

Homo naledi einzigartig – aber ein Mensch?

Homo naledi wurde anhand umfangreichen fossilen Materials erstmals 2015 beschrieben. Der frühe Hominine* besitzt ein einzigartiges Merkmalsmosaik bestehend aus einmaligen, einigen menschenähnlichen und zahlreichen großaffenähnlichen Merkmalen. Neue Untersuchungsergebnisse bestätigen dieses Bild. Trotz des menschenuntypischen Merkmalsmosaiks wird die Zuordnung von *naledi* zur Gattung *Homo* unter den Paläanthropologen nicht kritisch diskutiert. *Homo naledi* sollte aber aufgrund seiner Merkmale aus der Gattung *Homo* ausgegliedert und zu den nichtmenschlichen Homininen in eine eigene Gattung gestellt werden.

Michael Brandt

Einleitung

Homo naledi ist ein Hominine, der erstmals 2015 anhand von Überresten aus der Dinaledi-Kammer im Rising Star-Höhlensystem in Südafrika und später aus einer zweiten Kammer dieses Höhlensystems, der Lesedi-Kammer, beschrieben wurde. Dieser Hominine weist eine Kombination von Merkmalen auf, die bei keinem anderen Taxon zu finden ist. Versuche, die (vermutete) phylogenetische* Position von *Homo naledi* zu bestimmen, haben sich als sehr schwierig erwiesen.

Homo naledi besitzt menschenähnliche Merkmale an der Hand und insbesondere am Fuß, zahlreiche großaffenähnliche Merkmale, z. B. an Schulter, Brustkorb, Becken, Hand- und Fußgliedern sowie einzigartige Merkmale, wobei hier die Morphologie* des Daumenmittelhanknochens hervorzuheben ist. Seit der Übersichtspublikation von BRANDT (2017) wurden weitere Arbeiten zu *Homo naledi* publiziert, die die Einzigartigkeit dieses Homininen bekräftigen.

Auch in den jüngsten Studien wird nicht diskutiert, ob die Datenlage die Zuordnung von *Homo naledi* zum Menschen rechtfertigt. Zu dieser Frage wird am Ende des Beitrages Stellung bezogen. Im Folgenden wird daher der Gattungsname in Anführungszeichen gesetzt.

Neuere Studienergebnisse zu „Homo“ naledi

Zähne

In Abb. 1 sind vier Unterkiefer mit Zähnen von „Homo“ naledi dargestellt.

BROPHY et al. (2021) untersuchten die Kronenform und die Höckerfläche des ersten und

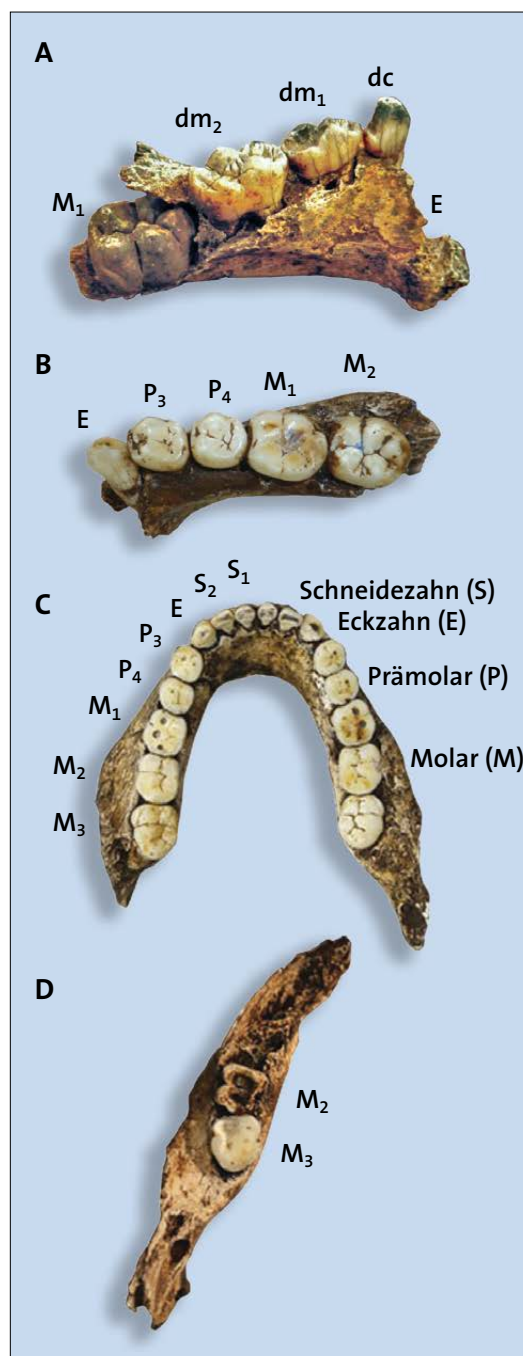


Abb. 1

A Linker Teilunterkiefer eines Kindes mit Milchzähnen und noch nicht durchgebrochener M1-Krone (U.W.101-1400).

B Rechter Teilunterkiefer eines älteren Jugendlichen mit durchgebrochenen bleibenden Zähnen (U.W.101-377).

C Vollständiger Unterkiefer eines erwachsenen Individuums mit allen bleibenden Zähnen (U.W.101-1261).

D Linker Teilunterkiefer eines alten Individuums mit sehr abgenutzten bleibenden Zähnen (U.W.101-361). Die Abbildungen sind nicht maßstabsgetreu. (Aus BOLTER et al. 2018, CC BY 4.0)

Mit einem Stern* versehene Begriffe werden im Glossar erklärt.

zweiten Milchmolaren* von „*Homo*“ *naledi*. Dabei waren die Zähne des Unterkiefers diagnostisch deutlich relevanter als die des Oberkiefers.

Die Milchmolaren des Unterkiefers von „*Homo*“ *naledi* zeigten in dieser Studie keine nähere Beziehung zu den zum Vergleich herangezogenen zahlreichen menschlichen und nicht-menschlichen Homininen-Taxa (*Australopithecus africanus*, *A. afarensis*, *Paranthropus robustus*, *P. boisei*, früher *Homo* sp.¹, *H. erectus*, frühe *H. sapiens*, jungpaläolithischer *H. sapiens*, rezenter *H. sapiens* aus dem südlichen Afrika und Neandertaler). Nach BROPHY et al. (2021) stützt das Fehlen einer klaren morphologischen Verwandtschaft und das einmalige Muster der Kronenform und der Höckerfläche der Molaren die Zuordnung von „*Homo*“ *naledi* zu einer einzigartigen Art. Frühere Zahnanalysen von „*Homo*“ *naledi* haben zu einem ähnlichen Ergebnis geführt (siehe BRANDT 2017).

BAILY et al. (2019) untersuchten ebenfalls Milchzähne (Schneidezähne, Eckzähne und Molaren) von „*Homo*“ *naledi* und verglichen diese auch mit den entsprechenden Zähnen zahlreicher menschlicher und nichtmenschlicher Homininen. Die Milchzähne weisen auch nach dieser Studie eine einmalige Kombination von Merkmalen mit einem Variationsmuster ähnlich dem der bleibenden Zähne auf.

Eine Analyse von IRISH et al. (2018) hat wie schon frühere Studien aufgezeigt, dass eine Anzahl von Merkmalen der Kronen und Wurzeln der bleibenden Zähne von „*Homo*“ *naledi* auch beim afrikanischen *Homo*¹ zu finden ist. In der Gesamtschau ergibt sich aber ebenfalls ein einmaliges Merkmalsmuster.

Die Zähne von „*Homo*“ *naledi* weisen ein Merkmalsmosaik auf, das sich von dem aller anderen Homininen unterscheidet.

KUPCZIK et al. (2019) untersuchten die Wurzeln der Unterkiefermolaren von sechs Individuen von „*Homo*“ *naledi* anhand von fünf metrischen Variablen. In Größe und Gesamtaussehen ähneln die Molarenwurzeln von „*Homo*“ *naledi* drei Funden von *Homo* sp. aus Südafrika. Das Verhältnis des Halses zu den Zweigen der Zahnwurzeln von „*Homo*“ *naledi* ist ähnlich dem von *Australopithecus africanus* und *Paranthropus*-Arten. „*Homo*“ *naledi* teilt auch die Größenfolge des Wurzelvolumens mit *Australopithecus* und *Paranthropus* ($M2 > M3 > M1$), nicht aber mit irgendeiner anderen *Homo*-Art ($M2 > M1 > M3$).

Zusammenfassend ist festzustellen, dass alle jüngeren Studienergebnisse der Zähne von „*Homo*“ *naledi* Merkmale festgestellt haben, die diese Homininen-Art von allen anderen Homininen deutlich unterscheidet.

DAVIS et al. (2020) untersuchten die Kronenmorphologie der Prämolaren des Unterkiefers von „*Homo*“ *naledi* im Bereich der Schmelz-Dentin-Grenze. Bisherige Studien haben gezeigt, dass sie spezifisch für Homininen-Taxa ist. Die Schmelz-Dentin-Grenze der Prämolaren von „*Homo*“ *naledi* unterscheidet sich von der aller anderen Homininen-Taxa. Aus diesem Ergebnis schließen DAVIS et al. (2020) auf eine Nahrungsnische von „*Homo*“ *naledi* in Südafrika, die sich von der aller anderen Homininen unterscheidet.

Auch BERTHAUME et al. (2018) schließen auf die Bewohnung einer speziellen ökologischen Nische durch „*Homo*“ *naledi*. Die Zähne von „*Homo*“ *naledi* zeigen, dass dieser frühe Hominine Nahrung mit zwar ähnlichen mechanischen Brucheigenschaften, aber mit mehr abrasiven Partikeln (d. h. abschleifend, z. B. Körner) als *Australopithecus*, *Paranthropus* und *Homo* sp. konsumierte.

Als Retzius-Streifen oder Perikymatien werden die in starker Vergrößerung sichtbaren, über den gesamten Schmelzmantel verteilten Wachstumslinien des Zahnschmelzes bezeichnet. Die Perikymatien unterscheiden sich in der Verteilung bei den frühen Homininen-Arten, wobei es aber auch Musterüberlappungen gibt.

GUATELLI-STEINBERG et al. (2018) untersuchten bleibende Vorderzähne (Schneidezähne, Eckzähne) von „*Homo*“ *naledi* und anderen menschlichen und nichtmenschlichen Homininen. Die Studie zeigt, dass das Merkmalsmuster der Retzius-Streifen von „*Homo*“ *naledi* von dem der anderen Homininen unterscheidet. Insgesamt weist dieser Befund auf Unterschiede im Zahnwachstum von „*Homo*“ *naledi* im Vergleich zu den anderen Homininen hin.

Mittelohr

ELLIOT et al. (2018) untersuchten den Amboss (Incus) von „*Homo*“ *naledi*, der in der Gehörknöchelkette des Mittelohres die mittlere Position zwischen Hammer und Steigbügel einnimmt. Dabei standen den Autoren drei Exemplare zur Verfügung, die wahrscheinlich von drei „*Homo*“ *naledi*-Individuen stammen. Die drei Gehörknöchelchen ähneln denen von Schimpansen und *Paranthropus robustus* mehr als denen vom Menschen (pleistozän und rezenter *Homo sapiens*, Neandertaler, *Homo* aus dem Mittelpleistozän Europas). In der Hauptkomponentenanalyse für größenstandardisierte Variablen liegt „*Homo*“ *naledi* innerhalb der Vertrauensellipse für Gorillas. Der Amboss ist somit ein weiterer Knochen unter vielen schon bekannten Skelettelementen von „*Homo*“ *naledi* mit einer menschenuntypischen Morphologie.

Hand

Der Daumenmittelhandknochen von „*Homo*“ *naledi* (Abb. 2) weist eine sehr eigentümliche Morphologie auf. Dazu gehören ein scharfer medianer Längskamm und ausgeprägte Muskelansätze am Knochen.

BOWLAND et al. (2018, 2021) unterzogen diesen Knochen einer erneuten Analyse. Die Autoren kommen zu dem Ergebnis, dass sich „*Homo*“ *naledi* von anderen Homininen durch die Kombination aus einer kleinen proximalen* Basis, einem grazilen Schaft und distal* breiten Muskelansätzen (Enthesis) unterscheidet. In diesen Merkmalen ist ein *Australopithecus*-Fund (StW 418) „*Homo*“ *naledi* jedoch ähnlich (BOWLAND et al. (2021)). Der mediane Längskamm des Daumenmittelhandknochens von „*Homo*“ *naledi* wurde von den Autoren nicht vergleichend untersucht. Die Grazilität des proximalen Schaftes und der Basis von „*Homo*“ *naledi* ist ähnlich wie bei Hundsaffen, Orang-Utans, Schimpansen, *Australopithecus afarensis* und *Australopithecus sediba* (BOWLAND et al. 2018, 2021).

Der Daumenmittelhandknochen von „*Homo*“ *naledi* unterscheidet sich von dem der lebenden und fossilen Primaten.

Im Gegensatz dazu zeichnet sich der Daumenmittelhandknochen des Neandertalers und SK 84 (*Paranthropus* oder *Homo erectus*) durch eine robuste Basis, einen zusammengedrückten Mittelschaft und einen breiten Kamm (Enthesis) für den Ansatz des *Musculus opponens pollicis* („Gegensteller-Muskel des Daumens“) aus. Dagegen besitzt der moderne menschliche Daumenmittelhandknochen eine robuste Basis in Kombination mit einem geraden Schaft und einer mäßigen Enthesisausprägung.

Eine Struktur des Daumenmittelhandknochens von „*Homo*“ *naledi* ist jedoch menschenähnlich: die distale Gelenkfläche (GALETTA et al. 2019).

Schulter

Obere Extremitätenknochen von „*Homo*“ *naledi* aus der Dinaledi-Kammer wurden bereits publiziert. FEUERRIEGEL et al. (2018) stellten von dieser Spezies neue obere Extremitätenfossilien aus der Lesedi-Kammer vor. Sie stammen von einem Teilskelett (LES 1). Nach FEUERRIEGEL et al. (2018) zeigt das neue Knochenmaterial aus der Lesedi-Kammer funktionell bedeutsame morphologische Aspekte, die beim Fossilmaterial aus der Lesedi-Kammer fehlen. Zu dem neuen Material gehören ein vollständiges



Abb. 2 Daumenmittelhandknochen von „*Homo*“ *naledi* in der Ansicht von palmar*. Der Knochen ist einmalig strukturiert. Er weist (oben) eine robuste körperferne Hälfte mit einem mediolateral* weiten Schaft und Kopf und (unten) eine mediolateral und dorsopalmar* schmale proximale Hälfte und Gelenkfläche auf. Auf der Handflächen-seite verläuft ein prominenter Kamm. (Aus BERGER et al. 2015, CC BY 4.0).

Schlüsselbein, ein gut erhaltener oberer Teil eines Oberarmknochens und der obere Teil einer Elle (Abb. 3–5).

Insgesamt zeigen diese Fossilien wie schon das Material aus der Dinaledi-Kammer Ähnlichkeiten mit *Australopithecus*. „*Homo*“ *naledi* hielt zu Lebzeiten seine Schulter vergleichbar mit *Australopithecus* höher als der moderne Mensch und war somit an das Baumleben angepasst.

Obere Extremitätenknochen von „*Homo*“ *naledi* aus der Lesedi-Kammer zeigen wie schon das Material aus der Dinaledi-Kammer eine nichtmenschliche *Australopithecus*-ähnliche Morphologie.

Oberschenkel

FRIEDL et al. (2018) untersuchten die Struktur des Halses und des Schaftes des Oberschenkelknochens von „*Homo*“ *naledi*. Insgesamt zeigt der proximale Femur ein einzigartiges Merkmalsmosaik. Es weist auf ein einmaliges Belastungsmuster hin, das wahrscheinlich in Beziehung zu der einmaligen Anatomie des postcranialen* Skeletts dieser Spezies steht. Nach FRIEDL et al. (2018) weist das einmalige Merk-



Abb. 3 Rechtes Schlüsselbein U.W. 102a-021 aus der Lesedi-Kammer. Links Ansicht von (v. o. n. u.) oben, vorn, hinten und unten. Rechts Ansicht von (oben) innen und (unten) außen. (Aus HAWKS et al. 2018, CC BY 4.0)



Abb. 4 Rechtes körpernahes Ulna-Fragment U.W. 102a-015 aus der Lesedi-Kammer. Links Ansicht von (v. l. n. r.) vorn, innen, hinten und außen. Rechts Ansicht von (oben) körperfern und (unten) körpernah. (Aus HAWKS et al. 2018, CC BY 4.0)



Abb. 5 Linkes körpernahes Oberarmknochen-Fragment U.W. 102a-257 aus der Lesedi-Kammer. Links Ansicht von (v. l. n. r.) hinten, innen, vorn und außen. Rechts Ansicht von (oben) körperfern und (unten) körperfern. (Aus HAWKS et al. 2018, CC BY 4.0)

malmsmosaik des Femurs unzweifelhaft auf eine gewohnheitsmäßig zweibeinige Fortbewegung von „*Homo naledi*“ auf dem Erdboden hin. Dies ist eine kühne, nicht naheliegende Schlussfolgerung, denn nur der Mensch bewegt sich unter den Primaten gewohnheitsmäßig zweibeinig fort und besitzt in diesem Zusammenhang zahlreiche Merkmale, die „*Homo naledi*“ nicht aufweist (siehe BRANDT 2017).

Fuß

- **Sprungbein.** KASL et al. (2019) untersuchten die Trabekelstruktur* von vier Sprungbeinen von „*Homo naledi*“. Die Struktur der Trabekel dieses Knochens, welche mit dem Belastungsmuster bei der Fortbewegung im Zusammenhang steht, ist bei modernen Großaffen, modernen Menschen und fossilen Homininen unterschiedlich. Der Grad der Anisotropie (Vorzugsrichtung)

der Trabekel des Sprungbeines von „*Homo naledi*“ folgt einem Muster ähnlich dem des modernen Menschen. Hierbei ist aber anzumerken, dass die Methode zur Bestimmung der Anisotropie generell ein großes Problem ist.²

Die Trabekeldicke und das Verhältnis von Knochenvolumen zu Trabekelvolumen ist dagegen ähnlich wie bei den lebenden Großaffen und einigen fossilen Homininen. KASL et al. (2019) schließen aus ihren Befunden auf eine vorherrschend menschenähnliche Belastung des oberen Sprunggelenkes.

- **Längenverhältnis Mittelfußknochen/Zehen.** TRAYNOR et al. (2018) bestimmten bei „*Homo naledi*“ das Längenverhältnis der proximalen Phalangen zu den Mittelfußknochen. Die Längenproportion des ersten und zweiten Fußstrahls ist menschenähnlich, die des dritten und vierten Fußstrahls jedoch menschenunähnlich. Die Autoren schließen von diesem Ergebnis auf die Möglichkeit einer einzigartigen Funktion der inneren gegenüber der äußeren Fußsäule.

Der Fuß von „*Homo naledi*“ besitzt neben menschenähnlichen Merkmalen auch eine ganze Anzahl nichtmenschlicher Anpassungen, die auf eine einmalige Fußfunktion hinweisen.

- **Fünfter Mittelfußknochen.** Der fünfte Mittelfußknochen von „*Homo naledi*“ ist in seiner äußeren Form menschenähnlich (DESILVA et al. 2018) und besitzt eine menschenähnlich geringe Dicke der Rinde (DOWDESWELL et al. 2017). Allerdings ist die Steifheit dieses Knochens großaffenähnlich und es fehlt eine menschenähnliche Verjüngung nach distal. Mit dieser Merkmalskombination unterscheidet sich „*Homo naledi*“ von allen anderen Homininen. DOWDESWELL et al. (2017) ziehen von diesen anatomischen Verhältnissen den weitreichenden funktionellen Schluss auf eine fehlende menschenähnliche Belastung des Fußes von „*Homo naledi*“ im Außenbereich (laterale Säule), fügen aber einschränkend hinzu, dass die funktionelle Interpretation der einmaligen Morphologie des fünften Mittelfußknochens von „*Homo naledi*“ weitere vergleichende Untersuchungen des Körperstamm- und Extremitätenskeletts erfordert.

Wer war „*Homo naledi*“?

Die neueren Studien haben das bisherige morphologisch-funktionelle Bild von „*Homo naledi*“ verfestigt. Dieser fossile Hominine besitzt ein ausgeprägt einzigartiges Merkmalsmosaik aus einmaligen Merkmalen, vielen großaffenähnlichen Merkmalen und einigen menschenähnlichen Merkmalen. Wegen dieses einmaligen Merkmalsmosaiks ist die (angenommene) evolutionäre Stellung von „*Homo naledi*“ unter Paläanthropologen unklar. So bezeichnen BROPHY

et al. (2021) die Stellung von „*Homo*“ *naledi* als „rätselhaft“ und BAILY et al. (2019) als „zweideutig gegenüber anderen *Homo*-Arten“. Neben dem ausgeprägten einmaligen Merkmalsmosaik trägt auch das unerwartet geringe geologische Alter zu der unklaren Situation in einem evolutionären Rahmen bei. Wegen seiner Merkmale hatte man für „*Homo*“ *naledi* ein hohes geologisches Alter vermutet. Stattdessen ist dieser Hominine mit 236.000–335.000 Isotopenjahren nur wenig älter als *Homo sapiens* mit 200.000 Isotopenjahren. In Anbetracht des einmaligen Merkmalsmosaiks mit zahlreichen großaffenähnlichen Merkmalen ist es unverständlich, warum *naledi*, der sich von allen unzweifelhaft echten lebenden und fossilen Menschen deutlich unterscheidet, in die Gattung *Homo* gestellt wurde. Die zahlreichen nicht-menschlichen Merkmale rücken *naledi* in die Nähe der nichtmenschlichen Homininen. Das von allen Homininen deutlich verschiedene Merkmalsmosaik ist sogar mit einer Einordnung dieser Spezies in eine neue Gattung gut vereinbar. Es ist deshalb verwunderlich, dass die bisherige taxonomische Zuordnung von *naledi* zu *Homo* von Paläanthropologen nicht kritisch diskutiert wird.

Im Grundtypkonzept der Schöpfungslehre ist hingegen die Deutung plausibel, dass *naledi* eine Spezies einer neuen Gattung innerhalb eines Großaffengrundtyps repräsentiert.

Anmerkungen

- ¹ In der Paläanthropologie werden zur Gattung *Homo* auch Funde gestellt, die keine echten Menschen waren. Deshalb ist bei Fossilien des Taxons *Homo* sp. unklar, ob es sich um echte Menschen handelt.
- ² SHABESTARI OM (2002) Zur Struktur des knöchernen Implantatlagers nach Morphometrie biotischer und autotischer Fälle. FU Berlin: Digitale Dissertation: <http://webdoc.sub.gwdg.de/ebook/diss/2003/fu-berlin/2002/271/Kap01.pdf>

Literatur

- BAILEY SE, BROPHY JK, MOGGI-CECCHI J & DELEZENE LK (2019) The deciduous dentition of *Homo naledi*: A comparative study. *J. Hum. Evol.* 136, 102655.
- BERGER LR, HAWKS J et al. (2015) *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife* 4:e09560.
- BERTHAUME MA, DELEZENE LK & KUPCZIK K (2018) Dental topography and the diet of *Homo naledi*. *J. Hum. Evol.* 118, 14–26.
- BERTHAUME MA, DELEZENE LK & KUPCZIK K (2019) Corrigendum. *J. Hum. Evol.* 131, 240.
- BOLTER DR, HAWKS J, BOGIN B & CAMERON N (2018) Palaeodemographics of individuals in Dinaledi Chamber using dental remains. *S. Afr. J. Sci.* 114, 1–6.
- BOWLAND LA, SCOTT JE et al. (2018) Pollical metacarpal shaft morphology in *Homo naledi*: A 3D geometric morphometric analysis. *Am. J. Phys. Anthropol.* 165, S66, 34.
- BOWLAND LA, SCOTT JE et al. (2021) *Homo naledi* pollical metacarpal shaft morphology is distinctive and intermediate between that of australopithecids and other mem-

Glossar

distal: körperfern	sen und seiner Organe.
dorsopalmar: von der Rückseite zur Handfläche	palmar: handflächenseitig
Hominine: Menschenähnliche; damit werden alle fossilen und lebenden Menschenformen einschließlich ihrer im Evolutionsmodell vermuteten Vorläufer bezeichnet.	phylogenetisch: im Evolutionsmodell die stammesgeschichtliche Entwicklung aller Lebewesen betreffend
mediolateral: von der Mitte zur Seite hin	postcranial: dem Skelett mit Ausnahme des Schädels zugehörig
Milchmolar: Mahlzahn des Milchgebisses	proximal: körpernah
Morphologie: Wissenschaft vom Bau und der Gestalt des Körpers der Lebewe-	Trabekelstruktur: feine Strukturen aus Knochengewebe (Bälkchen), mit denen der Innenraum vieler Knochen aufgebaut ist

- bers of the genus *Homo*. *J. Hum. Evol.* 158, 103048.
- BRANDT M (2017) *Homo naledi* – neuer Hominine mit vielen Fragezeichen. In: BRANDT M: Frühe Homininen. Eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. *Studium Integrale Special 1*, 51–79.
- BROPHY JK, MOGGI-CECCHI H, MATTHEWS GJ & BAILEY SE (2021) Comparative morphometric analysis of the deciduous molars of *Homo naledi* from Dinaledi Chamber, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* 174, 299–314.
- DAVIS TW, DELEZENE LK et al. (2020) Distinct mandibular premolar crown morphology in *Homo naledi* and its implications for the evolution of *Homo* species in southern Africa. *Scientific Reports* 10:13196.
- DESILVA J, MCNUTT E, BENOIT J & ZIPFEL B (2018) One small step: A review of Plio-Pleistocene hominin foot evolution. *Yrb. Phys. Anthropol.*, 1–78.
- DOWDESWELL MR, JASHASHVILI T et al. (2016) Adaptation to bipedal gait and fifth metatarsal structural properties in *Australopithecus*, *Paranthropus*, and *Homo*. *C. R. Palevol* 16, 585–599.
- ELLIOTT MC, QUAM R et al. (2018) Description and analysis of three *Homo naledi* incus from the Dinaledi Chamber, Rising Star cave (South Africa). *J. Hum. Evol.* 122, 146–155.
- FEUERRIEGEL EM, VOISIN J-L et al. (2018) The upper limb of *Homo naledi*. New material from the Lesedi Chamber, Rising Star System, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* 165, S66, 84.
- FRIEDL L, CLAXTON AG et al. (2019) Femoral neck and shaft structure in *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber (Rising Star System, South Africa). *J. Hum. Evol.* 133, 61–77.
- GALETTA L, STEPHENS NB et al. (2019) Three-dimensional geometric morphometric analysis of the first metacarpal distal articular surface in humans, great apes and fossil hominins. *J. Hum. Evol.* 132, 119–136.
- GUATELLI-STEINBERG D, O'HARA MC et al. (2018) Patterns of lateral enamel growth in *Homo naledi* as assessed through perkymata distribution and number. *J. Hum. Evol.* 121, 40–54.
- HAWKS J, ELLIOTT M et al. (2017) New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. *eLife* 6:e24232.
- IRISH JD, BAILEY SE et al. (2018) Ancient teeth, phenetic affinities, and African hominins: Another look at where *Homo naledi* fits in. *J. Hum. Evol.* 122, 108–123.
- KASL CP, RAGNI AJ & HARCOURT-SMITH WEH (2019) An analysis of the trabecular morphology of the *Homo naledi* talus, and its inferred functional implications. *Am. J. Phys. Anthropol.* 168, S68, 120.
- KUPCZIK K, DELEZENE LK & SKINNER MM (2019) Mandibular molar root und pulp cavity morphology in *Homo naledi* and other Plio-Pleistocene hominins. *J. Hum. Evol.* 130, 83–95.
- TRAYNOR S, SAMS AJ & THROCKMORTON Z (2018) Metatarsophalangeal proportions of *Homo naledi*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 165, S66, 276.