

# Hominin Evrimi

## Homo Sapiens'in Kökenleri

Derek K. Tracy

Çeviri: Ayşe Günay ARIKAN\*

### Özet

50.000 yıldan biraz daha uzun bir süre önce -evrimsel zamanda göz açıp kapayıncaya kadar en az altı, muhtemelen yedi insan türü yaşıyordu: *sapiens*, *neandertal*, *denisova*, *floresiensis*, *lu-zonensis*, *erectustan* geriye kalanlar ve, belki de, Homo naledi'nin son temsilcileri. Bu durum, şempanzeler, goriller, babunlar ve benzerlerinin yan yana yaşadığı günümüz primatlarına benzemektedir. Bu benzerlik *sapiens*in pek çok hominin türünden biri olduğu ve kesin olarak doğanın ayrılmaz bir parçası olduğu gerçeğinin altını çizmektedir. Şempanzelerle son ortak atamızdan ayrılmamızdan beri geçen süre tüm zamanın %1'inden daha azını oluştursa da insan olarak biricik ve eşsiz bir pozisyonda bulunmaya alışkınsınız. Bu pozisyon, evrimin beynin giderek daha fazla büyümesiyle belirginleşen doğrusal bir yol olduğu şeklinde bir kibir ve yanlış düşünceye yol açmıştır. Fosil kayıtlarına bakıldığında, bazı eski türlerin gerçekten de atalarımız mı yoksa zengin bir hominin ağacındaki yan zincirler mi olduğunu belirlemek zordur. Diğer bir zorluk da, *Homo habilis* ve *Homo erectus* arasında olduğu gibi, taksonomik tanımlamaların türler arası bariz sınırları ifade etmesidir. Oysa ki her çocuk ebeveynlerinin yakın bir genetik varyantıdır ve değişimler bin yıllar boyunca süregeldiği için kesin sınırlar yoktur. Geç *Australopithecus*, *Homo* cinsine erken *Australopithecine*'lerden daha yakın görünmektedir. 'Bir tür ne zaman tür olur' belirlemek zordur (Barracough, 2019). Değişkenliğin yanı sıra genetik materyalin karmaşık akışı nedeniyle farklı insan türleri arasındaki melezleşme istisnadan çok kural gibi gözükmektedir. Bu, kaç parçası olduğunu ve bu parçaların birbiriyle nasıl bağlantılı olabileceğini bilmediğimiz bir yapbozdur. Ayrıca, parçalar oldukça nadir rastlanan kemik parçacıkları halinde bulunmaktadır ve birçok buluntu 'alan adı' ile bilinmektedir. Son 10 yılda paleoantropolojide, daha önce bilinmeyen (ve tamamıyla beklenmedik) insan türlerinin keşfinden, *Neanderthal* genomunu dizilememizi ve fosiller arasındaki zamansal bağlantıları daha iyi tahmin etmemizi sağlayan moleküler biyolojideki gelişmelere kadar muazzam sıçramalar yaşanmıştır. Genetik veriler, bazı insan popülasyonlarında rastlanan benzersiz genetik izlerin vasıtası ile henüz keşfedilmemiş birkaç hominin türü olduğunu söylemektedir.

### Anahtar kelimeler

*Australopithecus*, bipedalizm, Denisova, Homo sapiens, insanın kökenleri, Neanderthal

"Tek bir çimen yaprağının, yıldızların yolculuğundan daha az önemli olmadığına inanıyorum."  
- Walt Whitman, Song of Myself

### Anahtar Noktalar

- İnsan evrimi, Homo sapiens için "doğrusal" bir süreç olmamıştır; varoluşumuzun büyük bir bölümünde birden çok insan türü aynı anda yaşamıştır.

- Bipedalizm (iki ayak üstünde yürüme) , çevresel değişimlere karşı kritik bir evrimsel yanıt olmuş ve daha fazla kaynak hakimiyeti sağlamıştır.
- Bipedalizmin yanı sıra başparmağın daha iyi kavraması alet kullanımını kolaylaştırmış ve nihayetinde yiyeceklerin pişirilmesi ile beynin büyümesini sağlamıştır.
- Son 200.000 yılın büyük bir bölümünde üç büyük hominin türü -*sapiens*, *neandertal* ve *denisova*- bir

\* Uzm. Dr., Antalya Eğitim ve Araştırma Hastanesi Erişkin Psikiyatri Kliniği, ayse.gny1988@gmail.com

yıl içinde – gerçekleşmiş olduğu anlamı çıkmaktadır (Hsieh vd., 2016). İlginç bir şekilde, bu introgresör genetik olarak *sapiensten Denisovalar* veya *Neandertaller* kadar farklı görünmektedir. Batı Afrika'nın dört popülasyonunun DNA'sının %2-19'unun arkaik bir homininden -muhtemelen *rhodesiensis/heidelbergensis*'ten- geldiği gösterilmiştir (Durvasula & Sankararaman, 2020). Modern Asya nüfusunda ise diğer birkaç arkaik popülasyondan genetik kalıntılar bulunmaktadır ve en az bir introgresyonun tüm Asya popülasyonları arasında gerçekleştiği öne sürülmektedir (Mondal vd., 2019).

sis'ten- geldiği gösterilmiştir (Durvasula & Sankararaman, 2020). Modern Asya nüfusunda ise diğer birkaç arkaik popülasyondan genetik kalıntılar bulunmaktadır ve en az bir introgresyonun tüm Asya popülasyonları arasında gerçekleştiği öne sürülmektedir (Mondal vd., 2019).

## Kaynaklar

- Aiello, L. C. and Wheeler, P. 1995. The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Curr Anthropol*, 36, 199–221.
- Anton, S. C., Potts, R. and Aiello, L. 2014. Human evolution. Evolution of early Homo: an integrated biological perspective. *Science*, 345, 1236828.
- Argue, D., Groves, C. P., Lee, M. S. Y. and Jungers, W. L. 2017. The affinities of *Homo floresiensis* based on phylogenetic analyses of cranial, dental, and postcranial characters. *J Hum Evol*, 107, 107–133.
- Arsuaga, J. L., Martinez, I., Gracia, A., Carretero, J. M. and Carbonell, E. 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature*, 362, 534–537.
- Balzeau, A., Turq, A., Talamo, S., Daujeard, C., Guerin, G., Welker, F., Crevecoeur, I., Fewlass, H., Hublin, J. J., Lahaye, C., Maureille, B., Meyer, M., Schwab, C. and Gomez-Olivencia, A. 2020. Pluridisciplinary evidence for burial for the La Ferrassie 8 Neandertal child. *Sci Rep*, 10, 21230.
- Bardo, A., Moncel, M. H., Dunmore, C. J., Kivell, T. L., Pouydebat, E. and Cornette, R. 2020. The implications of thumb movements for Neandertal and modern human manipulation. *Sci Rep*, 10, 19323.
- Barraclough, T. G. 2019. *The Evolutionary Biology of Species*. Oxford: Oxford University Press.
- Bastir, M., Garcia-Martinez, D., Torres-Tamayo, N., Palancar, C. A., Beyer, B., Barash, A., Villa, C., Sanchis-Gimeno, J. A., Riesco-Lopez, A., Nalla, S., Torres-Sanchez, I., Garcia-Rio, F., Been, E., Gomez-Olivencia, A., Haeusler, M., Williams, S. A. and Spoor, F. 2020. Rib cage anatomy in *Homo erectus* suggests a recent evolutionary origin of modern human body shape. *Nat Ecol Evol*, 4, 1178–1187.
- Been, E., Gomez-Olivencia, A., Shefi, S., Soudack, M., Bastir, M. and Barash, A. 2017. Evolution of spinopelvic alignment in hominins. *Anat Rec (Hoboken)*, 300, 900–911.
- Bennett, M. R., Harris, J. W., Richmond, B. G., Braun, D. R., Mbua, E., Kiura, P., Olago, D., Kibunja, M., Omuombo, C., Behrensmeier, A. K., Huddart, and Gonzalez, S. 2009. Early hominin foot morphology based on 1.5-million-year-old footprints from Ileret, Kenya. *Science*, 323, 1197–1201.
- Berger, L. R., De Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Dirks, P. H. and Kibii, J. M. 2010. *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo*-like australopithecine from South Africa. *Science*, 328, 195–204.
- Berger, L. R., Hawks, J., De Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Delezene, L. K., Kivell, T. L., Garvin, H. M., Williams, S. A., Desilva, J. M., Skinner, M. M., Musiba, C. M., Cameron, N., Holliday, T. W., Harcourt-Smith, W., Ackermann, R. R., Bastir, M., Bogin, B., Bolter, D., Brophy, J., Cofran, Z. D., Congdon, K. A., Deane, A. S., Dembo, M., Drapeau, M., Elliott, M. C., Feuerriegel, E. M., Garcia-M. F., Marchi, D., Meyer, M. R., Nalla, S., Negash, E. W., Orr, C. M., Radovic, D., Schroeder, L., Scott, J. E., Throckmorton, Z., Tocheri, M. W., Vansickle, C., Walker, C. S., Wei, P. and Zipfel, B. 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *Elife*, 4, e09560.
- Berna, F., Goldberg, P., Horwitz, L. K., Brink, J., Holt, S., Bamford, M. and Chazan, M. 2012. Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa. *PNAS*, 109, E1215–E1220.
- Bocquet-Appel, J. P. and Tuffreau, A. 2009. Technological responses of Neanderthals to macroclimatic variations (240,000–40,000 BP). *Hum Biol*, 81, 287–307.
- Bramble, D. M. and Lieberman, D. E. 2004. Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature*, 432, 345–352.
- Braun, D. R., Harris, J. W., Levin, N. E., McCoy, J. T., Herries, A. I., Bamford, M. K., Bishop, L. C., Richmond, B. G. and Kibunja, M. 2010. Early hominin diet included diverse terrestrial and aquatic animals 1.95 Ma in East Turkana, Kenya. *PNAS*, 107, 10002–10007.
- Brown, K. S., Marean, C. W., Herries, A. I., Jacobs, Z., Tribolo, C., Braun, D., Roberts, D. L., Meyer, M. C. and Bernatchez, J. 2009. Fire as an engineering tool of early modern humans. *Science*, 325, 859–862.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M. J., Soejono, R. P., Jatmiko, Saptomo, E. W. and Due, R. A. 2004. A new

- small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 431, 1055–1061.
- Bunn, H. T. and Kroll, E. M. 1986. Systematic butchery by Plio-Pleistocene hominids at Olduvai Gorge, Tanzania. *Curr Anthropol*, 27, 431–452.
- Carvalho, S., Biro, D., Cunha, E., Hockings, K., Mcgreg, W. C., Richmond, B. G. and Matsuzawa, T. 2012. Chimpanzee carrying behaviour and the origins of human bipedality. *Curr Biol*, 22, R180–R181.
- Cerling, T. E., Wynn, J. G., Andanje, A., Bird, M. I., Korir, D. K., Levin, N. E., Mace, W., Macharia, A. N., Quade, J. and Remien, C. H. 2011. Woody cover and hominin environments in the past 6 million years. *Nature*, 476, 51–56.
- Chen, F., Welker, F., Shen, C. C., Bailey, S. E., Bergmann, I., Davis, S., Xia, H., Wang, H., Fischer, R., Freidline, S. E., Yu, T. L., Skinner, M. M., Stelzer, S., Dong, G., Fu, Q., Dong, G., Wang, J., Zhang, D. and Hublin, J. J. 2019. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, 569, 409–412.
- Davies, T. W., Deleuzene, L. K., Gunz, P., Hublin, J. J., Berger, L. R., Gidna, A. and Skinner, M. M. 2020. Distinct mandibular premolar crown morphology in *Homo naledi* and its implications for the evolution of *Homo* species in southern Africa. *Sci Rep*, 10, 13196.
- Detroit, F., Mijares, A. S., Corny, J., Daver, G., Zanolli, C., Dizon, E., Robles, E., Grun, R. and Piper, P. J. 2019. A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines. *Nature*, 568, 181–186.
- Deviese, T., Abrams, G., Hajdinjak, M., Pirson, S., De Groote, I., Di Modica, K., Toussaint, M., Fischer, V., Comiskey, D., Spindler, L., Meyer, M., Semal, P. and Higham, T. 2021. Reevaluating the timing of Neanderthal disappearance in northwest Europe. *PNAS*, 118, e2022466118.
- Dirks, P. H., Roberts, E. M., Hilbert-Wolf, H., Kramers, J. D., Hawks, J., Dosseto, A., Duval, M., Elliott, M., Evans, M., Grun, R., Hellstrom, J., Heries, A. I., Joannes-Boyau, R., Makhubela, V., Placzek, C. J., Robbins, J., Spandler, C., Wiersma, J., Woodhead, J. and Berger, L. R. 2017. The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. *Elife*, 6, e24231.
- Dunsworth, H. M. 2018. There Is no “obstetrical dilemma”: towards a braver medicine with fewer childbirth interventions. *Perspect Biol Med*, 61, 249–263.
- Durvasula, A. and Sankararaman, S. 2020. Recovering signals of ghost archaic introgression in African populations. *Sci Adv*, 6, eaax5097. Foley, R. A., Martin, L., Mirazon Lahr, M. and Stringer, C. 2016. Major transitions in human evolution. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 371, 20150229.
- Froehle, A. W. and Churchill, S. E. 2009. Energetic competition between Neandertals and anatomically modern humans. *Palaeoanthropology*, 2009, 96–116.
- Garcia-Martinez, D., Torres-Tamayo, N., Torres-Sanchez, I., Garcia-Rio, F., Rosas, A. and Bastir, M. 2018. Ribcage measurements indicate greater lung capacity in Neandertals and Lower Pleistocene hominins compared to modern humans. *Commun Biol*, 1, 117.
- Gomez-Robles, A., Bermudez De Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Carbonell, E. and Polly, P. D. 2013. No known hominin species matches the expected dental morphology of the last common ancestor of Neandertals and modern humans. *PNAS*, 110, 18196–18201.
- Gowlett, J. A. 2016. The discovery of fire by humans: a long and convoluted process. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 371, 27216521.
- Grun, R., Pike, A., Mcdermott, F., Eggins, S., Mortimer, G., Aubert, M., Kinsley, L., Joannes-Boyau, R., Rumsey, M., Denys, C., Brink, J., Clark, T. and Stringer, C. 2020. Dating the skull from Broken Hill, Zambia, and its position in human evolution. *Nature*, 580, 372–375.
- Guillaud, E., Bearez, P., Daujeard, C., Defleur, A. R., Desclaux, E., Rosello-Izquierdo, E., Morales-Muniz, A. and Moncel, M. H. 2021. Neanderthal foraging in freshwater ecosystems: a reappraisal of the Middle Paleolithic archaeological fish record from continental Western Europe. *Quat Sci Rev*, 252, 106731.
- Hajdinjak, M., Mafessoni, F., Skov, L., Vernot, B., Hubner, S., Fu, Q., Essel, E. S. N., Meyer, M., Skoglund, P., Kelso, J. and Paabo, S. 2021. Initial Upper Palaeolithic humans in Europe had recent Neanderthal ancestry. *Nature*, 592, 253–257.
- Hoffmann, D. L., Standish, C. D., Garcia-Diez, M., Pettitt, P. B., Milton, J. A., Zilhao, J., Alcolea-Gonzalez, J. J., Cantalejo-Duarte, P., Collado, H., De Balbin, R., Lorblanchet, M., Ramos-Munoz, J., Weniger, G. C. and Pike, A. W. G. 2018. U–Th dating of carbonate crusts reveals Neanderthal origin of Iberian cave art. *Science*, 359, 912–915.
- Hsieh, P., Woerner, A. E., Wall, J. D., Lachance, J., Tishkoff, S. A., Gutenkunst, R. N. and Hammer, M. F. 2016. Model-based analyses of whole-genome data reveal a complex evolutionary history involving archaic introgression in Central African Pygmies. *Genome Res*, 26, 291–300.
- Huerta-Sanchez, E., Jin, X., Asan, Bianba, Z., Peter, B. M., Vinckenbosch, N., Liang, Y., Yi, X., He, M., Somel, M., Ni, P., Wang, B., Ou, X., Huasang, Luosang, J., Cuo, Z. X., Li, K., Gao, G., Yin, Y., Wang, W., Zhang, X., Xu, X., Yang, H., Li, Y., Wang, J., Wang, J. and Nielsen, R. 2014. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. *Nature*, 512, 194–197.
- Ingicco, T., Van Den Bergh, G. D., Jago-On, C., Bahain, J. J., Chacon, M. G., Amano, N., Forestier, H., King, C.,

- Manalo, K., Nomade, S., Pereira, A., Reyes, M. C., Semah, A. M., Shao, Q., Voinchet, P., Falgueres, C., Albers, P. C. H., Lising, M., Lyras, G., Yurnaldi, D., Rochette, P., Bautista, A. and De Vos, J. 2018. Earliest known hominin activity in the Philippines by 709 thousand years ago. *Nature*, 557, 233–237.
- Isler, K. and Van Schaik, C. P. 2012. How our ancestors broke through the gray ceiling: comparative evidence for cooperative breeding in early Homo. *Curr Anthropol*, 53, S453–S465.
- Jacobs, G. S., Hudjashov, G., Saag, L., Kusuma, P., Darusallam, C. C., Lawson, D. J., Mondal, M., Pagani, L., Ricaut, F. X., Stoneking, M., Metspalu, M., Sudoyo, H., Lansing, J. S. and Cox, M. P. 2019. Multiple deeply divergent Denisovan ancestries in Papuans. *Cell*, 177, 1010–1021. e32.
- Jegou, B., Sankararaman, S., Rolland, A. D., Reich, D. and Chalmel, F. 2017. Meiotic genes are enriched in regions of reduced archaic ancestry. *Mol Biol Evol*, 34, 1974–1980.
- Johanson, D. C., Taieb, M. and Coppens, Y. 1982. Pliocene hominids from the Hadar Formation, Ethiopia (1 973–1 977): stratigraphic, chronologic, and paleoenvironmental contexts, with notes on hominid morphology and systematics. *Am J Phys Anthropol*, 57, 373–402.
- Jungers, W. L., Harcourt-Smith, W. E., Wunderlich, R. E., Tocheri, M. W., Larson, S. G., Sutikna, T., Due, R. A. and Morwood, M. J. 2009. The foot of Homo floresiensis. *Nature*, 459, 81–84.
- Karakostis, F. A., Haeufle, D., Anastopoulou, I., Moraitis, K., Hotz, G., Tourloukis, V. and Harvati, K. 2021. Biomechanics of the human thumb and the evolution of dexterity. *Curr Biol*, 31, 1317–1325.e8.
- Kimbel, W. H., Lockwood, C. A., Ward, C. V., Leakey, M. G., Rak, Y. and Johanson, D. C. 2006. Was Australopithecus anamensis ancestral to A. afarensis? A case of anagenesis in the hominin fossil record. *J Hum Evol*, 51, 134–152.
- Kivell, T. L., Deane, A. S., Tocheri, M. W., Orr, C. M., Schmid, P., Hawks, J., Berger, L. R. and Churchill, S. E. 2015. The hand of Homo naledi. *Nat Commun*, 6, 8431.
- Lachance, J., Vernot, B., Elbers, C. C., Ferwerda, B., Froment, A., Bodo, J. M., Lema, G., Fu, W., Nyambo, T. B., Rebbeck, T. R., Zhang, K., Akey, J. M. and Tishkoff, S. A. 2012. Evolutionary history and adaptation from high-coverage whole-genome sequences of diverse African hunter-gatherers. *Cell*, 150, 457–469.
- Latimer, B. and Lovejoy, C. O. 1989. The calcaneus of Australopithecus afarensis and its implications for the evolution of bipedality. *Am J Phys Anthropol*, 78, 369–386.
- Leakey, L. S., Tobias, P. V. and Napier, J. R. 1964. A new species of the genus Homo from Olduvai Gorge. *Nature*, 202, 7–9.
- Lewis, J. E. and Harmand, S. 2016. An earlier origin for stone tool making: implications for cognitive evolution and the transition to Homo. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 371, 20150233.
- Linnaeus, C. 1735. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Stockholm: Laurentii Salvii.
- Mcpherron, S. P., Alemseged, Z., Marean, C. W., Wynn, J. G., Reed, D., Geraads, D., Bobe, R. and Bearat, H. A. 2010. Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature*, 466, 857–860.
- Mondal, M., Bertranpetit, J. and Lao, O. 2019. Approximate Bayesian computation with deep learning supports a third archaic introgression in Asia and Oceania. *Nat Commun*, 10, 246.
- Morgan, T. J., Uomini, N. T., Rendell, L. E., Chouinard-Thuly, L., Street, S. E., Lewis, H. M., Cross, C. P., Evans, C., Kearney, R., De La Torre, I., Whiten, A. and Laland, K. N. 2015. Experimental evidence for the co-evolution of hominin tool-making teaching and language. *Nat Commun*, 6, 6029.
- Morwood, M. J., Soejono, R. P., Roberts, R. G., Sutikna, T., Turney, C. S., Westaway, K. E., Rink, W. J., Zhao, J. X., Van Den Bergh, G. D., Due, R. A., Hobbs, D. R., Moore, M. W., Bird, M. I. and Fifield, L. K. 2004. Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia. *Nature*, 431, 1087–1091.
- Pavlicev, M., Romero, R. and Mitteroecker, P. 2020. Evolution of the human pelvis and obstructed labor: new explanations of an old obstetrical dilemma. *Am J Obstet Gynecol*, 222, 3–16.
- Plummer, T. 2004. Flaked stones and old bones: biological and cultural evolution at the dawn of technology. *Am J Phys Anthropol*, 125, 118–164.
- Pobiner, B. L. 2020. The zooarchaeology and paleoecology of early homininscavenging. *Evol Anthropol*, 29, 68–82.
- Pobiner, B. L., Rogers, M. J., Monahan, C. M. and Harris, J. W. 2008. New evidence for hominin carcass processing strategies at 1.5 Ma, Koobi Fora, Kenya. *J Hum Evol*, 55, 103–130.
- Pontzer, H., Brown, M. H., Wood, B. M., Raichlen, D. A., Mabulla, A. Z. P., Harris, J. A., Dunsworth, H., Hare, B., Walker, K., Luke, A., Dugas, L. R., Schoeller, D., Plange-Rhule, J., Bovet, P., Forrester, T. E., Thompson, M. E., Shumaker, R. W., Rothman, J. M., Vogel, E., Sulisty, F., Alavi, S., Prasetyo, D., Urlacher, S. S. and Ross, S. R. 2021. Evolution of water conservation in humans. *Curr Biol*, 31, 1804–1810.e5.
- Portmann, A. 1990. *A Zoologist Looks at Humankind*. New York: Columbia University Press.

- Raichlen, D. A., Armstrong, H. and Lieberman, D. E. 2011. Calcaneus length determines running economy: implications for endurance running performance in modern humans and Neandertals. *J Hum Evol*, 60, 299–308.
- Reich, D., Green, R. E., Kircher, M., Krause, J., Patterson, N., Durand, E. Y., Viola, B., Briggs, A. W., Stenzel, U., Johnson, P. L., Maricic, T., Good, J. M., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Fu, Q., Mallick, S., Li, H., Meyer, M., Eichler, E. E., Stoneking, M., Richards, M., Talamo, S., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., Hublin, J. J., Kelso, J., Slatkin, M. and Paabo, S. 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, 468, 1053–1060.
- Rizal, Y., Westaway, K. E., Zaim, Y., Van Den Bergh, G. D., Bettis, E. A., 3<sup>Rd</sup>, Morwood, M. J., Huffman, O. F., Grun, R., Joannes-Boyau, R., Bailey, R. M., Sidarto, Westaway, M. C., Kurniawan, I., Moore, M. W., Storey, M., Aziz, F., Suminto, Zhao, J. X., Aswan, Sipola, M. E., Larick, R., Zonneveld, J. P., Scott, R., Putt, S. and Ciochon, R. L. 2020. Last appearance of *Homo erectus* at Ngandong, Java, 117,000–108,000 years ago. *Nature*, 577, 381–385.
- Rogers, A. R., Harris, N. S. and Achenbach, A. A. 2020. Neanderthal–Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. *Sci Adv*, 6, eaay5483.
- Shea, J. J. 2015. Making and using stone tools: advice for learners and teachers and insights for archaeologists. *Lithic Technol*, 40, 231–248.
- Shea, J. J. 2017. Occasional, obligatory, and habitual stone tool use in hominin evolution. *Evol Anthropol*, 26, 200–217.
- Slon, V., Mafessoni, F., Vernot, B., De Filippo, C., Grote, S., Viola, B., Hajdinjak, M., Peyregne, S., Nagel, S., Brown, S., Douka, K., Higham, T., Kozlikin, M. B., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., Kelso, J., Meyer, M., Pruffer, K. and Paabo, S. 2018. The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, 561, 113–116.
- Slon, V., Viola, B., Renaud, G., Gansauge, M. T., Benazzi, S., Sawyer, S., Hublin, J. J., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., Kelso, J., Pruffer, K., Meyer, M. and Paabo, S. 2017. A fourth Denisovan individual. *Sci Adv*, 3, e1700186.
- Smith, T. M., Tafforeau, P., Reid, D. J., Pouech, J., Lazzari, V., Zermeno, J. P., Guatelli-Steinberg, D., Olejniczak, A. J., Hoffman, A., Radovic, J., Makaremi, M., Toussaint, M., Stringer, C. and Hublin, J. J. 2010. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *PNAS*, 107, 20923–20928.
- Spoor, F., Gunz, P., Neubauer, S., Stelzer, S., Scott, N., Kwekason, A. and Dean, M. C. 2015. Reconstructed *Homo habilis* type OH 7 suggests deep-rooted species diversity in early *Homo*. *Nature*, 519, 83–86.
- Sutikna, T., Tocheri, M. W., Faith, J. T., Jatmiko, Due Awe, R., Meijer, H. J. M., Wahyu Saptomo, E. and Roberts, R. G. 2018. The spatio-temporal distribution of archaeological and faunal finds at Liang Bua (Flores, Indonesia) in light of the revised chronology for *Homo floresiensis*. *J Hum Evol*, 124, 52–74.
- Sutikna, T., Tocheri, M. W., Morwood, M. J., Saptomo, E. W., Jatmiko, Awe, R. D., Wasisto, S., Westaway, K. E., Aubert, M., Li, B., Zhao, J. X., Storey, M., Alloway, B. V., Morley, M. W., Meijer, H. J., Van Den Bergh, G. D., Grun, R., Dosseto, A., Brumm, A., Jungers, W. L. and Roberts, R. G. 2016. Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia. *Nature*, 532, 366–369.
- Teixeira, J. C., Jacobs, G. S., Stringer, C., Tuke, J., Hudjashov, G., Purnomo, G. A., Sudoyo, H., Cox, M. P., Tobler, R., Turney, C. S. M., Cooper, A. and Helgen, K. M. 2021. Widespread Denisovan ancestry in Island Southeast Asia but no evidence of substantial super-archaic hominin admixture. *Nat Ecol Evol*, 5, 616–624.
- Trinkaus, E. and Villotte, S. 2017. External auditory exostoses and hearing loss in the Shanidar 1 Neanderthal. *PLoS ONE*, 12, e0186684.
- Vaesen, K., Dusseldorp, G. L. and Brandt, M. J. 2021. An emerging consensus in palaeoanthropology: demography was the main factor responsible for the disappearance of Neanderthals. *Sci Rep*, 11, 4925.
- Van Den Bergh, G. D., Kaifu, Y., Kurniawan, I., Kono, R. T., Brumm, A., Setiyabudi, E., Aziz, F. and Morwood, M. J. 2016. *Homo floresiensis*-like fossils from the early Middle Pleistocene of Flores. *Nature*, 534, 245–248.
- Vansickle, C., Cofran, Z. D. and Hunt, D. 2020. Did Neanderthals have large brains? Factors affecting endocranial volume comparisons. *Am J Phys Anthropol*, 173, 768–775.
- Vernot, B., Tucci, S., Kelso, J., Schraiber, J. G., Wolf, A. B., Gittelman, R. M., Dannemann, M., Grote, S., Mccoy, R. C., Norton, H., Scheinfeldt, L. B., Merriwether, D. A., Koki, G., Friedlaender, J. S., Wakefield, J., Paabo, S. and Akey, J. M. 2016. Excavating Neanderthal and Denisovan DNA from the genomes of Melanesian individuals. *Science*,

352, 235–239.

- Villmoare, B., Kimbel, W. H., Seyoum, C., Campisano, C. J., Dimaggio, E. N., Rowan, J., Braun, D. R., Arrowsmith, J. R. and Reed, K. E. 2015. Paleoanthropology. Early Homo at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science*, 347, 1352–1355.
- Viola, B., Gunz, P., Neubauer, S., Slon, V., Kozlikin, M. B., Shunkov, M. V., Mayer, M., Paabo, S. and Derevianko, A. P. 2019. A parietal fragment from Denisova cave. *Am J Phys Anthropol*, 168, 258.
- Voisin, J.-L., Feuerriegel, E. M., Churchill, S. E. and Berger, L. R. 2020. The Homo naledi shoulder girdle: an adaptation to boulder climbing. *LAnthropologie*, 124, 102783.
- Welker, F., Ramos-Madriral, J., Gutenbrunner, P., Mackie, M., Tiwary, S., Rakownikow Jersie-Christensen, R., Chiva, C., Dickinson, M. R., Kuhlwilm, M., De Manuel, M., Gelabert, P., Martinon-Torres, M., Margvelashvili, A., Arsuaga, J. L., Carbonell, E., Marques-Bonet, T., Penkman, K., Sabido, E., Cox, J., Olsen, J. V., Lordkipanidze, D., Racimo, F., Lalueza-Fox, C., Bermudez De Castro, J. M., Willerslev, E. and Cappellini, E. 2020. The dental proteome of Homo antecessor. *Nature*, 580, 235–238.
- Wells, J. C., Desilva, J. M. and Stock, J. T. 2012. The obstetric dilemma: an ancient game of Russian roulette, or a variable dilemma sensitive to ecology? *Am J Phys Anthropol*, 149, 40–71.
- Wrangham, R. 2009. *Catching Fire. How Cooking Made Us Human*. London: Profile Books.
- Zilhao, J., Angelucci, D. E., Igreja, M. A., Arnold, L. J., Badal, E., Callapez, P., Cardoso, J. L., D'Errico, F., Daura, J., Demuro, M., Deschamps, M., Dupont, C., Gabriel, S., Hoffmann, D. L., Legoinha, P., Matias, H., Monge Soares, A. M., Nabais, M., Portela, P., Queffelec, A., Rodrigues, F. and Souto, P. 2020. Last Interglacial Iberian Neandertals as fisher-hunter-gatherers. *Science*, 367, eaaz7943.