

Review of the *Homo naledi* fossil collection from South Africa using the biological species concept

(Анализ коллекции фоссилий *Homo naledi* из Южной Африки с помощью биологической концепции вида)

Sergey V. Vyrskiy*

*Corresponding author: E-mail: sergey.vyrskiy@gmail.com

Keywords: biological species concept, *Homo naledi*, bipedal primates, omnivorous, radicophagous.

Abstract

Рассматривая описание вида *H. naledi*, мы обращаем внимание на то, что авторы не указали ни материнский, ни какой-либо другой вид, филогенетически связанный с *H. naledi*. Также не определено направление дальнейшего развития вида и сделан вывод, что он вымер. При этом обращает внимание, что для диагностики вида использовались исключительно морфометрические признаки костных остатков, что характерно для методов морфологической концепции вида.

Для более точного определения положения вида *H. naledi* среди других видов из рода *Homo* в системе африканских прямоходящих приматов, автор предпринял попытку исследовать признаки фоссилий, которые диагностически наиболее существенны с точки зрения биологической концепции вида. Это позволило уточнить возраст заложения месторождения и сделать вывод, что вид *H. naledi* имел единое происхождение с другими видами из рода *Homo*. Кроме этого было показано, что вид имел прогрессивное для своего времени строение кистей рук и высокий уровень коэффициента церебролизации, что не предполагает его вымирание.

Introduction

Вид *Homo naledi* представлен обширной коллекцией костных остатков, раскопанной в течение 2013-2014 г. в двух гротах системы пещер Rising Star находящейся в долине реки Vlooubaan провинции Gauteng в Южной Африке (Berger et al., 2015; Hawks et al., 2017). К настоящему времени коллекция состоит из двух наборов фоссилий прямоходящих приматов (1550 и 131 образец), в которых множество частично или полностью комплектных анатомических элементов, многие из которых состоят в различных соединениях.

Первооткрывателями коллекция была отнесена к виду из рода *Homo* на основании следующего диагноза: “все зубные коронки ($n = 179$) представляют hominin” (Berger et al., 2015). “Эти костные остатки представляют как минимум 15 особей hominin ... с присутствием таких молочных и взрослых зубных элементов”. “Коллекция - морфологически гомогенный образец и поэтому она вся может быть приписана к ранее неизвестному виду hominin”. Поскольку вся коллекция "... включает черты, не найденные ни у каких других описанных видов hominin,. Эти соображения твёрдо указывают, что этот материал представляет единственный вид и не смешанную сборку".

Literature Review

Анализируя описание вида *H. naledi*, мы обращаем внимание, что для оценки “веса” признаков, необходимых для диагностики и дифференциации вида, авторы использовали исключительно морфометрические характеристики фоссилий. Эта методика, характерная для морфологической концепции вида, широко применяется в горизонтальной систематике, как правило, для каталогизации ныне живущих видов.

Однако сравнительный анализ морфометрического подобия (сходства и различия) между особями и таксонами, широко разбросанными по палеонтологической шкале времени, не позволяет достоверно устанавливать их взаимные родственные связи и выстраивать филетические линии. Такой выбор концепции вида и соответствующего метода оценки веса признаков не позволил авторам указать для вида *H. naledi* ни материнский, ни дочерний вид, а невозможность определить направление дальнейшего эволюционного развития потребовала сделать естественный вывод, что вид вымер.

Среди других концепций вида, только биологическая концепция вида (BSC) позволяет устанавливать в вертикальной по отложениям систематике родство между особями и таксонами. Это родство определяется сравнительным анализом фоссилий на соответствие триаде признаков, указанных в определении вида в BSC: репродуктивное сообщество (a reproductive community), экологическое единство (an ecological unit), и генетическое единство (a genetic unit) (Mayr, 1969). Если объединять найденные особи и таксоны такой системой родственных связей, то появляется объективная возможность построения филетических линий и восстановления филогенеза. С учётом вышеизложенного, мы считаем необходимым при исследовании палеонтологических костных остатков придерживаться именно биологической концепции вида.

The overall characters of the African bipedal primate fossils.

В рамках настоящей статьи мы можем, используя описания некоторых диагностически значимых фоссилий из коллекции, выделить у них признаки, соответствующие признакам вида в BSC и сопоставив их с таковыми признаками у других видов, определить место *H. naledi* в системе видов африканских прямоходящих приматов. Рассмотрим предварительно наиболее общие признаки фоссилий африканских прямоходящих приматов Австралопитекового периода 6–1 миллион лет назад (млн), которые соответствуют признакам вида в BSC (Mayr, 1969:26).

Изучая строение зубной системы и черепа, Robinson (1954) одним из первых выделил два типа краниодентальной архитектуры и, связав их с потребляемой диетой, разделил всех прямоходящих приматов на две группы видов “*Paranthropus*” с растительноядной диетой и “*Australopithecus*” с всеядной диетой с большой долей мясной пищи. Причём отличие этих диет существует на уровне дихотомии, поскольку тип зубов у растительноядных не позволяет обрабатывать плотную упругую (эластичную) мясную пищу (Lucas and Peters 2000.), а отсутствие продуктов животного происхождения вызывает у всеядных костную патологию (Dominguez-Rodrigo et al., 2012).

Asfaw et al. (1999) указал на два явных адаптивных образца прямоходящих приматов в период 2.7 млн. На две группы или на две морфы весом 29 и 45 кг делит “ранних гоминид” McHenry (1992a). Оценивая вес тела по четырём параметрам, Steudel (1980) разделила прямоходящих приматов на две группы со средним весом 36 кг для “грацильных” и 59 кг “робустных”. Также на два таксона по весу тела 43–73 кг – большетельные растительноядные с крахмалосодержащей диетой и 27.6–43 кг – малотельные всеядные разделил прямоходящих приматов Vyrskiy (2017). Принцип Jarman-Bell, в котором качество диеты (т.е. энергии и питательной плотности) обратно пропорционально массе тела, подтверждает корреляцию таксона малотельных особей с всеядностью, а большетельных с террестриальной растительноядностью. Изучение морфологии поперечного сечения бедренной кости также позволило Vleuze (2010) разделить прямоходящих приматов на два таксона: первый включает особей “ранних *Homo*” и современных людей, второй – “*Paranthropus*”, которому соответствует более элементарный способ прямохождения.

Ревизия признаков фоссилий африканских прямоходящих приматов периода 6.2–0.9 млн показала, что большетельный растительноядный таксон наблюдается в палеонтологической летописи с 5.8 до 1.34 млн, после чего исчезает, предположительно вымирая (Vyrskiy 2017). Для удобства дальнейших действий присвоим этому таксону рабочее название *radicophagous*, которое отражает его крахмалосодержащую диету,

состоящую из злаков, корнеплодов и луковиц полевых трав и прибрежных растений. Малотельному всеядному таксону, который наблюдается в палеонтологической летописи с 6.2 млн, присвоено название omnivorous, которое отражает всеядность с большой долей мясной пищи. При этом, уже самые ранние особи таксона omnivorous – BAR 1901'01 (6.0–5.7 млн) из гиподигмы *O. tugenensis* (Senut et al., 2001) обнаруживают на концах пальцев дактильные подушки, которые позволяют более прочно удерживать предмет манипуляции, прижимая его пальцами к ладони. Кроме этого, сгибающаяся мышца большого пальца позволяет дополнительно фиксировать этот предмет оппозитным прижимом большого пальца (Almeciija et al., 2010) – “power grip” по терминологии J.R.Napier. Это показывает, что использование палок и костей в качестве подручных предметов, т.н. “остеодонтокератическая культура” по терминологии Р.Дарта, было обычной практикой уже для наиболее ранних особей таксона.

В 3.3 млн появляется первое свидетельство применения камней для разделки туш копытных животных (McPheggon et al., 2010) и первые коллекции каменных инструментов, где острые грани, необходимые для разделки, получены по технологии дробления (Harmand et al., 2015). Важным показателем, отражающим степень гоминизации особей является индекс энцефализации - отношение веса головного мозга к весу тела или, что более удобно для палеонтологических фоссилий, индекс церебролизации (CI) – отношение эндокраниального объёма к весу тела. Если рассчитать CI по формуле Roginsky (1977), с некоторой коррекцией $CI = (0.91 \times ECV)^2 / P_b$, то для таксона *radicophagous* получим величину $CI < 4.4$, а для таксона *omnivorous* – $CI > 4.4$ (Vyrskiy, 2017: Figure 2).

В 2.6 млн некая популяция таксона *omnivorous*, обитавшая в районе современного бассейна реки Kada Gona, притока Awash в Эфиопии, начала изготавливать первые истинные каменные инструменты по технологии “Oldowan” (Semaw, 2000). Эта популяция в процессе радиации расширяет свой ареал и к 2.0 млн полностью вытесняет материнский таксон с континента и из палеонтологической летописи (Vyrskiy, 2017). При этом начиная с 2.5 млн особи дочерней популяции показывают увеличение веса, эндокраниального объёма и экспоненциальное увеличение индекса церебролизации которое к моменту времени 0.9 млн достигает величины $CI = 18$ (Vyrskiy, 2017), а исследователи начинают регистрировать виды, которые при корреляции с каменными артефактами получают родовое название “*Homo*”.

The review of *Homo naledi* fossil collection

Возвращаясь к коллекции *H. naledi*, рассмотрим описания некоторых фоссилий в контексте соответствия их признаков, признакам вида в BSC.

1. Зубы верхней и нижней челюсти LES1 представлены умеренным окклюзивным износом второго и третьего моляра, до почти полного обнажения дентина на окклюзивных поверхностях первых моляров и существенному удалению окклюзивных деталей на передних зубах (Hawks et al., 2017: Figure 8; 9). Сильный износ зубов в окклюзивной плоскости также показывает нижняя челюсть U.W. 101-361 паратипа DH3 (Berger et al., 2015). Эти признаки относят особи этих образцов в большещелюстной растительноядный таксон *radicophagous*.

2. Если по Figure 24 (Hawks et al., 2017) оценить диаметр головки бедра (FHD) U.W. 102a-001 приблизительно $FHD \approx 37$ mm, то по формуле Eq. 1 (Vyurskiy, 2017), которая для более удобного использования просто обобщает значения табличных данных (McHenry 1992a), то получаем вес тела $P_b = (FHD + 5.3)^2 / 41.5 = 43$ кг, что характерно для большещелюстного растительноядного таксона *radicophagous*. (Vyurskiy, 2017). О необходимости включения образца в этот таксон говорит также округлая (не овальная) форма поперечного сечения диафиза на расстоянии ≈ 12 mm от большого вертела или примерно $\approx 75\%$ полной длины от дистального конца. Figure 24 (Hawks et al., 2017) позволяет оценить наружный диаметр поперечного сечения бедренной кости ≈ 30 mm и диаметр медуллярного канала ≈ 10 mm. Тогда исходя из общей площади сечения (ТА) ≈ 707 mm² и площади сечения медуллярного канала (МА) ≈ 79 mm² по формуле (Bleuze, 2010) можно рассчитать индекс площади костной коры $\%CA = [(ТА - МА) / ТА] \times 100 = 89$, что также соответствует растительноядной особи (Vyurskiy, 2017).

3. Для реконструкции объединённой бедренной кости U.W. 102a-003 и U.W. 102a-004 общей длиной 375 mm, Hawks et al. (2017) использовал соразмерный образец KNM-ER 1481 длиной 396 mm (McHenry, 1991) и весом около 57 кг (McHenry, 1992b), что предполагает приблизительно такой же вес и объединённой кости U.W. 102a-003 и U.W. 102a-004, указывая на её большещелюстность. Это, а также морфология сечения кости U.W. 102a-004 (Hawks et al., 2017: Figure 27), которая подобна морфологии растительноядной U.W. 102a-001, относит объединённую бедренную кость U.W. 102a-003 и U.W. 102a-004 в таксон *radicophagous*.

4. Хорошую морфологию всеядности показывает окклюзивный рельеф фрагмента нижней челюсти U.W. 101-377. Приблизительная оценка высоты тела челюсти у M1 ≈ 25 mm и ширины ≈ 19.5 mm, измеренная нами по (Berger et al., 2015: Figure 5) также подтверждает всеядность (Vyurskiy, 2017: Table 3). Такую же морфологию всеядности

демонстрируют острые в окклюзии клыки U.W. 101-985, U.W. 101-1126 и U.W. 102b-511 (Hawks et al., 2017: Figure 30).

5. Медиолатеральная ширина концевой пучка большого пальца (MLT) отражает способность удерживать и манипулировать предметом, прижимая его подушкой большого пальца к подушкам остальных пальцев – “precision grip” по терминологии J.R. Napier. Если у образца BAR 1901'01 (6.2–5.65 млн) вида *O. tugenensis* коэффициент робустности $MLT/L = 0.43$ соответствует остеодонтокератической культуре; у образца ОН 7 (1.75 млн) вида *H. habilis* (Leakey et al., 1964) коэффициент $MLT/L = 0.611$ (Almeciya et al., 2010) соответствует индустрии Олдован, то размеры концевой фаланги большого пальца для Dinaledi hand 1 (H1), взятые из (Berger et al., 2015: Figure 6) что позволяет рассчитать коэффициент $MLT/L \approx 10 \text{ mm} / 15 \text{ mm} = 0.67$, возможно уже соответствует индустрии Ашель (где L, длина дистальной фаланги большого пальца).

6. Приблизительный диаметр головки бедра U.W. 101-1391, измеренный по (Berger et al., 2015: Figure 7), составляет $FHD = 29 \text{ mm}$, что по формуле Eq. 1. показывает вес тела особи не более 30-ти кг. Это, а также овальная форма сечения соответствует малотельному всеядному виду. Не исключая совершенно величины веса тела 40.8–45.3 кг, которая получена из сопоставления FSTpr (femoral subtrochanteric m-l and a-p breadths) этой особи с тем же у современных людей (Berger et al., 2015), мы считаем более точным при расчёте веса тела исходить из величины опорной площади головки бедра (McHenry, 1992).

7. Проксимальный фрагмент правой плечевой кости U.W. 102a-002 длиной 85 mm содержит приблизительно 50-60% от полной длины (Hawks et al., 2017). Таким образом, полная длина плечевой кости $\approx 180 \text{ mm}$ такая же как у малотельной всеядной особи A.L. 288-1 “Lucy” (Johanson et al., 1978), что предполагает такой же рост 105 см и вес 27.6 кг (McHenry, 1992a). Если предположить, что всеядным малотельным особям U.W. 101-1391 и U.W. 102a-002, обе весом около 30-ти кг, соответствует наименьший объём 465 см³, наблюдаемый у объединённого черепа DN3 и DN4, то индекс церебролизации этой комплексной особи составит $CI = (0.91 \times 465 \text{ cc})^2 / 30000 \text{ gr} = 5.97$, что показывает на филогенетической линии таксона omnivorous (Vyrskiy, 2017: Figure 2) наиболее раннее время появления признака 2.3 млн.

Discussion and Conclusion

1. В гиподигме вида *H. naledi* мы наблюдаем фоссилии прямоходящих особей из двух таксонов omnivorous и radicophagous, принадлежащих разным экологическим нишам, и которые симпатрически сосуществовали на африканском континенте в течении около

четырёх миллион лет. Это разносит их, согласно BSC, в разные виды и требует исключения образцов таксона *radicophagous* из гиподигмы *H. naledi*.

2. Особи таксона *omnivorous* показывают индекс церебролизации $CI = 5.97$, полученный прямоходящими приматами не ранее 2.3 млн и коэффициент робустности дистальной фаланги $MLT/L \approx 0.67$, полученный ими около 1.75 млн, что определяет нижнюю границу заложения коллекции *H. naledi*. Особи таксона *radicophagous* вымерли на континенте приблизительно около 1.34 млн и их присутствие в коллекции определяет верхнюю границу интервала заложения.

3. Заметим, что в коллекции присутствуют фоссилии депонированные и в более поздних отложениях 0.41–0.24 млн (Dirks et al., 2017), что требует дополнительного их исследования.

4. Нет оснований предполагать, что вид *H. naledi* вымер, поскольку он имел более прогрессивное строение большого пальца чем, например, ОН 7 (1.75 млн) вида *H. habilis*, что позволяло его особям изготавливать инструменты по технологии Ашель.

5. Рассматривая морфометрические отличия вида *H. naledi* от других видов прямоходящих приматов рода *Homo*, мы видим, что указанные в работах дифференциальные признаки не имеют большого веса, что вполне укладываются в концепцию политипического вида по Э.Майру и можно сделать вывод, что вид *H. naledi* представляет политипический таксон единого прямоходящего вида из рода *Homo*, занимающего весь африканский континент в период 2.6–1.0 млн.

References

Almecija, S., Moya-Sola, S., Alba, D.M., 2010. Early Origin for Human-Like Precision Grasping: A Comparative Study of Pollical Distal Phalanges in Fossil Hominins. PLoS ONE 5(7). e11727. DOI: 10.1371/journal.pone.0011727.

Asfaw, B., White, T., Lovejoy, O., Latimer, B., Simpson, S., Suwa, G., 1999. *Australopithecus garhi*: A New Species of Early Hominid from Ethiopia. Science 284, 629-635.

Berger, L.R., Hawks, J., de Ruiter, D.J., et al., 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. eLIFE, elifesciences.org, 2015, V.4, №e09560, pp.1-35. DOI: <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.09560>.

Bleuze, M.M., 2010. Cross-sectional Morphology and Mechanical Loading in Plio-Pleistocene Hominins: Implications for Locomotion and Taxonomy. Ph.D. Dissertation, The School of Graduate and Postdoctoral Studies, The University of Western Ontario London, Ontario, Canada. pp.268.

Dirks, P., Roberts, E.M., Hilbert-Wolf, H., et al., 2017. The age of *Homo naledi* and associated sediments in the rising star cave, South Africa. eLife 6:e24231. doi: 10.7554/eLife.24231

Domínguez-Rodrigo, M., Pickering, T.R., Diez-Martín, et al., 2012. Earliest Porotic Hyperostosis on a 1.5-Million-Year-Old Hominin, Olduvai Gorge, Tanzania. PLoS ONE 7(10):e46414. doi:10.1371/journal.pone.0046414.

Harmand, S., Lewis, J.E., Feibel, C.S., et al., 2015. 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. Nature 521, 310-5/326. doi: 10.1038/nature14464.

Hawks, J., Elliott, M., Schmid, P., et al., 2017. New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. eLife 6:e24232. DOI: 10.7554/eLife.24232

Johanson, D.C., White, T.D., Coppens, Y., 1978. A New Species of the Genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. Kirtlandia. 28: 1–14.

Leakey L.S.B., Tobias P.V., Napier J.R., 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. Nature 202, 7–10 (No.4927).

Lucas, P.W., Peters, C.R., 2000. Function of postcanine tooth crown shape in mammals., in Development, Function and Evolution of Teeth. Eds. by: Teaford M.F., Smith M.M. and Ferguson M.W.J. Cambridge University Press 2000. pp.282-289.

Mayr, E., 1969. Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, Inc. 428 pp.

McHenry, H.M., 1991. Femoral lengths and stature in Plio-Pleistocene hominids. American Journal of Physical Anthropology 85(2): 149–158.

McHenry, H.M., 1992a. How Big Were Early Hominids? Evol. Anthropol. Wiley-Liss, Inc., pp.15-20.

McHenry, H.M., 1992b. Body size and proportions in early hominids. Am. J. phys. Anthropol. 87, 407-431.

McPherron, S.P., Alemseged, Z., Marean, C.W., Wynn, J.G., Reed, D., Geraads, D., Bobe, R., 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 (and Suppl. Inf.).

Robinson, J.T., 1954. Prehominid Dentition and Hominid Evolution. Transvaal Museum, Pretoria.

Roginsky, Y.Y., 1977. Problems of Anthropogenesis. (rus.)// M.: High School.

Semaw, S., 2000. The World's Oldest Stone Artefacts from Gona, Ethiopia: Their Implications for Understanding Stone Technology and Patterns of Human Evolution Between 2.6–1.5 Million Years Ago. J. Archaeol Sci. 27, 1197–1214.

Senut, B., Pickford, M., GOMMERY, D., Mein, P., Cheboi, K., Coppens, Y., 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya) / C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planets // Earth and Planetary Sciences 332, 137–144.

Steudel, K., 1980. New Estimates of Early Hominid Body Size. Am. J. Phys. Anthropol. 52, 63-70.

Vyrskiy, S.V., 2017. The system of species of African bipedal primates from 6.2–0.9 mya. “East West” Association for Advanced Studies and Higher Education GmbH. Vienna, Austria. (Premier Publishing). <https://vyrskiy.github.io/system/>