus*, que teria deixado o continente africano antes da evolução desse último, o que explicaria

sua aproximação com o *H. habilis* devido a retenção de características mais primitivas (ANTÓN *et al*, 2014; ARGUE *et al*, 2017; VILLMOARE, 2018; SCARDIA *et al*, 2020).

Assim que a espécie *H. habilis* foi apresentada, muitas críticas quanto a sua validade foram divulgadas. Inicialmente a crítica permeava a ideia de que dentro de um modelo linear evolutivo não havia “espaço morfológico” para uma espécie entre *Au. africanus* e *H. erectus* (WOOD, 2000). Dentre as principais objeções à criação da nova espécie, dizia respeito a ela ser, na interpretação dos autores, muito próxima ao *Au. africanus* para justificar uma separação ao nível de gênero, inclusive de espécie (ROBINSON, 1965; WOOD, 2000, 2014; VILLMOARE, 2018). Outros autores apontaram que as características de *H. habilis* não são uma mistura simples de caracteres presentes no *Au. africanus* e no *H. erectus*, mas sim uma combinação distinta de características (WOOD, 1992, 2000).

Partindo de uma visão “*lamper extrema*”, Lordkipanidze e colegas (2013) sugeriram, avaliando a morfologia craniana, que as diferenças tidas entre os primeiros *Homo* e *H. erectus* eram apenas resultado de variação vista dentro de uma única espécie, o que segundo eles justificaria aglutinar todos os espécimes em *H. erectus*. Entende-se que há semelhanças entre os Hominínios, contudo, os dados amostrados aqui não concordam com essa posição radical. Os resultados obtidos corroboram o posicionamento de Wood (2014), quando este defende que a espécie *H. habilis* é muito distinta de *H. erectus* para ser classificada como seu ancestral imediato, ou nesta circunstância, como membro da mesma espécie.

Contrariando a interpretação de Lordkipanidze e seus colaboradores (2013), os dendrogramas apontam uma relação em diferentes graus entre *H. habilis* e os australopitecíneos sul-africanos. Embora *H. habilis* seja notoriamente maior do que o *Au. africanus*, análises de diferentes cientistas chegaram à conclusão de que seus dentes e mandíbulas possuem as mesmas proporções (WOOD, 2014). Os dendrogramas de dentes, principalmente os mandibulares, corroboram com essas conclusões, pois *H. habilis* se mostrou mais próximo do australopitecíneo sul-africano, alguns dendrogramas de dentes maxilares e de crânios também evidenciaram essa aproximação, alguns a partir de um grau mais distante.

Quando analisados os dendrogramas de membros, o *H. habilis* se mostrou em diferentes graus mais próximo ao *Au. sediba*, outro hominínio sul-africano. Contudo, poucas análises contaram com representantes de *Au. africanus*. Desconsiderando a ocupação geográfica destoante, as espécies também compartilham do mesmo intervalo cronológico (ver tabela 2.1). Essas informações podem indicar que *H. habilis* seja uma variação regional de *Au. africanus* juntamente com o *Au. sediba*. Embora intrigante, avaliações mais robustas devem ser realizadas para averiguação dessa hipótese.

Dentre as características consideradas como definidoras do gênero *Homo*, destacam-se o aumento do tamanho e organização cerebral, redução da morfologia dentária e mandibular, aumento do tamanho esquelético e alongamento relativo dos membros inferiores (PICKERING *et al*, 2011). Ao avaliar essas características, do ponto de vista fenético-multivariado, a espécie *H. habilis* apresentou resultados destoantes do esperado para o seu gênero.

Ao avaliar a morfologia craniana a espécie se mostrou majoritariamente relacionada aos membros do gênero *Australopithecus*, não condizendo com o esperado para tamanho e organização cerebral que deveria se mostrar mais próximo aos representantes de *Homo*. A avaliação da morfologia dentária também evidenciou resultados destoantes com o esperado para um integrante do gênero *Homo*, com *H. habilis* se mostrando mais relacionado aos australopitecíneos, não coincidindo com a característica esperada de redução da morfologia dentária. Por fim, a avaliação da morfologia dos membros colocou *H. habilis* mais próximo também dos representantes de *Australopithecus* e das espécies símias. Essa associação contradiz novamente o esperado para um integrante do gênero *Homo*, que seria o aumento geral do esqueleto e o alongamento relativo dos membros inferiores.

A principal característica utilizada como definidora do gênero da espécie *H. habilis*, foi a sua associação com a fabricação de ferramentas (LEAKEY *et al*, 1964). O potencial para uso de ferramentas foi, por muito tempo, uma característica diretamente relacionada ao gênero *Homo* (PICKERING *et al*, 2011). Atualmente se sabe que australopitecíneos também fabricavam e manipulavam ferramentas (GIBBONS, 2010; ROLIAN & GORDON, 2013; SKINNER *et al*, 2015) não sendo esta a única característica compartilhada entre membros de *Australopithecus* e *Homo* (ver WOLPOFF & LOVEJOY, 1975). Logicamente haverá características em comum entre os hominínios, afinal são todos membros da tribo Hominini (WELKER, 2017). No entanto, para fins de classificação, é necessário se ater às características discrepantes.

Pickering e colegas (2011) apontaram que no conjunto, as espécies *Au. sediba*, *H. habilis* e *H. rudolfensis* apresentam caracteres, que juntos apontam para uma evolução adaptativa em direção a *Homo* (expresso em *H. erectus*). Os resultados aqui apresentados evidenciam, em conjunto com a interpretação de diferentes trabalhos (ROBINSON, 1965; WOOD, 1992, 2000, 2012, 2014; WOOD & COLLARD, 1999, 2001; TATTERSALL & SCHWARTZ, 2009), que as espécies *H. habilis* e *H. rudolfensis* retêm características mais primitivas em termos adaptativos, para que seja justificada a sua permanência no gênero *Homo*. Por isso, a partir dos resultados das análises fenético-comparativas aqui empregadas, sugere-se que as espécies *Homo habilis* e *Homo rudolfensis* sejam reclassificadas como membros do

gênero *Australopithecus*, assumindo os nomes específicos: *Australopithecus habilis* e *Australopithecus rudolfensis*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, D. D. S. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. 1ª. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2002. 154p.
- ANEMONE, R. L.; CONROY, G. C.; EMERSON, C. W. GIS and Paleoanthropology: Incorporating New Approaches from the Geospatial Sciences in the Analysis of Primate and Human Evolution. **Yearbook of Physical Anthropology**, v. 54, 2011. 19-46.
- ANTÓN, S. C. Early Homo: Who, When, and Where. **Current Anthropology**, v.53, 2012. 278-298.
- ANTÓN, S. C.; POTTS, R.; AIELLO, L. C. Evolution of early Homo: An integrated biological perspective. **Science**, v. 345, 2014. 1-13.
- ARGUE, D.; et al. The affinities of Homo floresiensis based on phylogenetic analyses of cranial, dental, and postcranial characters. **Journal of Human Evolution**, v. 107, 2017. 107-133.
- ASFAW, B.; et al. Australopithecus garhi: A New Species of Early Hominid from Ethiopia. **Science**, v. 284, 1999. 629-635.
- AYRES, M.; et al. **Bio Estatí 5.0**: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. 5ª. ed. Belém: Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, 2007. 384p.
- BAILEY, S. E.; et al. Allometry, Merism, and Tooth Shape of the Lower Second Deciduous Molar and First Permanent Molar. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 159, 2016. 93-105.
- BALEÉ, W. The Four-Field Model of Anthropology in the United States. **Amazônica**, v. 1, 2009. 28-53.
- BALTER, M. Ancient DNA from Siberia Fingers a Possible New Human Lineage. **Science**, v. 327, 2010. 1566-1567.
- BALZEAU, A. Temporal bone pneumatization: The case of Australopithecus sediba and its implications for the definition of the genus Homo. **Journal of Human Evolution**, v. 133, 2019. 108-113.
- BARTOLOMUCCI, L. B. G. **Variabilidade Biológica entre Sambaquieiros**: um estudo de morfologia dentária. Dissertação de Mestrado. 105p. São Paulo. USP, 2006.
- BECAM, G.; CHEVALIER, T. Neandertal features of the deciduous and permanent teeth from Portel-Ouest Cave (Ariège, France). **American Journal of Physical Anthropology**, v. 168, 2019. 45-69.
- BERGER, L. R. The Mosaic Nature of Australopithecus sediba. **Science**, v. 340, 2013. 163.
- BERGER, L. R.; et al. Australopithecus sediba: A New Species of Homo-Like Australopith from South Africa. **Science**, v. 328, 2010. 195-204.
- BERGER, L. R.; et al. Homo naledi, a new species of the genus Homo from the Dinaledi Chamber, South Africa. **eLife**, v. 4, 2015. 1-35.

- BERNARDO, D. V. **Afinidades morfológicas Intra e Extra-Continentais dos Paleoíndios de Lagoa Santa**: uma nova abordagem. Dissertação de Mestrado. 333p. São Paulo. USP, 2007.
- BERNARDO, D. V. **Diversidade craniana humana e suas implicações evolutivas**. Tese de Doutorado. 263p. São Paulo. USP, 2012.
- BERNARDO, D. V.; NEVES, W. A.; CAMPOS, T. C. Antropologia Biológica e Paleoantropologia: exemplos da pesquisa brasileira. **Tessituras**, v. 8, 2020. 131-167.
- BETTI, L.; et al. The Relative Role of Drift and Selection in Shaping the Human Skull. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 141, 2010. 76-82.
- BJARNASON, A.; CHAMBERLAIN, A. T.; LOCKWOOD, C. A. A methodological investigation of hominoid craniodental morphology and phylogenetics. **Journal of Human Evolution**, v. 60, 2011. 47-57.
- BOAS, F. Changes in the bodily form of descendants of immigrants. **American Anthropologist**, New York, v. 14, 1912. 530-562.
- BOWLER, P. J. Revisiting the Eclipse of Darwinism. **Journal of the History of Biology**, v. 38, 2005a. 19-32.
- BOWLER, P. J. Variation from Darwin to the Modern Synthesis. In: HALLGRÍMSSON, B.; HALL, B. **Variation**. 1ª. ed. Amsterdam: Elsevier, 2005b. Cap. 2, 9-27p.
- BOYD, R.; SILK, J. **How Humans Evolved**. 5ª. ed. New York: W. W. Norton & Company, 2009.
- BRADLEY, B. J. Reconstructing phylogenies and phenotypes: a molecular view of human evolution. **J. Anat.**, v. 212, 2008. 337-353.
- BROWN, F.; et al. Early Homo erectus skeleton from west Lake Turkana, Kenya. **Nature**, v. 316, 1985. 788-792.
- BUIKSTRA, J. E.; FRANKENBERG, S. R.; KONIGSBERG, L. W. Skeletal Biological Distance Studies in American Physical Anthropology: Recent Trends. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 82, 1990. 1-7.
- BUIKSTRA, J. E.; UBELAKER, D. H. Standards for data collection from human skeletal remains. Arkansas: **Arkansas Archeological Survey Research Series**, v. 44, 1994. 224p.
- CAMPOS, T. C.; BERNARDO, D. V. Afinidades Morfológicas de los Homininos del Plio-Pleistoceno y sus Implicaciones Filogenéticas: un análisis exploratorio fenético y multivariado. **Boletín de Arqueología**. No prelo.
- CAPARROS, M.; PRAT, S. A Phylogenetic Networks perspective on reticulate human evolution. **iScience**, v. 24, 2021. 1-19.
- CARSON, E. A. Maximum Likelihood Estimation of Human Craniometric Heritabilities. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 131, 2006. 169-180.
- CARTMILL, M. A sort of revolution: Systematics and physical anthropology in the 20th century. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 165, 2018. 677-687.
- CASTELLANO, S.; BALLETTTO, E. Is the Partial Mantel Test Inadequate? **Evolution**, v. 56, 2002. 1871-1873.

CAVALLI-SFORZA, L. L.; FELDMAN, M. W. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. **Nature**, v. 33, 2003. 266-275.

CERLING, T. E.; et al. Woody cover and hominin environments in the past 6million years. **Nature**, v. 476, 2011. 51-56.

CHEVERUD, J. M. Phenotypic, Genetic, and Environmental Morphological Integration in the Cranium. **Evolution**, v. 36, 1982. 499-516.

CHEVERUD, J. M. A Comparison of Genetic and Phenotypic Correlations. **Evolution**, v. 42, 1988. 958-968.

COLANTONIO, S.; BAJO, J. M.; TOLEDO, B. A. La Evolución de la Teoría Evolutiva. In: MADRIGAL, L.; GONZÁLEZ-JOSÉ, R. **Introducción a la Antropología Biológica**. 1ª. ed. ALAB: Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica, 2016. Cap. 2, 20-38p.

CONROY, G. C. Creating, Displaying, and Querying Interactive Paleoanthropological Maps Using GIS: An Example from the Uinta Basin, Utah. **Evolutionary Anthropology**, v. 15, 2006. 217-223.

CORRUCCINI, R. S. Size and Shape in Similarity Coefficients Based on Metric Characters. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 38, 1973. 743-754.

CRAMON-TAUBADEL, N. V. The microevolution of modern human cranial variation: implications for hominin and primate evolution. **Annals of Human Biology**, v. 41, 2014. 323-335

CULOTTA, E. A New Human Ancestor?. **Science**, v. 284, 1999. 572-573.

DARWIN, C. **A Origem das Espécies**. 6ª. ed. São Paulo: Escala, v. I, 2009.

DAWKINS, R. **A grande história da Evolução**. 1ª. ed. São Paulo: Companhia das Letras, 2009.

DERUITER, D. J.; et al. Mandibular Remains Support Taxonomic Validity of Australopithecus sediba. **Science**, v. 340, 2013. 1232997.

DERUITER, D. J.; et al. Late Australopiths and the Emergence of Homo. **Annual Review of Anthropology**, v. 46, 2017. 99-115.

DESMOND, A.; MOORE, J. **Darwin: a vida de um evolucionista atormentado**. 2ª. ed. São Paulo: Geração Editorial, 1995.

DIMAGGIO, E. N.; et al. Late Pliocene fossiliferous sedimentary record and the environmental context of early Homo from Afar, Ethiopia. **Science**, v. 347, 2015. 1355-1359.

DISOTELL, T. R. Phylogenetic Relationships (Biomolecules). In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1ª. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, v. 3, 2007. Cap. 16, 1807-1824p.

DONGQING, Y. The evolution of geographic information systems from my view. **Proc. of SPIE**, v. 7144, 2008. 714423-1.

DU, A.; et al. Statistical estimates of hominin origination and extinction dates: A case study examining the Australopithecus anamensis-afarensis lineage. **Journal of Human Evolution**, v. 138, 2019. 1-13.

DUTILLEUL, P.; et al. The Mantel Test versus Pearson's Correlation Analysis: Assessment of the Differences for Biological and Environmental Studies. **Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics**, v. 5, 2000. 131-150.

EGELAND, C. P.; NICHOLSON, C. M.; GASPARIAN, B. Using GIS and Ecological Variables to Identify High Potential Areas for Paleoanthropological Survey: An Example from Northern Armenia. **Journal of Ecological Anthropology**, v. 14, 2010. 89-98.

ELDREDGE, N.; GOULD, S. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: SCHOPF, T. **Models in Paleobiology**. San Francisco: Freeman, Cooper and Company, 1972. Cap. 5, 82-115p.

ELLISON, P. T. The evolution of physical anthropology. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 165, 2018. 615-625.

EZARD, T. H. G.; et al. Interplay Between Changing Climate and Species' Ecology Drives Macroevolutionary Dynamics. **Science**, v. 332, 2011. 349-351.

FELSENSTEIN, J. **Inferring Phylogenies**. 1ª. ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 2004.

FERREIRA, J. C.; PATINO, C. M. O que realmente significa o valor-p? **J Bras Pneumol**, v. 41, 2015. 485-485.

FINK, W. L. Phylogenetic Analysis and the Detection of Ontogenetic Patterns. In: MCKINNEY, M. L. **Heterochrony in Evolution**. 1ª. ed. New York: Springer Science+Business Media, 1988. Cap. 5, 71-91p.

FOLEY, R. A. Mosaic evolution and the pattern of transitions in the hominin lineage. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 371, 2016. 1-14.

FOLINSBEE, K. E.; et al. Quantitative Approaches to Phylogenetics. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1ª. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 5, 167-215p.

FORNAI, C.; et al. Sacrum morphology supports taxonomic heterogeneity of "Australopithecus africanus" at Sterkfontein Member 4. **Communications Biology**, v. 347, 2021. 1-7.

FREEDMAN, D. A. **Statistical Models: theory and practice**. 1ª. ed. New York: Cambridge University Press, 2009. 442 p.

FUTUYMA, D. J. **Evolutionary Biology**. 2ª. ed. Sunderland: Sinauer, 1986. 614 p.

FUTUYMA, D. J. Expand or Revise? The Evolutionary Synthesis Today. **The Quarterly Review of Biology**, v. 86, 2011. 203-208.

FUTUYMA, D. J. Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution? In: SERRELLI, E.; GONTIER, N. **Macroevolution, Interdisciplinary Evolution Research**. Suíça: Springer, v. 2, 2015. 29-85p.

GIBBONS, A. Lucy's Toolkit? Old Bones May Show Earliest Evidence of Tool Use. **Science**, v. 329, 2010. 738-739.

GILBERT, H. **Human Origins Locality Data Collective**. Fossilized.org. Disponível em: <<http://www.fossilized.org/memosphere/index.html>>. Acesso em: 2020.

GONÇALVES-SILVA, R. M. V.; et al. Tabagismo no domicílio e baixa estatura em menores de cinco anos. **Cad. Saúde Pública**, v. 21, 2005. 1540-1549.

GONZÁLEZ-JOSÉ, R.; et al. Morphometric variables can be analyzed using cladistic methods: A reply to Adams et al. **Journal of Human Evolution**, 2011. 244-245.

GONZÁLEZ-JOSÉ, R.; DÍAZ, L. M. La Antropología Biológica. In: MADRIGAL, L.; GONZÁLEZ-JOSÉ, R. **Introducción a la Antropología Biológica**. 1ª. ed. ALAB: Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica, 2016. Cap. Introducción, 5-8p.

GORDON, A. D.; NEVELL, L.; WOOD, B. The Homo floresiensis cranium (LB1): Size, scaling, and early Homo affinities. **PNAS**, v. 105, 2008. 4650–4655.

GOULD, S. J.; ELDREDGE, N. Punctuated Equilibrium comes of age. **Nature**, v. 366, 1993. 223-227.

GREGORY, T. R. Evolution as Fact, Theory, and Path. **Evo Edu Outreach**, v. 1, 2008. 46-52.

GRINE, F. E. The Alpha Taxonomy of Australopithecus africanus. In: REED, K. E.; FLEAGLE, J. G.; LEAKEY, R. E. **The Paleobiology of Australopithecus, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology**. 1ª. ed. Dordrecht: Springer Science+Business Media, 2013. Cap. 6, 73-104p.

GRINE, F. E. The alpha taxonomy of Australopithecus at Sterkfontein: The postcranial evidence. **Comptes Rendus Palevol**, v. 18, 2019. 335-352.

GRINE, F. E.; et al. Complete permanent mandibular dentition of early Homo from the upper Burgi Member of the Koobi Fora Formation, Ileret, Kenya. **Journal of Human Evolution**, v. 131, 2019. 152-175.

GRUPE, G. Taphonomic and Diagenetic Processes. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1ª. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 7, p. 241-260.

GRUSS, L. T.; SCHMITT, D. The evolution of the human pelvis: changing adaptations to bipedalism, obstetrics and thermoregulation. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 370, 2015. 1-13.

HAGELBERG, E.; HOFREITER, M.; KEYSER, C. Ancient DNA: the first three decades. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 370, 2015. 1-6.

HAILE-SELASSIE, Y.; et al. New Hominid Fossils from Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia) and Taxonomy of Early Australopithecus. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 141, 2010. 406-417.

HAILE-SELASSIE, Y.; et al. A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. **Nature**, v. 483, 2012. 565-570.

HALLGRÍMSSON, B.; BROWN, J. J. Y.; HALL, B. K. The Study of Phenotypic Variability: An Emerging Research Agenda for Understanding the Developmental–Genetic Architecture Underlying Phenotypic Variation. In: HALLGRÍMSSON, B.; HALL, B. **Variation**. 1ª. ed. Amsterdam: Elsevier, 2005. Cap. 22, 525-551p.

HANDLER, R. Boasian Anthropology and the Critique of American Culture. **American Quarterly**, v. 42, 1990. 252-273.

HARDLE, W.; SIMAR, L. **Applied Multivariate Statistical Analysis**. 29<sup>a</sup>. ed. USA: MD TECH, 2003. 486p.

HARDT, T.; HARDT, B.; MENKE, P. R. Paleoecology: An Adequate Window on the Past? In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1<sup>a</sup>. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 17, 503-554p.

HARMAND, S.; et al. 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. **Nature**, v. 521, 2015. 310-326.

HAROLD, G.; LEILA, Y. **Human Origins Database**. Mathers Foundation. Disponível em: <<http://www.humanoriginsdatabase.org/>>. Acesso em: 2018.

HARRIS, E. C. **Principios de Estratigrafía Arqueológica**. 2<sup>a</sup>. ed. Barcelona: Editorial Crítica, 1991.

HENKE, W. Historical Overview of Paleoanthropological Research. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1<sup>a</sup>. ed. Berlin Heidelberg New York: Springer, 2007. Cap. 1, 1-56p.

HENNING, W. Phylogenetics Systematics. **Annu. Rev. Entomol**, v. 10, 1965. 97-116.

HERRIES, A. I. R.; et al. Contemporaneity of Australopithecus, Paranthropus, and early Homo erectus in South Africa. **Science**, v. 368, 2020. 1-19.

HEYWOOD, V. H.; MCNEILL, J. Phenetic and Phylogenetic Classification. **Nature**, v. 203, 1964. 1220-1224.

HIJMANS, R. J.; AL, E. **Software DIVA-GIS**. Disponível em: <<http://www.diva-gis.org/>>.

HOFREITER, M.; et al. Ancient DNA. **Nature**, v. 2, 2001. 353-359.

HOLLIDAY, T. W. Body proportions in Late Pleistocene Europe and modern human origins. **Journal of Human Evolution**, v. 32, 1997. 423-447.

HOLLIDAY, T. W. Body Size, Body Shape, and the Circumscription of the Genus Homo. **Current Anthropology**, v. 53, 2012. S330-S345.

HOWELLS, W. W. **Cranial variation in man**. A study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations. Papers of Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Cambridge: Harvard University Press, 1973.

HULL, D. L. Contemporary Systematic Philosophies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 1, 1970. 19-54.

HUNEMAN, P. Evolutionary Theory in Philosophical Focus. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1<sup>a</sup>. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 2, 57-102p.

HUNT, K. D. Positional Behavior in the Hominoidea. **International Journal of Primatology**, v. 12, 1991. 95-118.

HUNT, K. D. The Evolution of Human Bipedality: ecology and functional morphology. **Journal of Human Evolution**, v. 26, 1994. 183-202.

IRISH, J. D.; et al. Dental Morphology and the Phylogenetic “Place” of Australopithecus sediba. **Science**, v. 340, 2013. 1-5.

IRISH, J. D.; et al. The apportionment of tooth size and its implications in *Australopithecus sediba* versus other Plio-pleistocene and recent African hominins. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 161, 2016. 398-413.

IRISH, J. D.; et al. Ancient teeth, phenetic affinities, and African hominins: Another look at where *Homo naledi* fits in. **Journal of Human Evolution**, v. 122, 2018. 108-123.

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

JOHANSON, D. C.; TAIEB, M.; COPPENS, Y. Pliocene Hominids from the Hadar Formation, Ethiopia (1 973-1 977): Stratigraphic, Chronologic, and Paleoenvironmental Contexts, With Notes on Hominid Morphology and Systematics. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 57, 1982. 373-402.

JOHNSON, R. A.; WICHERN, D. W. **Applied Multivariate Statistical Analysis**. 6<sup>a</sup>. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2007. 395p.

KAPPELMAN, J.; et al. Perimortem fractures in Lucy suggest mortality from fall out of tall tree. **Nature**, v. 537, 2016. 503-513.

KENYHERCZ, M. W.; PASSALACQUA, N. V. Missing Data Imputation Methods and Their Performance with Biodistance Analyses. In: MARIN, A. P.; HEFNER, J. T. **Biological Distance Analysis**. 1<sup>a</sup>. ed. Massachusetts: Academic Press, 2016. Cap. 9, 181-194p.

KIMBEL, W. H.; DELEZENE, L. K. “Lucy” Redux: A Review of Research on *Australopithecus afarensis*. **Yearbook of Physical Anthropology**, v. 52, 2009. 2-48.

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

KLASSA, B.; SANTOS, C. M. D. 50 Anos de Sistemática Filogenética: análise do livro Filogenética, Primeiros Passos e Prospecções para o Ensino de Evolução. **Experiências em Ensino de Ciências**, v. 12, 2017. 22-34.

KOUFOS, G. D. Potential Hominoid Ancestors for Hominidae. In: TATTERSALL, I.; HENKE, W.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. Berlin Heidelberg New York: Springer, v. 3, 2007. Cap. 1, 1347-1378p.

KUCZUMOW, A.; et al. Investigation of chemical changes in bone material from South African fossil hominid deposits. **Journal of Archaeological Science**, v. 37, 2009. 107-115.

KULLMER, O. Geological Background of Early Hominid Sites in Africa. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1<sup>a</sup>. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 11, 339-356p.

LACRUZ, R. S.; et al. Brief Communication: Molar Development and Crown Areas in Early *Australopithecus*. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 148, 2012. 632-640.

LARSEN, C. S. **Bioarchaeology**: interpreting behavior from the human skeleton. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 461p.

LARSEN, C. S. Bioarchaeology: The Lives and Lifestyles of Past People. **Journal of Archaeological Research**, 10, 2002. 119-166.

- LARSEN, C. S. **Essentials of Physical Anthropology**: discovering our origins. 1ª. ed. New York: W. W. Norton & Company, 2010.
- LARSON, S. Did Australopiths Climb Trees? **Science**, v. 338, 2012. 478-479.
- LEAKEY, L. S. B.; TOBIAS, P. V.; NAPIER, J. R. A new species of the genus Homo from Olduvai Gorge. **Nature**, v. 202, 1964. 7-9.
- LEAKEY, M. G.; et al. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. **Nature**, v. 376, 1995. 565-571.
- LEAKEY, M. G.; et al. New specimens and confirmation of an early age for Australopithecus anamensis. **Nature**, v. 393, 1998. 62-66.
- LEAKEY, M. G.; et al. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. **Nature**, v. 410, 2001. 433-440.
- LEWIN, R. **Evolução Humana**. 1ª. ed. São Paulo: Atheneu, 1999.
- LEWIS, B.; JURMAIN, R.; KILGORE, L. Understanding the past: archaeological and Paleoanthropological methods. In: \_\_\_\_\_ **Understanding humans: Introduction to physical anthropology and archaeology**. Wadsworth: Cengage Learning, 2012. Cap. 8, 176-200p.
- LIEBERMAN, B. S.; ELDREDGE, N. What is punctuated equilibrium? What is macroevolution? A response to Pennell et al. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 29, 2014. 185-186.
- LORDKIPANIDZE, D.; et al. A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early Homo. **Science**, v. 342, 2013. 326-331.
- LUNA, L. H. Interpretative potential of dental metrics for biodistance analysis in hunter-gatherers from central Argentina. A theoretical-methodological approach. **HOMO - Journal of Comparative Human Biology**, 2015. 1-16.
- MACHADO, A. L.; OLIVEIRA, P. I. F. D.; FARIOLI, W. E. **Estatística Geral**. 2ª. ed. Porto Alegre: Renascença, 2004. 160p.
- MANICA, A.; PRUGNOLLE, F.; BALLOUX, F. Geography is a better determinant of human genetic differentiation than ethnicity. **Hum Genet**, v. 118, 2005. 366-371.
- MANOLIS, S. K. The Ancient Minoans of Crete: A Biodistance Study. **Human Evolution**, v. 16, 2001. 125-136.
- MANTEL, N. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. **Cancer Research**, v. 27, 1967. 209-220.
- MARTINS, M. E. G. Coeficiente de determinação. **Rev. Ciência Elem.**, v. 6, 2018. 1-1.
- MAYR, E. **Biologia, Ciência Única**: reflexões sobre a autonomia de uma disciplina científica. 1ª. ed. São Paulo: Companhia das Letras, 2005.
- MCALISTER, D. The Law of the Geometric Mean. **The Royal Society**, 1879. 367-376.
- MCHENRY, H. M.; BROWN, C. C. Side steps: the erratic pattern of hominin postcranial change through time. **Journal of Human Evolution**, v. 55, 2008. 639-651.

- MONGLE, C. S.; STRAIT, D. S.; GRINE, F. E. Expanded character sampling underscores phylogenetic stability of *Ardipithecus ramidus* as a basal hominin. **Journal of Human Evolution**, v. 131, 2019. 28-39.
- MUKHERJEE, S. **O Gene: uma história íntima**. 1ª. ed. São Paulo: Companhia das Letras, 2016.
- NEVES, W. A. E no princípio... era o macaco. **Estudos Avançados**, v. 20, 2006. 249-285.
- OHL, M. Principles of Taxonomy and Classification: Current Procedures for Naming and Classifying Organisms. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1ª. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 4, 141-166p.
- OKSANEN, J.; et al. **Vegan: Community Ecology Pack**. R package version 2.5-7, 2020. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- OKUMURA, M. M. M. **Diversidade morfológica craniana, micro-evolução e ocupação pré-histórica da costa brasileira**. Tese de Doutorado. 406p. São Paulo. USP, 2007.
- OKUMURA, M. M. M. Populações Sambaquianas Costeiras: saúde e afinidades biológicas dentro de um contexto geográfico e temporal. **Revista Tempos Acadêmicos, Dossiê Arqueologia Pré-Histórica**, Santa Catarina, Criciúma, 2013. 38-53.
- OLIVEIRA, C. J. D. **Fundamentos de Sistemática Filogenética para Professores de Ciências e Biologia**. UFJF/DZOO. Juiz de Fora, 2010. 10p.
- OLIVEIRA, S. F. D.; SILVA, A. C. A. Genética: de Mendel al conocimiento del funcionamiento del genoma. In: MADRIGAL, L.; GONZÁLEZ-JOSÉ, R. **Introducción a la Antropología Biológica**. 1ª. ed. ALAB: Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica, 2016. Cap. 5, 83-120p.
- PAN, L.; et al. Further morphological evidence on South African earliest *Homo* lower postcanine dentition: Enamel thickness and enamel dentine junction. **Journal of Human Evolution**, v. 96, 2016. 82-96.
- PARINS-FUKUCHI, C.; et al. Phylogeny, ancestors, and anagenesis in the hominin fossil record. **Paleobiology**, v. 45, 2019. 378-393.
- PARRAVICINI, A.; PIEVANI, T. Mosaic evolution in hominin phylogeny: meanings, implications, and explanations. **Journal of Anthropological Sciences**, v. 97, 2019. 45-68.
- PAUL, K. S.; STOJANOWSKI, C. M. Performance Analysis of Deciduous Morphology for Detecting Biological Siblings. **American Journal of Physical Anthropology**, 2015. 1-15.
- PAUL, K. S.; STOJANOWSKI, C. M. Comparative performance of deciduous and permanent dental morphology in detecting biological relatives. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 164, 2017. 97-116.
- PAUL, K. S.; et al. Patterns of heritability across the human diphyodont dental complex: Crown morphology of Australian twins and families. **American Journal of Physical Anthropology**, 2020. 1-15.
- PENA, S. D. J.; BIRCHAL, T. S. A inexistência biológica versus a existência social de raças humanas: pode a ciência instruir o etos social? **Revista USP**, v. 68, 2006. 10-21.
- PERES-NETO, P. R.; JACKSON, D. A. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. **Oecologia**, v. 129, 2001. 169-178.

PICKERING, R.; et al. Australopithecus sediba at 1.977 Ma and Implications for the Origins of the Genus Homo. **Science**, v. 333, 2011. 1421-1423.

PIETRUSEWSKY, M. Metric Analysis of Skeletal Remains: Methods and Applications. In: KATZENBERG, M. A.; SAUNDERS, S. R. **Biological Anthropology of the Human Skeleton**. 2ª. ed. New York: John Wiley & Sons, 2008. Cap. 16, 487-532p.

PLUMMER, T. W.; et al. Bovid ecomorphology and hominin paleoenvironments of the Shungura Formation, lower Omo River Valley, Ethiopia. **Journal of Human Evolution**, v. 88, 2015. 108-126.

PONTZER, H.; et al. Locomotor anatomy and biomechanics of the Dmanisi hominins. **Journal of Human Evolution**, v. 58, 2010. 492-504.

POPPER, K. R. **A Lógica da Pesquisa Científica**. 3ª. ed. São Paulo: Cultrix, 1972. 567p.

QGIS.ORG. **QGIS Geographic Information System**, 2021. Disponível em: <<http://www.qgis.org>>.

QUEIROZ, K. D.; GOOD, D. A. Phenetic Clustering in Biology: A Critique. **The Quarterly Review of Biology**, v. 72, 1997. 3-30.

R CORE, T. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2020. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.

REICH, D.; AL, E. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. **Nature**, v. 468, 2010. 1054-1060.

REIN, T. R.; et al. Adaptation to suspensory locomotion in Australopithecus sediba. **Journal of Human Evolution**, v. 104, 2017. 1-12.

RELETHFORD, J. H. Craniometric Variation Among Modern Human Populations. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 95, 1994. 53-62.

RELETHFORD, J. H. Boas and Beyond: Migration and Craniometric Variation. **American Journal of Human Biology**, v. 16, 2004. 379-386.

RELETHFORD, J. H. Population Genetics and Paleoanthropology. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1ª. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 20, 621-641p.

RELETHFORD, J. H. The Study of Human Population Genetics. In: LARSEN, C. S. **A Companion to Biological Anthropology**. 1ª. ed. West Sussex: Blackwell, 2010. Cap. 4, 74-87p.

RELETHFORD, J. H. **50 Great Myths of Human Evolution**. 1ª. ed. West Sussex: Wiley Blackwell, 2017.

REYNOLDS, S. C.; BAILEY, G. N.; KING, G. C. P. Landscapes and their relation to hominin habitats: Case studies from Australopithecus sites in eastern and southern Africa. **Journal of Human Evolution**, v. 60, 2011. 281-298.

RICHMOND, B. G.; AIELLO, L. C.; WOOD, B. A. Early hominin limb proportions. **Journal of Human Evolution**, v. 43, 2002. 529-548.

RIDLEY, M. **Evolução**. 3ª. ed. Porto Alegre: Artmed, 2006.

- RIEPEL, O. Homology: A Philosophical and Biological Perspective. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1ª. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 6, 216-240p.
- ROBINSON, J. T. Homo "habilis" and the australopithecines. **Nature**, v. 205, 1965. 121-124.
- ROLIAN, C.; GORDON, A. D. Reassessing Manual Proportions in Australopithecus afarensis. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 152, 2013. 393-406.
- ROSEMAN, C. C.; WEAVER, T. D. Molecules versus morphology? Not for the human cranium. **BioEssays**, v. 29, 2007. 1185-1188.
- SANTOS, J. S.; et al. Perfil antropométrico e consumo alimentar de adolescentes de Teixeira de Freitas-Bahia. **Revista de Nutrição**, v. 18, 2005. 623-632.
- SAYLOR, B. Z.; et al. Age and context of mid-Pliocene hominin cranium from Woranso-Mille, Ethiopia. **Nature**, v. 573, 2019. 220-238.
- SCARDIA, G.; et al. What kind of hominin first left Africa? **Evolutionary Anthropology**, 2020. 1-6.
- SCHROEDER, L.; ACKERMANN, R. R. Evolutionary processes shaping diversity across the Homo lineage. **Journal of Human Evolution**, v. 111, 2017. 1-17.
- SCHWARTZ, J. H.; TATTERSALL, I. Defining the genus Homo. **Science**, v. 349, 2015. 931-932.
- SCOTT, G. R. Dental Anthropology. **Encyclopedia of Human Biology**, Fairbanks, v. 3, 1997. 175-190.
- SENUT, B. The Earliest Putative Hominids. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1ª. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, v. 3, 2007. Cap. 6, 1519-1538p.
- SKINNER, M. M.; et al. Human-like hand use in Australopithecus africanus. **Science**, v. 347, 2015. 395-399.
- SLATER, J. A.; MALYS, S. WGS 84 - Past, Present and Future. In: BRUNNER, F. K. **Advances in Positioning and Reference Frames**. 1ª. ed. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1998. Cap. Apresentação, 1-7p.
- SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. Numerical Taxonomy. **Nature**, v. 193, 1962. 855-860.
- SOKAL, R. R. The Principles and Practice of Numerical Taxonomy. **Táxon**, v. 12, 1963. 190-199.
- SOKAL, R. R.; CAMIN, J. H. The Two Taxonomies: Areas of Agreement and Contact. **Systematic Zoology**, 1965. 176-195.
- SOKAL, R. R.; SNEATH, P. H. **Principles of Numerical Taxonomy**. 1ª. ed. San Francisco: W. H. Freeman & Co., 1963. 359p.
- SPARKS, C. S.; JANTZ, R. L. A reassessment of human cranial plasticity: Boas revisited. **PNAS**, v. 99, 2002. 14636-14639.
- SPETH, J. D. **The Paleoanthropology and Archaeology of Big-Game Hunting: Protein, Fat, or Politics?** 1ª. ed. New York: Springer, 2010.

SPOOR, F.; LEAKEY, M. G.; O'HIGGINS, P. Middle Pliocene hominin diversity: *Australopithecus deyiremeda* and *Kenyanthropus platyops*. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 371, 2016. 1-9.

STATSOFT, I. **STATISTICA: data analysis software system**. v. 8.0, 2007. Disponível em: <[www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)>.

STEELE, J.; JORDAN, P.; COCHRANE, E. Evolutionary approaches to cultural and linguistic diversity. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 365, 2010. 3781-3785.

STEUDEL-NUMBERS, K. L.; TILKENS, M. J. The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins. **Journal of Human Evolution**, v. 47, 2004. 95-109.

STONEKING, M. **An Introduction to Molecular Anthropology**. 1ª. ed. New Jersey: John Wiley and Sons, 2017.

STRAIT, D. S.; et al. Viewpoints: Diet and Dietary Adaptations in Early Hominins: The Hard Food Perspective. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 151, 2013. 339-355.

TAPIA, A. H.; PINOTI, L. V.; ICASATE, E. El Proceso de Hominización. Aspectos Biológicos y Culturales. In: LISCHETTI, M. **Manual de Antropología**. 2ª. ed. Buenos Aires: eudeba, 1997. 263-328p.

TATTERSALL, I.; SCHWARTZ, J. H. Evolution of the Genus *Homo*. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 37, 2009. 67-92.

TURNER, A.; O'REGAN, H. Zoogeography: Primate and Early Hominin Distribution and Migration Patterns. In: TATTERSALL, I.; HENKE, W.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. Berlin Heidelberg New York: Springer, v. 1, 2007. Cap. 15, 421-502p.

UNGAR, P. S.; et al. Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project, 1995-2007. **Journal of Human Evolution**, 63, 2012. 429-437.

UNGAR, P. S.; BERGER, L. R. Brief communication: Dental microwear and diet of *Homo naledi*. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 166, 2018. 228-235.

UNGAR, P. S.; SPONHEIMER, M. The Diets of Early Hominins. **Science**, v. 334, 2011. 190-193.

VILLMOARE, B. Early *Homo* and the role of the genus in paleoanthropology. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 165, 2018. 72-89.

VILLMOARE, B.; et al. Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. **Science**, v. 347, 2015. 1352-1355.

VOISIN, J.-L.; et al. A New Online Database (<http://anthropologicaldata.free.fr>) and a Short Reflection About the Productive Use of Compiling Internet Data. **PaleoAnthropology**, 2012. 241-244.

VOISIN, J.-L. **Human fossil teeth**. Disponível em: <<http://anthropologicaldata.free.fr/>>. Acesso em: 2019-2020.

- VRBA, E. S. Role of Environmental Stimuli in Hominid Origins. In: TATTERSALL, I.; HENKE, W.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. Berlin Heidelberg New York: Springer, v. 3, 2007. Cap. 4, 1441-1482p.
- WAGNER, G. A. Chronometric Methods in Paleoanthropology. In: HENKE, W.; TATTERSALL, I.; HARDT, T. **Handbook of Paleoanthropology**. 1<sup>a</sup>. ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. Cap. 10, 311-338p.
- WAKE, D. B.; WAKE, M. H.; SPECHT, C. D. Homoplasy: From Detecting Pattern to Determining Process and Mechanism of Evolution. **Science**, v. 331, 2011. 1032-1035.
- WARD, C. V.; et al. New postcranial fossils of Australopithecus afarensis from Hadar, Ethiopia (1990-2007). **Journal of Human Evolution**, v. 63, 2012. 1-51.
- WARD, C. V.; KIMBEL, W. H.; JOHANSON, D. C. Complete Fourth Metatarsal and Arches in the Foot of Australopithecus afarensis. **Science**, v. 331, 2011. 750-753.
- WARD, C. V. Taxonomic affinity of the Pliocene hominin fossils from Fejej, Ethiopia. **Journal of Human Evolution**, v. 73, 2014. 98-102.
- WARD, C. V.; PLAVCAN, J. M.; MANTHI, F. K. New fossils of Australopithecus anamensis from Kanapoi, West Turkana, Kenya (2012-2015). **Journal of Human Evolution**, v. 140, 2020. 1-18.
- WATT, C.; MITCHELL, S.; SALEWSKI, V. Bergmann's rule; a concept cluster? **Oikos**, v. 119, 2010. 89-100.
- WEISS, K. M.; BUCHANAN, A. V. Evolution: What It Means and How We Know. In: LARSEN, C. S. **A Companion to Biological Anthropology**. 1<sup>a</sup>. ed. West Sussex: Blackwell, 2010. Cap. 2, 41-55p.
- WELKER, B. H. **The History of Our Tribe: Hominini**. 1<sup>a</sup>. ed. New York: Open SUNY Textbooks, 2017.
- WHITE, T. D.; SUWA, G.; ASFAW, B. Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. **Nature**, v. 371, 1994. 306-312.
- WHITE, T. D.; et al. Asa Issie, Aramis and the origin of Australopithecus. **Nature**, v. 440, 2006. 883-889.
- WOLPOFF, M. H.; LOVEJOY, C. O. A Rediagnosis of the Genus Australopithecus. **Journal of Human Evolution**, v. 4, 1975. 275-276.
- WOOD, B. Origin and evolution of the genus Homo. **Nature**, v. 355, 1992. 783-790.
- WOOD, B. A. The History of the Genus Homo. **Human Evolution**, v. 15, 2000. 39-49.
- WOOD, B. Systematics, Taxonomy, and Phylogenetics: Ordering Life, Past and Present. In: LARSEN, C. S. **A Companion to Biological Anthropology**. 1<sup>a</sup>. ed. West Sussex: Blackwell, 2010. Cap. 3, 56-73p.
- WOOD, B. Facing up to complexity. **Nature**, v. 488, 2012. 162-163.
- WOOD, B. Fifty years after Homo habilis. **Nature**, v. 508, 2014. 31-33.
- WOOD, B.; BAKER, J. Evolution in the Genus Homo. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, 2011. 47-69.

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

WOOD, B.; COLLARD, M. The Meaning of Homo. **Ludus Vitalis**, v. IX, 2001. 63-74.

WOOD, B.; RICHMOND, B. G. Human evolution: taxonomy and paleobiology. **J. Anat.**, v. 196, 2000. 19-60.

ZACHOS, F. E.; HOßFELD, U. Adolf Remane (1898–1976) and his views on systematics, homology and the Modern Synthesis. **Theory in Biosciences**, v. 124, 2006. 335–348.

## APÊNDICE A - LOCALIZAÇÕES GEOGRÁFICAS DOS ESPÉCIMES

Tabela A.1 – Coordenadas geográficas de todos os espécimes.

| Espécie                    | ID             | Sítio    | Localização | Coordenada Geográfica |             |
|----------------------------|----------------|----------|-------------|-----------------------|-------------|
|                            |                |          |             | Lat (y)               | Long (x)    |
| Ardipithecus kadabba       | ALA-VP-2/10    |          | Etiópia     | 11.05579              | 40.915702   |
| Ardipithecus kadabba       |                | Asa Koma | Etiópia     | 10.304                | 40.26       |
| Ardipithecus ramidus       | KNM-LT 329     | Lothagam | Quênia      | 4.186666667           | 35.85611111 |
| Ardipithecus ramidus       | ARV-VP-6/1     | Aramis   | Etiópia     | 10.5                  | 40.5        |
| Ardipithecus ramidus       |                | Aramis   | Etiópia     | 10.433                | 40.454      |
| Ardipithecus ramidus       | ARA-VP-1/1     | Aramis   | Etiópia     | 10.432985             | 40.453936   |
| Ardipithecus ramidus       | ARA-VP-1/2     | Aramis   | Etiópia     | 10.432985             | 40.453936   |
| Ardipithecus ramidus       | ARA-VP-1/128   | Aramis   | Etiópia     | 10.432985             | 40.453936   |
| Ardipithecus ramidus       | ARA-VP-1/129   | Aramis   | Etiópia     | 10.432985             | 40.453936   |
| Ardipithecus ramidus       | ARA-VP-1/200   | Aramis   | Etiópia     | 10.432985             | 40.453936   |
| Ardipithecus ramidus       | ARA-VP-1/300   | Aramis   | Etiópia     | 10.432985             | 40.453936   |
| Ardipithecus ramidus       | ARA-VP-1/400   | Aramis   | Etiópia     | 10.432985             | 40.453936   |
| Ardipithecus ramidus       | ARA-VP-6/1     | Aramis   | Etiópia     | 10.432985             | 40.453936   |
| Ardipithecus ramidus       | KNM-BC 1745    |          | Quênia      | 0.57                  | 35.95       |
| Ardipithecus ramidus       | KNM-TH 13150   |          | Quênia      | 0.57                  | 35.95       |
| Australopithecus afarensis | A.L. 128-23    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 145-35    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 162-28    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 188-1     | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 198-1     | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 199-1     | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 200-1a    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 207-13    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 266-1     | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 277-1     | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 288-1     | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 311-1     | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-30    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-35    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-43    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-45    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-66    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-67    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-68    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-76    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-77    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-86    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-99    | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-104   | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333-105   | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333w-1a+b | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |
| Australopithecus afarensis | A.L. 333w-12   | Hadar    | Etiópia     | 11.166667             | 40.633333   |

|                                   |                 |                   |               |             |             |
|-----------------------------------|-----------------|-------------------|---------------|-------------|-------------|
| <i>Australopithecus afarensis</i> | A.L. 333w-32+60 | Hadar             | Etiópia       | 11.166667   | 40.633333   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | A.L. 333x-25    | Hadar             | Etiópia       | 11.166667   | 40.633333   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | A.L. 400-1a     | Hadar             | Etiópia       | 11.166667   | 40.633333   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | LH 4            | Laetoli           | Etiópia       | -2.99622    | 35.3524     |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | AL 129-1        | Hadar             | Etiópia       | 11.166667   | 40.633333   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | AL 200-1        | Hadar             | Etiópia       | 11.166667   | 40.633333   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | AL 333w-60      | Hadar             | Etiópia       | 11.166667   | 40.633333   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> |                 | Belohdelie        | Etiópia       | 10.562      | 40.57       |
| <i>Australopithecus afarensis</i> |                 | Maka              | Etiópia       | 10.562      | 40.57       |
| <i>Australopithecus afarensis</i> |                 | Lothagam          | Quênia        | 4.186666667 | 35.85611111 |
| <i>Australopithecus afarensis</i> |                 |                   | Quênia        | 4.186666667 | 35.85611111 |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-1/90     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-1/215    | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-1/484    | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-3/36     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-3/80     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-3/176    | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-3/248    | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | MKM-VP-1/69     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | MSD-VP-1/53     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | AMA-VP-2/30     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-1/28     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-1/337    | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-1/352    | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-3/35     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-3/249    | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | MSD-VP-3/24     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | MSD-VP-5/16     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-1/190    | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | ARI-VP-3/34     | Woranso-Mille     | Etiópia       | 11.483869   | 40.512896   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | NFR-VP-1/29     | Nefuraytu         | Etiópia       | 11.484678   | 40.513105   |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | A.L. 444-2b     | Laetoli           | Tanzânia      | 11.153      | 40.554      |
| <i>Australopithecus africanus</i> | MLD 1           | Makapansgat       | África do Sul | -24.139     | 29.189      |
| <i>Australopithecus africanus</i> | MLD 2           | Makapansgat       | África do Sul | -24.139     | 29.189      |
| <i>Australopithecus africanus</i> | MLD 6           | Makapansgat       | África do Sul | -24.139     | 29.189      |
| <i>Australopithecus africanus</i> | MLD 9           | Makapansgat       | África do Sul | -24.139     | 29.189      |
| <i>Australopithecus africanus</i> | Sts 5           | Sterkfontein      | África do Sul | -26.0157    | 27.7346     |
| <i>Australopithecus africanus</i> | Sts 52          | Sterkfontein      | África do Sul | -26.0157    | 27.7346     |
| <i>Australopithecus africanus</i> | Sts 71          | Sterkfontein cave | África do Sul | -26.0157    | 27.7346     |
| <i>Australopithecus africanus</i> | Taung           | Taung             | África do Sul | -27.5518206 | 24.7662356  |
| <i>Australopithecus africanus</i> | Sts 14          | Sterkfontein      | África do Sul | -26.0157    | 27.7346     |
| <i>Australopithecus africanus</i> | GVH-1           | Gladysvale        | África do Sul | -25.899983  | 27.749917   |
| <i>Australopithecus africanus</i> | GVH-2           | Gladysvale        | África do Sul | -25.899983  | 27.749917   |
| <i>Australopithecus anamensis</i> | KNM-KP 29281    | Kanapoi           | Quênia        | 2.296       | 36.077      |
| <i>Australopithecus anamensis</i> | KNM-KP 29283    | Kanapoi           | Quênia        | 2.296       | 36.077      |
| <i>Australopithecus anamensis</i> |                 | Aramis            | Etiópia       | 10.433      | 40.454      |
| <i>Australopithecus anamensis</i> |                 | Asa Issie         | Etiópia       | 10.394      | 40.411      |
| <i>Australopithecus anamensis</i> | KNM-ER 30731    | Allia Bay         | Quênia        | 3.707976    | 36.254898   |
| <i>Australopithecus anamensis</i> | KNM-ER 30744    | Allia Bay         | Quênia        | 3.707976    | 36.254898   |

|                                       |              |                 |         |           |           |
|---------------------------------------|--------------|-----------------|---------|-----------|-----------|
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 30745 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 30750 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 35228 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 35231 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 35232 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 35233 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 35235 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 35236 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 35238 | Allia Bay       | Quênia  | 3.707976  | 36.254898 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 29287 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 30498 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 30500 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 30503 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31712 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31713 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31714 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31717 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31718 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31723 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31726 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31729 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 31730 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 34725 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 35839 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 35842 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 35843 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 35847 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 35852 | Kanapoi         | Quênia  | 2.296034  | 36.076878 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 29284 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316667  | 36.066667 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 29286 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316667  | 36.066667 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 30200 | Allia Bay 261   | Quênia  | 3.708559  | 36.255424 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-ER 30202 | Allia Bay 261-1 | Quênia  | 3.708559  | 36.255424 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 58309 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 58314 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 58759 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 59761 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 47953 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 53160 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 58311 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 58313 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 58760 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus anamensis</i>     | KNM-KP 58312 | Kanapoi         | Quênia  | 2.316650  | 36.066650 |
| <i>Australopithecus bahrelghazali</i> | KT-12/H1     |                 | Chade   | 13.640841 | 16.490069 |
| <i>Australopithecus deyiremeda</i>    | BRT-VP-1/1   | Burtele         | Etiópia | 11.462194 | 40.528056 |
| <i>Australopithecus deyiremeda</i>    | BRT-VP-1/2   | Burtele         | Etiópia | 11.462194 | 40.528056 |
| <i>Australopithecus deyiremeda</i>    | BRT-VP-1/13  | Burtele         | Etiópia | 11.462194 | 40.528056 |
| <i>Australopithecus deyiremeda</i>    | BRT-VP-1/18  | Burtele         | Etiópia | 11.462194 | 40.528056 |
| <i>Australopithecus deyiremeda</i>    | BRT-VP-1/120 | Burtele         | Etiópia | 11.462194 | 40.528056 |
| <i>Australopithecus deyiremeda</i>    | BRT-VP-2/89  | Burtele         | Etiópia | 11.462194 | 40.528056 |

|                             |                   |                 |               |              |             |
|-----------------------------|-------------------|-----------------|---------------|--------------|-------------|
| Australopithecus deyiremeda | BRT-VP-3/1        | Burtele         | Etiópia       | 11.462194    | 40.528056   |
| Australopithecus deyiremeda | BRT-VP-3/14       | Burtele         | Etiópia       | 11.462194    | 40.528056   |
| Australopithecus deyiremeda | BRT-VP-3/37       | Burtele         | Etiópia       | 11.462194    | 40.528056   |
| Australopithecus garhi      | BOU-VP-12/130     |                 | Etiópia       | 15.6199      | 33.8445     |
| Australopithecus garhi      |                   | Bouri           | Etiópia       | 10.266       | 40.539      |
| Australopithecus sediba     | MH1               | Malapa          | África do Sul | -25.8951     | 27.8013     |
| Australopithecus sediba     | MH2               | Malapa          | África do Sul | -25.8951     | 27.8013     |
| Homo antecessor             | ATD 6-5           | Trinil          | Indonésia     | 42.351       | -3.52       |
| Homo antecessor             | ATD6-102          | Gran Dolina     | Espanha       | 42.3514444   | -3.5197611  |
| Homo antecessor             | ATD6-101          | Gran Dolina     | Espanha       | 42.3514444   | -3.5197611  |
| Homo antecessor             | ATD6-93           | Gran Dolina     | Espanha       | 42.3514444   | -3.5197611  |
| Homo antecessor             | ATD6-112          | Gran Dolina     | Espanha       | 42.3514444   | -3.5197611  |
| Homo antecessor             | ATD6-104          | Gran Dolina     | Espanha       | 42.3514444   | -3.5197611  |
| Homo denisova               | Denisova 4        | Denisova        | Rússia        | 51.666966    | 84.564619   |
| Homo denisova               | Denisova 8        | Denisova        | Rússia        | 51.666966    | 84.564619   |
| Homo erectus                | Sangiran 2        | Sangiran        | Indonésia     | -7.457       | 110.855     |
| Homo erectus                | Sangiran 3        | Sangiran        | Indonésia     | -7.457       | 110.855     |
| Homo erectus                | Sangiran 4        | Sangiran        | Indonésia     | -7.457       | 110.855     |
| Homo erectus                | SK 847            | Swartkrans      | África do Sul | -25.929167   | 27.788889   |
| Homo erectus                | SK 27             | Swartkrans      | África do Sul | -26.018      | 27.724      |
| Homo erectus                | KNM-BK 67         | Kapthurin       | Quênia        | 0.583333333  | 36.21416667 |
| Homo erectus                | KNM-BK 8518       | Kapthurin       | Quênia        | 0.583333333  | 36.21416667 |
| Homo erectus                | KNM-ER 992        | Ileret          | Quênia        | 4.317        | 36.233      |
| Homo erectus                | KNM-ER 1808       | Koobi Fora      | Quênia        | 3.945        | 36.207      |
| Homo erectus                | KNM-ER 2598       | Koobi Fora      | Quênia        | 3.945        | 36.207      |
| Homo erectus                | KNM-ER 3733       | Koobi Fora      | Quênia        | 4.083333333  | 36.33333333 |
| Homo erectus                | KNM-ER 3883       | Koobi Fora      | Quênia        | 4.316666667  | 36.27466667 |
| Homo erectus                | KNM-WT 15000      | Nariokotome III | Quênia        | 4.133333     | 35.9        |
| Homo erectus                | OH 9              | Olduvai Gorge   | Tanzânia      | -2.983333333 | 35.33333333 |
| Homo erectus                | OH 12             | Olduvai Gorge   | Tanzânia      | -2.983333333 | 35.33333333 |
| Homo erectus                | Trinil 2          | Solo river      | Indonésia     | -7.4         | 111.4333333 |
| Homo erectus                | Dmanisi 211       | Dmanisi         | Geórgia       | 41.336775    | 44.344892   |
| Homo erectus                | OH 28             | Olduvai Gorge   | Tanzânia      | -2.983333333 | 35.35       |
| Homo erectus                | Peking Man        | Zhoukoudian     | China         | 39.666667    | 115.916667  |
| Homo erectus                | Sangiran 17       | Sangiran        | Indonésia     | -7.457       | 110.855     |
| Homo erectus                | Trinil 3          | Trinil          | Indonésia     | -7.387       | 111.386     |
| Homo erectus                | KGA10-1           | Konso           | Etiópia       | 5.43         | 37.385      |
| Homo erectus                | L996-17           | Omo             | Etiópia       | 4.942        | 35.994      |
| Homo erectus                | KNM-ER 42700      | Koobi Fora      | Quênia        | 3.945        | 36.207      |
| Homo erectus                | KNM-OL 45500      | Olorgesailie    | Quênia        | -1.578       | 36.446      |
| Homo erectus                | StW 80            | Sterkfontein    | África do Sul | -26.016      | 27.734      |
| Homo erectus                | Buia UA31         |                 | Eritreia      | 14.766       | 39.936      |
| Homo erectus                | Trinil / Sangiran |                 | Indonésia     | -7.387       | 111.386     |
| Homo erectus                | Zhoukoudian       |                 | China         | 39.683333    | 115.916667  |
| Homo erectus                | Ngandong          |                 | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus                | Salé              | Salé            | Marrocos      | 34.06        | -6.787      |
| Homo erectus                |                   | Kedung Brubus   | Indonésia     | -7.4564327   | 111.7166667 |
| Homo erectus                |                   | Trinil          | Indonésia     | -7.387       | 111.386     |
| Homo erectus                | Mojokerto         | Mojokerto       | Indonésia     | -7.377       | 112.484     |

|              |           |                  |               |              |             |
|--------------|-----------|------------------|---------------|--------------|-------------|
| Homo erectus |           | Sangiran Region  | Indonésia     | -7.457       | 110.855     |
| Homo erectus |           | Sambungmacan     | Indonésia     | -7.359       | 111.132     |
| Homo erectus | Ngawi     | Ngawi            | Indonésia     | -7.4         | 111.4333333 |
| Homo erectus |           | Zhoukoudian      | China         | 39.683333    | 115.916667  |
| Homo erectus |           | Yiyuan           | China         | 36.2         | 118.15      |
| Homo erectus |           | Chenjiawo        | China         | 34.233333    | 109.233333  |
| Homo erectus |           | Gongwangling     | China         | 34.184       | 109.49      |
| Homo erectus |           | Yunxian          | China         | 32.865       | 110.736     |
| Homo erectus | PA830     | Hexian           | China         | 31.883333    | 118.2       |
| Homo erectus | Nanjing 1 | Nanjing          | China         | 32.057       | 119.043     |
| Homo erectus |           | Yuanmou          | China         | 25.69        | 101.92      |
| Homo erectus |           | Wushan           | China         | 30.8         | 109.6       |
| Homo erectus |           | Nihewan Basin    | China         | 40.225       | 114.664     |
| Homo erectus |           | Tham Khuyen Cave | Vietnã        | 21.9511      | 106.3634    |
| Homo erectus |           | Ain Maarouf      | Marrocos      | 33.633       | -5.35       |
| Homo erectus |           | Ternifine        | Argélia       | 35.407       | 0.346       |
| Homo erectus |           | Daka             | Etiópia       | 10.266       | 40.539      |
| Homo erectus |           | Melka Kunturé    | Etiópia       | 8.708        | 38.594      |
| Homo erectus |           | Melka Kunturé    | Etiópia       | 8.708        | 38.594      |
| Homo erectus |           | Nyabusosi        | Uganda        | 0.987        | 30.31       |
| Homo erectus |           | Koobi Fora       | Quênia        | 3.945        | 36.207      |
| Homo erectus |           | Swartkrans       | África do Sul | -26.018      | 27.724      |
| Homo erectus |           | Lincoln Cave     | África do Sul | -25.96       | 27.75       |
| Homo erectus |           |                  | Quênia        | 4.186666667  | 35.85611111 |
| Homo erectus |           | Chesowanja       | Quênia        | 0.65         | 36.2        |
| Homo erectus | Sh.y.003  | Yiyuan           | China         | 36.199976    | 118.150030  |
| Homo erectus | Sh.y.004  | Yiyuan           | China         | 36.199976    | 118.150030  |
| Homo erectus | Sh.y.008  | Yiyuan           | China         | 36.199976    | 118.150030  |
| Homo erectus | Sh.y.0071 | Yiyuan           | China         | 36.199976    | 118.150030  |
| Homo erectus | Sh.y.005  | Yiyuan           | China         | 36.199976    | 118.150030  |
| Homo erectus | Sh.y.007  | Yiyuan           | China         | 36.199976    | 118.150030  |
| Homo erectus | Sh.y.0072 | Yiyuan           | China         | 36.199976    | 118.150030  |
| Homo erectus | Narmada   | Narmada Valley   | Índia         | 22.817       | 77.854      |
| Homo erectus | Ceprano   |                  | Itália        | 41.53        | 13.482      |
| Homo erectus | D2700     | Dmanisi          | Geórgia       | 41.336775    | 44.344892   |
| Homo erectus | Skull IX  | Sangiran         | Indonésia     | -7.440266667 | 110.8423472 |
| Homo erectus | Ng 1      | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 2      | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 3      | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 5      | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 6      | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 7      | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 9      | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 10     | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 11     | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Ng 12     | Ngandong         | Indonésia     | -7.31        | 111.422     |
| Homo erectus | Sm 1      | Sambungmacan     | Indonésia     | -7.359       | 111.132     |
| Homo erectus | Sm 3      | Sambungmacan     | Indonésia     | -7.359       | 111.132     |
| Homo erectus | Sm 4      | Sambungmacan     | Indonésia     | -7.359       | 111.132     |

|                      |                   |                        |                                 |              |             |
|----------------------|-------------------|------------------------|---------------------------------|--------------|-------------|
| Homo ergaster        | OH 22             | Olduvai Gorge          | Tanzânia                        | -2.983333333 | 35.31666667 |
| Homo ergaster        | OH 23             | Olduvai Gorge          | Tanzânia                        | -2.992       | 35.352      |
| Homo ergaster        | OH 51             | Olduvai Gorge          | Tanzânia                        | -2.992       | 35.352      |
| Homo ergaster        | KNM-ER 47200      | Koobi Fora             | Quênia                          | 4.083333333  | 36.33333333 |
| Homo ergaster        | Daka BOU-VP-2/66  |                        | Etiópia                         | 10.266       | 40.539      |
| Homo ergaster        | Olorgesailie      |                        | Quênia                          | -1.578       | 36.446      |
| Homo ergaster        | D2280             | Dmanisi                | Geórgia                         | 41.316667    | 44.35       |
| Homo ergaster        | D2282             | Dmanisi                | Geórgia                         | 41.316667    | 44.35       |
| Homo ergaster        | D3444             | Dmanisi                | Geórgia                         | 41.316667    | 44.35       |
| Homo floresiensis    | LB1               | Liang Bua Cave         | Indonésia                       | -8.531       | 120.444     |
| Homo habilis         | KNM-ER 1813       | Koobi Fora             | Quênia                          | 4.083333333  | 36.33333333 |
| Homo habilis         | OH 7              | Olduvai Gorge          | Tanzânia                        | -2.993613    | 35.35115    |
| Homo habilis         | OH 13             | Olduvai Gorge          | Tanzânia                        | -2.993613    | 35.35115    |
| Homo habilis         | OH 24             | Olduvai Gorge          | Tanzânia                        | -2.993613    | 35.35115    |
| Homo habilis         | OH 8              | Olduvai Gorge          | Tanzânia                        | -2.993613    | 35.35115    |
| Homo habilis         | AL 666-1          |                        | Etiópia                         | 11.153       | 40.554      |
| Homo habilis         | OH 65             | Olduvai Gorge          | Tanzânia                        | -2.993611    | 35.351066   |
| Homo heidelbergensis | Arago II          | La Caune de l'Arago    | França                          | 42.84        | 2.755       |
| Homo heidelbergensis | Arago XIII        | La Caune de l'Arago    | França                          | 42.84        | 2.755       |
| Homo heidelbergensis | Arago XLVII       | La Caune de l'Arago    | França                          | 42.84        | 2.755       |
| Homo heidelbergensis | Atapuerca 5       | Sima de los Huesos     | Espanha                         | 42.351       | -3.52       |
| Homo heidelbergensis | Bodo              | Bodo d'Ar              | Etiópia                         | 10.562       | 40.57       |
| Homo heidelbergensis | Broken Hill 1     | Limestone Cave         | Zâmbia                          | -14.459      | 28.435      |
| Homo heidelbergensis | Mauer 1           |                        | Pedreira perto da vila de Mauer | 49.332       | 8.799       |
| Homo heidelbergensis | Steinheim         | Sigrist gravel pit     | Alemanha                        | 48.965       | 9.276       |
| Homo heidelbergensis | Arago 21          | La Caune de l'Arago    | França                          | 42.84        | 2.755       |
| Homo heidelbergensis | Arago 44          | La Caune de l'Arago    | França                          | 42.84        | 2.755       |
| Homo heidelbergensis | KNM-ES 11693      | Eliye Springs          | Quênia                          | 3.25         | 33.928      |
| Homo heidelbergensis | Dali              |                        | China                           | 34.867       | 109.733     |
| Homo heidelbergensis | Jinniushan        | Jinniushan             | China                           | 40.576       | 122.446     |
| Homo heidelbergensis | Ndutu             |                        | Tanzânia                        | -3.2         | 35.45       |
| Homo heidelbergensis | Kabwe             |                        | Zâmbia                          | -14.459      | 28.435      |
| Homo heidelbergensis | Petralona         | Petralona cave         | Grécia                          | 40.373       | 23.16       |
| Homo heidelbergensis |                   | Bodo                   | Etiópia                         | 10.582722    | 40.63442    |
| Homo heidelbergensis |                   | Boxgrove               | Reino Unido                     | 50.87        | -0.688      |
| Homo heidelbergensis |                   | La Caune de l'Arago    | França                          | 42.84        | 2.755       |
| Homo heidelbergensis |                   | Grafenrain Sand Quarry | Alemanha                        | 49.332       | 8.799       |
| Homo heidelbergensis |                   | Maba                   | China                           | 24.675       | 113.581     |
| Homo heidelbergensis |                   | Xujiayao               | China                           | 40.101       | 113.978     |
| Homo heidelbergensis |                   | Chaoxian               | China                           | 31.55        | 117.866667  |
| Homo heidelbergensis |                   |                        | Quênia                          | 0.7529       | 35.8749     |
| Homo heidelbergensis | Saldanha          | Elandsfontein          | África do Sul                   | -33.004      | 18.011      |
| Homo heidelbergensis | AT-27             | Sima de los Huesos     | Espanha                         | 42.350985    | -3.519980   |
| Homo heidelbergensis | AT-2279 + AT-3197 | Sima de los Huesos     | Espanha                         | 42.350985    | -3.519980   |
| Homo heidelbergensis | AT-5621           | Sima de los Huesos     | Espanha                         | 42.350985    | -3.519980   |
| Homo heidelbergensis | AT-1742           | Sima de los Huesos     | Espanha                         | 42.350985    | -3.519980   |

|                      |                   |                    |         |           |           |
|----------------------|-------------------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-162            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-597            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-55             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2              | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3179           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2765           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3257           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2759           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2389           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1130 + AT-2194 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-940            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2771           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-948            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-554            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-553            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-163            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-144            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1463           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-24             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-23             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-193            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-16             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-139            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-270            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-46             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-140            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-555            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1469           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-195            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5              | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-145            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-591            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-64             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-590            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-147            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-9              | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |         |                    |         |           |           |
|----------------------|---------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-21   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1957 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1957 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-13   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-560  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-53   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4327 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4333 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4335 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4322 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4330 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-559  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-138  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-26   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-170  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-171  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-194  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-300  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4147 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2752 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2786 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2772 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2769 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2392 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2764 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2758 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3184 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-949  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-767  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-959  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-960  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1472 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3252 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3256 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2778 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2784 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |         |                    |         |           |           |
|----------------------|---------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-2761 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3880 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2781 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2780 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-285  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2779 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2763 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-222  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1143 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2395 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1124 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2280 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2151 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2207 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2036 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2399 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2070 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2189 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2076 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2071 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2179 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2175 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2150 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2195 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2390 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-957  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2066 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-410  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2165 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2767 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2343 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-828  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2386 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-829  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-943  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-941  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |         |                    |         |           |           |
|----------------------|---------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-1752 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2271 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2277 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-953  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-954  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-820  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-962  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-955  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-558  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-405  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-589  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-406  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-587  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-407  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-821  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2730 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1123 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-808  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2783 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3045 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-809  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-806  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3188 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3175 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4318 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-946  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3890 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2773 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-700  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3881 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3420 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2719 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3891 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3424 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-888  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4320 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |         |                    |         |           |           |
|----------------------|---------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-3195 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-961  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3191 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2782 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4156 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4151 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4317 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-944  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4319 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-588  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3180 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-819  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3199 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3250 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3198 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2753 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2766 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3190 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2768 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3187 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1828 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-605  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-165  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-814  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3196 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-818  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-219  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4323 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3189 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4336 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-951  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2775 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3253 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2776 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2762 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-950  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |         |                    |         |           |           |
|----------------------|---------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-2388 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-196  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-596  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2391 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-281  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2438 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-807  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1458 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2396 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2385 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3075 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3255 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-772  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4656 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-792  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3176 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-813  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-409  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3177 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-15   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5899 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5838 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5836 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5804 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-167  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-723  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-161  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-148  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-168  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-286  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-272  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-557  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1761 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-823  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-279  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-20   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |                   |                    |         |           |           |
|----------------------|-------------------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-822            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1944           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1632 + AT-1633 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1775           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-561            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2270           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1756           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-30             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1100 + AT-1111 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-817            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-104            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-103            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1726           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-67             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1952           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-47             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-149            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3              | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-28             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-22             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-101            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-273            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-271            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4324           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2770           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3178           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-810            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4326           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4102           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-102            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1919           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-74             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2787           | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-14             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-793 + AT-250   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-811            | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |                             |                    |         |           |           |
|----------------------|-----------------------------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-100                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-812                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-827                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-815                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-826                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-816                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-576                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-505 + AT-604             | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-505 + AT-604 +<br>AT-952 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1460                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-609                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1464                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-275                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-276                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-60                       | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-580                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-221                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1                        | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1762                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1753                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1461                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1755                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2394                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1751                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-562                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2193                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-595                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-607                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-594                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-593                      | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2387                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3883                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3882                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3937                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3827                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3938                     | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |         |                    |         |           |           |
|----------------------|---------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-3886 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3940 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3941 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3939 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3942 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3934 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3933 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3889 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3943 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1951 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-277  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-556  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-141  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-169  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1760 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4328 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1763 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1759 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-75   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1465 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1459 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2276 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2272 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-284  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-11   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-198  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-199  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-8    | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-54   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-146  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-197  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-278  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-280  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1943 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1958 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3194 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |         |                    |         |           |           |
|----------------------|---------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-3193 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5615 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3885 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1953 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1962 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1754 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-283  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-29   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1444 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1844 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2274 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4321 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4329 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4332 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3016 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5608 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-7    | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-6    | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-44   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-825  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-958  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1475 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1757 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1758 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1942 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3192 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5622 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5616 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-6018 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-41   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3185 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3186 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4325 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4624 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5611 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5510 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |         |                    |         |           |           |
|----------------------|---------|--------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo heidelbergensis | AT-68   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-746  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-824  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-12   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1471 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2393 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-602  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-601  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-945  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3181 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3183 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-274  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-805  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-5082 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-10   | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3241 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4    | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3242 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2384 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1474 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-166  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3258 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-956  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2397 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-4331 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-608  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-282  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-2278 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-592  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-3251 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1960 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-164  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-567  | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1144 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1993 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |
| Homo heidelbergensis | AT-1466 | Sima de los Huesos | Espanha | 42.350985 | -3.519980 |

|                      |               |                    |               |             |            |
|----------------------|---------------|--------------------|---------------|-------------|------------|
| Homo heidelbergensis | AT-563        | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-3243       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-4100       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-2275       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-1467       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-4101       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-598        | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-1468       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-1473       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-143        | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-2777       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-1945       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-1959       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-2760       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-599        | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-3182       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-942        | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | AT-2273       | Sima de los Huesos | Espanha       | 42.350985   | -3.519980  |
| Homo heidelbergensis | Boxgrove 2    | Boxgrove           | Reino Unido   | 50.869917   | -0.687915  |
| Homo heidelbergensis | Boxgrove 3    | Boxgrove           | Reino Unido   | 50.869917   | -0.687915  |
| Homo luzonensis      | CCH6          | Callao Cave        | Filipinas     | 17.703250   | 121.823750 |
| Homo luzonensis      | CCH8          | Callao Cave        | Filipinas     | 17.703250   | 121.823750 |
| Homo luzonensis      | CCH9          | Callao Cave        | Filipinas     | 17.703250   | 121.823750 |
| Homo naledi          | U.W. 102b-437 | Rising Star cave   | África do sul | -25.9165528 | 27.7869827 |
| Homo naledi          | U.W. 102b-503 | Rising Star cave   | África do sul | -25.9165528 | 27.7869827 |
| Homo naledi          | U.W. 102b-515 | Rising Star cave   | África do sul | -25.9165528 | 27.7869827 |
| Homo naledi          | U.W. 102b-178 | Rising Star cave   | África do sul | -25.9165528 | 27.7869827 |
| Homo naledi          | U.W. 102b-511 | Rising Star cave   | África do sul | -25.9165528 | 27.7869827 |
| Homo naledi          | U.W. 102c-589 | Rising Star cave   | África do sul | -25.9165528 | 27.7869827 |
| Homo naledi          | LES1          | Rising Star cave   | África do sul | -25.9165528 | 27.7869827 |
| Homo naledi          | UW 101-544c   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1331   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1304   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1287a  | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-728    | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1377   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-823    | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1687   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1376   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1612   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1611   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |
| Homo naledi          | UW 101-1400   | Dinaledi Chamber   | África do Sul | -25.916665  | 27.787401  |

|                       |                        |                              |               |            |           |
|-----------------------|------------------------|------------------------------|---------------|------------|-----------|
| Homo naledi           | UW 101-1685            | Dinaledi Chamber             | África do Sul | -25.916665 | 27.787401 |
| Homo naledi           | UW 101-1686            | Dinaledi Chamber             | África do Sul | -25.916665 | 27.787401 |
| Homo naledi           | UW 101-595             | Dinaledi Chamber             | África do Sul | -25.916665 | 27.787401 |
| Homo naledi           | UW 101-384             | Dinaledi Chamber             | África do Sul | -25.916665 | 27.787401 |
| Homo naledi           | UW 101-544a            | Dinaledi Chamber             | África do Sul | -25.916665 | 27.787401 |
| Homo naledi           | UW 101-824             | Dinaledi Chamber             | África do Sul | -25.916665 | 27.787401 |
| Homo naledi           | UW 101-1571            | Dinaledi Chamber             | África do Sul | -25.916665 | 27.787401 |
| Homo neanderthalensis | Guattari 1             | Grotta Guattari              | Itália        | 41.232     | 13.1      |
| Homo neanderthalensis | La Chapelle-aux-Saints | Bouffia Bonneval             | França        | 44.987     | 1.725     |
| Homo neanderthalensis | La Ferrassie 1         | La Ferrassie                 | França        | 44.952     | 0.937     |
| Homo neanderthalensis | LaFerrassie2           | La Ferrassie                 | França        | 44.952     |           |
| Homo neanderthalensis | Neanderthal 1          | Feldhofer Grotto             | Alemanha      | 51.22750   | 6.945559  |
| Homo neanderthalensis | Spy 1                  | Grotto of Spy d'Orneau       | Bélgica       | 50.478     | 4.674     |
| Homo neanderthalensis | Spy2                   | Grotto of Spy d'Orneau       | Bélgica       | 50.478     | 4.674     |
| Homo neanderthalensis | Tabun I                | Tabun Cave                   | Israel        | 32.67      | 34.965277 |
| Homo neanderthalensis | Tabun II               | Tabun Cave                   | Israel        | 32.67      | 34.965277 |
| Homo neanderthalensis | Fontéchevade I         | Fontéchevade Cave            | França        | 45.681     | 0.477     |
| Homo neanderthalensis | Fontéchevade II        | Fontéchevade Cave            | França        | 45.681     | 0.477     |
| Homo neanderthalensis | Swanscombe             | Upper Middle Gravel          | Reino Unido   | 51.446     | 0.299     |
| Homo neanderthalensis | Arago 21/47            |                              | França        | 42.84      | 2.755     |
| Homo neanderthalensis | Biache-Saint-Vaast     |                              | França        | 50.3       | 2.933     |
| Homo neanderthalensis | Atapuerca SH 4         | Atapuerca                    | Espanha       | 42.351     | -3.52     |
| Homo neanderthalensis | Atapuerca SH 5         | Atapuerca                    | Espanha       | 42.351     | -3.52     |
| Homo neanderthalensis | Atapuerca SH 6         | Atapuerca                    | Espanha       | 42.351     | -3.52     |
| Homo neanderthalensis | Reilingen              |                              | Alemanha      | 49.2922    | 8.5649    |
| Homo neanderthalensis |                        | La Chappelle – aux – Saints  | França        | 44.987     | 1.725     |
| Homo neanderthalensis |                        | La Ferrassie                 | França        | 44.955     | 0.937     |
| Homo neanderthalensis |                        | Le Moustier                  | França        | 45.002     | 1.07      |
| Homo neanderthalensis |                        | Spy                          | Bélgica       | 50.48      | 4.674     |
| Homo neanderthalensis |                        | Monté Circéo                 | Itália        | 41.238166  | 13.045751 |
| Homo neanderthalensis |                        |                              | Alemanha      | 51.226667  | 6.946944  |
| Homo neanderthalensis |                        | Amud                         | Israel        | 32.87213   | 35.5016   |
| Homo neanderthalensis |                        | Shanidar                     | Iraque        | 36.833     | 44.229    |
| Homo neanderthalensis |                        | Shanidar                     | Iraque        | 36.833     | 44.229    |
| Homo neanderthalensis |                        | Pontnewydd                   | Reino Unido   | 53.218     | -3.467    |
| Homo neanderthalensis |                        | Montmaurin                   | França        | 43.226     | 0.649     |
| Homo neanderthalensis |                        | Orgnac                       | França        | 45.335349  | 1.450902  |
| Homo neanderthalensis |                        | Le Lazaret Cave              | França        | 43.691     | 7.294     |
| Homo neanderthalensis |                        | La Chaise - de - Vouthon     | França        | 45.667     | 0.483     |
| Homo neanderthalensis |                        | Fontéchevade Cave            | França        | 45.681     | 0.477     |
| Homo neanderthalensis |                        | Bau de l'Aubiesier           | França        | 44.083     | 5.35      |
| Homo neanderthalensis |                        | Galeria Pesada               | Portugal      | 39.483333  | -8.533333 |
| Homo neanderthalensis |                        | Atapuerca Sima de los Huesos | Espanha       | 42.351     | -3.52     |
| Homo neanderthalensis |                        | Venosa-Notarchirico          | Itália        | 40.961769  | 15.814786 |
| Homo neanderthalensis |                        | Fontana Ranuccio             | Itália        | 41.758     | 13.103    |
| Homo neanderthalensis |                        | Castel di Guido              | Itália        | 41.935     | 12.302    |

|                       |    |                                  |             |             |             |
|-----------------------|----|----------------------------------|-------------|-------------|-------------|
| Homo neanderthalensis |    | Rebibbia-Casal de' Pazzi         | Itália      | 41.928623   | 12.568274   |
| Homo neanderthalensis |    | Cava Pompei                      | Itália      | 41.564      | 13.414      |
| Homo neanderthalensis |    | Visogliano Shelter e Breccia     | Itália      | 45.778      | 13.637      |
| Homo neanderthalensis |    | Steinheim an der Murr            | Alemanha    | 48.965      | 9.276       |
| Homo neanderthalensis |    | Bilzingsleben                    | Alemanha    | 51.277222   | 11.063611   |
| Homo neanderthalensis |    | Weimar-Ehringsdorf               | Alemanha    | 50.955      | 11.349      |
| Homo neanderthalensis |    | Vértesszöllös                    | Hungria     | 47.624      | 18.383      |
| Homo neanderthalensis |    | Kebara Cave                      | Israel      | 32.574      | 34.969      |
| Homo neanderthalensis |    | Amud Cave                        | Israel      | 32.87213    | 35.5016     |
| Homo neanderthalensis |    | Dederiyeh Cave                   | Síria       | 36.399      | 36.868      |
| Homo neanderthalensis |    | Karain Cave                      | Turquia     | 37.08333333 | 30.56666667 |
| Homo neanderthalensis |    | Shanidar Cave                    | Iraque      | 36.833      | 44.229      |
| Homo neanderthalensis |    | Teshik-Tash Cave                 | Usbequistão | 40.883      | 72.567      |
| Homo neanderthalensis |    | Okladnikov Cave                  | Rússia      | 51.67       | 84.33       |
| Homo neanderthalensis |    | El Sidrón Cave                   | Espanha     | 43.386319   | -5.328550   |
| Homo neanderthalensis |    | La Chappelle – aux – Saints Cave | França      | 44.987      | 1.725       |
| Homo neanderthalensis |    | Les Rochers-de-Villeneuve Cave   | França      | 46.415      | 0.741       |
| Homo neanderthalensis |    | Engis Cave                       | Bélgica     | 50.583      | 5.417       |
| Homo neanderthalensis |    | Scladina Cave                    | Bélgica     | 50.485      | 5.026       |
| Homo neanderthalensis |    | Feldhofer Cave                   | Alemanha    | 51.22750    | 6.945559    |
| Homo neanderthalensis |    | Riparo Mezzina                   | Itália      | 45.607      | 10.97       |
| Homo neanderthalensis |    | Vindija Cave                     | Croácia     | 46.305      | 16.088      |
| Homo neanderthalensis |    | Mezmaiskaya Cave                 | Rússia      | 44.296      | 39.952      |
| Homo neanderthalensis |    | Teshik-Tash Cave                 | Usbequistão | 40.883      | 72.567      |
| Homo neanderthalensis |    | Okladnikov Cave                  | Rússia      | 51.67       | 84.33       |
| Homo neanderthalensis | 19 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 23 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 20 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 24 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 13 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 11 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 7  | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 4  | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 30 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 35 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 5  | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 21 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 16 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 6  | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 32 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 36 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 27 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 22 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 28 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 37 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |
| Homo neanderthalensis | 38 | Grotte du Renne                  | França      | 47.595201   | 3.769304    |

|                       |              |                 |          |           |           |
|-----------------------|--------------|-----------------|----------|-----------|-----------|
| Homo neanderthalensis | 34           | Grotte du Renne | França   | 47.595201 | 3.769304  |
| Homo neanderthalensis | 26           | Grotte du Renne | França   | 47.595201 | 3.769304  |
| Homo neanderthalensis | 31           | Grotte du Renne | França   | 47.595201 | 3.769304  |
| Homo neanderthalensis | 18           | Grotte du Renne | França   | 47.595201 | 3.769304  |
| Homo neanderthalensis | 25           | Grotte du Renne | França   | 47.595201 | 3.769304  |
| Homo neanderthalensis | 33           | Grotte du Renne | França   | 47.595201 | 3.769304  |
| Homo neanderthalensis | 29           | Grotte du Renne | França   | 47.595201 | 3.769304  |
| Homo neanderthalensis | c7           | Arcy sur Cure   | França   | 47.601558 | 3.755914  |
| Homo neanderthalensis | Pesada 1     | Galeria Pesada  | Portugal | 39.239724 | -8.364270 |
| Homo neanderthalensis | Pesada 2     | Galeria Pesada  | Portugal | 39.239724 | -8.364270 |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-11   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-17   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-14   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-15   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-20   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-19   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-16   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-18   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-12   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-2/P? | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-6    | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-1/P? | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-9/P? | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-4    | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-3    | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-8    | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-7    | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-5    | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-1/M? | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-9/M? | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-1/M? | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-9/M? | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-1/M? | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | Scla 4A-13   | Scladina        | Bélgica  | 50.485554 | 5.026269  |
| Homo neanderthalensis | G6-0083      | Trou de l'Abîme | Bélgica  | 50.051970 | 4.494570  |
| Homo neanderthalensis | WA97 G24-120 | Grotte Walou    | Bélgica  | 50.632557 | 5.579666  |
| Homo neanderthalensis | 6            | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 8            | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 9            | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 26           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 29           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 33           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 34           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 35           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 37           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 39           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 40           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 42           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 43           | Krapina         | Croácia  | 46.164727 | 15.863717 |



|                       |                       |                      |         |           |           |
|-----------------------|-----------------------|----------------------|---------|-----------|-----------|
| Homo neanderthalensis | MX J                  | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | MX K                  | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | MX M                  | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 162                   | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | 172                   | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | MX P                  | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | MX Q                  | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | N/N                   | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | R63                   | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | R64 = MND L           | Krapina              | Croácia | 46.164727 | 15.863717 |
| Homo neanderthalensis | Aubesier 12           | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Aubesier 10           | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Não inventariado      | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Aubesier 9            | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Aubesier 8            | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Aubesier 7            | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Aubesier 6            | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Aubesier 5            | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Aubesier 4            | Beau de l'Aubesier   | França  | 44.056506 | 5.143207  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal I        | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal IV       | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal V        | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal XI       | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal 27       | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal X        | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal 28       | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal XV       | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal 29       | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal VIII     | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal XIII     | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal IX       | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | Combe-Grenal XII      | Combe-Grenal         | França  | 44.807995 | 1.222979  |
| Homo neanderthalensis | GB 77 C13 C65 3       | Grotte Boccard       | França  | 47.512679 | 4.635412  |
| Homo neanderthalensis | GB 78 B14<br>C5ccm 26 | Grotte Boccard       | França  | 47.512679 | 4.635412  |
| Homo neanderthalensis | GB 78 B13 C65<br>66   | Grotte Boccard       | França  | 47.512679 | 4.635412  |
| Homo neanderthalensis | Q8-121                | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | O11-192               | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | T14                   | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | S15-1                 | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | P11.8                 | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | P8-101                | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | J2. U14-2931          | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | P7-48                 | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | P8-63                 | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | P7-647-76             | Grotte du Bison      | França  | 47.595015 | 3.769338  |
| Homo neanderthalensis | Suard 36              | La Chaise de Vouthon | França  | 45.669293 | 0.457992  |
| Homo neanderthalensis | BD14 or I 8/20        | La Chaise de Vouthon | França  | 45.669293 | 0.457992  |
| Homo neanderthalensis | I 8/3                 | La Chaise de Vouthon | França  | 45.669293 | 0.457992  |

|                       |                         |                             |        |           |            |
|-----------------------|-------------------------|-----------------------------|--------|-----------|------------|
| Homo neanderthalensis | BD12                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD10                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD11                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD16                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD15                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD8                     | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD1                     | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD20                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD21                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD13                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD19                    | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | BD9                     | La Chaise de Vouthon        | França | 45.669293 | 0.457992   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 5              | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 4a             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 4b             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 17             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 20a            | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 20b            | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 20c            | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 21             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 22             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 31             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 35             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 29             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 30             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 32             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 33             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 36             | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | La Quina 9              | La Quina                    | França | 45.507966 | 0.294924   |
| Homo neanderthalensis | –                       | Lazaret                     | França | 43.690911 | 7.294873   |
| Homo neanderthalensis | Pièce c                 | Monsempron                  | França | 44.503980 | 0.928980   |
| Homo neanderthalensis | Maxillaire h            | Monsempron                  | França | 44.503980 | 0.928980   |
| Homo neanderthalensis | Pièce d                 | Monsempron                  | França | 44.503980 | 0.928980   |
| Homo neanderthalensis | Mandibule b             | Monsempron                  | França | 44.503980 | 0.928980   |
| Homo neanderthalensis | LP06-Grot1-Hom<br>Rem2  | Monsempron (Las<br>Pénélos) | França | 44.503606 | 0.930497   |
| Homo neanderthalensis | M8-95.1                 | Monsempron (Las<br>Pénélos) | França | 44.503606 | 0.930497   |
| Homo neanderthalensis | Montgaudier<br>mandible | Montgaudier                 | França | 45.666596 | 0.468775   |
| Homo neanderthalensis | C.G. 10B3T,<br>n°10.314 | Montmaurin                  | França | 43.226141 | 0.648913   |
| Homo neanderthalensis | C.G. 2F3                | Montmaurin                  | França | 43.226141 | 0.648913   |
| Homo neanderthalensis | 14 B3S, n°14.188        | Montmaurin                  | França | 43.226141 | 0.648913   |
| Homo neanderthalensis | C.G. 6B3                | Montmaurin                  | França | 43.226141 | 0.648913   |
| Homo neanderthalensis | C.G. 2D3,<br>n°2.671    | Montmaurin                  | França | 43.226141 | 0.648913   |
| Homo neanderthalensis | M-G2-419                | Moula-Guercy                | França | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-D1-230                | Moula-Guercy                | França | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-L4-TNN5               | Moula-Guercy                | França | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-*-TNN2                | Moula-Guercy                | França | 44.876667 | 4.85638889 |

|                       |                  |                     |          |           |            |
|-----------------------|------------------|---------------------|----------|-----------|------------|
| Homo neanderthalensis | M-G4-144         | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-S-TNN1         | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-I4-55          | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-F3-215         | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-G2-117         | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-I4-TNN3        | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-D2-588         | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-D1-259         | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-S-27           | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-G3-251         | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-J5-TNN4        | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | M-H3-73          | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | Sem numeracao    | Moula-Guercy        | França   | 44.876667 | 4.85638889 |
| Homo neanderthalensis | Regourdou 1      | Regourdou           | França   | 45.055042 | 1.175452   |
| Homo neanderthalensis | Roc de Marsal    | Roc de Marsal       | França   | 44.889985 | 0.971883   |
| Homo neanderthalensis | SLB01            | Soulabé-Las-Maretas | França   | 43.012175 | 1.328217   |
| Homo neanderthalensis | SLB02            | Soulabé-Las-Maretas | França   | 43.012175 | 1.328217   |
| Homo neanderthalensis | SLB03            | Soulabé-Las-Maretas | França   | 43.012175 | 1.328217   |
| Homo neanderthalensis | SLB04            | Soulabé-Las-Maretas | França   | 43.012175 | 1.328217   |
| Homo neanderthalensis | Vaufrey 1        | Vaufrey             | França   | 47.347908 | 6.925623   |
| Homo neanderthalensis | Vergisson 4-83   | Vergisson           | França   | 46.312102 | 4.721853   |
| Homo neanderthalensis | Hunas            | Hunas               | Alemanha | 49.503612 | 11.549567  |
| Homo neanderthalensis | Neanderthal NN16 | Neanderthal         | Alemanha | 51.223545 | 6.944340   |
| Homo neanderthalensis | Neanderthal NN31 | Neanderthal         | Alemanha | 51.223545 | 6.944340   |
| Homo neanderthalensis | Neanderthal NN33 | Neanderthal         | Alemanha | 51.223545 | 6.944340   |
| Homo neanderthalensis | Neanderthal NN51 | Neanderthal         | Alemanha | 51.223545 | 6.944340   |
| Homo neanderthalensis | Neanderthal NN66 | Neanderthal         | Alemanha | 51.223545 | 6.944340   |
| Homo neanderthalensis | Neanderthal NN67 | Neanderthal         | Alemanha | 51.223545 | 6.944340   |
| Homo neanderthalensis | KAL11            | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL10            | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL2             | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL6             | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL5             | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL9             | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL3             | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL8             | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL12            | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | KAL13            | Kalamakia           | Grécia   | 37.742519 | 20.897400  |
| Homo neanderthalensis | LKH 1            | Lakonis I           | Grécia   | 36.784111 | 22.578260  |
| Homo neanderthalensis | Subalyuk 1       | Subalyuk            | Hungria  | 48.052824 | 20.541656  |
| Homo neanderthalensis | Subalyuk 2       | Subalyuk            | Hungria  | 48.052824 | 20.541656  |
| Homo neanderthalensis | Shanidar 1       | Shanidar            | Iraque   | 36.832965 | 44.228819  |
| Homo neanderthalensis | Shanidar 2       | Shanidar            | Iraque   | 36.832965 | 44.228819  |
| Homo neanderthalensis | Shanidar 3       | Shanidar            | Iraque   | 36.832965 | 44.228819  |
| Homo neanderthalensis | Shanidar 4       | Shanidar            | Iraque   | 36.832965 | 44.228819  |
| Homo neanderthalensis | Shanidar 5       | Shanidar            | Iraque   | 36.832965 | 44.228819  |
| Homo neanderthalensis | Shanidar 6       | Shanidar            | Iraque   | 36.832965 | 44.228819  |
| Homo neanderthalensis | Amud 1           | Amud                | Israel   | 32.87213  | 35.5016    |
| Homo neanderthalensis | Amud 3           | Amud                | Israel   | 32.87213  | 35.5016    |

|                       |                          |                   |            |           |             |
|-----------------------|--------------------------|-------------------|------------|-----------|-------------|
| Homo neanderthalensis | Isolated Molar           | Amud              | Israel     | 32.87213  | 35.5016     |
| Homo neanderthalensis | HCpM1                    | Hayonim cave      | Israel     | 32.933333 | 35.21666667 |
| Homo neanderthalensis | Kebara 2                 | Kebara            | Israel     | 32.574160 | 34.968580   |
| Homo neanderthalensis | Shovakh 1                | Me'arat Shovakh   | Israel     | 32.8906   | 35.4974     |
| Homo neanderthalensis | Tabun BC7                | Tabun             | Israel     | 32.670532 | 34.966108   |
| Homo neanderthalensis | Archi 1                  | Archi             | Itália     | 39.289825 | 16.258848   |
| Homo neanderthalensis | Le Mânie 1               | Arma delle Mânie  | Itália     | 44.198631 | 8.375607    |
| Homo neanderthalensis | F15                      | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F6                       | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F2                       | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F12                      | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F3                       | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F11                      | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F7                       | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F8                       | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F13                      | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F5                       | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | F14                      | Fate              | Itália     | 44.201054 | 8.393830    |
| Homo neanderthalensis | Fossellone 3             | Fossellone        | Itália     | 41.226121 | 13.082890   |
| Homo neanderthalensis | Fumane 1                 | Fumane            | Itália     | 45.572985 | 10.900811   |
| Homo neanderthalensis | Fumane 4                 | Fumane            | Itália     | 45.572985 | 10.900811   |
| Homo neanderthalensis | Fumane 5                 | Fumane            | Itália     | 45.572985 | 10.900811   |
| Homo neanderthalensis | Leuca1                   | Leuca             | Itália     | 39.799536 | 18.354912   |
| Homo neanderthalensis | San Bernardino 4         | San Bernardino    | Itália     | 45.423024 | 11.553741   |
| Homo neanderthalensis | San Bernardino 5         | San Bernardino    | Itália     | 45.423024 | 11.553741   |
| Homo neanderthalensis | Taddeo 1                 | Taddeo cave       | Itália     | 40.000475 | 15.372077   |
| Homo neanderthalensis | Taddeo 2                 | Taddeo cave       | Itália     | 40.000475 | 15.372077   |
| Homo neanderthalensis | Taddeo 3                 | Taddeo cave       | Itália     | 40.000475 | 15.372077   |
| Homo neanderthalensis | Taddeo 4                 | Taddeo cave       | Itália     | 40.000475 | 15.372077   |
| Homo neanderthalensis | S5000                    | Stajnia Cave      | Polonia    | 50.615889 | 19.483886   |
| Homo neanderthalensis | S4300                    | Stajnia Cave      | Polonia    | 50.615889 | 19.483886   |
| Homo neanderthalensis | Oliveira 6 (Olv P16-812) | Gruta da Oliveira | Portugal   | 39.478072 | -8.540443   |
| Homo neanderthalensis | Oliveira 8 (Olv N16-373) | Gruta da Oliveira | Portugal   | 39.478072 | -8.540443   |
| Homo neanderthalensis | Oliveira 9 (Olv N15-383) | Gruta da Oliveira | Portugal   | 39.478072 | -8.540443   |
| Homo neanderthalensis | HCB-02                   | Bolomor Cave      | Espanha    | 39.059438 | -0.249810   |
| Homo neanderthalensis | HCB-05                   | Bolomor Cave      | Espanha    | 39.059438 | -0.249810   |
| Homo neanderthalensis | Pinar 7                  | Carihuela Cave    | Espanha    | 37.177336 | -3.598557   |
| Homo neanderthalensis | C.N. 7755                | Cova Negra        | Espanha    | 38.968092 | -0.468217   |
| Homo neanderthalensis | C.N. 7856                | Cova Negra        | Espanha    | 38.968092 | -0.468217   |
| Homo neanderthalensis | Gibraltar 2              | Devil's Tower     | Inglaterra | 36.145887 | -5.342718   |
| Homo neanderthalensis | Salt 2                   | El Salt           | Espanha    | 38.687222 | -0.508889   |
| Homo neanderthalensis | Salt 3                   | El Salt           | Espanha    | 38.687222 | -0.508889   |
| Homo neanderthalensis | Salt 4                   | El Salt           | Espanha    | 38.687222 | -0.508889   |
| Homo neanderthalensis | Palomas 1                | Palomas           | Espanha    | 37.799722 | -0.895833   |
| Homo neanderthalensis | Palomas 18               | Palomas           | Espanha    | 37.799722 | -0.895833   |
| Homo neanderthalensis | Palomas 19               | Palomas           | Espanha    | 37.799722 | -0.895833   |
| Homo neanderthalensis | Palomas 23               | Palomas           | Espanha    | 37.799722 | -0.895833   |
| Homo neanderthalensis | Palomas 24               | Palomas           | Espanha    | 37.799722 | -0.895833   |



|                       |              |                    |             |           |           |
|-----------------------|--------------|--------------------|-------------|-----------|-----------|
| Homo neanderthalensis | Dederiyeh-1  | Dederiyeh cave     | Síria       | 36.398869 | 36.867934 |
| Homo neanderthalensis | Dederiyeh-2  | Dederiyeh cave     | Síria       | 36.398869 | 36.867934 |
| Homo neanderthalensis | OR-1         | Obi-Rakhmat Grotto | Uzbequistão | 41.567053 | 70.132851 |
| Homo neanderthalensis | M13A         | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M13B         | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M13C         | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M13D         | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M13E         | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M13F         | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M13G         | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M14          | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M15          | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M16          | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M17          | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M18          | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M19 ou M13H  | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M20          | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M21          | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | M22          | Marillac           | França      | 45.735621 | 0.427419  |
| Homo neanderthalensis | LP-28        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-24        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-20        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-23        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-31        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-26        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-29        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-21        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-30        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-6         | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-22        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-19        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-5         | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-3         | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-9         | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-1         | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-27        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-4         | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-11        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-8         | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-7         | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-32        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo neanderthalensis | LP-33        | Portel-Ouest Cave  | França      | 43.044891 | 1.544615  |
| Homo rudolfensis      | KNM-ER 1470  | Koobi Fora         | Quênia      | 4.133569  | 36.389525 |
| Homo rudolfensis      | KNM-ER 1802  | Koobi Fora         | Quênia      | 4.133569  | 36.389525 |
| Homo rudolfensis      | KNM-ER 3732  | Leste Koobi Fora   | Quênia      | 4.133569  | 36.389525 |
| Homo rudolfensis      | KNM-ER 1472  | Koobi Fora         | Quênia      | 4.133569  | 36.389525 |
| Homo rudolfensis      | KNM-WT 42718 |                    | Quênia      | 3.954     | 35.788    |
| Homo rudolfensis      | KNM-BC1      | Lake Baringo       | Quênia      | 0.57      | 35.95     |
| Homo rudolfensis      | UR 501       | Chiwondo Beds      | Malawi      | -10.02    | 33.933    |

|                  |                 |                    |               |             |             |
|------------------|-----------------|--------------------|---------------|-------------|-------------|
| Homo rudolfensis |                 | Shungura Formation | Etiópia       | 5.372       | 35.9594     |
| Homo sapiens     | Cro-Magnon 1    | Abri Cro-Magnon    | França        | 44.951      | 1.055       |
| Homo sapiens     | Gamble's Cave 4 | Gamble's Cave II   | Quênia        | -0.485917   | 36.154829   |
| Homo sapiens     | SAM-AP4692      | Fish Hoek          | África do Sul | -34.136     | 18.43       |
| Homo sapiens     | Skhul V         | Skhul Cave         | Israel        | 32.626      | 34.959      |
| Homo sapiens     | Upper Cave 101  | Zhoukoudian        | China         | 39.666667   | 115.916667  |
| Homo sapiens     | Upper Cave 102  | Zhoukoudian        | China         | 39.666667   | 115.916667  |
| Homo sapiens     | Irhoud 1        | Jebel Irhoud       | Marrocos      | 31.854981   | -8.872506   |
| Homo sapiens     | Irhoud 2        | Jebel Irhoud       | Marrocos      | 31.854981   | -8.872506   |
| Homo sapiens     | Irhoud 3        | Jebel Irhoud       | Marrocos      | 31.854981   | -8.872506   |
| Homo sapiens     | Irhoud 4        | Jebel Irhoud       | Marrocos      | 31.854981   | -8.872506   |
| Homo sapiens     | KNM-BK 64       | GnJh-01 e GnJh-19  | Quênia        | 0.583333333 | 36.21416667 |
| Homo sapiens     | KNM-BK 63       | GnJh-01 e GnJh-19  | Quênia        | 0.583333333 | 36.21416667 |
| Homo sapiens     | KNM-BK 65       | GnJh-01 e GnJh-19  | Quênia        | 0.583333333 | 36.21416667 |
| Homo sapiens     | Eyasi I         | Eyasi              | Tanzânia      | -3.502      | 35.335      |
| Homo sapiens     | Eyasi II        | Eyasi              | Tanzânia      | -3.502      | 35.335      |
| Homo sapiens     | Eyasi III       | Eyasi              | Tanzânia      | -3.502      | 35.335      |
| Homo sapiens     | Eyasi IV        | Eyasi              | Tanzânia      | -3.502      | 35.335      |
| Homo sapiens     | KNM-ER 3884     |                    | Quênia        | 4.3166654   | 36.2166658  |
| Homo sapiens     | KNM-ER 999      |                    | Quênia        | 4.3166654   | 36.2166658  |
| Homo sapiens     | Singa           |                    | Sudão         | 13.186      | 33.932      |
| Homo sapiens     | Elandsfontein   |                    | África do Sul | -33.004     | 18.011      |
| Homo sapiens     |                 | Laetoli            | Tanzânia      | 35.3525     | -2.996111   |
| Homo sapiens     |                 | Eliye Springs      | Quênia        | 3.236510    | 36.022719   |
| Homo sapiens     |                 | Omo                | Etiópia       | 35.966607   | 4.800256    |
| Homo sapiens     |                 | Nazlet Khater      | Egito         | 31.377259   | 26.782571   |
| Homo sapiens     |                 | Wadi Kubbania      | Egito         | 32.866667   | 24.200000   |
| Homo sapiens     |                 | Dar-es-Soltane     | Marrocos      | 31.483445   | -9.769100   |
| Homo sapiens     |                 | Dar-es-Soltane     | Marrocos      | 31.483445   | -9.769100   |
| Homo sapiens     |                 | Taforalt           | Marrocos      | 34.806963   | -2.412205   |
| Homo sapiens     |                 | Taforalt           | Marrocos      | 34.806963   | -2.412205   |
| Homo sapiens     |                 | Taforalt           | Marrocos      | 34.806963   | -2.412205   |
| Homo sapiens     |                 | Taforalt           | Marrocos      | 34.806963   | -2.412205   |
| Homo sapiens     |                 | Taforalt           | Marrocos      | 34.806963   | -2.412205   |
| Homo sapiens     |                 | Taforalt           | Marrocos      | 34.806963   | -2.412205   |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Afalou-bou-Rhummel | Argélia       | 36.683333   | 5.433333    |
| Homo sapiens     |                 | Ain Dokhara        | Argélia       | 36.4984936  | 5.0397039   |

|              |                               |                 |                   |                    |
|--------------|-------------------------------|-----------------|-------------------|--------------------|
| Homo sapiens | Gambetta                      | Argélia         | 35.7104335        | -0.6192322         |
| Homo sapiens | Gambetta                      | Argélia         | 35.7104335        | -0.6192322         |
| Homo sapiens | Asselar                       | Mali            | 18.8775           | 0.2636111111111111 |
| Homo sapiens | Yayo                          | Chade           | 17.3333           | 17.6667            |
| Homo sapiens | Crâne néol. Du Chad           | Chade           | 16.065            | 18.883             |
| Homo sapiens | Gebel Sahaba                  | Sudão           | 21.983333         | 31.333333          |
| Homo sapiens | Iwo Eleru                     | Nigéria         | 7.441667          | 5.127778           |
| Homo sapiens | Lukenya Hill                  | Quênia          | -1481             | 37.076             |
| Homo sapiens | Naivasha Railway Rock Shelter | Quênia          | -0.716667         | 36.433333          |
| Homo sapiens | Elmenteita                    | Quênia          | -0.48             | 36.15              |
| Homo sapiens | Elmenteita                    | Quênia          | -0.48             | 36.15              |
| Homo sapiens | Gamble's Cave                 | Quênia          | -0.550250         | 36.091530          |
| Homo sapiens | Gamble's Cave                 | Quênia          | -0.550250         | 36.091530          |
| Homo sapiens | Lothagam                      | Quênia          | 2.917             | 36.067             |
| Homo sapiens | Olduvai                       | Tanzânia        | -2.9833333333     | 35.3333333333      |
| Homo sapiens | Mumba Rock Shelter            | Tanzânia        | -3.538333         | 35.296667          |
| Homo sapiens | Mumbwa                        | Zâmbia          | -14.96666667      | 27.01666667        |
| Homo sapiens | Mumbwa                        | Zâmbia          | -14.96666667      | 27.01666667        |
| Homo sapiens | Mumbwa                        | Zâmbia          | -14.96666667      | 27.01666667        |
| Homo sapiens | Mumbwa                        | Zâmbia          | -14.96666667      | 27.01666667        |
| Homo sapiens | Matjes River                  | África do Sul   | -32.515           | 19.363             |
| Homo sapiens | Matjes River                  | África do Sul   | -32.515           | 19.363             |
| Homo sapiens | Zuurberg                      | África do Sul   | -30.716667        | 25.6               |
| Homo sapiens | Zuurberg                      | África do Sul   | -30.716667        | 25.6               |
| Homo sapiens | Cape Flats                    | África do Sul   | -34               | 18.666667          |
| Homo sapiens | Oakhurst                      | África do Sul   | -27.733           | 31.000             |
| Homo sapiens | Oakhurst                      | África do Sul   | -27.733           | 31.000             |
| Homo sapiens | Elands Bay                    | África do Sul   | -32.3178694       | 18.3179639         |
| Homo sapiens | Wilton Type Site              | África do Sul   | -33.31805556      | 26.13472222        |
| Homo sapiens | Fish Hoek                     | África do Sul   | -34.136           | 18.43              |
| Homo sapiens | Qafzeh                        | Israel          | 32.688            | 35.318             |
| Homo sapiens | Skhül                         | Israel          | 32.626            | 34.959             |
| Homo sapiens | Skhül                         | Israel          | 32.626            | 34.959             |
| Homo sapiens | Skhül                         | Israel          | 32.626            | 34.959             |
| Homo sapiens | Arene Candide                 | Itália          | 44.1618           | 8.326389           |
| Homo sapiens | Barma Grande                  | Itália          | 43.786983         | 7.539056           |
| Homo sapiens | Grotte des Enfants            | Itália          | 43.78333333333333 | 7.535555555555555  |
| Homo sapiens | Brno                          | Tchecoslováquia | 49.215            | 16.642             |
| Homo sapiens | Mladec                        | Tchecoslováquia | 49.706            | 17.016             |
| Homo sapiens | Pavlov                        | Tchecoslováquia | 48.872            | 16.678             |
| Homo sapiens | Predmosti                     | Tchecoslováquia | 49.456            | 17.44              |
| Homo sapiens | Predmosti                     | Tchecoslováquia | 49.456            | 17.44              |
| Homo sapiens | Predmosti                     | Tchecoslováquia | 49.456            | 17.44              |
| Homo sapiens | Predmosti                     | Tchecoslováquia | 49.456            | 17.44              |
| Homo sapiens | Kostenski                     | Antiga URSS     | 51.399            | 39.045             |
| Homo sapiens | Oberkassel                    | Alemanha        | 50.7083305        | 7.166666           |
| Homo sapiens | Paderborn                     | Alemanha        | 51.713            | 8.747              |

|              |        |                               |               |            |           |
|--------------|--------|-------------------------------|---------------|------------|-----------|
| Homo sapiens |        | Chancelad                     | França        | 45.2064    | 0.6661    |
| Homo sapiens |        | Combe – Capelle               | França        | 44.783     | 0.717     |
| Homo sapiens |        | Cro – Magnon                  | França        | 44.94      | 1.01      |
| Homo sapiens |        | Cheddar                       | Inglaterra    | 51.279     | -2.778    |
| Homo sapiens |        | Urtiagra                      | Espanha       | 43.2809    | -2.31927  |
| Homo sapiens |        | Herto                         | Etiópia       | 10.266     | 40.539    |
| Homo sapiens |        | Aduma                         | Etiópia       | 10.389     | 40.514    |
| Homo sapiens |        | Jebel Irhoud                  | Marrocos      | 31.854981  | -8.872506 |
| Homo sapiens |        | Kébibat                       | Marrocos      | 33.996     | -6.882    |
| Homo sapiens |        | Sidi Abderrahman              | Marrocos      | 33.583     | -7.667    |
| Homo sapiens |        | Thomas Quarries I e III Caves | Marrocos      | 33.563     | -7.683    |
| Homo sapiens |        | Salé                          | Marrocos      | 34.06      | -6.787    |
| Homo sapiens |        | Wadi Dagadlé                  | Djibouti      | 11.021     | 42.024    |
| Homo sapiens |        | Melka Kunturé                 | Etiópia       | 8.708      | 38.594    |
| Homo sapiens |        | Lainyamok                     | Quênia        | -1.791     | 36.197    |
| Homo sapiens |        | Berg Aukas                    | Nâmbia        | -19.51611  | 18.25278  |
| Homo sapiens |        | Cave of Hearths               | África do Sul | -24.141    | 29.2      |
| Homo sapiens |        | Florisbad                     | África do Sul | -28.767855 | 26.069549 |
| Homo sapiens | 14     | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 12     | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 3      | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 7      | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 6      | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 5      | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 19c    | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 19a    | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 1      | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 8      | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 15     | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 2      | Henriksholm Bøgebakken        | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 10544  | Vedbaek                       | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 106956 | Sejrø                         | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 1      | Korsør Nor                    | Dinamarca     | 55.857435  | 12.555834 |
| Homo sapiens | 1      | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 7A     | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 5      | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 9      | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 8      | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 4      | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 10     | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 900S   | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 6      | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |
| Homo sapiens | 901s   | Hoëdic                        | França        | 47.340082  | -2.878658 |

|              |            |              |          |           |           |
|--------------|------------|--------------|----------|-----------|-----------|
| Homo sapiens | 2          | Hoëdic       | França   | 47.340082 | -2.878658 |
| Homo sapiens | 902        | Mas d'Azil   | França   | 43.068739 | 1.354784  |
| Homo sapiens | 901        | Mas d'Azil   | França   | 43.068739 | 1.354784  |
| Homo sapiens | 1          | Rochereil    | França   | 45.296543 | 0.543024  |
| Homo sapiens | 1          | Saint Rabier | França   | 45.169317 | 1.152069  |
| Homo sapiens | 3          | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 15         | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 14         | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 1          | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 11         | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 8          | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 16         | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 7          | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 9          | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 13         | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 4          | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 10         | Téviec       | França   | 47.556315 | -3.165238 |
| Homo sapiens | 2477,4     | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2492,2     | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2488,15    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2475,2     | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2483,1     | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2476,3     | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2486,13    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2493,21    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2504,32    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2497,25    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2501,29    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2481,8     | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2490,18    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2484,11    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2487,14    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 900        | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | 2496,24    | Ofnet        | Alemanha | 48.818506 | 10.450451 |
| Homo sapiens | XXXII.L    | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 904.L      | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 30.P       | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 13B.P      | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XLI.L      | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XXXIIA.L   | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 20.L       | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 5.L        | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 905.1001.L | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 900.06.L   | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 18.P       | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 17.P       | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 907.L      | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 908.l      | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | T.L        | Muge Moita   | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |

|              |           |             |          |           |           |
|--------------|-----------|-------------|----------|-----------|-----------|
| Homo sapiens | 7.P       | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XXXIX.L   | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 1.L       | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 19.L      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 11.P      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XVII.L    | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 13A.P     | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XVI.L     | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 12.L      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 903.L     | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 14.P      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XXVII.L   | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XXIV.L    | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XLIA.L    | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 9.P       | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 33.P      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 13.P      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 32.P      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 3.L       | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 909.L     | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | XXX.L     | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 906.L     | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 16.P      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 1.P       | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 31.P      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 15.P      | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 901.YA.L  | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | W.L       | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | VII.L     | Muge Moita  | Portugal | 39.110259 | -8.693069 |
| Homo sapiens | 177AA.L   | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 177V.L    | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 0.5.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 176a.L    | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 1A.1937.P | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 922.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 177b.L    | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 9.1937.P  | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 921.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 910.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 177.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 900.P     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 903.p     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 50.P      | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 901.A1.L  | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 918.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 3.L       | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | C1.L      | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 39.L      | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 923.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |

|              |           |             |          |           |           |
|--------------|-----------|-------------|----------|-----------|-----------|
| Homo sapiens | 8.P       | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 926.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 177a.L    | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 6.1937.P  | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | IVA.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | VI.L      | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 10.P      | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 903.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 173.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 909.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 906.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 6.1537P   | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 904.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | XXV.E.L   | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 3A.1937.P | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 908.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 911.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 915.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 919.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 914.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 3.1937.P  | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 902.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 175.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 928.L     | Muge Arruda | Portugal | 39.105974 | -8700343  |
| Homo sapiens | 1         | Bäckaskog   | Suécia   | 56.044717 | 14.335642 |
| Homo sapiens | 52        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 6         | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 14A       | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 2         | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 51        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 4         | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 49        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 39        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 53        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 22        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 58        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 57        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 26        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 61        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 1         | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 7         | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 25        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 36        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 5         | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 43        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 37        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 28        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 63b       | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 27        | Skateholm 1 | Suécia   | 55.378962 | 13.472609 |

|              |           |                |             |           |           |
|--------------|-----------|----------------|-------------|-----------|-----------|
| Homo sapiens | 45        | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 35        | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 13        | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 59        | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 24        | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 63a       | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 47a       | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 34        | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 47b       | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 3         | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 31        | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | 33        | Skateholm 1    | Suécia      | 55.378962 | 13.472609 |
| Homo sapiens | XV        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | XX        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | II        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | V         | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | VIII      | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | XXII      | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | XVII      | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | IV        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | III       | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | XVI       | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | XIV       | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | XI        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | XA        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | Xb        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | VI        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | IX        | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | VII       | Skateholm 2    | Suécia      | 55.382410 | 13.485121 |
| Homo sapiens | M1.11107  | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.159 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.93  | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | EM504     | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.90  | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.92  | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.8   | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.127 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.152 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.148 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.4   | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.4a  | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.83  | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.165 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.149 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.166 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.105 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.163 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.126 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.167 | Aveline's Hole | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |

|              |            |                    |             |           |           |
|--------------|------------|--------------------|-------------|-----------|-----------|
| Homo sapiens | M1.11.129  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.146  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.125  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.162  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.147  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.145  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.222  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.228  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.143  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.199  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 505        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.223a | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.226  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.237  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.247  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.3    | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.223  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.230  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.231  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.89   | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.174  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.175  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.154  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.82   | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.94   | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.186  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.195  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 174        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 175        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 176        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 177        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 178        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 179        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 180        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 181        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 182        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | 183        | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.194  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.190  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.193  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | M1.11.196  | Aveline's Hole     | Reino Unido | 51.324702 | -2.753345 |
| Homo sapiens | IB215      | McArthur Cave      | Reino Unido | 56.412205 | -5.468520 |
| Homo sapiens | IB216      | McArthur Cave      | Reino Unido | 56.412205 | -5.468520 |
| Homo sapiens | 10152 3    | Szegvar - Tuzkoves | Hungria     | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 26         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria     | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 10158      | Szegvar - Tuzkoves | Hungria     | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 10154 5    | Szegvar - Tuzkoves | Hungria     | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 51         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria     | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 31         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria     | 46.581645 | 20.226641 |

|              |            |                    |                  |           |           |
|--------------|------------|--------------------|------------------|-----------|-----------|
| Homo sapiens | 54         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 44         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 712727     | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 67         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 29         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 57         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 69         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 30         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 71         | Szegvar - Tuzkoves | Hungria          | 46.581645 | 20.226641 |
| Homo sapiens | 682910.9   | Krskore - Gat      | Hungria          | 46.680435 | 19.959641 |
| Homo sapiens | 599 ou 559 | Bacho Kiro         | Bulgária         | 42.948393 | 25.430568 |
| Homo sapiens | 1702       | Bacho Kiro         | Bulgária         | 42.948393 | 25.430568 |
| Homo sapiens | 1704       | Bacho Kiro         | Bulgária         | 42.948393 | 25.430568 |
| Homo sapiens | 2823       | Bacho Kiro         | Bulgária         | 42.948393 | 25.430568 |
| Homo sapiens | 2641       | Bacho Kiro         | Bulgária         | 42.948393 | 25.430568 |
| Homo sapiens | 288        | Vindija            | Croácia          | 46.302251 | 16.080101 |
| Homo sapiens | 287        | Vindija            | Croácia          | 46.302251 | 16.080101 |
| Homo sapiens | 290        | Vindija            | Croácia          | 46.302251 | 16.080101 |
| Homo sapiens | 289        | Vindija            | Croácia          | 46.302251 | 16.080101 |
| Homo sapiens | 286        | Vindija            | Croácia          | 46.302251 | 16.080101 |
| Homo sapiens | Ša 14028   | Šandalja II        | Croácia          | 44.906101 | 13.890732 |
| Homo sapiens | Ša 14030   | Šandalja II        | Croácia          | 44.906101 | 13.890732 |
| Homo sapiens | Ša 14031   | Šandalja II        | Croácia          | 44.906101 | 13.890732 |
| Homo sapiens | Ša 14032   | Šandalja II        | Croácia          | 44.906101 | 13.890732 |
| Homo sapiens | Ša 14033   | Šandalja II        | Croácia          | 44.906101 | 13.890732 |
| Homo sapiens | Ša 14034   | Šandalja II        | Croácia          | 44.906101 | 13.890732 |
| Homo sapiens | Ša 14035   | Šandalja II        | Croácia          | 44.906101 | 13.890732 |
| Homo sapiens | DV3        | Dolní Vestonice    | República Tcheca | 48.888224 | 16.643692 |
| Homo sapiens | DV9        | Dolní Vestonice    | República Tcheca | 48.888224 | 16.643692 |
| Homo sapiens | DV13       | Dolní Vestonice    | República Tcheca | 48.888224 | 16.643692 |
| Homo sapiens | DV16       | Dolní Vestonice    | República Tcheca | 48.888224 | 16.643692 |
| Homo sapiens | DV15       | Dolní Vestonice    | República Tcheca | 48.888224 | 16.643692 |
| Homo sapiens | DV14       | Dolní Vestonice    | República Tcheca | 48.888224 | 16.643692 |
| Homo sapiens | 54         | Mlade?             | República Tcheca | 49.706377 | 17.015931 |
| Homo sapiens | 8          | Mlade?             | República Tcheca | 49.706377 | 17.015931 |
| Homo sapiens | 47         | Mlade?             | República Tcheca | 49.706377 | 17.015931 |
| Homo sapiens | 52         | Mlade?             | República Tcheca | 49.706377 | 17.015931 |
| Homo sapiens | 10         | Mlade?             | República Tcheca | 49.706377 | 17.015931 |
| Homo sapiens | 1          | Mlade?             | República Tcheca | 49.706377 | 17.015931 |
| Homo sapiens | 9          | Mlade?             | República Tcheca | 49.706377 | 17.015931 |
| Homo sapiens | 1          | Pavlov             | República Tcheca | 48.872161 | 16.678126 |
| Homo sapiens | 592256,84  | Pavlov             | República Tcheca | 48.872161 | 16.678126 |
| Homo sapiens | 519156     | Pavlov             | República Tcheca | 48.872161 | 16.678126 |
| Homo sapiens | 641436     | Pavlov             | República Tcheca | 48.872161 | 16.678126 |
| Homo sapiens | 259        | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426 | 17.437093 |
| Homo sapiens | 20         | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426 | 17.437093 |
| Homo sapiens | 3070       | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426 | 17.437093 |
| Homo sapiens | 4          | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426 | 17.437093 |
| Homo sapiens | 1          | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426 | 17.437093 |

|              |                     |                    |                  |              |             |
|--------------|---------------------|--------------------|------------------|--------------|-------------|
| Homo sapiens | 26                  | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 27                  | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 476                 | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 3                   | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 9                   | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 14                  | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 18                  | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 7                   | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 10                  | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | 5                   | P?edmost           | República Tcheca | 49.469426    | 17.437093   |
| Homo sapiens | LH 18               | Laetoli            | Tanzânia         | -3.36        | 35.013      |
| Homo sapiens | I <sup>2</sup> -QC5 | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | C1-QC7              | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | M3-QC6              | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | C1-QC8              | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | P3-QC9              | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | P4-QC10             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | di2-QC1             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | dm2-QC2             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | dc1-QC4             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | dm1-QC3             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | P3-QC11             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | M2-QC12             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | M3-QC13             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | MX-QC14             | Qesem              | Israel           | 32.110000    | 34.980000   |
| Homo sapiens | Irhoud 10           | Jebel Irhoud       | Marrocos         | 31.854981    | -8.872506   |
| Homo sapiens | Irhoud 21           | Jebel Irhoud       | Marrocos         | 31.854981    | -8.872506   |
| Homo sapiens | Irhoud 11           | Jebel Irhoud       | Marrocos         | 31.854981    | -8.872506   |
| Homo sapiens | Irhoud 22           | Jebel Irhoud       | Marrocos         | 31.854981    | -8.872506   |
| Homo sapiens | Irhoud 3            | Jebel Irhoud       | Marrocos         | 31.854981    | -8.872506   |
| Homo sapiens |                     | Wajak Cave         | Java             | -8.083333333 | 112.7166667 |
| Homo sapiens |                     | Zhoukoudian        | China            | 39.666667    | 115.916667  |
| Homo sapiens |                     | Qafzeh Cave        | Israel           | 32.688       | 35.318      |
| Homo sapiens |                     | Ksar Akil Cave     | Líbano           | 33.914028    | 35.640847   |
| Homo sapiens |                     | Keilor             | Austrália        | -37.71667    | 144.83333   |
| Homo sapiens |                     | Niah Great Cave    | Bornéu           | 3.485        | 113.4653    |
| Homo sapiens |                     | Nacurrie           | Austrália        | -37.0        | 144.0       |
| Homo sapiens |                     | Coobool Creek      | Austrália        | -35.183      | 143.733     |
| Homo sapiens |                     | Ziyang             | China            | 30.116667    | 104.65      |
| Homo sapiens |                     | Hofmyer            | África do Sul    | -31.5666667  | 25.9666667  |
| Homo sapiens |                     | Laibin             | China            | 23.726389    | 109.091389  |
| Homo sapiens |                     | Liujiang           | China            | 24.15        | 109.416667  |
| Homo sapiens |                     | Tabon Cave         | Filipinas        | 9.2799       | 117.9814    |
| Homo sapiens |                     | Minatogawa Quarry  | Japão            | 26.260932    | 127.718572  |
| Homo sapiens |                     | Yamashita-cho Cave | Japão            | 26.213       | 127.679     |
| Homo sapiens |                     | Kow Swamp          | Austrália        | -35.983      | 144.267     |
| Homo sapiens |                     | Lukenya Hill       | Quênia           | -1.481       | 37.076      |
| Homo sapiens |                     | Lake Mungo         | Austrália        | -33.81       | 143.081     |
| Homo sapiens |                     | Nahal Ein Gev      | Israel           | 30.809532    | 34.813442   |

|                           |                 |                         |               |               |               |
|---------------------------|-----------------|-------------------------|---------------|---------------|---------------|
| Homo sapiens              |                 | Nazlet Khater           | Egito         | 26.7833333333 | 31.3747222222 |
| Homo sapiens              |                 | Wadi Kubbaniya          | Egito         | 26.1246700    | 32.4759800    |
| Homo sapiens              |                 | Batadomba Cave          | Sri Lanka     | 6.766         | 80.2          |
| Homo sapiens              |                 | Willandra Lakes Hominid | Austrália     | -34           | 143           |
| Homo sapiens              |                 | Qianyang Cave           | China         | 38.717        | 121.174       |
| Homo sapiens              |                 | Moh Khiew Cave          | Tailândia     | 8.23          | 99.02         |
| Homo sapiens              |                 | Ohalo                   | Israel        | 32.72         | 35.57         |
| Homo sapiens              |                 | Tianyuan Cave           | China         | 39.658        | 115.871       |
| Kenyanthropus platyops    | KNM-WT 40000    | Lomekwi                 | Quênia        | 3.910833      | 35.850278     |
| Kenyanthropus platyops    |                 |                         | Quênia        | 4.186666667   | 35.85611111   |
| Orrorin tugenensis        | BAR 1000'00     | Tugen Hills             | Quênia        | 0.7529        | 35.8749       |
| Orrorin tugenensis        |                 |                         | Quênia        | 0.7529        | 35.8749       |
| Paranthropus aethiopicus  | OMO 18-18       | Omo River               | Etiópia       | 6.420856      | 37.111632     |
| Paranthropus aethiopicus  |                 |                         | Quênia        | 4.186666667   | 35.85611111   |
| Paranthropus boisei       | KNM-CH1         | Chesowanja              | Quênia        | 0.65          | 36.2          |
| Paranthropus boisei       | KNM-ER 406      | Koobi Fora              | África do Sul | 4.316666667   | 36.27466667   |
| Paranthropus boisei       | KNM-ER 729      |                         | Quênia        | 4.3166654     | 36.2166658    |
| Paranthropus boisei       | KNM-ER 732      | Koobi Fora              | África do Sul | 4.316666667   | 36.27466667   |
| Paranthropus boisei       | KNM-ER 13750    | Koobi Fora              | África do Sul | 4.316666667   | 36.27466667   |
| Paranthropus boisei       | KNM-WT 17400    |                         | Quênia        | 4.132         | 35.887        |
| Paranthropus boisei       | OH 5            | Olduvai Gorge           | Tanzânia      | -2.993613     | 35.35115      |
| Paranthropus boisei       | Peninj 1        | Peninj                  | Tanzânia      | -2.333333     | 35.966667     |
| Paranthropus boisei       | OH 36           | Olduvai Gorge           | Tanzânia      | -2.993613     | 35.35115      |
| Paranthropus boisei       |                 |                         | Quênia        | 0.7529        | 35.8749       |
| Paranthropus boisei       |                 |                         | Quênia        | 4.186666667   | 35.85611111   |
| Paranthropus boisei       | KGA10-506       | Konso                   | Etiópia       | 5.429820      | 37.385161     |
| Paranthropus boisei       | KGA10-525       | Konso                   | Etiópia       | 5.429820      | 37.385161     |
| Paranthropus boisei       | KGA10-570       | Konso                   | Etiópia       | 5.429820      | 37.385161     |
| Paranthropus boisei       | KGA10-1720      | Konso                   | Etiópia       | 5.429820      | 37.385161     |
| Paranthropus boisei       | KGA10-2705      | Konso                   | Etiópia       | 5.429820      | 37.385161     |
| Paranthropus robustus     | TM 1517         | Kromdraai               | África do Sul | -26.01        | 27.751        |
| Paranthropus robustus     | SK 12           | Swartkrans              | África do Sul | -25.929167    | 27.788889     |
| Paranthropus robustus     | SK 48           | Swartkrans              | África do Sul | -25.929167    | 27.788889     |
| Paranthropus robustus     | SWT1 / LB-18    | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT3-1          | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT / UNE-1     | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT / TC-8      | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT / TC-5      | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT2 / 3-1      | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT3-2          | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT1 / LB-19    | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT3-2433       | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT1 / LB-20    | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | SWT2 / 3-2      | Swartkrans Cave         | África do Sul | -25.929631    | 27.788568     |
| Paranthropus robustus     | DNH 7           | Drimolen                | África do Sul | 2.594161      | 2.777671      |
| Sahelanthropus tchadensis | TM 266-01-060-1 |                         | Chade         | 16.065        | 18.883        |

**APÊNDICE B – MAPAS DE DISPERSÃO DAS ESPÉCIES**

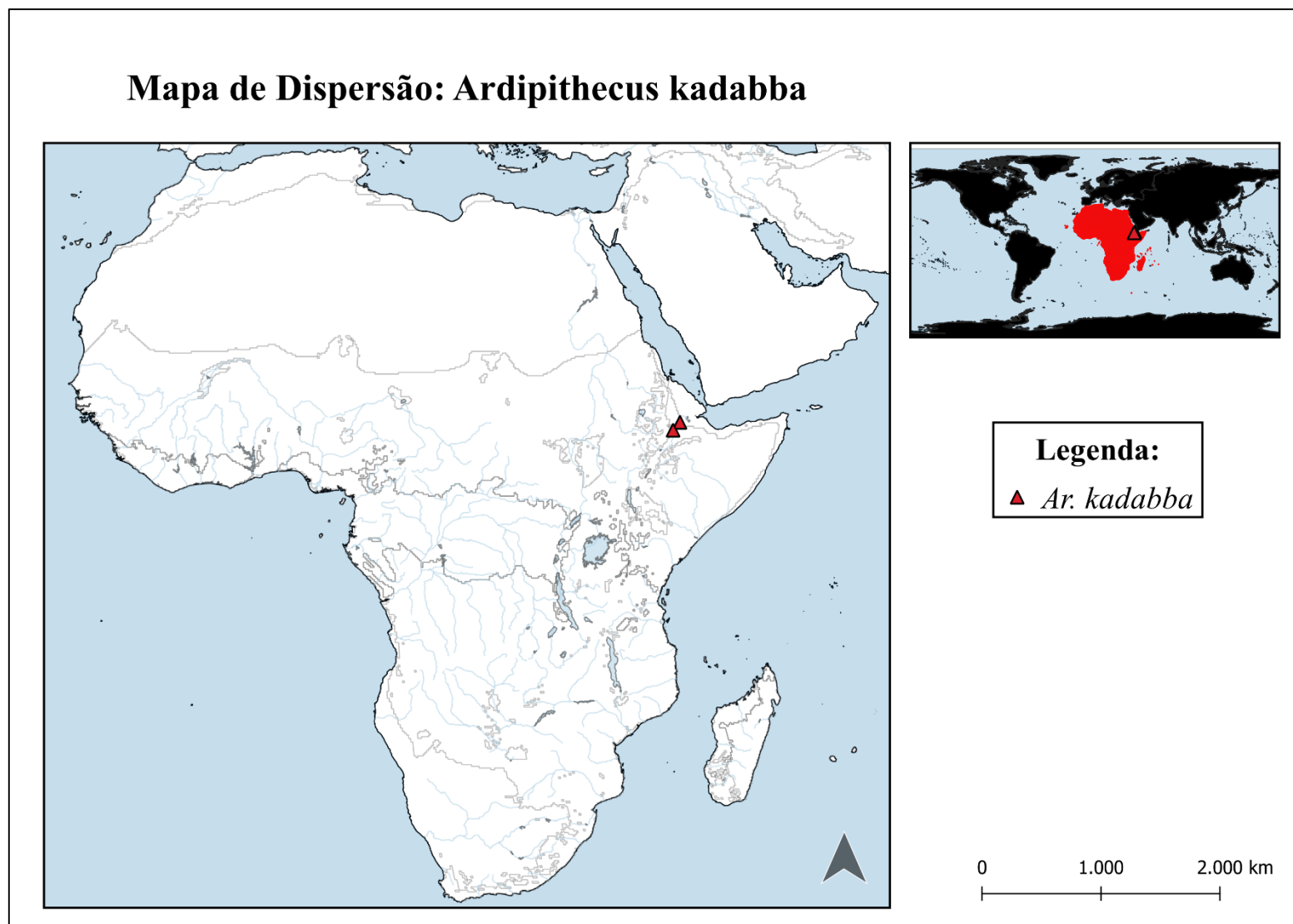


Figura B.1 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Ardipithecus kadabba*.

### Mapa de Dispersão: *Ardipithecus ramidus*

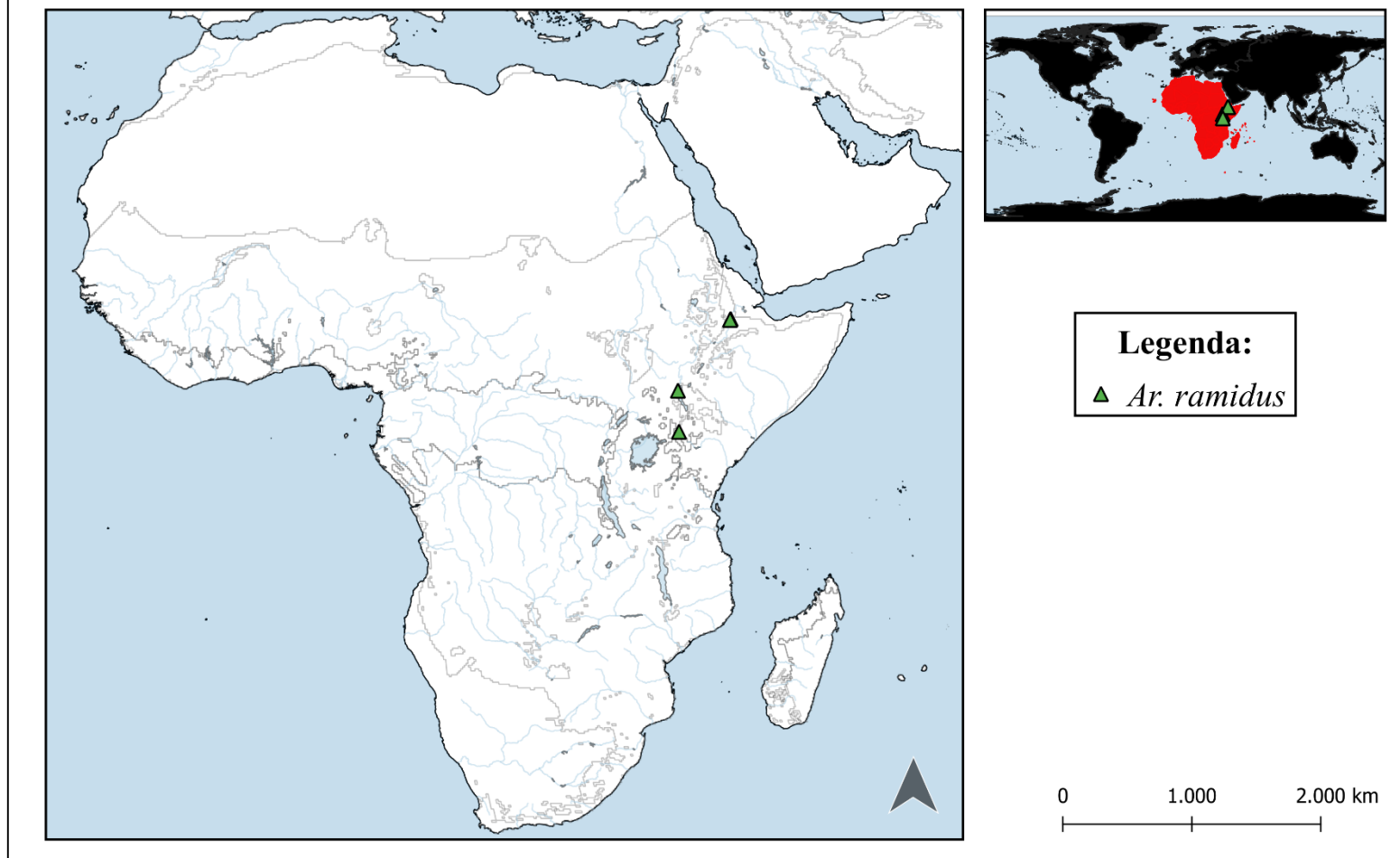


Figura B.2 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Ardipithecus ramidus*.

### Mapa de Dispersão: *Australopithecus afarensis*

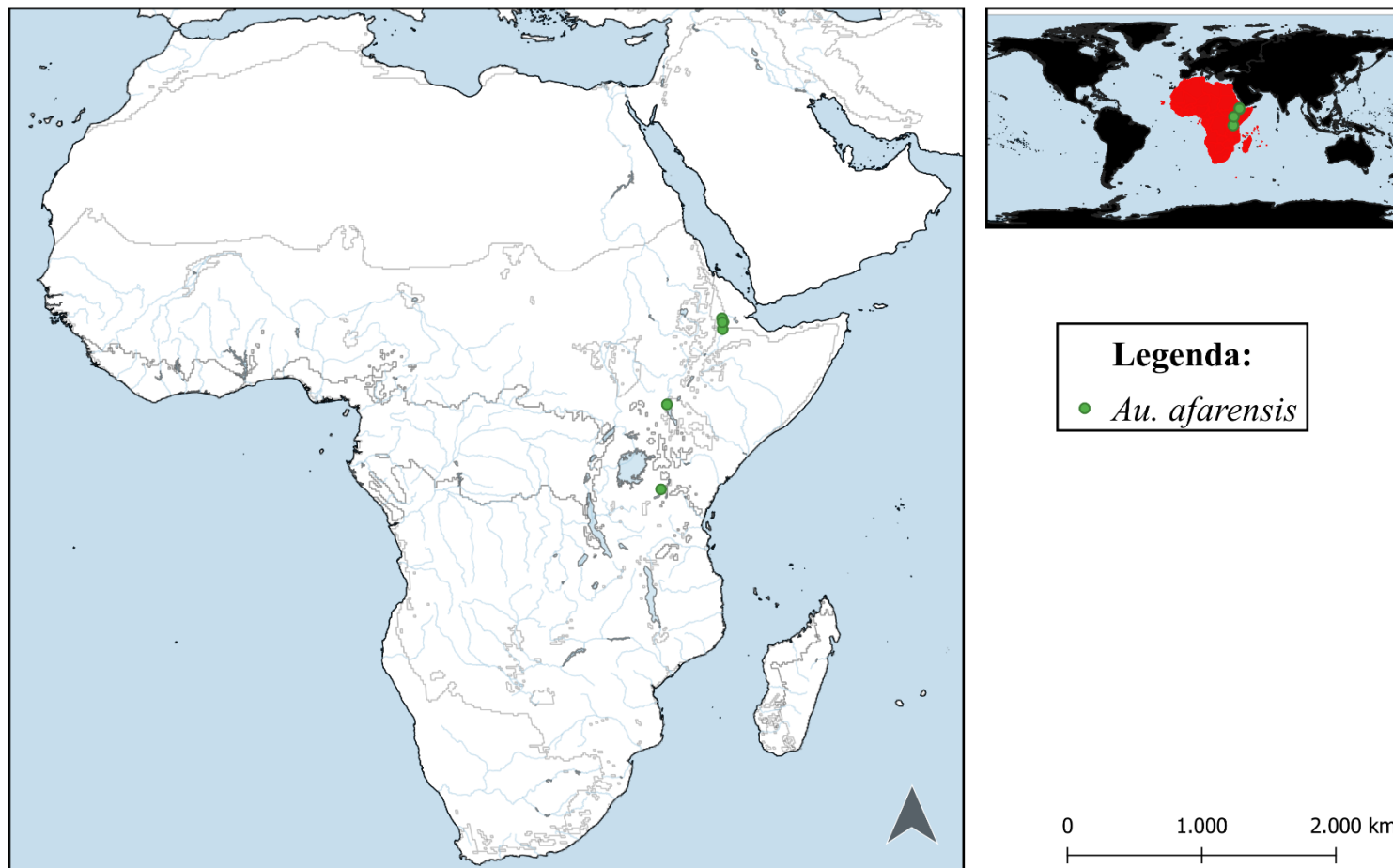


Figura B.3 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Australopithecus afarensis*.

### Mapa de Dispersão: *Australopithecus africanus*

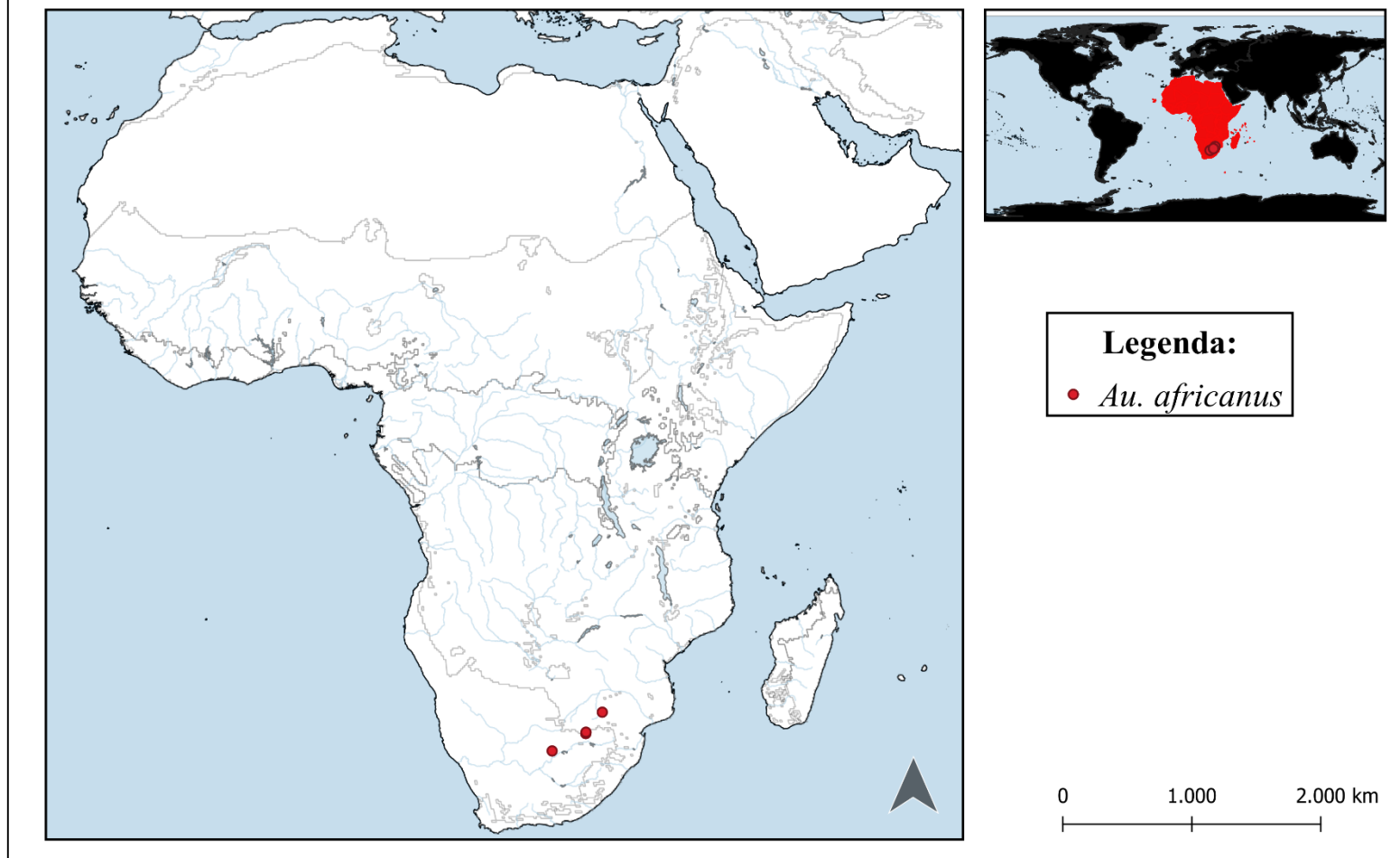


Figura B.4 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Australopithecus africanus*.

### Mapa de Dispersão: *Australopithecus anamensis*

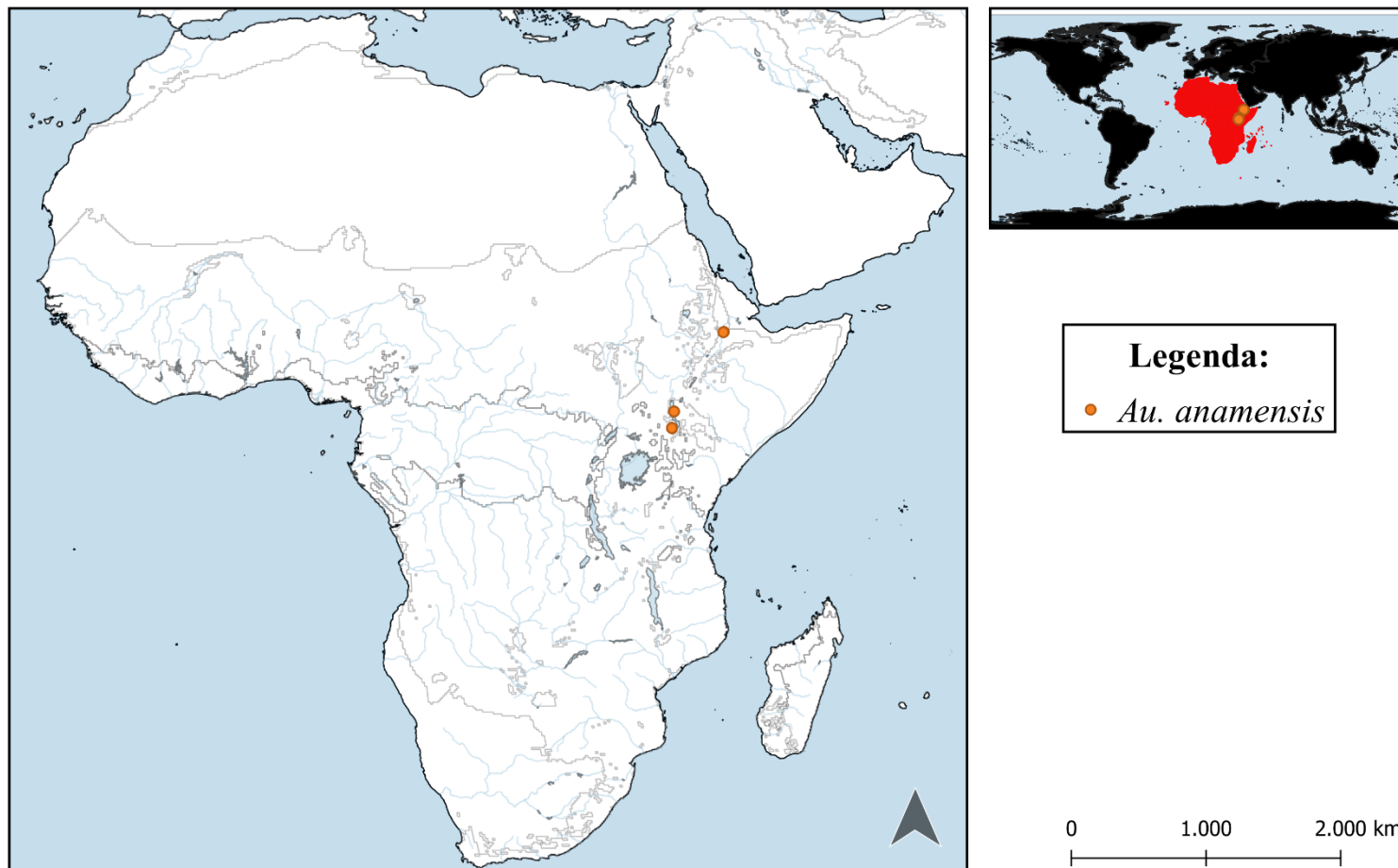


Figura B.5 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Australopithecus anamensis*.

### Mapa de Dispersão: *Australopithecus bahrelghazali*

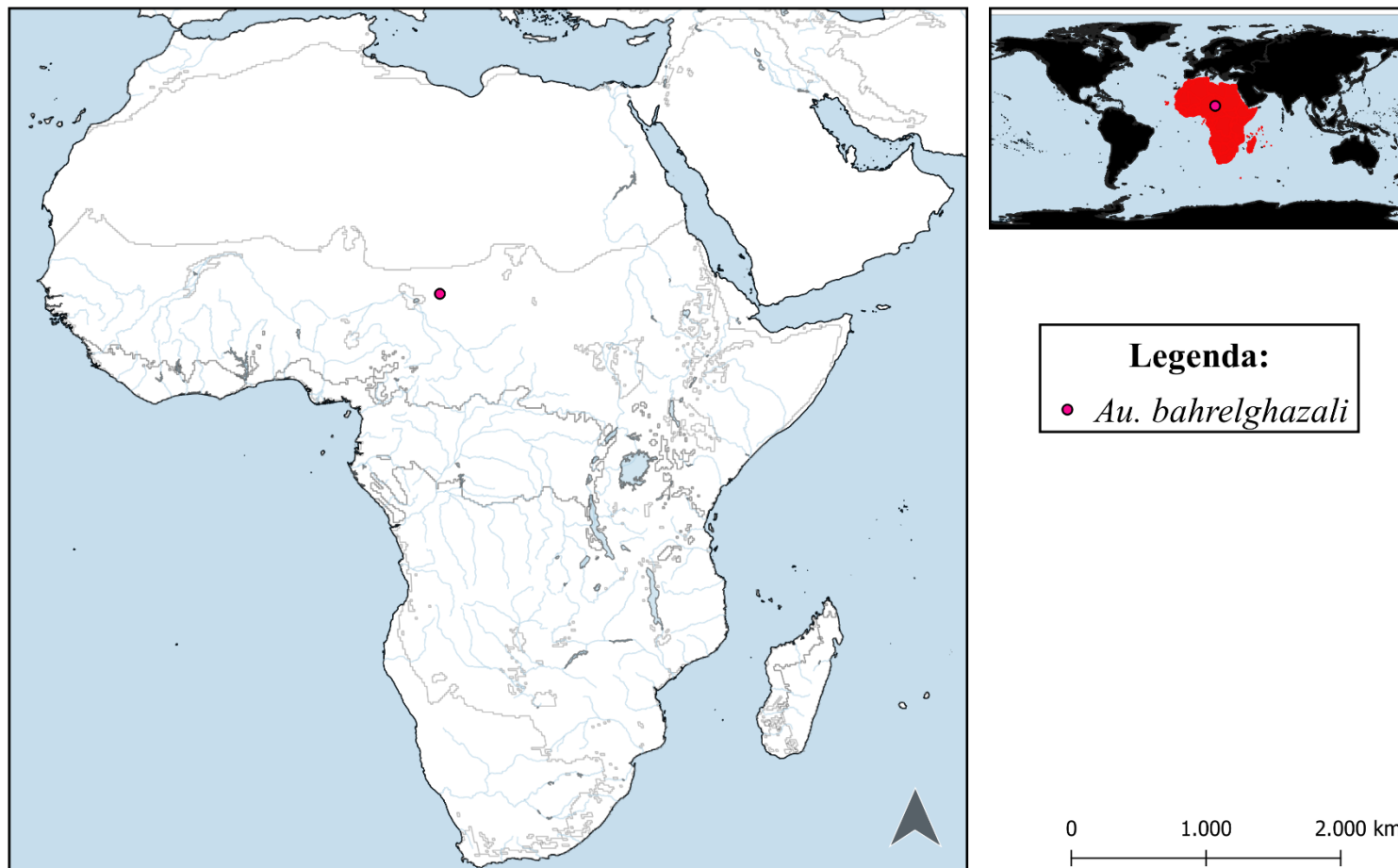


Figura B.6 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Australopithecus bahrelghazali*.

### Mapa de Dispersão: *Australopithecus deyiremeda*



Figura B.7 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Australopithecus deyiremeda*.

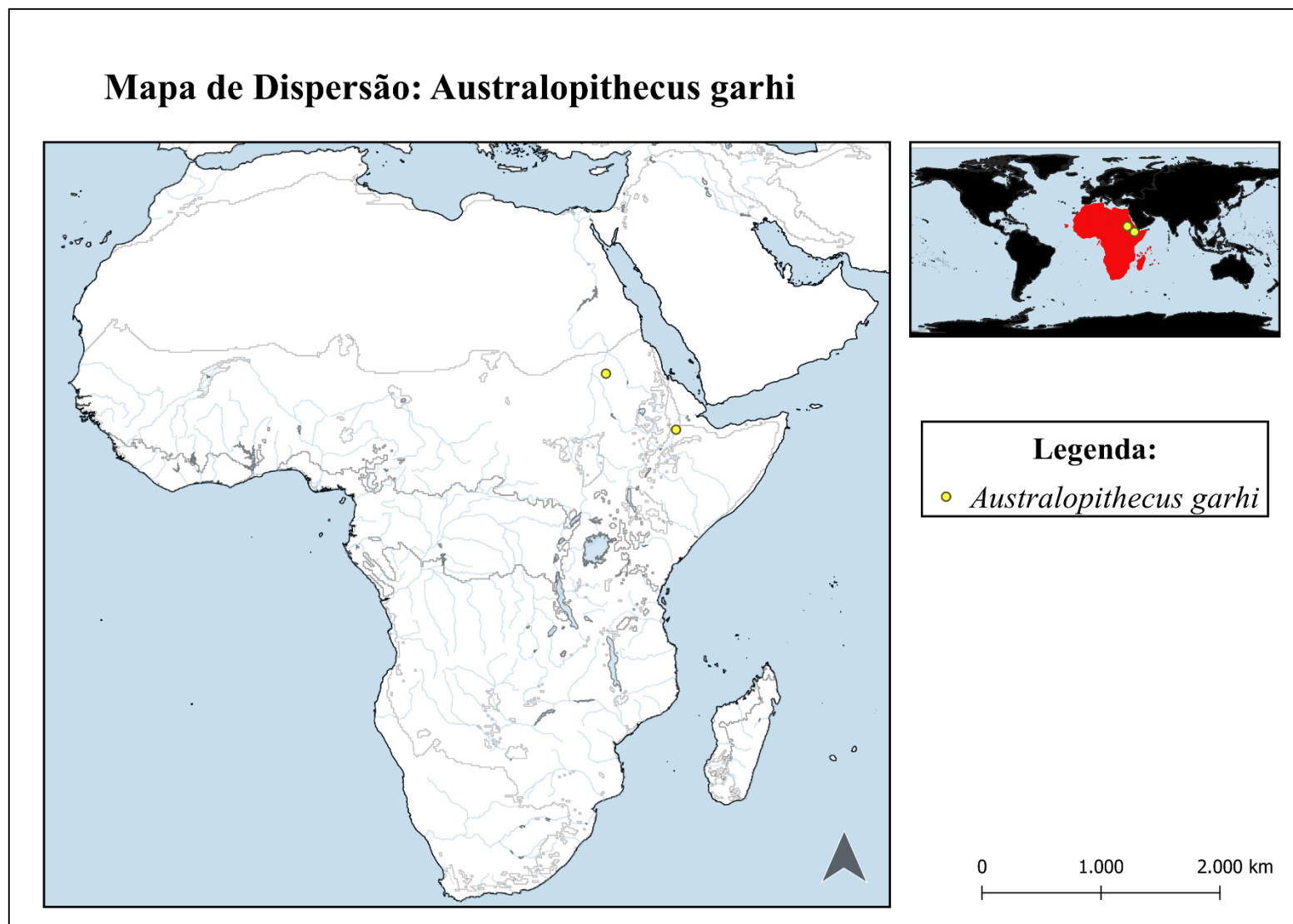


Figura B.8 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Australopithecus garhi*.

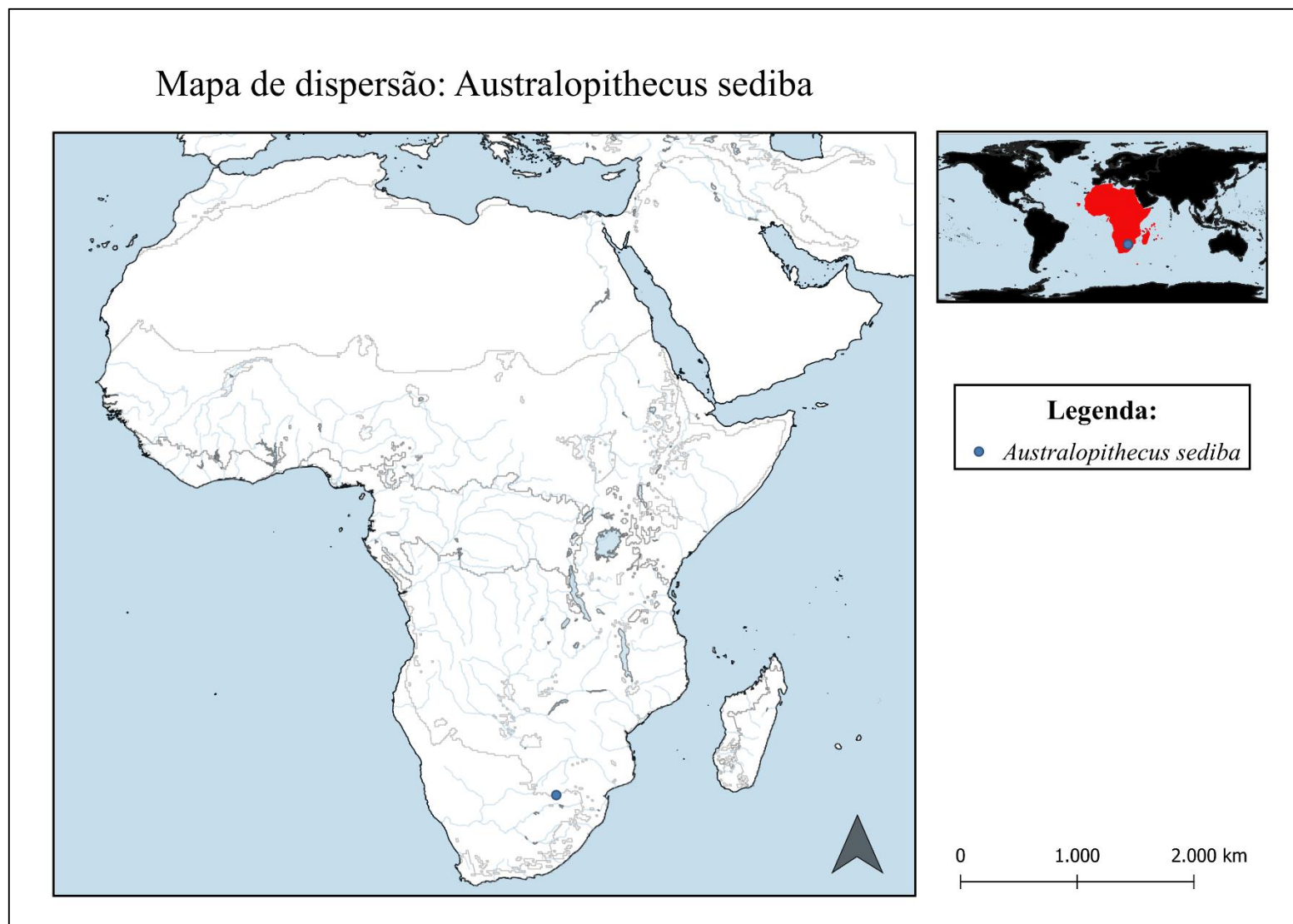


Figura B.9 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Australopithecus sediba*.

### Mapa de Dispersão: *Homo antecessor*

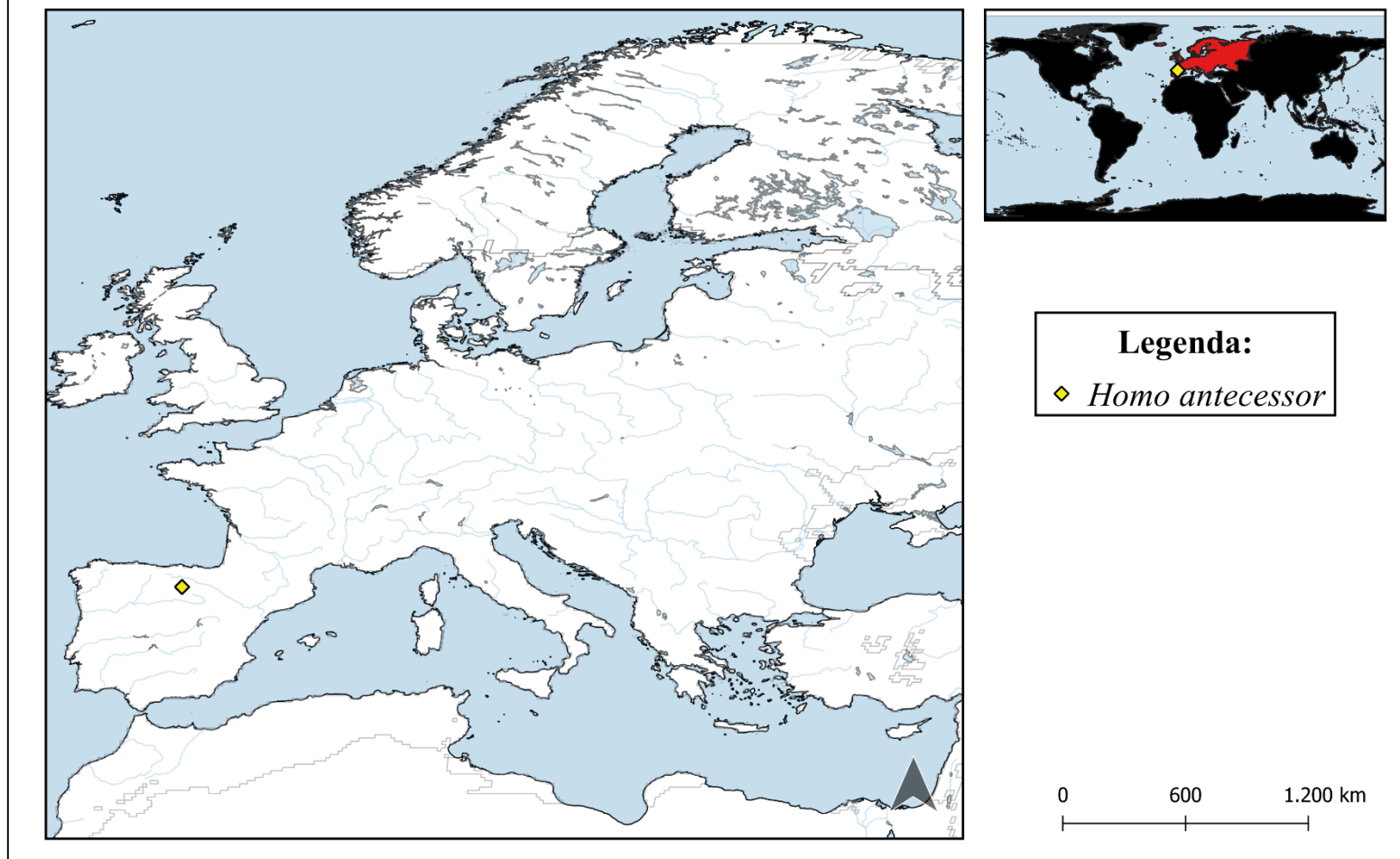


Figura B.10 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo antecessor*.

### Mapa de Dispersão: *Homo denisova*

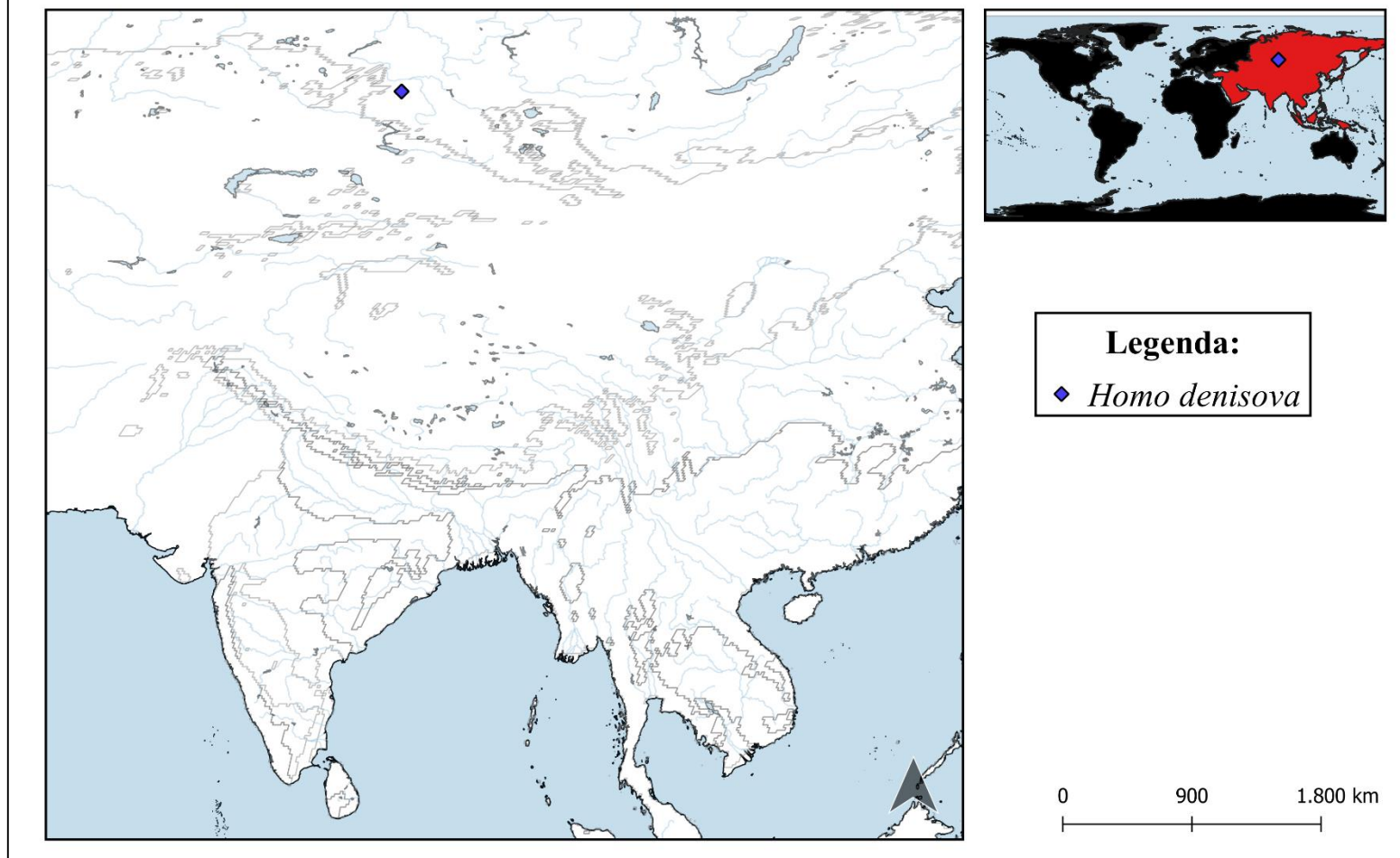


Figura B.11 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo denisova*.

### Mapa de Dispersão: *Homo erectus*

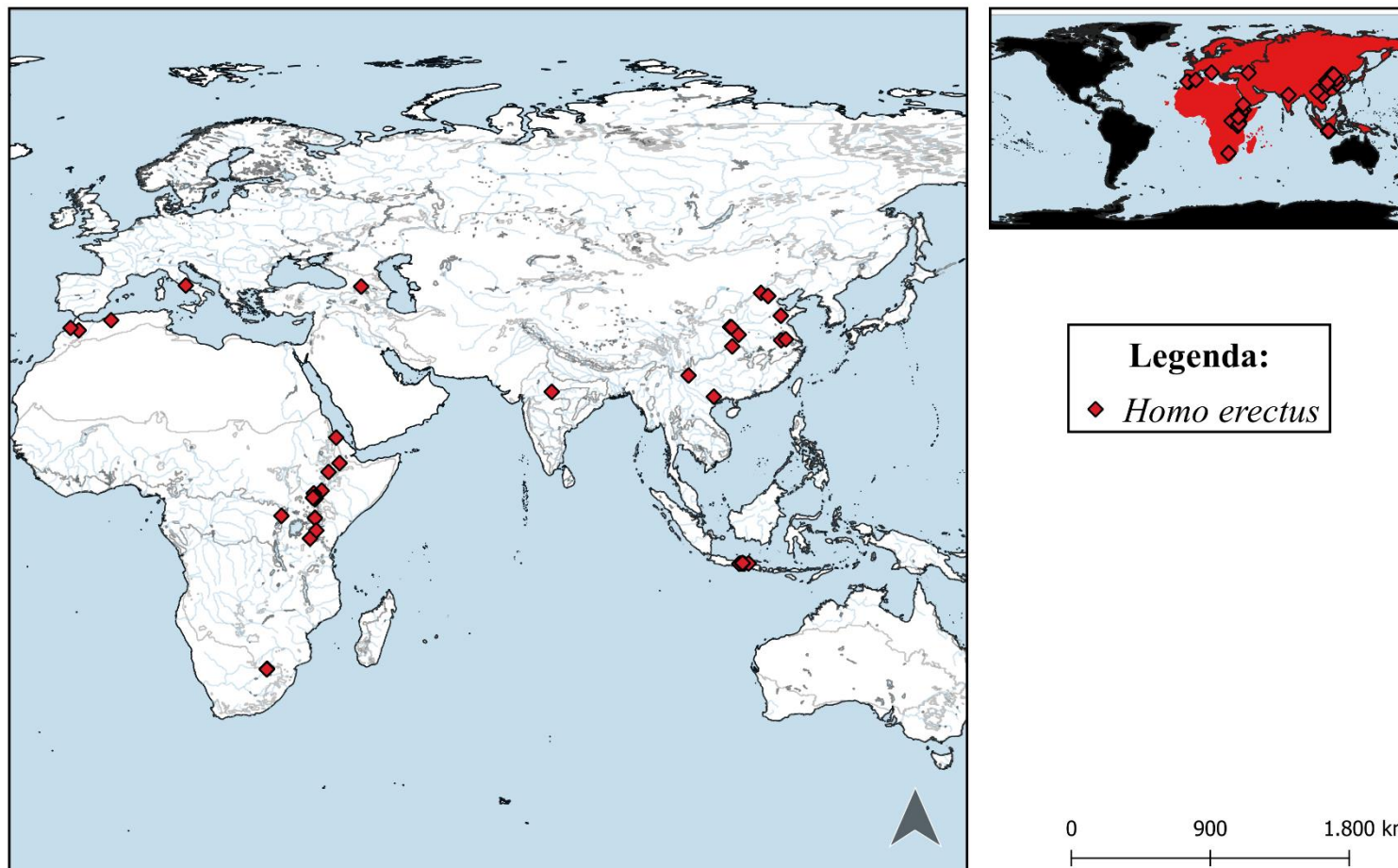


Figura B.12 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo erectus*.

### Mapa de Dispersão: *Homo ergaster*

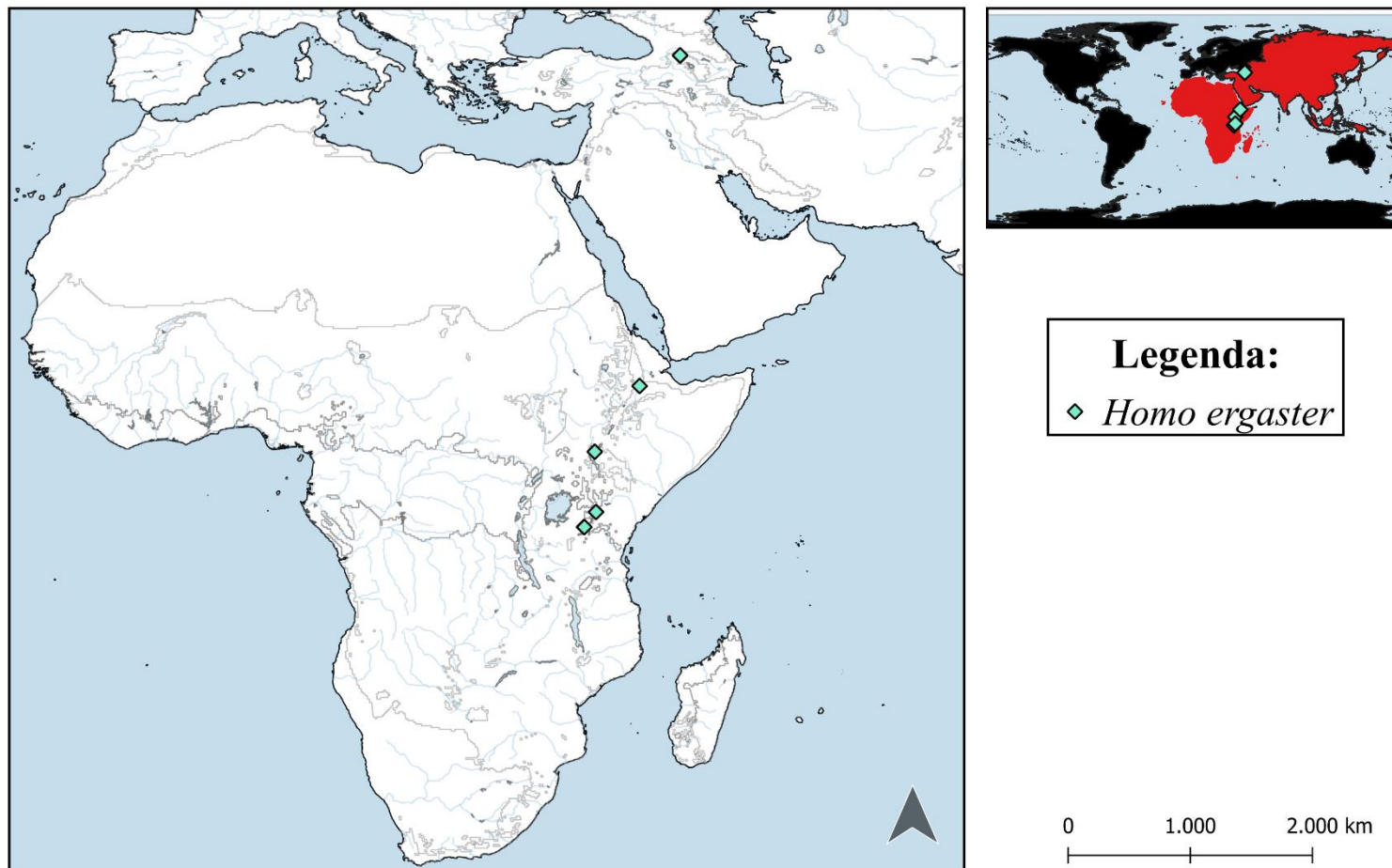


Figura B.13 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo ergaster*.

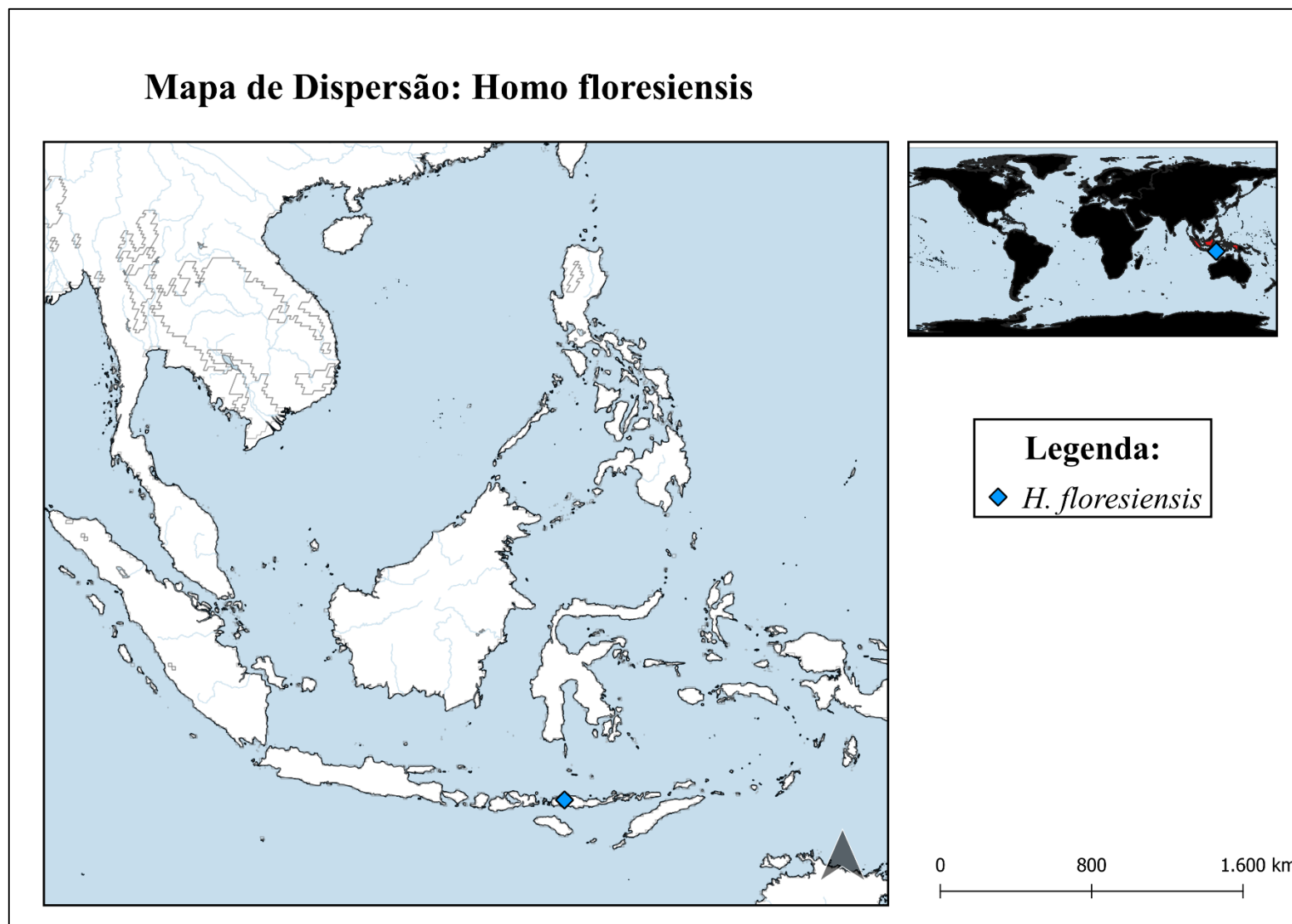


Figura B.14 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo floresiensis*.

### Mapa de Dispersão: *Homo habilis*

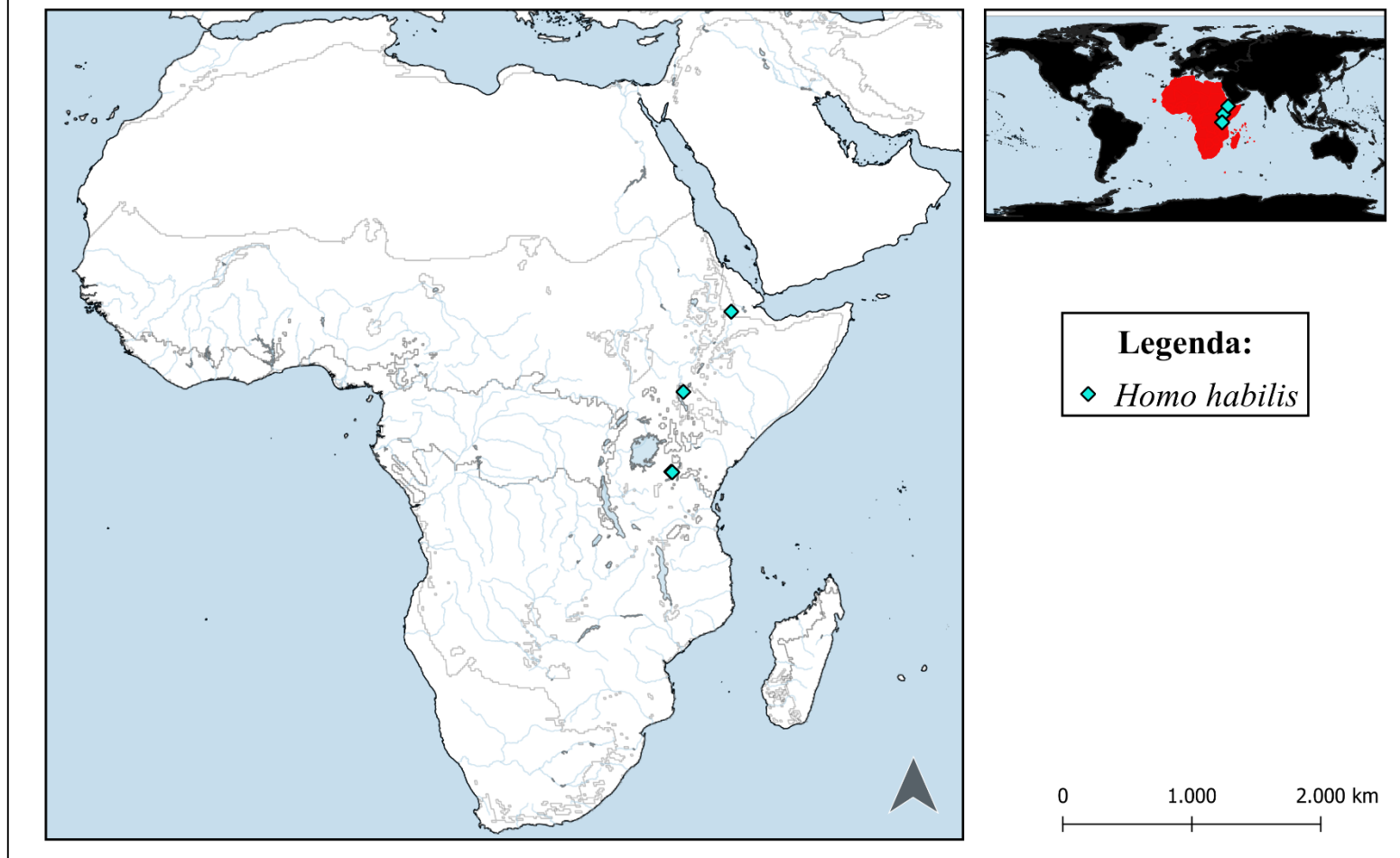


Figura B.15 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo habilis*.

### Mapa de Dispersão: *Homo heidelbergensis*

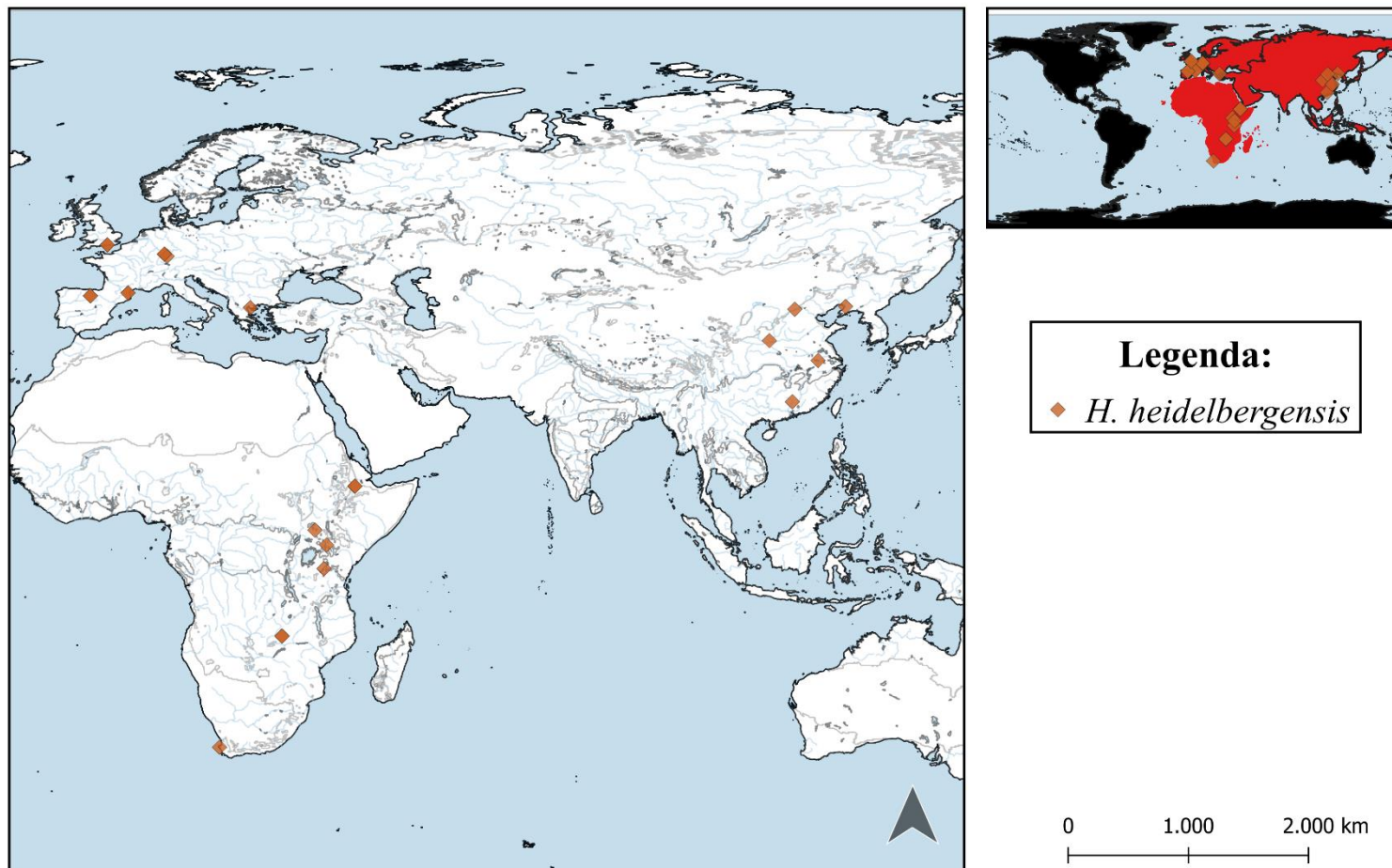


Figura B.16 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo heidelbergensis*.

### Mapa de Dispersão: *Homo luzonensis*

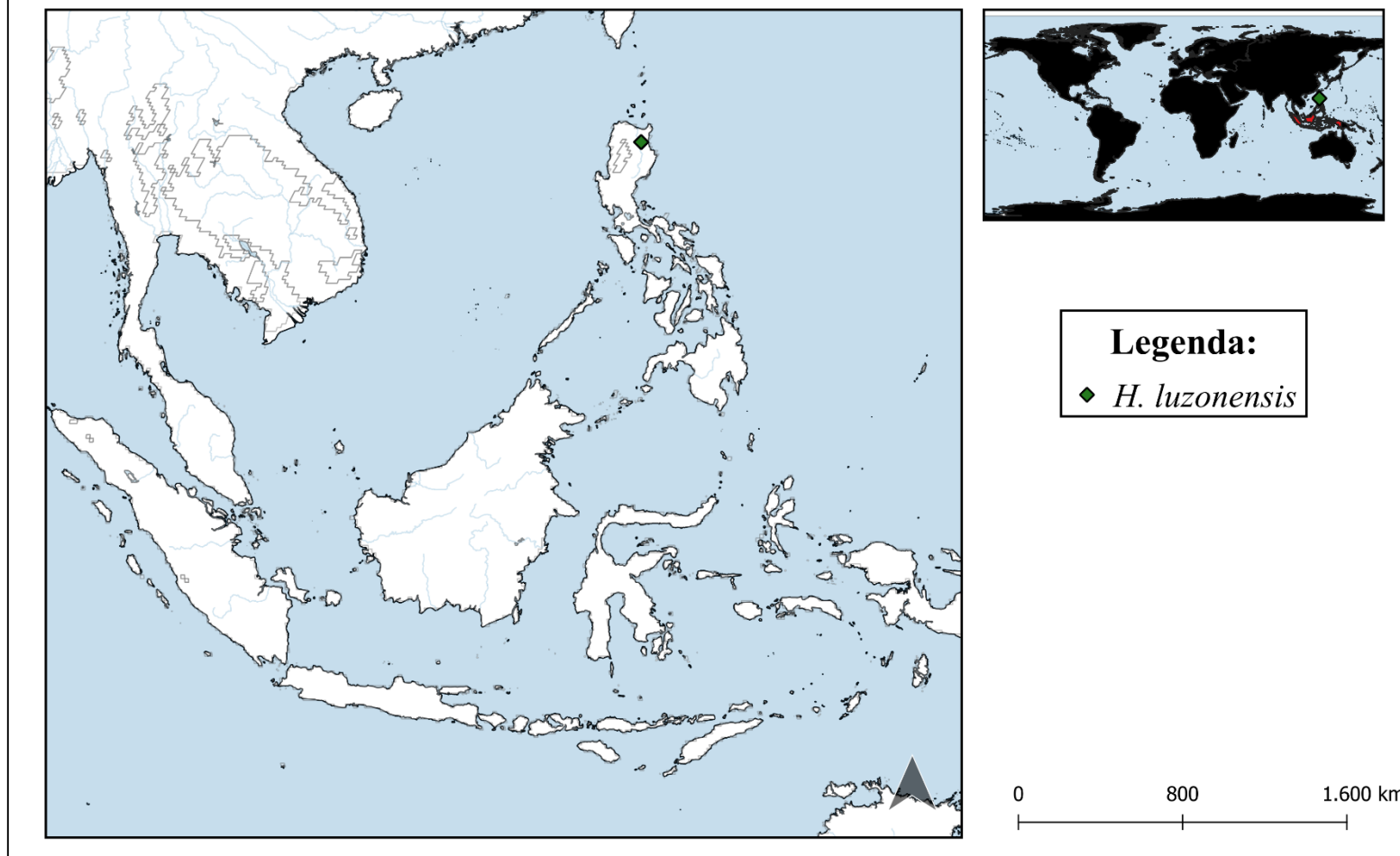


Figura B.17 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo luzonensis*.

### Mapa de Dispersão: *Homo naledi*

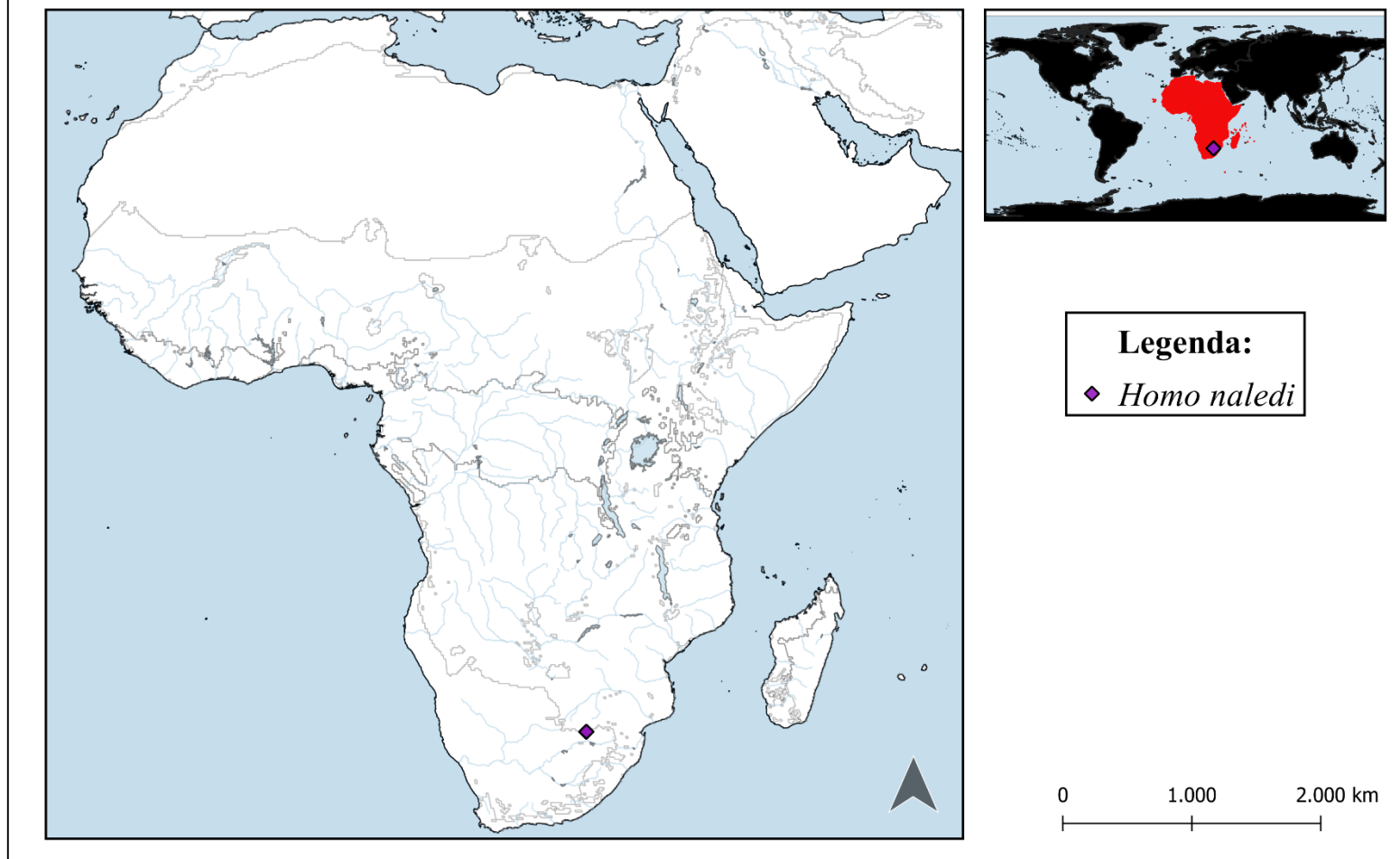


Figura B.18 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo naledi*.

### Mapa de Dispersão: *Homo neanderthalensis*

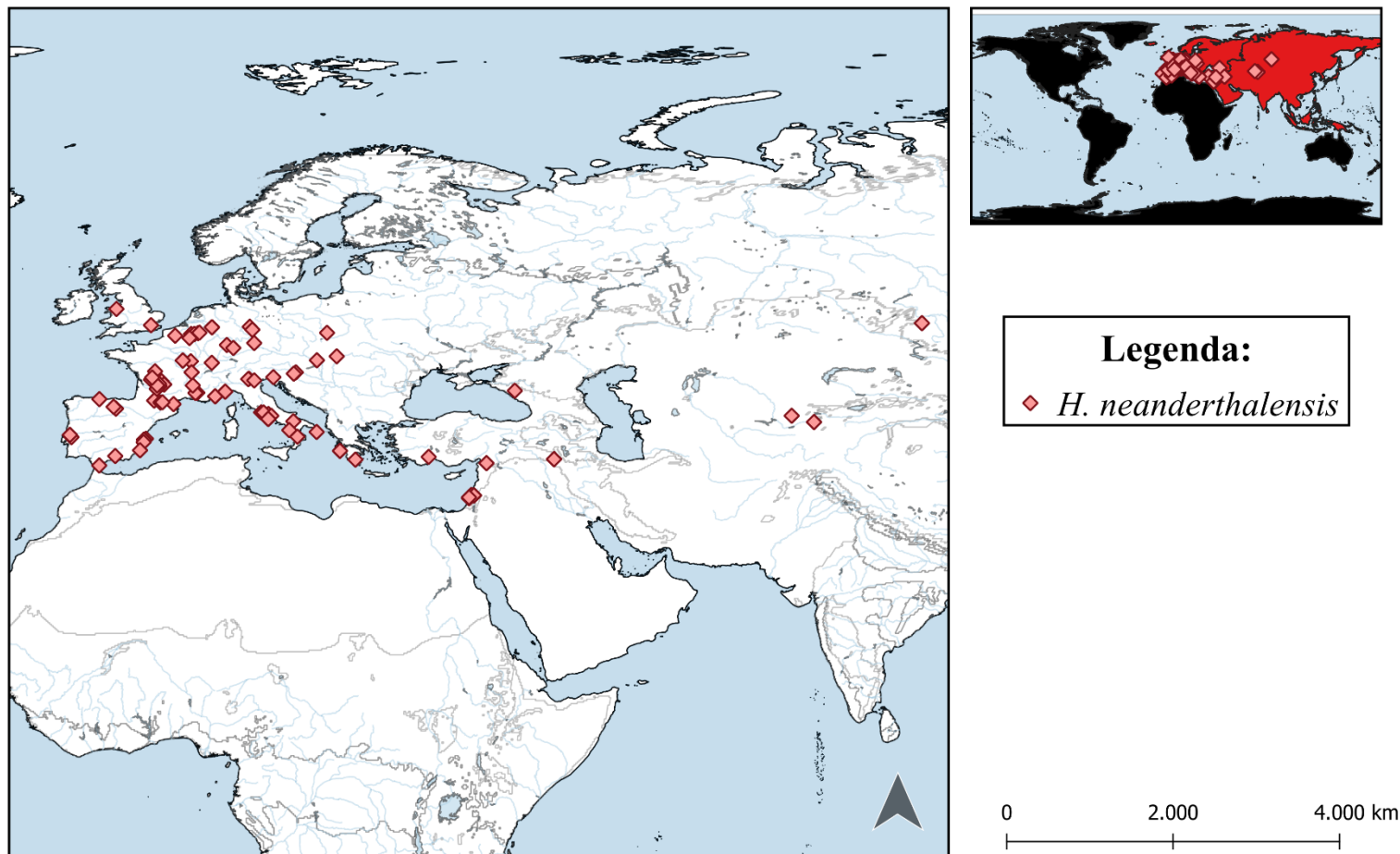


Figura B.19 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo neanderthalensis*.

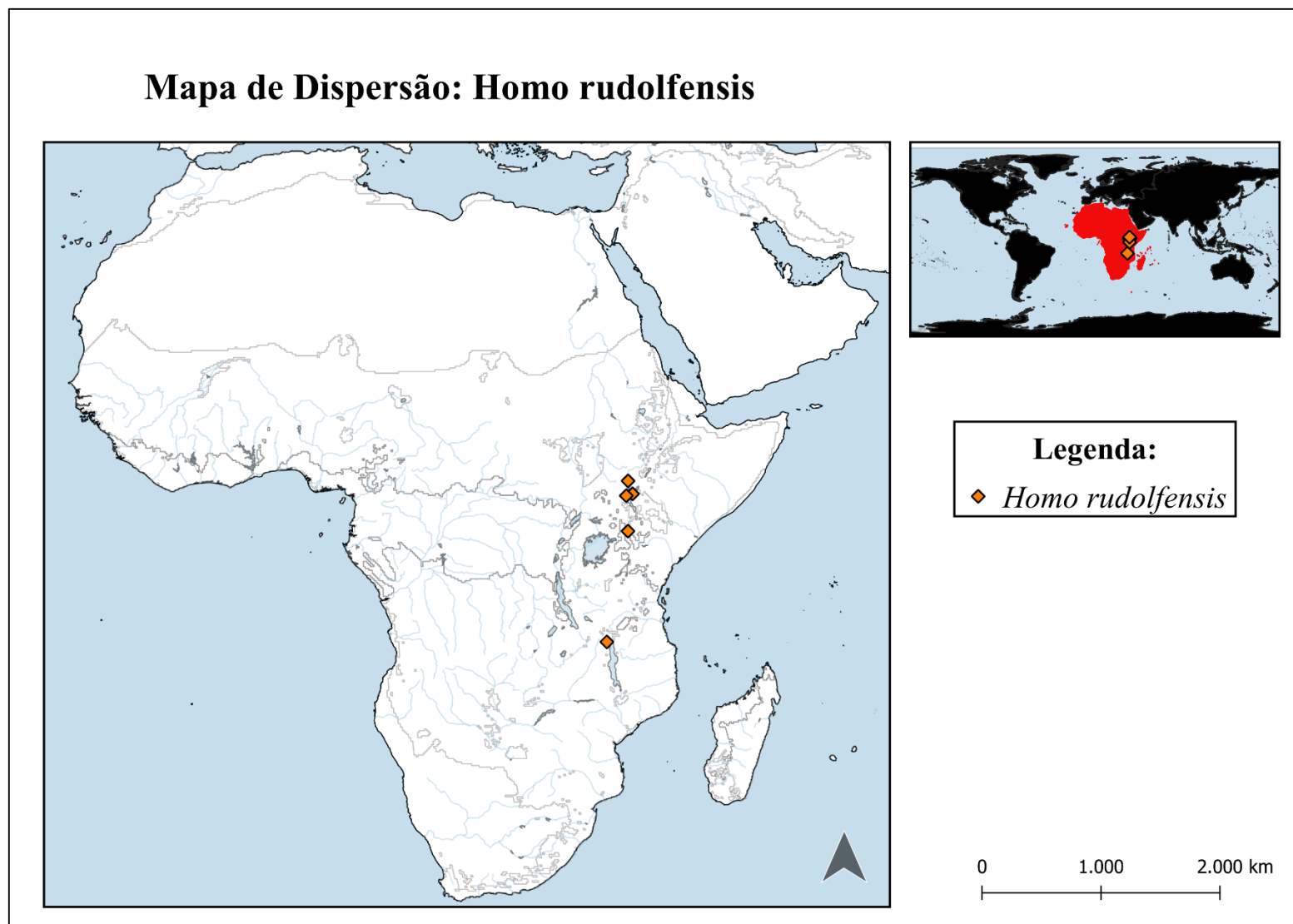


Figura B.20 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo rudolfensis*.

### Mapa de Dispersão: *Homo sapiens*

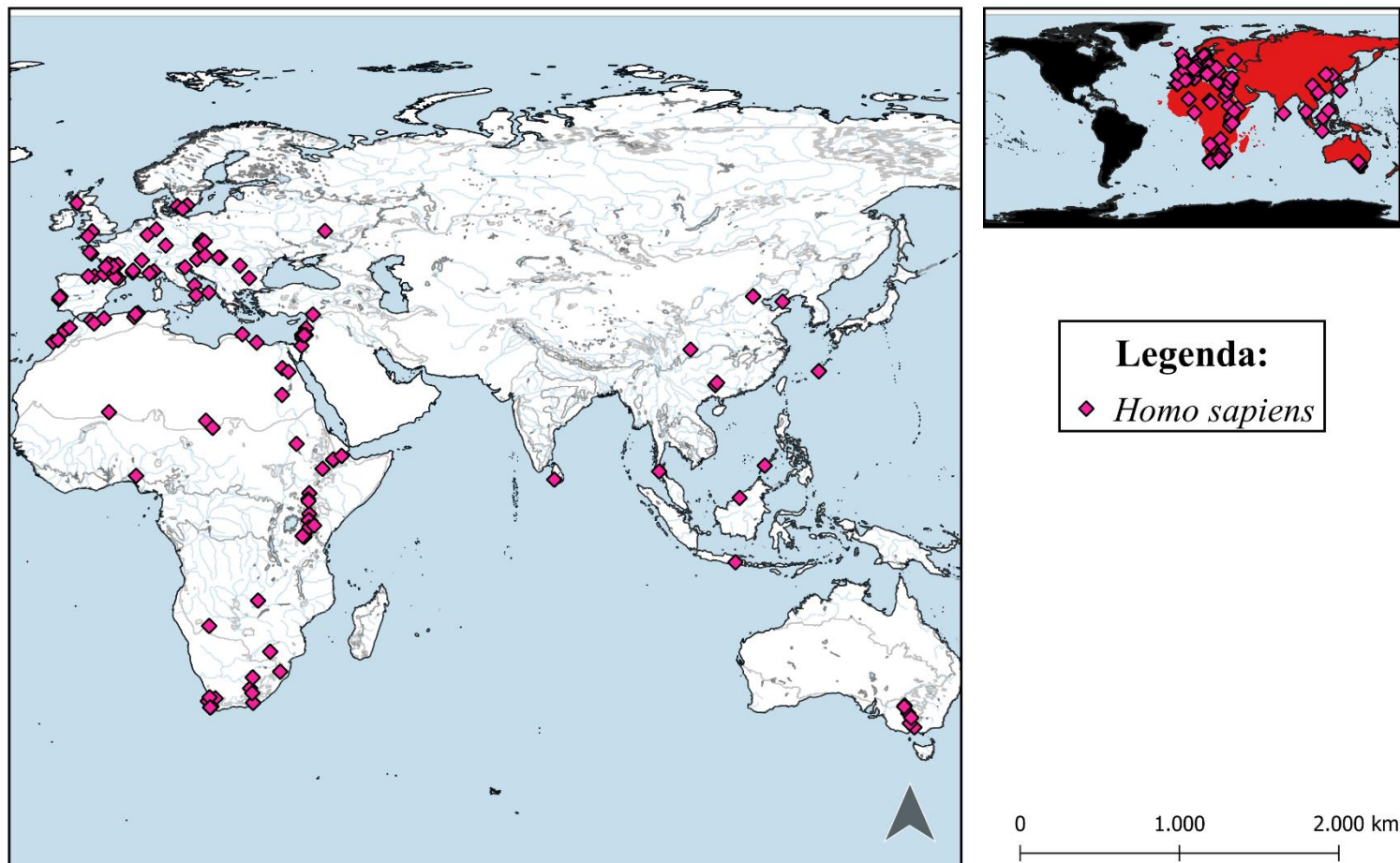


Figura B.21 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Homo sapiens*.

### Mapa de Dispersão: *Kenyanthropus platyops*



Figura B.22 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Kenyanthropus platyops*.

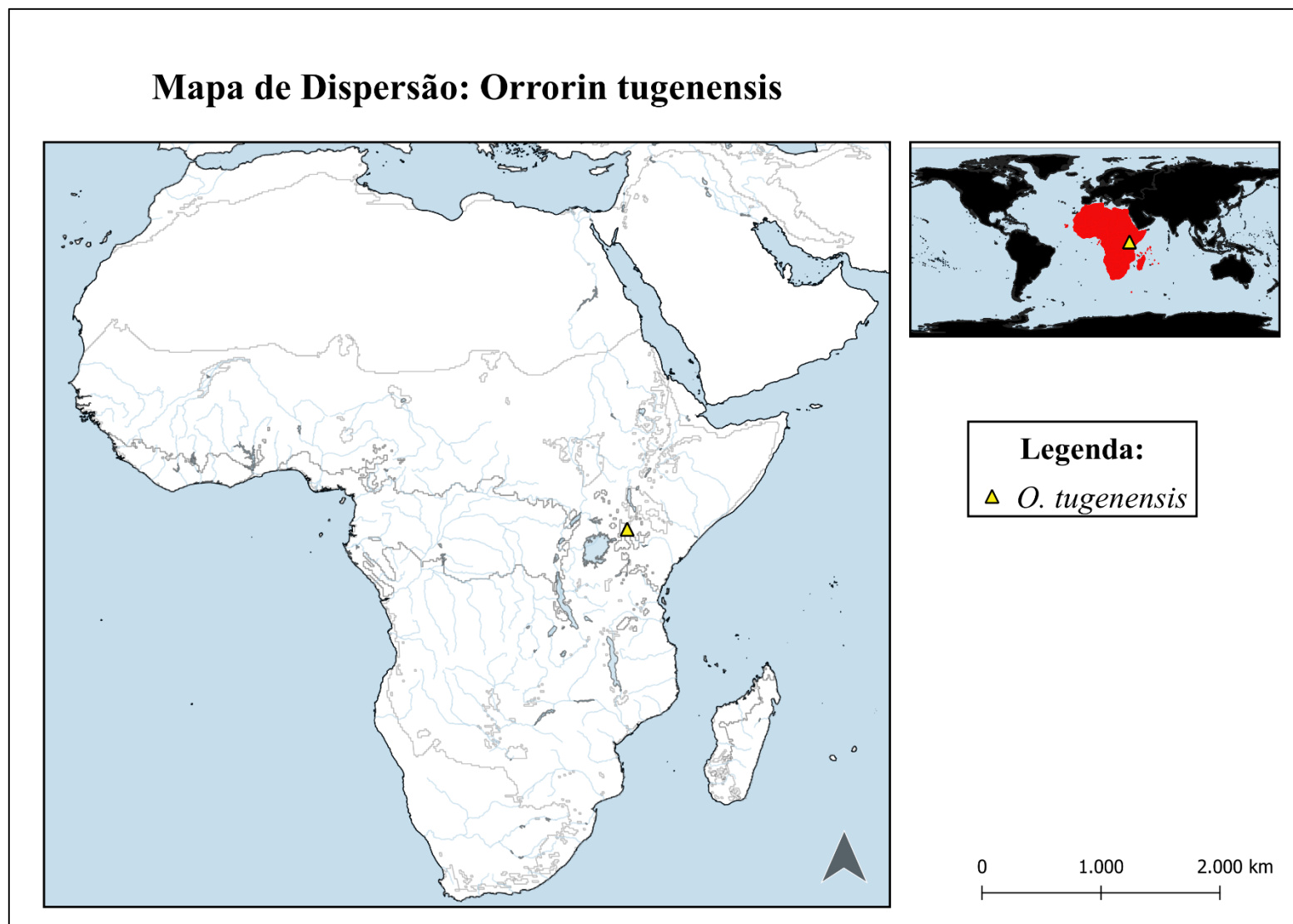


Figura B.23 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Orrorin tugenensis*.

### Mapa de Dispersão: *Paranthropus aethiopicus*

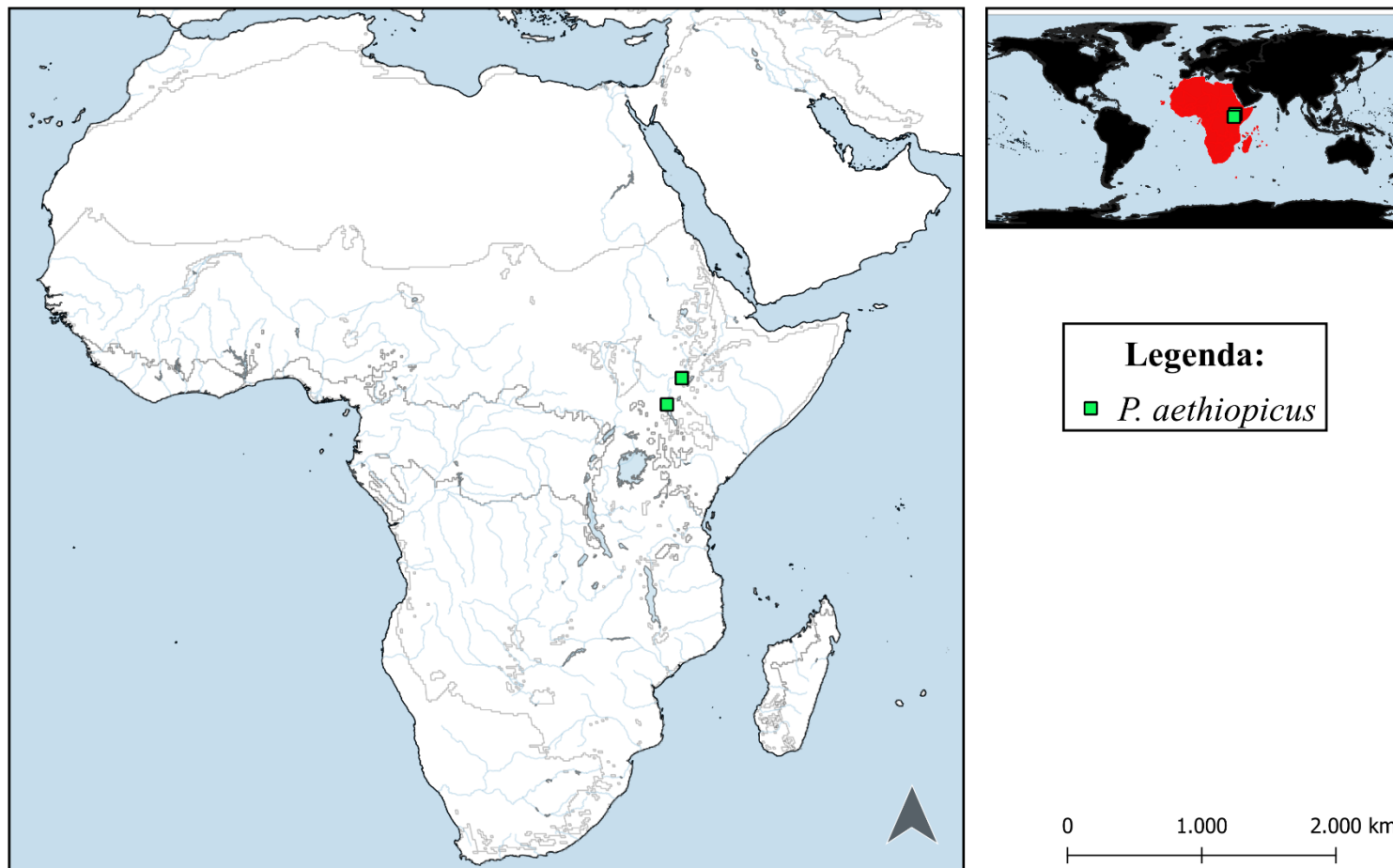


Figura B.24 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Paranthropus aethiopicus*.

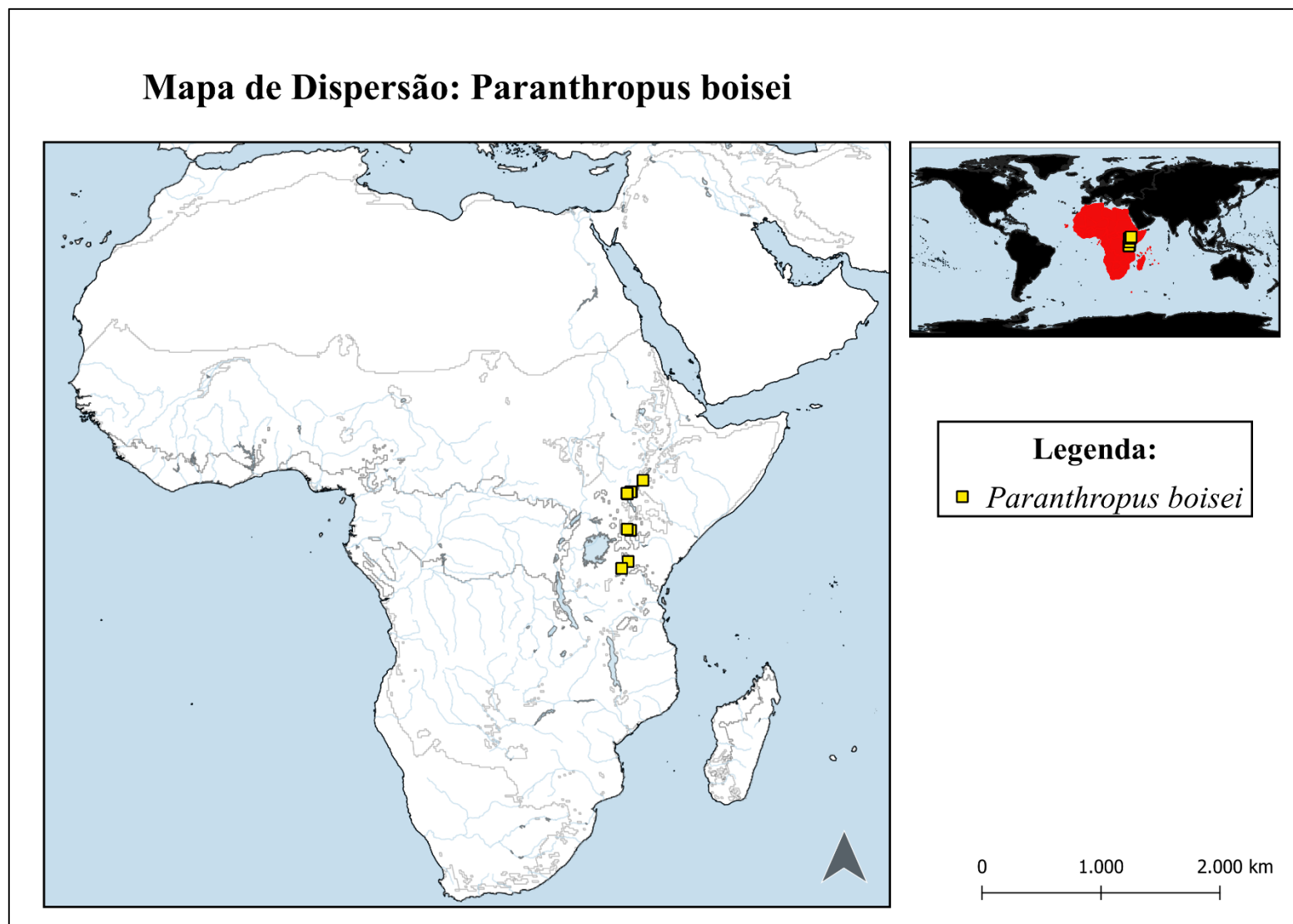


Figura B.25 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Paranthropus boisei*.

### Mapa de Dispersão: *Paranthropus robustus*

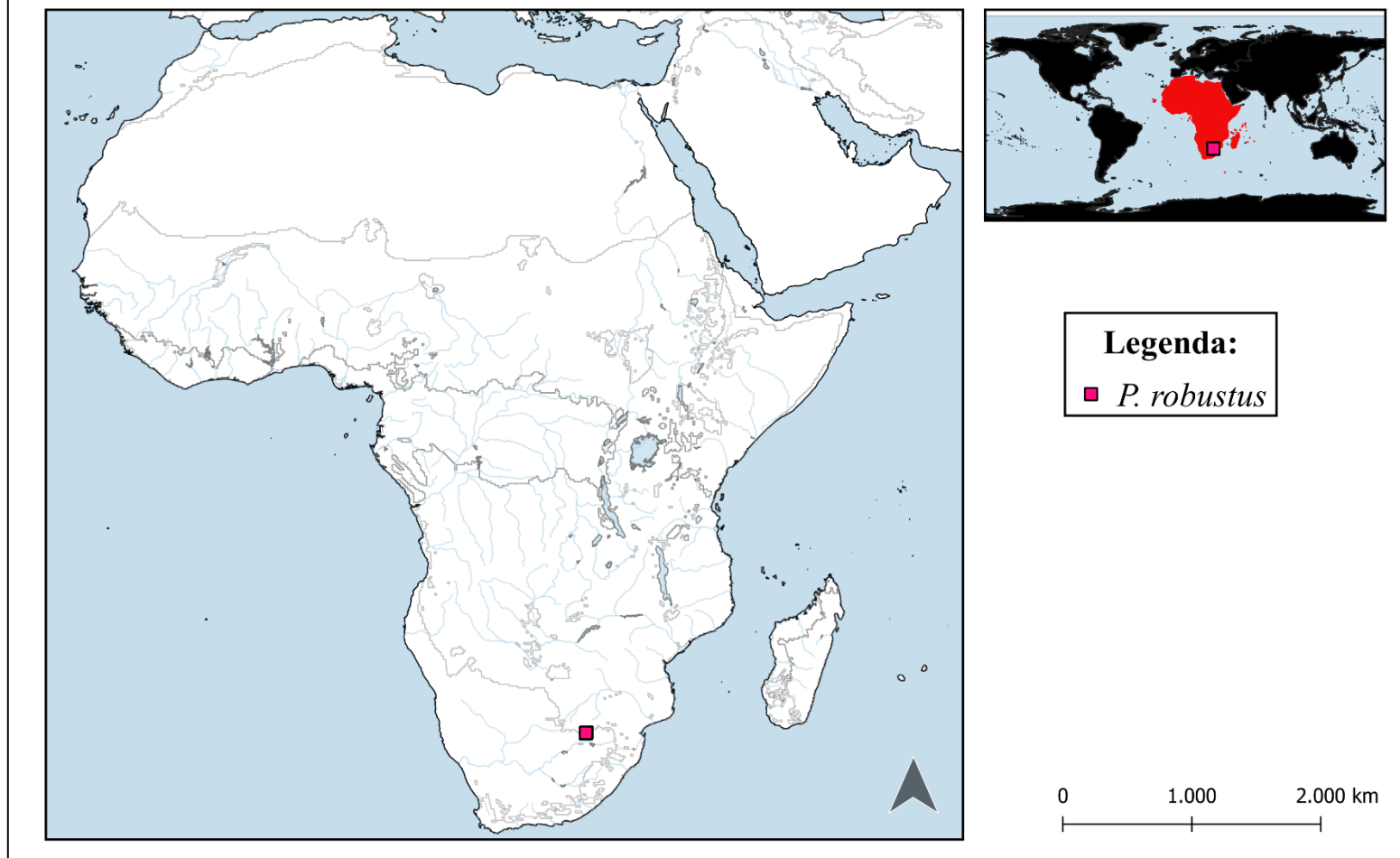


Figura B.26 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Paranthropus robustus*.

### Mapa de Dispersão: *Sahelanthropus tchadensis*

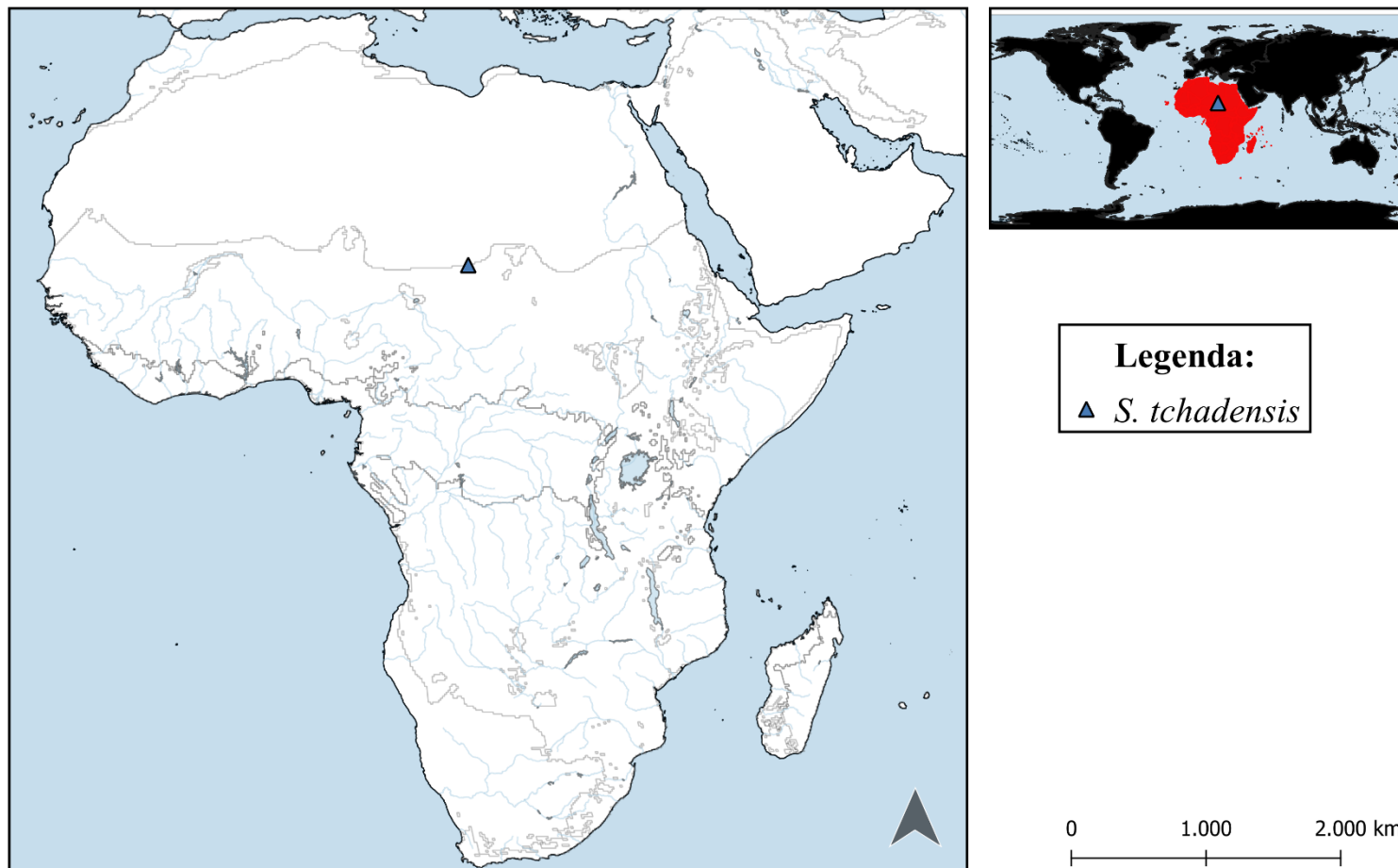


Figura B.27 – Mapa de dispersão dos espécimes de *Sahelanthropus tchadensis*.

## APÊNDICE C – RESULTADOS: TODAS AS ANÁLISES GERADAS

Nesse Apêndice, serão apresentados todos os resultados, que não foram expostos no trabalho, por demonstrarem baixas correlações. A ordem de exposição dos dados, está em acordo com a ordem disposta no corpo do Capítulo 4 da dissertação.

Tabela C.1 – Correlações das matrizes morfológicas cranianas com as matrizes geográficas e filogenéticas.

| Comparação                  |                                  | r     | p     | r <sup>2</sup> |
|-----------------------------|----------------------------------|-------|-------|----------------|
| Mc_6e_6v_var                | Gc_6e                            | 0,855 | 0,021 | 0,730          |
| Mc_8e_15v_100dados          | Gc_8e                            | 0,646 | 0,003 | 0,417          |
| Mc_8e_15v_100dados_MG       | Fc_PF2019_8e_15v_100dados        | 0,624 | 0,002 | 0,389          |
| Mc_8e_15v_100dados          | Fc_CP2021_8e_15v_100dados        | 0,622 | 0,003 | 0,387          |
| Mc_11e50dados_19v80dados    | Fc_PF2019_11e50dados_19v_80dados | 0,613 | 0,002 | 0,376          |
| Mc_11e50dados_19v80dados    | Fc_CP2021_11e50dados_19v80dados  | 0,609 | 0,002 | 0,371          |
| Mc_8e_15v_100dados          | Fc_PF2019_8e_15v_100dados        | 0,602 | 0,005 | 0,363          |
| Mc_11e50dados_19v80dados_MG | Fc_PF2019_11e50dados_19v_80dados | 0,600 | 0,002 | 0,360          |
| Mc_8e_15v_100dados_MG       | Fc_CP2021_8e_15v_100dados        | 0,563 | 0,006 | 0,317          |
| Mc_11e40dados_66v50dados    | Fc_CP2021_11e40dados_66v50dados  | 0,534 | 0,005 | 0,285          |
| Mc_11e50dados_19v80dados_MG | Fc_CP2021_11e50dados_19v80dados  | 0,482 | 0,003 | 0,232          |
| Mc_6e_6v_var_MG             | Fc_CP2021_6e_6v_var              | 0,464 | 0,064 | 0,215          |
| Mc_11e40dados_66v50dados    | Fc_PF2019_11e40dados_66v_50dados | 0,459 | 0,009 | 0,210          |
| Mc_6e_6v_var_MG             | Fc_PF2019_6e_6v_var              | 0,447 | 0,113 | 0,200          |
| Mc_11e40dados_66v50dados_MG | Fc_CP2021_11e40dados_66v50dados  | 0,413 | 0,003 | 0,170          |
| Mc_13e_22v_150var_MG        | Fc_CP2021_13e                    | 0,383 | 0,004 | 0,147          |
| Mc_13e_32v_100var_MG        | Fc_CP2021_13e                    | 0,354 | 0,003 | 0,125          |
| Mc_11e40dados_66v50dados_MG | Fc_PF2019_11e40dados_66v_50dados | 0,345 | 0,005 | 0,119          |
| Mc_13e_50v_50var_MG         | Fc_CP2021_13e                    | 0,333 | 0,004 | 0,111          |
| Mc_11e50dados_19v80dados    | Gc_11e50dados                    | 0,330 | 0,047 | 0,109          |
| Mc_13e_197v_MG              | Fc_CP2021_13e                    | 0,307 | 0,003 | 0,094          |
| Mc_13e_115v_10var_MG        | Fc_CP2021_13e                    | 0,302 | 0,001 | 0,091          |
| Mc_6e_6v_var                | Fc_CP2021_6e_6v_var              | 0,289 | 0,200 | 0,084          |
| Mc_13e_115v_10var           | Fc_CP2021_13e                    | 0,281 | 0,017 | 0,079          |
| Mc_13e_32v_100var           | Fc_CP2021_13e                    | 0,280 | 0,016 | 0,079          |
| Mc_13e_50v_50var            | Fc_CP2021_13e                    | 0,279 | 0,010 | 0,078          |
| Mc_13e_197v                 | Fc_CP2021_13e                    | 0,279 | 0,011 | 0,078          |
| Mc_6e_6v_var                | Fc_PF2019_6e_6v_var              | 0,279 | 0,232 | 0,078          |
| Mc_13e_22v_150var           | Fc_CP2021_13e                    | 0,272 | 0,012 | 0,074          |
| Mc_8e_15v_100dados_MG       | Gc_8e                            | 0,260 | 0,080 | 0,068          |
| Mc_13e_22v_150var_MG        | Fc_PF2019_13e                    | 0,253 | 0,031 | 0,064          |
| Mc_13e_12v_200var_MG        | Fc_CP2021_13e                    | 0,251 | 0,022 | 0,063          |
| Mc_13e_12v_200var           | Fc_CP2021_13e                    | 0,201 | 0,054 | 0,040          |
| Mc_13e_32v_100var_MG        | Fc_PF2019_13e                    | 0,198 | 0,060 | 0,039          |

|                             |               |        |       |       |
|-----------------------------|---------------|--------|-------|-------|
| Mc_13e_50v_50var_MG         | Fc_PF2019_13e | 0,181  | 0,067 | 0,033 |
| Mc_11e50dados_19v80dados_MG | Gc_11e50dados | 0,176  | 0,258 | 0,031 |
| Mc_13e_197v_MG              | Fc_PF2019_13e | 0,163  | 0,096 | 0,026 |
| Mc_13e_115v_10var_MG        | Fc_PF2019_13e | 0,160  | 0,101 | 0,026 |
| Mc_13e_115v_10var           | Fc_PF2019_13e | 0,158  | 0,103 | 0,025 |
| Mc_13e_197v                 | Fc_PF2019_13e | 0,158  | 0,113 | 0,025 |
| Mc_13e_32v_100var           | Fc_PF2019_13e | 0,155  | 0,119 | 0,024 |
| Mc_13e_50v_50var            | Fc_PF2019_13e | 0,155  | 0,123 | 0,024 |
| Mc_13e_22v_150var           | Fc_PF2019_13e | 0,150  | 0,113 | 0,023 |
| Mc_13e_12v_200var_MG        | Fc_PF2019_13e | 0,116  | 0,172 | 0,013 |
| Mc_13e_12v_200var           | Fc_PF2019_13e | 0,085  | 0,244 | 0,007 |
| Mc_11e40dados_66v50dados    | Gc_11e40dados | 0,012  | 0,411 | 0,000 |
| Mc_11e40dados_66v50dados_MG | Gc_11e40dados | -0,041 | 0,488 | 0,002 |
| Mc_13e_50v_50var            | Gc_13e        | -0,073 | 0,524 | 0,005 |
| Mc_13e_32v_100var           | Gc_13e        | -0,085 | 0,543 | 0,007 |
| Mc_13e_115v_10var           | Gc_13e        | -0,086 | 0,569 | 0,007 |
| Mc_13e_197v                 | Gc_13e        | -0,086 | 0,565 | 0,007 |
| Mc_13e_197v_MG              | Gc_13e        | -0,102 | 0,584 | 0,010 |
| Mc_13e_115v_10var_MG        | Gc_13e        | -0,116 | 0,583 | 0,013 |
| Mc_13e_50v_50var_MG         | Gc_13e        | -0,120 | 0,597 | 0,014 |
| Mc_13e_22v_150var           | Gc_13e        | -0,127 | 0,615 | 0,016 |
| Mc_13e_32v_100var_MG        | Gc_13e        | -0,133 | 0,666 | 0,018 |
| Mc_13e_12v_200var           | Gc_13e        | -0,139 | 0,648 | 0,019 |
| Mc_13e_12v_200var_MG        | Gc_13e        | -0,156 | 0,692 | 0,024 |
| Mc_13e_22v_150var_MG        | Gc_13e        | -0,179 | 0,775 | 0,032 |
| Mc_6e_6v_var_MG             | Gc_6e         | -0,261 | 0,728 | 0,068 |

---

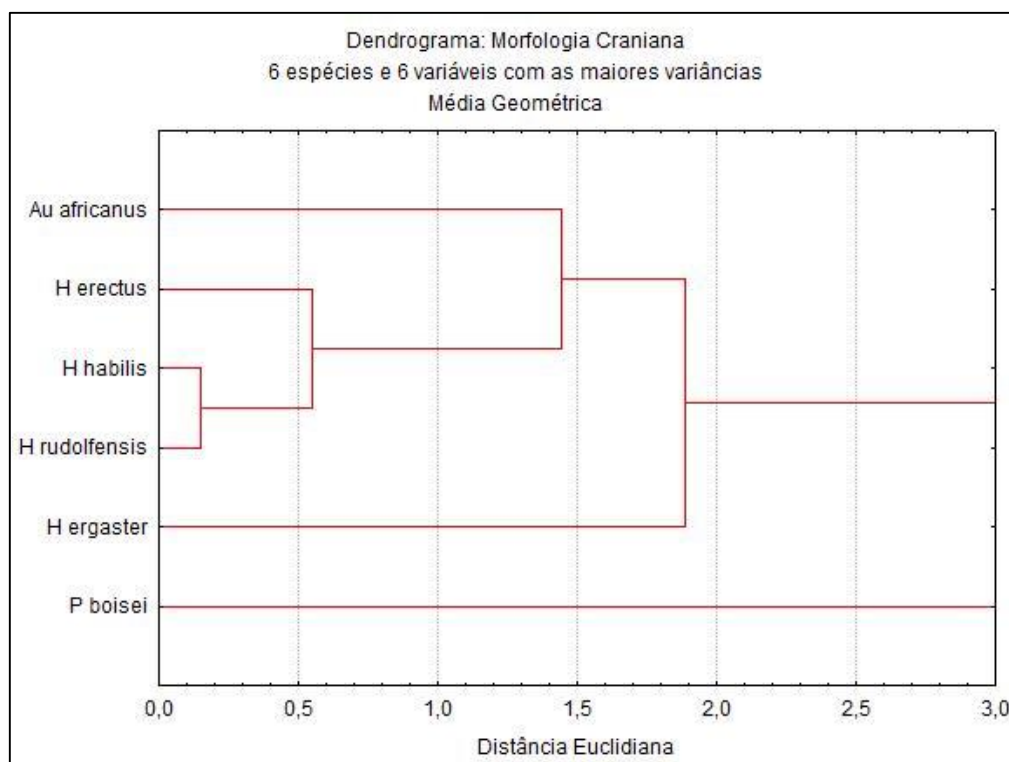


Figura C.1 – Dendrograma Mc\_6e\_6v\_var\_MG. Construído priorizando as variáveis com maiores variâncias e espécies com maior quantidade de medidas. Espécies com apenas uma medida original, foram excluídas. Os dados foram tratados por média geométrica.

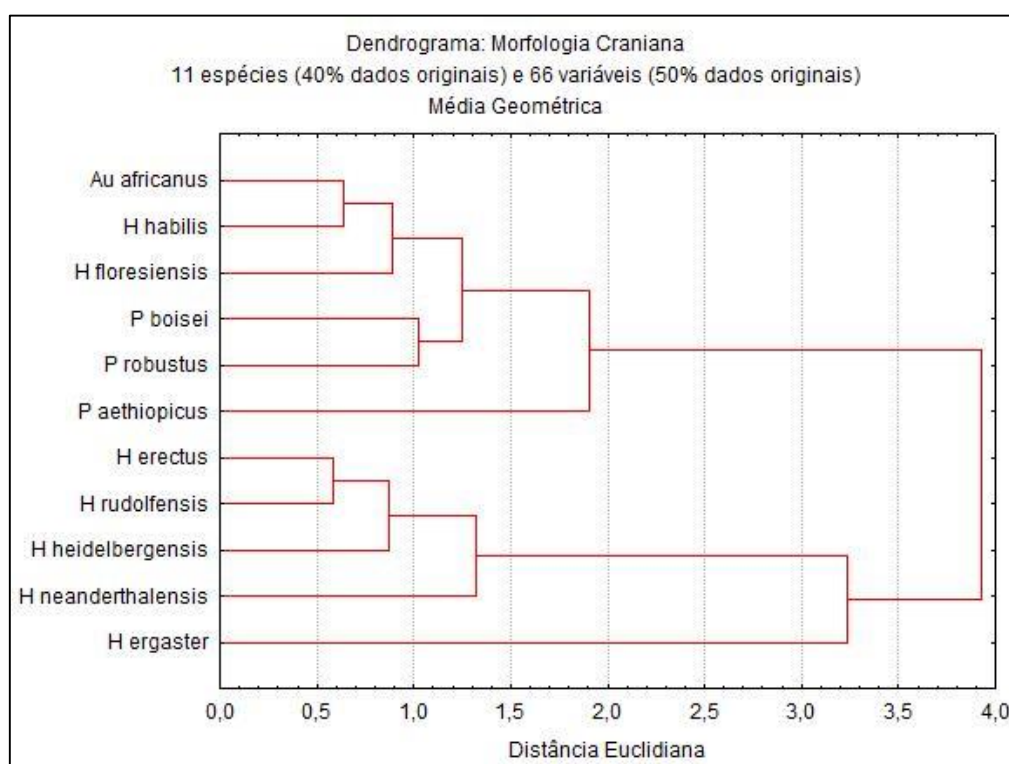


Figura C.2 – Dendrograma Mc\_11e40dados\_66v50dados\_MG. Construído priorizando as variáveis com mais de 50% dos dados originais e espécies com mais de 40% dos dados originais. Todos os dados foram tratados por média geométrica.

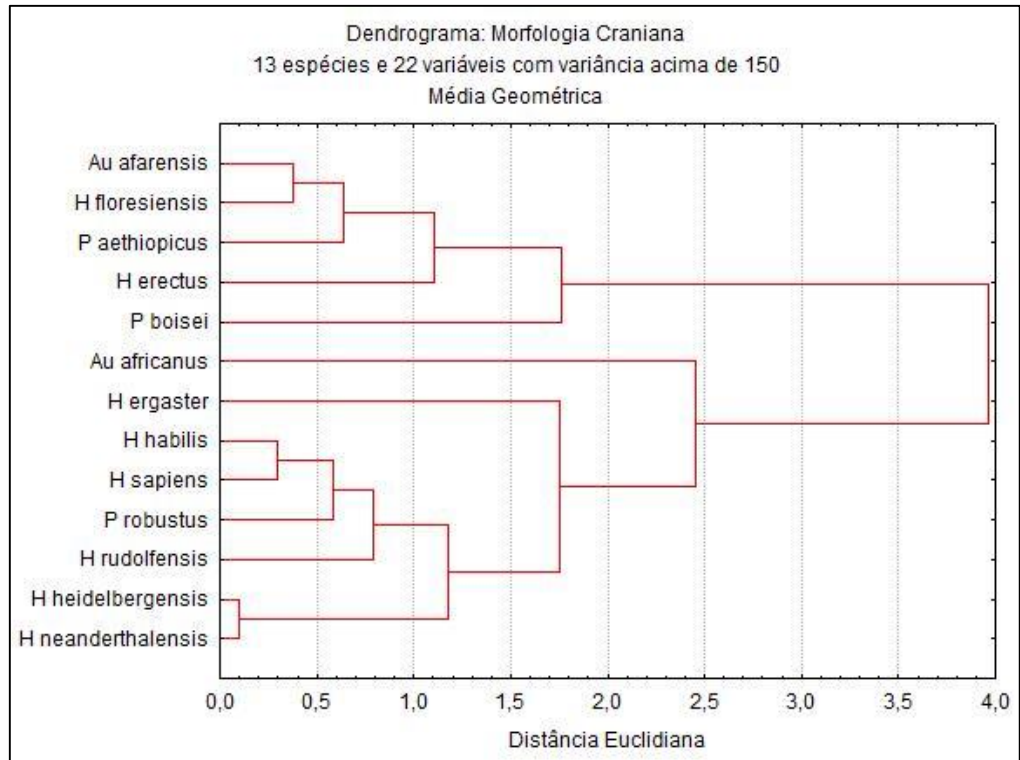


Figura C.3 – Dendrograma Mc\_13e\_22v\_150var\_MG. Construído priorizando as variáveis com mais de 150 de variância. Todas as espécies foram mantidas. Os dados foram tratados por média geométrica.

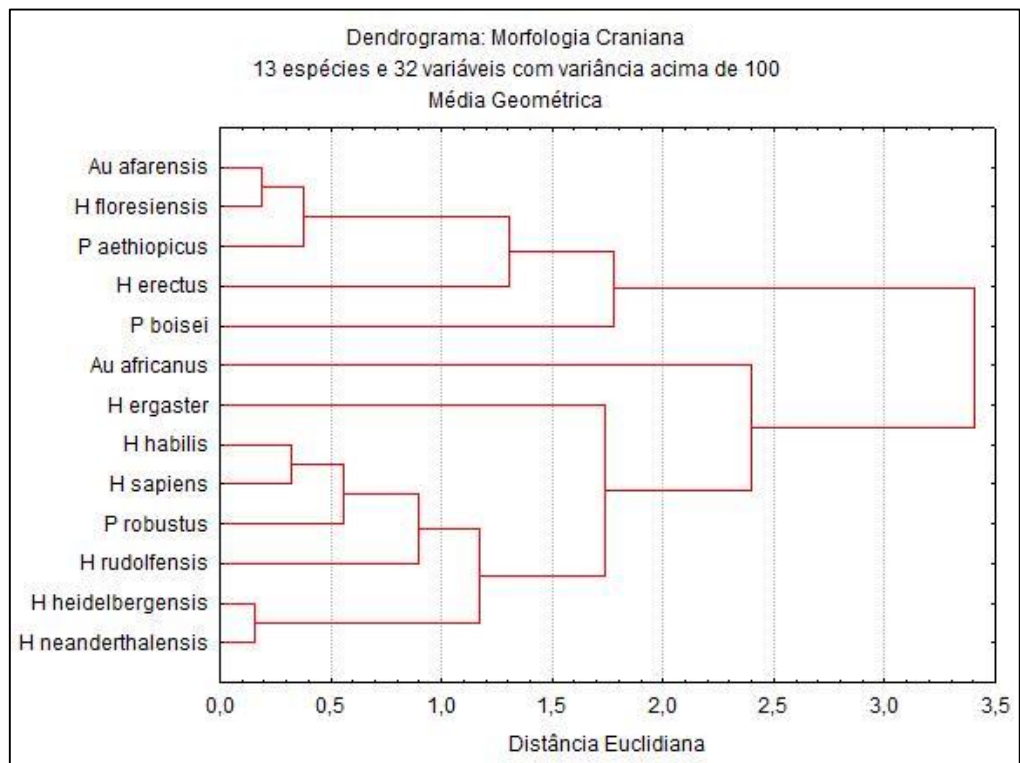


Figura C.4 – Dendrograma Mc\_13e\_32v\_100var\_MG. Construído priorizando as variáveis que apresentaram variância acima de 100. Todas as espécies foram mantidas. Os dados foram tratados por média geométrica.

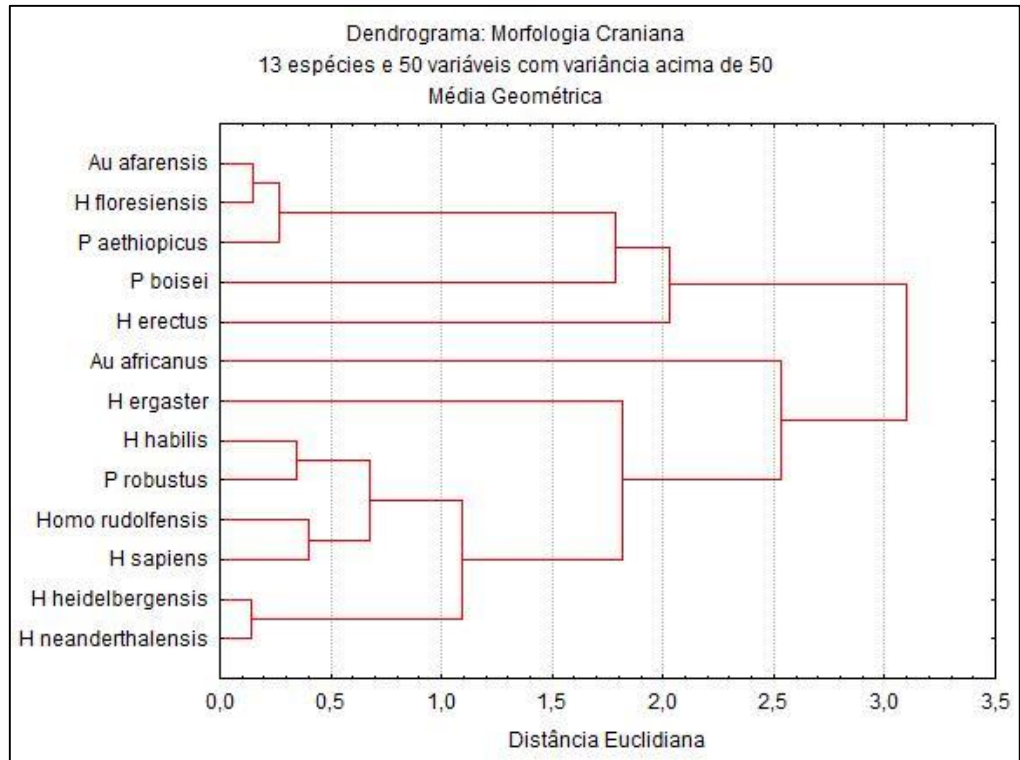


Figura C.5 – Dendrograma Mc\_13e\_50v\_50var\_MG. Construído priorizando as variáveis que apresentavam variância acima de 50. Todas as espécies foram mantidas. Os dados foram tratados por média geométrica.

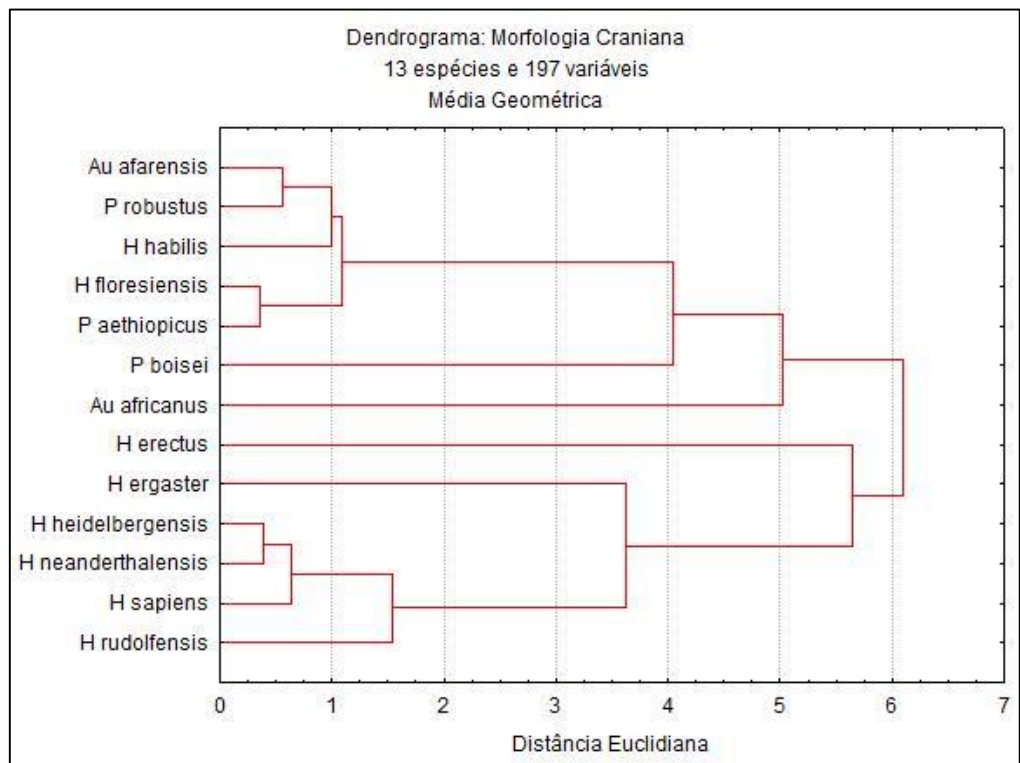


Figura C.6 – Dendrograma Mc\_13e\_197v\_MG. Construído priorizando todas as variáveis e todas as espécies. Todos os dados foram tratados por média geométrica.

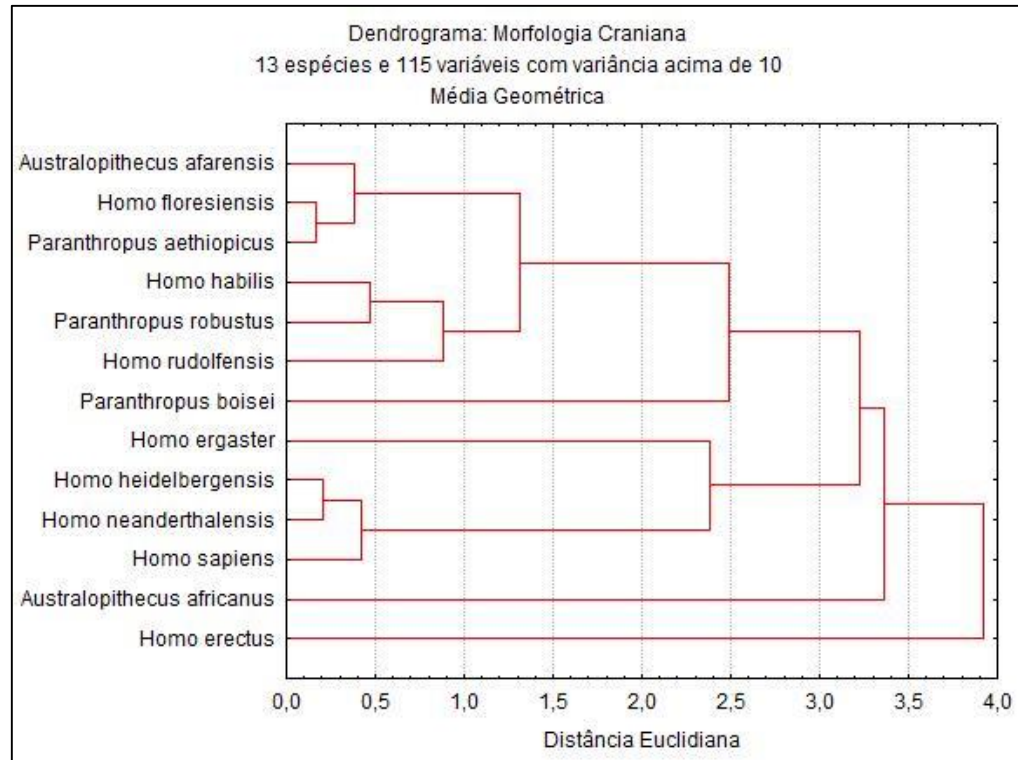


Figura C.7 – Dendrograma Mc\_13e\_115v\_10var\_MG. Construído priorizando as variáveis que apresentavam variância acima de 10. Todas as espécies foram mantidas. Os dados foram tratados por média geométrica.

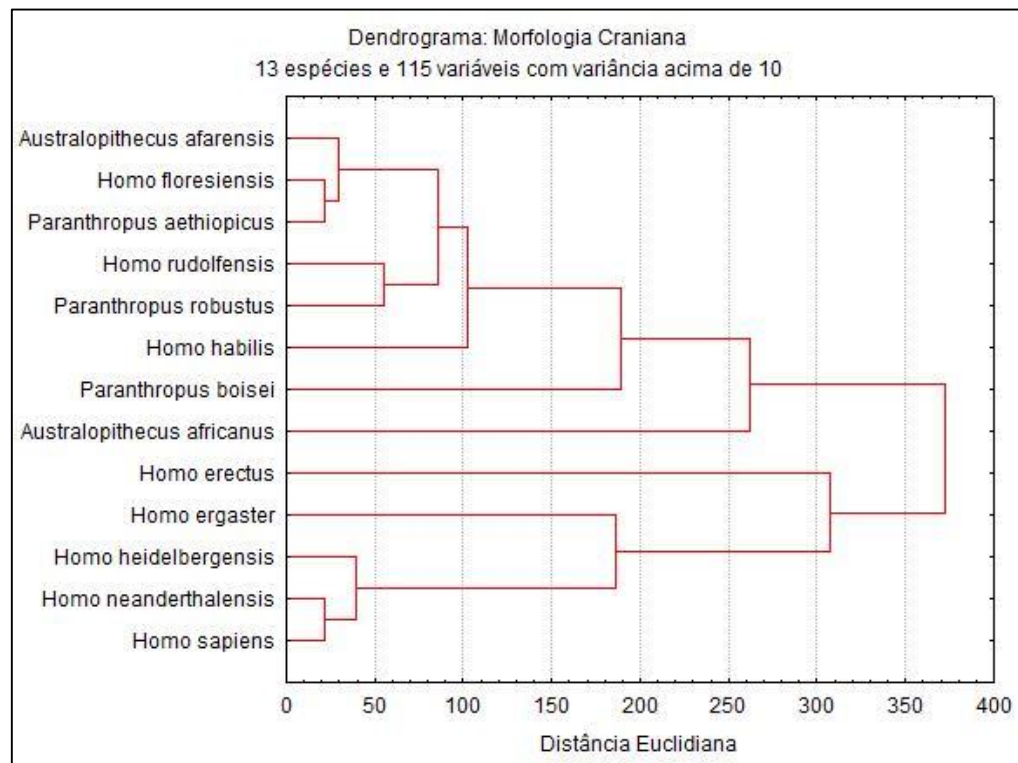


Figura C.8 – Dendrograma Mc\_13e\_115v\_10var. Construído priorizando as variáveis que apresentavam variância acima de 10. Todas as espécies foram mantidas.

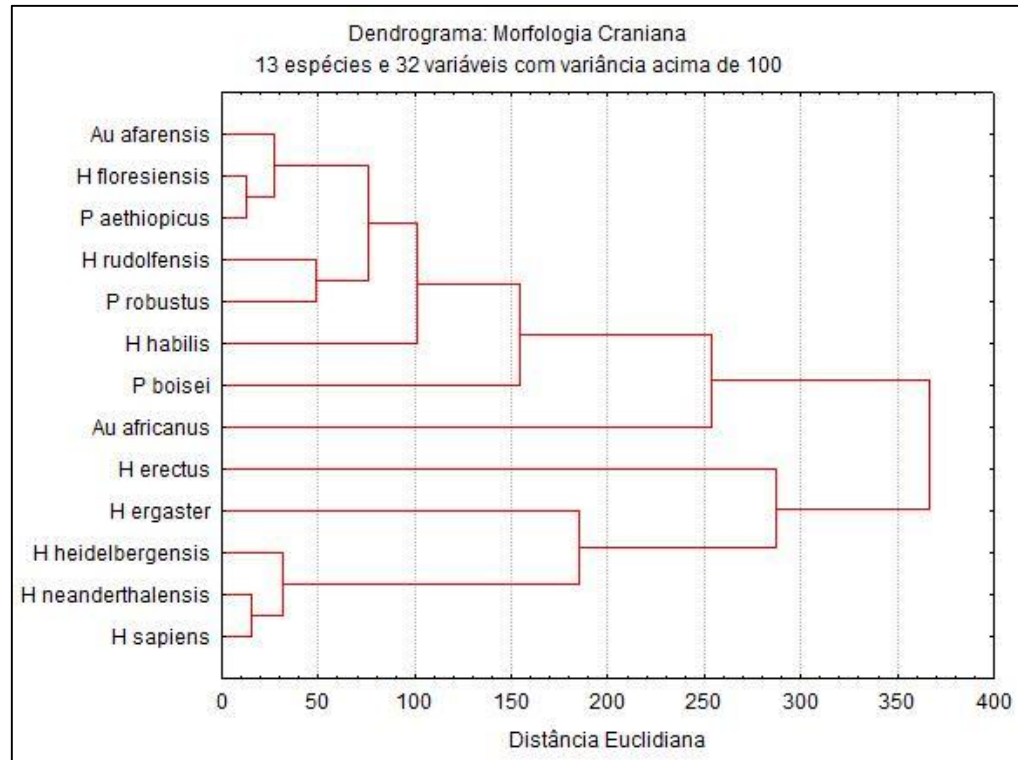


Figura C.9 – Dendrograma Mc\_13e\_32v\_100var. Construído priorizando as variáveis que apresentaram variância acima de 100. Todas as espécies foram mantidas.

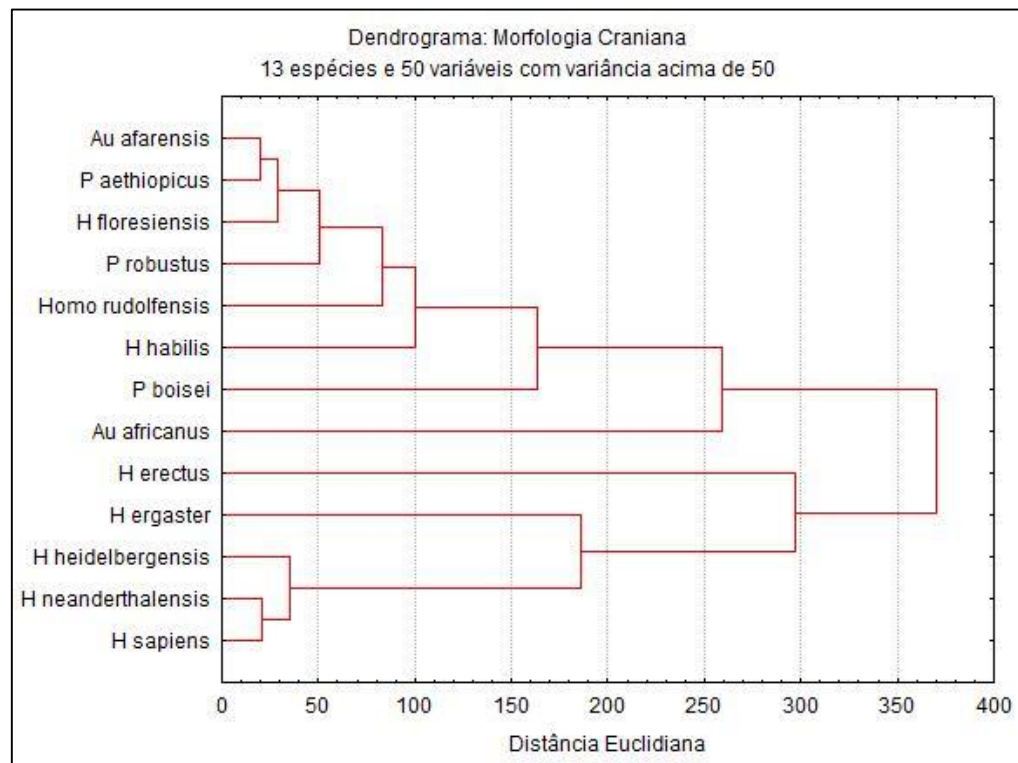


Figura C.10 – Dendrograma Mc\_13e\_50v\_50var. Construído priorizando as variáveis que apresentavam variância acima de 50. Todas as espécies foram mantidas.

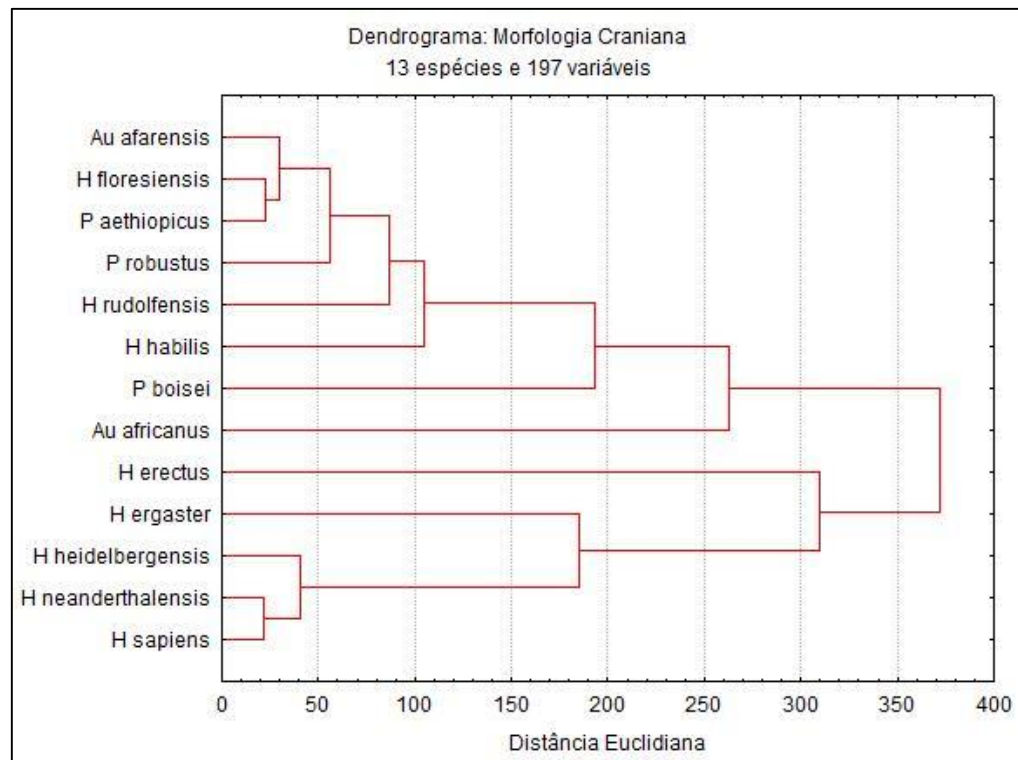


Figura C.11 – Dendrograma Mc\_13e\_197v. Construído priorizando todas as variáveis e todas as espécies.

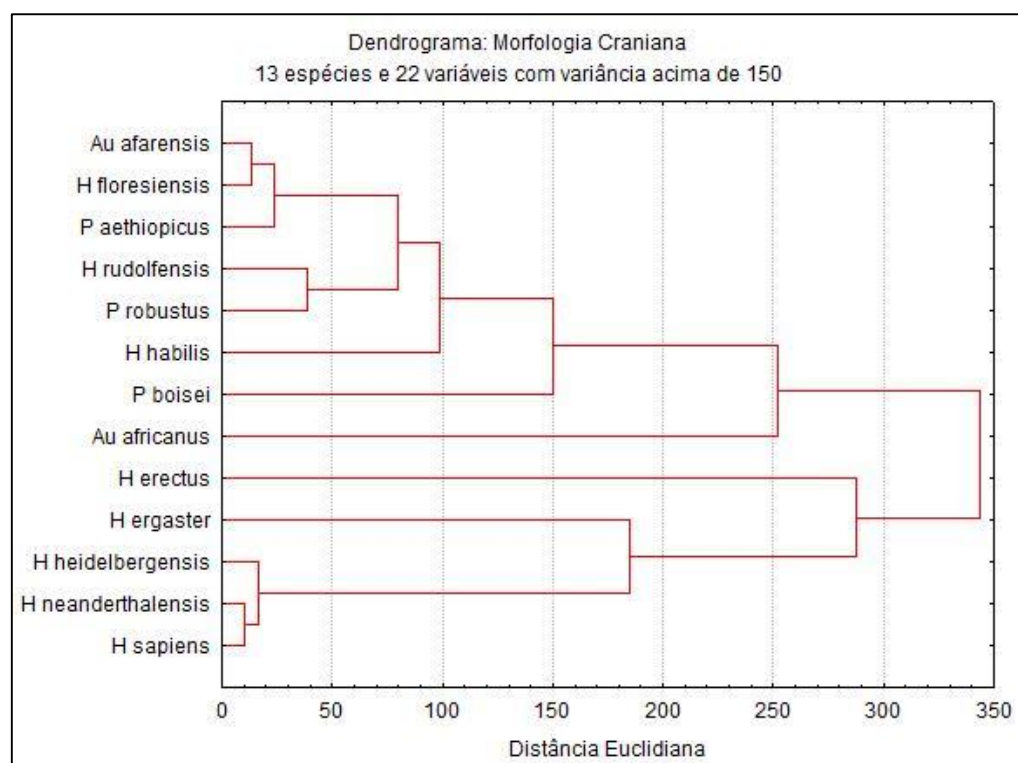


Figura C.12 – Dendrograma Mc\_13e\_22v\_150var. Construído priorizando as variáveis com mais de 150 de variância. Todas as espécies foram mantidas.

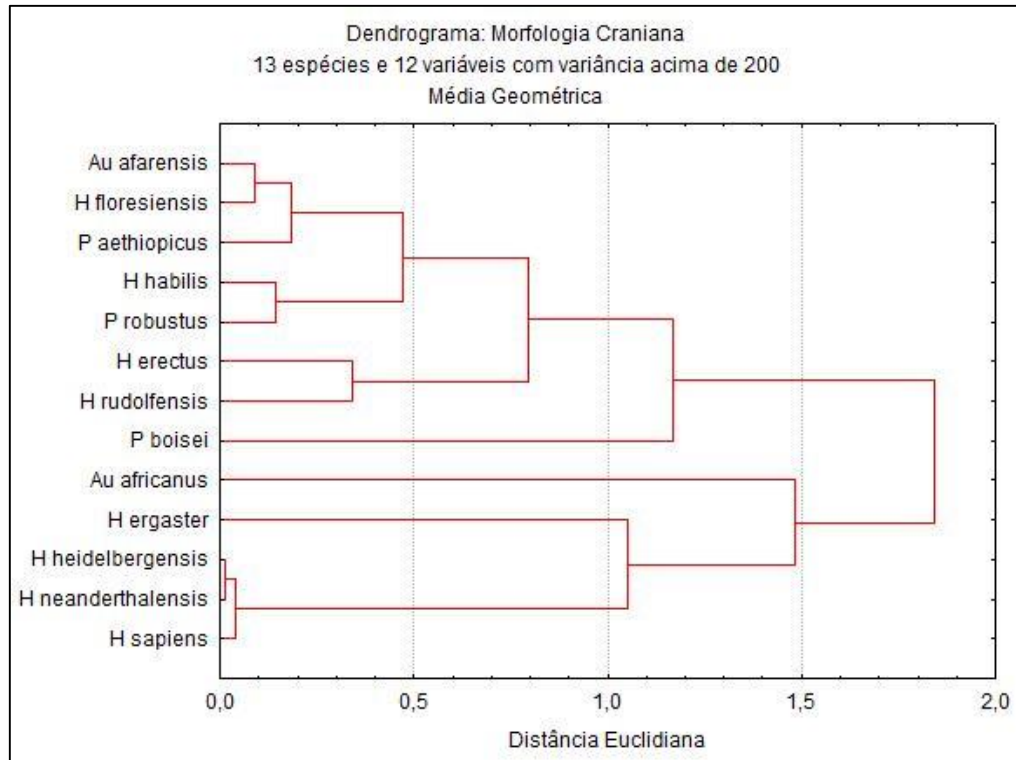


Figura C.13 – Dendrograma Mc\_13e\_12v\_200var\_MG. Construído priorizando as variáveis com variância acima de 200. Todas as espécies foram mantidas. Os dados foram tratados por média geométrica.

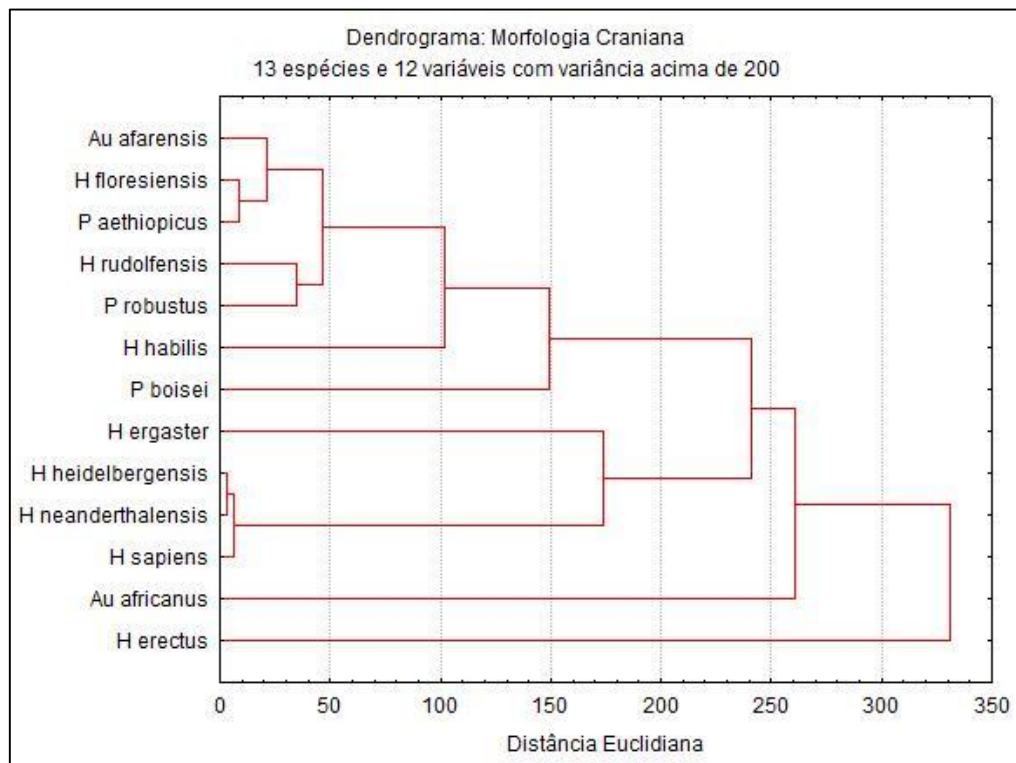


Figura C.14 – Dendrograma Mc\_13e\_12v\_200var. Construído priorizando as variáveis com variância acima de 200. Todas as espécies foram mantidas.

Tabela C.2 – Correlações das matrizes morfológicas de dentes mandibulares com as matrizes geográficas e filogenéticas.

| Comparação               |                      | r      | p     | r <sup>2</sup> |
|--------------------------|----------------------|--------|-------|----------------|
| Mdmd_11e_23v_100dados    | Fdmd_PF2019_11e      | 0,722  | 0,001 | 0,522          |
| Mdmd_6e_40v_100dados     | Fdmd_PF2019_6e       | 0,719  | 0,011 | 0,517          |
| Mdmd_6e_40v_100dados     | Fdmd_CP2021_6e       | 0,698  | 0,011 | 0,488          |
| Mdmd_6e_40v_100dados_MG  | Fdmd_PF2019_6e       | 0,670  | 0,014 | 0,449          |
| Mdmd_6e_40v_100dados_MG  | Fdmd_CP2021_6e       | 0,664  | 0,014 | 0,440          |
| Mdmd_7e_22v_200var       | Fdmd_PF2019_7e       | 0,649  | 0,016 | 0,421          |
| Mdmd_7e_22v_200var       | Fdmd_CP2021_7e       | 0,548  | 0,025 | 0,301          |
| Mdmd_11e_23v_100dados    | Fdmd_CP2021_11e      | 0,537  | 0,004 | 0,289          |
| Mdmd_13e_23v_100dados    | Fdmd_CP2021_13e_23v  | 0,535  | 0,006 | 0,286          |
| Mdmd_11e_23v_100dados_MG | Fdmd_PF2019_11e      | 0,491  | 0,010 | 0,241          |
| Mdmd_19e_32v             | Fdmd_CP2021_19e_32v  | 0,430  | 0,002 | 0,185          |
| Mdmd_15e_10v_100dados    | Fdmd_CP2021_15e_10v  | 0,430  | 0,010 | 0,185          |
| Mdmd_13e_10v_100dados    | Fdmd_CP2021_13e_10v  | 0,429  | 0,005 | 0,184          |
| Mdmd_16e_32v             | Fdmd_CP2021_16e_32v  | 0,421  | 0,003 | 0,177          |
| Mdmd_11e_23v_100dados_MG | Fdmd_CP2021_11e      | 0,410  | 0,011 | 0,168          |
| Mdmd_13e_23v_100dados_MG | Fdmd_CP2021_13e_23v  | 0,407  | 0,018 | 0,165          |
| Mdmd_19e_32v_MG          | Fdmd_CP2021_19e_32v  | 0,378  | 0,004 | 0,143          |
| Mdmd_16e_32v_MG          | Fdmd_CP2021_16e_32v  | 0,372  | 0,002 | 0,139          |
| Mdmd_15e_10v_100dados_MG | Fdmd_CP2021_15e_10v  | 0,361  | 0,011 | 0,130          |
| Mdmd_13e_10v_100dados_MG | Fdmd_CP2021_13e_10v  | 0,356  | 0,013 | 0,127          |
| Mdmd_19e_32v             | Gdmd_19e             | 0,175  | 0,126 | 0,030          |
| Mdmd_13e_23v_100dados    | Gdmd_13e_23v         | 0,160  | 0,151 | 0,026          |
| Mdmd_11e_23v_100dados    | Gdmd_11e             | 0,158  | 0,142 | 0,025          |
| Mdmd_16e_32v             | Gdmd_16e             | 0,154  | 0,148 | 0,024          |
| Mdmd_6e_40v_100dados_MG  | Gdmd_6e              | 0,148  | 0,293 | 0,022          |
| Mdmd_6e_40v_100dados     | Gdmd_6e              | 0,133  | 0,300 | 0,018          |
| Mdmd_20e_172v            | Fdmd_CP2021_20e_172v | 0,107  | 0,226 | 0,011          |
| Mdmd_17e_172v            | Fdmd_CP2021_17e_172v | 0,107  | 0,209 | 0,011          |
| Mdmd_13e_10v_100dados    | Gdmd_13e_10v         | 0,082  | 0,240 | 0,007          |
| Mdmd_15e_10v_100dados    | Gdmd_15e             | 0,082  | 0,273 | 0,007          |
| Mdmd_20e_172v_MG         | Fdmd_CP2021_20e_172v | 0,081  | 0,241 | 0,007          |
| Mdmd_17e_172v_MG         | Fdmd_CP2021_17e_172v | 0,068  | 0,313 | 0,005          |
| Mdmd_13e_23v_100dados_MG | Gdmd_13e_23v         | 0,054  | 0,291 | 0,003          |
| Mdmd_7e_22v_200var_MG    | Fdmd_PF2019_7e       | 0,046  | 0,351 | 0,002          |
| Mdmd_11e_23v_100dados_MG | Gdmd_11e             | 0,045  | 0,341 | 0,002          |
| Mdmd_7e_22v_200var_MG    | Fdmd_CP2021_7e       | 0,031  | 0,403 | 0,001          |
| Mdmd_7e_22v_200var       | Gdmd_7e              | 0,023  | 0,439 | 0,001          |
| Mdmd_19e_32v_MG          | Gdmd_19e             | 0,005  | 0,452 | 0,000          |
| Mdmd_16e_32v_MG          | Gdmd_16e             | -0,030 | 0,557 | 0,001          |
| Mdmd_15e_10v_100dados_MG | Gdmd_15e             | -0,082 | 0,645 | 0,007          |
| Mdmd_13e_10v_100dados_MG | Gdmd_13e_10v         | -0,083 | 0,636 | 0,007          |
| Mdmd_20e_172v_MG         | Gdmd_20e             | -0,130 | 0,707 | 0,017          |
| Mdmd_17e_172v_MG         | Gdmd_17e             | -0,139 | 0,727 | 0,019          |
| Mdmd_20e_172v            | Gdmd_20e             | -0,146 | 0,756 | 0,021          |

|                       |          |        |       |       |
|-----------------------|----------|--------|-------|-------|
| Mdmd_17e_172v         | Gdmd_17e | -0,146 | 0,745 | 0,021 |
| Mdmd_7e_22v_200var_MG | Gdmd_7e  | -0,343 | 0,850 | 0,117 |

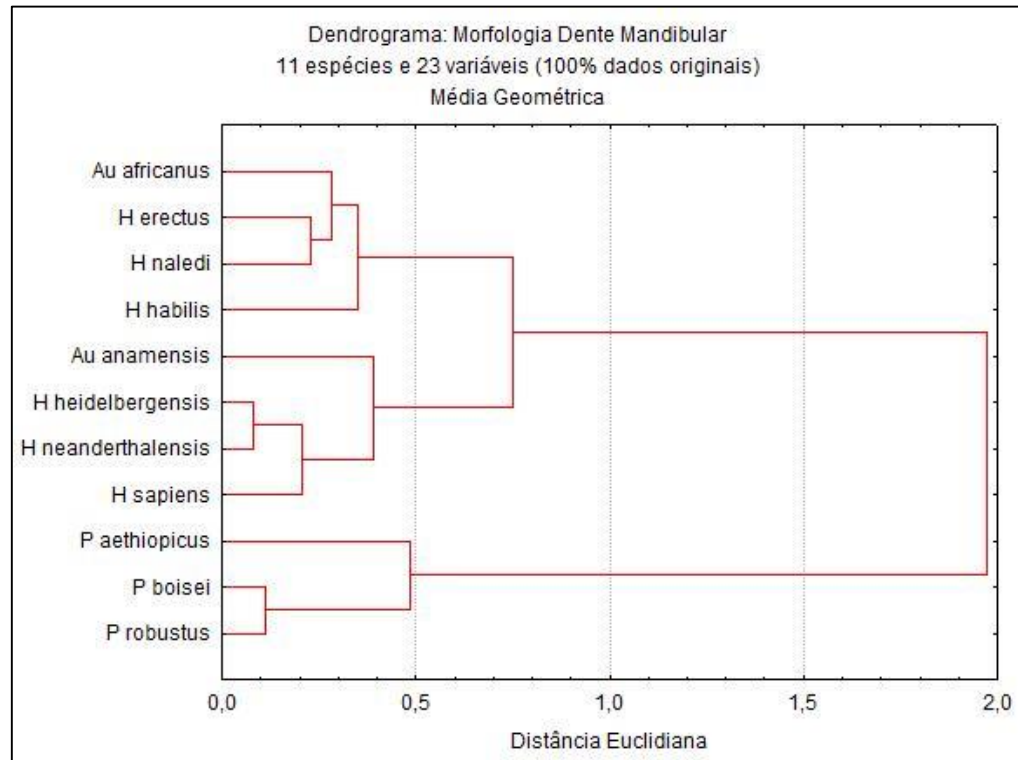


Figura C.15 – Dendrograma Mdmd\_11e\_23v\_100dados\_MG. Construído priorizando as variáveis com mais de 80% dos dados originais. Foram selecionadas apenas as espécies que não apresentavam dados faltantes. As espécies símias foram excluídas. Os dados foram tratados por média geométrica.

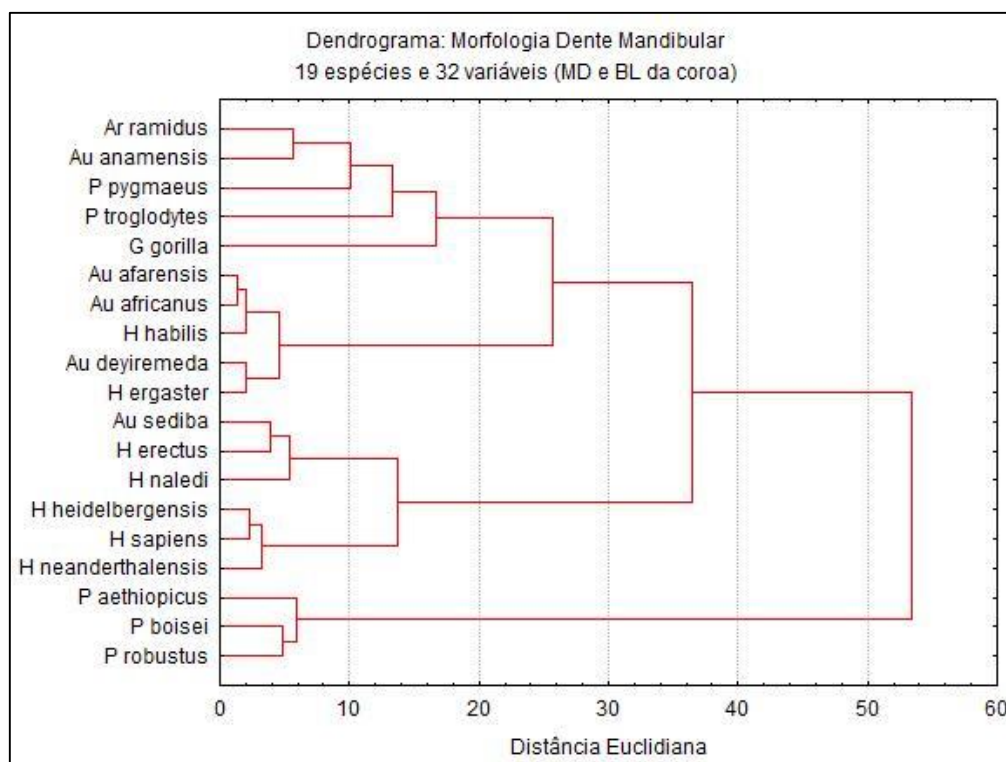


Figura C.16 – Dendrograma Mdmd\_19e\_32v. Construído priorizando as variáveis Mesiodistal e Bucolingual da coroa. Essas são as variáveis com maior quantidade de dados originais. *H. rudolfensis* foi retirada, pois não apresentava medidas nessas variáveis.

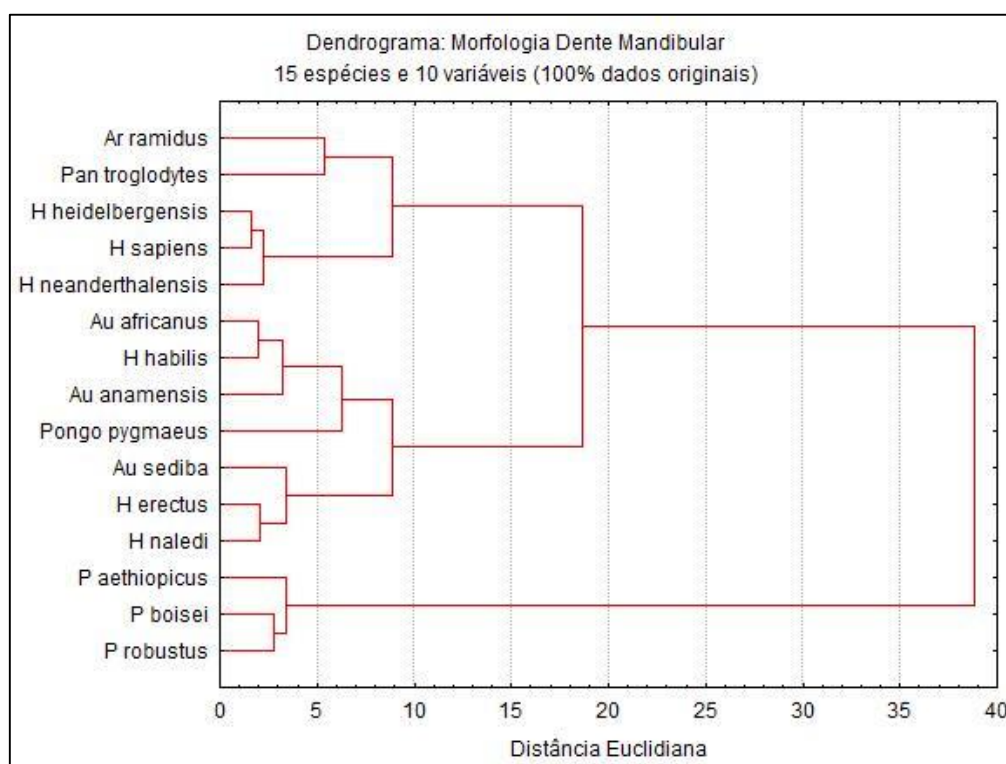


Figura C.17 – Dendrograma Mdmd\_15e\_10v\_100dados. Construído priorizando as variáveis dos símios. As espécies com mais de 60% de dados faltantes foram excluídas. Por último foram selecionadas apenas as variáveis com todos os dados originais.

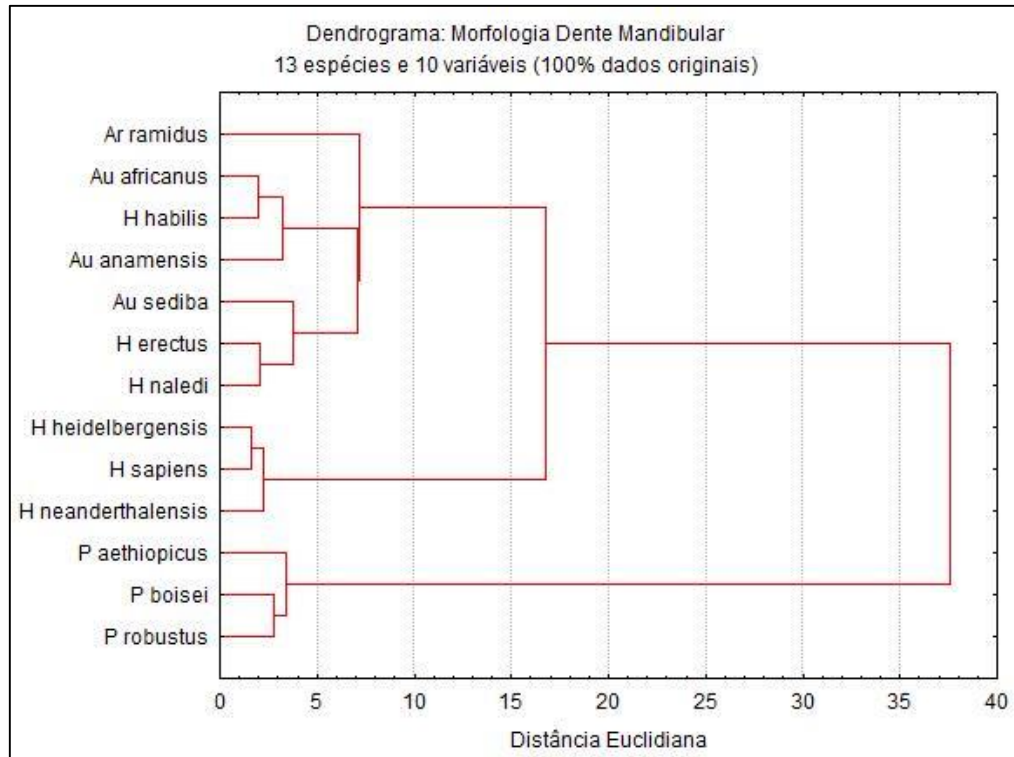


Figura C.18 – Dendrograma Mdmd\_13e\_10v\_100dados. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmd\_15e\_10v\_100dados. Contudo, nessa matriz base, os símios foram excluídos.

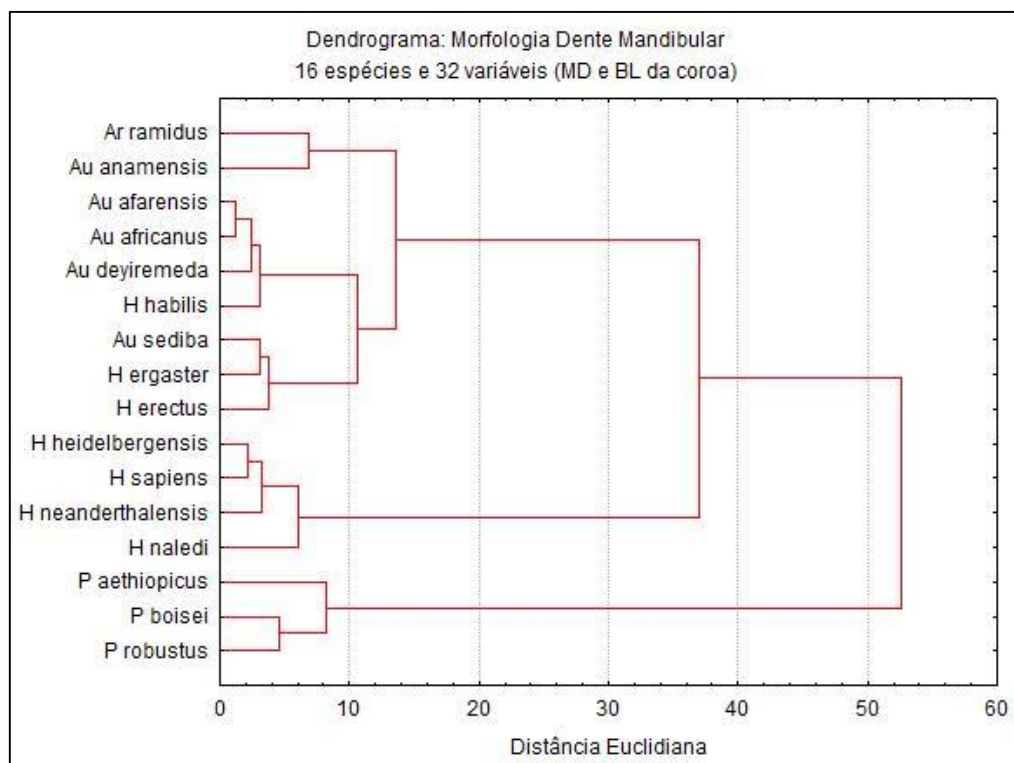


Figura C.19 – Dendrograma Mdmd\_16e\_32v. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmd\_19e\_32v. Contudo, para essa matriz base, foram retirados os símios.

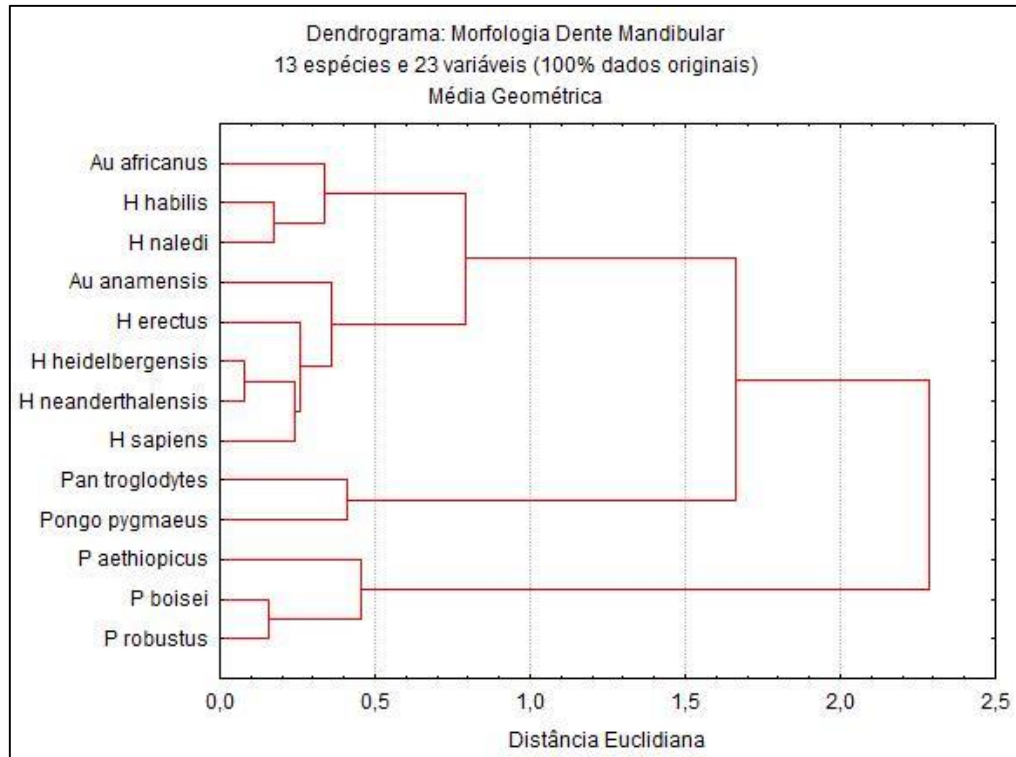


Figura C.20 – Dendrograma Mdmd\_13e\_23v\_100dados\_MG. Construído priorizando as variáveis dos símios com mais de 80% dos dados originais. Após, foram selecionadas as espécies que apresentavam todos os dados originais. Os dados foram tratados por média geométrica.

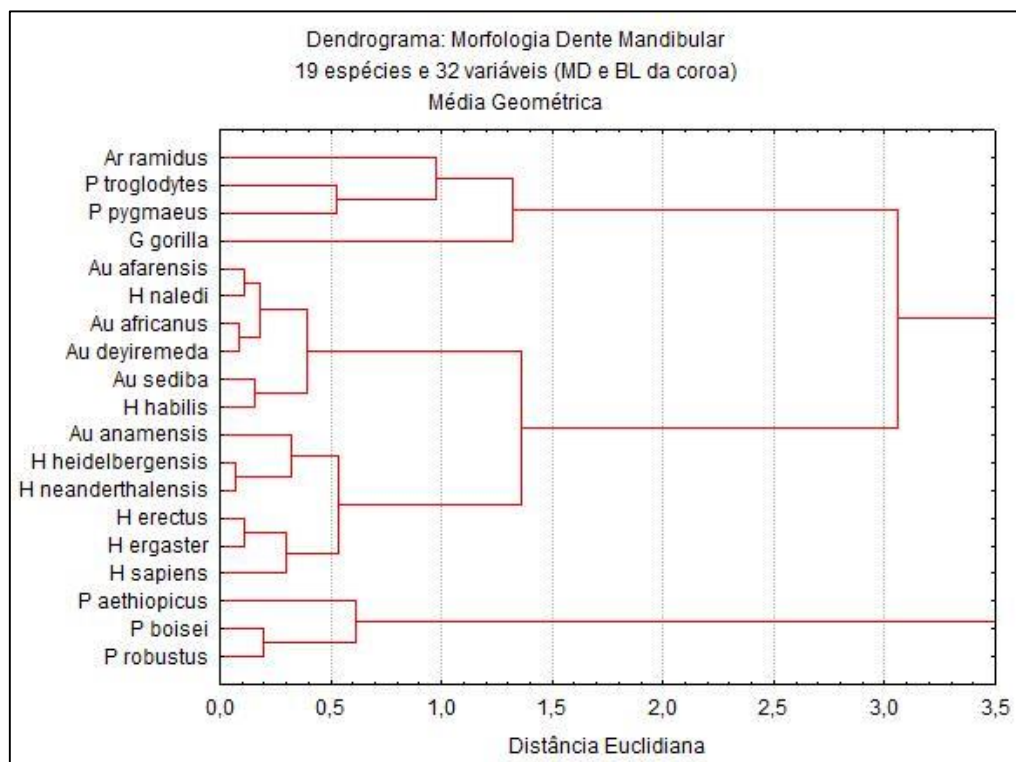


Figura C.21 – Dendrograma Mdmd\_19e\_32v\_MG. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmd\_19e\_32v. A diferença, é que para essa matriz base, os dados foram tratados por média geométrica.

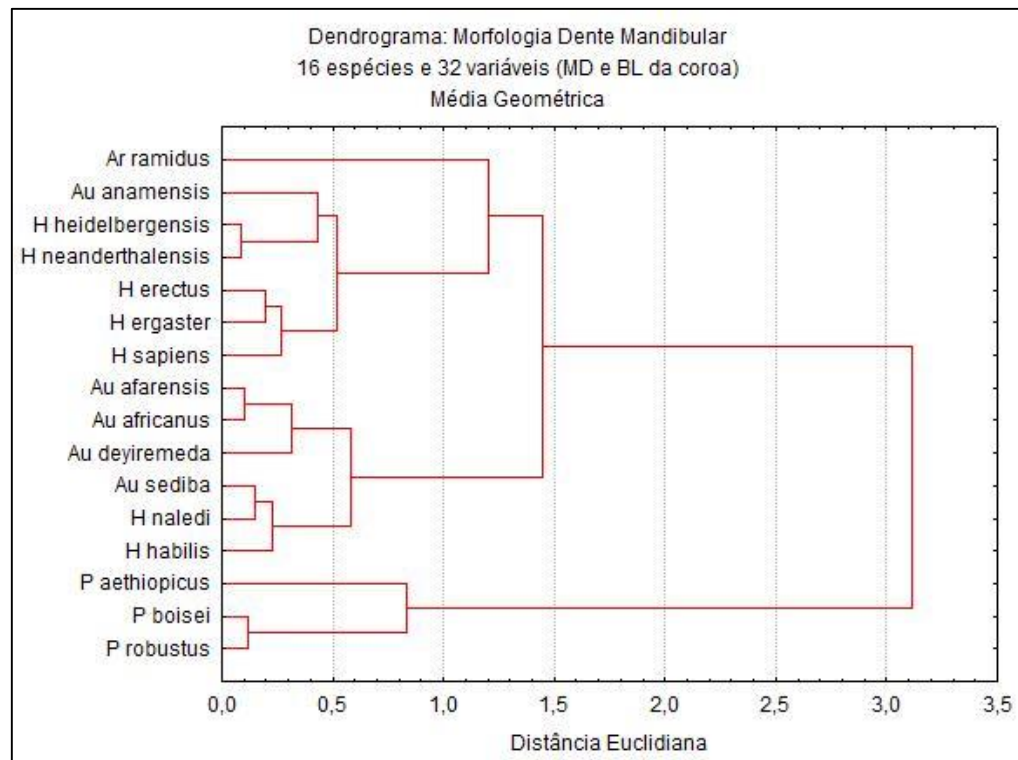


Figura C.22 – Dendrograma Mdmd\_16e\_32v\_MG. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmd\_19e\_32v. Contudo, para essa matriz base, foram retirados os símios e os dados foram tratados por média geométrica.

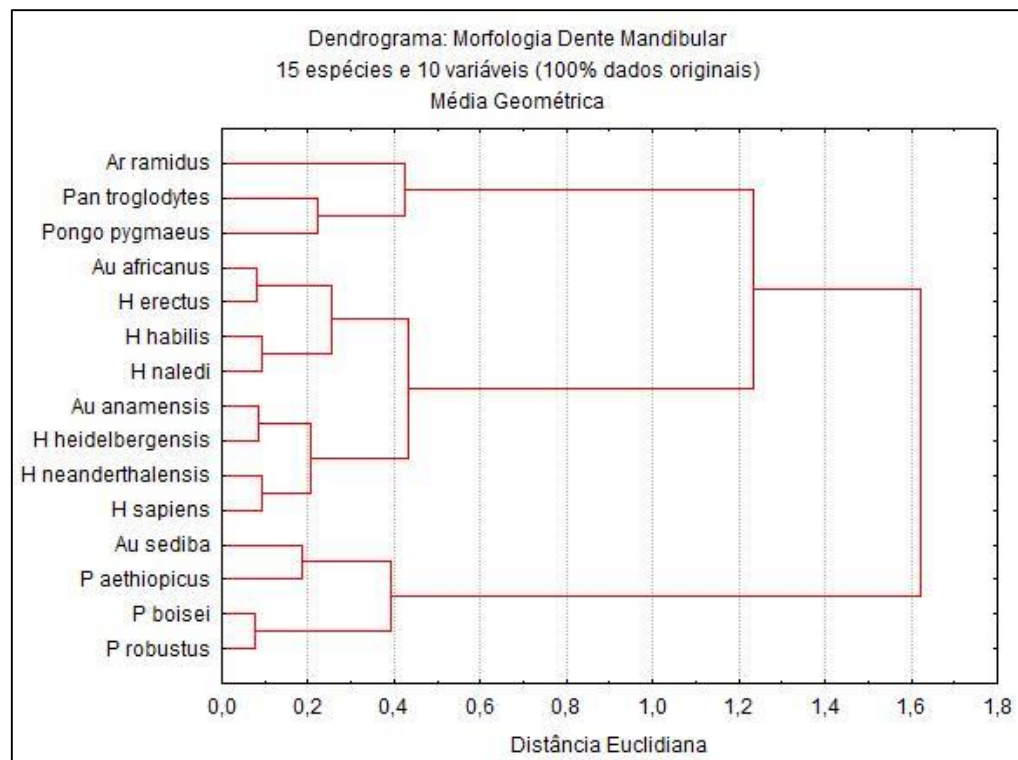


Figura C.23 – Dendrograma Mdmd\_15e\_10v\_100dados\_MG. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmd\_15e\_10v\_100dados. Contudo, para essa matriz base, os dados foram tratados por média geométrica.

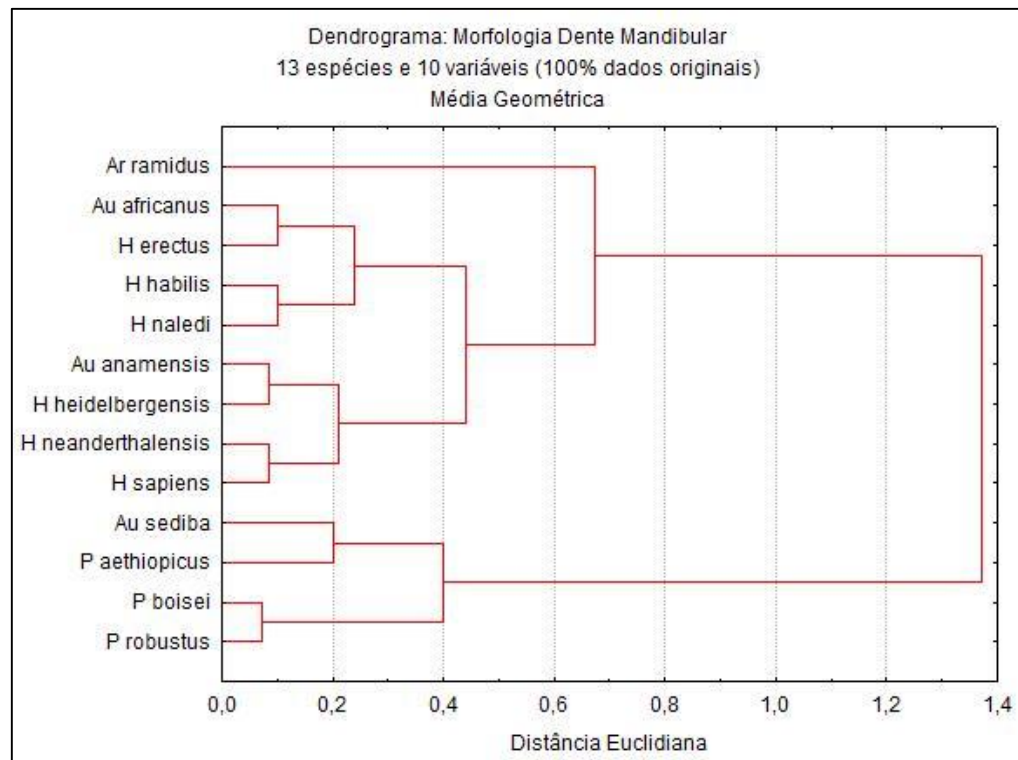


Figura C.24 – Dendrograma Mdmd\_13e\_10v\_100dados\_MG. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmd\_13e\_10v\_100dados. Contudo, para essa matriz base, os dados foram tratados por média geométrica.

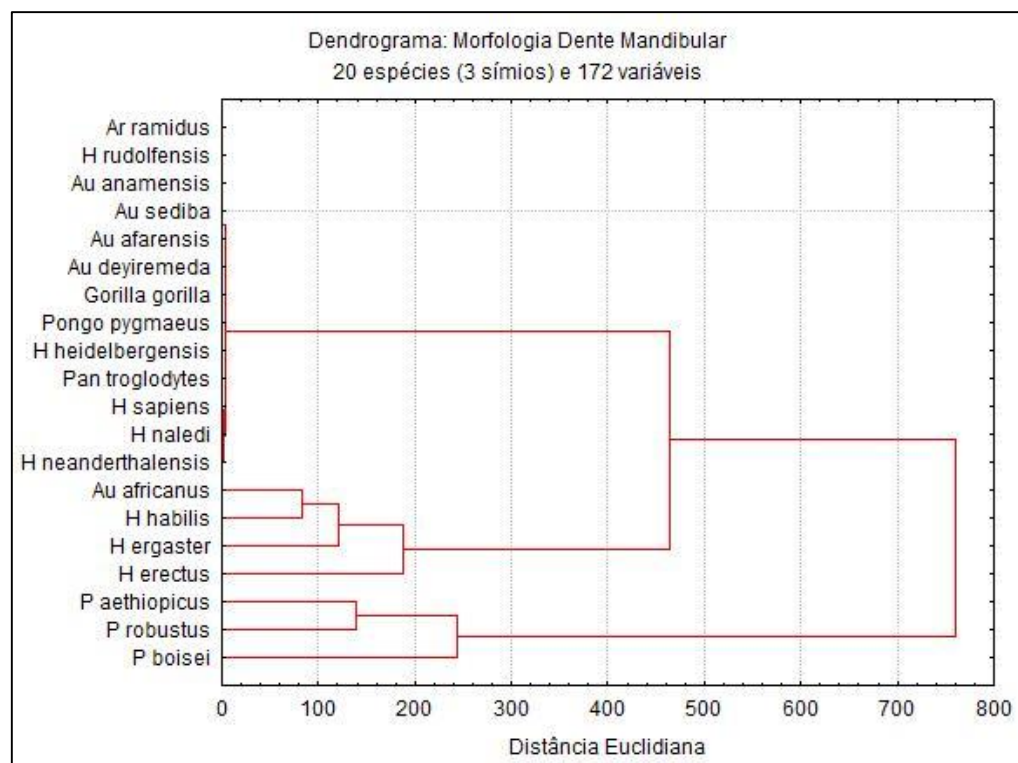


Figura C.25 – Dendrograma Mdmd\_20e\_172v. Construído priorizando todas as variáveis e todas as espécies.

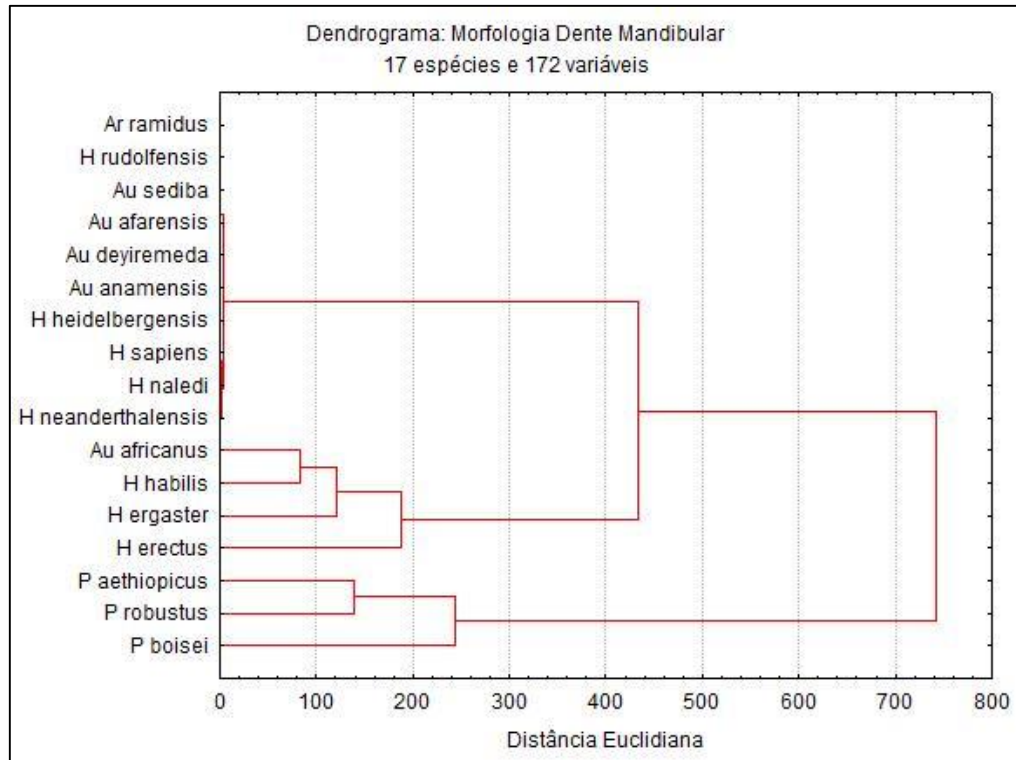


Figura C.26 – Dendrograma Mdmd\_17e\_172v. Construído priorizando todas as variáveis e todas as espécies. Contudo, nessa matriz base, os símios foram excluídos.

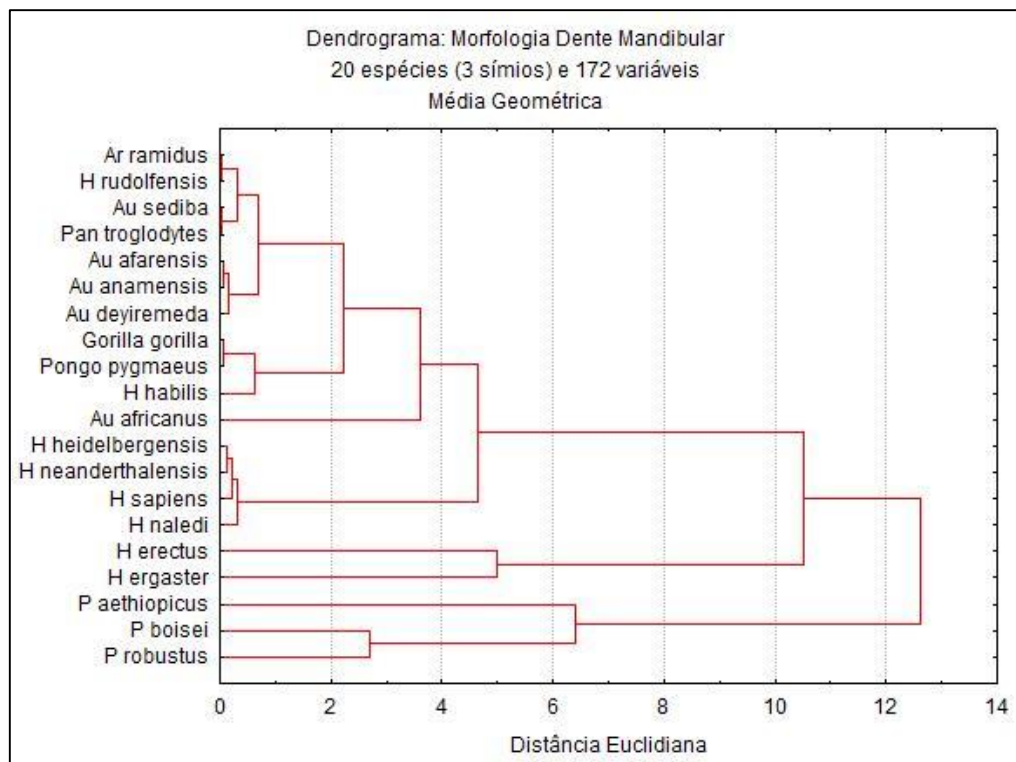


Figura C.27 – Dendrograma Mdmd\_20e\_172v\_MG. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmd\_20e\_172v. Contudo, para essa matriz base, os dados foram tratados por média geométrica.

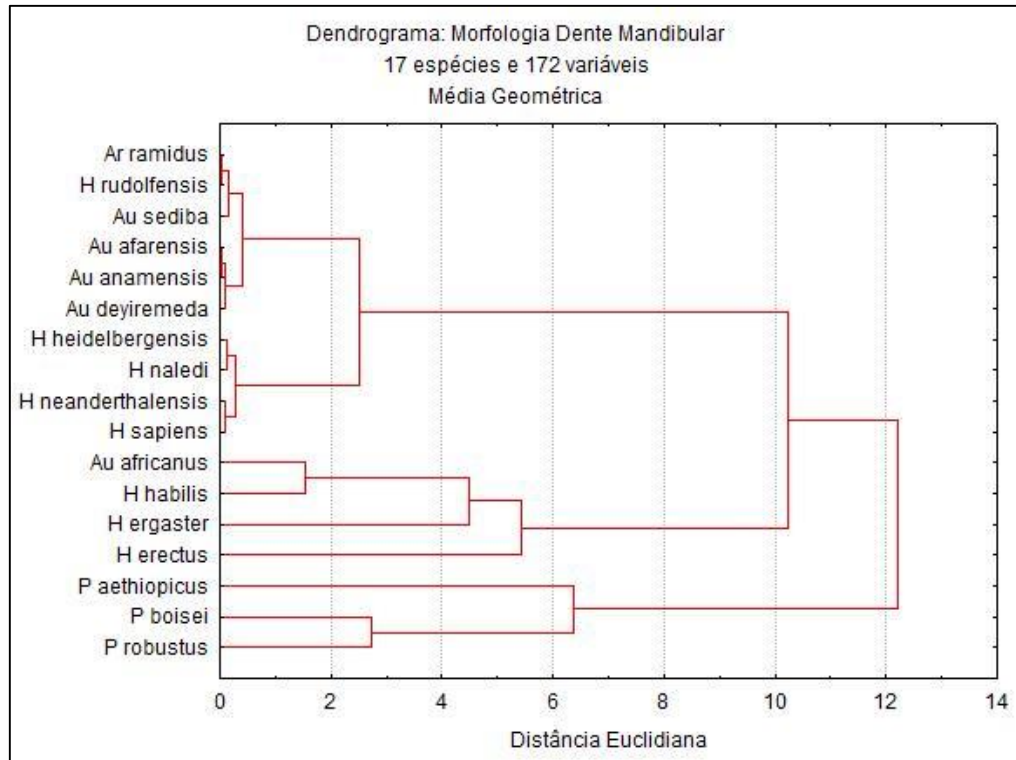


Figura C.28 – Dendrograma Mdmd\_17e\_172v\_MG. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmd\_17e\_172v. Contudo, para essa matriz base, os dados foram tratados por média geométrica.

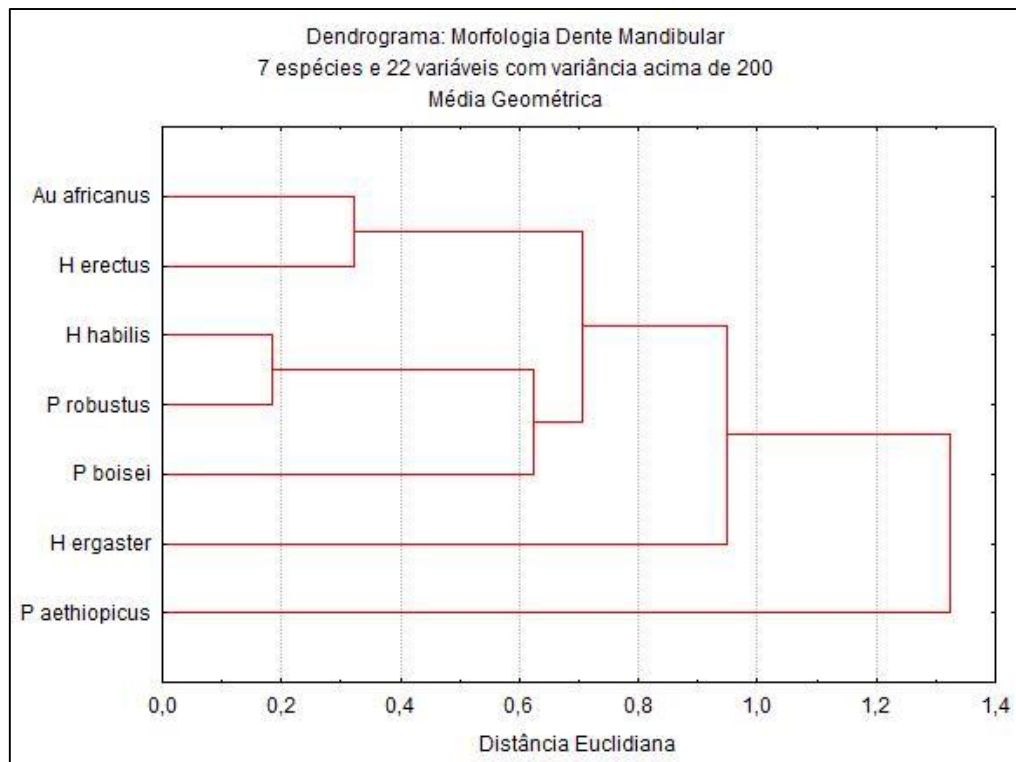


Figura C.29 – Dendrograma Mdmd\_7e\_22v\_200var\_MG. Construído priorizando as variáveis com variância acima de 200. Os dados foram tratados por média geométrica.

Tabela C.3 – Correlações das matrizes morfológicas de dentes maxilares com as matrizes geográficas e filogenéticas.

| Comparação               |                 | r      | p     | r <sup>2</sup> |
|--------------------------|-----------------|--------|-------|----------------|
| Mdmx_6e_21v_100dados     | Fdmx_PF2019_6e  | 0,652  | 0,017 | 0,425          |
| Mdmx_6e_21v_100dados_MG  | Fdmx_PF2019_6e  | 0,642  | 0,008 | 0,413          |
| Mdmx_14e_10v_100dados_MG | Gdmx_14e        | 0,632  | 0,001 | 0,400          |
| Mdmx_6e_21v_100dados     | Fdmx_CP2021_6e  | 0,629  | 0,017 | 0,395          |
| Mdmx_6e_21v_100dados_MG  | Fdmx_CP2021_6e  | 0,626  | 0,017 | 0,392          |
| Mdmx_12e_10v_100dados_MG | Gdmx_12e        | 0,618  | 0,001 | 0,382          |
| Mdmx_7e_18v_100var_MG    | Fdmx_CP2021_7e  | 0,521  | 0,136 | 0,271          |
| Mdmx_7e_13v_200var       | Fdmx_PF2019_7e  | 0,520  | 0,067 | 0,270          |
| Mdmx_7e_13v_200var       | Fdmx_CP2021_7e  | 0,505  | 0,086 | 0,255          |
| Mdmx_7e_18v_100var       | Fdmx_PF2019_7e  | 0,504  | 0,072 | 0,254          |
| Mdmx_7e_18v_100var_MG    | Fdmx_PF2019_7e  | 0,502  | 0,100 | 0,252          |
| Mdmx_7e_18v_100var       | Fdmx_CP2021_7e  | 0,492  | 0,089 | 0,242          |
| Mdmx_14e_10v_100dados_MG | Fdmx_CP2021_14e | 0,465  | 0,001 | 0,216          |
| Mdmx_12e_10v_100dados_MG | Fdmx_CP2021_12e | 0,450  | 0,002 | 0,203          |
| Mdmx_7e_13v_200var_MG    | Fdmx_CP2021_7e  | 0,443  | 0,161 | 0,197          |
| Mdmx_7e_13v_200var_MG    | Fdmx_PF2019_7e  | 0,443  | 0,119 | 0,196          |
| Mdmx_12e_10v_100dados    | Fdmx_CP2021_12e | 0,433  | 0,003 | 0,187          |
| Mdmx_14e_10v_100dados    | Fdmx_CP2021_14e | 0,433  | 0,004 | 0,187          |
| Mdmx_19e_32v_MG          | Gdmx_19e        | 0,427  | 0,058 | 0,182          |
| Mdmx_19e_32v_MG          | Fdmx_CP2021_19e | 0,415  | 0,001 | 0,172          |
| Mdmx_16e_32v_MG          | Gdmx_16e        | 0,409  | 0,062 | 0,167          |
| Mdmx_16e_32v_MG          | Fdmx_CP2021_16e | 0,400  | 0,002 | 0,160          |
| Mdmx_16e_32v             | Fdmx_CP2021_16e | 0,399  | 0,004 | 0,159          |
| Mdmx_19e_32v             | Fdmx_CP2021_19e | 0,394  | 0,001 | 0,155          |
| Mdmx_6e_21v_100dados_MG  | Gdmx_6e         | 0,296  | 0,228 | 0,088          |
| Mdmx_12e_10v_100dados    | Gdmx_12e        | 0,184  | 0,141 | 0,034          |
| Mdmx_14e_10v_100dados    | Gdmx_14e        | 0,184  | 0,160 | 0,034          |
| Mdmx_16e_32v             | Gdmx_16e        | 0,180  | 0,134 | 0,032          |
| Mdmx_19e_32v             | Gdmx_19e        | 0,180  | 0,160 | 0,032          |
| Mdmx_6e_21v_100dados     | Gdmx_6e         | 0,162  | 0,329 | 0,026          |
| Mdmx_19e_93v_MG          | Fdmx_CP2021_19e | 0,101  | 0,239 | 0,010          |
| Mdmx_16e_93v_MG          | Fdmx_CP2021_16e | 0,082  | 0,263 | 0,007          |
| Mdmx_19e_93v             | Fdmx_CP2021_19e | 0,069  | 0,314 | 0,005          |
| Mdmx_16e_93v             | Fdmx_CP2021_16e | 0,069  | 0,291 | 0,005          |
| Mdmx_7e_18v_100var_MG    | Gdmx_7e         | 0,044  | 0,378 | 0,002          |
| Mdmx_7e_13v_200var       | Gdmx_7e         | 0,017  | 0,443 | 0,000          |
| Mdmx_7e_18v_100var       | Gdmx_7e         | -0,014 | 0,479 | 0,000          |
| Mdmx_7e_13v_200var_MG    | Gdmx_7e         | -0,040 | 0,466 | 0,002          |
| Mdmx_19e_93v_MG          | Gdmx_19e        | -0,264 | 0,956 | 0,070          |
| Mdmx_16e_93v             | Gdmx_16e        | -0,269 | 0,959 | 0,072          |
| Mdmx_19e_93v             | Gdmx_19e        | -0,269 | 0,965 | 0,072          |
| Mdmx_16e_93v_MG          | Gdmx_16e        | -0,274 | 0,969 | 0,075          |

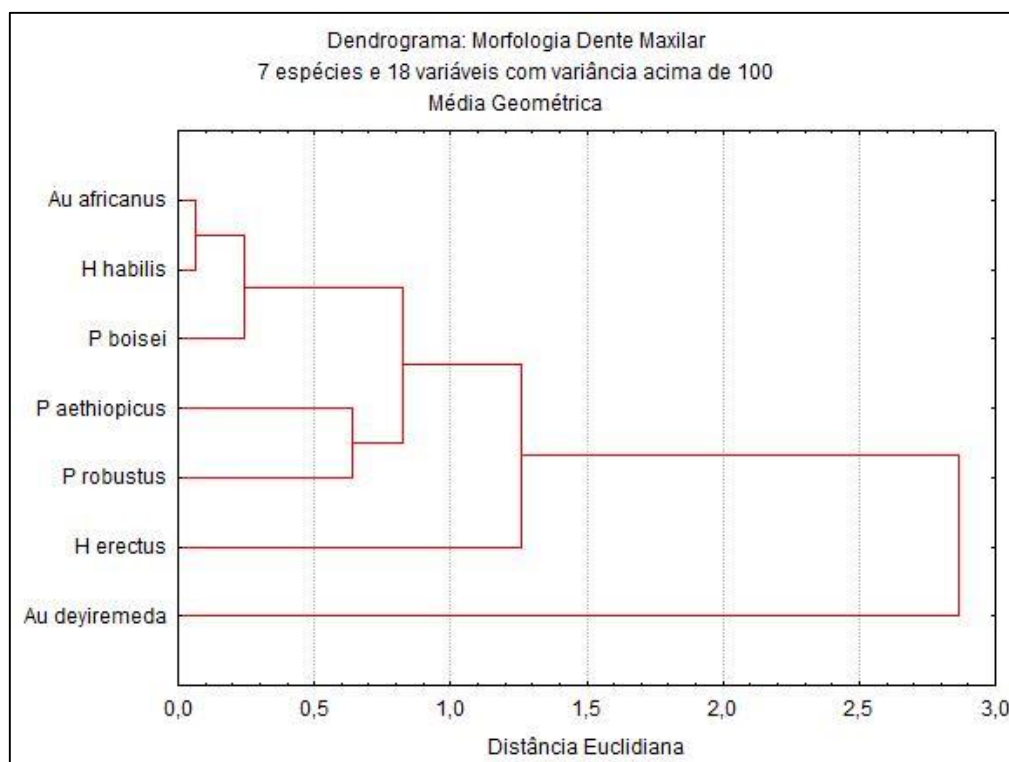


Figura C.30 – Dendrograma Mdmx\_7e\_18v\_100var\_MG. Construído priorizando as variáveis com variância acima de 100. As espécies que não possuíam nenhuma medida original entre as variáveis selecionadas, foram excluídas. Os dados foram tratados por média geométrica.

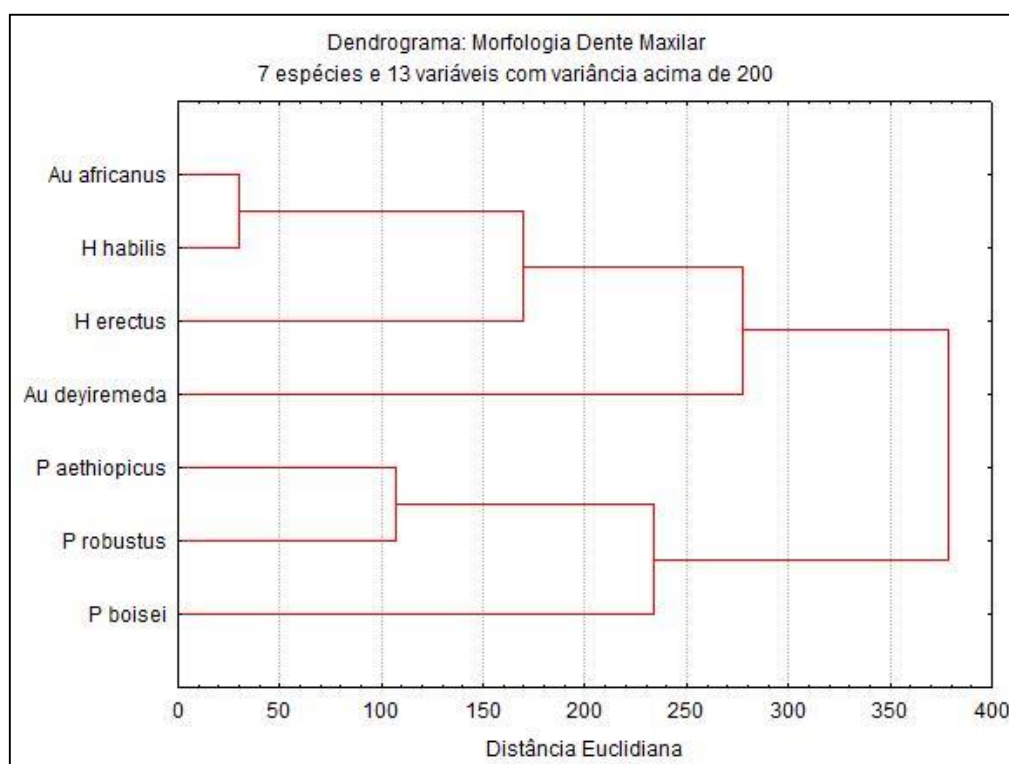


Figura C.31 – Dendrograma Mdmx\_7e\_13v\_200var. Construído priorizando as variáveis com variância acima de 200. As espécies que não possuíam medidas originais entre as variáveis selecionadas, foram excluídas.

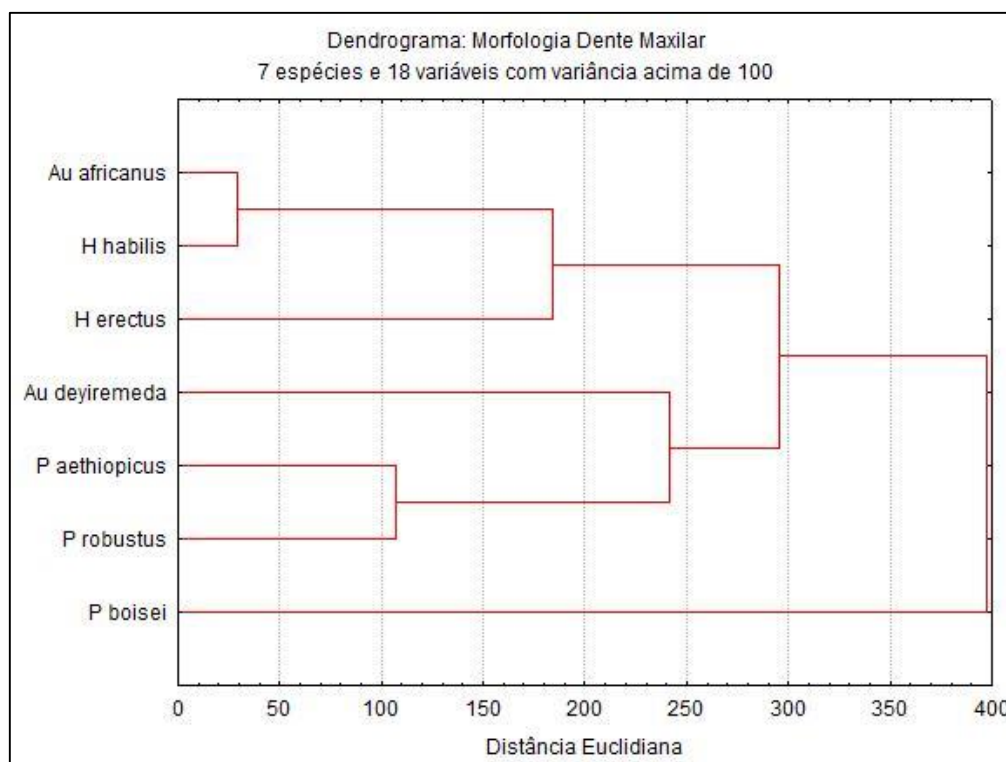


Figura C.32 – Dendrograma Mdmx\_7e\_18v\_100var. Construído priorizando as variáveis com variância acima de 100. As espécies que não possuíam ao menos uma medida original entre as variáveis selecionadas, foram excluídas.

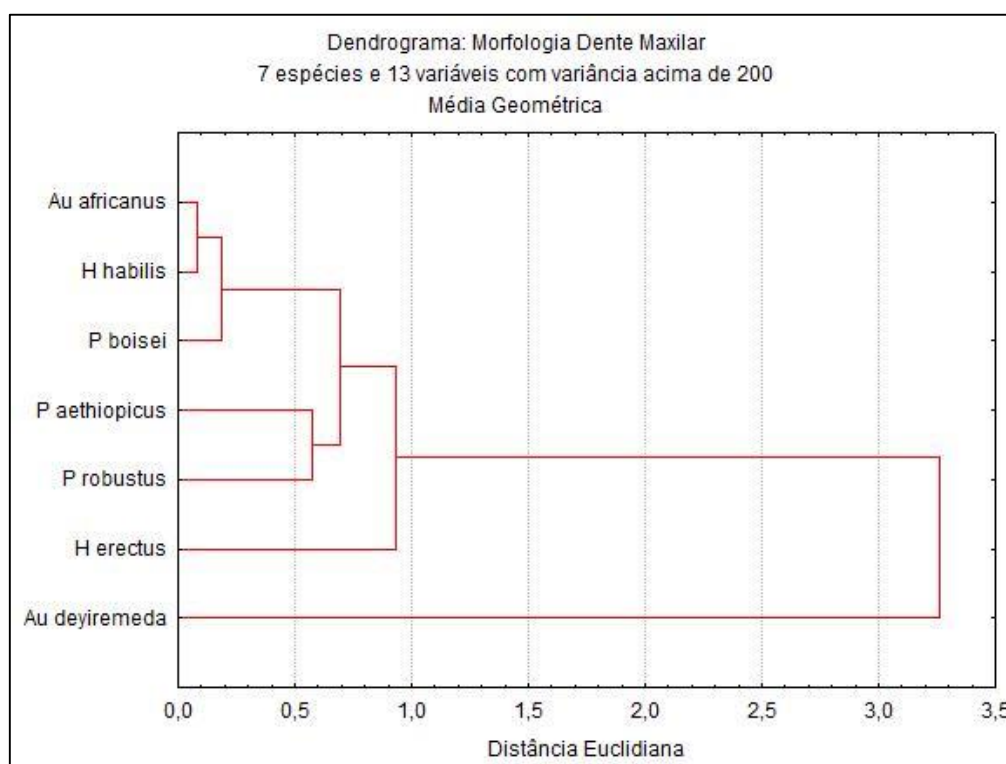


Figura C.33 – Dendrograma Mdmx\_7e\_13v\_200var\_MG, seguiu a mesma construção da matriz Mdmx\_7e\_13v\_200var, contudo, para essa matriz, os dados foram tratados por média geométrica.

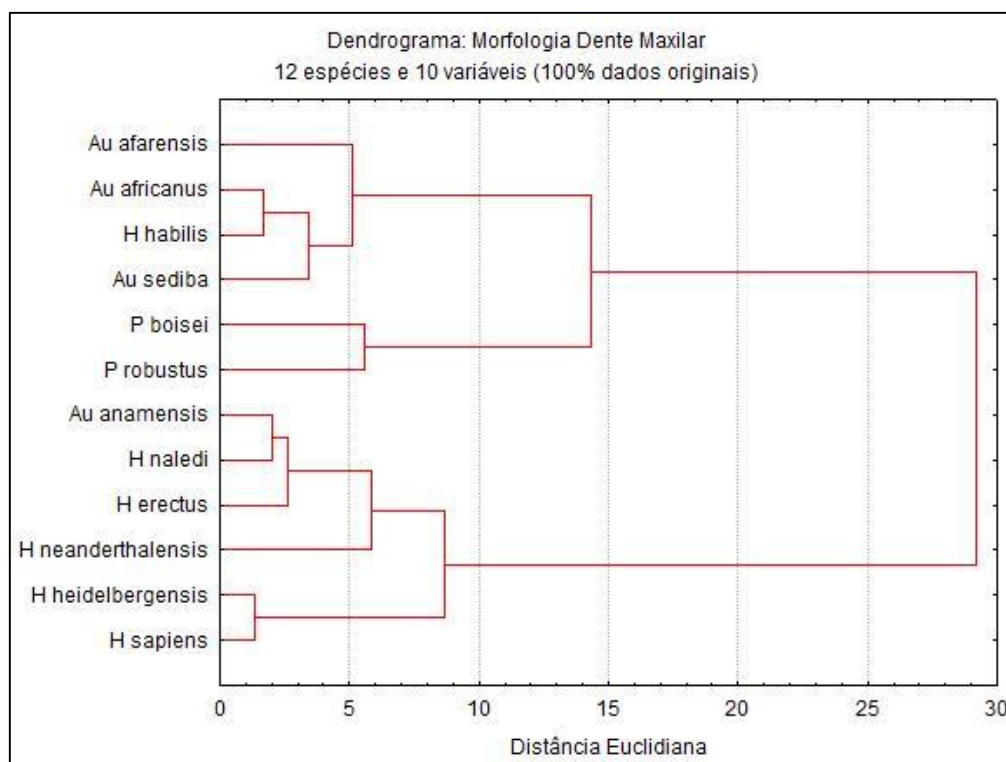


Figura C.34 – Dendrograma Mdmx\_12e\_10v\_100dados. Para a construção da matriz base, foram selecionadas inicialmente as variáveis com mais de 60% das medidas originais. Depois foram selecionadas as variáveis com medidas pertencentes a espécie com menor quantidade de dados (*Au. afarensis*). Em seguida, retirou-se as espécies que possuíam mais de um dado faltante. Depois, as variáveis que ainda apresentavam lacunas, foram removidas. Por fim, as espécies síbias foram removidas. A matriz contém apenas dados originais.

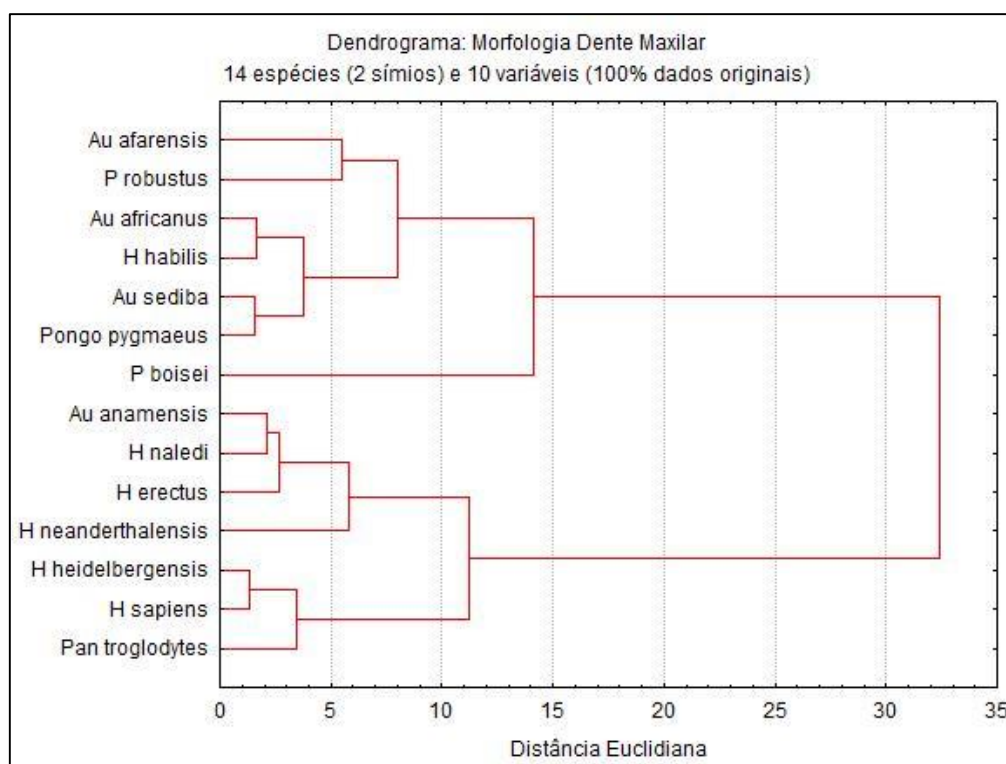


Figura C.35 – Dendrograma Mdmx\_14e\_10v\_100dados. Essa matriz teve a mesma construção base da matriz Mdmx\_12e\_10v\_100dados. Contudo, nessa matriz, os símios foram mantidos. A matriz é formada por dados originais.

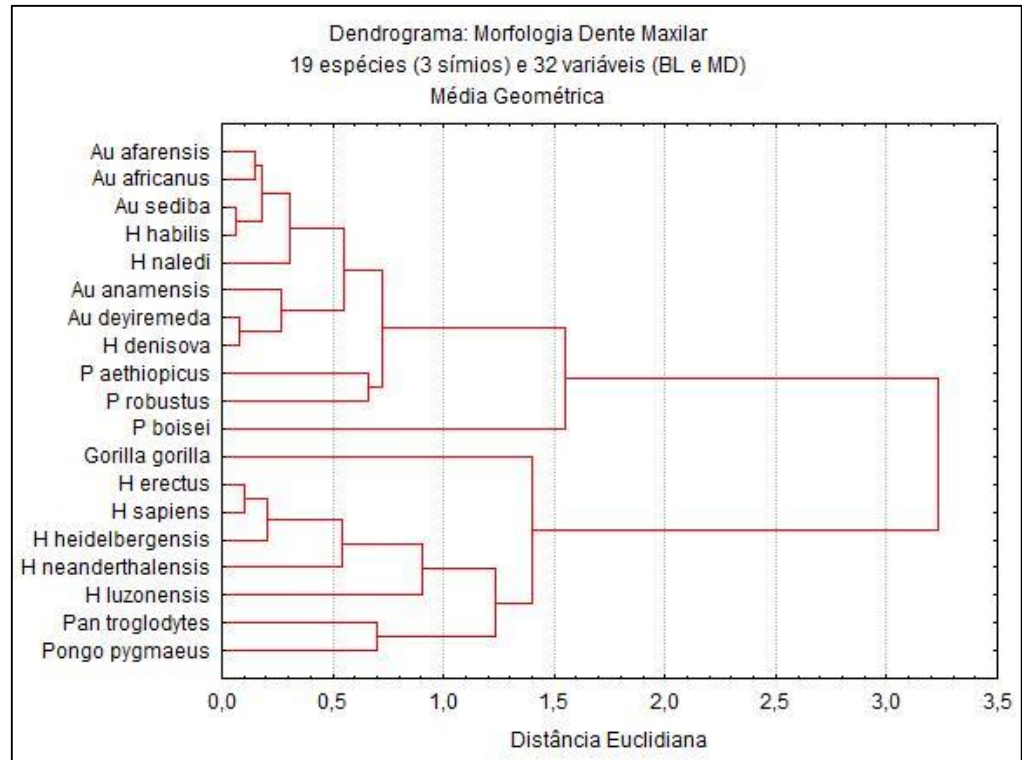


Figura C.36 – Dendrograma Mdmx\_19e\_32v\_MG. Construído priorizando as variáveis: diâmetro mesiodistal e bucolingual da coroa. Essas variáveis são as que contém maior quantidade de dados originais (mais de 50%). Os dados foram tratados por média geométrica.

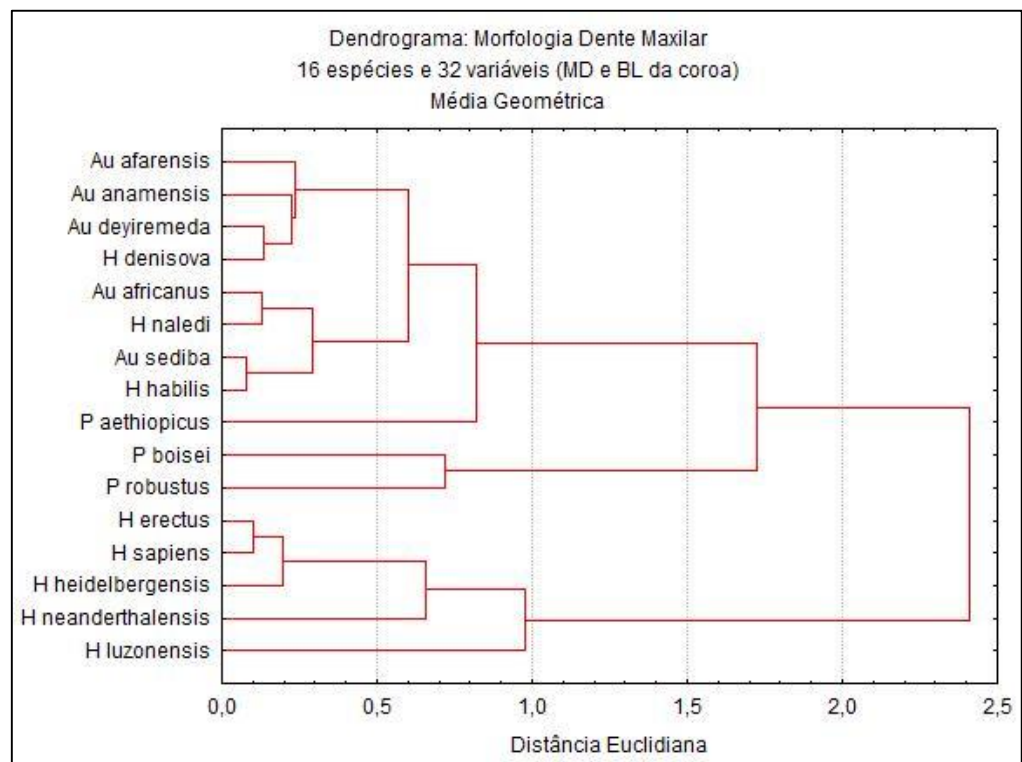


Figura C.37 – Dendrograma Mdmx\_16e\_32v\_MG. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmx\_19e\_32v\_MG. Contudo, para essa matriz base, as espécies símias foram retiradas.

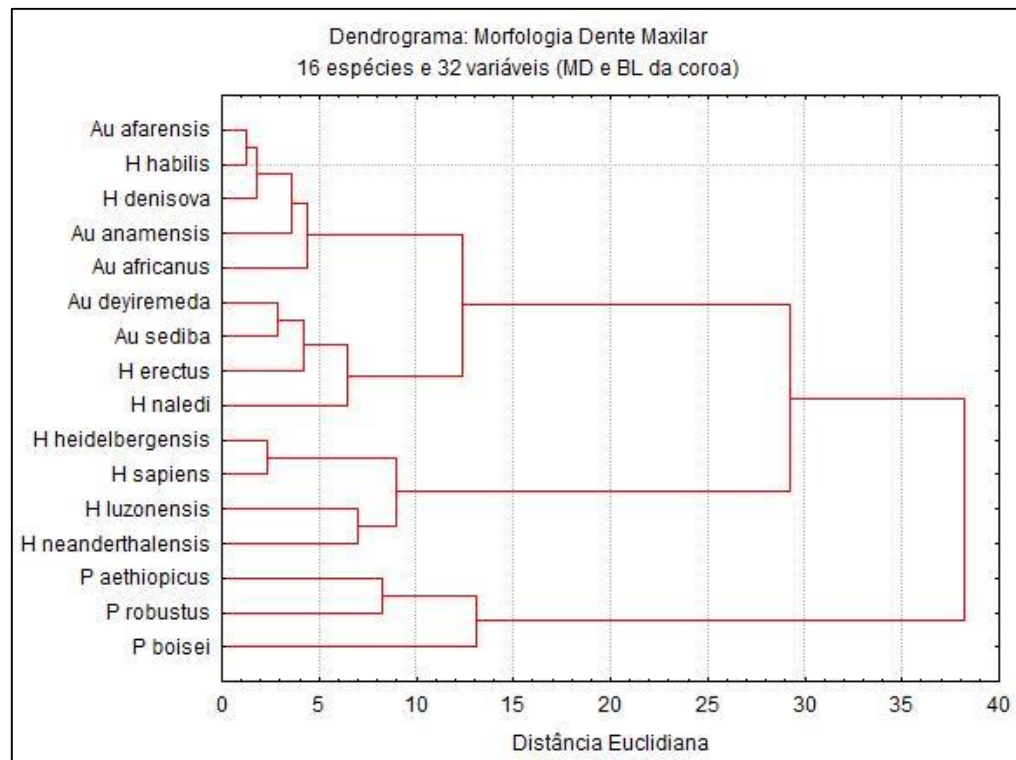


Figura C.38 – Dendrograma Mdmx\_16e\_32v. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmx\_16e\_32v\_MG, mas, nessa matriz, os dados não receberam tratamento por MG.

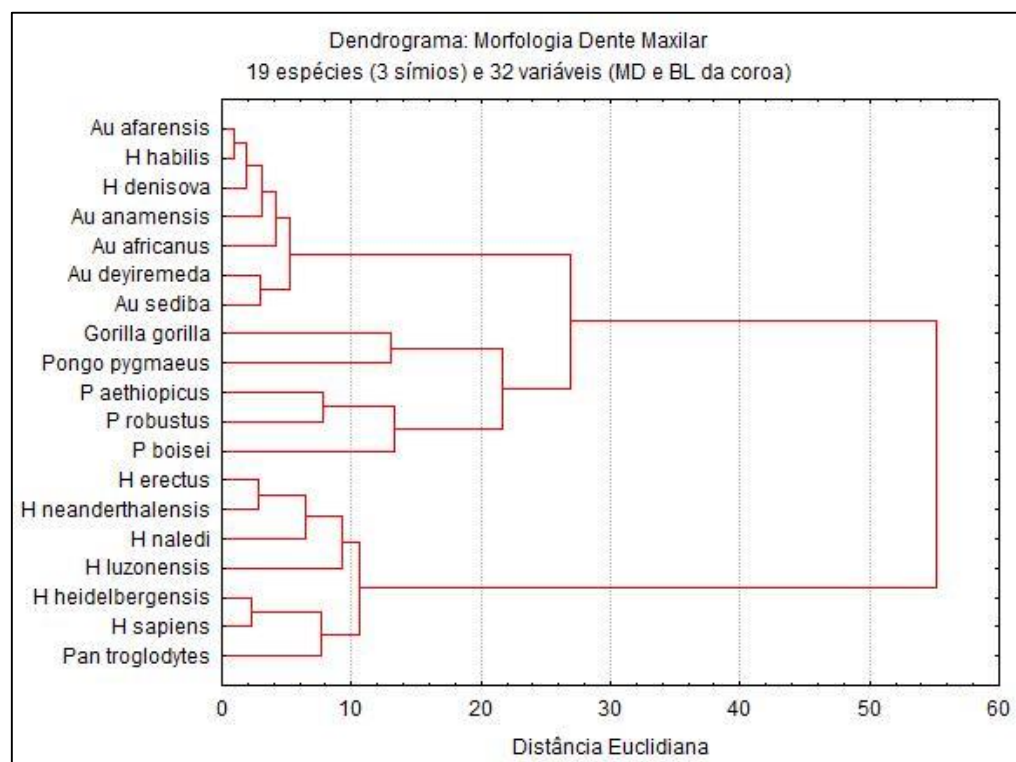


Figura C.39 – Dendrograma Mdmx\_19e\_32v. Seguiu a mesma construção da matriz Mdmx\_19e\_32v\_MG, mas, nessa matriz, os dados não receberam tratamento por MG.

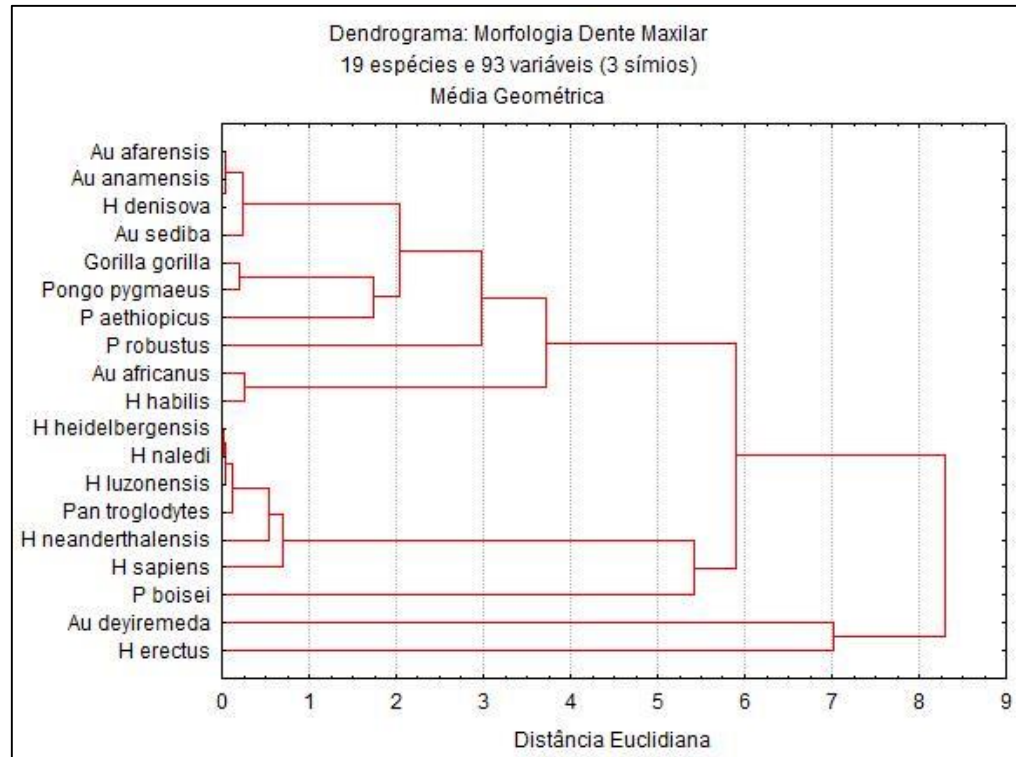


Figura C.40 – Dendrograma Mdmx\_19e\_93v\_MG. Construído priorizando todas as variáveis e todas as espécies. Os dados foram tratados por MG.

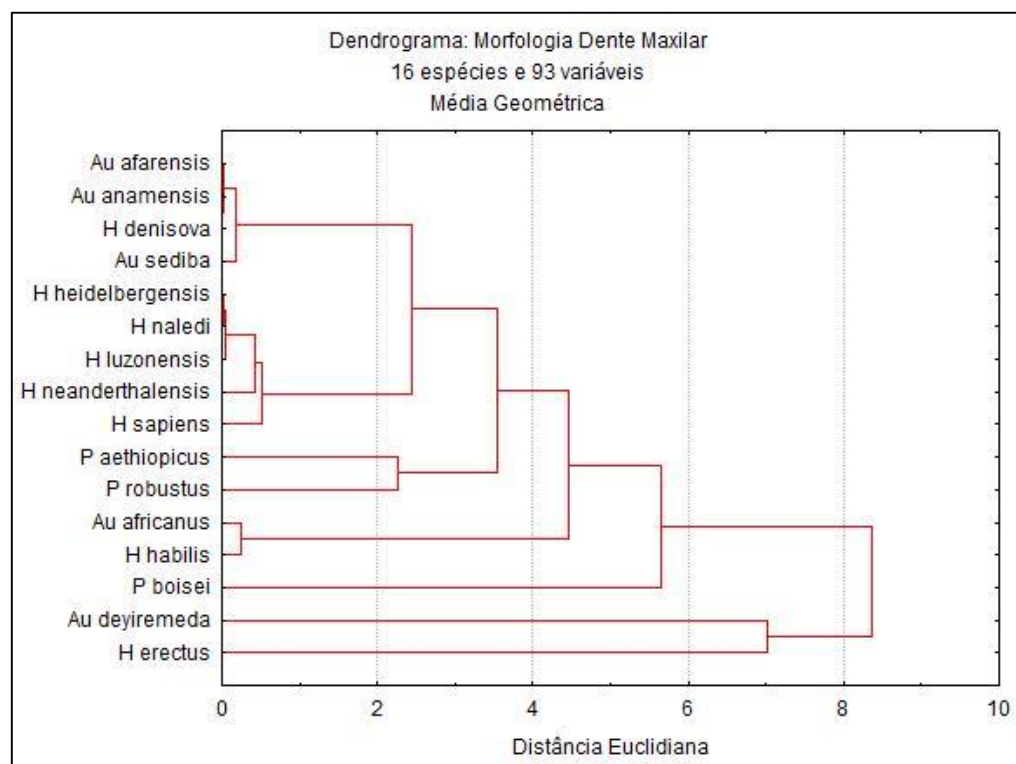


Figura C.41 – Dendrograma Mdmx\_16e\_93v\_MG. Construído priorizando todas as variáveis e espécies, sem as espécies símias. Todos os dados foram tratados por MG.

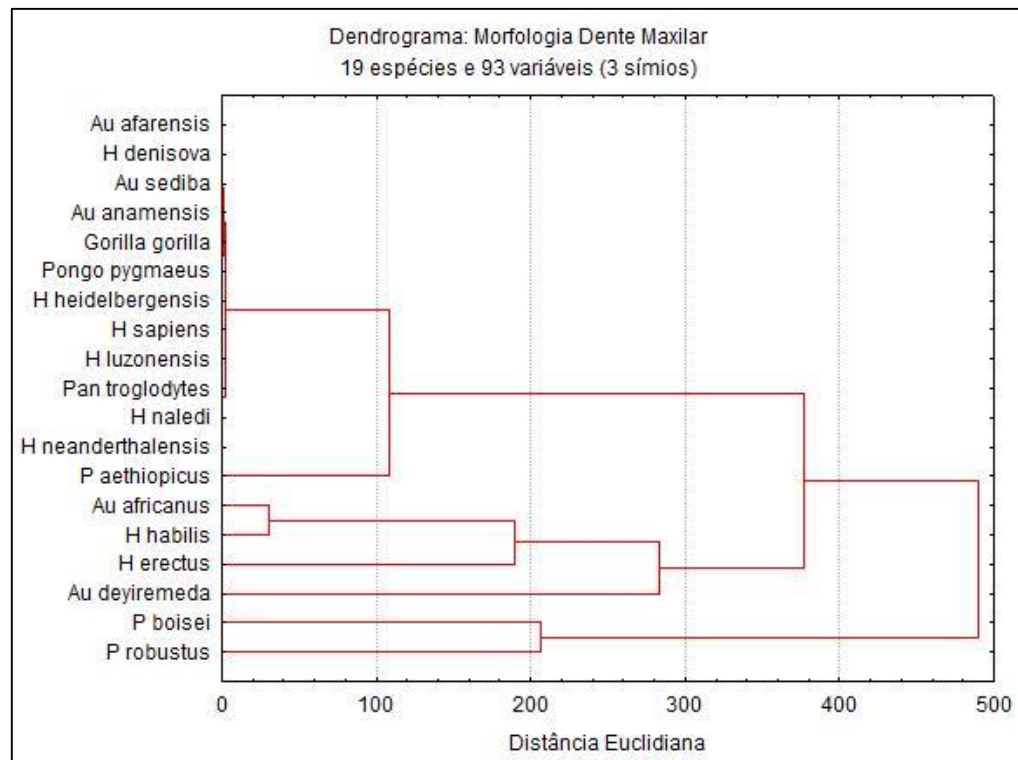


Figura C.42 – Dendrograma Mdmx\_19e\_93v. Construído priorizando todas as espécies e variáveis.

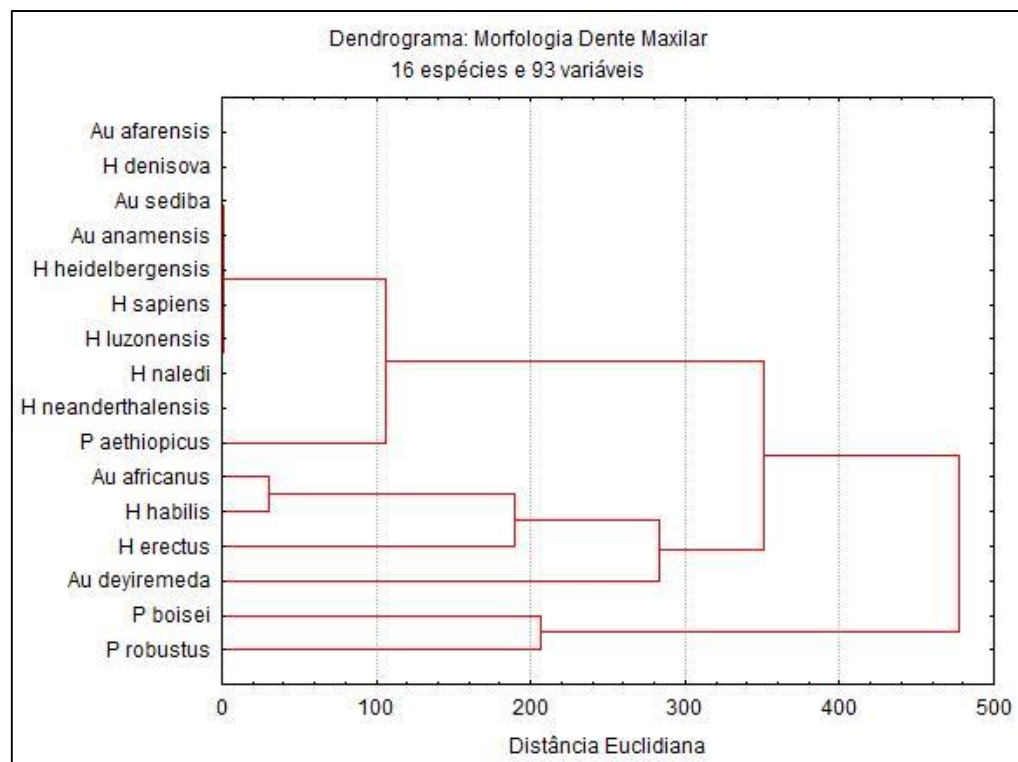


Figura C.43 – Dendrograma Mdmx\_16e\_93v. Construído priorizando todas as variáveis e espécies, sem as espécies símias.

Tabela C.4 – Correlações das matrizes morfológicas de dentes mandibulares e maxilares decíduos com as matrizes geográficas e filogenéticas. Por comporem poucas análises, os decíduos foram organizados em conjunto.

| Comparação               |                  | r      | p     | r <sup>2</sup> |
|--------------------------|------------------|--------|-------|----------------|
| Mdcmd_7e_7v_100_dados    | Fdcmd_CP2021_7e  | 0,065  | 0,377 | 0,004          |
| Mdcmx_10e_26v            | Fdcmx_CP2021_10e | -0,032 | 0,517 | 0,001          |
| Mdcmx_10e_26v_MG         | Fdcmx_CP2021_10e | -0,035 | 0,557 | 0,001          |
| Mdcmd_11e_29v            | Fdcmd_CP2021_11e | -0,039 | 0,550 | 0,002          |
| Mdcmd_11e_29v_MG         | Fdcmd_CP2021_11e | -0,081 | 0,680 | 0,007          |
| Mdcmd_7e_7v_100_dados_MG | Fdcmd_CP2021_7e  | -0,120 | 0,604 | 0,014          |
| Mdcmx_10e_26v_MG         | Gdcmx_10e        | -0,234 | 0,781 | 0,055          |
| Mdcmx_10e_26v            | Gdcmx_10e        | -0,255 | 0,790 | 0,065          |
| Mdcmd_11e_29v            | Gdcmd_11e        | -0,299 | 0,938 | 0,090          |
| Mdcmd_7e_7v_100_dados    | Gdcmd_7e         | -0,301 | 0,854 | 0,091          |
| Mdcmd_7e_7v_100_dados_MG | Gdcmd_7e         | -0,313 | 0,856 | 0,098          |
| Mdcmd_11e_29v_MG         | Gdcmd_11e        | -0,394 | 0,990 | 0,155          |

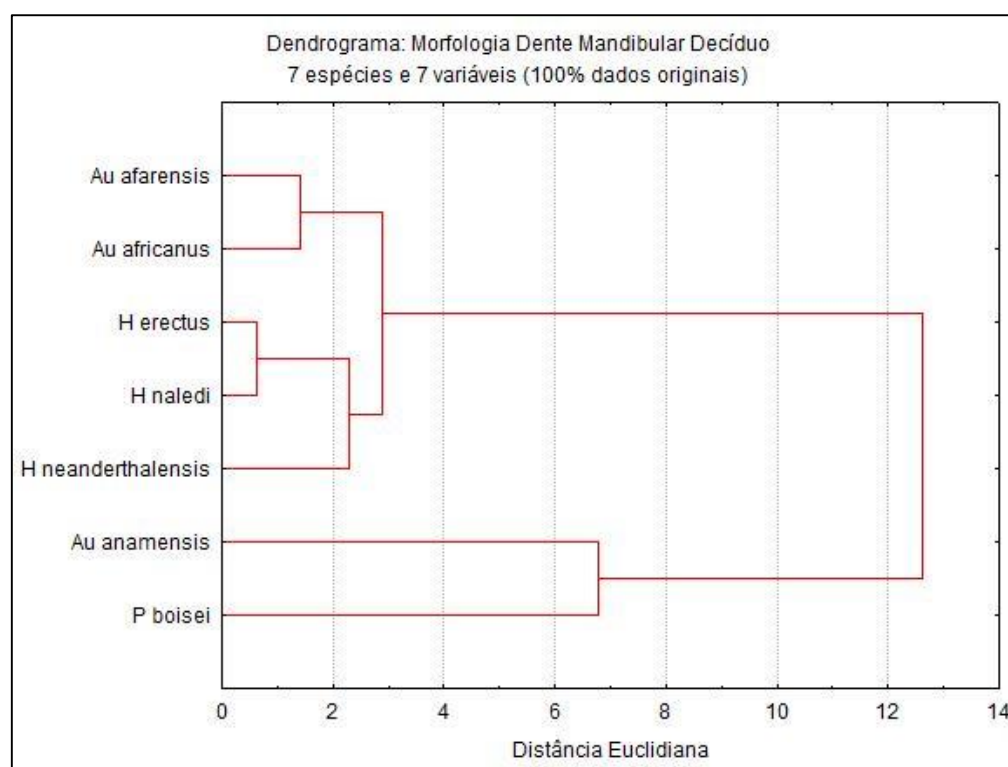


Figura C.44 – Dendrograma Mdcmd\_7e\_7v\_100\_dados. Matriz de dente mandibular decíduo, formada priorizando as variáveis com maior quantidade de dados originais. Os três australopithecus principais foram priorizados na exclusão das espécies e variáveis que possuíam muitos dados faltantes. Todos os dados da matriz são originais.

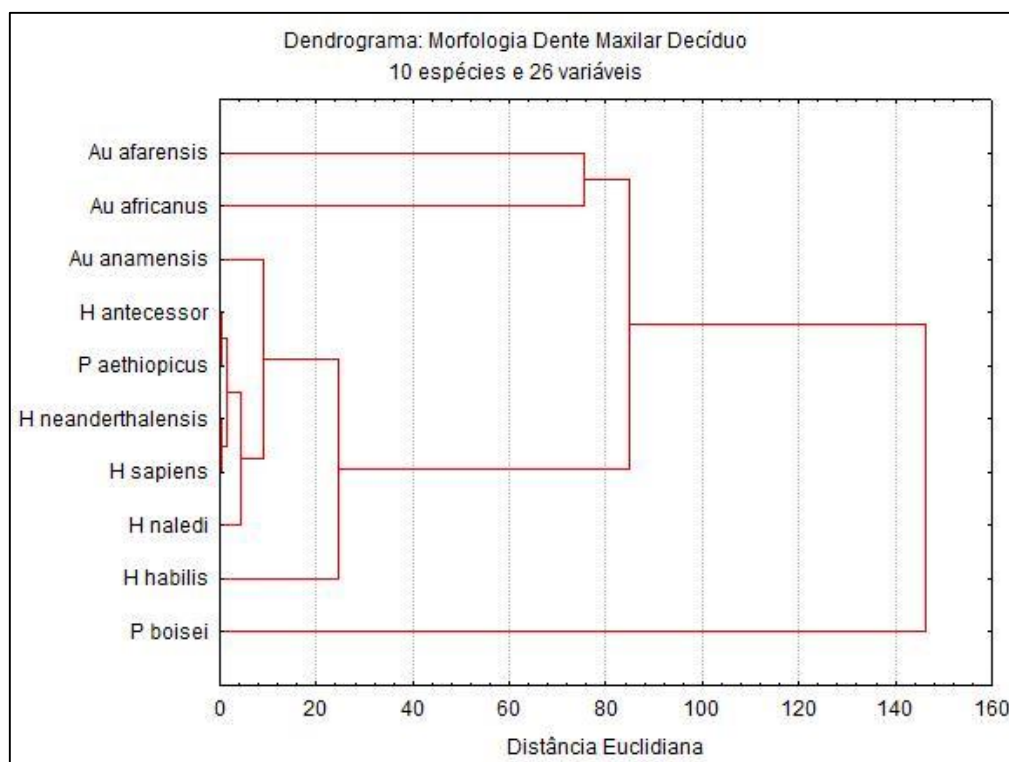


Figura C.45 – Dendrograma Mdcmx\_10e\_26v. Matriz de dente maxilar decíduo, formada priorizando todas as espécies e todas as variáveis.

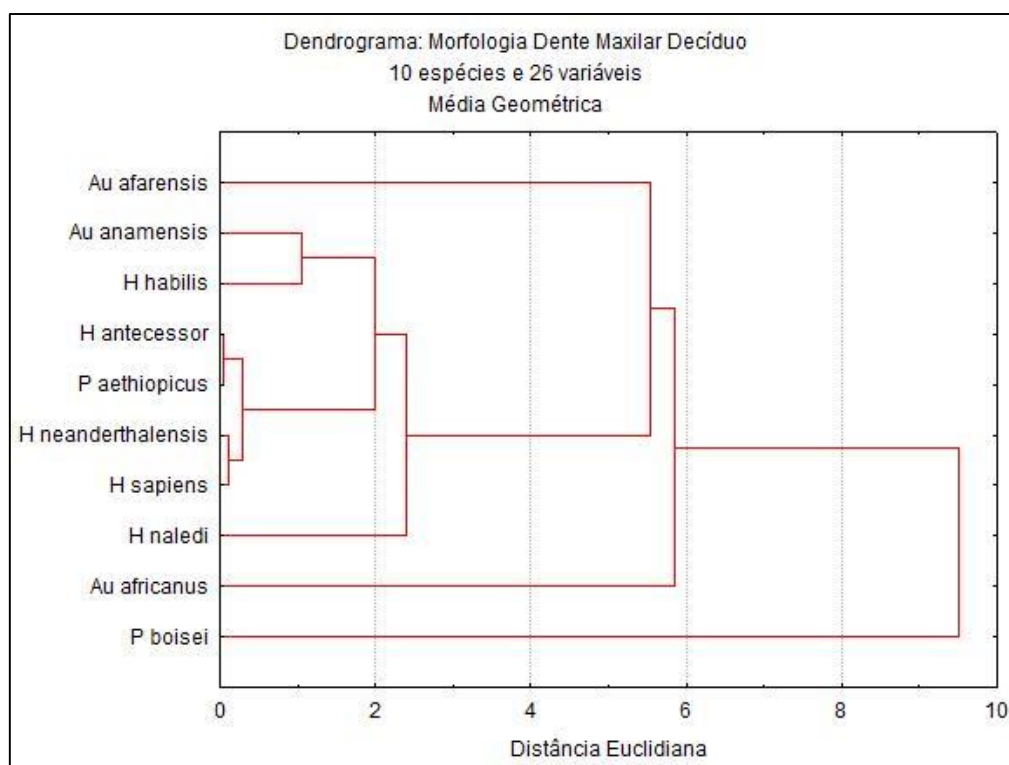


Figura C.46 – Dendrograma Mdcmx\_10e\_26v\_MG. Matriz de dente maxilar decíduo, formada priorizando todas as espécies e todas as variáveis. Os dados foram tratados por média geométrica.

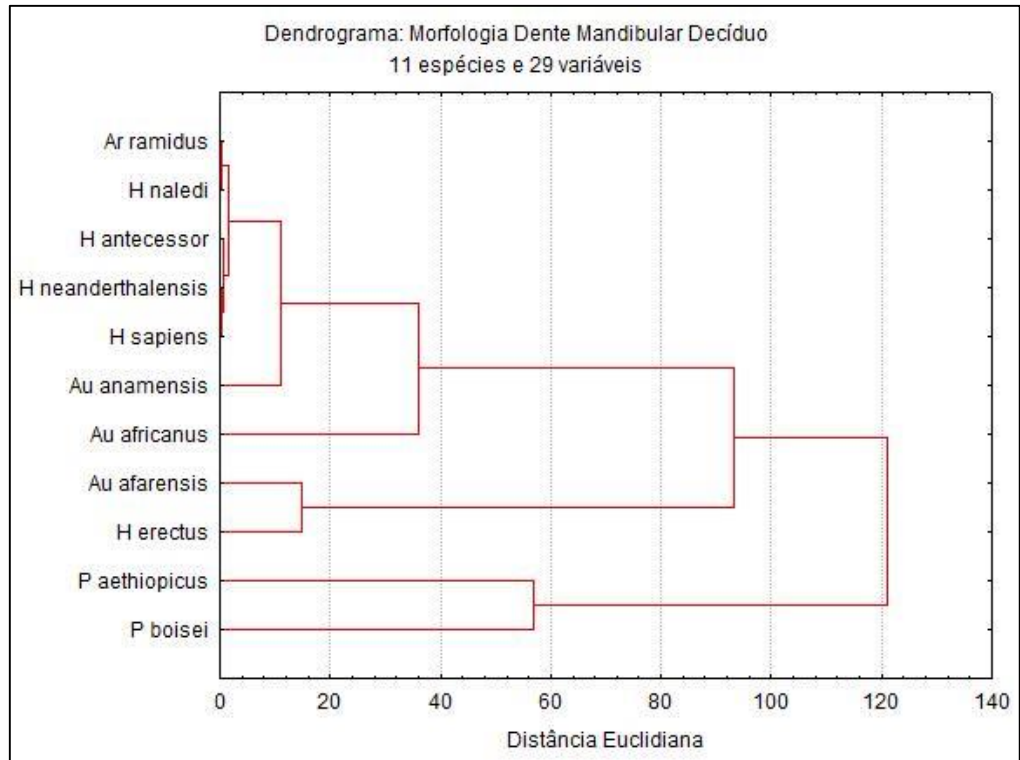


Figura C.47 – Dendrograma Mdcmd\_11e\_29v. Matriz de dente mandibular decíduo, formada priorizando todas as variáveis e todas as espécies.

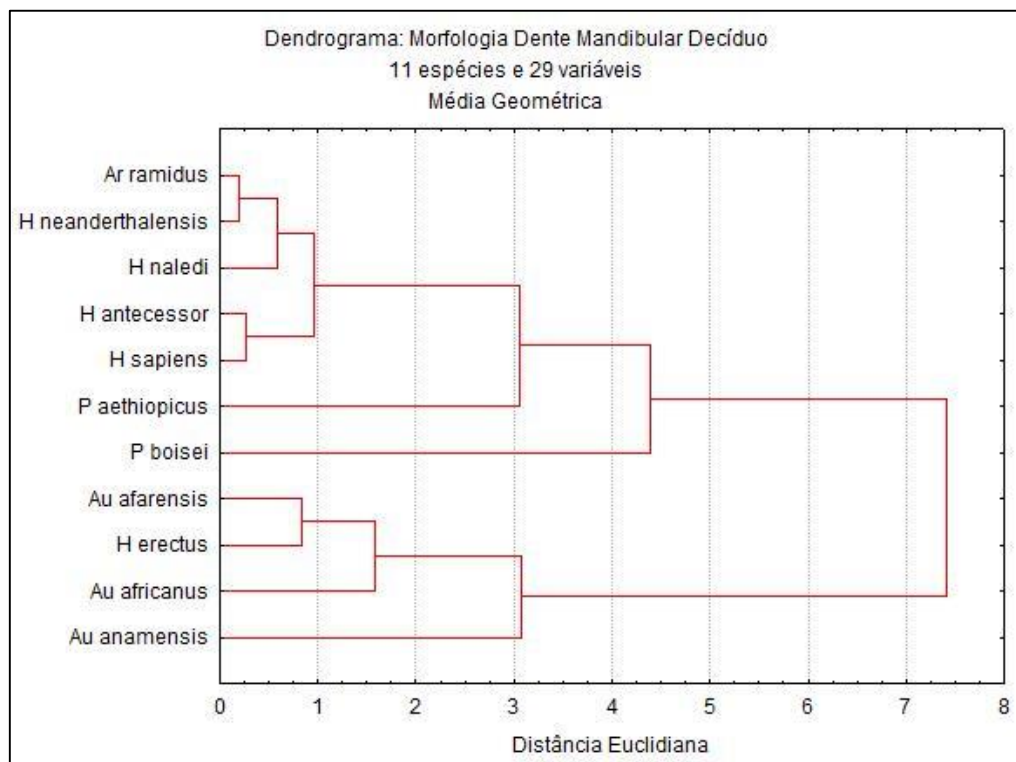


Figura C.48 – Dendrograma Mdcmd\_11e\_29v\_MG. Matriz de dente mandibular decíduo, formada priorizando todas as variáveis e todas as espécies. Os dados foram tratados por MG.

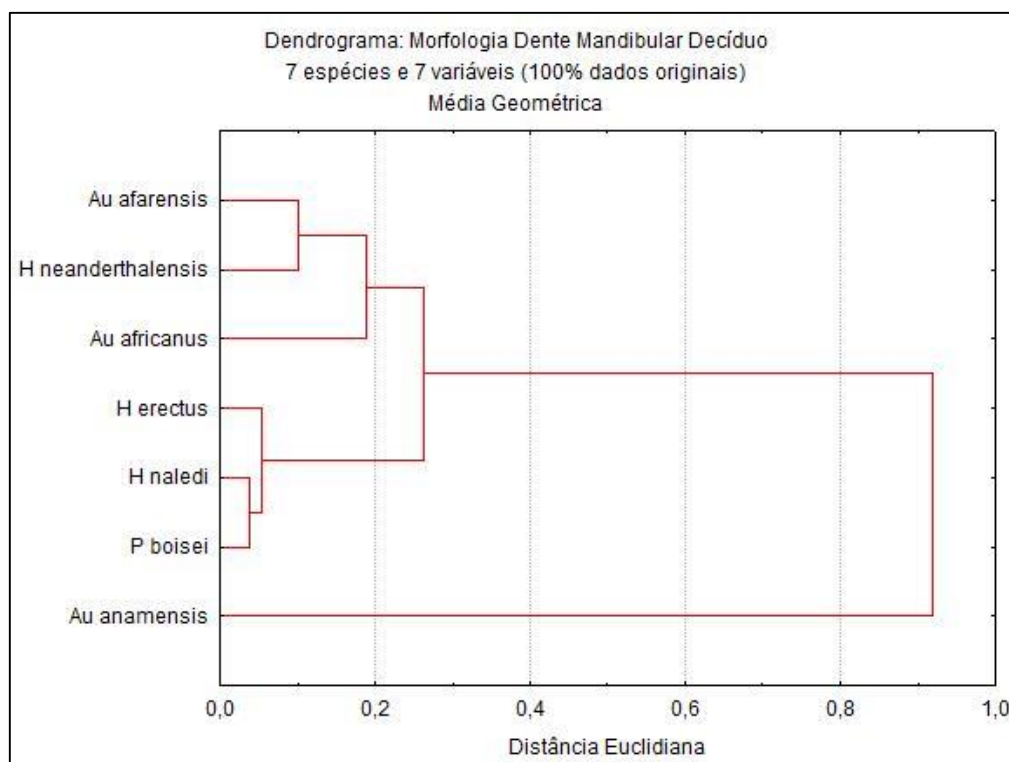


Figura C.49 – Dendrograma Mdcmd\_7e\_7v\_100\_dados\_MG. Seguiu a mesma construção da matriz Mdcmd\_7e\_7v\_100\_dados, contudo, para essa matriz, os dados foram tratados por MG.

Tabela C.5 – Correlações das matrizes morfológicas de membros com as matrizes geográficas e filogenéticas.

| Comparação           |                | r     | p     | r <sup>2</sup> |
|----------------------|----------------|-------|-------|----------------|
| Mmb_6e_6v            | Fmb_PF2019_6e  | 0,883 | 0,003 | 0,780          |
| Mmb_8e_15v           | Fmb_PF2019_8e  | 0,879 | 0,003 | 0,772          |
| Mmb_6e_6v_MG         | Fmb_PF2019_6e  | 0,835 | 0,003 | 0,697          |
| Mmb_8e_15v_MG        | Fmb_PF2019_8e  | 0,832 | 0,003 | 0,692          |
| Mmb_10e_5v_300var    | Fmb_PF2019_10e | 0,778 | 0,001 | 0,605          |
| Mmb_11e_15v          | Fmb_PF2019_11e | 0,777 | 0,001 | 0,604          |
| Mmb_12e_5v_300var    | Fmb_PF2019_12e | 0,773 | 0,002 | 0,598          |
| Mmb_13e_15v          | Fmb_PF2019_13e | 0,773 | 0,001 | 0,597          |
| Mmb_6e_6v            | Fmb_CP2021_6e  | 0,721 | 0,007 | 0,519          |
| Mmb_8e_15v           | Fmb_CP2021_8e  | 0,716 | 0,007 | 0,512          |
| Mmb_11e_15v_MG       | Fmb_PF2019_11e | 0,686 | 0,001 | 0,470          |
| Mmb_13e_15v_MG       | Fmb_PF2019_13e | 0,681 | 0,003 | 0,464          |
| Mmb_6e_6v_MG         | Fmb_CP2021_6e  | 0,618 | 0,031 | 0,382          |
| Mmb_8e_15v_MG        | Fmb_CP2021_8e  | 0,608 | 0,031 | 0,370          |
| Mmb_12e_5v_300var    | Fmb_CP2021_12e | 0,600 | 0,002 | 0,360          |
| Mmb_13e_15v          | Fmb_CP2021_13e | 0,599 | 0,001 | 0,359          |
| Mmb_10e_5v_300var    | Fmb_CP2021_10e | 0,596 | 0,002 | 0,355          |
| Mmb_11e_15v          | Fmb_CP2021_11e | 0,596 | 0,004 | 0,355          |
| Mmb_11e_15v_MG       | Fmb_CP2021_11e | 0,479 | 0,007 | 0,229          |
| Mmb_13e_15v_MG       | Fmb_CP2021_13e | 0,471 | 0,003 | 0,221          |
| Mmb_10e_5v_300var_MG | Fmb_PF2019_10e | 0,375 | 0,012 | 0,141          |

|                      |                |        |       |       |
|----------------------|----------------|--------|-------|-------|
| Mmb_12e_5v_300var_MG | Fmb_PF2019_12e | 0,375  | 0,016 | 0,141 |
| Mmb_13e_15v          | Gmb_13e        | 0,363  | 0,029 | 0,132 |
| Mmb_11e_15v          | Gmb_11e        | 0,362  | 0,027 | 0,131 |
| Mmb_12e_5v_300var    | Gmb_12e        | 0,325  | 0,036 | 0,106 |
| Mmb_10e_5v_300var    | Gmb_10e        | 0,324  | 0,049 | 0,105 |
| Mmb_13e_15v_MG       | Gmb_13e        | 0,287  | 0,096 | 0,082 |
| Mmb_11e_15v_MG       | Gmb_11e        | 0,280  | 0,092 | 0,079 |
| Mmb_12e_5v_300var_MG | Fmb_CP2021_12e | 0,205  | 0,107 | 0,042 |
| Mmb_10e_5v_300var_MG | Fmb_CP2021_10e | 0,205  | 0,096 | 0,042 |
| Mmb_6e_6v            | Gmb_6e         | 0,035  | 0,429 | 0,001 |
| Mmb_12e_5v_300var_MG | Gmb_12e        | 0,032  | 0,405 | 0,001 |
| Mmb_10e_5v_300var_MG | Gmb_10e        | 0,032  | 0,366 | 0,001 |
| Mmb_8e_15v           | Gmb_8e         | 0,027  | 0,447 | 0,001 |
| Mmb_6e_6v_MG         | Gmb_6e         | -0,091 | 0,597 | 0,008 |
| Mmb_8e_15v_MG        | Gmb_8e         | -0,094 | 0,608 | 0,009 |

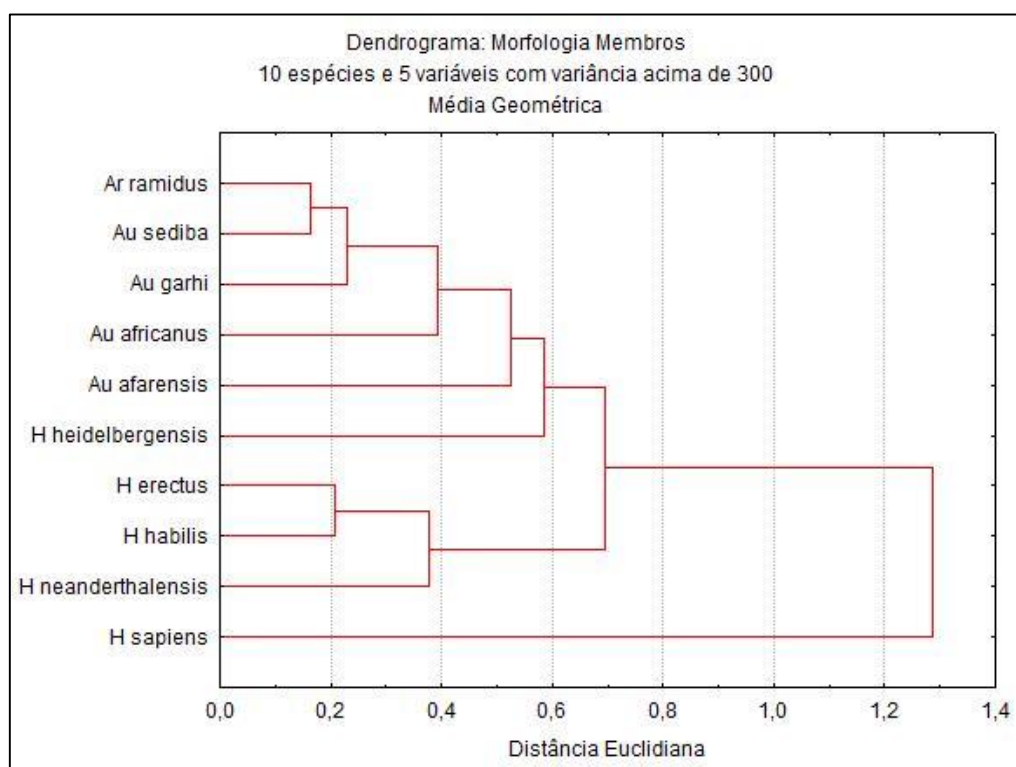


Figura C.50 – Dendrograma Mmb\_10e\_5v\_300var\_MG. Construído priorizando as variáveis com variância acima de 300. Em seguida, as espécies que não possuíam dados originais foram retiradas. Por fim, os símios foram excluídos. Os dados foram tratados por MG.

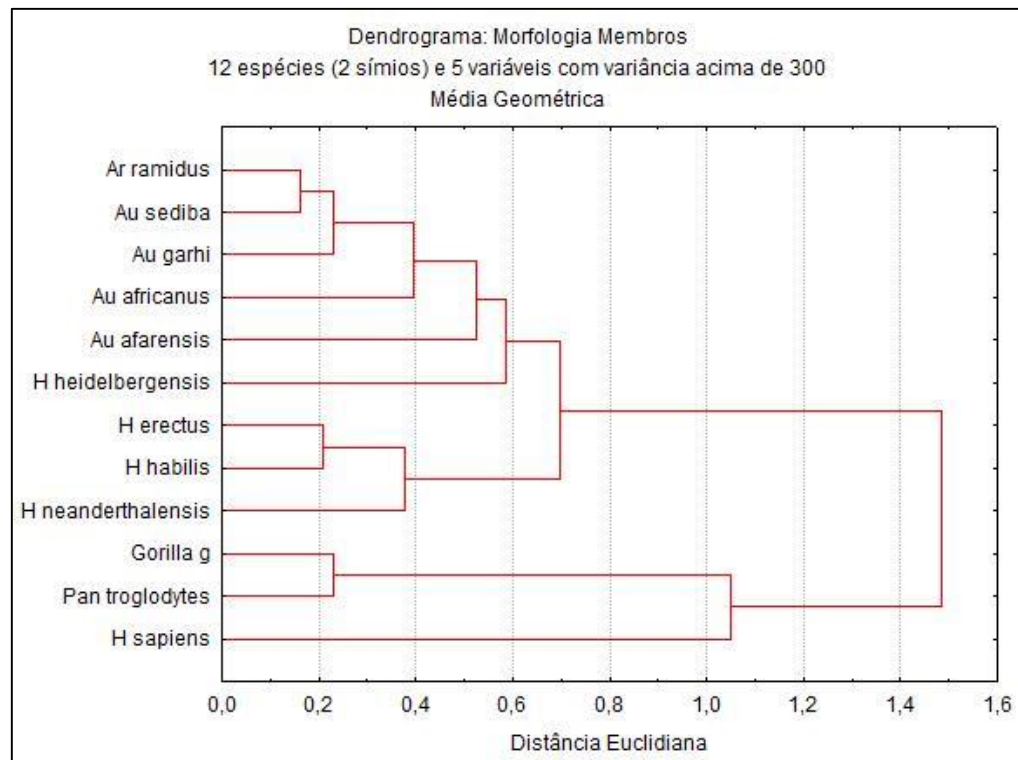


Figura C.51 – Dendrograma Mmb\_12e\_5v\_300var\_MG. Construído priorizando as variáveis com variância acima de 300. Em seguida, as espécies que não possuíam dados originais foram retiradas. Os dados foram tratados por MG.

## ANEXO A – IMAGENS DOS PRINCIPAIS HOMINÍNIOS

Esse anexo foi criado com a intenção de auxiliar na visualização dos fósseis, para aquelas pessoas que não possuem familiaridade com o tema. Aqui estão evidenciados um fóssil de cada espécie relevante para a discussão levantada nesse trabalho. Todos os fósseis aqui apresentados encontram-se na página web “*efossils*”<sup>97</sup>. Com exceção do espécime *H. erectus/ergaster* (KNM-WT 15000) retirado da página web “*Hominid Fossil Repository*”<sup>98</sup>.

Para visualização de outros exemplares da linhagem humana visite o site *efossils*.



Figura AA.1 – Esqueleto quase completo do Garoto de Turkana (KNM-WT 15000) (*H. erectus*).

Fonte: *Hominid Fossil Repository*.



Figura AA.2 – Esqueleto parcial da Lucy (AL 288-1) (*A. afarensis*).

Fonte: *efossils*.

<sup>97</sup> Disponível em: <http://www.efossils.org/>.

<sup>98</sup> Disponível em: <http://projects.leadr.msu.edu/hominidfossils/items/show/17>.



Figura AA.3 – Crânio *H. erectus* (*Peking Man*). Vista anterior e superior.  
Fonte: eFossils.

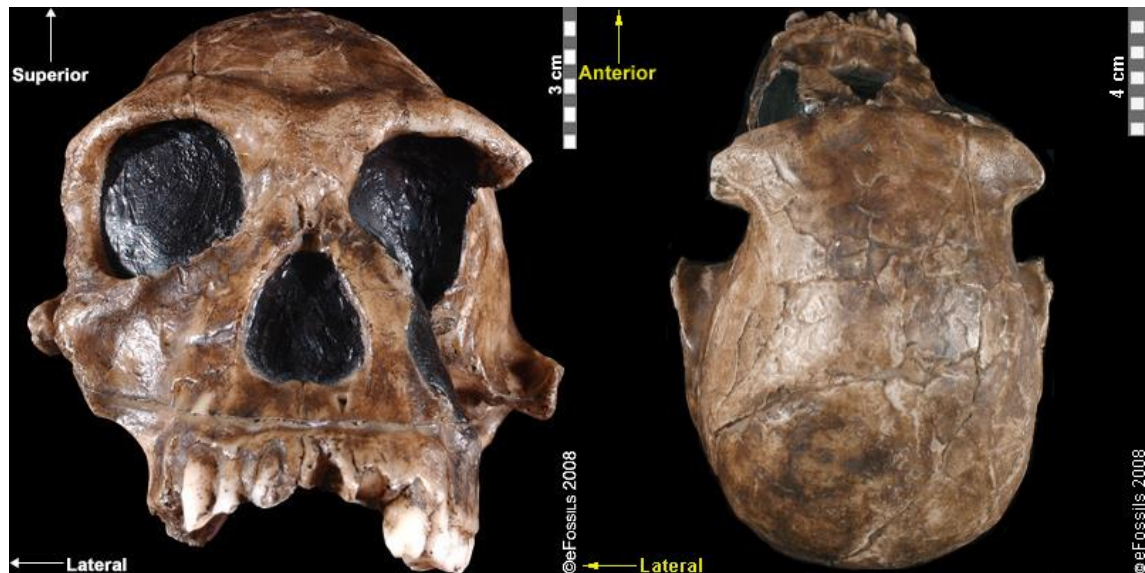


Figura AA.4 – Crânio *H. habilis* (KNM-ER 1813). Vista anterior e superior.  
Fonte: eFossils.



Figura AA.5 – Crânio *H. rudolfensis* (KNM-ER 1470). Vista anterior e superior.  
Fonte: eFossils.



Figura AA.6 – Crânio *A. africanus* (Sts 5). Vista anterior e superior.  
Fonte: eFossils.



Figura AA.7 – Crânio *A. sediba* (MH1). Vista anterior e superior.  
Fonte: *efossils*.