

# Komparativna analiza gornjih udova Homo naledi-ja - uvid u evolucijsku povijest, biomehaniku i ponašanje

---

Kosnica, Ema

Master's thesis / Diplomski rad

2024

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Humanities and Social Sciences / Sveučilište u Zagrebu, Filozofski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:131:962786>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-31**



Sveučilište u Zagrebu  
Filozofski fakultet  
University of Zagreb  
Faculty of Humanities  
and Social Sciences

Repository / Repozitorij:

[ODRAZ - open repository of the University of Zagreb  
Faculty of Humanities and Social Sciences](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

Filozofski fakultet

Odsjek za etnologiju i kulturnu antropologiju

DIPLOMSKI RAD

Komparativna analiza gornjih udova *Homo naledi*-ja – uvid u evolucijsku povijest, biomehaniku i ponašanje

Studentica: Ema Kosnica

Mentorica: prof. dr. sc. Davorka Radovčić

Zagreb, rujan 2024.

## IZJAVA O AUTORSTVU

Ja, EMA KOSNICA, izjavljujem pod punom moralnom odgovornošću da sam diplomski rad „KOMPARATIVNA ANALIZA GORNJIH UDOVA *HOMO NALEDI-JA* – UVID U EVOLUCIJSKU POVIJEST, BIOMEHANIKU I PONAŠANJE“ izradila potpuno samostalno uz stručno vodstvo mentora dr. sc. DAVORKE RADOVČIĆ. Svi podaci navedeni u radu su istiniti i prikupljeni u skladu s etičkim standardom struke. Rad je pisan u duhu dobre akademske prakse koja izričito podržava nepovredivost autorskog prava te ispravno citiranje i referenciranje radova drugih autora.

*Kosnica*

---

Vlastoručni potpis studenta

## Sadržaj

1. Uvod .....	1
2. Povijest istraživanja.....	1
2.1. Stratigrafski kontekst i datiranje.....	2
3. Evolucijske veze <i>Homo naledi</i> -ja.....	4
4. Gornji udovi <i>Homo naledi</i> -ja.....	6
4.1. Lopatica.....	7
4.2. Ključna kost.....	8
4.3. Nadlaktična kost.....	11
4.4. Lakatna kost .....	15
4.5. Palčana kost.....	16
4.6. Šaka .....	17
4.6.1. Kosti pešća/ručni zglob .....	18
4.6.2. Kosti zapešća.....	20
4.6.3. Članci prstiju .....	20
4.6.4. Palac .....	21
5. Rasprava .....	24
6. Zaključak.....	27
7. Popis priloga.....	28
8. Popis literature.....	28

## 1. Uvod

Vrsta *Homo naledi*, otkrivena 2013. godine u južnoj Africi, predstavlja značajan dodatak fosilnim ostacima hominina iz razdoblja pleistocena. Po otkriću, ova nova vrsta izazvala je veliki interes znanstvene zajednice zbog svojih jedinstvenih anatomskih karakteristika.

Ovaj će se rad posvetiti komparativnoj analizi gornjih udova vrste *Homo naledi* te će se na temelju pregleda dostupne literature o analizama fosilnih ostataka pokušati odgovoriti na neka pitanja vezana uz evolucijsku povijest i ponašanje *Homo naledi*-ja.

Paleoantropolog i voditelj istraživanja Lee Berger, sa svojim timom, utvrdio je da su gornji udovi *Homo naledi*-ja kombinacija primitivnih karakteristika australopitecina i naprednih osobina roda *Homo* (Berger i sur. 2015). Navedena kombinacija karakteristika može ukazivati na kompleksan način života ove vrste i njezine prilagodbe na različite ekološke niše, što će biti od posebnog interesa unutar ovog rada.

Rad će pokušati sumirati neka od najvažnijih istraživanja vezana uz vrstu *Homo naledi*, od arheoloških istraživanja u špiljskom sustavu Rising Star, datacije vrste *Homo naledi*, i najvažnije, komparativnih anatomskih analiza.

Datiranje fosilnih ostataka *Homo naledi*-ja u kontekstu ovog rada bit će važno kako bi se na temelju tih rezultata moglo detaljnije progovoriti o evolucijskim vezama *Homo naledi*-ja s drugim homininima. O istom će se pisati i iz drugog kuta, preko komparativnih analiza fosilnih ostataka.

Takve analize bit će ključan dio rada, a najveći fokus ovdje će biti na komparativnoj analizi gornjih udova *Homo naledi*-ja. Analiza gornjih udova odabrana je zbog toga što gornji udovi *H. naledi*-ja manifestiraju kombinaciju raznih neočekivanih karakteristika, do sada nezabilježenih u fosilnom zapisu ljudske evolucijske povijesti.

## 2. Povijest istraživanja

Fosilizirani ostaci nekoliko individua hominina otkriveni su 2013. godine u špiljskom sustavu Rising Star (Berger i sur. 2015; Dembo i sur. 2016: 18). Riječ je o pripadnicima vrste *Homo naledi*, novoj vrsti hominina koja je imenovana upravo nakon spomenutog otkrića. Fosilni ostaci prvotno su otkriveni u komori Dinaledi, oko 30 metara pod zemljom, unutar špiljskog sustava Rising Star koji se nalazi u dolini rijeke Bloubank, nedaleko nalazišta Sterkfontein (Berger i sur. 2015: 3; Dirks i sur. 2015: 4). Špiljski sustav Rising Star nalazi se na mjestu

poznatom pod nazivom Kolijevka čovječanstva ili Cradle of Humankind World Heritage Site (Berger i sur. 2015: 3), prepoznatljivom po otkriću fosila mnogih hominina važnih za proučavanje evolucije čovjeka.

Fosili vrste *Homo naledi* prvi puta su prepoznati u listopadu 2013. godine (Berger i sur. 2015: 2), prilikom speleoloških istraživanja predvođenih Rickom Hunterom i Stevenom Tuckerom. Kratko istraživanje koje je slijedilo rezultiralo je pronalaskom velikog broja fosilnih ostataka, a prva formalna objava o otkriću *Homo naledi*-ja uslijedila je 2015. godine, kada je Lee Berger sa svojim timom objavio detaljnu studiju o fosilima vrste *Homo naledi*.

Vrsta *Homo naledi* dobila je ime prema lokaciji pronalaska, komori Dinaledi unutar špiljskog sustava Rising Star, a sama riječ *naledi* na jeziku Sotho znači “zvijezda” (Berger i sur. 2015: 3).

Do danas, špiljski sustav Rising Star jedino je mjesto na kojem su pronađeni fosilni ostaci vrste *Homo naledi*, u dvije špiljske komore – Dinaledi i Lesedi (Robbins i sur. 2021: 1). Rezultat arheoloških istraživanja pronalazak je više od 1500 fosilnih ostataka *Homo naledi*-ja, što označava najveću kolekciju jedne vrste hominina pronađene u Africi (Dirks i sur. 2017: 2). Čitava zbirka istraženih fosilnih ostataka vrlo je homogena (Berger i sur. 2015: 24) te su zastupljeni svi dijelovi kostura, unatoč mogućnosti loše očuvanosti ili pristranosti tijekom arheoloških iskopavanja (Dirks i sur. 2015: 22).

S obzirom na činjenicu da je sačuvana i otkrivena velika količina fosila vrste *Homo naledi*, omogućena je i detaljna analiza kosturnih ostataka koji daju mnogo podataka o samoj vrsti, ali i o njezinim potencijalnim evolucijskim vezama. Anatomska analiza fosila *Homo naledi*-ja otkrila je fascinantnu kombinaciju ancestralnih i izvedenih karakteristika, od kojih će neke biti detaljnije prikazane u nastavku.

## 2.1. Stratigrafski kontekst i datiranje

Vrsta *Homo naledi* otkrivena je unutar špiljskog sustava Rising Star, formiranog u dolomitskim stijenama (Dirks i sur. 2015: 3), u komori Dinaledi, čiji su slojevi detaljno analizirani i podijeljeni u nekoliko jedinica (*Unit 1, 2, 3*). Najstarija očuvana stratigrafska jedinica u komori Dinaledi označena je kao *Unit 1* te predstavlja bazalni sedimentni sloj (Dirks i sur. 2015: 9-10). Dijelovi jedinice *Unit 2* sadrže nekoliko *in situ* fosiliziranih kostiju hominina, a neke od njih su palčana (lat. *radius*) i lakatna (lat. *ulna*) kost djeteta (Dirks i sur. 2015: 11). Najveći dio fosilnih ostataka pronađen je u jedinici *Unit 3*. Stratigrafska jedinica *Unit 3* najmlađi je sloj u komori

Dinaledi, a fosilni ostaci pronađeni su i na njezinoj površini, kao i plitko ukopani u sam sloj (Dirks i sur. 2015: 12). Također, ova jedinica sadrži i rijetke fosilne ostatke glodavaca pronađene prilikom arheoloških istraživanja u komori Dinaledi (Dirks i sur 2015: 12).

Tafonomske analize fosilnih ostataka utvrdile su da na kostima nema tragova modifikacije oruđem ili vatrom, tragova glodavaca, mesoždera ili vode (Dirks i sur. 2015: 26). Također, položaj fosila indicira da su tijela u komoru Dinaledi dospjela ubrzo nakon smrti jer je dio fosilnih ostataka pronađen u artikulaciji (Dirks i sur. 2015: 26). Artikulirani dijelovi kostura od velike su vrijednosti prilikom anatomske analize te omogućuju bolje poznavanje same vrste *Homo naledi* i njezine anatomske građe.

S obzirom na činjenicu da je u komori Dinaledi pronađena velika količina fosilnih ostataka *Homo naledi*-ja, od samih početaka istraživanja postavlja se pitanje kako su kosti onamo dospjele. Dirks i suradnici (Dirks i sur. 2015) predložili su nekoliko mogućih objašnjenja za akumulaciju kostiju u komori, kao što su mogućnost da su pripadnici vrste *Homo naledi* živjeli u komori, za što nema arheoloških dokaza, mogućnost da su kosti u komoru nanesene vodom ili da su ih donijeli predatori. No, scenarij koji je prema istraživačima najvjerojatniji jest taj da su kosti, to jest tijela, namjerno odlagana u komoru Dinaledi, tako da su donesena direktno u komoru ili su bačena u nju (Berger i sur. 2023; za suprotno mišljenje vidjeti Martínón-Torres i sur. 2023).

Osim pitanja kako su kosti dospjele tako duboko u špiljski sustav Dinaledi, još jedno važno pitanje postavlja se od početka istraživanja vrste *Homo naledi*, a riječ je o njihovom datiranju, to jest o procjeni starosti fosilnih ostataka *Homo naledi*-ja.

Starost fosila *Homo naledi*-ja dugo je bila predmet rasprava zbog izostanka direktnog datiranja u početnim istraživanjima. Međutim, kasnija istraživanja korištenjem kombinacije uranij-torij metode datiranja, optički stimulirane luminiscencije (OSL) i elektronske spinske rezonancije (ESR) odredila su da je vrsta *Homo naledi* živjela prije 236 000 do 335 000 godina (Dirks i sur., 2017). Takvo datiranje smješta ovu vrstu u razdoblje srednjeg do kasnog srednjeg pleistocena, a do otkrića *Homo naledi*-ja znanstvenici su pretpostavljali da hominini toliko primitivnih karakteristika nisu živjeli u tako kasnom razdoblju pleistocena Afrike (Dirks i sur. 2017: 34). Godine 2021. objavljena su nova datiranja (Robbins i sur. 2021), koja su suzila potencijalni vremenski okvir u kojemu je vrsta *Homo naledi* živjela. Trenutno je znanstveno mišljenje da je vrsta *Homo naledi* u špiljski sustav Rising Star dospjela u razdoblju prije 241 000 i 335 000 godina, za vrijeme glacijalnog, odnosno hladnijeg perioda (Robbins i sur. 2021: 18, 21).

Pripadnici vrste *Homo naledi* u špilju su potencijalno mogli ući preko otvora iznad komore Postbox te putem koji je danas poznat kao Dragon's Back doći do komore Dinaledi (Robbins i sur. 2021: 21).

### 3. Evolucijske veze *Homo naledi*-ja

Nakon što je 2013. godine otkrivena velika količina fosilnih ostataka u špiljskom sustavu Rising Star u južnoj Africi, započela su znanstvena istraživanja koja će rezultirati brojnim važnim zaključcima za ljudsku evolucijsku povijest. Naime, nakon što su provedene analize fosilnih ostataka, na temelju istih imenovana je nova vrsta hominina – *Homo naledi*. Iako kolekcija fosilnih ostataka dijeli anatomska obilježja s drugim vrstama hominina, Lee Berger sa svojim timom (Berger i sur. 2015) zaključio je, nakon opsežnih analiza, da je anatomija *Homo naledi*-ja dovoljno distinktivna da se ta skupina hominina imenuje zasebnom vrstom.

Po pronalasku prvih fosilnih ostataka *Homo naledi*-ja, dokumentiran je uzorak anatomske obilježja koji nije bio očekivan od strane antropologa, temeljeno na dotadašnjem tijeku paleoantropoloških istraživanja (Hawks i sur. 2017: 52). Skup fosilnih nalaza vrste *Homo naledi* sadrži jedinstvenu kombinaciju ancestralnih i izvedenih anatomske karakteristike. Na primjer, mali kranijalni kapacitet, zaobljeni članci prstiju te forma ramenog zgloba slične anatomiji australopitecina i ranim pripadnicima roda *Homo*, vrsti *Homo habilis* (Stringer 2015: 1). No, *Homo naledi* posjeduje i moderne anatomske karakteristike koje su najvidljivije kod fosilnih ostataka dijelova gornjih i donjih udova, a one slične anatomiji neandertalaca i modernih ljudi (Stringer 2015: 1).

S obzirom na navedene anatomske karakteristike, važno je pitanje evolucijske povezanosti vrste *Homo naledi* s drugim homininima, te može li anatomija *Homo naledi*-ja pomoći kod boljeg razumijevanja ljudske evolucijske povijesti. Također, postavlja se pitanje porijekla vrste *Homo naledi* i na koji je način ona povezana s modernim čovječanstvom.

Na temelju raznovrsnih analiza, predložene su tri mogućnosti filogenetskih veza *Homo naledi*-ja s drugim homininima. Vrsta *Homo naledi* smještena je: 1) na jednu od nedovoljno istraženih grana koje vode prema *H. rudolfensisu*, *H. habilisu*, *A. sedibi* i *H. floresiensisu*, 2) kao sestrinski takson *H. erectusu* i drugim vrstama roda *Homo* s velikim kranijalnim kapacitetima, uključujući i *H. sapiensa*, ili 3) kao sestrinska grana kladi koja uključuje *H. erectusa*, *H. antecessora* i druge arhaične ljude (Berger i sur. 2017: 7). Ovisno o odabranim metodama istraživanja, određene analize podupiru neku od tri mogućnosti.



Također, nakon komparativne analize fosila lubanja, koja je uočila najveću sličnost između fosilnog materijala *H. naledi* i *H. erectusa* (Schroeder i sur. 2016: 8), postavljena je teza o tome da je *Homo naledi* južnoafrička varijanta vrste *Homo erectus* (Schroeder i sur. 2016: 9). No, da bi se fosilni ostaci *Homo naledi*-ja uključili unutar vrste *Homo erectus*, bilo bi potrebno dodatno proširiti već preširoku varijaciju unutar vrste *Homo erectus* (Schroeder i sur. 2017: 10). Osim toga, nekoliko neovisnih istraživanja zaključilo je da postoje temelji za imenovanje *Homo naledi*-ja zasebnom vrstom (Dembo i sur. 2016; Schroeder i sur. 2016).

Dembo i suradnici (2016) istražili su filogenetske veze *Homo naledi*-ja na temelju kraniodentalnih karakteristika te Bayesovskih filogenetskih metoda. Prilikom istraživanja analizirano je 60 000 stabala, a rezultati upućuju na to da *Homo naledi* treba biti u istoj kladi kao i ostale vrste roda *Homo* te *Australopithecus sediba* (Dembo i sur. 2016: 24). Daljnje analize pokušale su otkriti vezu između vrste *Homo naledi* i drugih taksona, no rezultati nisu potvrdili sestrinske veze između *Homo naledi*-ja i bilo koje specifične vrste, već indiciraju da sestrinski taksoni *Homo naledi* mogu biti *A. sediba*, *H. habilis*, azijski *H. erectus*, *H. antecessor*, *H. floresiensis*, i *H. sapiens* (Dembo i sur. 2016: 24).

Ovakvi rezultati upućuju na kompleksnu evolucijsku povijest roda *Homo* te potiču na daljnja istraživanja u kojima bi upravo vrsta *Homo naledi* mogla imati značajan utjecaj zbog svojih anatomskih karakteristika. Usporedbe anatomskih odlika *H. naledi*-ja s anatomijom hominina za koje se smatra da su evolucijski povezane s vrstom *Homo naledi*, uvelike mogu pridonijeti raspravama o evoluciji roda *Homo*.

Nova istraživanja gotovo kompletne lubanje *Homo naledi*-ja (LES1), otkrivene u komori Lesedi, zaključila su da se endokranijalni volumen vrste *H. naledi* kreće između 460 i 610 ml (Hawks i sur. 2017: 44). Maksimalna vrijednost endokranijalnog volumena *H. naledi* novim se otkrićem pokazala većom od endokranijalnih volumena nekih vrsta australopitecina (*A. afarensis*, *A. africanus*, *P. boisei*, *P. robustus*), a veće vrijednosti endokranijalnog volumena kod *Homo naledi*-ja poklapaju se s najmanjim vrijednostima istoga kod *H. habilisa* i *H. erectusa* (Hawks i sur. 2017: 44). *Homo naledi* s *Homo erectusom* dijeli i mnoge zajedničke karakteristike lubanje i zubiju, no neke od karakteristika koje *Homo naledi* posjeduje, nisu vidljive kod poznatih primjeraka *H. erectusa*, a uzmu li se u obzir samo nemetričke karakteristike koje ove dvije vrste dijele, *H. naledi* dijeli ih i s *H. habilisom* te *A. sedibom* (Hawks i sur. 2017: 50). Prema tome, nema specifičnih karakteristika koje bi *H. naledi*-ja povezale direktno s *H. erectusom* (Hawks i sur. 2017: 50), već je trenutno prihvaćena teorija da se *Homo naledi* nalazi u kladi s drugim vrstama roda *Homo* te *Australopithecusom sedibom*, a

*A. sediba* prema nekim analizama predstavlja sestrinski takson *H. naledi*-ja (de Ruiter i sur. 2017: 106-107).

Otkriće vrste *Homo naledi* te komparativna analiza s fosilima drugih poznatih hominina dodatno je naglasila složenost evolucijskog stabla roda *Homo*, kao i datacija *Homo naledi*-ja. Činjenica da je vrsta *Homo naledi* koegzistirala s ranim modernim ljudima na prostoru Afrike otvara nova pitanja o evolucijskoj dinamici tijekom pleistocena.

Komparativna analiza gornjih udova *Homo naledi*-ja može pomoći kod boljeg razumijevanja ponašanja i lokomocije vrste *Homo naledi* te filogenetskih veza unutar vrste *Homo* i dati uvid u evolucijsku povijest našega roda.

#### 4. Gornji udovi *Homo naledi*-ja

Razumijevanje anatomije gornjih udova vrste *Homo naledi* jedna je od važnih komponenti prilikom istraživanja karakteristika ove vrste, upravo zbog kombinacije ancestralnih i izvedenih odlika koje se isprepliću u anatomiji gornjih udova *Homo naledi*-ja. Može se reći kako je anatomija gornjih udova vrste *Homo naledi* kombinacija ancestralnih i izvedenih karakteristika, jer sadrži karakteristike anatomije zabilježene kod australopitecina, ali i neke od anatomske odlika roda *Homo*, stoga anatomska analiza gornjih udova *Homo naledi*-ja pridonosi širem razumijevanju morfološke raznolikosti hominina.

Gornji udovi modernih ljudi odražavaju povijest prirodne selekcije koja je dovela do toga da su gornji udovi danas specijalizirani za obavljanje manipulativnih zadataka te bacanje, a smatra se i da gornji udovi poboljšavaju stabilizaciju trupa prilikom bipedalnog trčanja (Feuerriegel i sur. 2017: 1). Također, moderna anatomija gornjih udova odražava se u činjenici da su oni u potpunosti oslobođeni lokomotornih zadataka, stoga se konfiguracija modernih gornjih udova očituje u lopatičnim kostima pozicioniranim nisko na trupu s lateralno orijentiranom glenoidnom fosom, relativno dugačkim ključnim kostima, proksimalno orijentiranim olekranonom te šakom koja posjeduje moderne anatomske karakteristike (Feuerriegel i sur. 2019: 312).

Komparativna analiza gornjih udova vrste *Homo naledi* značajna je zbog toga što će pokušati utvrditi koliko izvedenih karakteristika, u odnosu na moderne ljude, pokazuju gornji udovi *Homo naledi*-ja, te jesu li se sve karakteristike modernih gornjih udova razvijale istovremeno. S obzirom na činjenicu da su istraživanja u komorama Dinaledi i Lesedi rezultirala pronalaskom velikog broja fosilnih ostataka *Homo naledi*-ja, u ovom će se radu analizirati svi elementi koji

čine gornje udove: lopatica, ključna kost, nadlaktična kost, palčana i lakatna kost te kosti pešća, zapešća i članci prstiju.

#### 4.1. Lopatica

Anatomska analiza lopatice (lat. *scapula*) vrste *Homo naledi* pruža kritički uvid u njezinu adaptaciju te ukazuje na lokomociju i ponašanje ove vrste. U špiljskom sustavu Rising Star, u komorama Lesedi i Dinaledi, pronađeno je nekoliko fragmenata lopatičnih kostiju koje otkrivaju anatomiju ramenog zgloba vrste *Homo naledi*.

U komori Dinaledi pronađena je desna lopatična kost U.W. 101-1301, sastavljena od dva dijela, kojoj je sačuvan veći dio zglobne plohe za artikulaciju s nadlaktičnom kosti (lat. *fossa glenoidalis/cavitas glenoidalis*) (Feuerriegel i sur. 2017: 3-4). Taj anatomski element lopatice vrlo je važan za proučavanje, jer u kombinaciji s nekoliko drugih anatomskih elemenata ramenog zgloba može reći mnogo o načinu kretanja hominina. Znanstvenim istraživanjima i usporedbom s lopatičnom kosti *A. afarensisa* (AL 288-1) izračunato je da glenoidni kut desne lopatične kosti U.W. 101-1302 iznosi 121,1° (Feuerriegel i sur. 2017: 12). Slične vrijednosti, između 124° i 133°, imaju i neki primjerci vrsta *A. afarensis*, *A. africanus* te *A. sediba*, dok je srednja vrijednost istog kuta kod modernog čovjeka (*H. sapiens*) 142,4° (Feuerriegel i sur. 2017: 12). Za razliku od modernog čovjeka, čije su zglobne površine za artikulaciju s glavom nadlaktične kosti pozicionirane lateralno, zglobna površina (glenoidna fosa) kod hominina (npr. *A. afarensis*, *A. africanus*, *A. sediba*) orijentirana je kranijalno (Larson 2009: 65), slično kao i kod čovjekolikih majmuna (Larson 2013: 252). Smatra se da je glenoidna fosa fosilnog ostatka *Homo naledi*-ja, U.W. 101-1301, pronađenog u komori Dinaledi, također orijentirana kranijalno (Feuerriegel i sur. 2019: 342). Glenoidni kut od 121,1° ukazuje na kranijalnu orijentaciju koja je naglašenija nego kod *A. afarensisa*, *A. africanusa* i *A. sedibe* (Feuerriegel i sur. 2017: 15), ali primjerci AL 288-1 (*A. afarensis*), DIK-1-1 (*A. afarensis*) te STS 7 (*A. africanus*) također imaju kranijalnu orijentaciju površine za zglob s nadlaktičnom kosti, za razliku od lateralne orijentacije iste kod modernog čovjeka (Larson 2009: 65).

Općenito, lopatična kost kod vrste *Homo naledi* smještena je visoko i lateralno na trupu (Berger i sur. 2015: 22), a lopatične kosti kod čovjekolikih majmuna također su pozicionirane više u odnosu na moderne ljude (Larson 2013: 249). Analiza fosilnog ostatka lopatice AL 333x-6/9 (*A. afarensis*) sugerira da je posljednji zajednički predak čovjekolikih majmuna i čovjeka imao lopatične kosti smještene visoko i dorzalno na trupu, a takva je konfiguracija vjerojatno

zadržana kod ranih hominina (Larson 2013: 249). Kod vrste *Homo naledi* lopatične kosti smještene su visoko na trupu, kao kod čovjekolikih majmuna, a slično pozicioniranje lopatice zabilježeno je kod nalaza KNM-WT 15000, pripadnika vrste *H. erectus* te kod fosilnih ostataka *A. sedibe* (Feuerriegel i sur. 2019: 343).

Lopatična površina za zglob s glavom nadlaktične kosti kod čovjekolikih majmuna orijentirana je kranijalno, a takva se pozicija kod hominoida povezuje s korištenjem gornjih udova za penjanje i vješanje po drveću (Larson 2013: 252). Kod modernih ljudi glenoidna fosa orijentirana je lateralno (Larson 2013: 252), no moderni ljudi ne kreću se arborealno pa im konfiguracija ramenog zgloba slična čovjekolikim majmunima lokomocijski nije potrebna. S obzirom na to da vrsta *Homo naledi* ima zglobnu površinu lopatične kosti za artikulaciju s nadlaktičnom kosti sličniju čovjekolikim majmunima, postavlja se pitanje je li vrsta *Homo naledi* svoje gornje udove koristila za arborealno kretanje.

## 4.2. Ključna kost

Skup fosilnih ostataka vrste *Homo naledi* broji nekoliko primjeraka fosiliziranih ključnih kostiju (lat. *clavicula*): U.W. 101-258, U.W. 101-1229, U.W. 101-1347, U.W. 102a-021 i U.W. 102a-239. Kao i ostali dijelovi ramenog obruča, ključne kosti važne su zbog toga što njihova analiza govori o lokomociji vrste *Homo naledi* te evolucijskim promjenama koje se vežu uz korištenje gornjih udova za kretanje.

Od spomenutih fosilnih ostataka, nalaz U.W.102a-021 predstavlja gotovo kompletnu desnu ključnu kost (Feuerriegel i sur. 2019: 313), što uz ostale nalaze ključnih kostiju vrste *H. naledi* omogućava usporedbu s ključnim kostima drugih hominina i čovjekolikih majmuna, kako bi se mogao odrediti stupanj razvoja ključnih kostiju *H. naledi*-ja.

Maksimalna duljina ključne kosti U.W. 102a-021, pronađene u komori Lesedi, iznosi 108 mm (Feuerriegel i sur. 2019: 313), dok duljina dvije parcijalne ključne kosti iz komore Dinaledi iznosi 63,3 mm (U.W. 101-258) te 73,1 mm (U.W. 101-1229) (Feuerriegel i sur. 2017: 5). Gledajući apsolutnu duljinu nalaza ključne kosti U.W. 102a-021, vrsta *Homo naledi* ima vrlo kratke ključne kosti (Feuerriegel i sur. 2019: 330). Za usporedbu, prosječna duljina ključnih kostiju kod modernih ljudi (*H. sapiens sapiens*) za žene iznosi 135,5 mm, a za muškarce 150,1 mm (Laudicina, Cartmill 2023: 2092). Duljina ključnih kostiju nalaza U.W. 102a-021, *H. naledi*-ja, od svih čovjekolikih majmuna, može se usporediti jedino s *Pan paniscusom*, jer je kod drugih hominoida zabilježena viša vrijednost ove mjere (Feuerriegel i sur. 2019: 330).

Komparacija apsolutne duljine ključnih kostiju *Homo naledi*-ja s pripadnicima vrste *Australopithecus* nalaže da se vrijednost izmjerena za ključnu kost *H. naledi*-ja nalazi na donjoj granici vrijednosti izmjerenih kod australopitecina (Feuerriegel i sur. 2019: 330).

S obzirom na to da je do danas sačuvano i pronađeno tek nekoliko primjeraka ključnih kostiju vrste *Homo naledi*, i da one nisu u jednakoj mjeri sačuvane, komparacija duljina istih može se postići uspoređivanjem središnjih dijelova ključnih kostiju. Duljine središnjih dijelova ključnih kostiju pronađenih u komorama Lesedi i Dinaledi vrlo su slične, a te su mjere u donjim granicama izmjerenih duljina ključnih kostiju australopitecina (Feuerriegel i sur. 2019: 330). Do sada je niža vrijednost duljine ključne kosti hominina izmjerena jedino kod nalaza MH2, koji pripada vrsti *A. sediba*, a ona iznosi 107,5 mm (Laudicina, Cartmill 2023: 2092).

Druga važna mjera kod ključne kosti je zakrivljenost ključne kosti, koja kod modernih ljudi ima specifičnu konfiguraciju u obliku slova S. Procjena zakrivljenosti ključne kosti radi se na temelju dva kuta pozicioniranja ključne kosti pa se stoga govori o superiornom (kranijalnom) i dorzalnom pogledu za procjenu zakrivljenosti ključne kosti (Voisin 2006: 944).

U superiornom pogledu, akromialna ili eksterna zakrivljenost nalaza U.W.102a-021 nalazi se na donjoj granici varijacije te mjere kod svih vrsta roda *Homo*, a vrijednost je najbližija istima kod gorila (Feuerriegel i sur. 2019: 328). Akromialna ili eksterna zakrivljenost ključne kosti za nalaz U.W. 102a-021 iznosi 11,6 (Feuerriegel i sur. 2019: 315). Kod nalaza OH 48, jedinke vrste *Homo habilis*, za istu mjeru zabilježena je vrijednost od oko 14, dok su srednje vrijednosti za lijevu i desnu ključnu kost nalaza KNM-WT 15000 (*Homo erectus*) oko 15, a kod neandertalaca i modernih ljudi zabilježene su vrijednosti između 15 i 17 (Voisin 2008: 439). Sternalna ili interna zakrivljenost ključne kosti *H. naledi*-ja manje je izražena nego eksterna zakrivljenost, no takva je odlika zabilježena kod svih hominoida (Feuerriegel i sur. 2019: 328). Ipak, vrijednosti zabilježene kod ključne kosti *H. naledi*-ja, U.W. 102a-021, ne podudaraju se s istim vrijednostima drugih pripadnika roda *Homo*, tj. zabilježena vrijednost nalaza U.W. 102a-021 niža je nego one drugih pripadnika roda *Homo* (Feuerriegel i sur. 2019: 328-329) i iznosi 7,7 (Feuerriegel i sur. 2019: 315). Srednje vrijednosti interne zakrivljenosti ključne kosti kod *Homo habilis*, *Homo erectus*, neandertalaca i modernih ljudi više su nego kod *Homo naledi*-ja, te se kreću između 12 i 16 (Voisin 2008: 439). Također, nalaz KSD-VP-1-1f, ključna kost pripadnika vrste *Australopithecus afarensis*, gledano u superiornom pogledu, ima izraženije interne i eksterne zakrivljenosti nego što je to zabilježeno kod *Homo naledi*-ja (Melillo 2016: 125).

U dorzalnom pogledu, inferiornu ili akromialnu zakrivljenost nalaza U.W. 102a-021 najbolje je usporediti s istim mjerama kod *Pan paniscusa*, vrste koja ima najizraženiju inferiornu

zakrivljenost od svih hominoida (Feuerriegel i sur. 2019: 328). Za usporedbu, vrijednost inferiorne zakrivljenosti nalaza U.W. 102a-021 iznosi 12,5 (Feuerriegel i sur. 2019: 328), dok je prosječna vrijednost iste mjere kod modernog čovjeka 5,1 (Voisin 2006: 951). Slično je i kod *Homo habilisa*, *Homo erectusa* i neandertalaca, čije srednje vrijednosti inferiorne zakrivljenosti ključne kosti ne prelaze 6,5 (Voisin 2008: 441). Superiorna zakrivljenost, gledana s dorzalne strane, za nalaz U.W. 102a-021 najveća je zabilježena vrijednost od svih hominoida, a preklapa se samo s najvišim vrijednostima izmjerenima kod vrste *Pan troglodytes* (Feuerriegel i sur. 2019: 328-330) te iznosi 13,4 (Feuerriegel i sur. 2019: 315). Kod nalaza OH 48 (*Homo habilis*) zabilježena je izrazito niska superiorna zakrivljenost ključne kosti u usporedbi s istom mjerom kod *Homo naledi*-ja, a ona iznosi oko 2,5 (Voisin 2008: 441). Srednja vrijednost superiorne zakrivljenosti ključne kosti kod drugih pripadnika roda *Homo* (npr. *Homo erectus*, neandertalci, *Homo sapiens*) također je niža nego kod *Homo naledi*-ja i ne prelazi 9 (Voisin 2008: 441). Nalaz KSD-VP-1-1f, ključna kost jedinke vrste *Australopithecus afarensis*, kao i MH2 (*Australopithecus sediba*) imaju izraženiju superiornu zakrivljenost od roda *Homo*, baš kao što je zabilježeno i kod *Homo naledi*-ja (Melillo 2016: 132, 137), no kod oba nalaza spomenuta mjera niža je nego kod *Homo naledi*-ja.

Proučavanje zakrivljenosti ključne kosti važno je jer daje odgovore na pitanja o korištenju ramenog zgloba, a samim time i cijelih gornjih udova te se na temelju zakrivljenosti ključne kosti može odrediti pozicija lopatice na tijelu (Voisin 2006). Usporedba fosilnih ostataka ključnih kostiju vrste *Homo naledi* s istim kostima drugih hominina te čovjekolikih majmuna odgovara upravo na ranije navedena pitanja. Zakrivljenost ključne kosti iz kranijalnog ili superiornog pogleda daje informacije o korištenju gornjih udova iznad glave, dok zakrivljenost iz dorzalnog pogleda govori o smještaju lopatice na tijelu (Voisin 2006: 944).

Izmjereno je da je u dorzalnom pogledu ključna kost *H. naledi*-ja (U.W. 102a-021) izrazito zakrivljena, što se kod gibona povezuje s visokom pozicijom lopatične kosti na tijelu, a kombinacija takve pozicije lopatice i ključne kosti omogućava efikasno njihanje, jedan od oblika arborealnog kretanja (Voisin 2006: 951). Iako fosilni ostaci vrste *Homo naledi* dijele sličnosti u dorzalnoj zakrivljenosti ključne kosti s nalazom KSD-VP-1-1f, istraživanja nisu konkluzivna što se tiče povezanosti anatomije ramenog obruča *Australopithecus afarensis* i arborealnog kretanja te vrste. Naime, ne postoji konsenzus oko važnosti i količine arborealnog kretanja *Australopithecus afarensis* (Melillo 2016: 115), već se smatra da anatomija *A. afarensis* nije imala funkcionalno značajnih morfoloških obilježja koje bi sugerirale arborealni način kretanja poznat kod današnjih čovjekolikih majmuna (Melillo 2016: 179).

Ipak, takve indikacije ne isključuju u potpunosti mogućnost da je *A. afarensis* koristio gornje udove za neki način arborealnog kretanja ili povremeno arborealno kretanje, stoga se isto ne može isključiti niti kod *Homo naledi*-ja, s obzirom na anatomiju ramenog obruča.



Slika 1. Desna ključna kost U.W. 102a-021 iz komore Lesedi (modificirano prema: Feuerriegel i sur. 2019: 314, Fig. 1)

### 4.3. Nadlaktična kost

Anatomija nadlaktične kosti (lat. *humerus*) vrste *Homo naledi* danas je poznata zahvaljujući nekolicini fosilnih ostataka iz komora Dinaledi i Lesedi. Iako su brojni fosilni ostaci pronađeni fragmentirani, iz njih je moguće očitati pojedinih morfoloških osobina ove kosti. Na primjer, u komori Dinaledi pronađena je gotovo kompletna nadlaktična kost (U.W. 101-283), no pronađena je fragmentirana u pet dijelova (Feuerriegel i sur. 2017: 5), koji su po otkriću sastavljeni i danas su važan dio fosilne kolekcije *Homo naledi*-ja. Tako sastavljena nadlaktična kost duljine je 256



Slika 2. Nadlaktična kost U.W. 101-283. A) anteriorni B) medijalni C) posteriorni D) lateralni pogled (prema Feuerriegel i sur. 2017: 3; Fig. 3)

mm te je jako gracilna (Feuerriegel i sur. 2017: 7). Berger i suradnici (2015) već su u inicijalnim analizama zaključili da su nadlaktične kosti vrste *Homo naledi* tanke u odnosu na njihovu dužinu (Berger i sur. 2015: 22), a gracilnost kostiju gornjih udova *Homo naledi*-ja potvrdili su i pronalasci u komori Lesedi (Feuerriegel i sur. 2019: 311).

Osim spomenute gracilnosti nadlaktične kosti, od interesa su i neke specifične mjere, kao što su duljina nadlaktične kosti, klavikulohumeralni omjer te torzija nadlaktične kosti.

Maksimalna izmjerena duljina nadlaktične kosti *Homo naledi*-ja izmjerena je kod primjerka U.W. 101-283 te iznosi 256 mm (Feuerriegel i sur. 2019: 319). Manja duljina nadlaktične kosti poznata je kod primjerka AL 288-1, vrste *Australopithecus*

*afarensis*, poznatijeg pod imenom Lucy, a procijenjena je na 236,8 mm (Feuerriegel i sur. 2019: 319) do 239 mm (Richmond i sur. 2002: 533). MH1, juvenilni primjerak vrste *Australopithecus sediba*, ima nadlaktičnu kost kraću od *H. naledi*-ja, dugu 248 mm, no MH2, primjerak iste vrste za kojeg se smatra da je odrasla ženka, ima nadlaktičnu kost dugu 269 mm, što je više nego je zabilježeno za *Homo naledi*-ja (Feuerriegel i sur. 2019: 311). Slična duljina nadlaktične kosti izmjerena je i kod fosila OH 62, vrste *Homo habilis*, koja iznosi 264 mm (Richmond i sur. 2002: 533), što je veća vrijednost nego ona zabilježena kod *H. naledi*-ja. Fosil *Homo erectus* KNM-WT 15000, poznatiji kao Turkana Boy, također ima nadlaktičnu kost dulju nego *Homo naledi*, a njezina je duljina 319 mm (Feuerriegel i sur. 2019: 311). Duljinu nadlaktične kosti *Homo naledi*-ja moguće je usporediti i s pripadnicima vrste *Homo sapiens*, odnosno modernim ljudima. Prosječna vrijednost duljine nadlaktične kosti za žene jest 294,2 mm, dok je ista prosječna vrijednost kod muškaraca 323,5 mm (Feuerriegel i sur. 2017: 8), te je vidljivo da su obje prosječne vrijednosti veće od duljine nadlaktične kosti *H. naledi*-ja.



Određiti duljinu nadlaktičnih kostiju vrlo je važno jer ona može poslužiti kod određivanja visine i mase jedinke, kao i kod procjena spola. Naravno, duljina nadlaktične kosti nije jedina mjera za određivanje istoga, i preferira se da se procjene rade na temelju što je više moguće mjera (npr. duljina bedrene kosti), ali duljina nadlaktične kosti jedna je od ključnih informacija kada se određuju procjene građe tijela individue.

S obzirom na činjenicu da su kod vrste *Homo naledi* poznate duljine nadlaktične kosti te ključne kosti, na temelju tih mjera moguće je izračunati klavikulohumeralni omjer. Klavikulohumeralni omjer mjera je koja se dobiva dijeljenjem mjere ukupne duljine ključne kosti s mjerom ukupne duljine nadlaktične kosti, puta sto (Roach, Richmond 2015: 109). Nažalost, kod *Homo naledi*-ja nisu poznate duljine nadlaktične i ključne kosti iste individue, pa čak ni nadlaktične i ključne kosti iz iste komore, no kako je ranije navedeno, poznate su mjere za jednu nadlaktičnu kost iz komore Dinaledi te jednu ključnu kost iz komore Lesedi. Nadlaktična kost U.W. 101-283 iz komore Dinaledi dugačka je 256 mm, dok je ključna kost U.W. 102a-021 iz komore Lesedi dugačka 108 mm. Kada se te mjere provedu kroz formulu: (duljina klavikule/duljina humerusa) $\times$ 100, dobije se rezultat klavikulohumeralnog omjera *Homo naledi*-ja od 42,1875. Iako nije riječ o omjeru ključne i nadlaktične kosti iste individue, dobivena mjera ne može biti točna, no može poslužiti kao primjer za usporedbu s klavikulohumeralnim mjerama drugih hominoida. Spomenuti omjer kod *Australopithecus sedibe* iznosi 40,0 (Churchill i sur. 2013: 8), za nalaz KNM-WT 15000 (*Homo erectus*) klavikulohumeralni omjer jest 40, 89 (Larson 2009: 68), dok je prosječna vrijednost omjera ključne i nadlaktične kosti kod modernih ljudi 45, 4 (Churchill i sur. 2013: 8). Za razliku od poznatih mjera kod hominina, giboni, čimpanze i bonobo majmuni imaju niže prosječne vrijednosti omjera ključne i nadlaktične kosti (Roach, Richmond 2015: 110).

Istraživanje N. T. Roacha i B. G. Richmonda pokazalo je da klavikulohumeralni omjer nije pouzdana mjera za određivanje položaja ramena na torzu, no isti je omjer dobar indikator veličine ključne kosti u odnosu na ostatak tijela (Roach, Richmond 2015: 111).

Treća važna mjera nadlaktične kosti jest stupanj torzije, odnosno orijentacija glave nadlaktične kosti u odnosu na distalni dio nadlaktične kosti koji stoji u artikulaciji s kostima podlaktice (Larson 2009: 66). Kod modernih ljudi i afričkih čovjekolikih majmuna stupanj torzije je visok, pa je za očekivati da će isto biti i kod ranih hominina jer se visok stupanj torzije nadlaktične kosti kod modernih ljudi i čovjekolikih majmuna često uzima kao zajednička karakteristika (Larson 2009: 66). No, kut torzije nadlaktične kosti jedinke *Homo naledi*-ja U.W. 101-283 iznosi 91°, dok je kut torzije gotovo kompletne nadlaktične kosti djeteta *Homo naledi*-ja, U.W. 101-948, 105° (Feuerriegel i sur. 2017: 15). Obje vrijednosti spadaju pod nizak stupanj torzije,

što je suprotno predviđanjima. Ipak, isto je zabilježeno i kod drugih vrsta hominina. Niske vrijednosti kuta torzije nadlaktične kosti izmjerene su i kod fosila AL 288-1 (*A. afarensis*), STS 7 (*A. africanus*), Omo 119-73-2718 (*Australopithecus* sp.), te KNM-ER 739 (*P. boisei*) (Larson 2009: 66). Najniži kut torzije nadlaktične kosti do sada izmjeren kod hominina pripada upravo *H. naledi*-ju, primjerku U.W. 101-283 (Feuerriegel i sur. 2017: 15), dok vrsta *Homo naledi* općenito ima zabilježene niže vrijednosti kuta torzije nadlaktične kosti od *A. afarensis*, *A. africanus* i *A. sedibe* (Feuerriegel i sur. 2017: 17). Srednja vrijednost kuta torzije nadlaktične kosti kod odraslih modernih ljudi (*H. sapiens*) iznosi 144,1°, dok ista srednja vrijednost kod djece iznosi 137,1° (Feuerriegel i sur. 2019: 336). Obje vrijednosti potvrđuju da je stupanj torzije nadlaktične kosti vrste *Homo naledi* nizak, baš kao što je slučaj i kod mnogih drugih hominina.

Torzija nadlaktične kosti usko je povezana s rotacijom ramena, a jedinke s niskom torzijom nadlaktične kosti imaju smanjenu rotaciju ramena prema tijelu (interna rotacija) (Roach, Richmond 2015a: 207). S. G. Larson (2015) smatra da kombinacija niske torzije nadlaktične kosti u kombinaciji s lateralno orijentiranim ramenom kod ranih pripadnika roda *Homo* ne ide u prilog mogućnosti izrade oruđa, no N. T. Roach i B. G. Richmond (2015a) ne slažu se s takvom hipotezom (Roach, Richmond 2015a: 207).

Roach i Richmond smatraju da niske vrijednosti torzije nadlaktične kosti (kakve su zabilježene i kod *Homo naledi*-ja) utječu na brzinu bacanja (Roach, Richmond 2015a: 209). U mnogim slučajevima kod modernih ljudi niža vrijednost torzije zabilježena je kod dominantne ruke, što dovodi do toga da se više energije pohranjuje u ramenu te se na taj način prilikom bacanja postiže veća brzina (Roach, Richmond 2015a: 209). Istraživanje koje je S. Larson (2015) provela na primjeru ramenog oburča *Homo erectus* ne slaže se sa zaključcima Roacha i Richmonda. Larson ističe kako niska torzija nadlaktične kosti zabilježena kod *H. erectus* ne korespondira direktno s kapacitetom za bacanje objekata velikom brzinom (Larson 2015: 204). Trenutna istraživanja, kao što je vidljivo iz primjera, nisu jednosmjerna kada je riječ o značenju stupnja torzije nadlaktične kosti, no svakako je dobro što je ta mjera poznata kod vrste *Homo naledi* i usporediva s drugim hominoidima.

Anatomske analize proksimalnog dijela nadlaktične kosti pokazuju kako *Homo naledi* ima nekoliko karakteristika koje sličje arborealnim primatima rodova *Pan* i *Hylobates*, ali i morfološke karakteristike koje su više nalik modernom čovjeku (Feuerriegel i sur. 2019: 343). Gornji ili proksimalni dio nadlaktične kosti *H. naledi*-ja ima izraženu veliku (lat. *tuberculum majus*) i malu (lat. *tuberculum minus*) kvrgu te dubok bicipitalni žlijeb (Berger i sur. 2015: 22).

Artikulacijska površina proksimalnog dijela nadlaktične kosti *Homo naledi*-ja sličnija je rodovima *Pan* i *Pongo* po sferičnom obliku, za razliku od eliptičnog oblika koji je zabilježen kod modernih ljudi (Feuerriegel i sur. 2019: 343).

Općenito, gornji dio nadlaktične kosti vrste *Homo naledi* sliči istoj kosti čimpanze, a s karakteristikama lopatične te ključne kosti, za rameni zglob *Homo naledi*-ja može se zaključiti da je vrlo mobilan (Feuerriegel i sur. 2019: 343).

Distalni ili donji dio nadlaktične kosti *H. naledi*-ja poznat je iz nalaza U.W. 101-283, U.W. 101-744 i U.W. 101-1240. Morfologija distalnog dijela nadlaktične kosti najbližnja je fosilnim ostacima nadlaktičnih kostiju *Australopithecus sedibe* (Feuerriegel i sur. 2017: 17). Proporcije distalnog dijela nadlaktične kosti *H. naledi*-ja te *A. sedibe* mogu se usporediti s nadlaktičnim kostima drugih pripadnika roda *Homo*. Rezultati upućuju na sličnosti među njihovim proporcijama, što sugerira pozitivnu asocijaciju širine udubine u koju ulazi stražnji izdanak lakatne kosti (lat. *fossa olecrani*) kod *Homo naledi*-ja i drugih vrsta roda *Homo* (Feuerriegel i sur. 2017: 17). Ipak, morfološke sličnosti distalnog dijela nadlaktične kosti vrste *Homo naledi* sličnije su istim kostima *A. sedibe*, što implicira veću sličnost s australopitecinima nego s rodom *Homo* te se podudara s primitivnim proksimalnim dijelom nadlaktične kosti (Feuerriegel i sur. 2017: 17).

#### 4.4. Lakatna kost

U špiljskom sustavu Rising Star, u komorama Dinaledi i Lesedi, pronađeno je nekoliko primjeraka lakatne kosti (lat. *ulna*): U.W. 101-499, U.W. 101-560, U.W. 101-831, U.W. 101-1480 te U.W. 102a-015/020. Dobra očuvanost nekih od nalaza omogućava uvid u morfološke karakteristike lakatne kosti vrste *Homo naledi* te neke od mjera važnih za usporedbu s lakatnim kostima drugih hominina.

Nalaz U.W. 102a-015/020 proksimalni je dio desne lakatne kosti na kojem su ostali sačuvani stražnji izdanak (grč. *olecranon*) i udubina za artikulaciju s nadlaktičnom kosti (lat. *incisura trochlearis*), a duljina sačuvanog dijela iznosi 148 mm (Feuerriegel i sur. 2019: 318-320). Orijehtacija udubine za zglob s nadlaktičnom kosti na lakatnoj kosti U.W. 102a-015/020 iznosi 14°, što podrazumijeva anteriornu rotaciju toga dijela lakatne kosti, slično kao kod *Ardipithecus ramidus*-a (ARA-VP-6/500), nekih pripadnika vrste *Australopithecus afarensis* (AL 288-1; AL 438-1; KSD-VP-1-1) te neandertalaca (Feuerriegel i sur. 2019: 320, 344).

Osim udubine za zglob s nadlaktičnim kostima, na glavi lakatnih kostiju nalazi se još i olekranon. Njegova proksimodistalna duljina izmjerena na nalazu U.W. 102a-015/020 iznosi 7,6 mm (Feuerriegel i sur. 2019: 320), dok je duljina djelomično sačuvanog olekranona nalaza U.W. 101-560 34,4 mm (Feuerriegel i sur. 2017:10). Ove vrijednosti mogu se usporediti s vrijednostima izmjerenima kod australopitecina AL 288-1, AL 438-1, L40-19 (Feuerriegel i sur. 2019: 341, 344). Visina olekranona *H. naledi*-ja (U.W. 102a-015/020) spada u raspon varijacije iste mjere kod australopitecina, a nalazi se na gornjoj granici iste mjere kod modernog čovjeka te roda *Pan* (Feuerriegel i sur. 2019: 340).

Za proksimalni dio lakatne kosti *Homo naledi*-ja može se zaključiti da je morfološki primitivniji od proksimalnog dijela lakatne kosti modernog čovjeka, no morfologijom se podudara s drugim homininima – ima proksimalno orijentiran olekranon te anteriorno orijentiranu udubinu za artikulaciju s nadlaktičnom kosti (Feuerriegel i sur. 2019: 344).

Brojčane vrijednosti mjera i morfološka usporedba s drugim homininima omogućuju hipotetiziranje o načinu korištenja lakatne kosti kod vrste *Homo naledi*. Funkcionalno gledajući, proksimalno orijentiran olekranon povezuje se sa savijenim položajem ruku (Feuerriegel i sur. 2019: 344), a takav se položaj može povezati s penjanjem, tj. arborealnim kretanjem. Osim toga, primjerci lakatnih kostiju iz komore Dinaledi imaju smanjen stiloidni nastavak (lat. *processus styloideus*), što omogućava veću pokretljivost ručnog zgloba, svojstvo za kojeg se smatra da je adaptacija za hvat iznad glave (Feuerriegel i sur. 2019: 344).

#### 4.5. Palčana kost

Palčana kost (lat. *radius*) vrste *Homo naledi* pronađena je u obje istražene komore, Dinaledi i Lesedi, a ukupno je pronađeno pet palčanih kostiju, od kojih su neke spojene iz više dijelova. Nalaz U.W. 101-935 proksimalni je dio lijeve palčane kosti dugačak 192,5 mm i najveća je palčana kost *H. naledi*-ja do sada pronađena (Feuerriegel i sur. 2017: 11). Analiza proksimalnog dijela palčane kosti može pomoći kod istraživanja načina kretanja čovjekolikih majmuna i hominina. Glava palčane kosti (lat. *caput radii*) kod majmuna ovoidnog je oblika, što minimalizira pokret lakatnog zgloba (Patel 2005: 416). Takav oblik glave palčane kosti smatra se adaptacijom kako bi lakatni zglob ostao što čvršći prilikom kretanja, jer majmuni hodaju koristeći sva četiri uda (Patel 2005: 416). Za razliku od njih, čovjekoliki majmuni i hominini imaju kružnu glavu palčane kosti, što je povezano s mogućnošću hranjenja i hvatom iznad glave kod čovjekolikih majmuna te reduciranom upotrebom gornjih udova za lokomociju kod ljudi

(Patel 2005: 417). Nalaz proksimalnog dijela lijeve palčane kosti *H. naledi*-ja, U.W. 101-935 ima kružnu glavu (Feuerriegel i sur. 2017: 11).

Istoj kosti izračunat je i kut vrata, mjera dobivena određivanjem točke sjecišta dugačke osi vrata palčane kosti te dugačke osi dijafize palčane kosti (Feuerriegel i sur. 2017: 14). Nalaz U.W. 101-935 ima kut vrata palčane kosti 12,3°, dok kut nalaza U.W. 101-1346 mjeri 7,3° (Feuerriegel i sur. 2017: 9).

Zanimljivo je da su nalazi U.W. 101-935 i U.W. 101-1346 slični veličinom te morfološki pa se smatra da bi mogli predstavljati palčane kosti iste jedinke (Feuerriegel i sur. 2017: 11).

Osim toga, nalaz U.W. 102a-025/471 također je zanimljiv, a njegova su posebnost tamne mrlje po površini kosti pa se smatra da je moguće riječ o tragovima gorenja (Feuerriegel i sur. 2019: 321).

#### 4.6. Šaka

Šaka (lat. *manus*) se nastavlja na podlakticu ruke i sastoji se od kostiju pešća (lat. *ossa carpi*), zapešća (lat. *ossa metacarpalia*) i članaka prstiju (lat. *phalanges*) te brojnih ligamenata i mišića koji omogućavaju šaci obilje kretnji. Evolucijski gledano, pokreti šake homininima su mogli omogućiti kretanje/lokomociju i preciznu manipulaciju objektima, ovisno o evolucijskom stupnju razvoja jedinke. Upravo činjenica da se šaka tijekom povijesti razvoja hominina koristila prilikom lokomocije, stavlja veliki značaj na njezino proučavanje. No, brojne do sada prepoznate vrste hominina nemaju dobro očuvane kosti šake, što otežava njezino proučavanje i stvaranje evolucijskih veza te hipoteza o načinima korištenja šake.

Ipak, istraživanja špiljskog sustava Rising Star rezultirala su pronalaskom brojnih fosilnih ostataka kostiju šake vrste *Homo naledi*. Prilikom istraživanja komore Dinaledi pronađena je gotovo kompletna desna šaka (Dinaledi hand 1; H1), čiji su dijelovi bili u artikulaciji (Berger i sur. 2015: 6), a nedostaje jedino graškasta kost (lat. *os pisiforme*) (Kivell 2015: 6). Osim nalaza Dinaledi hand 1, pronađeni su i pojedinačni fosilni ostaci kostiju šake. Njihova međusobna usporedba, ali i komparativna analiza s kostima šake drugih hominina i čovjekolikih majmuna od velikog je značaja za proučavanje evolucije ljudske šake.

Od, do sada, pronađenih gotovo 150 kostiju šake vrste *Homo naledi*, 26 kostiju pripada desnoj šaci Dinaledi hand 1, koja je veličinom vrlo mala te slični nalazu MH2, ženskoj jedinki *Australopithecus sedibe* (Kivell i sur. 2015: 2). Ipak, s obzirom na činjenicu da je sačuvan velik broj fosilnih ostataka šake *Homo naledi*-ja, poznato je da postoje primjerci kostiju šake koji su

veći od nalaza Dinaledi hand 1, ali i oni koji su manji od šake pronađene u artikulaciji (Kivell i sur. 2015: 2).

Šaka vrste *Homo naledi* posjeduje jedinstvenu kombinaciju ancestralnih i izvedenih karakteristika koja do sada nije zabilježena kod drugih hominina (Berger i sur. 2015: 16). Komparativna analiza ukazuje na to da su ručni zglob i dlan generalno najbližnji neandertalcima i modernim ljudima, dok su prsti primitivnije morfologije, a takav mozaik karakteristika šake *H. naledi*-ja upućuje na korištenje šake za arborealno kretanje, ali i za preciznu manipulaciju koja se često povezuje s izradom i korištenjem oruđa (Kivell i sur. 2015: 2).



Slika 3. Šaka Dinaledi hand 1 pronađena *in situ*, djelomično u artikulaciji (prema Kivell i sur. 2015: 2, Fig 1)

#### 4.6.1. Kostii pešća/ručni zglob

Komparativne trodimenzionalne morfometrijske analize kostiju pešća (lat. *ossa carpi*) vrste *Homo naledi* pokazuju da oblik ručnog zgloba i njegova artikulacija slične ručnom zglobu neandertalaca i modernih ljudi (Kivell i sur. 2015: 4-5).

Trapezio-metakarpalni zglob *Homo naledi*-ja, proučavan na temelju nalaza Dinaledi hand 1 (H1) te nekoliko izoliranih kostiju pešća, relativno je ravan (Kivell i sur. 2015: 5). Slično se može primijetiti i kod istog zgloba modernog čovjeka, koji je umjereno zakrivljen, za razliku od veće zakrivljenosti trapezio-metakarpalnog zgloba kod čimpanze (Marzke 2013: 4).

Relativno ravna zglobna površina kod modernih ljudi omogućava veću površinu za ravnomjernu distribuciju prilikom opterećenja na zglob (Marzke 2013: 4). No, za razliku od trapezio-metakaralnog zgloba kod modernih ljudi, artikulacija trapezne kosti (lat. *os trapezium*) s metakarpalnom kosti palca kod *Homo naledi*-ja vrlo je male površine (Kivell 2015: 6), što ne čudi s obzirom na veličinu proksimalnog dijela/baze metakarpalne kosti palca. Trapezoidna kost vrste *Homo naledi* ima oblik čizme (Berger i sur. 2015: 16), kao i kod modernih ljudi (Kivell 2015: 2). Evolucijski gledano, ancestralni oblik trapezoidne kosti bio je piramidalan, a trapezoidna kost u obliku čizme evolucijski je napredna karakteristika (Tocheri i sur. 2008: 555) koju *Homo naledi* dijeli s modernim čovjekom, ali ne i s *Australopithecus floresiensis*, australopitecinima i nalazom OH 7 (Berger i sur. 2015: 16; Kivell i sur. 2015: 5).

Područje lateralno smješteno na distalnom dijelu čunaste kosti (lat. *os scaphoideum*) artikulacijska je površina za zglob s trapezoidnom kosti, koja je kod *H. naledi*-ja povećana i proširena na izbočinu (lat. *tuberculum*) čunaste kosti (Berger i sur. 2015: 16; Kivell i sur. 2015: 5). Velika površina zgloba između trapezoidne i čunaste kosti karakteristika je ručnog zgloba modernog čovjeka (Kivell 2015: 2). Kod nalaza BL 1-44, *Homo floresiensis*, takva morfologija nije zabilježena, odnosno zglobna površina nije proširena na izbočinu čunaste kosti (Tocheri i sur. 2008: 553), kao ni kod *Homo habilis* (Berger i sur. 2015: 16).

Kod *Homo naledi*-ja kukasti izraštaj (lat. *hamulus ossis hamati*) kukaste kosti (lat. *os hamatum*) i trapezna kost imaju robusne izbočine (lat. *tuberculum*), no spadaju u varijaciju zabilježenu kod neandertalaca i modernih ljudi (Kivell i sur. 2015: 5).

Zglobna površina između kukaste kosti i pete metakarpalne kosti (Mc5) kod vrste *Homo naledi* oblika je sedla, isto kao i kod neandertalaca i modernih ljudi (Kivell i sur. 2015: 5; Kivell 2015: 6), no kod australopitecina i hominina s nalazišta Swartkrans (*P. robustus*/rani *Homo*) nije zabilježena ovakva morfologija (Berger i sur. 2015: 16-17).

Iako je morfologija kostiju pešća vrste *Homo naledi* dosta slična neandertalcima i modernim ljudima, ipak postoje i neke razlike. Trapezna kost ima vrlo male površine za uzglobljivanje s čunastom kosti i s metakarpalnom kosti palca (Mc1) (Berger i sur. 2015: 17). Od 119 trapeznih kostiju modernih ljudi u uzorku za komparativnu analizu Kivell i suradnika (2015), samo je kod jedne zabilježena slična morfologija kao kod *Homo naledi*-ja, odnosno jedna trapezna kost modernog čovjeka imala je površine za uzglobljivanje s metakarpalnom kosti palca i čunastom kosti manje nego *Homo naledi* (Kivell i sur. 2015: 5). Iako atipično, relativno male površine za uzglobljivanje na trapeznoj kosti povremeno se pojavljuju i kod modernih ljudi (Kivell i sur. 2015: 5), no kod vrste *Homo naledi* one su tipična morfološka odrednica trapezne kosti.

#### 4.6.2. Kostii zapešća

Moderni ljudi i neandertalci, za razliku od čovjekolikih majmuna, imaju relativno kratke i robusne metakarpalne kosti/kosti zapešća (Mc2-Mc5), osim metakarpalne kosti palca, s morfologijom glave kosti koja je asimetrična (Kivell i sur. 2015: 5). Isto je zabilježeno i kod većine australopitecina, a kosti zapešća nalaza Dinaledi hand 1 robusne su kao i kod australopitecina, neandertalaca i modernih ljudi (Kivell i sur. 2015: 5).

Treća metakarpalna kost (Mc3) vrste *Homo naledi* nema izbočinu na dorzolateralnoj strani proksimalnog dijela kosti (lat. *processus styloideus ossis III metacarpi*) (Kivell 2015: 6), koja služi za uzglobljivanje s glavičastom kosti (lat. *os capitatum*) pešća. Izostanak stiloidnog izdanka na bazi treće metakarpalne kosti smatra se primitivnom odlikom (Tocheri i sur. 2008: 548), a *Homo naledi* dijeli ju s australopitecinima i *Paranthropusom* (Kivell i sur. 2023: 39). Istraživanja su zaključila da stiloidni izdanak kod neandertalaca i modernih ljudi pomaže kod stabilizacije središnjeg dijela šake prilikom širenja sile koja je povezana s izradom oruđa (Marzke 2013: 4). Taj je anatomski element u fosilnoj kolekciji hominina prvi puta zabilježen kod nalaza KNM-WT 51260, koji pripada vrsti *Homo erectus* (Kivell i sur. 2023: 39).

Peta kost zapešća (Mc5) *Homo naledi*-ja izrazito je robusna, slično kao kod nalaza StW 63 (*A. africanus*) i SK(W) 14147 (Swartkrans) s dobro razvijenom izbočinom za prihvat mišića suprotstavljača malog prsta (lat. *musculus opponens digiti minimi*) (Kivell i sur. 2015: 5). Kao što je već spomenuto, zglobova površina između pete metakarpalne kosti i kukaste kosti kod *Homo naledi*-ja sedlastog je oblika, baš kao i kod neandertalaca i modernih ljudi (Berger i sur. 2015: 17), što omogućava okretanje petog prsta (malog prsta) prema palcu i kažiprstu (Kivell i sur. 2015: 5).

Sveukupno, morfologija kostiju zapešća vrste *Homo naledi* najbližnja je morfologiji istih kostiju kod neandertalaca i modernih ljudi.

#### 4.6.3. Članci prstiju

U usporedbi s načelno modernom morfologijom palca i dlana vrste *Homo naledi*, koja je slična neandertalcima i modernim ljudima, članci prstiju (lat. *phalanges*) sličniji su čovjekolikim majmunima i ranim homininima (Kivell i sur. 2015: 5). Dugački i izrazito zakrivljeni članci prstiju *Homo naledi*-ja primitivna su odlika (Kivell 2015: 6; Tocheri i sur. 2008: 548).



Zakrivljenost proksimalnih članaka prstiju *Homo naledi*-ja usporediva je s istim mjerama potvrđenima kod nalaza *Australopithecus afarensis*, *Homo habilis* (OH7) te roda *Pan* (Kivell i sur. 2023: 40). Zakrivljenost intermedijalnih članaka prstiju vrste *Homo naledi* veća je od zakrivljenosti intermedijalnih članaka prstiju bilo koje druge vrste hominina te je usporediva jedino s orangutanima i gibbonima (Kivell i sur. 2015: 5; Kivell i sur. 2023: 40). Iako postoje varijacije kod fosila hominina, čovjekoliki majmuni i većina hominina u pravilu imaju više zakrivljene proksimalne članke i ravnije intermedijalne članke (npr. *A. afarensis*, OH 7) (Kivell i sur. 2015: 6), no kod *Homo naledi*-ja zabilježene su neobične odlike koje ne odgovaraju ovom uzorku, već mu se suprotstavljaju. Također, članci prstiju vrste *Homo naledi* duži su nego članci prstiju svih drugih vrsta hominina osim *Ardipithecus ramidusa* (Kivell i sur. 2023: 40). Takva morfologija članaka prstiju povezuje se s arborealnom lokomocijom. Stupanj longitudinalne zakrivljenosti članaka prstiju u snažnoj je korelaciji sa stupnjem arborealne lokomocije kod primata (Kivell 2015: 6). Biomehanički gledano, zakrivljeni članci smanjuju napor/istegnuće članka koji se dešava tijekom hvatanja kada su prsti savijeni (Kivell i sur. 2015: 6).

Zakrivljenost članaka prstiju osjetljiva je na promjene u lokomociji tijekom ontogeneze, što znači da jedinke koje se više kreću arborealno tijekom djetinjstva, imaju više zakrivljene članke prstiju nego odrasli (koji se ne kreću toliko arborealno) (Kivell 2015: 6). Takve su promjene zabilježene kod primata (Kivell i sur. 2015: 6), na primjer kod gorila i čimpanza (Richmond 2007: 688). Kolekcija fosilnih ostataka *Homo naledi*-ja sadrži jedan juvenilni proksimalni članak prsta (U.W. 101-1635) koji je manje zakrivljen od proksimalnih članaka prstiju odraslih jedinki *Homo naledi*-ja, ali ipak spada unutar varijacije zakrivljenosti, što indicira da su odrasle jedinke *Homo naledi*-ja koristile svoje šake za arborealno kretanje jednako, ako ne i više od djece (Kivell i sur. 2015: 6).

#### 4.6.4. Palac

Jedna od karakterističnih odlika moderne ljudske šake jest robusni palac koji se može u potpunosti odmaknuti od ostalih prstiju šake i koji je sposoban za precizno hvatanje koje olakšava rukovanje brojnim objektima (Bowland i sur. 2021: 1-2). Takav je palac relativno dugačak u odnosu na druge prste šake, a slični omjeri palca i drugih prstiju zabilježeni su i kod većine australopitecina (Kivell i sur. 2015: 2). Ipak, australopitecine su imale relativno tanak i gracilan palac (Bowland i sur. 2021: 2), što potvrđuje nalaz MH2, *Australopithecus sedibe*. Ženska jedinka MH2, *A. sedibe*, imala je gracilan palac, no vrlo dugačak – duži od zabilježenih

mjera za palac modernog čovjeka (Kivell i sur. 2015: 2). Nalaz Dinaledi hand 1 (H1) također ima jako dugačak palac, a njegova duljina mjerljiva je jedino s palcima muškaraca modernih ljudi, dok je mjera palca Dinaledi hand 1 veća od raspona varijacije kod žena modernog čovjeka (Kivell i sur. 2015: 2). Osim što je palac vrste *Homo naledi* dugačak, on je vrlo robustan (Berger i sur. 2015; Kivell i sur. 2015). Analize sedam kostiju zapešća palca (lat. *ossa metacarpalia I; Mc1*) *Homo naledi*-ja ukazuju na izraženu robusnost metakarpalnih kostiju palca (Kivell i sur. 2015: 2) te njihove neobične karakteristike.

Palčano uzvišenje ili tenar (lat. *eminentia thenaris*), skupina mišića koja se nalazi na bazi palca važno je područje za proučavanje manipulativnih sposobnosti šake, pa je kod fosilnih ostataka vrste *Homo naledi* također važno obratiti pažnju na područje šake koje daje informacije o navedenim mišićima, jer isti nisu ostali sačuvani. Upravo se iz metakarpalnih kostiju palca (Mc1) mogu očitati takve informacije. Sedam fosilnih ostataka kosti zapešća palca otkriva da na kostima postoje izražena mjesta hvatišta za mišić zvan suprotstavljaj palca (lat. *musculus opponens pollicis*) (Kivell i sur. 2015: 2), jedan od četiri mišića tenara. *M. opponens pollicis* mišić je koji sudjeluje u abdukciji (Tocheri i sur. 2008: 558), odnosno odmicanju palca od ostalih prstiju šake, a osim toga važan je i za držanje većih objekata te njihovu manipulaciju (Kivell i sur. 2015: 2). Izraženo hvatište mišića *m. opponens pollicis* vidljivo je i na metakarpalnim kostima palca neandertalaca te njihovih bliskih rođaka, hominina s nalazišta Sima de los Huesos (Bowland i sur. 2021: 2). Moderni ljudi također imaju relativno velike mišiće *m. opponens pollicis*, za razliku od čimpanza, a oni su takvi jer su vjerojatno adaptirani na manipulativne sposobnosti šake koje su vidljive prilikom izrade i korištenja oruđa (Bowland i sur. 2021: 9).

Osim mišićnog hvatišta za *m. opponens pollicis*, na prvoj metakarpalnoj kosti (Mc1) *H. naledi*-ja izraženo je hvatište za još jedan mišić. Riječ je o dorzalnem međukoštanom mišiću šake (lat. *musculi interossei dorsales manus*) koji je vrlo važan kada je riječ o preciznom hvatu šake te hvatu koji uključuje korištenje palca u kombinaciji s bilo kojim drugim prstom (Kivell i sur. 2015: 2). Kod vrsta roda *Pan* i *Gorilla* muskulatura šake je drugačija pa oni imaju dvije vrste mišića koje su kod ljudi zamijenili mišići *m. interossei dorsales manus* (Kivell i sur. 2023: 9), a ista je situacija i kod vrste *Homo naledi*.

Dobro razvijena mišićna hvatišta za mišiće tenara kod vrste *Homo naledi* najbližnja su istima zabilježenima kod neandertalaca, modernih ljudi te nalazima SK 84 i SKX 5020, koji pripadaju *P. robustus* ili ranim pripadnicima roda *Homo* (Kivell i sur. 2015: 2). Suprotno njima, *Ardipithecus ramidus* i gracilni pripadnici roda *Australopithecus* imaju slabo razvijena mišićna hvatišta mišića tenara (Kivell i sur. 2015: 2).

Oba spomenuta mišića, *m. opponens pollicis* i *m. interosseous dorsalis*, imaju hvatišta na distalnom dijelu metakarpalne kosti palca, koji je zbog toga širi i veći u odnosu na proksimalni dio (Bowland i sur. 2021: 7-8).

Proksimalni dio ili baza metakarpalne kosti palca šake vrlo je mala u odnosu na dužinu, što je zabilježeno kod nalaza Dinaledi hand 1 te šest drugih očuvanih fosilnih ostataka metakarpalne kosti palca *Homo naledi*-ja (Kivell i sur. 2015: 2). Gracilna baza i proksimalni dio tijela Mc1 kod *Homo naledi*-ja vjerojatno su ancestralna karakteristika koja je kod drugih pripadnika roda *Homo* evoluirala (Bowland i sur. 2021: 8). Fosilni ostaci s nalazišta Swartkrans koji pripadaju rodu *P. robustus* ili ranim pripadnicima roda *Homo*, također imaju deriviranu morfologiju baze metakarpalne palčane kosti, odnosno baza im je slične morfologije kao kod modernih ljudi i različita od gracilne baze *Homo naledi*-ja (Berger i sur. 2015: 16). Gracilna baza metakarpalne palčane kosti (Mc1) kod vrste *Homo naledi* neobična je karakteristika s obzirom na činjenicu da je distalni dio iste kosti robustan i evolucijski sličniji modernim ljudima nego ranijim homininima.

Distalna površina za artikulaciju metakarpalne kosti palca dorzopalmarno je ravna u usporedbi s drugim homininima (Kivell i sur. 2015: 2), no mediolateralno se širi te je robusna zbog spomenutih izraženih hvatišta mišića (Bowland i sur. 2021: 7-8). Takvo proširenje distalnog dijela metakarpalne kosti palca čini se asimetrično i disproporcionalno u odnosu na proksimalni dio kosti. Osim što na oko djeluje tako, može se reći da je tako i evolucijski – proksimalni dio predstavlja primitivnije odlike dok je distalni dio evolucijski sličniji modernim proporcijama.

Dva pronađena distalna članka palca (lat. *phalanges*) vrste *Homo naledi* krupni su i robusni s dobro razvijenim grebenom duž distalnog ruba duboke proksimalne palmarne fose za spoj tetive mišića *musculus flexor pollicis longus* (dugački pregibač palca) (Berger i sur. 2015: 22; Kivell i sur. 2015: 2). Taj mišić sudjeluje u savijanju i stabilizaciji vrška palca (Kivell 2015: 3).

Koštani dio vrška palca, tj. distalni kraj distalne falange palca (eng. *apical tuberosity*), posjeduje hrapavost za hvatišta mišića i ligamenata, a taj je element kod vrste *Homo naledi* širi u odnosu na svoju duljinu (Kivell i sur. 2015: 2). Australopitecine, neandertalci i moderni ljudi imaju užu površinu za hvatište mišića i ligamenata na distalnom kraju distalne falange palca nego *Homo naledi*, dok je taj anatomski element vrste *Homo naledi* morfološki najviše slični nalazu OH 7, *Homo habilis* i TM 1517k, *Paranthropus robustus* (Kivell i sur. 2015: 2). No, za razliku od dobro razvijenog grebena kod hvatišta za tetivu mišića *m. flexor pollicis longus* kod vrste *Homo naledi*, nalaz OH 7 ne posjeduje takvu morfološku karakteristiku (Kivell i sur. 2015: 2). Sve karakteristike kostiju palca vrste *Homo naledi* sugeriraju da je vrsta bila sposobna za precizne

hvatove koji uključuju kombinaciju palca s bilo kojim drugim prstom šake (Kivell i sur. 2015: 3).



Slika 4. Metakarpalne kosti palca (Mc1) *Homo naledi*-ja (prema: Kivell i sur. 2015: 3; Fig. 3)

## 5. Rasprava

Rameni obruč sastoji se od lopatičnih kostiju, nadlaktičnih kostiju i ključnih kostiju u artikulaciji. Od svih regija gornjih udova kod hominina, rameni obruč vjerojatno predstavlja kombinaciju najviše ancestralnih odlika (Larson 2013: 258). Gledajući gornje udove vrste *Homo naledi*, zaključak je i ovdje isti, rameni obruč *Homo naledi*-ja sadrži niz ancestralnih karakteristika.

Karakteristike modernog ramenog obruča podrazumijevaju lopatične kosti pozicionirane nisko na trupu, lateralno orijentirane glenoidne fose lopatica, relativno dugačke ključne kosti (Feuerriegel i sur. 2019: 312) te visok stupanj torzije nadlaktične kosti (Larson 2009: 66). U kolekciji fosilnih ostataka vrste *Homo naledi* do sada nije zabilježena ni jedna od navedenih karakteristika koja bi rameni obruč *Homo naledi*-ja okarakterizirala kao moderan.

Kombinacija ekstremno niske torzije nadlaktične kosti i primitivne morfologije ključne kosti sugeriraju da je lopatica vrste *Homo naledi* bila pozicionirana superiorno, tj. visoko i lateralno na uskom trupu (Feuerriegel i sur. 2017: 17). Pozicija lopatične kosti vrste *Homo naledi* smatra se sličnom kao kod *Homo erectusa*, na temelju rekonstrukcije ramenog zgloba nalaza KNM-WT 15000, no lopatica je morfološki sličnija australopitecinima i nalazu OH 48 (*Homo habilis*) (Feuerriegel i sur. 2017: 17). Iako neki dijelovi ramenog obruča nedostaju u kolekciji fosilnih ostataka *Homo naledi*-ja, moguće je napraviti komparativnu analizu i s nekim pretpostavkama. S kranijalno orijentiranom glenoidnom fosom za artikulaciju s nadlaktičnom kosti, superiorno

postavljenom lopaticom na trupu i potencijalno kratkom ključnom kosti, rameni obruč vrste *Homo naledi* najviše sliči konfiguraciji *Australopithecus sedibe* (Feuerriegel i sur. 2017: 17). Navedene karakteristike kostiju ramenog obruča vrste *Homo naledi* načelno su sličnije ranijim homininima i nekim hominoidima nego morfologiji zabilježenoj kod arhaičnih modernih ljudi i modernih ljudi današnjice. Takva anatomija ramenog obruča kod *Homo naledi*-ja omogućavala je velik raspon pokreta zglobova pa se postavlja pitanje zbog čega je to bilo potrebno, odnosno je li vrsta *Homo naledi* koristila gornje udove za arborealno kretanje, s obzirom na to da im je konfiguracija ramenog obruča to omogućavala. Ako se uz rameni obruč, koji je prilično primitivne morfologije, obrati pozornost na šaku vrste *Homo naledi*, može li se sa sigurnošću zaključiti da je *Homo naledi* vrsta koja je koristila gornje udove za arborealnu lokomociju?

Komparativna analiza kostiju šake *Homo naledi*-ja omogućila je dobar uvid u način korištenja šake od strane pripadnika vrste *Homo naledi*. Danas je šaka dio tijela koji se svakodnevno koristi prilikom manipulacije objektima, no nije oduvijek služila isključivo tome, čemu mogu posvjedočiti i fosilni ostaci vrste *Homo naledi*. Evolucijski gledano, šaka (kao i ostatak kostiju gornjeg uda) bili su korišteni prilikom kretanja hominoida, a analiza kostiju šake vrste *Homo naledi* u tom je pogledu vrlo značajna zbog njezine kombinacije ancestralnih i izvedenih karakteristika, odnosno šaka *Homo naledi*-ja ima odrednice koje upućuju na njezino korištenje prilikom kretanja, ali i za manipulaciju objektima.

Anatomske su karakteristike šake *Homo naledi*-ja, ukupno gledano, vrlo moderne. Upravo iz tog razloga iznenađuje primitivna morfologija članaka prstiju zabilježena kod vrste *Homo naledi*. Kao što je već navedeno, proksimalni i intermedijalni članci prstiju *H. naledi*-ja izrazito su zakrivljeni, a zakrivljenost je veća kod intermedijalnih članaka, što je posebno neobično jer je kod australopitecina uglavnom zabilježena veća zakrivljenost proksimalnih članaka prstiju (Kivell i sur. 2015: 5-6). Stupanj longitudinalne zakrivljenosti članaka prstiju kod primata povezan je s načinom kretanja – veća zakrivljenost članaka prstiju upućuje na arborealnu lokomociju jedinke (Kivell 2015: 6). Većina znanstvenika slaže se s ovom teorijom, tj. smatraju da je zakrivljenost članaka prstiju fenotipski plastična karakteristika koja se mijenja tijekom života kao odgovor na arborealnu lokomociju jedinke (Wallace i sur. 2020: 11223). Ipak, jedno zanimljivo istraživanje o zakrivljenosti članaka prstiju čimpanze Suzy (Wallace i sur. 2020) dalo je alternativni pogled na postavljanje hipoteza temeljenih na zakrivljenosti članaka prstiju. Čimpanza Suzy u 1930-im godinama odgajana je da živi kao čovjek od svoje prve godine života, jela je uz pomoć pribora, prala zube i, ono što je najvažnije, bila je trenirana da hoda kao čovjek te je imala vrlo malo prilika kretati se kao druge čimpanze – arborealno (Wallace i

sur. 2020: 11223). Analize njezinih proksimalnih članaka šake i stopala pokazale su stupanj zakrivljenosti jednak čimpanzama koje žive u divljini (Wallace i sur. 2020: 11223-11224). Iako istraživanje nije direktno povezano s homininima i napravljeno je na temelju analize kostiju jedne jedinke, svejedno je vrlo važno za proučavanje prilagodbi na arborealnu lokomociju hominina jer postavlja novu perspektivu za povezanost zakrivljenosti članaka prstiju i arborealnog kretanja, u odnosu na uvriježen pogled da je zakrivljenost članaka prstiju plastična karakteristika koja se mijenja tijekom života. Proksimalni članci čimpanze Suzy ukazuju na to da genetski/nasljedni faktori imaju značajniji utjecaj na stupanj zakrivljenosti članaka prstiju od okolišnih faktora (Wallace i sur. 2020: 11224). Prema tome, rezultati navedene studije zaključuju da je zakrivljene članke prstiju najbolje interpretirati kao ancestralnu karakteristiku naslijeđenu od predaka koji su se kretali arborealno, a ne kao direktnu posljedicu i prilagodbu na arborealno kretanje tijekom života jedinke (Wallace i sur. 2020: 11224-11225). Također, istraživanje zaključuje da dokazi da je zakrivljenost članaka prstiju većinski determinirana genetski, ne osporava hipotezu da je kretanje nekih hominina uključivalo arborealnu lokomociju, već samo ističe da zakrivljenost članaka ne može biti je jedina odrednica koja se istražuje prilikom postavljanja takve hipoteze (Wallace i sur. 2020: 11225).

Gledajući fosilne ostatke vrste *Homo naledi*, zakrivljenost članaka prstiju njihove šake vrlo je visoka, no uz to postoje i brojne druge morfološke odlike, posebno u ramenom obruču, koje idu u prilog hipotezi da je vrsta *Homo naledi* koristila gornje udove za kretanje.

Osim korištenja gornjih udova za kretanje, u fosilnoj kolekciji vrste *Homo naledi* postoje i dokazi o tome da je vrsta mogla izrađivati i koristiti oruđe.

Početak povijesti istraživanja hominina i ljudske evolucije, prevladavalo je mišljenje da su izrada i korištenje oruđa aktivnosti vezane isključivo uz rod *Homo*, odnosno izrada i korištenje oruđa bili su i kriteriji definiranja roda *Homo*, to jest njegovih pripadnika (Kivell 2015: 1). Ipak, danas su hipoteze oko mogućnosti izrade oruđa od strane različitih vrsta hominina uvelike promijenjene. No, iako je vrsta *Homo naledi* zbog svojih anatomskih odrednica smještena unutar roda *Homo*, neke njezine primitivne odlike dovele su u pitanje mogućnost izrade oruđa od strane *Homo naledi*-ja, a zbog sličnih su odlika i drugi primitivniji hominini tijekom povijesti istraživanja otpisani kao potencijalni tvorci i korisnici kamenog oruđa. Naravno, danas postoje brojni arheološki dokazi o izradi i korištenju oruđa od strane hominina koji su stariji i imaju primitivniju morfologiju od *Homo naledi*-ja.

U Keniji, na nalazištu Lomekwi3, otkriveno je kameno oruđe staro 3,3 milijuna godina (Harmand i sur. 2015), što je puno ranije od, do sada, zabilježene pojave roda *Homo*. Također, istraživanja su utvrdila da su neki primjerci kamenih artefakata oldovanske litičke industrije

izrađeni prije 2,6 milijuna godina, a najraniji primjerci roda *Homo* stari su 2,4-2,3 milijuna godina (Lewis, Harmand 2016: 1). Prema tome, postoje dokazi da su oruđe izrađivali i koristili hominini koji ne spadaju u rod *Homo*, već je riječ o australopitecinima (robusnima i gracilnima), stoga ne bi bilo iznenađujuće da je vrsta *Homo naledi* također izrađivala kameno oruđe.

Također, morfologija kostiju pešća, zapešća te palca *Homo naledi*-ja najbližnja je neandertalcima i modernim ljudima, a arheološki je potvrđeno da su i neandertalci i *Homo sapiens* izrađivali oruđe i njime baratali. Stoga se na temelju anatomskih odlika vrste *Homo naledi* može zaključiti da je vrsta imala anatomske predispozicije za mogućnost izrade i korištenja oruđa.

## 6. Zaključak

*Homo naledi*, nova vrsta roda *Homo*, otkrivena 2013. godine u špiljskom sustavu Rising Star u Južnoj Africi, značajna je za proučavanje evolucije čovjeka zbog svojih anatomskih obilježja. Naime, fosilni ostaci pronađeni u komorama Dinaledi i Lesedi posjeduju zanimljiv spoj ancestralnih i izvedenih karakteristika, koji do sada nije zabilježen kod drugih hominina. Neke od karakteristika *Homo naledi* dijeli s australopitecinima, dio karakteristika sličniji je pripadnicima roda *Homo*, dok su neke karakteristike specifične za vrstu *Homo naledi* i do sada nisu prepoznate kod drugih vrsta (Berger i sur. 2015: 17). Pridoda li se zanimljivim anatomskim karakteristikama starost vrste (236 000 do 335 000 BP (Dirks i sur. 2017)), *Homo naledi* postaje jedna od ključnih vrsta za proučavanje evolucijske povijesti roda *Homo*.

U kontekstu ovoga rada najvažniji su fosilni ostaci gornjih udova vrste *Homo naledi*, koji ovdje odgovaraju na dva važna pitanja: 1) je li vrsta *Homo naledi* koristila gornje udove prilikom lokomocije i 2) je li *Homo naledi* imao sposobnost izrade i korištenja kamenog oruđa.

Velika kolekcija fosilnih ostataka kostiju gornjih udova *Homo naledi*-ja omogućila je komparativnu analizu s fosilima drugih hominina te čovjekolikim majmunima. Rezultati analiza navode na zaključke da je vrsta *Homo naledi* imala sve anatomske predispozicije za izradu i korištenje oruđa, što se najbolje očituje u vrlo modernoj anatomiji šake. Također, ancestralne anatomske karakteristike ramenog obruča vrste *Homo naledi*, u kombinaciji sa zakrivljenim člancima prstiju, idu u prilog hipotezi da je *Homo naledi* koristio gornje udove za arborealno kretanje.

Pregled komparativnih analiza gornjih udova vrste *Homo naledi* značajan je zbog toga što se na temelju njega može zaključiti da se nisu sve karakteristike modernih gornjih udova, kakve danas poznajemo, razvijale istovremeno.

Neobična kombinacija anatomske karakteristike gornjih udova vrste *Homo naledi* još je više interesantna ubroji li se u jednadžbu razdoblje u kojemu je vrsta živjela. Naime, u razdoblju između 236 000 i 335 000 BP živjeli su pripadnici mnogo robusnijih vrsta od *Homo naledi*-ja, s izrazito većim kranijalnom kapacitetima, a neke od vrsta, kao što su neandertalci ili najraniji moderni ljudi, imale su i mnogo modernije anatomske karakteristike. Te činjenice navode na pitanje koliko se razlikovalo ponašanje različitih vrsta hominina koje su živjele istovremeno. Bez obzira na to što anatomske analize mogu ponuditi ograničen izvor informacija, pregled rezultata analiza gornjih udova vrste *Homo naledi* vrlo je vrijedan jer smješta *Homo naledi*-ja u kontekst s drugim homininima, a njihova usporedba pomaže u kontekstualizaciji rodoslovnih odnosa ljudskog evolucijskog stabla.

## 7. Popis priloga

Slika 1. Desna ključna kost U.W. 102a-021 iz komore Lesedi (modificirano prema: Feuerriegel i sur. 2019: 314, Fig. 1)

Slika 2. Nadlaktična kost U.W. 101-283. A) anteriorni B) medijalni C) posteriorni D) lateralni pogled (prema Feuerriegel i sur. 2017: 3; Fig. 3)

Slika 3. Šaka Dinaledi hand 1 pronađena *in situ*, djelomično u artikulaciji (prema Kivell i sur. 2015: 2, Fig 1)

Slika 4. Metakarpalne kosti palca (Mc1) *Homo naledi*-ja (prema: Kivell i sur. 2015: 3; Fig. 3)

## 8. Popis literature

BERGER, Lee R., HAWKS, John, DE RUITER, Darryl J., CHURCHILL, Steven E., SCHMID, Peter, DELEZENE, Lucas K., KIVELL, Tracy L., GARVIN, Heather M., WILLIAMS, Scott A., DESILVA, Jeremy M., SKINNER, Matthew M., MUSIBA, Charles M., CAMERON, Noel, HOLLIDAY, Trenton W., HARCOURT-SMITH, William, ACKERMANN, Rebecca R., BASTIR, Markus, BOGIN, Barry, BOLTER, Debra,



BROPHY, Juliet, COFRAN, Zachary D., CONGDON, Kimberly A., DEANE, Andrew S., DEMBO, Mana, DRAPEAU, Michelle, ELLIOTT, Marina C., FEUERRIEGEL, Elen M., GARCIA-MARTINEZ, Daniel, GREEN, David J., GURTOV, Alia, IRISH, Joel D., KRUGER, Ashley, LAIRD, Myra F., MARCHI, Damiano, MEYER, Marc R., NALLA, Shahed, NEGASH, Enquye W., ORR, Caley M., RADOVCIC, Davorka, SCHROEDER, Lauren, SCOTT, Jill E., THROCKMORTON Zachary, TOCHERI, Matthew W., VANSICKLE, Caroline, WALKER, Christopher S., WEI, Pianpian, ZIPFEL, Bernhard. 2015. "*Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa". *eLife* 4 DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.09560> (pristup 12.8.2024.)

BERGER, Lee R., HAWKS, John, DIRKS, Paul H.G.M., ELLIOTT, Marina, ROBERTS, Eric M. 2017. "Homo naledi and Pleistocene hominin evolution in subequatorial Africa". *eLife* 6 DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.24234> (pristup 12.8.2024.)

BERGER, Lee R., MAKHUBELA, Tebogo, MOLOPYANE, Keneiloe, KRÜGER, Ashley, RANDOLPH-QUINNEY, Patrick, ELLIOTT, Marina, PEIXOTTO, Becca, FUENTES, Agustín, TAFFOREAU, Paul, BEYRAND, Vincent, DOLLMAN, Kathleen, JINNAH, Zubair, GILLHAM, Angharad Brewer, BROAD, Kenneth, BROPHY, Juliet, CHINAMATIRA, Gideon, DIRKS, Paul H. M., FEUERRIEGEL, Elen, GURTOV, Alia, HLOPHE, Nompumelelo, HUNTER, Lindsay, HUNTER, Rick, JAKATA, Kudakwashe, JASKOLSKI, Corey, MORRIS, Hannah, PRYOR, Ellie, MPETE, Maropeng, ROBERTS, Eric, SMILG, Jacqueline S., TSIKOANE, Mathabela, TUCKER, Steven, VAN ROOYEN, Dirk, WARREN, Kerryn, WREN, Colin D., KISSEL, Marc, SPIKINS, Penny, HAWKS, John. 2023. "Evidence for deliberate burial of the dead by *Homo naledi*". *bioRxiv* 2023.06.01.543127. DOI: <https://doi.org/10.1101/2023.06.01.543127> (pristup 2.9.2024.)

BOWLAND, Laura A., SCOTT, Jill E., KIVELL, Tracy L., PATEL, Bhavna A., TOCHERI, Matthew W., ORR, C. Michael. 2021. "Homo naledi pollical metacarpal shaft morphology is distinctive and intermediate between that of australopiths and other members of the genus *Homo*". *Journal of Human Evolution* 158/103048. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103048> (pristup 12.8.2024.)

CHURCHILL, Steven E., HOLLIDAY, Trenton W., CARLSON, Kristian J., JASHASHVILI, Tea, MACIAS, Marisa E., MATHEWS, Sandra, SPARLING, Tawnee L., SCHMID, Peter, DE RUITER, Darryl J., BERGER, Lee R. 2013. "The Upper Limb of

*Australopithecus sediba*". *Science* 340/1233477. DOI: [10.1126/science.1233477](https://doi.org/10.1126/science.1233477) (2.9.2024.)

DEMBO, Mana, RADOVČIĆ, Davorika, GARVIN, Heather M., LAIRD, Myra F., SCHROEDER, Lauren, SCOTT, Jill E., BROPHY, Juliet, ACKERMANN, Rebecca R., MUSIBA, Chares M., DE RUITER, Darryl J., MOORES, Arne Ø., COLLARD, Mark. 2016. "The evolutionary relationships and age of *Homo naledi*: An assessment using dated Bayesian phylogenetic methods". *Journal of Human Evolution* 97: 17-26.

DE RUITER, Darryl J., CHURCHILL, Steven E. Churchill, HAWKS, John Hawks, BERGER, Lee R. 2017. "Late Australopiths and the Emergence of Homo". *Annual Review of Anthropology* 46: 99-115.

DIRKS, Paul H.G.M., BERGER, Lee R., ROBERTS, Eric M., KRAMERS, Jan D., HAWKS, John, RANDOLPH-QUINNEY, Patrick S., ELLIOTT, Marina, MUSIBA, Charles M., CHURCHILL, Steven E., DE RUITER, Darryl J., SCHMID, Peter, BACKWELL, Lucinda R., BELYANIN, Georgy A., BOSHOFF, Pedro, HUNTER, K. Lindsay, FEUERRIEGEL, Elen M., GURTOV, Alia, HARRISON, James du G., HUNTER, Rick, KRUGER, Ashley, MORRIS, Hannah, MAKHUBELA, Tebogo V., PEIXOTTO, Becca, TUCKER, Steven. 2015. "Geological and taphonomic context for the new hominin species *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber, South Africa". *eLife* 4 DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.09561> (pristup 12.8.2024.)

DIRKS, Paul H.G.M., ROBERTS, Eric M., HILBERT-WOLF Hannah, KRAMERS, Jan D., HAWKS, John, DOSSETO, Anthony, DUVAL, Mathieu, ELLIOTT, Marina, EVANS, Mary, GRÜN Rainer, HELLSTROM, John, HERRIES, Andy I.R., JOANNES-BOYAU, Renaud, MAKHUBELA, Tebogo V., PLACZEK, Christa J., ROBBINS, Jessie, SPANDLER, Carl, WIERSMA, Jelle, WOODHEAD, Jon, BERGER, Lee R. 2017. "The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa". *eLife* 6 DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.24231> (pristup 12.8.2024.)

DRAPEAU, Michelle S. 2004. "Functional anatomy of the olecranon process in hominoids and Plio-Pleistocene hominins". *American Journal of Physical Anthropology* 124/4: 297–314. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajpa.10359> (pristup 12.8.2024.)

FEUERRIEGEL, Elen M., GREEN, David J., WALKER, Christopher S., SCHMID, Peter, HAWKS, John, BERGER, Lee R., CHURCHILL, Steven E. 2017. "The upper limb of

*Homo naledi*". *Journal of Human Evolution* 104: 155-173. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.09.013> (pristup 12.8.2024.)

FEUERRIEGEL, Elen M., VOSIN, Jean-Luc, CHURCHILL, Steven E., HAEUSLER, Martin, MATHEWS, Sandra, SCHMID, Peter, HAWKS, John, BERGER, Lee R. 2019. "Upper Limb Fossils of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, Rising Star System, South Africa". *PaleoAnthropology* 2019: 311-349.

HARCOURT-SMITH, William E., THROCKMORTON, Zachary, CONGDON, Kimberly A., ZIPFEL, Bernhard, DEANE, Andrew S., DRAPEAU, Michelle S., CHURCHILL, Steven E., BERGER, Lee R., DE SILVA, Jeremy M. 2015. "The foot of *Homo naledi*". *Nature Communications* 6/8432. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms9432> (pristup 12.8.2024.)

HARMAND, Sophie, LEWIS, John E., FEIBEL, Charles S., LEPRE, Christopher J., PRAT, Sophie, LENOBLE, Alain, BOËS, Xavier, QUINN, Robert L., BRENET, Martin, ARROYO, Alfredo, TAYLOR, Nathan, CLÉMENT, Stéphane, DAVER, Gaël, BRUGAL, Jean-Paul, LAAKEY, Louise, MORTLOCK, Richard A., WRIGHT, Jane D., LOKORODI, Samson, KIRWA, Charles, KENT, Douglas V., ROCHE, Hélène. 2015. "3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya". *Nature* 521/7552: 310–315.

HAWKS, John, ELLIOTT, Marina, SCHMID, Peter, CHURCHILL, Steven E., DE RUITER, Darryl J., ROBERTS, Eric M., HILBERT-WOLF, Hannah, GARVIN, Heather M., WILLIAMS, Scott A., DELEZENE, Lucas K., FEUERRIEGEL, Elen M., RANDOLPH-QUINNEY, Patrick, KIVELL, Tracy L., LAIRD, Myra F., TAWANE, Gaokgathe, DESILVA, Jeremy M., BAILEY, Shara E., BROPHY, Juliet K., MEYER, Marc R., SKINNER, Matthew M., TOCHERI, Matthew W., VANSICKLE, Caroline, WALKER, Christopher S., CAMPBELL, Timothy L., KUHN, Brian, KRUGER, Ashley, TUCKER, Steven, GURTOV, Alia, HLOPHE, Nompumelelo, HUNTER, Rick, MORRIS, Hannah, PEIXOTTO, Becca, RAMALEPA, Maropeng, VAN ROOYEN, Dirk, TSIKOANE, Mathabela, BOSHOFF, Pedro, DIRKS, Paul H.G.M., BERGER, Lee R. 2017. "New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa". *eLife* 6 DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.24232> (pristup 12.8.2024.)

KIVELL, Tracy L. 2015. "Evidence in hand: recent discoveries and the early evolution of human manual manipulation". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*.

*Series B, Biological Sciences* 370/1682:20150105. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0105> (pristup 12.8.2024.)

KIVELL, Tracy L., DEANE, Andrew S., TOCHERI, Matthew W., ORR, C. Michael, SCHMID, Peter, HAWKS, John, BERGER, Lee R., CHURCHILL, Steven E. 2015. "The hand of *Homo naledi*". *Nature Communications* 6/8431. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms9431> (pristup 12.8.2024.)

KIVELL, Tracy L., BARAKI, Niguss, LOCKWOOD, Victoria, WILLIAMS-HATALA, Erin M., WOOD, Bernars A. 2022. "Form, function and evolution of the human hand". *Yearbook of Biological Anthropology Article* 181/S76: 6-57.

LARSON, Susan G. 2009. "Evolution of the Hominin Shoulder: Early *Homo*". U *The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, ur. Frederick E. Grine, John G. Fleagle i Richard E. Leakey. Dordrecht: Springer, 65–81.

LAUDICINA, Nicholas M., CARTMILL, Matt. 2023. "Clavicle length and shoulder breadth in hominoid evolution". *The Anatomical Record* 306/8: 2090–2101. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.25144> (pristup 12.8.2024.)

LEWIS, Jason E., HARMAND, Sonia. 2016. "An earlier origin for stone tool making: implications for cognitive evolution and the transition to *Homo*". *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371/20150233. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0233> (pristup 12.8.2024.)

MARTINÓN-TORRES, María, GARATE, Diego, HERRIES, Andy I.R., PETRAGLIA, Michael D. 2023. "No scientific evidence that *Homo naledi* buried their dead and produced rock art". *Journal of Human Evolution*. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2023.103464> (pristup 2.9.2024.) s

MARZKE, Mary W. 2013. "Tool making, hand morphology and fossil hominins". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 368/1630:20120414. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0414> (pristup 12.8.2024.)

MELILLO, Stephanie, M. 2016. "The Shoulder Girdle of KSD-VP-1/1. " U *The Postcranial Anatomy of Australopithecus afarensis*, ur. Yohannes Haile-Selassie, Denise F. Su. Dordrecht: Springer, 113-141.

- PATEL, Bhavna A. 2005. "The hominoid proximal radius: re-interpreting locomotor behaviors in early hominins". *Journal of Human Evolution* 48/4: 415–432.
- RICHMOND, Brian G., AIELLO, Leslie C., WOOD, Bernard A. 2002. "Early hominin limb proportions". *Journal of Human Evolution*, 43/4: 529–548.
- RICHMOND, Brian G. 2007. "Biomechanics of phalangeal curvature". *Journal of Human Evolution* 53/6: 678–690. DOI: [10.1016/j.jhevol.2007.05.011](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.05.011) (pristup 2.9.2024.)
- ROACH, Nathan T., RICHMOND, Brian G. 2015. "Clavicle length, throwing performance and the reconstruction of the *Homo erectus* shoulder". *Journal of Human Evolution* 80: 107–113. DOI: [10.1016/j.jhevol.2014.09.004](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.09.004) (pristup 2.9.2024.)
- ROACH, Nicholas T., RICHMOND, Brian G. 2015a. "Humeral torsion does not dictate shoulder position, but does influence throwing speed". *Journal of Human Evolution* 85: 206–211.
- ROBBINS, Jessie L., DIRKS, Paul H.G.M., ROBERTS, Eric M., KRAMERS, Jan D., MAKHUBELA, Tebogo V., HILBERT-WOLF, Hannah L., ELLIOTT, Marina, WIERSMA, Jelle P., PLACZEK, Christa J., EVANS, Mary, BERGER, Lee R. 2021. "Providing context to the *Homo naledi* fossils: Constraints from flowstones on the age of sediment deposits in Rising Star Cave, South Africa". *Chemical Geology* 567: 1-23.
- SCHROEDER, Lauren, SCOTT, Jill E., GARVIN, Heather M., LAIRD, Myra F., DEMBO, Mana, RADOVČIĆ, Davorika, BERGER, Lee R., DE RUITER, Darryl J., ACKERMANN, Rebecca R. 2017. "Skull diversity in the *Homo* lineage and the relative position of *Homo naledi*". *Journal of Human Evolution* 104: 124-135.
- STRINGER, Chris. 2015. "Human Evolution: The many mysteries of *Homo naledi*". *eLife* 4 DOI: <https://elifesciences.org/articles/10627> (pristup 12.8.2024.)
- TOCHERI, Matthew W., ORR, C. Michael, JACOFsky, Mark C., MARZKE, Mary W. 2008. "The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of *Pan* and *Homo*". *Journal of Anatomy* 212/4: 544–562.
- VOISIN, Jean L. 2006. "Clavicle, a neglected bone: morphology and relation to arm movements and shoulder architecture in primates". *The Anatomical Record* 288/9: 944–953. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.a.20354> (pristup 12.8.2024.)

VOISIN, Jean L. 2008. "The Omo I hominin clavicle: Archaic or modern?" *Journal of Human Evolution* 55/3: 438-443. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.06.001> (pristup 2.9.2024.)

WALLACE, Ian J., BURGESS, Michael L., PATEL, Bhavna A. 2020. "Phalangeal curvature in a chimpanzee raised like a human: Implications for inferring arboreality in fossil hominins". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117/21: 11223–11225.