

**UMA BREVE VISÃO GERAL DOS ÚLTIMOS 10 ANOS DAS PRINCIPAIS
DESCOBERTAS DO PLEISTOCENO SUPERIOR NO VELHO MUNDO: HOMO
FLORESIENSIS, NEANDERTAL, DENISOVAN**

*A BRIEF OVERVIEW OF THE LAST 10 YEARS OF MAJOR LATE PLEISTOCENE
DISCOVERIES IN THE OLD WORLD: HOMO FLORESIENSIS, NEANDERTAL,
DENISOVAN.*

Fernanda Neubauer

Como citar este artigo:

NEUBAUER, Fernanda. Uma breve visão geral dos últimos 10 anos das principais descobertas do Pleistoceno Superior no velho mundo: Homo floresiensis, Neandertal, Denisovan. Tradução de Fernanda Neubauer. In: Cadernos do Lepaarq, v. XVI, n.32., p. 201-214, Jul-Dez. 2019.

Recebido em: 27/07/2018

Aprovado em: 04/08/2018

Publicado em: 15/12/2019

ISSN 2316 8412

Uma breve visão geral dos últimos 10 anos das principais descobertas do Pleistoceno Superior no velho mundo: Homo floresiensis, Neandertal, Denisovan^a

Fernanda Neubauer^b

Resumo: Nos últimos dez anos, novos dados fósseis, arqueológicos e genéticos alteraram significativamente nossa compreensão sobre o povoamento do Velho Mundo no Pleistoceno Superior. Os pesquisadores há muito têm sido desafiados a definir o lugar da humanidade na evolução e a rastrear nossa filogenia. Diferenças na morfologia esquelética de fósseis de homínídeos muitas vezes levaram à nomeação de novas espécies distintas, mas descobertas genéticas recentes desafiaram a perspectiva tradicional, demonstrando que o DNA humano moderno contém genes herdados dos Neandertais e Denisovans, questionando assim seu status como uma espécie separada. A recente descoberta do Homo floresiensis da Ilha de Flores também levantou questões interessantes sobre a quantidade de diversidade genética e morfológica que estava presente durante o Pleistoceno Superior. Este artigo discute a natureza e as implicações da evidência em relação ao Homo floresiensis, Neandertais e Denisovans, e analisa brevemente as principais descobertas do Pleistoceno Superior nos últimos dez anos de pesquisa no Velho Mundo e sua importância para o estudo da evolução humana.

Abstract: In the last ten years, new fossil, archaeological, and genetic data have significantly altered our understanding of the peopling of the Old World in the Late Pleistocene. Scholars have long been challenged to define humanity's place in evolution and to trace our phylogeny. Differences in the skeletal morphology of hominin fossils have often led to the naming of distinct new species, but recent genetic findings have challenged the traditional perspective by demonstrating that modern human DNA contains genes inherited from Neandertals and Denisovans, thus questioning their status as separate species. The recent discovery of Homo floresiensis from Flores Island has also raised interesting queries about how much genetic and morphological diversity was present during the Late Pleistocene. This article discusses the nature and implications of the evidence with respect to Homo floresiensis. Neandertals and Denisovans, and briefly reviews major Late Pleistocene discoveries from the last ten years of research in the Old World and their significance to the study of human evolution.

Palavras Chave:

Evolução humana; Pleistoceno Superior; Velho Mundo; Homo floresiensis; Neandertal; Denisovan; Dados fósseis, arqueológicos e genéticos.

Keywords:

Human evolution; Late Pleistocene; Old World; Homo floresiensis; Neandertal; Denisovan; Fossil, archaeological, and genetic data.

^a Artigo publicado originalmente como: Neubauer, Fernanda. 2014. A Brief Overview of the Last 10 Years of Major Late Pleistocene Discoveries in the Old World: Homo floresiensis, Neandertal, Denisovan. *Journal of Anthropology*, v. 2014, Article ID 581689, páginas 1-7. Texto traduzido para o português pela autora.

^b Pesquisadora Honorary Fellow no Departamento de Antropologia da University of Wisconsin-Madison, Estados Unidos. Doutora e mestre em antropologia (área de concentração em arqueologia) pela mesma instituição estadunidense. E-mail: fneubauer@uwalumni.com.

INTRODUÇÃO

Na literatura da evolução humana, os últimos anos foram marcados por novas questões sobre o que significa ser humano. Os pesquisadores há muito têm sido desafiados a definir o lugar dos humanos na evolução e a rastrear nossa filogenia. Diferenças na morfologia esquelética dos fósseis de homínídeos muitas vezes levaram à nomeação de novas espécies distintas. As espécies são tradicionalmente e muito frequentemente definidas como uma população ou grupo de populações capazes de cruzar e produzir descendentes férteis (MAYR, 1942), embora Mayden (1997) identifique mais recentemente pelo menos 24 conceituações alternativas de espécies (ver também de Queiroz [2005] para uma discussão das definições modernas versus tradicionais de espécies).

Descobertas genéticas recentes têm desafiado a perspectiva biológica tradicional, demonstrando que o DNA humano moderno contém genes herdados dos Neandertais e Denisovanos (GREEN et al., 2010; REICH et al., 2010, 2011). Não somente os humanos modernos compartilham parcialmente sua linhagem, mas as evidências genéticas também indicam que esses diferentes homínídeos eram capazes de cruzar e produzir descendentes viáveis, questionando assim seu *status* como espécies separadas. Dados genéticos até o presente indicam que pelo menos os Neandertais, humanos anatomicamente modernos (ou seja, humanos com esqueletos semelhantes aos dos humanos de hoje) e Denisovanos eram variantes de uma única população reprodutora de *Homo*, apesar de apresentarem vastas diferenças espaço-temporais em sua morfologia esquelética e em suas produções artefatuais.

Apesar dessas descobertas no entanto, em geral, a árvore genealógica humana continuou sua tendência de expandir “arbustos” e diversidade taxonômica, incluindo o anúncio da nova espécie *Australopithecus sediba* por Berger e colaboradores (2010). A evidência genética para o cruzamento, assim como o conceito tradicional de espécie proposto por Mayr (1942) pode levar essas populações do Pleistoceno Superior a serem integradas em uma única espécie, entretanto, também está claro que uma série de problemas filogenéticos e taxonômicos permanecem sem solução após subsumir os grupos reprodutivamente viáveis em uma única espécie. Além disso, desde a descoberta em setembro de 2003 do *Homo floresiensis* da Ilha de Flores, diferentes interpretações levantaram questões interessantes sobre a quantidade de diversidade genética e morfológica que estava presente durante o Pleistoceno Superior (BROWN et al., 2004; MORWOOD et al., 2004).

Nos últimos dez anos, novos dados fósseis, arqueológicos e genéticos alteraram significativamente nossa compreensão do povoamento do Velho Mundo durante o Pleistoceno Superior. Este artigo tem como objetivo discutir a natureza e as implicações destas evidências em relação ao *Homo floresiensis*, Neandertais e Denisovanos. Este artigo analisa brevemente essas importantes descobertas do Pleistoceno Superior no Velho Mundo e sua importância para o estudo da evolução humana. Não é a minha intenção resolver quaisquer debates, novos ou antigos, mas em vez disso discutir brevemente como várias descobertas recentes trazem novas complexidades e considerações ao campo da pesquisa do Pleistoceno Superior no Velho Mundo relacionadas ao *Homo floresiensis*, Neandertais e Denisovanos.



Figura 1: Mapa da localização dos sítios mais significativos discutidos neste artigo.

HOMO FLORESIENSIS

Em 2004, Brown, Morwood e colaboradores publicaram as descobertas de restos de esqueletos de pequenos hominídeos provenientes de suas escavações em Liang Bua (Figura 1), uma grande caverna calcária na Ilha de Flores, no leste da Indonésia, e sugeriram que eles representavam uma nova espécie nomeada *Homo floresiensis* (BROWN et al., 2004; MORWOOD et al., 2004). De acordo com os relatórios originais, os hominínios em Flores tinham 1 m de altura e um volume endocraniano de aproximadamente 380 cm³, equivalente aos menores australopitecíneos conhecidos.

O espécime mais completo, denominado LB1, foi identificado como feminino, devido à sua anatomia pélvica, e como adulto, devido à erupção e desgaste dos dentes e uniões epifisárias. Os ossos esqueléticos da LB1, alguns dos quais ainda estavam articulados, incluíam um crânio e mandíbula razoavelmente completos. Os ossos foram recuperados em uma pequena área datada por espectrometria de massa com acelerador calibrado (AMS) para c. 18 ka¹ por duas amostras (ANUA-27116 e ANUA-27117). Os depósitos associados continham 32 ferramentas de pedra e restos de fauna, incluindo de dragão de Komodo e espécies anãs de *Stegodon*² (MNI³ 26). Entretanto, outro nível que também continha os restos de *H. floresiensis* tinha até 5.500 artefatos por metro cúbico, incluindo pontas, lâminas e perfuradores. LB2, o terceiro pré-molar mandibular esquerdo de outro indivíduo, produziu uma datação de 37,7 ± 0,2 ka (amostra LB-JR-6A/13-23) por espectrometria de massa por ionização térmica (TIMS).

1 Abreviação para “milhares de anos”.

2 Gênero extinto de elefantes que viveu na Ásia no Pliopleistoceno. Uma população residual sobreviveu na ilha indonésia de Flores até há c. 12 ka com características anãs, e mediam aproximadamente 3 metros de altura.

3 Abreviação em inglês para “número mínimo de indivíduos”.

NEUBAUER, Fernanda. Uma breve visão geral dos últimos 10 anos das principais descobertas do Pleistoceno Superior no velho mundo: *Homo floresiensis*, Neandertal, Denisovan. Tradução de Fernanda Neubauer. In: *Cadernos do Lepaarq*, v. XVI, n.32., p. 201-214, Jul-Dez. 2019.

Com base nessas datas, os pesquisadores originalmente sugeriram que o *H. floresiensis* existia desde uma data anterior há 38 ka até pelo menos 18 ka. No ano seguinte, após mais evidências terem sido analisadas no sítio, Morwood et al. (2005) inferiram novas datas de 95-74 a 12 ka⁴ para a presença do *H. floresiensis* em Liang Bua. As novas descobertas incluíam ossos de *Stegodon* massacrados, evidências do uso do fogo e restos hominínios de uma segunda mandíbula adulta e pós-craniano de outros indivíduos.

À medida que as descobertas recebiam atenção global, pesquisadores logo questionaram onde posicionar o *H. floresiensis* na árvore filogenética hominínea e dentro de uma análise cladística mais ampla (e.g., ARGUE et al., 2009, 2010; TRUEMAN, 2010). Alguns pesquisadores hipotetizaram que o *H. floresiensis* evoluiu do *Homo erectus* javanês primitivo com dramático nanismo insular devido ao isolamento a longo prazo (e.g., KAIFU et al., 2011). Esta ideia foi proposta pela primeira vez pelos descobridores (BROWN et al., 2004; MORWOOD et al., 2004), que logo depois revisaram sua avaliação e concluíram que a genealogia da nova espécie hominínea era incerta devido a algumas de suas semelhanças com os *Australopithecus*, e provavelmente não eram descendentes do *H. erectus* nem do *H. sapiens* (MORWOOD et al., 2005). Outros sugeriram que o *H. floresiensis* não era um nanismo insular do *H. erectus*, mas de uma linhagem de hominídeos de Liang Bua que deixou a África antes de 1,8 Ma⁵, provavelmente antes da evolução do gênero *Homo*, e chegou a Flores no Pleistoceno Médio (e.g., BROWN & MAEDA, 2009).

Ao contrário de ambas perspectivas, há pesquisadores que refutaram a ideia de que o *H. floresiensis* representa uma nova espécie, argumentando que os espécimes representam um *Homo sapiens* microcefálico, que é uma anomalia patológica (e.g., MARTIN et al., 2006; VANNUCCI et al., 2011). No entanto, um número crescente de pesquisadores apoiaram a ideia de que eles representam uma nova e intrigante espécie (e.g., ARGUE et al., 2006, 2009, 2010; BROWN, 2012; BROWN et al., 2004; BROWN & MAEDA, 2009; KAIFU et al., 2011; LARSON et al., 2007, 2009; MONTGOMERY et al., 2013; MORWOOD et al., 2004, 2005, 2009; ORR et al., 2013; TRUEMAN, 2010; WESTON & LISTER, 2009). Eles criticaram a visão patológica devido à sua incapacidade de explicar como uma população doente poderia persistir por mais de 50.000 anos e abranger toda a gama de fenótipos observados no *H. floresiensis*.

Além disso, os estudos de Roberts et al. (2009) não suportaram as alegações de que a variedade de espécimes com consistentes características morfológicas esqueléticas provenientes de diferentes níveis fosse explicada por eventos tafonômicos ou de perturbação, conforme descrito pelos proponentes da teoria do distúrbio patológico. Os autores coletaram uma série extensa de 85 amostras que foram datadas usando 7 métodos de datação numérica (radiocarbono, termoluminescência, luminescência opticamente estimulada, luminescência estimulada por infravermelho, série de urânio, ressonância de spin eletrônico, ressonância de spin eletrônico/série de urânio) para estabelecer as informações geocronológicas de Liang Bua e seus ambientes imediatos. Isso produziu uma estrutura cronológica robusta para as sequências arqueológicas, faunísticas e sedimentares em Liang Bua. Os resultados obtidos indicaram boa coerência estratigráfica, e as estimativas de idade fornecem uma série de cronologias auto-consistentes para os depósitos hominínios contendo artefatos que abrangem os últimos c. 100 ka.

Há evidências de que os hominínios estavam presentes em Flores já em 1 Ma pela descoberta de 45 ferramentas de pedra *in situ*, mas nenhum animal ou restos de hominínios foram encontrados neste contexto (BRUMM et al., 2010).

4 Datações revisadas e publicadas na Nature por Sutikna et al. em 2016 agora sugerem uma idade de c. 100-60 ka para as rochas e sedimentos em torno dos restos do esqueleto de *Homo floresiensis* e de c. 190-50 ka para os artefatos líticos atribuíveis a esta espécie. Essa nova avaliação geológica sugere portanto que o *H. floresiensis* desapareceu da caverna Liang Bua há c. 50 ka.

5 Abreviação para “milhões de anos”.

NEUBAUER, Fernanda. Uma breve visão geral dos últimos 10 anos das principais descobertas do Pleistoceno Superior no velho mundo: *Homo floresiensis*, *Neandertal*, *Denisovan*. Tradução de Fernanda Neubauer. In: *Cadernos do Lepaarq*, v. XVI, n.32., p. 201-214, Jul-Dez. 2019.

Há também evidências de que o *H. erectus* foi recuperado em Sangiran (Java Central, na Indonésia; Figura 1), datando de aproximadamente 1,6 Ma, e com mais de 80 espécimes de idades variando entre 1,51 a 0,9 Ma (ZAIM et al., 2011).

Devido à falta de provas, no entanto, não está claro se o *H. floresiensis* descendeu destes primeiros habitantes da Ilha de Flores e passou por um processo de nanismo insular, assim como se eles eram uma espécie completamente diferente ou variantes da mesma espécie de *Homo*. Além disso, ainda não há concordância se eles pertencem ao gênero *Homo* ou *Australopithecus*. Apenas futuros estudos genéticos revelarão se o *H. floresiensis* foi capaz de cruzar com outros hominínios, ou se os humanos modernos compartilham uma porcentagem de seu DNA, como no caso dos Neandertais e Denisovanos.

NEANDERTAIS

O primeiro esqueleto Neandertal recuperado foi o crânio de uma criança escavado no final de 1829 ou início de 1830, estimado ter entre quatro a seis anos de idade quando morreu, embora a descoberta só tenha sido reconhecida cerca de um século depois. O espécime foi recuperado na caverna de Engis, na Bélgica, pelo médico Schmerling (JANKOVIÉ, 2004, p. 379; STAPERT, 2007, p. 17].

No entanto, o primeiro esqueleto a ser registrado como um Neandertal foi um macho encontrado em Kleine Feldhofer Grotte, perto de Dusseldorf, na Alemanha, em 1856. William King (1864) logo criou uma nova categoria taxonômica, *Homo neanderthalensis*. Hoje, porém, muitos pesquisadores atribuem os Neandertais à categoria taxonômica *Homo sapiens neanderthalensis* para enfatizar que eles eram mais semelhantes ao *Homo sapiens* moderno do que diferentes (e.g., BAILLIE, 2013).

De fato, após a recente descoberta em 2010 por Green et al. de que os humanos modernos compartilham uma porcentagem da sequência do DNA genômico Neandertal e, portanto, cruzaram com os humanos anatomicamente modernos, alguns pesquisadores agora aceitam que eles não eram duas espécies diferentes, mas que representam variantes da mesma. Seus estudos indicam que os indivíduos não-africanos retêm em média de 1 a 4% do DNA Neandertal.

Jankovié (2004, p. 395, tradução minha), antes do anúncio dessas descobertas genéticas, já havia defendido essa hipótese e argumentava que “os Neandertais são vistos como um grupo extinto de populações, não uma espécie extinta ou separada, e é esperado que tenham contribuído até certo ponto para o *pool* genético humano moderno na Europa”.

Além disso, Zilhão e colaboradores (DUARTE et al., 1999; ZILHÃO, 2000; ZILHÃO & TRINKAUS, 2002) também argumentavam que os Neandertais se misturaram com os humanos anatomicamente modernos muito antes das descobertas genéticas. Os autores propunham que os restos fósseis de uma criança recuperada no abrigo-sob-rocha Lagar Velho (Figura 1) em Portugal combinavam características esqueléticas dos Neandertais (e.g., ossos dos membros extremos curtos e grossos) e dos humanos modernos (e.g., dentes e queixo modernos), representando evidências diretas de que ambos cruzaram e contribuíram para o nosso *pool* genético. Os autores sugeriram que os Neandertais desapareceram ao serem absorvidos pela população humana moderna. Os resultados de radiocarbono das lentes de carvão localizadas abaixo das pernas da criança e de ossos de animais associados ao enterro renderam uma datação de 24,5 ka, cerca de 3.000 anos depois que os Neandertais presumivelmente desapareceram do oeste da Península Ibérica.

Até o presente, os restos de esqueletos de mais de 500 indivíduos Neandertais são conhecidos e, surpreendentemente, cerca de metade deles são de crianças (STAPERT, 2007, p. 17). Isso representa um grande número de espécimes de crianças, se considerarmos que os restos de hominídeos são raros porque a fossilização e a sobrevivência de um esqueleto durante um grande período de tempo é um evento incomum. Devido ao seu tamanho menor e fragilidade, a descoberta de restos esqueléticos

NEUBAUER, Fernanda. Uma breve visão geral dos últimos 10 anos das principais descobertas do Pleistoceno Superior no velho mundo: *Homo floresiensis*, Neandertal, Denisovan. Tradução de Fernanda Neubauer. In: Cadernos do Lepaarq, v. XVI, n.32., p. 201-214, Jul-Dez. 2019.

de sub-adultos é ainda mais rara. Esse fator levou Stapert (2007, p. 17) a sugerir que a mortalidade infantil neandertal deve ter sido maior que 50% e que eles frequentemente morriam bastante jovens. Stapert também argumenta que pode ter havido muitas razões para a alta mortalidade entre os Neandertais, como escassez de alimentos, dieta desequilibrada e violência.

No entanto, Estabrook (2009) analisou inúmeros restos de esqueleto de Neandertal para verificar se as ocorrências de trauma nelas presentes são altas. A autora (p. 346, tradução minha) “não encontrou evidências de que os Neandertais tenham sofrido trauma mais frequente ou com uma distribuição diferente em todo o corpo além do que é comumente observado nos humanos modernos no contexto de caçadores-coletores, nômades, forrageiros semi-sedentários e latifundiários medievais”. Além disso, os dados de Estabrook não apoiavam a afirmação de que o trauma desempenhou um papel mais influente na vida dos Neandertais do que qualquer um dos grupos mencionados acima.

Pesquisadores também procuraram estudar as capacidades cognitivas dos Neandertais e como seus comportamentos foram comparados aos humanos modernos. Alguns pesquisadores argumentam que os Neandertais tiveram uma infância mais curta em comparação com os humanos anatomicamente modernos (e.g., HAWCROFT & DENNELL, 2000; ROZZI & CASTRO, 2004), enquanto que outros sugerem que ambos tinham taxas de crescimento semelhantes (e.g., DE LEÓN et al., 2008).

Com base nos dados provenientes dos seus estudos de esmalte e crescimento dentário, Rozzi & Bermúdez de Castro (2004) sugerem que a coroa dentária Neandertal se formava 15% mais rapidamente que a dos humanos modernos. Se todos os aspectos do desenvolvimento dentário fossem diminuídos no mesmo grau, levaria cerca de 15 anos para os Neandertais atingirem a idade adulta. Além disso, eles concluem que, apesar de terem um cérebro grande (com capacidades cranianas de 1.200 a 1.626 cm³), os Neandertais eram caracterizados por terem um curto período de desenvolvimento, mesmo quando comparados com o seu ancestral *Homo heidelbergensis*.

De León et al. (2008), no entanto, com base em sua análise do tamanho do cérebro de neonatos de Neandertal, argumentam que a duração da gravidez dos Neandertais e do *Homo sapiens* moderno foi semelhante, sugerindo taxas de crescimento fetal relativamente equivalentes. Os autores também sugerem que os cérebros Neandertais se expandiram em uma taxa mais alta e atingiram volumes adultos maiores do que o *Homo sapiens* moderno, mas atingiram tamanhos adultos dentro do mesmo período de tempo e ao longo de trajetórias equivalentes.

Enquanto isso, Kondo et al. (2005) estudaram os padrões de crescimento do neurocrânio, faces e mandíbulas dos Neandertais e dos humanos modernos. Seus resultados foram interpretados como mostrando que o crescimento facial e neurocranial eram similares em Neandertais e humanos modernos, mas em contraste, o crescimento das mandíbulas Neandertais era mais acelerado – pelo menos durante o período pós-natal a pré-adolescente entre os dois e dez anos de idade – do que dos humanos modernos. No entanto, os autores concluem que seus resultados são prematuros e que não está claro se o crescimento Neandertal foi mais acelerado do que os humanos modernos ou se eles representam o mesmo padrão de perfis de crescimento amplamente diferentes das populações modernas.

Os estudos realizados por Rozzi & Bermúdez de Castro (2004), León et al. (2008) e Kondo et al. (2005) demonstram que a questão da duração da infância Neandertal é uma discussão que ainda não foi resolvida entre os cientistas.

Embora alguns pesquisadores tenham sugerido que os Neandertais não enterravam intencionalmente seus mortos (e.g., GARRETT, 1989), examinando a literatura, Pettitt (2002, p. 3) sugere que existem de 32 a 36 indicadores convincentes de práticas de sepultamento Neandertais. A caverna Mezmaiskaya (Figura 1), localizada no norte do Cáucaso, é um sítio importante devido à descoberta de dois sepultamentos intencionais de esqueletos infantis Neandertais que foram recuperados em camadas associadas com restos de animais e artefatos Musterienses. As camadas estratigráficas contendo os sepultamentos

foram datadas por radiocarbono há 32 ka (LE-4735) e há mais de 45 ka (LE-3841).

Segundo Golovanova et al. (1999), as escavações na caverna Mezmaiskaya foram bem executadas ao ponto que as estratégias de subsistência Neandertal puderam ser estabelecidas. A região onde a caverna está localizada é caracterizada por uma rica diversidade de fauna e flora. Muitos milhares de restos de fauna foram recuperados nas camadas de ocupação dos Neandertais Musterienses no sítio. Mamíferos de tamanho médio a grande eram comuns, com predomínio de bisonte estepe (*Bison priscus*), cabra caucasiana (*Capra caucasica*) e muflão asiático (*Ovis orientalis*). A análise de uma amostra de 479 ossos de mamíferos de grande porte indicou que muitos exibem traços de danos carnívoros e marcas de corte de ferramenta lítica. Marcas de corte de ferramenta de pedra estavam presentes em 7% dos ossos de bisão e 5% dos ossos de cabra, ovelha e veado, representando diferentes fases do processo de abate, incluindo desmembramento e filetagem. A coroa dentária dos terceiros molares inferiores foi medida para fornecer a idade de mortalidade dos bisontes (nº 19), e cabras e ovelhas (nº 22), que representam uma preferência por adultos em idade ativa. Esse achado levou Golovanova et al. (1999, p. 85, tradução minha) a concluir que “tal perfil não é consistente com o padrão de restos saqueados, e estes dados, em conjunto com as marcas de corte de ferramenta, indicam que a maioria dos restos de bodes, cabras e ovelhas representam animais caçados pelos habitantes da caverna Mezmaiskaya”.

É importante salientar que o tipo de carne e plantas comestíveis que faziam parte da dieta dos Neandertais variavam muito em cada região, dependendo da fauna e da flora disponíveis, mas o estudo de caso da caverna Mezmaiskaya mostra fortes evidências de que os Neandertais eram caçadores eficientes. Uma série de estudos se concentrou no comportamento de subsistência Neandertal, a maioria dos quais o retrata como sinônimo de especialização em caça e pesca (e.g., DAVIES & UNDERDOWN, 2006; GOLOVANOVA et al., 1999; HARDY & MONCEL, 2011).

Além disso, o estudo de Paixão-Córtés et al. (2013) de 162 genes cognitivos entre Denisovanos, *H. sapiens* e Neandertais revelou que, devido à grande similaridade em alguns dos genes cognitivos, eles poderiam ter compartilhado mais traços comportamentais com os humanos modernos do que se pensava anteriormente. Abi-Rached et al. (2011) sugerem que ao migrar da África, os humanos anatomicamente modernos encontraram os hominínios arcaicos, residentes da Eurásia por mais de 200.000 anos, que tinham sistemas imunológicos mais bem adaptados aos patógenos locais, e suas interações moldaram significativamente o sistema imunológico dos humanos anatomicamente modernos através da introgressão adaptativa dos alelos arcaicos.

DENISOVANOS

Em 2010, Krause e colaboradores (2010) relataram a descoberta de uma falange distal de uma fêmea jovem na caverna Denisova na Sibéria (Figura 1), datada entre 30 a 50 ka por uma fauna pouco associada. Os autores extraíram o DNA do osso e concluíram que ele pertencia a um tipo previamente desconhecido de hominínio arcaico. Eles foram cautelosos para evitar a definição dos hominínios como uma nova espécie, e os chamaram de Denisovanos.

Em contraste com todas as outras populações de hominínios (e.g., Neandertais, *H. floresiensis*), que foram reconhecidas com base na sua morfologia esquelética, os Denisovanos foram os primeiros grupos de hominínios identificados através de evidência genética. Os Denisovanos eram um grupo irmão dos Neandertais que divergiram antes dos Neandertais cruzarem com os humanos anatomicamente modernos. Mais tarde, houve mistura entre os Denisovanos e os ancestrais dos habitantes da Melanésia, envolvendo principalmente os machos Denisovanos (MEYER et al., 2012, p. 224).

Reich et al. (2010, 2011) estimaram que os melanésios modernos têm a maior porcentagem de DNA Denisovano,

NEUBAUER, Fernanda. Uma breve visão geral dos últimos 10 anos das principais descobertas do Pleistoceno Superior no velho mundo: *Homo floresiensis*, Neandertal, Denisovan. Tradução de Fernanda Neubauer. In: Cadernos do Lepaarq, v. XVI, n.32., p. 201-214, Jul-Dez. 2019.

variando entre 4 a 6%. Seus estudos genéticos também indicaram que as populações do continente da Eurásia não possuíam porcentagens significativas de DNA Denisovano. Os ancestrais dos atuais asiáticos orientais não estavam presentes no sudeste da Ásia quando o fluxo de genes de Denisovanos nos ancestrais comuns dos melanésios ocorreu.

Pesquisadores investiram esforços para entender como eles chegaram à Austrália e atravessaram a Linha Wallace, uma das maiores barreiras biogeográficas do mundo, uma conquista anteriormente realizada pelo *H. floresiensis* (COOPER & STRINGER, 2013). Estudos genéticos de Rasmussen et al. (2011) indicam que houve duas ondas de dispersão na Ásia, o que reforça a hipótese sugerida por Martínón-Torres et al. (2007) sobre uma origem asiática dos Denisovanos. Os australianos nativos são descendentes de uma dispersão humana inicial na Ásia oriental que ocorreu provavelmente entre 62 e 75 ka. As descobertas de ferramentas de pedra datadas de c. 74 ka em Jwalapuram, no sul da Índia, reforçam essa hipótese (MARTINÓN-TORRES, 2011). A segunda dispersão deu origem aos asiáticos modernos entre 25 e 38 ka.

Somando-se a este quebra-cabeça está o fato de que o DNA Denisovano foi identificado em homínídeos recuperados em *Sima de los Huesos* (Figura 1) na Espanha, um local que forneceu registro há longo prazo de DNA antigo, incluindo DNA dos restos de um urso das cavernas do Pleistoceno Médio (DABNEY et al., 2013). Os restos esqueléticos provenientes de *Sima de los Huesos* mostram características derivadas de Neandertal (e.g., morfologia dentária, mandibular, facial, supraorbital e occipital), mas o seu DNA mitocondrial compartilha um ancestral comum com os Denisovanos, em vez de Neandertal (MEYER et al., 2014).

Prüfer et al. (2014), com base em seus estudos genômicos, sugerem que vários eventos de fluxo genético ocorreram entre os Neandertais, Denisovanos e os humanos anatomicamente modernos, possivelmente incluindo o fluxo genético nos Denisovanos de um grupo arcaico desconhecido (talvez *H. erectus*). Sua análise indica que o cruzamento ocorreu entre muitas populações de homínídeos no Pleistoceno Superior, mas a extensão do fluxo genético entre elas era geralmente baixa.

DISCUSSÃO

Três teorias principais foram hipotetizadas para explicar as trajetórias evolutivas humanas observadas durante o Pleistoceno Superior, esses modelos são popularmente intitulados: Fora da África, Multirregional e de Assimilação.

No modelo Fora da África ou Origem Africana Recente, o *H. sapiens* evoluiu na África e migrou para a Eurásia e Austrália após 50 ka, e rapidamente substituiu as outras espécies de *Homo*, como os Neandertais (KLEIN, 1995, 2008, 2009). Os Neandertais são vistos como uma espécie diferente da dos humanos anatomicamente modernos, e que os dois não se cruzaram. Utilizando um modelo de ramificação/substituição para a evolução humana, neste modelo o *H. erectus* é colocado como o ancestral do moderno *H. sapiens*. O modelo Fora da África, no entanto, é rígido demais para acompanhar as novas evidências provenientes dos dados arqueológicos e genéticos. Somando-se a essa complexidade, os pesquisadores devem agora considerar como os novos dados informam sobre cenários de dispersões hominíneas anteriores (e.g., BERMÚDEZ DE CASTRO & MARTINÓN-TORRES, 2013).

De acordo com a hipótese Multirregional, as populações humanas que vivem na África e na Eurásia tem sido geneticamente conectadas desde a época do *H. erectus*. Devido a esse fluxo genético, eles evoluíram juntos como uma única linhagem evolutiva. Multirregional não significa origens múltiplas independentes, mas sim uma dependência de trocas genéticas para explicar como a diferenciação, a variação geográfica e as mudanças evolutivas dentro da espécie humana ocorreram (WOLPOFF, 2000, p. 134).

Uma outra abordagem tenta fundir partes de ambas as teorias, conhecida como o modelo de Assimilação. Nesse modelo, os primeiros humanos anatomicamente modernos, após migrarem da África, cruzaram com as populações iniciais que encontraram na Eurásia, que ainda eram arcaicas. Desta forma, os genes arcaicos entraram no *pool* genético e passaram seus traços de volta para os humanos anatomicamente modernos, que rapidamente os substituíram completamente (SMITH et al., 2005).

Os principais pontos fortes dos modelos Multirregional e de Assimilação estão em sua capacidade de explicar as evidências genéticas e arqueológicas recentes e ambos são plausíveis para explicar a evolução humana durante o Pleistoceno Superior.

Para concluir, nos últimos dez anos, os pesquisadores introduziram uma variedade de novas espécies de homínios, juntamente com variantes de uma espécie singular. Muitos são candidatos em potencial para o ancestral do nosso gênero, mas somente o tempo revelará se eles continuarão a ser reconhecidos como variantes únicas (COWGILL, 2011, p. 215). É agora reconhecido que os Neandertais e os Denisovanos provavelmente não foram extintos no sentido clássico da palavra, mas em vez disso foram misturados com outras populações, e algumas de suas heranças genéticas ainda são mantidas nas populações humanas atuais (WOLPOFF et al., 2000, p. 132). Enquanto que uma contribuição genética Neandertal para o *pool* genético atual é evidenciada em todas as populações humanas fora da África, uma contribuição de Denisovanos é encontrada exclusivamente nas ilhas do sudeste da Ásia e Oceania (GREEN et al., 2010; MEYER et al., 2014; REICH et al., 2011).

Com todas as evidências para o cruzamento, é mais provável que a filogenia homínica represente redes expansivas em vez das tradicionais árvores e arbustos filogenéticos. Além disso, como sugerido por Bermúdez de Castro & Martínón-Torres (2013, p. 108, tradução minha), “tentar classificar as populações de homínios em um esquema de ‘espécie’ de forma muito rígida, e a compreensão dos eventos de dispersão como migrações direcionais e lineares ao invés de movimentos ritmados de expansão/contração de homínios, sem dúvida, interferem na compreensão do cenário evolutivo do gênero *Homo* durante o Pleistoceno”. Em estudos futuros, será necessário integrar várias linhas de evidências - genéticas, arqueológicas e fósseis - para desvendar a história da nossa própria espécie.

Agradecimentos

Agradeço Michael J. Schaefer por editar os rascunhos deste artigo e fazer comentários, e Nam C. Kim por sua orientação durante a produção deste artigo. Agradeço também à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelo apoio financeiro. Por fim, gostaria de agradecer ao editor Santos Alonso do texto original em inglês, à Marina Martínez de Pinillos González e aos outros dois revisores anônimos pelos inestimáveis comentários e sugestões.

REFERÊNCIAS

- ABI-RACHED, L., et al. The Shaping of Modern Human Immune Systems by Multiregional Admixture with Archaic Humans. *Science*, vol. 334, 2011, p. 89-94.
- ARGUE, D.; DONLON, D.; GROVES, C.; WRIGHT, R. *Homo floresiensis*: Microcephalic, Pygmoid, *Australopithecus*, or *Homo*? *Journal of Human Evolution*, vol. 51, 2006, p. 360-374.
- ARGUE, D.; MORWOOD, M.J.; SUTIKNA, T.; JATMIKO; SAPTOMO, E.W. *Homo floresiensis*: A Cladistic Analysis. *Journal of Human Evolution*, vol. 57, 2009, p. 623-639.
- ARGUE, D.; MORWOOD, M.J.; SUTIKNA, T.; JATMIKO; SAPTOMO, E.W. A Reply to Trueman's 'A new cladistic analysis of *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution*, vol. 59, 2010, p. 227-230.
- BAILLIE, C. P. T. Neandertals: Unique from Humans, or Uniquely Human? *Kroeber Anthropological Society*, vol. 103, no. 1, 2013, p. 93-107.
- BERGER, L. R. *Australopithecus sediba*: A New Species of Homo-like Australopith from South Africa. *Science*, vol. 328, no. 5975, 2010, p. 195-204.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; MARTINÓN-TORRES, M. A New Model for the Evolution of the Human Pleistocene Populations of Europe. *Quaternary International*, vol. 295, 2013, p. 102-112.
- BROWN, P. LB1 and LB6 *Homo floresiensis* are not Modern Human (*Homo sapiens*) Cretins. *Journal of Human Evolution*, vol. 62, 2012, p. 201-224.
- BROWN, P., et al. A New Small-Bodied Hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, vol. 431, 2004, p. 1055-1061.
- BROWN, P.; MAEDA, T. Liang Bua *Homo floresiensis* Mandibles and Mandibular Teeth: A Contribution to the Comparative Morphology of a New Hominin Species. *Journal of Human Evolution*, vol. 57, 2009, p. 571-596.
- BRUMM, A., et al. Hominins on Flores, Indonesia, by One Million Years Ago. *Nature*, vol. 464, 2010, p. 748-753.
- COOPER, A.; STRINGER, C. B. Did the Denisovans Cross Wallace's Line? *Science*, vol. 342, 2013, p. 321-323.
- COWGILL, L. One Year in Biological Anthropology: Species, Integration, and Boundaries in 2010. *American Anthropologist*, vol. 113, no. 2, 2011, p. 213-221.
- DABNEY, J., et al. Complete Mitochondrial Genome Sequence of a Middle Pleistocene Cave Bear Reconstructed from Ultrashort DNA Fragments. *PNAS*, vol. 110, no. 39, 2013, p. 15758-15763.
- DAVIES, R.; UNDERDOWN, S. The Neanderthals: A Social Synthesis. *Cambridge Archaeological Journal*, vol. 16, n. 2, 2006, p. 145-164.
- DE LEÓN, M. S. P., et al. Neanderthal Brain Size at Birth Provides Insights into the Evolution of Human Life History. *PNAS*, vol. 105, no. 37, 2008, p. 13764-13768.
- DE QUEIROZ, K. Ernst Mayr and the Modern Concept of Species. *PNAS*, vol. 102, no. 1, 2005, p. 6600-6607.
- DUARTE, C., et al. The Early Upper Paleolithic Human Skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and Modern Human Emergence in Iberia. *PNAS*, vol. 96, 1999, p. 7604-7609.
- ESTABROOK, V. H. *Sampling Biases and New Ways of Addressing the Significance of Trauma in Neandertals*. Tese de doutorado, The University of Michigan, Michigan, EUA, 2009.
- GARGETT, R. H. Grave Shortcomings: The Evidence for Neandertal Burial. *Current Anthropology*, vol. 30, no. 2, 1989, p.

157-190.

- GOLOVANOVA, L. V.; HOFFECKER, J. F.; KHARITOV, V. M.; ROMANOVA, G. P. Mezmaiskaya Cave: A Neanderthal Occupation in the Northern Caucasus. *Current Anthropology*, vol. 40, no. 1, 1999, p. 77-86.
- GREEN, R. E., et al. A Draft Sequence of the Neanderthal Genome. *Science*, vol. 328, 2010, p. 710-722.
- HARDY, B. L.; MONCEL, M. Neanderthal Use of Fish, Mammals, Birds, Starchy Plants and Wood 125-250,000 Years Ago. *PLoS ONE*, vol 6, no. 8, 2011, p. 1-10.
- HAWCROFT, J.; DENNELL, R. Neanderthal Cognitive Life History and its Implications for Material Culture”, In *Children and Material Culture*, editado por J. S. Derevenski. Londres e Nova York: Routledge, p. 89-99, 2000.
- JANKOVIÉ, I. Neandertals... 150 Years Later. *Coll. Antropol.*, vol. 28, no. 2, 2004, p. 379-401.
- KAIFU, Y. Craniofacial Morphology of *Homo floresiensis*: Description, Taxonomic Affinities, and Evolutionary Implication. *Journal of Human Evolution*, vol. 61, 2011, p. 644-682.
- KING, W. The Reputed Fossil Man of Neanderthal. *Quarterly Journal of Science*, vol. 1, 1864, p. 88-97.
- KLEIN, R. Anatomy, Behavior, and Modern Human Origins. *Journal of World Prehistory*, vol. 9, no. 2, 1995, p. 167-198.
- KLEIN, R. Out of Africa and the Evolution of Human Behavior. *Evolutionary Anthropology*, vol. 17, 2008, p. 267-281.
- KLEIN, R. *The Human Career: Human Biological and Cultural Origins*. 3ª ed. Chicago: The University of Chicago Press, 2009.
- KONDO, O.; ISHIDA, H.; HANIHARA, T.; WAKEBE, T.; DODO, Y.; AKAZAWA, T. Cranial ontogeny in Neanderthal children: evidence from neurocranium, face and mandible. In *Current Trends in Dental Morphology Research*, editado por E. Zadzińska. Lodz: University of Lodz Press, p. 243-255, 2005.
- KRAUSE, J., et al. The Complete Mitochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia. *Nature*, vol. 464, 2010, p. 894-897.
- LARSON, S., et al. *Homo floresiensis* and the Evolution of the Hominin Shoulder”, *Journal of Human Evolution*, vol. 53, 2007, p. 718-731.
- LARSON, S., et al. Descriptions of the Upper Limb Skeleton of *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution*, vol. 57, 2009, p. 555-570.
- MARTIN, R. D.; MACLARNON, A. M.; PHILLIPS, J. L.; DOBYNS, W. B. Flores Hominid: New Species or Microcephalic Dwarf? *The Anatomical Record Part A*, vol. 288A, 2006, p. 1123-1145.
- MARTINÓN-TORRES, M.; DENNELL, R.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. The Denisova Hominin Need not Be an Out of Africa Story”. *Journal of Human Evolution*, vol. 60, 2011, p. 251-255.
- MAYDEN, R. L. A Hierarchy of Species Concepts: The Denouement in the Saga of the Species Problem. In *Species: The Units of Biodiversity*, editado por M. F. Claridge, H. A. Dawah, e M. R. Wilson. Londres: Chapman & Hall, 1997, p. 381-424.
- MAYR, E. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Nova York: Columbia University Press, 1942.
- MEYER, M., et al. A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*, vol. 338, 2012, p. 222-226.
- MEYER, M., et al. A Mitochondrial Genome Sequence of a Hominin from Sima de los Huesos. *Nature*, vol. 505, 2014, p. 403-406.
- MONTGOMERY, S. H. Primate Brains, the ‘Island Rule’ and the Evolution of *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution*.
- NEUBAUER, Fernanda. Uma breve visão geral dos últimos 10 anos das principais descobertas do Pleistoceno Superior no velho mundo: *Homo floresiensis*, Neandertal, Denisovan. Tradução de Fernanda Neubauer. In: *Cadernos do Lepaarq*, v. XVI, n.32., p. 201-214, Jul-Dez. 2019.

tion, vol. 65, 2013, p. 750-760.

MORWOOD, M. J., et al. Archaeology and Age of a New Hominin from Flores in Eastern Indonesia. *Nature*, vol. 431, 2004, p. 1087-1091.

MORWOOD, M. J., et al. Preface: Research at Liang Bua, Flores, Indonesia. *Journal of Human Evolution*, vol. 57, 2009, p. 437-449.

MORWOOD, M. J., et al. Further Evidence for Small-Bodied Hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, vol. 437, 2005, p. 1012-1017.

ORR, C. M., et al. New Wrist Bones of *Homo floresiensis* from Liang Bua (Flores, Indonesia). *Journal of Human Evolution*, vol. 64, 2013, p. 109-129.

PAIXÃO-CÓRTEZ, V.; VISCARDI, L.; SALZANO, F.; BORTOLINI, M.; HÜNEMEIER, T. The Cognitive Ability of Extinct Hominins: Bringing Down the Hierarchy Using Genomic Evidences. *American Journal of Human Biology*, vol. 25, 2013, p. 702-705.

PETRAGLIA, M., et al. Middle Paleolithic Assemblages from the Indian Subcontinent Before and After the Toba Super-Eruption. *Science*, vol. 317, 2007, p. 114-116.

PETTITT, P. B. The Neanderthal Dead: Exploring Mortuary Variability in Middle Paleolithic Eurasia”, *Before Farming*, vol. 1, no. 4, 2002, p. 1-19.

PRÜFER, K., et al., “The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, vol. 505, 2014, p. 43-49.

RASMUSSEN, M., et al. An Aboriginal Australian Genome Reveals Separate Human Dispersals into Asia. *Science*, vol. 334, 2011, p. 94-98.

REICH, D., et al. Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, vol. 468, 2010, p. 1053-1060.

REICH, D., et al. Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersals into Southeast Asia and Oceania. *The American Journal of Human Genetics*, vol. 89, 2011, p. 1-13.

ROBERTS, R. G., et al., Geochronology of Cave Deposits at Liang Bua and of Adjacent River Terraces in the Wae Racang Valley, Western Flores, Indonesia: A Synthesis of Age Estimates for the Type Locality of *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution*, vol. 57, 2009, p. 484-502.

ROZZI, F. V. R.; BERMÚDEZ DE CASTRO; J. M. Surprisingly Rapid Growth in Neanderthals. *Nature*, vol. 428, no. 29, 2004, p. 936-939.

SMITH, F.; JANKOVIĆ, I.; KARAVANIĆ, I. The Assimilation Model, Modern Human Origins in Europe, and the Extinction of Neandertals.. *Quaternary International*, vol. 137, 2005, p. 7-19.

STAPERT, D. Neanderthal Children and Their Flints. *PalArch's Journal of Archaeology of Northwest Europe*, vol. 1 and 2, 2007, p. 16-39.

TRUEMAN, J. W. H. A New Cladistic Analysis of *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution*, vol. 59, 2010, p. 223-226.

VANNUCCI, R. C.; BARRON, T. F.; HOLLOWAY, R. L. Craniometric Ratios of Microcephaly and LB1, *Homo floresiensis*, Using MRI and Endocasts. *PNAS*, vol. 108, no. 34, 2011, p. 14043-14048.

WESTON, E. M.; LISTER, A. M. Insular Dwarfism in Hippos and a Model for Brain Size Reduction in *Homo floresiensis*. *Nature*, vol. 459, 2009, p. 85-89.

WOLPOFF, M. H.; HAWKS, J.; CASPARI, R. Multiregional, Not Multiple Origins. *American Journal of Physical Anthro-*

NEUBAUER, Fernanda. Uma breve visão geral dos últimos 10 anos das principais descobertas do Pleistoceno Superior no velho mundo: *Homo floresiensis*, Neandertal, Denisovan. Tradução de Fernanda Neubauer. In: *Cadernos do Lepaarq*, v. XVI, n.32., p. 201-214, Jul-Dez. 2019.

pology, vol. 112, 2000, p. 129–136.

ZAIM, Y., et al. New 1.5 Million-Year-Old *Homo erectus* Maxilla from Sangiran (Central Java, Indonesia). *Journal of Human Evolution*, vol. 61, 2011, p. 363-376.

ZILHÃO, J. Fate of the Neandertals. *Archaeology*, vol. 53, no. 4, 2000, p. 24-29.

ZILHÃO, J.; TRINKAUS, Erik (ed.). *Portrait of the Artist as a Child: The Gravettian Human Skeleton from the Abrigo do Lagar Velho and its Archeological Context*. Trabalhos de Arqueologia, no. 22. Lisboa: Instituto Português de Arqueologia, 2002.