

UNIVERZITET U BEOGRADU
RUDARSKO-GEOLOŠKI FAKULTET

Predrag N. Radović

**DVODIMENZIONALNA GEOMETRIJSKA
MORFOMETRIJA PRVIH GORNJIH MOLARA
HOMININA SA TERITORIJE SRBIJE – TAKSONOMSKA I
METODOLOŠKA ANALIZA**

doktorska disertacija

Beograd, 2022.

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF MINING AND GEOLOGY

Predrag N. Radović

**TWO-DIMENSIONAL GEOMETRIC MORPHOMETRICS
OF HOMININ UPPER FIRST MOLARS FROM THE
TERRITORY OF SERBIA – A TAXONOMIC AND
METHODOLOGICAL ANALYSIS**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2022

PODACI O MENTORIMA I ČLANOVIMA KOMISIJE

Mentori:

dr Katarina Bogićević, redovni profesor, uža naučna oblast – Paleontologija, Univerzitet u Beogradu, Rudarsko-geološki fakultet

dr Mirjana Roksandić, redovni profesor, uža naučna oblast – Bioantropologija, Odeljenje za antropologiju Univerziteta u Vinipegu, Kanada

Članovi komisije:

dr Nevenka Đerić, redovni profesor, uža naučna oblast – Paleontologija, Univerzitet u Beogradu, Rudarsko-geološki fakultet

dr Draženko Nenadić, redovni profesor, uža naučna oblast – Istorijska geologija, Univerzitet u Beogradu, Rudarsko-geološki fakultet

dr Barbara Radulović, naučni saradnik, uža naučna oblast – Paleontologija, Univerzitet u Beogradu, Rudarsko-geološki fakultet

dr Dušan Mihailović, redovni profesor, uža naučna oblast – Arheologija, Univerzitet u Beogradu, Filozofski fakultet

Datum odbrane: _____

Zahvalnica

Veliku zahvalnost dugujem, pre svega, mentorkama prof. dr Katarini Bogićević i prof. dr Mirjani Roksandić na angažovanju, strpljenju, brojnim sugestijama i ispravkama koje su mi bile od ogromnog značaja tokom izrade ove teze. Takođe se zahvaljujem prof. dr Dušanu Mihailoviću na velikoj podršci i pristupu paleoantropološkom materijalu iz Pešturine i Velike Balanice, kao i kolegi Džošu Lindalu (Joshua Lindal) na pomoći u radu sa 3D modelima fosilnih zuba i izradi ilustracija.

Želim da se zahvalim dr Mariji Martinon-Tores (Maria Martín-Torres; Centro Nacional de Investigación Sobre la Evolución Humana, Burgos, Spain) za fotografisanje Sima de los Huesos uzorka, kao i dr Klementu Zanoliju (Clément Zanolli; Université de Bordeaux, CNRS, MCC, PACEA, UMR 5199, Pessac, France) i dr Otmaru Kulmeru (Ottmar Kullmer; Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, Germany) na pristupu primercima iz kolekcije fon Kenigvalda. Zahvaljujem se dr Kseniji Đukić (Medicinski fakultet, Univerzitet u Beogradu) na ustupanju materijala i pomoći prilikom odabira uzorka zuba savremenog čoveka.

Dr. Nataši Miladinović-Radmilović se zahvaljujem na prijateljstvu i nagovoru da svoje studije nastavim na Katedri za paleontologiju Rudarsko-geološkog fakulteta. Dragim kolegicama dr Sofiji Dragosavac i Senki Plavšić hvala što su uvek bile tu da me saslušaju i da mi pomognu. Hvala prof. dr Jeleni Milivojević, prof. dr Zorici Lazarević, Milošu Radonjiću i dr Katarini Bradić-Milinović na svesrdnoj pomoći tokom trajanja mojih master i doktorskih studija.

Najveću zahvalnost dugujem majci Zorici, bez čije ljubavi i bezgranične podrške zasigurno ne bih istrajao u svom naumu da se bavim naukom. Bratu Milošu se zahvaljujem na nebrojanim satima diskusije o naučnim principima i našem mestu u univerzumu. Svojoj partnerki Violeti sam zahvalan na bodrenju i velikom strpljenju za moje promene raspoloženja tokom pisanja ovog rada.

*Ovu disertaciju posvećujem uspomenama
na oca Nenada i baku Zdravku*

DVODIMENZIONALNA GEOMETRIJSKA MORFOMETRIJA PRVIH GORNJIH
MOLARA HOMININA SA TERITORIJE SRBIJE – TAKSONOMSKA I
METODOLOŠKA ANALIZA

Sažetak:

Primarni cilj ove studije tiče se taksonomske identifikacije fosilnih prvih gornjih molara (M1) hominina pronađenih u Srbiji, primenom metoda dvodimenzionalne (2D) geometrijske morfometrije. U prvoj (metodološkoj) fazi istraživanja ispitana je efikasnost 16 različitih pristupa (geometrijskih modela) u klasifikaciji M1 neandertalaca i anatomske modernog čoveka. Modeli su testirani na dva seta okluzalnih projekcija krunica ($n = 34$ i $n = 64$) dobijenih orijentisanjem digitalnih 3D modela u virtuelnom okruženju ili fotografisanjem fizičkih primeraka zuba. Prilikom testiranja primenjena je klasifikacija zasnovana na linearnoj diskriminantnoj analizi (LDA) sa unakrsnom validacijom (*jackknifing*), gde su kao varijable korišćeni setovi glavnih komponenti (PC) koji kumulativno opisuju $\geq 90\%$ totalne varijanse. Modeli su ispitani uporedo u prostorima oblika i forme. Najefikasniji modeli (sa najvišim stopama tačnih klasifikacija) primenjeni su u narednoj fazi studije. Identifikacije fosilnih molara iz pleistocenskih slojeva pećina Pešturine (Pes-3) i Velike Balanice (BH-4 i BH-6) izvršena je primenom modela sa oznakama Komb3A i FragA, na proširenim uzorcima. Rezultati LDA klasifikacija bez izuzetka pokazuju da su svi ispitani molari pripadali neandertalcima, što potvrđuje prisustvo ove grupe drevnih hominina na teritoriji današnje Srbije tokom srednjeg i kasnog dela pleistocenske epohe. Zajedno sa drugim nalazima iz sloja 3a Velike Balanice (čija je starost procenjena na čak 369–211 hiljada godina), zub BH-4 predstavlja verovatno najraniji fosilni zapis neandertalaca na Balkanu. Upadljiva morfološka sličnost primerka BH-4 i Sima de los Huesos uzorka (starosti oko 430 hiljada godina) predstavlja indicaciju vrlo rane ekspanzije neandertalaca sa zapada ka istoku Evrope.

Ključne reči: 2D geometrijska morfometrija, prvi gornji molar (M1), taksonomska identifikacija, neandertalci, anatomske moderni ljudi, Pešturina, Velika Balanica, Srbija

Naučna oblast: Geo-nauke

Uža naučna oblast: Paleontologija

UDK broj: 56:903(497.11)(043.3)

TWO-DIMENSIONAL GEOMETRIC MORPHOMETRICS OF HOMININ UPPER FIRST MOLARS FROM THE TERRITORY OF SERBIA – A TAXONOMIC AND METHODOLOGICAL ANALYSIS

Abstract:

The primary goal of this study concerns the taxonomic identification of hominin fossil upper first molars (M1) found in Serbia, using the methods of two-dimensional (2D) geometric morphometrics. In the first (methodological) phase of the research, the efficiency of 16 different approaches (geometric models) to the classification of Neanderthal and anatomically modern human M1s was examined. The models were tested on two sets of occlusal projections of crowns ($n = 34$ and $n = 64$) obtained by orienting digital 3D models in a virtual environment or by photographing physical specimens of teeth. During the testing, a classification based on linear discriminant analysis (LDA) with cross-validation (jackknifing) was applied, where sets of principal components (PCs) were used as variables, cumulatively describing $\geq 90\%$ of the total variance. The models were tested both in shape space and form space. The most efficient models (with the highest correct classification rates) were applied in the next phase of the study. Identifications of fossil molars from the Pleistocene strata of Pešturina (Pes-3) and Velika Balanica caves (BH-4 and BH-6) were performed using models designated Komb3A and FragA, using expanded samples. The results of LDA classifications, without exception, show that all examined molars belonged to Neanderthals, which confirms the presence of this ancient hominin group on the territory of today's Serbia during the middle and late parts of the Pleistocene epoch. Together with other finds from Layer 3a of Velika Balanica (the age of which is estimated at 369–211 ka), the BH-4 tooth is probably the earliest fossil record of Neanderthals in the Balkans. The striking morphological similarity between the BH-4 specimen and the Sima de los Huesos sample (about 430 ka old) represents an indication of a very early Neanderthal expansion from Western to Eastern Europe.

Keywords: 2D geometric morphometrics, upper first molar (M1), taxonomic identification, Neanderthals, anatomically modern humans, Pešturina, Velika Balanica, Serbia

Scientific field: Geo-sciences

Scientific subfield: Palaeontology

UDC number: 56:903(497.11)(043.3)

Sadržaj

1.	Uvod	1
2.	Pregled paleoantropoloških ostataka sa teritorije Srbije	5
3.	Lokaliteti i konteksti paleoantropoloških nalaza	9
3.1.	Pešturina	9
3.2.	Velika Balanica	13
4.	Ostaci hominina iz Pešturine i Velike Balanice: opisi nalaza i rezultati dosadašnjih istraživanja	16
5.	Ciljevi istraživanja	21
6.	Metodologija	21
6.1.	Dentalna terminologija.....	21
6.2.	Materijal i priprema okluzalnih projekcija.....	22
6.3.	Metode geometrijske morfometrije	26
6.3.1.	Specifične tačke	27
6.3.2.	Prokrustova superimpozicija	27
6.3.3.	TPS funkcija	28
6.3.4.	Polutačke	29
6.3.5.	Eliptična Furijeova analiza	30
6.4.	Multivarijantne metode	30
6.4.1.	Analiza glavnih komponenti (PCA)	30
6.4.2.	Diskriminantne analize i klasifikacija	31
6.5.	Testirani geometrijski modeli.....	32
6.6.	Procena efikasnosti različitih geometrijskih modela.....	35
6.7.	Taksonomska identifikacija fosilnih primeraka M1 sa teritorije Srbije	36
7.	Rezultati	38
7.1.	Evaluacija modela	38
7.2.	Taksonomski afinitet fosilnih prvih gornjih molara (M1) sa teritorije Srbije.....	45
7.2.1.	Pes-3 i BH-4	45
7.2.2.	BH-6	49
7.3.	Srednji oblici krunice M1	52
7.4.	Veličina krunice M1	53
7.5.	Alometrija.....	54
8.	Diskusija	56
9.	Zaključak	66
10.	Literatura	67
11.	Prilozi	98

1. Uvod

Kao mehanički najizdržljiviji delovi skeletnog sistema, zubi predstavljaju najbolje i najčešće očuvane ostatke kičmenjaka u paleontološkom ili arheološkom kontekstu. Smatra se da je morfologija zuba hominina prema svom karakteru izrazito nasledna, selektivno neutralna i evoluciono konzervativna (ne menja se značajno tokom smena generacija), tako da predstavlja odličnu aproksimaciju za neutralne genetičke podatke (Scott & Turner, 1988; Hillson, 1996; Rathmann et al., 2017). To se posebno odnosi na oblik bočnih zuba (premolara i molara), za koji je utvrđeno da je evoluirao neutralno i homogeno kod svih loza hominina (Gómez-Robles et al., 2017). S obzirom da je morfologija zuba biološki kompleksna i snažno uslovljena genetikom, a da se zamci zuba formiraju još tokom prenatalne (unutarmaterične) faze života, ona je praktično nezavisna od različitih sredinskih faktora. Jednom formirani, zubi su morfološki stabilni i za razliku od drugih delova skeletnog sistema ne podležu značajnom remodelovanju tokom života jedinke – sa izuzetkom trošenja tvrdog zubnog tkiva i patoloških stanja (Hillson, 1996; Bailey & Hublin, 2007). Sve ovo čini dentalni materijal vrlo relevantnim izvorom informacija, kako za proučavanja filogenetskih odnosa različitih grupa hominina, tako i za taksonomsku identifikaciju pojedinačnih fosilnih primeraka (Gómez-Robles et al., 2012). U kontekstu evolucije i razvoja, prvi gornji molar (lat. *dens molaris primus superior*) je morfološki najstabilniji u okviru klase molara (Scott et al., 2018), a brojne studije pokazuju da se oblik krunice ovog zuba razlikuje između različitih grupa hominina i da je posebno distinktivan kod neandertalaca (npr. Bailey, 2002, 2004; Gómez-Robles et al., 2007; Quam et al., 2009; Martínón-Torres et al., 2013; Gómez-Robles, 2019). Zbog toga je ovaj zub posebno zahvalan za određivanje taksonomskog afiniteta (identifikaciju) izolovanih nalaza.

Neke od najboljih rezultata u komparacijama kompleksnih morfoloških celina daje geometrijska morfometrija zasnovana na metodi Prokrustove superimpozicije (Rohlf & Slice, 1990; Bookstein, 1991; Adams et al., 2004). Ovaj pristup podrazumeva multivarijantne analize oblika opisanih prostornim Dekartovim koordinatama (Slice et al., 2009) i za razliku od tradicionalne (linearne) morfometrije, koja ima vrlo ograničenu mogućnost opisivanja oblika, geometrijska morfometrija pruža celovitiju informaciju o obliku morfološke celine (Zelditch et al., 2012). Geometrijska morfometrija dozvoljava separaciju i nezavisnu procenu geometrijskih informacija o obliku i veličini, omogućava kvantifikaciju vrlo suptilnih razlika u obliku primenom multivarijantnih statističkih metoda, kao i efektne vizuelizacije promena oblika (Schillaci & Gunz, 2013). Primena metoda geometrijske morfometrije predstavlja jedan od najčešćih pristupa u analizama dentalne morfologije u okviru modernih paleoantropoloških studija (npr. Martínón-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007, 2008, 2011a,b, 2012, 2015; Skinner et al., 2008; Benazzi et al., 2012; Bailey et al., 2014, 2020; Fornai et al., 2015, 2016; Kaifu et al., 2015; Weber et al., 2016; Xing et al., 2017, 2019, 2021; Hershkovitz et al., 2018; Zanolli et al., 2018; Becam et al., 2019; Gómez-Olivencia et al., 2019; Gómez-Robles, 2019; Compton et al., 2021; Slimak et al., 2022). Ove studije uključuju nekoliko različitih pristupa u digitalizaciji i analizi oblika prvog gornjeg molara u dve dimenzije (2D). U ovoj tezi će biti ispitano da li primena različitih metoda utiče na uspešnost u klasifikaciji pojedinačnih primeraka prvog gornjeg molara i razdvajanju taksonomskih grupa. I pored brojnih prednosti pristupa, metode geometrijske morfometrije su do danas retko primenjivane na fosilne ostatke hominina (Skinner et al., 2016) i drugih pleistocenskih kičmenjaka (Paunović et al., 2017, 2020) poreklom sa teritorije Srbije.

Moderne taksonomske i filogenetske analize hominina se ne zasnivaju samo na komparativnoj morfologiji fosilnih ostataka, već veliki doprinos daju i sve pristupačnije molekularno-biološke metode. Genetički podaci su tokom protekle decenije razotkrili jednu vrlo kompleksnu sliku

evolucije hominina tokom pleistocena, koja uključuje divergiranje različitih loza, populaciona kretanja, ali i intenzivnu hibridizaciju inače divergentnih grupa hominina. Naziv „denisovci” odnosi se na enigmatičnu istočnoazijsku grupu hominina koja je po prvi put identifikovana 2010. godine na osnovu kompletnog mitohondrijskog genoma izdvojenog iz distalne manualne falange poznate pod oznakom Denisova 3 (Krause et al., 2010), koja je otkrivena u pećini Denisova (rus. Денисова пещера) u Altajskim planinama (Rusija), u sloju starosti 76,2–51,6 ka (Douka et al., 2019).^{1,2} Usledile su analize nukleusne DNK (nDNK), koje su pokazale da su denisovci bliski srodnici (tzv. sestrinska grupa) neandertalaca (Reich et al., 2010; Meyer et al., 2012; Sawyer et al., 2015). Dalje, postalo je jasno da se (za sada neimenovani) zajednički predak neandertalaca i denisovaca prvo odvojio od afričke (moderne) loze, a da je kasnije došlo do međusobne divergencije loza neandertalaca i denisovaca (Prüfer et al., 2014). Genetički podaci, nažalost, ne pružaju precizan odgovor na pitanje kada se odigrala divergencija neandertalaca (plus denisovaca) i anatomske moderne ljude (*Homo sapiens*), a procene prilično variraju i kreću se od pre ~370 ka (Noonan et al., 2006), 440–410 ka (gornja granica; Endicott et al., 2010), 565–503 ka (Hajdinjak et al., 2018), 765–550 ka (Prüfer et al., 2014; Meyer et al., 2016), pa do pre 800–400 ka (Langergraber et al., 2012). Morfološki podaci (zasnovani na analizama fosilnog dentalnog materijala) pak pokazuju da se divergencija dveju loza hominina najverovatnije odigrala znatno ranije, pre više od 800 ka (Gómez-Robles, 2019). Divergencija loza neandertalaca i denisovaca je nešto manje problematična, a prema genetičkim podacima se može smestiti u interval između 473 i 381 ka pre sadašnjosti (Prüfer et al., 2014). Pored oskudnih fragmenata poreklom iz eponimne pećine, starosti između 76,2–51,6 ka (Douka et al., 2019) i 287 ± 41 ka (Viola et al., 2019; Jacobs et al., 2019), jedini do sada potvrđeni nalaz denisovca potiče iz pećine Baišija (kin. 白石崖溶洞) koja se nalazi na severnom delu Tibetanske visoravni u Kini. U ovoj pećini je pronađena fragmentovana donja vilica čiji je taksonomski identitet utvrđen primenom metoda paleoproteomike, a njena starost je procenjena na >160 ka (Chen et al., 2019). Pojedini istraživači (npr. Kris Stringer u Callaway, 2019) su predložili da bi pojedini nalazi hominina sa teritorije Kine (poput dveju fragmentovanih lobanja koje su pronađene u blizini grada Sjučang i datovane na pre 125–105 ka; Li et al., 2017) takođe mogli da predstavljaju denisovce, ali takve pretpostavke za sada nisu potvrđene. Brojne paleogenetičke studije publikovane u poslednjih desetak godina (npr. Green et al., 2010; Reich et al., 2010, 2011; Meyer et al., 2012; Fu et al., 2014, 2015; Prüfer et al., 2014, 2017; Kuhlwilm et al., 2016; Browning et al., 2018; Slon et al., 2018; Villanea & Schraiber, 2019) pokazale su da je između divergentnih loza neandertalaca, denisovaca i modernih ljudi dolazilo do slobodne razmene gena kada god bi se njihovi areali preklapali. Najintenzivnija razmena gena između neandertalaca i anatomske moderne ljude odigravala u intervalu pre 64–47 ka (Sankararaman et al., 2012), zbog čega oko 2% nukleusnog genoma savremenih vanafričkih populacija vodi poreklo od neandertalaca (Fu et al., 2014; Prüfer et al., 2017). Neandertalski genetički signal je nedavno identifikovan i među recentnim afričkim populacijama, što najverovatnije znači da je pored migracija izvan Afrike bilo i povratnih migracija ka afričkom kontinentu (Chen et al., 2020). Međutim, do ukrštanja dveju loza evidentno je dolazilo i tokom ranijeg dela kasnog (~100 ka prema Kuhlwilm et al., 2016) i

¹ Iako je bilo predloga da se grupa označi formalnom taksonomskom odrednicom (npr. *Homo altaiensis* Деревянко, 2011), oni do danas nisu prihvaćeni. U stručnoj literaturi se zato i dalje koristi kolokvijalni termin „denisovci” (engl. *Denisovans*), nastao prema imenu pećine gde su ostaci ovih hominina prvi put detektovani.

² U tekstu ove disertacije, skraćena „ka” (lat. *kiloanni*) označava starost u hiljadama godina, dok skraćena „Ma” (lat. *megaanni*) označava starost u milionima godina; npr. „230 ka” = 230.000 godina; „pre 2,5 Ma” = pre 2.500.000 godina.

srednjeg pleistocena (~270 ka prema Posth et al., 2017; 370–100 ka prema Petr et al., 2020).³ Denisovci su se ukrštali kako sa neandertalcima (Pennisi, 2013; Slon et al., 2018), tako i sa anatomski modernim ljudima, zbog čega se tragovi denisovskog genoma mogu pronaći kod današnjih populacija na prostorima južne i istočne Azije, Australije i Okeanije (Reich et al., 2010, 2011; Qin & Stoneking, 2015; Vernot et al., 2016; Browning et al., 2018). Štaviše, genetički podaci su pokazali da je dolazilo i do ukrštanja sa filogenetski još drevnijim, tzv. „superarhaičnim” populacijama: denisovci su se ukrštali sa nepoznatom grupom hominina, koja se odvojila još pre 4–1,1 Ma (Prüfer et al., 2014); preci denisovaca i neandertalaca su razmenjivali gene sa dalekim srodnikom, koji se od ostalih grupa hominina odvojio pre oko 2 Ma (Rogers et al., 2020); takođe, 2–19% genoma četiri recentne zapadnoafričke populacije vodi poreklo od do sada nepoznate arhaične populacije, koja se odvojila pre divergencije neandertalaca i modernih ljudi (Durvasula & Sankararaman, 2020). S obzirom na činjenicu da između denisovaca, neandertalaca i anatomski modernih ljudi (kao i drugih, za sada neidentifikovanih grupa hominina) nije bilo reproduktivne izolacije – koja igra centralnu ulogu u okviru tzv. biološkog koncepta vrste (skraćeno BKV; Mayr, 1942) – možda je validno mišljenje da su u pitanju samo različite manifestacije u okviru jedinstvene biološke vrste *Homo sapiens* (Hawks, 2013). Međutim, ukoliko sve ove morfološki vrlo distinktivne grupe hominina uključimo u jednu vrstu *H. sapiens*, drastično limitiramo mogućnosti diskusije o evolucionim procesima koji su doveli do razvoja i širenja ovih specifičnih morfologija. U svom osnovnom obliku, BKV nije primenljiv na fosilne organizme, zbog čega je Silcox (2014) predložila primenu jednog praktičnijeg koncepta, koji nam omogućava da razmatramo evolucione i biogeografske procese koji su doveli do diferencijacije morfologija na tri kontinenta tokom zadnjih milion godina i da identifikujemo evolucione „izvorne populacije”.

Neandertalci (*Homo neanderthalensis*) spadaju u jednu od najbolje dokumentovanih i proučenih grupa drevnih hominina. Bez obzira na skorašnje tvrdnje da potiču sa Bliskog Istoka (Bermúdez de Castro & Martínón-Torres, 2013; Bermúdez de Castro et al., 2016, 2019; Hershkovitz et al., 2021), neandertalci najverovatnije predstavljaju zapadnoevropski fenomen koji se proširio prema istoku (Hublin, 1998, 2009; Roksandic et al., 2018). Fosilni ostaci sa lokaliteta Atapuerka–Sima de los Huesos (skraćeno SH) na severu Španije, datovani na pre više od 427 ± 12 ka (Arnold et al., 2014) odnosno u MIS 12 (Demuro et al., 2019), predstavljaju najveću pojedinačnu kolekciju srednjopleistocenskih hominina koja uključuje ostatke najmanje 29 individua (Bermúdez de Castro et al., 2020) i koja igra važnu ulogu u problematici o poreklu neandertalaca.^{4,5} Dobro je poznata činjenica da SH paleopopulacija pokazuje snažan morfološki afinitet prema „klasičnim” neandertalcima, koji se manifestuje prevashodno u vidu brojnih kranijalno-dentalnih (npr. Arsuaga et al., 1993, 1997, 2014; Rosas, 2001; Martínón-Torres et al., 2007, 2012; Gómez-Robles et al., 2015; Quam et al., 2016; Hanegraef et al., 2018; Gómez-Robles, 2019; Bermúdez de Castro et al., 2021a,b), ali i postkranijalnih (npr. Gómez-Olivencia et al., 2007; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016; Pablos et al., 2017) apomorfija.⁶ Iako su analize drevne mtDNK (neočekivano) pokazale da su pripadnici SH

³ Naime, kompletan Y hromozom neandertalaca je u nekom trenutku između 370 i 100 ka pre sadašnjosti zamenjen u procesu ukrštanja neandertalskih žena sa muškarcima afričke (moderne) loze (Petr et al., 2020).

⁴ U januaru 2020. godine je srednji deo pleistocenske epohe zvanično ratifikovan od strane Međunarodne komisije za stratigrafiju kao čibanijski vek (engl. *Chibanian Age*; Hornyak, 2020), koji je trajao između 774 i 129 ka pre sadašnjosti (Haneda et al., 2020; Cohen et al., 2021).

⁵ Skraćenica „MIS” označava tzv. marinske izotopske stadijume (eng. *marine isotope stage*) u okviru hronostratigrafske sheme kvartara zasnovane na proučavanju odnosa kiseonikovih izotopa ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) u ljušturama bentoskih foraminifera iz dubokomorskih bušotina (Wood, 2011: 588).

⁶ Termin „klasični” odnosi se na neandertalce koji su naseljavali zapad Evrope tokom kasnog pleistocena (počevši od MIS 4), kod kojih su neandertalske apomorfije najizraženije (Churchill, 2014).

paleopopulacije genetički bliži istočnoazijskim denisovcima nego klasičnim neandertalcima (Meyer et al., 2014), analize drevne nDNK su pak nedvosmisleno potvrdile da SH hominini pripadaju kladi neandertalaca, tj. da su u pitanju „rani neandertalci” ili populacija „u bliskom srodstvu sa precima neandertalaca nakon njihove divergencije od zajedničkog pretka sa denisovcima” (Meyer et al., 2016: 506).⁷ Bez obzira na to da li predstavljaju direktne pretke klasičnih neandertalaca ili blisku sestrinsku grupu (Stringer, 2012), postoji rastući konsenzus da su SH hominini „pripadnici klade neandertalaca” (npr. Ni et al., 2021; Bermúdez de Castro et al., 2021a,b), „rani neandertlaci” (npr. Callaway, 2016; Gómez-Robles et al., 2017; Hawks, 2017; Posth et al., 2017; de Filippo et al., 2018; Gómez-Robles, 2019; Poza-Rey et al., 2019; Petr et al., 2020), odnosno rana forma evolucione vrste *Homo neanderthalensis* (vidi Hublin, 1998, 2009; Endicott et al., 2010; Roksandic et al., 2022).

Ostaci neandertalaca su na prostoru Balkana potvrđeni vrlo rano (Gorjanović-Kramberger, 1901, 1902, 1906) i pokazuju morfološke specifičnosti koje ovo geografsko područje čine izrazito zanimljivim (Condemi, 1992; Harvati & Roksandic, 2016). Kao prirodna geografska veza Evrope i zapadne Azije, Balkansko poluostrvo je sa svojim brojnim rečnim dolinama nesumnjivo igralo važnu ulogu u migracijama neandertalaca i drugih grupa hominina tokom pleistocenske epohe (Strait et al., 2016). Balkan je prepoznat kao regija izrazitog biodiverziteta (Griffiths et al., 2004) i jedan od tri glavna evropska glacijalna refugijuma za floru i faunu (Tzedakis, 2004; Sommer & Nadachowski, 2006) iz koga su se tokom postglacijalnih faza vrste ciklično širile ka prostorima istočne i zapadne Evrope (Hewitt, 2000). Kombinacijom migratornih impulsa i evolucije *in situ*, balkanski refugijum je mogao imati važnu ulogu u naseljavanju i održavanju varijabilnosti populacija hominina u ostatku Evrope (Radović et al., 2019a). Teritorija Republike Srbije, koja obuhvata južni deo Panonske nizije i centralni deo Balkanskog poluostrva, čini važan ali paleoantropološki nedovoljno istražen deo Evropskog kontinenta. Prvi nalazi fosilnih hominina sa prostora Srbije poreklom iz stratigrafski pouzdanih i datovanih konteksta predstavljaju rezultat sistematskih, arheološko-paleontoloških istraživanja sprovedenih tokom protekle dve decenije (Mihailović, 2014a,b; Roksandic, 2016). Značaj Srbije u kontekstu paleoantropoloških istraživanja po prvi put je posvedočen otkrićem fragmenta fosilizovane donje vilice hominina u pećini Mala Balanica u Sićevačkoj klisuri nadomak Niša (Roksandic et al., 2011), a ubrzo nakon toga su usledila otkrića ostataka hominina u Pešturini, Velikoj Balanici i Kozjoj pećini (Radović et al., 2019a; Lindal et al., 2020; Roksandic et al., 2019, 2020, in press-a,b), kao i otkriće fosilnih ostataka majmuna (cf. *Paradolichopithecus* sp.) u kasnopliocenskim sedimenatima sela Riđake nadomak Vladimiraca (Radović et al., 2019b).

Prema trenutno dostupnim paleontološkim podacima, populacije anatomske modernog čoveka (*Homo sapiens*) su na teritoriji istočne Afrike bile prisutne pre najmanje 233 ± 22 ka (Vidal et al., 2022), a na teritoriji severne Afrike možda još i ranije, pre 315 ± 34 ka (Hublin et al., 2017; Richter et al., 2017). Genetički podaci pak pokazuju da se najranija divergencija modernih ljudskih populacija odigrala pre 350–260 ka (Schlebusch et al., 2017), što ukazuje na vrlo duboke evolucione korene naše vrste. I pored toga što su anatomske moderni ljudi Afriku napustili relativno rano – što jasno pokazuju ~194–177 ka (Misljica) i 135–90 ka (Skul i Kafzeh) stari fosilni nalazi sa područja Izraela (Schwarcz et al., 1988; Grün et al., 2005; Hershkovitz et

⁷ Neobična situacija gde mtDNK jedne SH individue (femur XIII) pokazuje veću sličnost sa mtDNK denisovaca nego sa onom koju nalazimo kod kasnopleistocenskih neandertalaca (Meyer et al., 2014) može se najjednostavnije objasniti hipotezom o ranom protoku gena iz afričkog izvora (Meyer et al., 2016). „Arhaični” mitohondrijski genom (prisutan kod denisovaca, SH hominina, a najverovatnije i njihovog zajedničkog pretka) je kod kasnijih populacija neandertalca u potpunosti zamenjen kroz ukrštanje sa pripadnicima afričkih populacija (bliskim srođnicima modernog čoveka), a ova introgresija se najverovatnije odigrala pre > 270 ka (Posth et al., 2017).

al., 2018) i više od 80 ka stari ostaci sa juga Kine (Liu et al., 2015) – do skora se smatralo da se *H. sapiens* u Evropi pojavio relativno kasno, pre oko 43–42 ka (Fu et al., 2015). Međutim, rezultati novijih istraživanja na prostoru Balkana otvaraju mogućnost znatno ranijeg prisustva anatomske moderne ljudi na evropskom kontinentu. Detaljna analiza oko 210 ka stare fragmentovane lobanje Apidima 1 sa Peloponeza (Grčka) pokazuje tipično modernu morfologiju (Harvati et al., 2019), što bi moglo da znači da je rani *H. sapiens* bio prisutan na Balkanu još tokom mlađeg dela srednjeg pleistocena. Ovo otkriće je u skladu sa genetičkim podacima, koji pokazuju da je pre više od 270 ka došlo do razmene gena između ranih neandertalaca i populacija poreklom iz Afrike (Posth et al., 2017). Sa druge strane, zajednice neandertalaca su najverovatnije širile svoj areal prema istoku upravo preko područja Balkanskog poluostrva. Iako su najstariji do sada zabeleženi ostaci neandertalaca na ovom području datovani na pre oko 180–160 ka (Harvati et al., 2019), još ranije prisustvo neandertalaca (250–200 ka) potvrđeno je na području Anadolije (Otte et al., 1998). S obzirom da Balkan predstavlja prirodni i najdirektniji put između zapadne Evrope i Male Azije, nije nelogično očekivati još drevnije ostatake neandertalaca upravo sa teritorije Srbije, koja se nalazi u samom srcu poluostrva. U tom kontekstu, paleoantropološki nalazi iz Velike Balanice (Roksandić et al., in press-b), datovani u mlađi deo srednjeg pleistocena i geografski pozicionirani u centralnom delu Balkana, mogu imati važnu ulogu za razumevanje ranih migracija i interakcija neandertalaca i anatomske moderne ljudi. Sve ovo čini nalaze sa teritorije Srbije izuzetno važnim za razumevanje evolucije i populacione dinamike pleistocenskih hominina.

2. Pregled paleoantropoloških ostataka sa teritorije Srbije

U Srbiji se paleoantropologija kao disciplina značajnije razvija tek u poslednjih dvadesetak godina, zahvaljujući otkrićima nastalim tokom sondažnih i sistematskih iskopavanja paleolitskih pećina – prvenstveno kompleksa Balanica i Pešturine kod Niša, kao i Kozje pećine kod Majdanpeka. Pre ovog perioda, svi poznati ostaci fosilnih hominina predstavljaju isključivo slučajne nalaze iz nesigurnih stratigrafskih konteksta, koji se pojavljuju samo sporadično i slabo diskutuju u stručnoj literaturi.

Srpski lekar dr Đoka P. Jovanović (Јовановић, 1892) daje opis fragmentovane ljudske lobanje otkrivene prilikom kopanja temelja za zgradu parne pivare „Ignjat Bajloni i sinovi“ na uglu današnje Cetinjske i Skadarske ulice u centru Beograda (Лукић, 2015). U pitanju je bila gotovo kompletna kalvarija sačinjena od frontalne, obe parijetalne, leve temporalne i okcipitalne kosti (Јовановић, 1892: 33).⁸ U originalnoj deskripciji kalvarije naglašen je njen primitivni karakter: dobro razvijeni „obrvinici“, vrlo malo i zabačeno čelo, „prilično razvijeni sagitalni greben“, pripoj „snažnoga slepoočnoga mišića“, „dobro razvijena sisasta izrastao“ (mastoidni nastavak), okcipitalna „kost sa jakim grbama na kojima se usađuju snažni mišići“, vrednost kranijalnog indeksa (72) koja ukazuje na dolihokefaliju (Јовановић, 1892: 33–34). Navodi se da je kalvarija pronađena „u zdravome nanosu“ na dubini od oko 2,5 m od tadašnjeg nivoa ulice, u asocijaciji sa desetak zuba koji „svi pripadaju izumrlome slonu *El. antiquus*“ (Јовановић, 1892: 30), odnosno vrsti *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* Falconer & Cautley 1847, koja se na prostoru Evrope datuje između ~0,9–0,8 Ma i ~35 ka pre sadašnjosti (Konidaris et al., 2018). S obzirom da je sam nalaz nestao bez traga, teško je praktično proveriti tvrdnje da je kranijum iz temelja Bajlonijeve pivare doista bio fosilizovan. Roksandić (2016) smatra da Jovanovićeva deskripcija pre upućuje na zaključak da se radilo o robustnoj anatomske moderne individui ili

⁸ Termin kalvarija (od lat. *calvus* = ćelav) odnosi se na kranijum bez skeleta lica (Wood, 2011: 114).

pripadniku taksona *Homo erectus* sensu lato, nego pripadniku loze neandertalca. Jedini raspoloživi prikaz lobanje (**Slika 1a**) ipak pokazuje da je najverovatnije bila u pitanju anatomski moderna individua (*Homo sapiens*). Moderne morfološke karakteristike beogradske kalvarije su očigledne ako je uporedimo sa lobanjama evropskih gornjopaleolitskih individua (**Slika 1b,c**). Lobanja nije naročito niska niti izdužena, na frontalnoj kosti nema prominentnog supraorbitalnog torusa niti supratoralnog sulkusa, skvama kosti nije naglašeno zabačena (*contra* Јовановић, 1892), a na okcipitalnoj kosti nema nuhalnog torusa itd.

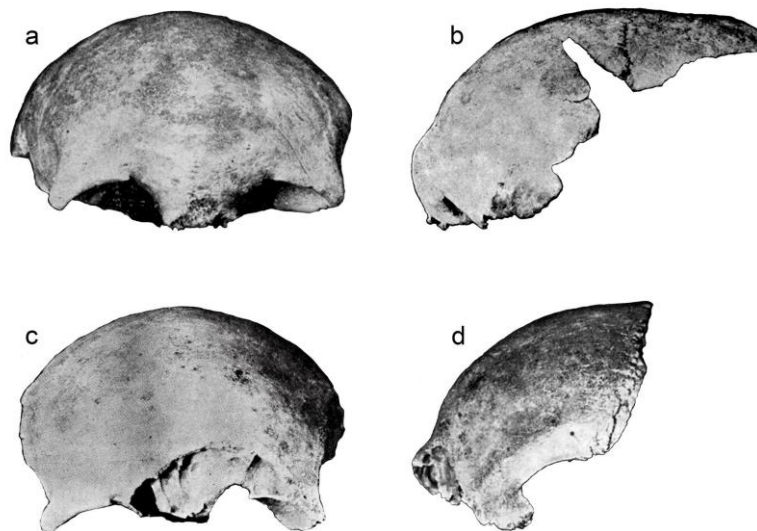


Slika 1. Crtež fragmentovane kalvarije iz temelja zgrade Bajlonijeve pivare (Beograd) u levoj lateralnoj projekciji (a) u poređenju sa lobanjama gornjopaleolitskih anatomski modernih individua Pšedmost (Predmost) 9 (b) i Mladeč 5 (c); slike nisu u razmeri. Modifikovano prema Јовановић (1892: Таб. IV), Velemínská et al. (2004: Fig. 2) i Wolpoff et al. (2006: Pl. IV) u programu Adobe Photoshop CS6.

Fosilni zub hominina koji je 1951. godine pronađen u pećini pod Jerininim brdom u selu Gradac nadomak Batočine kod Kragujevca (Гавела, 1951) je danas, nažalost, takođe izgubljen. Prema ekspertizi čuvenog antropologa dr Anri Valoa (Henri Victor Vallois) sa Instituta za paleontologiju čoveka (franc. *Institut de Paléontologie Humaine*) u Parizu, bio je u pitanju „treći molar desne maksile” (M3 sin.) skromnih dimenzija, bez izraženog taurodontizma (Gavela, 1963: 96). Ove karakteristike upućuju na zaključak da je fosilizovani molar pre mogao pripadati anatomski modernom čoveku („*Homo sapiens fossilis gradaciensis*”) nego neandertalcu (Гавела, 1988: 39). Još jedan potencijalni nalaz fragmentovanog molara hominina potiče iz „musterijskih slojeva” Visoke pećine kod Valjeva (Милошевић, 1985: 31), ali je materijal iz ove pećine najverovatnije pogrešno interpretiran (Mihailović, 2014b), tako da je bez detaljne deskripcije, analize i kvalitetnih fotografija teško proceniti validnost i značaj navedenog nalaza.

Prema pisanju dr Srboljuba Živanovića (Живановић, 1966) u Вачком Petrovcu (Južnobački okrug) je tokom 1950-ih otkrivena fragmentovana fosilna kalota čoveka. Pronađeni kranijalni fragment se sastojao od frontalne, delova obe parijetalne i fragmenta sitaste kosti (**Slika 2a,b**). Na potencijalno pleistocensku drevnost primerka ukazivala je navodna asocijacija sa (neopisanim) paleolitskim okresanim kamenim artefaktima, što je informacija koja je potekla od čuvenog arheologa dr Miodraga Grbića. Originalna deskripcija (Живановић, 1966) naglašava primitivne karakteristike fragmentovane kalote: „jako izdužena, a njena zapremina vrlo mala”, „ima jače ispupčene nadveđne lukove nego recentne lobanje i izrazito nisko čelo”, pljosnate parijetalne kosti i male orbite u odnosu na frontalnu kost. Kasnije je Živanović dodatno tvrdio da kalota iz Ваčkog Petrovca pokazuje karakteristike tzv. „Padinske varijante Proto-Dinarske rasne grupe” (Живановић, 1975: 156). Iako je sam primerak danas izgubljen, Radović et al. (2014) su na osnovu publikovanih fotografija i publikovanih mera izvršili detaljnu analizu, koja je pokazala da se bez ikakve sumnje radilo o ostacima anatomski

modernog čoveka. Živanović (Живановић, 1966) takođe daje i kratku deskripciju „skamenjene” frontalne kosti iz Žitišta u Srednjobanatskom okrugu (**Slika 2c,d**). Iako je i ovaj nalaz danas izgubljen, kratka deskripcija i dostupna fotografska dokumentacija (Живановић, 1966: Сл. 7–9) ne ostavljaju mesta sumnji da se i ovde radilo o delu lobanje anatomski moderne individue (vidi Roksandic, 2016).



Slika 2. Fragmentovana lobanjska kalota iz Ваčkog Petrovca u frontalnoj (a) i levoj lateralnoj (b) projekciji i frontalna kost iz Žitišta u frontalnoj (c) i levoj lateralnoj (d) projekciji (slike nisu u razmeri). Modifikovano prema Живановић (1966: Сл. 1, 2, 6 i 7) u programu Adobe Photoshop CS6.

U okviru paleontološke zbirke Rudarsko-geološkog fakulteta (Univerzitet u Beogradu) se pod inventarnim brojem RGF94/1 čuva desna polovina donje vilice čoveka sa očuvanim zubima (p3–m3) i oštećenim ramusom (**Slika 3a,b**). Fragmentovanu vilicu je 1920-ih godina pronašao prof. dr Vladimir Dimitrijević Laskarev prilikom terenskih istraživanja lesnih naslaga u okolini Beograda.⁹ Detaljne analize pokazuju da je „beogradska mandibula” pripadala anatomski modernoj individui i da je morfološki vrlo bliska evropskim gornjopaleolitskim populacijama (Roksandic & Dimitrijević, 2001; Roksandic, 2016). S obzirom da je vilica u nekom trenutku bila impregnirana parafinom radi konzervacije, holocenski datum koji je dobijen primenom ¹⁴C metode ostaje upitan (Roksandic, 2016). U zbirkama Prirodnjačkog muzeja u Beogradu i Narodnog muzeja u Kraljevu se takođe čuvaju ljudski kranijalni fragmenti za koje je do skora postojala osnovana sumnja da bi mogli da potiču iz pleistocena.¹⁰ Međutim, morfološke analize i rezultati direktnih datovanja ¹⁴C metodom pokazali su da se radi o ostacima anatomski modernih individua mlađe holocenske starosti (Roksandic et al., 2014).¹¹

⁹ Nalaz vilice čoveka se ne pominje u spisima Laskareva i jedini pravi indikator porekla primerka je onovremena cedulja na kojoj je zapisano „iz gornjeg lesa” (Roksandic & Dimitrijević, 2001: 28). Gornje lesne naslage na području Srbije su kasnopleistocenske starosti (Marković et al., 2007; Nenadić & Bogićević, 2010), što je u skladu sa taksonomskom identifikacijom koju daju Roksandic & Dimitrijević (2001).

¹⁰ U okviru „pleistocenske kolekcije” Prirodnjačkog muzeja u Beogradu čuvaju se sledeći primerci: deo mandibule iz pećine Meće Rupe kod Švrljiga otkriven 1931. godine; fragmentovana lobanjska kalota pronađena 1952. na ušću Kolubare u Savu kod Obrenovca; delovi neurokranijuma iz kragujevačkog naselja Ilina Voda; deo parijetalne kosti nađen 1947. pored Save u blizini Ostružnice; zadnji deo neurokranijuma nepoznatog porekla. U okviru Prirodnjačke zbirke Narodnog muzeja Kraljevo čuva se primerak frontalne kosti koji je 2013. godine pronađen prilikom istovara dunavskog šljunka u naselju Kotež u Beogradu.

¹¹ Starost najdrevnijeg nalaza procenjena je na 5450–5040 cal BP, a najmlađeg na 1300–1090 cal BP (Roksandic et al., 2014).



Slika 3. Nalazi fosilnih mandibula hominina sa teritorije Srbije: RGF94/1 u medijalnoj (a) i okluzalnoj (b) projekciji; BH-1 u lateralnoj (c), medijalnoj (d) i okluzalnoj (e) projekciji; Kozja-1 u lateralnoj (f) i medijalnoj (g) projekciji. Vilicu BH-1 je fotografisala prof. dr Mirjana Roksandic (Univerzitet u Vinipegu, Kanada). Projekcije RGF94/1 su modifikovane prema Roksandic (2016: Fig. 2.5), a ilustracija je kreirana u programu Adobe Photoshop CS6.

Može se reći da moderna era paleoantropoloških istraživanja u Srbiji započinje 2006. godine, kada je u toku sistematskih iskopavanja pećine Mala Balanica (N43°20.211', E22°05.115') u Sićevačkoj klisuri u blizini Niša otkrivena fragmentovana donja vilica hominina (Roksandic et al., 2011; Roksandic, 2016). Fosilni primerak s oznakom BH-1 predstavlja fragment levog korpusa mandibule odrasle individue nepoznatog pola, sa očuvanim molarima (m1–m3) i alveolama premolara (Slika 3c–e). BH-1 potiče iz stratigrafskog sloja 3b za koji je primenom metode elektronske spinske rezonance (ESR) u kombinaciji sa metodama uranijumovih serija i infracrvene/post-infracrvene luminiscencije (IRSL) utvrđena minimalna starost od 397–525 ka (Rink et al., 2013), što ovaj nalaz čini jednim od najstarijih direktnih dokaza prisustva hominina u ovom delu Evrope (Roksandic, 2016). Vilica pokazuje pretežno pleziomorfni karakter (istaknuti *planum alveolare*; debeli *corpus mandibulae*; zaravnjenu *fovea sublingualis*; široki *sulcus extramolaris*; slabo definisani reljef *fovea submandibularis*; duplirani koren p4) i nedostatak apomorfija neandertalaca (npr. *foramen mentale* je pozicioniran primitivno, u nivou p4; nema retromolarnog jaza iza m3, niti srednjotrigonidnog grebena na molarima), zbog čega je inicijalno opredeljena kao „arhaični *Homo sp.*” (Roksandic et al., 2011: 194). Male dimenzije molara, relativno male površine distalnih kvržica m2 i m3, kao i međusobni odnos veličina BH-1 molara ($m1 > m2 > m3$) u zubnom nizu (Radović, 2015) su u skladu sa opštim trendom dentalne redukcije koji je karakterističan za kasnije pripadnike roda *Homo* (Wood, 2011: 191). Detaljna studija molara i alveola premolara primerka BH-1 koju su sprovedli Skinner et al. (2016) potvrdila je pretežno primitivni karakter nalaza i on je tom prilikom identifikovan kao *Homo heidelbergensis* sensu lato. Specifična geografska, hronološka i morfološka pozicija nalaza BH-1 navela je Roksandic et al. (2018) na formulaciju pretpostavke da je na prostoru Istočnog Mediterana (Balkana, Anadolije i Levanta) tokom ranijeg dela čibanijskog veka živela populacija koja se biološki razlikovala od pripadnika neandertalske loze koji su u to doba već naseljavali zapad Evrope. S obzirom na veliku starost

i odsustvo neandertalskog morfološkog signala, BH-1 individua bi mogla pripadati ili vrsti *H. heidelbergensis* sensu Roksandic et al. (2018) ili pak novodefinisanoj vrsti *Homo bodoensis* Roksandic, Radović, Wu & Bae 2022 koja je tokom ranijeg dela srednjeg pleistocena naseljavala prostor Afrike i istočnog Mediterana i najverovatnije predstavlja direktnog pretka anatomski modernog čoveka (Roksandic et al., 2022). Prema ovoj shemi, taksoni *H. heidelbergensis* i *Homo rhodesiensis* više nisu validni, a svi srednjopleistocenski ostaci hominina sa teritorije Evrope koji pokazuju izvedenu morfologiju neandertalaca pripadaju vrsti *Homo neanderthalensis* (vidi Roksandic et al., 2022).

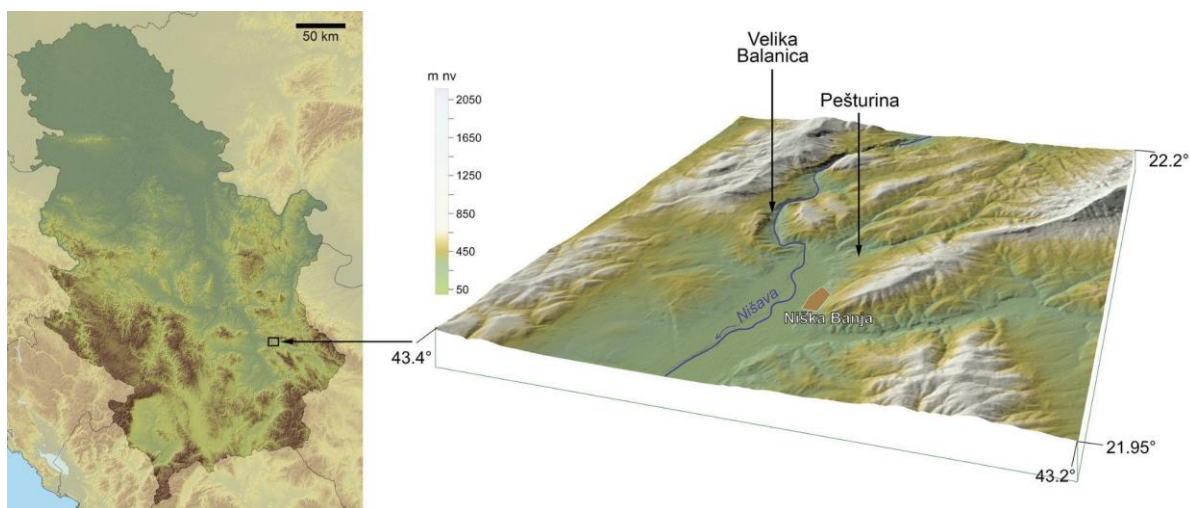
Tokom sondažnih iskopavanja Kozje pećine kod Majdanpeka (N44°21.073', E22°00.068') sprovedenih tokom septembra 2020. godine, u neporemećenom sloju 2a2 pronađen je desni ramus mandibule hominina (**Slika 3f,g**) u asocijaciji sa srednjopaleolitskim (musterijenskim) artefaktima (Roksandic et al., 2020; D. Mihailović, usmena komunikacija). Iako nalaz još uvek nije formalno publikovan, preliminarna zapažanja već stvaraju interesantnu sliku mozaične morfologije, gde pojedine karakteristike podsećaju na neandertalce (npr. horizontalno-ovalni oblik *foramen mandibulae*, blago zarubljeni gonion, prisustvo medijalnog pterigoidnog tuberkula), a druge (npr. simetrični oblik mandibularnog useka, nedostatak lateralne ekspanzije kondila, nedostatak horizontalnog retromolarnog jaza iza alveole m3) na anatomski moderne ljude (vidi Cartmill & Smith, 2009: 369–370). Rezultati apsolutnog datovanja, morfoloških i molekularnih istraživanja koja se trenutno sprovode trebalo bi da rasvetle taksonomski identitet fosilnog primerka iz Kozje pećine u skorijoj budućnosti.

Sistematska iskopavanja pećinskih nalazišta u okolini Niša – Pešturine kod Jelašnice i Velike Balanice u Sićevačkoj klisuri – takođe su iznedrila ostatke drevnih hominina. Pošto fosilni nalazi poreklom sa ovih lokaliteta predstavljaju konkretan predmet istraživanja ove disertacije, o njima će biti više reči u narednim poglavljima.

3. Lokalizacija i konteksti paleoantropoloških nalaza

3.1. Pešturina

Pećina Pešturina (poznata i kao Jelašnička pećina I) nalazi se severozapadno od sela Jelašnica, na oko 20 km od Niša (**Slika 4**). Smeštena je na zapadnim obroncima Suve planine, na nadmorskoj visini od 330 m i u neposrednoj blizini pećinskog kompleksa Balanica. Ukupna dužina pećine iznosi 22 m, a njen ulaz (15 × 3,5 m) okrenut je prema zapadu, ka istočnom delu prostrane Niške kotline. Na ulaznom delu pećine nalaze se debele naslage sedimenata sa većim odlomcima stena, dok su slojevi u zadnjem delu pećine tanji, tako da matična stena mestimično izbija na površinu (Михаиловић и Милошевић, 2012). Pećina je formirana u gornjojurskim sprudnim krečnjacima i dolomitima (Vujisić et al., 1980) koji su izloženi u obližnjoj Jelašničkoj klisuri koja je nastala intenzivnim usecanjem skromne pritoke Nišave, tzv. Jelašničke reke. U geotektonskom smislu, ovaj region pripada tzv. getskoj (Kučajskoj) jedinici u okviru Karpatobalkanida istočne Srbije (Dimitrijević, 1997).

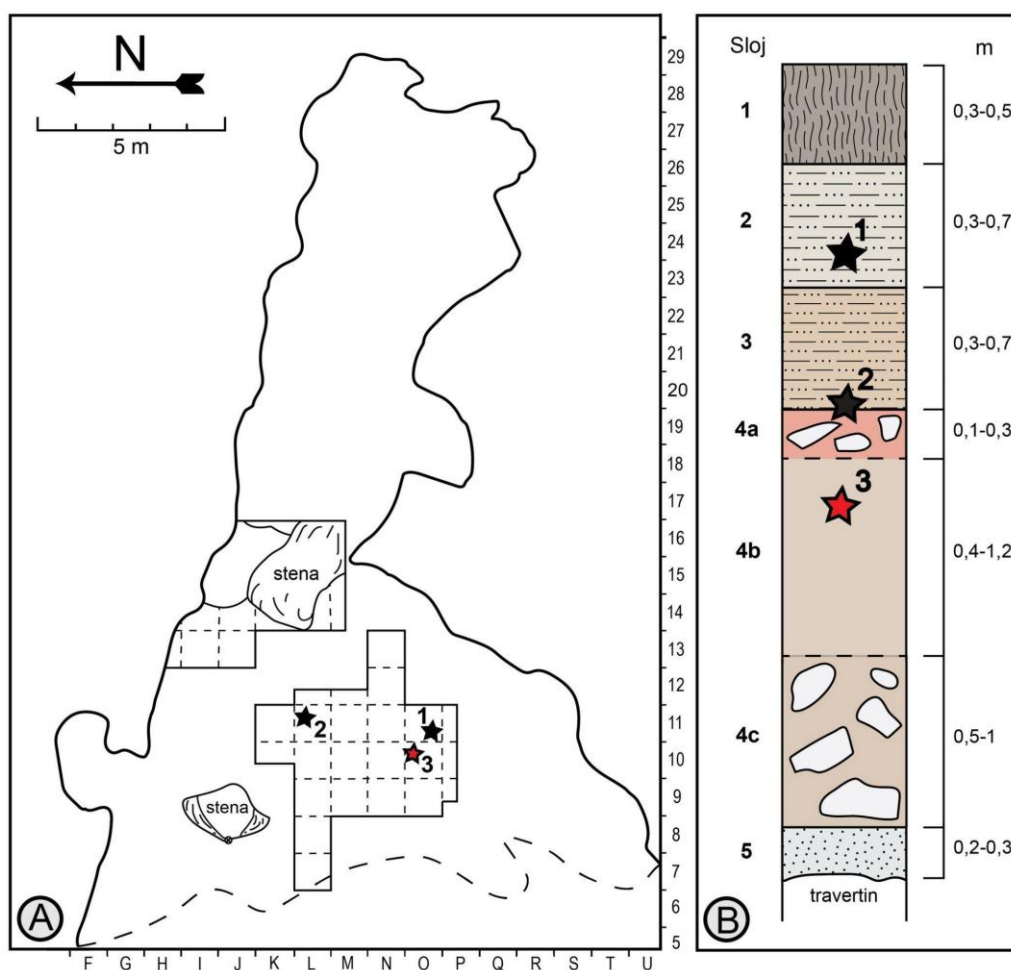


Slika 4. Geografski položaj pećinskih nalazišta Pešturina i Velika Balanica. Ilustraciju desno kreirao je Miloš Radonjić (Rudarsko-geološki fakultet, Univerzitet u Beogradu), a čitava slika je sačinjena u Adobe Photoshop CS6.

Sistematska arheološko-paleontološka iskopavanja kojima rukovodi prof. dr Dušan Mihailović (Filozofski fakultet Univerziteta u Beogradu) traju još od 2006. godine, pri čemu je do danas istražena ukupna površina od oko 24 m² (**Slika 5a**), do maksimalne dubine od oko 3 m (Lindal et al., 2020). U Pešturini je izdvojeno pet stratigrafskih horizonata (**Slika 5b**). U okviru gornjeg, relativno tankog (30–50 cm), tamnog humusnog sloja 1 otkriveni su ulomci bronzanodopske keramike, koji pokazuju da je u pitanju horizont holocenske starosti. Ispod njega se nalaze slojevi 2 i 3, koji se sastoje od svetlosmeđih kompaktnih alevrita čija debljina varira između 30 i 70 cm (Radović et al., 2019a). U okviru sloja 2 su dokumentovani okresani kameni artefakti karakteristični za kasni gornji paleolit, odnosno tzv. gravetijen ili ranu fazu epigravetijena (Mihailović i Milošević, 2012). Ovaj stratigrafski horizont je datovan primenom ¹⁴C metode na 31–29 ka cal BP (Alex & Boaretto, 2014; Alex et al., 2019), što odgovara MIS 3.¹² Sloj 3 sadrži srednjopaleolitske artefakte (tzv. nazupčani musterijen; Михаиловић и Милошевић, 2012) i datovan je primenom ¹⁴C metode na interval između 44,6 i 43,5 ka cal BP (Alex & Boaretto, 2014), a primenom ESR metode na 38,9 ± 2,5 ka (Blackwell et al., 2014), što je takođe u korelaciji sa MIS 3. Slojevi 1, 2 i 3 pokazuju jasne znake erozivnih procesa, bioturbacija (pretežno ukopa glodara) i recentnih ljudskih aktivnosti, dok su niži stratigrafski nivoi ostali relativno neporemećeni. U sloju 4 su pronađeni srednjopaleolitski artefakti koji pokazuju karakteristike tzv. srednjoevropskog šarentijena, kako u tipološkom, tako i u tehnološkom pogledu (Mihailović & Bogićević, 2016; Mihailović et al., 2022a). Sloj je podeljen na tri podnivoa, označena (odozgo na dole) kao 4a, 4b i 4c. Sloj 4a je relativno tanak (15–30 cm), sastoji se od crvenkastog alevritskog sedimenta sa mestimično prisutnom krupnom drobinom i litološki nalikuje sloju 3 u povlati. Sledi deblji (40–120 cm) sloj 4b sačinjen od tamnijeg, rastresitog glinovitog sedimenta sa komadima krečnjaka u kome je otkriven najveći broj artefakata i ostataka faune. Sloj 4c (50–100 cm) se odnosi na tamnosmeđi rastresiti sediment bogat glinom sa krupnim odlomcima stena koji možda predstavljaju urušeni svod pećine (Blackwell et al., 2014; Radović et al., 2019a; Mihailović et al., 2022a). Za gornji deo sloja 4 je primenom optički stimulisane luminiscencije (OSL) utvrđena starost od 69,4 ± 6,3 ka, što stoji u korelaciji sa MIS 4, iako postoji i mogućnost da je nivo stariji (MIS 5a;

¹² Skraćenica „cal BP” označava „kalibrirane/kalendarske godine pre sadašnjosti” (eng. *calibrated/calendar years before the present*) i koristi se za datume dobijene korekcijom (kalibracijom) sirovih ¹⁴C datuma; konvencijom se kao „sadašnjost” (0 cal BP) uzima 1950. godina (Stuiver et al., 1998).

Mihailović et al., 2022a). Primenom ESR metode, sloj 4a je datovan na $92 \pm 4,4$ ka (Blackwell et al., 2014), odnosno $93,1 \pm 1,4$ ka (Mihailović et al., 2022a), što pokazuje da je sloj najverovatnije nastao tokom hladne oscilacije MIS 5b (\approx Mélisey II/ Rederstall stadijal; Wohlfarth, 2013). Rezultati ESR datovanja sloja 4b su inicijalno ukazali na starost od $102,4 \pm 3,2$ ka (Blackwell et al., 2014), što bi značilo da je sloj nataložen tokom tople oscilacije MIS 5c (\approx St. Germain I/Brörup interstadijal) u okviru tzv. ranog poslednjeg glacijala (Wohlfarth, 2013). Noviji ESR datum za uzorak AT24 iz sloja 4b od $110,5 \pm 11,1$ ka pak korelira sa nešto širim intervalom MIS 5e–5c (Mihailović et al., 2022a). Sloj 4c je datovan na $117,4 \pm 6,6$ ka (Blackwell et al., 2014), odnosno $107,4 \pm 2,8$ ka (Mihailović et al., 2022a), što odgovara MIS 5d–5e (MIS 5d \approx Mélisey I/Herning stadijal, MIS 5e \approx Eem/Eemian, tj. poslednji interglacijal; Wohlfarth, 2013). Na kraju stratigrafske sekvence nalazi se sivkasti peskoviti sediment sa vrlo malo arheoloških i paleontoloških nalaza (sloj 5), koji počiva na travertinu samog dna pećine (Radović et al., 2019a; Mihailović et al., 2022a).



Slika 5. Plan Pešturine sa kvadratnom mrežom (A) i šematizovana stratigrafija pećine (B), gde zvezdice označavaju aproksimativne pozicije paleoantropoloških nalaza: Pes-1 (1), Pes-2 (2) i Pes-3 (3). Modifikovano prema Radović et al. (2019a: Fig. 2) u programu Adobe Illustrator CC.

Fosilni ostaci životinja (sisara, vodozemaca, gmizavaca i ptica) su brojni u svim slojevima Pešturine, a u materijalu preovlađuju ostaci krupnijih sisara (Majkić et al., 2017). U sloju 2 je otkrivena velika količina (nažalost vrlo fragmentovanih) ostataka faune. Među ostacima krupnih sisara identifikovani su konj (*Equus* sp.), evropski jelen (*Cervus elaphus*), kozorog (*Capra ibex*), tur (*Bos primigenius*) i vuk (*Canis lupus*) (Mihailović, 2014a). Zabeležene su

stepske (*Falco tinnunculus*, *Perdix perdix*, *Alauda arvensis*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus monedula*) i šumske (*Picus canus*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Oriolus oriolus*) forme ptica (Boev & Milošević, 2020). Jovanović et al. (2020) su među ostacima sitnih sisara poreklom iz sloja 2 identifikovali šumske (*Apodemus* ex gr. *sylvaticus-flavicollis*), stepske/semiaridne (*Lagurus lagurus*) i kseromezofilne (*Spermophilus* cf. *citelloides*, *Microtus arvalis*, *Spalax leucodon*) forme, kao i vrste koje naseljavaju vlažne livade (*Microtus (Terricola) subterraneus*). Herpetofauna iz sloja 2 je uglavnom tipična za kasni deo MIS 5e i rani poslednji glacijal centralnog dela Evrope i Balkana (*Vipera* cf. *berus*, *Zootoca vivipara*, *Rana* cf. *temporaria*, *Lacerta agilis*), a zastupljeni su ekološki generalisti otporni na hladnoću (*Podarcis* cf. *muralis*), kao i forme (*Anguis fragilis*, *Zamenis longissimus*) koje vole osunčana staništa (Jovanović et al., 2020).

U sloju 3 preovlađuju ostaci krupnih bovida (tura/bizona), dok su jelen i kozorog manje zastupljeni, a otkrivene su i brojne kosti, zubi i koproliti pećinske hijene (*Crocota spelaea*) (Михаиловић и Милошевић, 2012). Među ostacima avifaune identifikovani su taksoni koji se vezuju za otvorena (*Pyrrhocorax graculus*, *Corvus* cf. *monedula*, *Perdicinae* gen. indet.) i šumska (*Anthus trivialis*) staništa (Boev & Milošević, 2020). Asocijacija sitnih sisara je slična onoj iz sloja 2, ali odsustvo pojedinih elemenata poput podzemne voluharice (*Microtus (Terricola) subterraneus*) pokazuje da je klima bila nešto suvlja, dok prisustvo evropske snežne voluharice (*Chionomys nivalis*) ukazuje na zastupljenost planinskog biotopa. Preliminarnom analizom ostataka herpetofaune sloja 3 identifikovano je tek nekoliko vrsta gmizavaca (*Anguis fragilis*, *Zamenis longissimus*, *Coronella austriaca*; Jovanović et al., 2020).

Među ostacima krupnih sisara iz sloja 4 najbrojniji su ostaci konja (*Equus ferus germanicus*, *E. hydruntinus*), stepskog bizona (*Bison priscus*), cervida (*Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus*) i pećinske hijene (najbrojniji među ostacima zveri), a takođe su identifikovani i ostaci runastog nosoroga (*Coelodonta antiquitatis*) i mamuta (*Mammuthus* sp.) (Milošević, 2016; Mihailović et al., 2022a). Prisustvo tipično stepskih elemenata (konj, bizon, nosorog) u fauni sloja 4a pokazuje da se ovaj horizont najverovatnije nataložio tokom perioda postepenog hlađenja koji su nastupili nakon poslednjeg interglacijala ili na početku MIS 4 (Mihailović et al., 2022a). Prisustvo brojnih termofilnih taksona sisara karakterističnih za šumska staništa (npr. *Hystrix vinogradovi*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*), pokazuje da su donji delovi sloja 4 (4b–c) nataloženi u relativno toplim klimatskim uslovima (Mihailović et al., 2022a), što potvrđuje i prisustvo pojedinih vrsta gmizavaca (*Zamenis longissimus*, *Vipera ammodytes*, *Lacerta viridis*, *Testudo hermanni*) koji danas naseljavaju jug Evrope i Mediterana (Jovanović et al., 2020). Ostaci sitnih sisara iz sloja 4 uključuju tipično šumske (*Apodemus* ex gr. *sylvaticus-flavicollis*), planinske/petrofilne (*Chionomys nivalis*) i kseromezofilne (*Spermophilus* cf. *citelloides*, *Spalax leucodon*, *Microtus arvalis*, *M. agrestis*) forme, kao i forme karakteristične za vlažna livadska staništa (*Arvicola amphibius*, *Microtus (Terricola) subterraneus*), dok su stepski/semiaridni elementi ređi i predstavljeni samo ostacima vrste *Lagurus lagurus* (Jovanović et al., 2020). Analiza ostataka ptica poreklom iz sloja 4 (Boev & Milošević, 2020) pokazala je prisustvo vrsta karakterističnih za otvorena staništa (*Gyps fulvus*, *Perdix perdix*, *Coturnix coturnix*, *Crex crex*, *Otis tarda*, *Ptyonoprogne rupestris*, *Petronia petronia*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus monedula*), ali i vrsta karakterističnih za šumska staništa (*Tetrao tetrix*, *Scolopax rusticola*, *Aegolius funereus*, *Sitta europaea*, *Fringilla coelebs*, *Garrulus glandarius*). U paleoekološkom kontekstu je posebno indikativno prisustvo gorske laste (*Ptyonoprogne rupestris*), koje ukazuje na visoke letnje temperature, kao i vrapca kamenjarca (*Petronia petronia*), čiji se letnji areal danas nalazi znatno južnije (Boev & Milošević, 2020). Sudeći prema relativnoj brojnosti ostataka pećinske hijene (zuba, kostiju i koprolita) i tafonomskim tragovima aktivnosti (npr. način fragmentacije

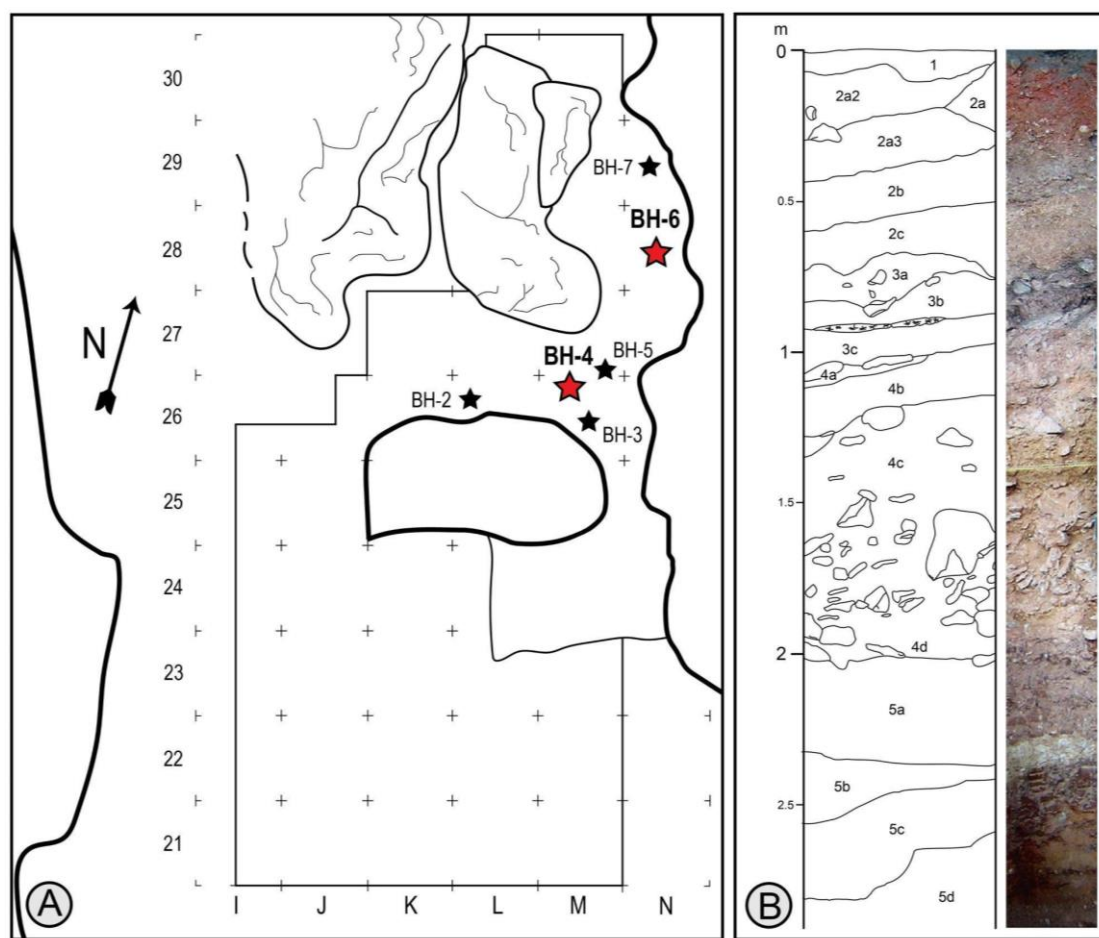
kostiju, tragovi zuba na kostima), može se pretpostaviti da je glavni faktor akumulacije ostataka u pećini u ovom periodu bila upravo hijena (Mihailović, 2014a). Preklapanja u prostornoj distribuciji nalaza kostiju sa tragovima korišćenja alatki i žvakanja karnivora (uz pojavu primeraka na kojima se zapažaju obe vrste tafonomskih indikatora) pokazuje da su pećinske hijene bile aktivne u zonama ljudskih aktivnosti, potencijalno kao strvinari. S obzirom da je u okviru sloja 4 zabeležena mešovita priroda okupacije (hominini i zveri), stanište se može okarakterisati kao tranzitni logor za srednjopaleolitske zajednice lovaca (Mihailović et al., 2022a). Većina do sada istraženih srednjopaleolitskih arheoloških nalazišta na teritoriji Balkanskog poluostrva pripada upravo kategoriji tranzitnih logora (Михаиловић, 2009a).

U pleistocenskim naslagama Pešturine su za sada pouzdano identifikovani ostaci tri različite ljudske individue. Primerak označen kao Pešturina 1 (Pes-1) otkriven je u donjem delu sloja 2 i najverovatnije potiče s kraja MIS 3, dok je primerak Pešturina 2 (Pes-2) pronađen u kontaktnoj zoni slojeva 3 i 4a, što daje dosta širok hronološki raspon (92–38,9 ka) koji odgovara intervalu MIS 5b–3 (Lindal et al., 2020). Fosilni zub Pešturina 3 (Pes-3) potiče iz sloja 4b (Radović et al., 2019a) koji je nedavno datovan na 122–99 ka i koreliran sa intervalom MIS 5e–5c (Mihailović et al., 2022a).

3.2. Velika Balanica

Pećina Velika Balanica nalazi se na oko 10 km istočno od Niša (N43°20'21,1", E22°05'11,5") u selu Sićevo (**Slika 4**). Udaljena je samo nekih 7 m od susedne Male Balanice, sa kojom gradi zajednički pećinski kompleks. Pećine su smeštene na jugozapadnim padinama Svrlijskih planina (brdo Brljavski kamen), na samom izlazu iz impozantne Sićevačke klisure, nekih stotinak metara iznad desne obale reke Nišave (Михаиловић, 2009b; Mihailović, 2014a). Kao ascedentna probojnica Nišave (Нешић, 2007), Sićevačka klisura je nastala kombinacijom dva procesa – usecanjem reke i istovremenim epigenim izdizanjem karbonatnih stena koje traje od neogena do danas (Менковић, 2011). Pećinski kompleks Balanica formiran je u slojevitim do bankovitim krečnjacima/dolomitima gornjojurske (titonske) starosti (Krstić et al., 1976). Velika Balanica se nalazi na nadmorskoj visini od 343 m, a njen ulaz je (poput ulaza Male Balanice) okrenut prema jugu. Prednji deo pećine ima izgled potkapine dimenzija 8 × 7 m (**Slika 6A**), dok je zadnji deo dosta prostraniji, dimenzija 35 × 12 m (Mihailović et al., 2022b).

Pećinski kompleks Balanica je kao arheološko nalazište prvi put potvrđen 2002. godine, prilikom rekognosciranja pećina na trasi autoputa Niš–Dimitrovgrad (tj. autoputa A4). Tom prilikom su u profilu rova zatečenog na samom ulazu u Veliku Balanicu pronađeni paleolitski artefakti (Михаиловић, 2009b). Prva sondažna istraživanja pećinskog kompleksa otpočela su 2004. godine a traju i danas, u vidu sistematskih arheološko-paleontoloških iskopavanja pod rukovodstvom prof. dr Dušana Mihailovića. U ulaznom delu Velike Balanice do danas je istražena površina od oko 30 m², do maksimalne dubine od oko 3,5 m. Stratigrafija pećine je kompleksna i obuhvata više litoloških slojeva (**Slika 6B**) iz kojih potiče nekoliko hiljada srednjopaleolitskih okresanih kamenih artefakata, brojni (uglavnom dosta fragmentovani) ostaci faune i tragovi vatrišta, što pokazuje da je pećina dugotrajno i/ili učestalo naseljavana (Mihailović, 2014b: 23; Mihailović et al., 2022b).



Slika 6. Plan iskopavane zone u Velikoj Balanici sa kvadratnom mrežom i aproksimativnim pozicijama paleoantropoloških nalaza označenim zvezdicama (A), uz stratigrafiju severnog profila u okviru kvadrata M22 (B). Prikaz stratigrafskog stuba modifikovan je prema Mihailović & Bogićević (2016: Fig. 9.5), a sama ilustracija kreirana je u programu Adobe Illustrator CC.

Ispod površinskog (humusnog) sloja 1 nalaze se slojevi crvenkastih (2a), sivih (2b) i žućkastih (2c) kompaktnih, srednje do slabo sortiranih šljunaka u alevritskom matriksu. Okresani kameni artefakti iz slojeva 2a–2c opredeljeni su u tipični musterijen, a pojavljuju se i artefakti izrađeni primenom levaluazijenske tehnike okresivanja (Михаиловић, 2009b; Mihailović & Bogićević, 2016; Mihailović et al., 2022b). Naredni sloj (3a) izgrađen je od tamnijih kompaktnih alevrita sa krečnjačkom šljunkovitom komponentom. Sloj 3b je smeđesive koloracije i izgrađen je od peskovitog alevrita sa nešto glinovite komponente, koji mestimično sadrži i slabo sortirane šljunkove. Sloj 3c je izgrađen od crvenkastih kompaktnih glinovitih alevrita sa mestimično zastupljenim sitnijim zrnima šljunka (Михаиловић, 2009b; Mihailović et al., 2022b). Za sloj 3a se vezuju dva datuma dobijena primenom metode termoluminiscencije (TL) na uzorcima gorelog kremen: **285 ± 34 i 295 ± 74 ka** (Mihailović et al., 2022b). Prema tome, sloj 3a najverovatnije odgovara hladnoj oscilaciji MIS 8, ali s obzirom na širinu hronološkog raspona dobijenog TL datovanjem (369–211 ka), sloj je mogao biti nataložen bilo kada u intervalu MIS 10–7. Skupovi artefakata poreklom iz slojeva 3a–3c Velike Balanice su prema svojim odlikama veoma bliski tzv. jabrudijenu sa područja Levanta, a gotovo istovetni artefakti su pronađeni i u slojevima 2a–2c susedne Male Balanice (Mihailović et al., 2022b).¹³ U slojevima 3a–3b

¹³ Molar kozoroga (*Capra ibex*) poreklom iz sloja 2b/2d Male Balanice je primenom kombinovane ESR/²³⁰Th/²³⁴U tehnike datovan na pre $238 +33/-30$ ka, što odgovara MIS 8 ili MIS 7 (Mihailović et al., 2022b).

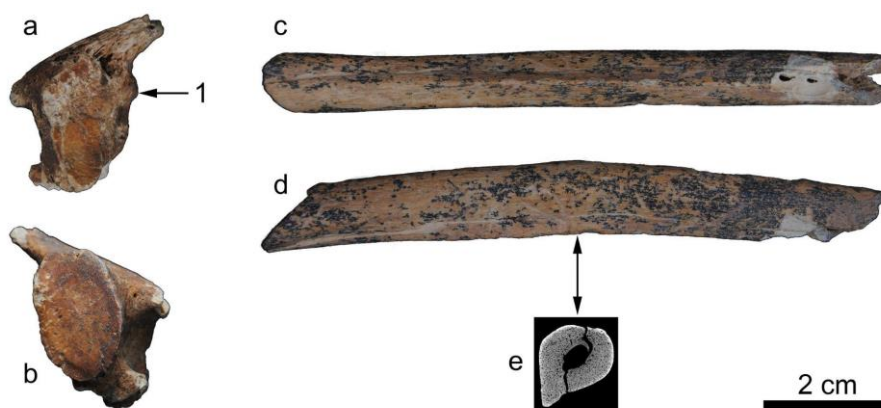
Velike Balanice uočavaju se tragovi gorenja u vidu tamnih proslojaka (gar i pepeo), nalaza gorelih kostiju i gorelih artefakata, dok se u nižem sloju 3c2 na površini od preko 6 m² prostire zona sa tragovima intenzivnog gorenja (Mihailović et al., 2022b). Obilni tragovi gorenja se mogu vezati za humane aktivnosti poput pripremanja hrane (pečenja), pokušaja da se očisti podnica staništa ili upotrebe kostiju kao goriva za vatrište (Mihailović et al., 2022b). Sloj 4a predstavlja diskontinuiranu neprobojnu breču bele boje, ukupne debljine od oko 1 m, ispod koje se nalazi žućkasti sediment sa drobinom (sloj 4b). Sloj 4c se sastoji od svetlosmeđeg sedimenta sa krupnim odlomcima stena, debljine od oko 50 cm. Glinoviti slojevi 5a–5d se pružaju do dubine od gotovo 4 m, ali su samo u okviru sloja 5a utvrđeni (generalno lošije očuvani) ostaci faune (Михаиловић, 2009b).

Od predstavnika krupnih sisara u sloju 3a Velike Balanice su identifikovani ostaci tura/bizona (*Bos/Bison*), konja (*Equus* sp.), kozoroga (*Capra ibex*), jelena (*Cervus elaphus*), divokoze (*Rupicapra rupicapra*) i vuka (*Canis lupus*). Prisustvo ostataka pojedinih taksona glodara (*Sicista subtilis*, *Mesocricetus newtoni*, Cricetinae indet.) u sloju 3a ukazuje na hladnu i aridnu klimu stepskih staništa, dok neke druge forme (*Apodemus* ex gr. *sylvaticus-flavicollis*, *Dryomys nitedula*) ukazuju na blizinu šumskog staništa (Mihailović et al., 2022b). Sastav krupne faune sisara sloja 3b je (sa izuzetkom tura/bizona i konja) sličan onom iz sloja 3a, ali se u ovom horizontu pojavljuju i fosilni ostaci tzv. Merkovog ili šumskog nosoroga (*Stephanorhinus kirchbergensis*) koji se smatra tipičnim indikatorom toplije (interglacijalne) klime (Kirillova et al., 2017; Mihailović et al., 2022b). Ostaci vrste *S. kirchbergensis* se na teritoriji Evrope vezuju za tople faze srednjeg i kasnog dela pleistocenske epohe (Pandolfi & Mara, 2015), preciznije za interval MIS 15–5e (E.M.E. Billia, usmena komunikacija). U sloju 3c su identifikovani sledeći taksoni krupnih sisara: *Equus* sp., *Capra ibex*, *Cervus elaphus*, *Rupicapra rupicapra*, *Canis lupus*. S obzirom da se današnji areal kraškog miša (*Apodemus epimelas*) na Balkanskom polustrvu nalazi znatno južnije (Kryštufek & Vohralík, 2016), prisustvo ostataka ovog glodara u sloju 3c Velike Balanice ukazuje na nešto topliju klimu. Sumirano, ostaci faune pokazuju da je donji deo sloja 3 formiran tokom toplog intervala (najverovatnije MIS 9), a gornji tokom hladnog (moguće MIS 8) ili pak prelaznog intervala, tokom kojeg je klima postajala progresivno hladnija (Mihailović et al., 2022b).

Prvi ostaci hominina u Velikoj Balanici otkriveni su u junu 2017. godine i potiču iz sloja 3a u okviru kvadrata L26, M26 i M27 (**Slika 6A**; Roksandic et al., in press-b). Dva fosilna zuba (BH-2 i BH-3) pronađena su prilikom prosejavanja iskopanog sedimenta, dok su druga dva fosilna primerka (BH-4 i BH-5) pronađena *in situ* (**Slika P1**), na međusobnoj udaljenosti od oko 20 cm. Tokom avgusta 2020. godine u ovoj pećini su otkrivena još dva paleoantropološka nalaza. Zub BH-6 pronađen je prilikom prosejavanja sedimenta iz stratigrafski mlađeg sloja 2b u kvadratu N28, dok je zub sa oznakom BH-7 pronađen *in situ* u okviru sloja 3b u kvadratu N29 (**Slika 6A**). Iako preciznija starost sloja 2b za sada nije utvrđena (apsolutno datovanje je u toku), ovaj horizont po svemu sudeći nije mlađi od 120 ka (Roksandic et al., 2020).

4. Ostaci hominina iz Pešturine i Velike Balanice: opisi nalaza i rezultati dosadašnjih istraživanja

Primerak **Pes-1** je leva bočna masa prvog vratnog pršljena (lat. *massa lateralis atlantis*) odrasle ljudske individue (**Slika 7a,b**). Metričke i morfološke karakteristike, poput dobro razvijene (isturene) kvrge koja služi kao pripoj transverzalnog ligamenta (lat. *ligamentum transversum atlantis*; **Slika 7a1**), pokazuju da je pronađeni fragment atlasa najverovatnije pripadao anatomski modernom čoveku (Lindal et al., 2020). U prilog takve taksonomske identifikacije idu i rezultati apsolutnog datovanja (31–29 ka cal BP), kao i okresani kameni artefakti pronađeni u sloju 2 (opredeljeni u gravetijen ili rani epigravetijen). **Pes-2** je fragment dijafize levog radijusa juvenilne individue (**Slika 7c–e**). Karakteristike kao što su debeli korteks i relativno uska medularna šupljina, poprečni presek dijafize u obliku suze (**Slika 7e**) i naglašena lateralna zakrivljenost dijafize (**Slika 7d**) nagoveštavaju morfologiju koja je tipična za žbicu neandertalca (Lindal et al., 2020).

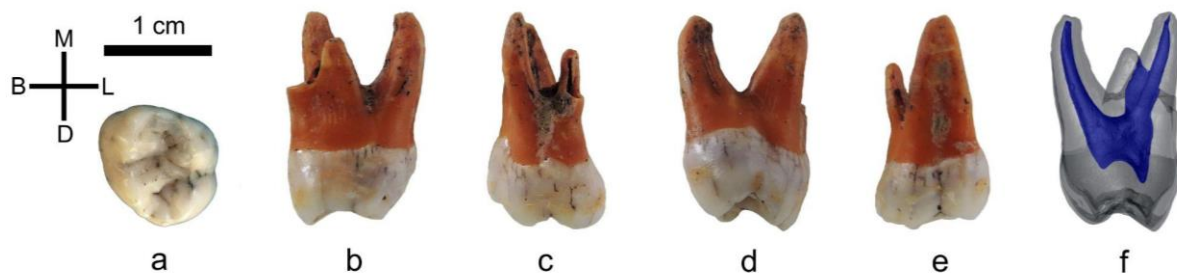


Slika 7. Leva bočna masa atlasa odrasle individue Pes-1 u kranijalnoj (a) i kaudalnoj (b) projekciji i fragment dijafize levog radijusa juvenilne individue Pes-2 u medijalnoj (c) i prednjoj (d) projekciji, sa μ CT snimkom poprečnog preseka kosti (e). Na očuvanom delu atlasa je uočljiv istureni pripoj transverzalnog ligamenta (1). Modifikovano prema Lindal et al. (2020: Figs. 3–4) u programu Adobe Photoshop CS6.

Pes-3 je izolovani nalaz desnog prvog molara gornje vilice (M1 dex.) odlične očuvanosti, gde jedino značajnije oštećenje predstavlja odlomljena apikalna polovina meziobukalnog korena (**Slika 8**). Pošto krunica pokazuje minimalno trošenje tvrdog zubnog tkiva (stepen 2 prema sistemu koji je definisao Molnar, 1971) a apeks lingvalnog korena je još uvek otvoren, zub je najverovatnije pripadao individui u stadijumu kasnog detinjstva (*sensu* Roksandic & Armstrong, 2011). Krunica Pes-3 u okluzalnoj projekciji (**Slika 8a**) pokazuje romboidnu konturu i sve četiri glavne kvržice, koje su jasno odvojene dubokim brazdama. Prisutna je suplementarna kvržica (C5) podeljena na dva lobusa. U regionu mezijalnog marginalnog grebena se (uprkos blagoj istrošenosti) uočavaju suplementarne kvržice. Dok su protokon i metakon povezani kontinuiranim kosim grebenom (lat. *crista obliqua*), prednji transverzalni greben (engl. *transverse crest*) između parakona i protokona nije prisutan. Na meziolingvalnoj strani protokona može se uočiti ekspresija Karabelijevog obeležja u vidu jamice (**Slika 8a,b**), dok parastil nije prisutan na bukalnoj strani krunice.¹⁴ Ekspresije glavnih nemetričkih

¹⁴ Termin parastil (eng. *parastyle*; Osborn, 1892) označava dodatnu kvržicu koja se najčešće pojavljuje na bukalnoj strani parakona gornjih molara (Martinón-Torres et al., 2012), a vrlo retko na metakonu gornjih molara ili bukalnoj strani krunica gornjih premolara (Turner et al., 1991; Scott et al., 2018). Poput hipokona i

karakteristika na spoljašnjoj površini krunice su prezentovane u **Tabeli P1**. Meziodistalni dijametar krunice iznosi 11,7 mm, a bukolingvalni 12,8 mm. Morfologija zubne šupljine (**Slika 8f**) ukazuje na blagu do umerenu ekspresiju taurodontizma (mezotaurodontizam *sensu* Shaw, 1928). Detaljna morfometrijska studija koju su sproveli Radović et al. (2019a) pokazala je da je primerak Pes-3 najverovatnije pripadao neandertalcu (vidi poglavlje 8). Analiza uzorka zubnog kamenca sa površine krunice Pes-3 iznedrila do sada najstariji oralni mikrobiom hominina, čije karakteristike odgovaraju ranije ispitanim individuama neandertalaca (Yates et al., 2021).



Slika 8. Prvi molar gornje vilice Pes-3 iz Pešturine u okluzalnoj (a), mezijalnoj (b), bukalnoj (c), distalnoj (d) i lingvalnoj (e) projekciji, sa prozirnim 3D modelom zuba u distalnoj projekciji, gde plava boja označava zubnu šupljinu (f). Projekciju 3D modela kreirao je Džoša Lindal (Univerzitet u Manitoi, Vinipeg, Kanada) u programu Blender 2.79, dok je sama ilustracija kreirana u Adobe Photoshop CS6 okruženju. M = mezijalno, D = distalno, B = bukalno, L = lingvalno.

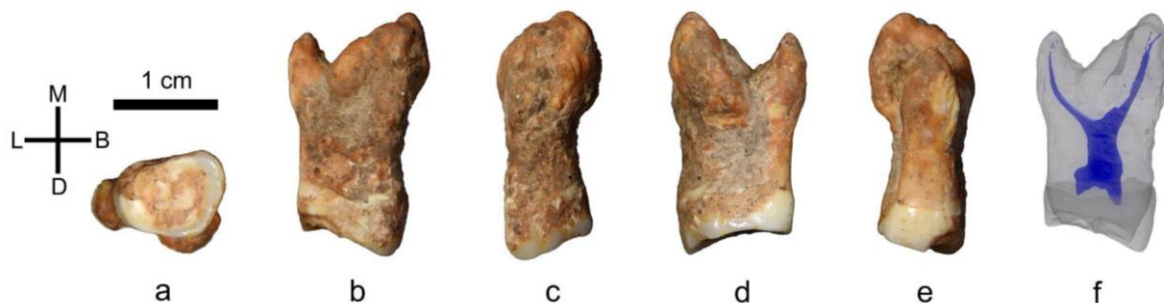
U Velikoj Balanici su pronađeni fosilizovani ostaci najmanje četiri individue. Fosilni primerci sa oznakama BH-2, BH-3, BH-4 i BH-5 potiču od najmanje dve različite individue i detaljno su razmotreni u Roksandic et al. (in press-b), a ovde je prezentovan sažetak dobijenih rezultata.

Nalaz **BH-2** je naglašeno istrošeni (stepen 5; Molnar, 1971) M3 sin. sa oštećenom krunicom (odlomljen je deo protokona) i kompletno očuvanim korenskim sistemom (**Slika 9**). Krunica je srcolikog oblika u okluzalnoj projekciji, pokazuje meziodistalnu kompresiju (bukolingvalni dijametar krunice iznosi 11,3 mm, a meziodistalni 8,3 mm) i redukciju metakona, koji je od ostatka krunice odvojen očuvanim delovima bukalne i poprečne brazde. Hipokon je bio značajno redukovano ili čak odsutan, što je teško precizno oceniti zbog visokog stepena istrošenosti tvrdog zubnog tkiva. Abnormalno i nepravilno zadebljanje korena BH-2 predstavlja posledicu ekscesivnog formiranja sekundarnog cementa, odnosno hiper cementoze (Tang et al., 2015). Prema morfološkoj klasifikaciji koju daje Pinheiro (2005: 35) u pitanju je tzv. difuzna hiper cementoza, za koju je karakteristično da koren zuba poprima „oblik toljage”. Bukalni korenovi molara BH-2 su ujedinjeni u jedinstvenu masu koja u poprečnom preseku ima oblik latiničnog slova C. Prema izračunatoj vrednosti tzv. indeksa taurodontizma (Shifman & Chanannel, 1978) od 0,38 primerak BH-2 pripada mezotaurodontnim molarima.¹⁵ Međutim, unutrašnja morfologija zuba (**Slika 9f**) pre ukazuje na hiperturodontizam, čemu u prilog ide i

Karabelijevo obeležje, parastil najverovatnije predstavlja derivativ cinguluma (Gebo, 2014; Scott et al., 2018). Pojedini autori parastil izjednačavaju sa tzv. paramolarnom kvržicom (eng. *paramolar tubercle*; Bolk, 1916), ali je moguće da su u pitanju i sasvim različite gleđne strukture (Wood, 2011: 603; Scott et al., 2015, 2018; Scott & Irish, 2017).

¹⁵ Formula koju su definisali Shifman & Chanannel (1978) glasi $(A + B)/(A + C) \times 100$, gde A predstavlja linearnu visinu merenu od najniže tačke krova pulpne komore do cementno gleđne granice (engl. *cemento-enamel junction*, CEJ), B visinu merenu od CEJ do najviše tačke apikalnog dela pulpne komore, a C visinu merenu od CEJ do krajnje apikalne tačke najdužeg korena.

korigovana vrednost indeksa (0,43) koja se dobija kada se iz računice isključi abnormalno zadebljali cement (Roksandic et al., in press-b).

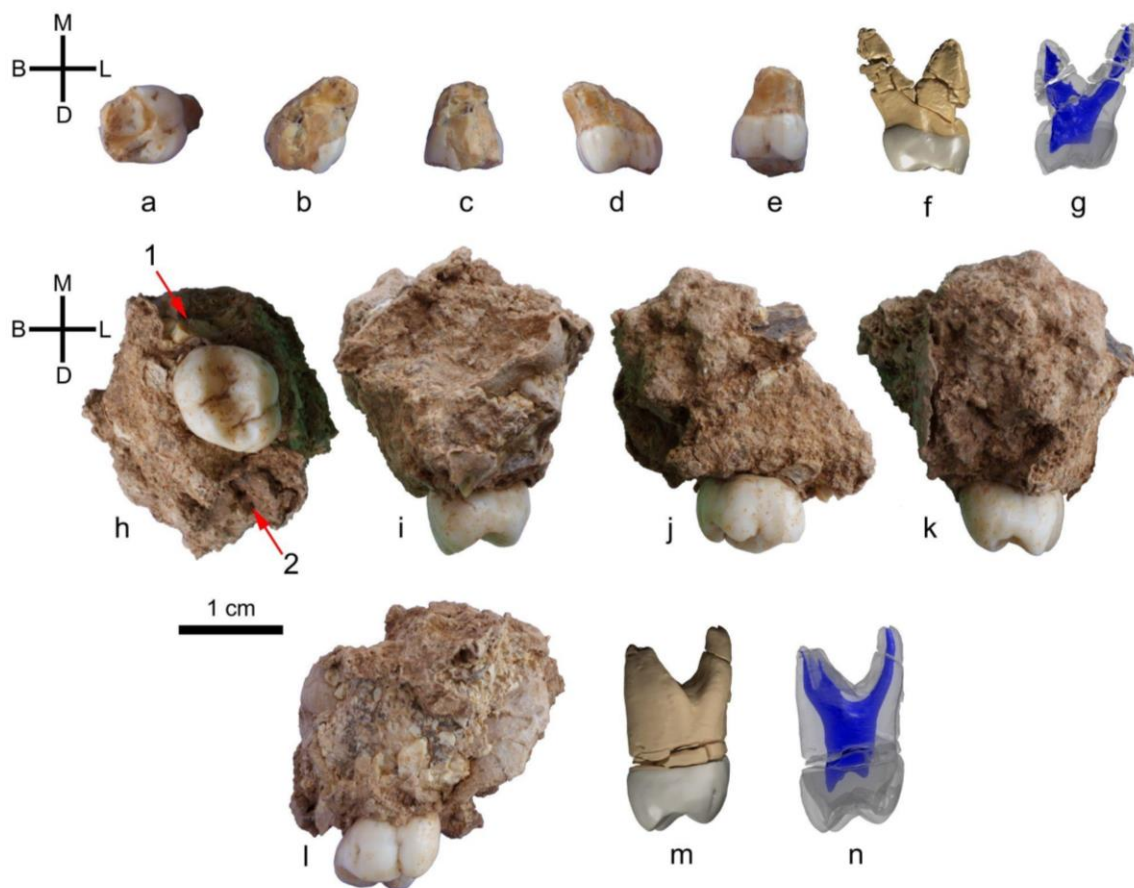


Slika 9. Treći molar gornje vilice (M3 sin.) BH-2 iz Velike Balanice u okluzalnoj (a), mezijalnoj (b), bukalnoj (c), distalnoj (d) i lingvalnoj (e) projekciji, sa prozirnim 3D modelom zuba u mezijalnoj projekciji, gde plava boja označava zubnu šupljinu (f). Projekciju 3D modela kreirao je Džoša Lindal (Univerzitet u Maniboti, Vinipeg, Kanada) u programu Blender 2.79, dok je sama ilustracija kreirana u Adobe Photoshop CS6 okruženju. M = mezijalno, D = distalno, B = bukalno, L = lingvalno.

Primerak **BH-3** je fragmentovana krunica DP4 dex. sa očuvanim delom bukalnog korena (**Slika 10a-g**).¹⁶ Krunici ovog mlečnog zuba nedostaje veći deo parakona i mezijalni deo metakona, a trošenje tvrdog zubnog tkiva je naglašeno (stepen 5; Molnar, 1971). U okviru fragmenta desne polovine maksile sa oznakom **BH-4** očuvani su delovi korena DP4, kompletna krunica M1 dex. (sa kompletnim ali fragmentovanim korenskim sistemom) i kripta M2 (**Slika 10h-n**).¹⁷ Nažalost, ovaj komad gornje vilice je dosta loše očuvan, sa izraženim ljuštenjem kosti, što verovatno predstavlja posledicu izlaganja brojnim ciklusima zamrzavanja-odmrzavanja. Makroskopskim pregledom, upotrebom lupe (uveličanja 10×) i virtuelnom manipulacijom trodimenzionalnih modela, utvrđeno je da fragmentovani zub BH-3 savršeno odgovara delovima korena mlečnog zuba očuvanog u okviru maksilarnog fragmenta BH-4 (**Slika 10f,g**), tako da su oba primerka zasigurno pripadali istoj individui. Na osnovu stepena dentalne erupcije, individua se u trenutku smrti nalazila u stadijumu kasnog detinjstva (*sensu* Roksandic & Armstrong, 2011). Krunica M1 je odlično očuvana: kompletna i neistrošena (stepen 1; Molnar, 1971). U okluzalnoj projekciji, krunica ovog stalnog molara pokazuje romboidnu konturu (**Slika 10h**), a pored jasno definisanih glavnih kvržica odvojenih dubokim brazdama, uočljiva je i mala suplementarna kvržica (C5). U regionu mezijalnog marginalnog grebena nema dodatnih kvržica. Kontinuirani kosi greben povezuje protokon i metakon, dok prednji transverzalni greben nije prisutan. Plitka jamica (ekspresija Karabelijevog obeležja) se može uočiti na meziolingvalnoj strani protokona (**Slika 10i**), dok na bukalnoj strani krunice parastila nema (**Slika 10j**). Ekspresije glavnih nemetričkih karakteristika na krunici M1 su date u **Tabeli P1**. Mezi distalni dijametar krunice iznosi 9,7 mm, a bukolingvalni 10,4 mm. Izračunata vrednost indeksa taurodontizma (*sensu* Shifman & Chanannel, 1978) od 0,42 ukazuje na hiperturodontizam. Bukalni korenovi M1 fragmenta BH-4 su spojeni u jedinstvenu masu sa poprečnim presekom u obliku latiničnog slova C (Roksandic et al., in press-b).

¹⁶ Mlečni četvrti gornji molar (DP4) u paleontološkoj literaturi je ekvivalent mlečnog drugog gornjeg molara (DM2) u antropološkoj (Bailey et al., 2020).

¹⁷ Iako se formalno odnosi na čitav maksilarni fragment, u ovoj studiji se pod oznakom BH-4 podrazumeva prevashodno prvi gornji molar u okviru ovog fragmenta.



Slika 10. Fosilni primerci BH-3 i BH-4 iz Velike Balanice, delovi iste individue dečjeg uzrasta. Fragmentovani DP4 dex. (BH-3) prikazan je u okluzalnoj (a), mezijalnoj (b), bukalnoj (c), distalnoj (d) i lingvalnoj (e) projekciji, uz dodatak površinskog 3D modela sa rekonstruisanim korenom u distalnoj (f) i prozirnog 3D modela sa plavo obojenom zubnom šupljinom u mezijalnoj projekciji (g). Fragment desne polovine maksile sa oznakom BH-4 prikazan je u okluzalnoj (h), mezijalnoj (i), bukalnoj (j), distalnoj (k) i lingvalnoj (l) projekciji. Date su mezijalne projekcije površinskog (m) i prozirnog (n) 3D modela M1 sa rekonstruisanim korenom i plavo obojenom zubnom šupljinom. Ovaj maksilarni fragment uključuje delove korena BH-3 (1) i kriptu M2 (2). Projekcije 3D modela zuba kreirao je Džoša Lindal (Univerzitet u Manitobi, Vinipeg, Kanada) u programu Blender 2.79, dok je sama ilustracija kreirana u Adobe Photoshop CS6 okruženju. M = mezijalno, D = distalno, B = bukalno, L = lingvalno.

Fosilni primerak **BH-5** predstavlja levi centralni sekutić gornje vilice (I1 sin.) izrazito masivne, robustne građe (**Slika 11**), što karakteriše prednje zube gotovo svih pleistocenskih hominina sa prostora Evroazije (Martín-Torres et al., 2007; Bermúdez de Castro et al., 2019). I pored toga što naglašeno trošenje tvrdog zubnog tkiva (stepen 7; Molnar, 1971) sprečava detaljniju analizu morfologije krunice, u okluzalnoj projekciji (**Slika 11a**) je evidentno prisustvo izražene labijalne konveksnosti (stepen 4 ili 5 prema sistemu Martín-Torres et al., 2012).¹⁸ Završeni razvoj korena i visok stepen istrošenosti krunice pokazuju da je zub pripadao odrasloj individui (adultu).

¹⁸ Termin „labijalna“ označava spoljašnje strane prednjih zuba okrenute ka usnama (lat. *labia oris*) i ekvivalentan je terminu „bukalna“ za bočne zube, čije su bočne strane okrenute prema unutrašnjim stranama obraza (lat. *buccae*). S obzirom da je okrenuta prema tremu usne duplje (lat. *vestibulum oris*), labijalna/bukalna strana se nekada naziva i „vestibularna“. Okrenuta prema nepcu (lat. *palatum*), lingvalna strana gornjih zuba se još naziva i „palatinalna“ (Martinović, 2000; Wood, 2011: 109).



Slika 11. Centralni sekutić gornje vilice (I1 sin.) BH-5 iz Velike Balanice u okluzalnoj (a), mezijalnoj (b), labijalnoj (c), distalnoj (d) i lingvalnoj (e) projekciji, sa prozirnim 3D modelom zuba u lingvalnoj projekciji, gde plava boja označava zubnu šupljinu (f). Projekciju 3D modela zuba kreirao je Džoša Lindal (Univerzitet u Manitobi, Vinipeg, Kanada) u programu Blender 2.79, dok je sama ilustracija kreirana u Adobe Photoshop CS6 okruženju. M = mezijalno, D = distalno, La = labijalno, L = lingvalno.

Fosilni zubi sa oznakama BH-6 i BH-7 do sada nisu formalno publikovani (Radović et al., 2020; Roksandic et al., 2020), tako da je ovde data samo njihova preliminarna deskripcija. **BH-6** je fragmentovani M1/M2 dex. kojem nedostaje bukalni deo parakona i metakona, kao i najveći deo bukalnih korenskih grana (**Slika 12**). Pregledom krunice pod uveličanjem (10×) utvrđeno je prisustvo mezijalne i distalne kontaktne fasete (**Slika P2**), što isključuje mogućnost da je u pitanju umnjak (M3). Očuvani deo krunice pokazuje da trošenje tvrdog zubnog tkiva nije bilo naglašeno (stepen 2; Molnar, 1971), tako da je bilo moguće relativno precizno locirati vrhove protokona i hipokona. Dodatne kvržice nisu prisutne u regionu mezijalnog marginalnog grebena. Kosi greben je prisutan, ali prednji transversalni greben nije. Meziolingvalna strana protokona je glatka, tako da nema vidljive ekspresije Karabelijevog obeležja. Hipokon je jasno definisan (ograničen dubokim brazdama) i isturen, a u regionu distalnog marginalnog grebena nema suplementarnih kvržica. **Tabela P1** prikazuje ekspresije nemetričkih karakteristika spoljašnje površine očuvanog dela krunice BH-6. Presek zubne šupljine koji je nastao tafonomskom fragmentacijom zuba (**Slika 12c**) dozvolio je (kvalitativnu) procenu stepena taurodontizma: u pitanju je mezotaurodontizam (*sensu* Shaw, 1928).¹⁹



Slika 12. Fragmentovani M1/M2 dex. sa oznakom BH-6 iz Velike Balanice u okluzalnoj (a), mezijalnoj (b), bukalnoj (c), distalnoj (d) i lingvalnoj (e) projekciji. Kreirano u programu Adobe Photoshop CS6. M = mezijalno, D = distalno, B = bukalno, L = lingvalno.

BH-7 je desni sekutić donje vilice (najverovatnije i2 dex.) dobre očuvanosti, sa kompletnim korenom i gotovo kompletnom krunicom (odlomljen je samo krajnje mezijalni deo; **Slika 13**). Iako su detaljne analize ovog primerka tek otpočele, za sada se može reći da masivna i robustna

¹⁹ Zbog nivoa fragmentacije nije bilo moguće izračunati indeks taurodontizma (*sensu* Shifman & Chanannel, 1978).

građa zuba (uključujući upadljivo veliku dužinu i bukolingvalnu širinu korena), a potencijalno i labijalna konveksnost (stepen 3; Martín-Torres et al., 2012), ukazuju na dentalni morfološki obrazac karakterističan za evroazijske pleistocenske hominine (Martín-Torres et al., 2007; Bermúdez de Castro et al., 2019). Posmatrana sa strane (**Slika 13d**), krunica pokazuje blagu inklinaciju labijalnog profila (prema Martinović, 2000: 86). Na labijalnoj površini krunice (**Slika 13e**) se uočava distalni marginalni greben i tzv. *tuberculum dentale* u vidu slabo izraženog grebena u regionu cinguluma (stepen 1; Martín-Torres et al., 2012). Na mezijalnoj i distalnoj površini korena (**Slika 13b,d**) nalaze se longitudinalne brazde, od kojih je distalna nešto dublja.



Slika 13. Sekutić donje vilice (i2 dex.) BH-7 iz Velike Balanice u okluzalnoj (a), mezijalnoj (b), labijalnoj (c), distalnoj (d) i lingvalnoj (e) projekciji. Kreirano u programu Adobe Photoshop CS6. M = mezijalno, D = distalno, La = labijalno, L = lingvalno.

5. Ciljevi istraživanja

Primarni cilj ove studije tiče se ispitivanja afiniteta (tj. taksonomske identifikacije) fosilnih primeraka M1 hominina iz pleistocenskih slojeva Velike Balanice i Pešturine, primenom metoda dvodimenzionalne (2D) geometrijske morfometrije. S obzirom da precizna taksonomska identifikacija bioloških morfoloških struktura počiva na odabiru najadekvatnijeg metodološkog pristupa, istraživanje sprovedeno u ovoj disertaciji obuhvata dve glavne faze:

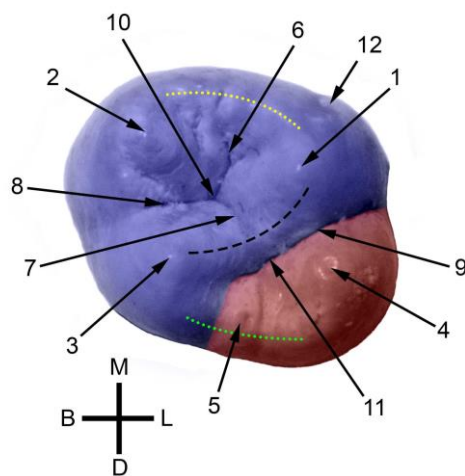
- 1) Ispitivanje efikasnosti različitih pristupa 2D geometrijske morfometrije (modela) na problem klasifikacije M1 neandertalaca (*Homo neanderthalensis* sensu lato) i anatomski modernog čoveka (*Homo sapiens*).
- 2) Taksonomsku identifikaciju fosilnih molara iz Velike Balanice i Pešturine aplikacijom jednog ili više geometrijskih modela koji su se pokazali kao najefikasniji u metodološkoj fazi istraživanja.

6. Metodologija

6.1. Dentalna terminologija

Skraćenice pri obeležavanju zuba najvećim delom prate sistem koji su predložili Smith & Dodson (2003), prema kojem su stalni (lat. *dentes permanentes*) sekutići, očnjaci, premolari i molari gornje vilice označeni kao In, Cn, Pn i Mn, a odgovarajući zubi donje vilice kao in, cn,

pn i mn, gde n označava broj zuba (npr. P4, p4); mlečni zubi (lat. *dentes decidui*) su naznačeni slovom D (npr. DI2). Kao što je to uobičajeno u paleontologiji, desna i leva strana su označene skraćenicama dex. (lat. *dextra* = desna) i sin. (lat. *sinistra* = leva) (npr. M2 dex., p3 sin.). Nazivi glavnih kvržica (lat. *cuspsis*) prate standardnu terminologiju koju je za bočne zube sisara definisao američki paleontolog Henri F. Osborn (Osborn, 1888, 1892, 1907), gde parakon (eng. *paracone*) označava meziobukalnu, protokon (eng. *protocone*) meziolingvalnu, metakon (eng. *metacone*) distobukalnu, a hipokon (eng. *hypocone*) distolingvalnu glavnu kvržicu gornjih (maksilarnih) molara. Prve tri glavne kvržice čine strukturu trouglastog oblika poznatu kao trigon (od grč. τρίγωνον = trougao), dok distalno pozicionirani hipokon, zajedno sa distalnim marginalnim grebenom, a ponekad i sa dodatnom kvržicom (C5, odnosno *metaconule* prema Osborn, 1907) formira tzv. talon (od lat. *talus* = peta).²⁰ Ostali morfološki termini prate druge izvore (Martinović, 2000; Fuller et al., 2001; Wood, 2011; Scott et al., 2015; Scott & Irish, 2017; Scott et al., 2018). **Slika 14** ilustruje osnovnu terminologiju za krunice gornjih molara koja je korišćena u ovoj disertaciji, dok su dodatni termini pojašnjavani u samom tekstu.



Slika 14. Dentalna terminologija krunice (lat. *corona dentis*) stalnog desnog prvog gornjeg molara (M1 dex.) u okluzalnoj projekciji: 1) protokon; 2) parakon; 3) metakon; 4) hipokon; 5) C5 (= *metaconule*); 6) mezijalna brazda (= mezijalni deo centralne brazde); 7) poprečna brazda kosog grebena (= distalni deo centralne brazde); 8) bukalna brazda; 9) distolingvalna brazda; 10) centralna jamica (eng. *central fovea*); 11) distalna jamica (eng. *distal fovea*); 12) Krabelijevo obeležje (engl. *Carabelli's complex*). Trigon je označen plavom, a talon crvenom bojom; kosi greben (lat. *crista obliqua*) obeležen je isprekidanom crnom linijom, dok su marginalni grebenovi obeleženi žutom (mezijalni) i zelenom (distalni) tačkastom linijom. Smerovi pri opisu zuba su: M = mezijalni, D = distalni, B = bukalni (vestibularni), L = lingvalni (palatinalni). Ilustracija je kreirana u programu Adobe Photoshop CS6.

6.2. Materijal i priprema okluzalnih projekcija

Analizirano je ukupno 49 primeraka stalnih prvih gornjih molara (M1) fosilnih hominina, kao i 32 (nefosilnih) primeraka M1 anatomski modernog čoveka poreklom sa različitih arheoloških lokaliteta na području Srbije. Struktura kompletnog uzorka prikazana je u **Tabelama 1, P2 i P3**. Pripadnici loze neandertalaca sa lokaliteta Atapuerka–Sima de los Huesos (MIS 12) i Pontnevid (rani MIS 7) su u ovoj disertaciji definisani kao „rani”, dok su neandertalci iz MIS

²⁰ Odgovarajuće strukture donjih molara nose završetak *-id* (npr. *protoconid*, *trigonid*). Iako proističe iz danas prevaziđene, tzv. trituberkularne teorije (Cope, 1874, 1888; Osborn, 1888, 1892, 1907) o evoluciji kompleksnih (heterodontnih) zubnih kruna sisara od prostih (haplodontnih) zuba gmizavaca, dentalna terminologija koju je uspostavio Osborn je opstala do danas.

5–3 definisani kao „kasni”.²¹ Primerci molara sa nekompletnim (fragmentovanim) krunicama i/ili izraženim trošenjem tvrdog zubnog tkiva (stepen istrošenosti > 4 *sensu* Molnar, 1971) nisu uzimani u obzir prilikom odabira uzorka.²² Kod savremenih (holocenskih) individua kod kojih su očuvane obe M1 antimerne preferirana je desna, osim ukoliko leva nije bila bolje očuvana. Da bi se obezbedila maksimalna veličina pleistocenskog dela uzorka, analize su uključile obe antimerne M1 za fosilne individue La Kina H18, Rok de Maršal 1 i Kafzeh 10.

Kreiranje standardizovanih okluzalnih projekcija molara sprovedeno je prema već ustaljenoj metodologiji (Bailey, 2004; Martín-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007, 2008), fotografisanjem fizičkih primeraka zuba ili manipulacijom trodimenzionalnih površinskih modela zuba u programu Blender 2.79 (Blender Foundation, Amsterdam). Fizički primerci ili 3D virtuelni modeli zuba orijentisani su tako da njihove cervikalne linije tj. cementno-gleđne granice (engl. *cementoenamel junction*, CEJ) budu pozicionirane paralelno objektivu fotoaparata odnosno virtuelnoj kameri (Bailey, 2004; Xing et al., 2019).²³ Fotografije pojedinih fosilnih primeraka molara ($n = 9$) su preuzete iz publikacija (**Tabela 1**).²⁴

Tabela 1. Kompletan uzorak prvih gornjih molara (M1) hominina korišćenih u ovoj studiji. Individue označene zvezdicom (*) uključuju obe antimerne M1. Skraćenice institucija: CENIAH = Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (Burgos, Španija), ESRF = European Synchrotron Radiation Facility (Grenobl, Francuska), PACEA = Laboratoire PACEA, UMR 5199, CNRS, Université de Bordeaux (Talans, Francuska), SFN-SGN = Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum Frankfurt (Frankfurt na Majni, Nemačka).

Grupa (skraćenica)	Broj	Primerci molara	Medijum	Izvor
pleistocen Srbije	$n = 3$	Pešturina (Pes-3)	μ CT	ova studija
		Velika Balanica (BH-4)	μ CT	
		Velika Balanica (BH-6) ²⁵	fotografija	
<i>Australopithecus</i> ili rani <i>Homo</i>	$n = 1$	Išango (#Ish25)	μ CT	Crevecoeur et al. (2014)
<i>Homo erectus</i> (HE)	$n = 7$	Kineska apotekarska kolekcija (CA 770, CA 771) ²⁶	μ CT	Clément Zanolli (PACEA), Ottmar Kullmer (SFN-SGN)

²¹ Treba naglasiti da termini „rani” i „kasni neandertalci” u ovoj disertaciji nisu ekvivalentni datim terminima u okviru tzv. akrecionog modela evolucije neandertalaca (Hublin, 1998). Prema ovom (danas prevaziđenom) modelu, Sima de los Huesos i Pontnevid hominini su grupisani među tzv. „preneandertalce” (Dean et al., 1998; Compton & Stringer, 2015).

²² Procene istrošenosti (*sensu* Molnar, 1971) za pojedinačne zube su date u **Tabelama P2 i P3**. Gómez-Robles et al. (2007) su pokazali da umereno trošenje ne utiče značajno na oblik krunice M1 (tj. rezultira minimalnom greškom).

²³ Kombinovanje standardizovanih okluzalnih fotografija i projekcija 3D modela zuba postala je uobičajena praksa u dentalnoj paleoantropologiji (npr. Bailey et al., 2014; Becam et al., 2019; Hershkovitz et al., 2018; Gómez-Olivencia et al., 2019; Xing et al., 2019; Bailey et al., 2020) i ima za cilj maksimiranje veličine uzorka.

²⁴ I pored izvesnih rizika (Webster & Sheets, 2010), ovakva praksa dozvoljava ekspanziju (najčešće skromnih) uzoraka fizički ili digitalno dostupnih fosila (npr. Benazzi et al., 2012; Lestrel et al., 2013; Nova Delgado et al., 2016; Raia et al., 2018).

²⁵ M1/M2 sa oznakom BH-6 je u ovoj studiji tretiran kao M1.

²⁶ Kineska apotekarska kolekcija (engl. *Chinese Apothecary Collection*) nemačkog paleontologa Gustava fon Kenigswalda (G.H.R. von Koenigswald) čuva se u Senckenberg Institutu/Muzeju u Frankfurtu na Majni (SFN-SGN). Kolekcija je 1968. god. na trajnoj pozajmici od Fondacije Verner-Rajmers (Werner-Reimers-Stiftung) sa

		Sangiran (S4, S7-3b) ²⁷	μCT	Clément Zanolli (PACEA), Ottmar Kullmer (SFN-SGN)
		Sangiran 17	fotografija	Kaifu et al. (2015: Fig. 9)
		Sangiran-Bapang (Bpg 2001.04)	fotografija	Zaim et al. (2011: Fig. 3)
		Džoukoutijen (ZKD 140)	fotografija	Liu et al. (2010: Fig. 9c)
Rani neandertalci (RNEA)	n = 15	Atapuerka-Sima de los Huesos (AT-20, AT-26, AT-138, AT-196, AT-406, AT-587, AT-812, AT-959, AT-2071, AT-2076, AT-3177, AT-5804, AT-5899)	fotografija	Maria Martínón-Torres (CENIEH)
		Pontnevid (PN4, PN12)	fotografija	Compton & Stringer (2015: Figs. 3, 4)
Kasni neandertalci (KNEA)	n = 17	Krapina (45, 48, D100, D134, D136, D164, D166, D171, D174, D177) ²⁸	μCT	NESPOS
		La Kina H18*	μCT	ESRF (Smith et al., 2010)
		Gibraltar 2	μCT	ESRF (Smith et al., 2010)
		Engis 2	μCT	NESPOS
		Rok de Maršal 1 (RdM1)*	μCT	NESPOS
		Kova Negra (CN42175)	fotografija	Arsuaga et al. (2007: Fig. 12)
Rani <i>Homo sapiens</i> (RHS)	n = 6	Misljica-1	fotografija	Hershkovitz et al. (2018: Fig. 2a)
		Kafzeh 4	fotografija	Dambricourt Malassé et al. (2018: Fig. 3d)
		Kafzeh 10*, Kafzeh 15	μCT	ESRF (Smith et al., 2010)
		Kafzeh 11	fotografija	Martínón-Torres et al. (2019: Fig. 11c)
Savremeni <i>Homo sapiens</i> (SHS)	n = 32	antika, srednji i novi vek Srbije ²⁹	fotografija	ova studija

Za fotografisanje dentalnog materijala korišćen je Canon EOS Rebel T5i digitalni fotoaparata sa Canon EF-S 35mm f/2.8 Macro IS STM objektivom. Upotreba vertikalnog stalka sa kliznom platformom omogućila je pozicioniranje fotoaparata u odgovarajući fiksni položaj, pri čemu se sočivo objektivna nalazio na 15 cm od okluzalne površine zuba. Da bi se osiguralo da sočivo objektivna bude u što preciznijem horizontalnom položaju, na fotoaparata je aplicirana kružna libela. Laserska libela Bosch PCL10 korišćena je da bi se cervikalne linije zuba što preciznije

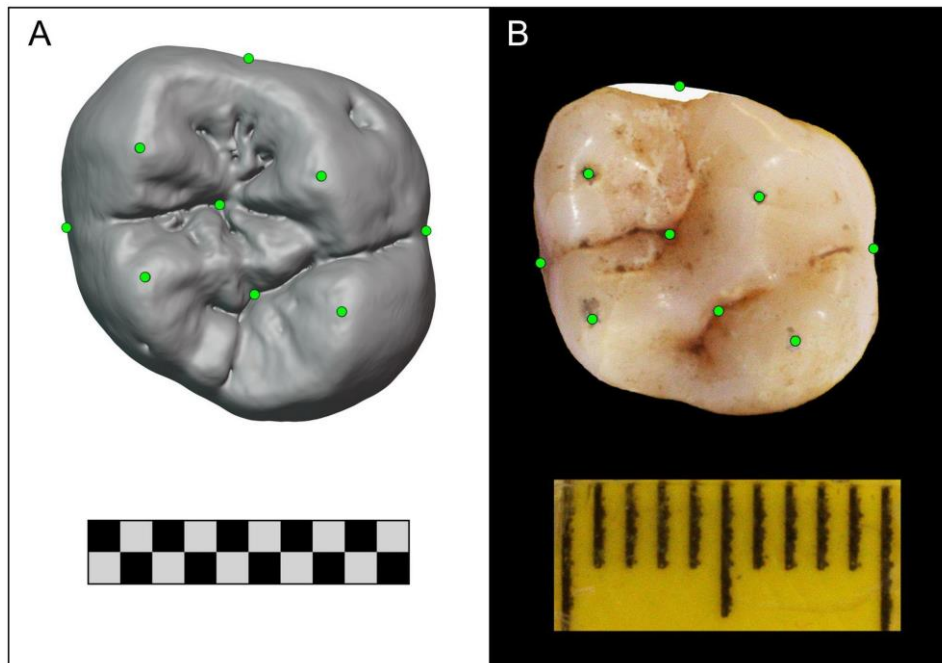
sedištem u gradu Bad Homburg u Nemačkoj. Primerak CA 770 je holotip zastarelog taksona *Sinanthropus officinalis* von Koenigswald 1953 – sinonima vrste *Homo erectus* Dubois 1894 (Smith et al., 2018).

²⁷ Ovi primerci su deo tzv. Sangiran kolekcije fon Kenigsvalda (SFN-SGN).

²⁸ Za pojedine nalaze izolovanih molara iz Krapine je u novije vreme izvršena revizija što se tiče tačnih pozicija u zubnom nizu. Tako je primerak D166 u okviru kataloga fosilnih ostataka krapinskih hominina (Radović et al., 1988) zaveden kao M2, ali je najnovija analiza ovog zuba (Martin et al., 2017) potvrdila ranije mišljenje (Wolpoff, 1979) da je u pitanju M1. Ranije određivan kao M2 (Wolpoff, 1979; Radović et al., 1988), primerak D177 je takođe revidiran kao M1 (Martin et al., 2017). Što se tiče neizniklog „levog M1” sa oznakom D101 (Wolpoff, 1979; Radović et al., 1988), Martin et al. (2017) su mišljenja da je ipak u pitanju M2, zbog čega μCT podaci za ovaj zub (iako dostupni u okviru NESPOS onlajn baze) nisu uključeni u uzorak ove disertacije.

²⁹ Detaljni prikaz dentalnog uzorka koji se odnosi na savremenog čoveka prikazan je u **Tabeli P3**.

postavile u adekvatan (horizontalni) položaj. Radi postizanja maksimalne dubine polja, korišćeno je podešavanje f/32 (gde tzv. „f broj” označava žižnu daljinu objektiva podeljenu efektivnim prečnikom otvora blende) i uveličanje od 1:1; maksimiranje dubine polja imalo je za cilj da čitava krunica zuba bude u fokusu na fotografiji (Zelditch et al., 2012). Zubi su pozicionirani u centar vidnog polja kamere i na dovoljnoj udaljenosti od sočiva, da bi se izbegli efekti distorzije i paralakse koji se javljaju pri ivericama fotografija, a koji predstavljaju posledicu same prirode sočiva (Mullin & Taylor, 2002; Zelditch et al., 2012).³⁰ Rezolucija dobijenih fotografija u *.cr2 formatu iznosila je 5184 × 3456 piksela (17,9 megapiksela). Pored svakog fotografisanog zuba je u nivou okluzalne površine postavljan horizontalni razmernik u vidu lenjira sa milimetarskom podelom (10 mm). Vrhovi (apeksi) glavnih kvržica identifikovani su vizuelno (manipulacijom pojedinačnih zuba uz upotrebu lupe sa uveličanjem 10×) i obeležavani grafitnom olovkom pre fotografisanja. Kompletan uzorak zuba savremenog *Homo sapiens*-a je za potrebe ove studije fotografisao autor, dok je kompletan uzorak zuba sa lokaliteta Sima de los Huesos fotografisala dr Marija Martín-Tores (CENIEH; vidi **Tabele 1 i P2**). Ranije studije su pokazale da je stopa greške koja nastaje prilikom orijentisanja (rotacije) krunica M1 minimalna (npr. 1–4,5% prema Bailey, 2004) i dosta niža u poređenju sa drugim klasama zuba (Gómez-Robles, 2010), pa stoga ovde nije posebno testirana.



Slika 15. Okluzalna projekcija digitalnog modela fosilnog primerka M1 individue Engis 2 (A) i standardizovana fotografija molara ST134 poreklom sa srednjovekovnog lokaliteta Stara Torina kod Subotice (B). Zelenom bojom su obeležene specifične tačke. Fotografisani primerak ilustruje korekciju mezijalne kontaktne fasete (bela površina). Ilustracija kreirana u programima Blender 2.79 i Adobe Photoshop CS6.

Fosilizovani primerci molara poreklom sa lokaliteta Velika Balanica i Pešturina skenirani su primenom mikro-kompjuterizovane tomografije (μ CT), metode koja daje snimke visoke rezolucije i omogućava kreiranje vrlo preciznih digitalnih modela fosilizovanih zuba (Olejniczak et al., 2007). Skeniranje fragmentovane maksile sa oznakom BH-4 obavljeno je na

³⁰ Prisustvo efekata distorzije testirano je fotografisanjem milimetarskog papira i uvođenjem dobijene fotografije u Adobe Photoshop CS6, gde je vršena vizuelna inspekcija u odnosu na virtuelnu milimetarsku mrežu (*Grid* opcija).

Univerzitetu u Tübingenu u Nemačkoj (Paleoanthropology High Resolution CT Laboratory, Eberhard Karls Universität Tübingen), primenom General Electric Phoenix v|tome|x s240 sistema (koji radi na 110 kV, 100 μ A, sa dužinom ekspozicije od 1000 ms, uz upotrebu mikrofokusne rendgenske cevi i 0,2-milimetarskog bakarnog filtera), u rezoluciji (eng. *voxel size*) od 40 μ m. Fosilni primerak Pes-3 skeniran je u Laboratoriji za biologiju kosti i bioantropologiju (Medicinski fakultet, Univerzitet u Beogradu) na Bruker SkyScan 1172 μ CT skeneru (sa bakarno-aluminijumskim filterom koji radi na 100 kV, 100 μ A, sa dužinom ekspozicije od 950 ms) u rezoluciji od 9,95 μ m. Mikrotomografski snimci pojedinih primeraka molara neandertalaca (Krapina, La Kina, Gibraltar i Engis) i ranih anatomski modernih ljudi (Kafzeh) bili su dostupni na onlajn bazama ESRF (<http://paleo.esrf.eu>) i NESPOS (<https://nespos.org>), a μ CT snimak molara #Ish25 bio je dostupan na veb-sajtu naznačenom u Crevecoeur et al. (2014).³¹ Mikrotomografski snimci zuba *Homo erectus*-a iz kolekcije fon Kenigsvalda su dobijeni od dr Klementa Zanolija (PACEA), uz dopuštenje dr Otmara Kulmera (SFN-SGN) i Fondacije Verner-Rajmers (Bad Homburg, Nemačka).

Trodimenzionalni površinski modeli molara su rekonstruisani *ex novo* na osnovu μ CT snimaka u softveru Amira 6.7 (FEI Visualization Sciences Group Inc., Houston) i izvezeni kao fajlovi u *.stl formatu. U programu Blender 2.79 vršena je manipulacija trodimenzionalnim virtuelnim modelima molara, koji su orijentisani u okluzalnim projekcijama (prema prethodno definisanoj metodologiji), sa dodavanjem virtuelnog razmernika od 10 mm i markiranjem specifičnih tačaka (npr. na vrhovima glavnih kvržica ili na stecištima fisura). Tako dobijene dvodimenzionalne okluzalne projekcije su izvezene kao fajlovi u *.png formatu (**Slika 15A**).

Fotografije i dvodimenzionalne projekcije digitalnih modela odabranih molara doručivane su u okviru Adobe Photoshop CS6 softverskog okruženja. Levi primerci su preslikavani kao desni primenom *flip horizontal* funkcije, a sve krunice su rotirane u svoje aproksimativne anatomske položaje, gde je mezijalna strana orijentisana prema gornjoj ivici slike (**Slika 15B**). Fotografisana pozadina je uklanjana poluautomatizovanim procesom (kombinacijom *background eraser* alata i *eraser* alata), a po potrebi su doterivani osvetljenost i kontrast. Fotografije primeraka kod kojih je na mezijalnoj i/ili distalnoj strani uočena interproksimalna atricija (kontaktne fasete) su korigovane primenom *pen tool* alata (**Slika 15B**), prema opšteprihvaćenoj metodologiji (npr. Wood & Engleman, 1988; Bailey, 2002, 2004).

6.3. Metode geometrijske morfometrije

Morfometrija (od grč. $\mu\rho\phi\eta$ = oblik i $\mu\epsilon\rho\acute{\iota}\alpha$ = mera) se može definisati kao oblast koja proučava oblik i veličinu morfoloških struktura primenom statističkih metoda (Rohlf, 1990). S obzirom da informacije o obliku i veličini pružaju uvid u fenotipsku varijabilnost organizama, morfometrija igra važnu ulogu u različitim disciplinama biologije (Hallgrímsson et al., 2009), ali je u paleontologiji ta uloga još istaknutija, pošto morfologija najčešće predstavlja i jedini izvor podataka o paleobiologiji izumrlih organizama (Hammer & Harper, 2006). Tradicionalno, morfometrija podrazumeva statističku analizu dužinskih mera i njihovih odnosa, uglova, površina i zapremina morfoloških celina. S obzirom da je razvoj morfometrije usko povezan sa razvojem statistike, tradicionalna (linearna) morfometrija je tokom prve polovine XX veka značajno unapređena primenom multivarijantnih statističkih metoda (Mitteroecker & Gunz, 2009). Iako je tradicionalna morfometrija nesumnjivo i dalje validna (Breno et al., 2011; Ilić et al., 2019), posebno ako se uzme u obzir velika količina

³¹ <http://africanarchaeology.naturalsciences.be/archaeological-sites/dem.-rep.-congo-zaire/Ishango/IV.%20Collections/2.%20Human%20Remains/c.%20Files%203D/teeth/ishango-25> (podaci skinuti u maju 2016)

komparativnih podataka dostupna u literaturi (Pietrusewsky, 2018), ovaj pristup karakteriše i niz nedostataka. Linearne mere ne pružaju dovoljno podataka o geometriji složenih struktura, tako da ne dozvoljavaju grafičko predstavljanje varijabilnosti i promena oblika, niti dozvoljavaju da se oblik strukture ispituje nezavisno od njene veličine (Zelditch et al., 2012). Mere su često nejasno definisane (npr. maksimalne dužine i širine), a tu je i problem redundantnosti, kada se mere delimično sadrže jedna u drugoj (Ivanović i Kalezić, 2009). Rad na prevazilaženju ovih problema je tokom 1980-ih godina doveo do svojevrstne revolucije u morfometriji, koja je rezultirala formulacijom jednog drugačijeg pristupa, zasnovanog na koordinatnim podacima (Rohlf & Marcus, 1993). Novi pristup je dobio ime geometrijska morfometrija (Corti, 1993) zato što čuva celovitost geometrijske informacije proučavanih morfoloških struktura kroz sve faze analize (Adams et al., 2004). Nasuprot tradicionalnoj, geometrijska morfometrija dozvoljava razdvajanje i nezavisnu analizu informacija o obliku i veličini (Monteiro et al., 2002), dovoljno je osetljiva da može da kvantifikuje i veoma suptilne razlike u obliku, a rezultati statističkih analiza se mogu efikasno vizualizovati (Schillaci & Gunz, 2013).

6.3.1. Specifične tačke

Geometrijska morfometrija obuhvata set različitih tehnika multivarijantne statistike i vizuelizaciju oblika i forme morfoloških celina opisanih prostornim (Dekartovim) koordinatama (Slice et al., 2009; Zelditch et al., 2012). U okviru ovog pristupa, oblik morfološke celine se najčešće opisuje kroz konfiguracije (tj. konstelacije) sačinjene od serija tzv. specifičnih tačaka (engl. *landmarks*), koje predstavljaju anatomske lokuse markirane koordinatama u dve (x, y) ili tri (x, y, z) dimenzije (Bookstein, 1991). Iako se u literaturi specifične tačke nazivaju i homologim tačkama (Bookstein, 1991), treba imati na umu da njihove definicije često nisu u skladu sa definicijom homologije u biološkom smislu (Ivanović i Kalezić, 2013). Specifične tačke su najčešće „homologe” samo u tom smislu što su anatomski jasno definisane i prepoznatljive kod svih primeraka unutar analiziranog uzorka (Zelditch et al., 2012). Prema klasifikaciji Freda L. Bookstajna (Bookstein, 1991) postoje tri osnovna tipa specifičnih tačaka: tačke na mestima susticanja tkiva (tip 1); tačke na mestima najveće zakrivljenosti (tj. ispupčenja ili udubljenja) struktura (tip 2); tačke koje su ekstremne u odnosu na čitavu strukturu koja se analizira (tip 3) (Ivanović i Kalezić, 2013). Specifične tačke tipa 1 su optimalne, tip 2 je povezan sa većim procentom greške, dok je tip 3 još problematičniji (Zelditch et al., 2012).

6.3.2. Prokrustova superimpozicija

Oblik se u okviru geometrijske morfometrije može definisati kao sveukupnost geometrijske informacije koja preostaje nakon eliminacije efekata položaja, veličine i orijentacije (Kendall, 1977). U skladu sa ovom definicijom, potrebno je izvršiti izdvajanje varijabli oblika pre nego što se koordinatni podaci podvrgnu multivarijantnim statističkim analizama. Ovaj neophodni korak se najčešće postiže primenom tzv. Prokrustove superimpozicije ili poravnavanja (engl. *Procrustes superimposition*; Rohlf & Slice, 1990; Dryden & Mardia, 1998) – metode koju odlikuje visok stepen statističke robustnosti (Rohlf, 2000, 2003). U prvom koraku Prokrustove superimpozicije definišu se tzv. centri, odnosno središta ili „centri gravitacije” pojedinačnih konfiguracija (konstelacija) specifičnih tačaka, što se postiže izračunavanjem srednjih vrednosti svih x i y (a u slučaju trodimenzionalnih podataka i z) koordinata konfiguracija koje se porede. Eliminisanje razlika u položaju između konfiguracija vrši se translacijom svih centroida na isto mesto (koordinatni početak), tako što se vrši oduzimanje koordinata odgovarajućeg centroida od koordinata svake specifične tačke objekta (Rohlf & Slice, 1990;

Schillaci & Gunz, 2013). Nakon toga vrši se skaliranje, tako što se koordinate svake specifične tačke dele tzv. veličinom centroida (eng. *centroid size*, CS), koja predstavlja meru disperzije specifičnih tačaka date konfiguracije od njenog središta (centroida). Veličina centroida se izračunava kao kvadratni koren sume kvadrata rastojanja specifičnih tačaka date konfiguracije od odgovarajućeg centroida (Dryden & Mardia, 1998) i predstavlja meru veličine objekta koja je matematički nezavisna od oblika (Zelditch et al., 2012). Međutim, treba biti oprezan u interpretaciji ovog koraka, s obzirom da skaliranje uklanja samo izometrijske, ali ne i alometrijske efekte (Outomuro & Johansson, 2017). Veličina centroida je u potpunosti nekorelisana sa oblikom samo u onim slučajevima gde ne postoji alometrija, odnosno kovariranje oblika i veličine (Zelditch et al., 2012). Poslednji korak superimpozicije podrazumeva rotiranje konfiguracija tačaka sve dok se ne postigne optimalno poravnanje, odnosno dok tzv. Prokrustova distanca (kvadratni koren sume kvadrata rastojanja između odgovarajućih specifičnih tačaka dve konfiguracije) ne bude minimizovana prema kriterijumu najmanjih kvadrata (Zelditch et al., 2012; Ivanović i Kalezić, 2013), čime se eliminiše efekat orijentacije. Ukoliko se porede više od dve strukture (kao što je to najčešće i slučaj u geometrijskoj morfometriji), ovaj poslednji korak se odigrava u više ciklusa (iteracija), a modifikovani algoritam ima formu tzv. Generalizovane Prokrustove Analize (engl. *General Procrustes Analysis*, GPA; Mitteroecker & Gunz, 2009). U tom slučaju se jedna (obično prva) konfiguracija iz datog uzorka uzima kao referentna i u odnosu na nju se vrši rotacija svih ostalih konfiguracija, sve do postizanja optimalnog poravnjanja. Potom se izračunava tzv. konsenzus konfiguracija (srednji oblik prethodno poravnatih konfiguracija), koja postaje referentna konfiguracija u narednom ciklusu; ukoliko se nova konsenzus konfiguracija razlikuje od prethodne, ponovo se vrši rotacija prema ovoj novoj referenci. Iteracije se nastavljaju sve dok nova konsenzus konfiguracija ne bude jednaka prethodnoj (Rohlf & Slice, 1990; Zelditch et al., 2012). Koordinate specifičnih tačaka nakon translacije, skaliranja i rotacije (tzv. Prokrustove koordinate), ili njihove rezidualne vrednosti (tj. odstupanja Prokrustovih koordinata od vrednosti koordinata konsenzus konfiguracije), predstavljaju nove varijable oblika koje se dalje mogu koristiti u multivarijantnim statističkim analizama (Ivanović i Kalezić, 2013).

Kompleksni (nelinearni) prostor dobijen primenom Prokrustove superimpozicije naziva se Kendalov prostor oblika (engl. *Kendall's shape-space*), a njegovu linearnu aproksimaciju čini tzv. tangentni prostor (Mitteroecker & Gunz, 2009). Projekcija zakrivljenog prostora oblika na tangentni prostor omogućava da se oblici analiziraju u kontekstu Euklidovske geometrije, što otvara mogućnost primene multivarijantnih tehnika koje podrazumevaju linearnost, poput analize glavnih komponenti ili diskriminantne analize (Tatsuta et al., 2018). S obzirom da informacija o veličini može da bude od velikog biološkog značaja (posebno u okviru taksonomskih studija), nekada je korisno proširiti matricu Prokrustovih koordinata kolonom prirodnog logaritma veličine centroida (lnCS; Mitteroecker et al., 2004). U tom slučaju se vrši analiza forme, koja uključuje oblik i veličinu, a isključuje razlike u položaju i orijentaciji; ovako generisani prostor naziva se Prokrustov prostor forme (engl. *Procrustes form-space*; Schillaci & Gunz, 2013).

6.3.3. TPS funkcija

Matematički model zasnovan na metafori beskonačne, idealno tanke metalne ploče (engl. *thin plate spline*, TPS) pruža mogućnost efektne vizuelizacije promena oblika u dve dimenzije primenom tzv. deformacionih mreža (Bookstein, 1989, 1991). Takve mreže pokazuju kako jednu konfiguraciju koordinata treba deformisati (istezati ili skraćivati) kako bi se njene tačke poklopile sa odgovarajućim tačkama druge konfiguracije. TPS funkcija interpolira prostor

između tačaka putem minimizacije tzv. energije deformacija (engl. *bending energy*), koja predstavlja meru lokalizovanosti promena oblika (Bookstein, 1991; Schillaci & Gunz, 2013). Pored toga što čini osnovu za vizuelizacije promena oblika, TPS funkcija predstavlja i matematičku osnovu za izvođenje novog seta varijabli oblika (vidi Tatsuta et al., 2018). Ukupna deformacija između pojedinačnog oblika i konsenzus konfiguracije može da se podeli na dve komponente: neuniformnu i uniformnu. Neuniformna komponenta se sastoji od tzv. parcijalnih deformacija oblika (engl. *partial warps*), koji predstavljaju sopstvene vektore matrice energije deformacija (Ivanović i Kalezić, 2013). Dok neuniformna komponenta opisuje lokalizovane promene (savijanja, lokalna širenja i skupljanja), uniformna opisuje generalizovane promene oblika (opšta širenja i skupljanja duž X i Y osa); tako će, na primer, uniformna komponenta deformisati kvadrat u paralelogram (Bookstein, 1991; Hammer & Harper, 2006). S obzirom da ne zahteva energiju deformacija, uniformna komponenta je poznata i kao „nulta” parcijalna deformacija (Zelditch et al., 2012).

Prostor definisan parcijalnim deformacijama (uključujući i nultu) je površ tangentna na zakrivljeni Kendalov prostor oblika u čijem se polu nalazi referentna konfiguracija (Hammer & Harper, 2006).³² Takozvani skorovi parcijalnih deformacija (engl. *partial warp scores*) su koeficijenti koji ukazuju na pozicije jedinki duž parcijalnih deformacija u odnosu na referentnu konfiguraciju (Zelditch et al., 2012). Skorovi neuniformne i uniformne komponente nose potpuno iste informacije kao i Prokrustove koordinate ili reziduali, tako da daju identične rezultate prilikom statističkih analiza (Bookstein, 1991). Dok za dvodimenzionalne konfiguracije tačaka postoji $2k$ Prokrustovih reziduala za k specifičnih tačaka, ukupan broj skorova parcijalnih deformacija je manji i iznosi $2k - 4$, što olakšava statističke analize (Hammer & Harper, 2006). Važno je naglasiti da samo potpuni skup varijabli oblika (tj. neuniformna + uniformna komponenta) ima biološko značenje (Ivanović i Kalezić, 2013).

6.3.4. Polutačke

Metode koje ne uključuju definisanje specifičnih tj. homologih tačaka (engl. *homology-free methods*) koriste se u slučajevima kada želimo da okarakterišemo morfološke strukture kao što su krive i konture (u dve dimenzije) ili zakrivljene površi (u tri dimenzije) (Klingenberg, 2008; Gómez-Robles et al., 2011b). Najčešći pristup ovom problemu podrazumeva obeležavanje podjednakog broja tzv. polutačaka (engl. *semilandmarks*) duž zakrivljenih struktura (Bookstein, 1991, 1997). Kao i u slučaju specifičnih tačaka, broj digitalizovanih polutačaka na različitim objektima koji se porede mora biti isti, ali s obzirom da polutačke nemaju jasno definisan položaj u odnosu na karakteristike proučavanih morfoloških celina, nastaje problem proizvoljnosti (subjektivnosti) prilikom njihovog pozicioniranja. Procedura poznata kao „klizanje” polutačaka (engl. *sliding semilandmarks*) je uvedena kako bi se efekat proizvoljnosti umanjio (Mitteroecker & Gunz, 2009; Gunz & Mitteroecker, 2013). U ovoj proceduri polutačke „klizaju” duž tangenti date krive (definisanih susednim polutačkama) ili tangentnih površi (ukoliko je u pitanju trodimenzionalna površina), sve dok se ne minimizuje energija deformacija (Bookstein, 1996, 1997; Bookstein et al., 2002; Gunz et al., 2005) ili Prokrustova distanca (Sampson et al., 1996; Frost et al., 2003; Gómez-Robles et al., 2007) između svake pojedinačne i konsenzus konfiguracije. Nakon ovog koraka, polutačke se u daljoj statističkoj analizi mogu tretirati na isti način kao i specifične tačke (Schillaci & Gunz, 2013). Primena različitih algoritama za „klizanje” polutačaka uslovljava i razlike u rezultatima, koje su

³² Kao referentna konfiguracija se najčešće uzima konsenzus konfiguracija izvedena GPA procedurom (Zelditch et al., 2012).

posebno primetne u slučajevima kada su ispitivani uzorci mali (Perez et al., 2006), što svakako treba imati na umu prilikom interpretiranja rezultata (Bruner & Bastir, 2009).

6.3.5. Eliptična Furijeova analiza

Alternativni pristup analizi struktura bez specifičnih tačaka zasniva se na tzv. Furijeovim transformacijama (Lestrel, 1982), kojima se vrši redukcija digitalizovanih kontura na seriju parametara, tzv. Furijeovih koeficijenata (harmonika), koji se mogu analizirati primenom multivarijantne statistike (Hammer & Harper, 2006). Ova metoda vrši matematičku dekompoziciju konture objekta na trigonometrijske funkcije (Corny & Détroit, 2014). Takozvana Eliptična Furijeova Analiza (engl. *Elliptical Fourier Analysis*, EFA) pokazala se kao vrlo dobar pristup u istraživanjima kompleksnih zatvorenih kontura (Kuhl & Giardina, 1982). S obzirom da ne podrazumeva definisanje specifičnih tačaka, EFA se u kontekstu paleoantropologije često koristi za analize kontura naglašeno istrošenih zuba (npr. Kaifu et al., 2015; Williams et al., 2017). EFA zahteva korak „normalizacije” koji se obično sprovodi tako što se najduža osa prve elipse postavlja tako da bude paralelna apscisi u X-Y koordinatnom sistemu (Kuhl & Giardina, 1982). S obzirom da je neke objekte (npr. gornje molare hominina) teško dosledno orijentisati na prethodno opisani način, predloženi su drugi pristupi normalizaciji (npr. Cardini & Slice, 2004; Baylac & Frieß, 2005). Jedan od novijih pristupa poznat je kao *EFAproc* metoda (Corny & Détroit, 2014) i podrazumeva normalizaciju primenom GPA procedure koja prethodi Furijeovim transformacijama. Statističke analize se mogu sprovoditi direktno na EF koeficijentima, ali se mora voditi računa da njihov broj ne prelazi polovinu broja tačaka kojima se opisuje kontura objekta (Lestrel, 1997). Međutim, EF koeficijenti često ne podležu statističkim predubedenjima normalne distribucije i homogenosti varijanse, odlikuje ih redundantnost, a njihov broj je često vrlo veliki, pa je zato pre analize korisno izvršiti redukciju dimenzionalnosti podataka primenom analize glavnih komponenti (Tatsuta et al., 2018).

6.4. Multivarijantne metode

6.4.1. Analiza glavnih komponenti (PCA)

Analiza glavnih komponenti (engl. *Principal Component Analysis*, PCA) predstavlja jednu od najčešće korišćenih metoda za redukciju dimenzionalnosti multivarijantnih podataka u morfometriji. PCA tehnika koristi ortogonalnu transformaciju da mnoštvo (obično korelisanih) promenljivih prevede u isti broj novih, linearno nekorelisanih promenljivih – tzv. glavnih komponenti (engl. *principal components*, PC) (Zelditch et al., 2012; Schillaci & Gunz, 2013). Glavne komponente karakteriše hijerarhijsko opadanje varijanse, tako da prva komponenta opisuje najveći deo ukupne varijabilnosti (tj. ima najveću varijansu), a svaka sledeća sukcesivno opisuje najveći deo preostale varijabilnosti, uz ograničenje da je upravna (nekorelisana) na prethodne komponente. Na taj način je samo prvih nekoliko glavnih komponenti obično dovoljno da opiše gotovo čitavu varijabilnost u datom uzorku. Algebarsku osnovu izračunavanja glavnih komponenti čine matrice kovarijansi ili korelacija niza promenljivih koje opisuju dati uzorak (Ivanović i Kalezić, 2013). Ako se linearna kombinacija promenljivih ($Y_1 - Y_n$) za prvu glavnu komponentu predstavi kao $PC1 = k_1Y_1 + k_2Y_2 + \dots + k_nY_n$, koeficijenti $k_1 - k_n$ predstavljaju tzv. sopstvene vektore (engl. *eigenvectors*, *PC loadings*) koji ukazuju na relativni doprinos odgovarajuće promenljive iz originalnog skupa datoj glavnoj komponenti (Schillaci & Gunz, 2013). Suma varijansi odnosno sopstvenih vrednosti (engl. *eigenvalues*) svih glavnih komponenti jednaka je sumi varijansi svih početnih varijabli, što znači da glavne komponente opisuju kompletnu varijabilnost u uzorku (Manly & Navarro

Alberto, 2016). U koordinatnom sistemu definisanom glavnim komponentama, PC skorovi (engl. *PC scores*) predstavljaju položaje svake pojedinačne jedinke (npr. fosilnog primerka) u odnosu na glavne komponente (Schillaci & Gunz, 2013; Ivanović i Kalezić, 2013).

Varijanta PCA kojom se analiziraju skorovi izvedeni iz TPS analize poznata je kao RWA (engl. *Relative Warp Analysis*) tehnika (Bookstein, 1991). RWA tehnika je specifična po tome što je podešavanjem parametra alfa (α) moguće zasebno proučavati promene oblika koje imaju malu energiju deformacija ($\alpha > 0$) od onih koje imaju veliku energiju deformacija ($\alpha < 0$).³³ U slučaju kada je parametar α jednak nuli, a analizira se kompletan set skorova parcijalnih deformacija (neuniformna plus uniformna komponenta), RWA je ekvivalentna analizi glavnih komponenti sprovedenoj nad Prokrustovim rezidualima (Rohlf, 1993). Glavne komponente izvedene RWA tehnikom nazivaju se relativnim deformacijama oblika (engl. *relative warps*, RW) i čine linearne kombinacije parcijalnih deformacija oblika (Hammer & Harper, 2006).

S obzirom da PCA nema neka posebna statistička predubedenja, ova tehnika se često koristi kao eksplorativna metoda, kojom se stiče utisak o ukupnoj varijabilnosti oblika ili forme u datom uzorku i položaju jedinki u morfoprostoru (Ivanović i Kalezić, 2013). PCA tehnika omogućava i uočavanje ekstremnih slučajeva (engl. *outliers*), što je korisno za identifikaciju anomalnih jedinki u uzorku (npr. tektonski deformisanih fosila) ili grešaka koje mogu nastati prilikom digitalizacije tačaka (Zelditch et al., 2012). Na kraju, ali ne manje važno, glavne komponente (tj. relativne deformacije oblika) se kao redukovani set varijabli mogu koristiti u drugim analizama (vidi niže).

6.4.2. Diskriminantne analize i klasifikacija

Linearna diskriminantna analiza (eng. *Linear Discriminant Analysis*, LDA) vrši projekciju multivarijantnog seta podataka za dve *a priori* definisane grupe na jednu dimenziju (tzv. diskriminantnu funkciju ili osu) koja predstavlja linearnu kombinaciju varijabli kojom se postiže maksimalna separacija grupa (Mardia et al., 1979; Zelditch et al., 2012). LDA maksimira varijansu između grupa, a minimizuje varijansu unutar njih (Schillaci & Gunz, 2013). Ekstenzija LDA na više od dve grupe poznata je kao kanonijska diskriminantna analiza (engl. *Canonical Variate Analysis*, CVA). Poput PCA tehnike, CVA konstruiše novi koordinatni sistem čije su diskriminantne tj. kanonijske ose (engl. *canonical variates*, CV) međusobno nekorelisane i pokazuju hijerarhijsko opadanje varijanse, a skorovi na tim osama predstavljaju položaje svake pojedinačne jedinke u analizi (Schillaci & Gunz, 2013; Zelditch et al., 2012). Međutim, dok se PCA fokusira na razlike između jedinki na nivou čitavog uzorka, diskriminantna analiza opisuje razlike između srednjih vrednosti (centroida) unapred definisanih grupa (Zelditch et al., 2012). Za razliku od PCA, gde je broj glavnih komponenti jednak broju početnih varijabli, CVA daje manji broj kanonijskih osa, koji iznosi k (broj grupa) ili $p - 1$ (gde p označava broj početnih varijabli), koja god vrednost da je manja (Schillaci & Gunz, 2013). Treba imati na umu da diskriminantna analiza zahteva više (idealno znatno više) opservacija po grupi nego varijabli, tako da njena direktna primena na geometrijske varijable oblika obično nije moguća (Skinner et al., 2009; Mitteroecker & Bookstein, 2011; Chiari & Claude, 2012; Tabachnick & Fidell, 2012). Zato se umesto originalnog najčešće koristi redukovani set varijabli u vidu manjeg broja glavnih komponenti izvedenih PCA tehnikom (npr. Gómez-Robles et al., 2008, 2011a; Skinner et al., 2009; Bailey et al., 2014; Corny & Détroit, 2014). Iako je LDA/CVA najdelotvornija kada podaci za svaku grupu podležu multivarijantnoj normalnoj distribuciji i imaju jednake matrice kovarijanse (Hammer &

³³ Parametar α označava eksponent kojim se vrši skaliranje parcijalnih deformacija oblika pre kalkulisanja glavnih komponenti (Rohlf, 1993).

Harper, 2006), treba naglasiti da je metoda robustna, odnosno da daje dobre rezultate i kada su ova statistička predubeđenja prekršena (Sheets et al., 2006; Tabachnick & Fidell, 2012: 384). Da bi se izvršila procena efikasnosti kojom se vrši diskriminacija grupa obično se koristi test klasifikacije (engl. *assignment test*), prema kriterijumu najmanje Mahalanobisove distance između jedinki i srednjih vrednosti (centroida) za *a priori* definisane grupe (Zelditch et al., 2012). Testovi klasifikacija takođe omogućavaju i da se jedinke nepoznatog taksonomskog afiniteta opredele u neku od pretpostavljenih taksonomskih grupa (npr. Buckley et al., 2010; Xing et al., 2017; Becam et al., 2019; Harvati et al., 2019). Prilikom tumačenja rezultata treba imati u vidu da LDA/CVA može da preuveliča razlike između grupa, odnosno da produkuje nerealno visoke procenete ispravnih klasifikacija, a ovaj efekat je naročito izražen kada su ispitivani uzorci mali (McGuire, 2011; Zelditch et al., 2012) – što je uobičajeni problem u paleontologiji. Zbog toga se pouzdanost dobijenih klasifikacija najčešće dodatno procenjuje tzv. unakrsnom proverom (engl. *cross-validation*), odnosno primenom postupka „univerzalnog noža” (engl. *jackknifing*; Webster & Sheets, 2010; Mitteroecker & Bookstein, 2011; Zelditch et al., 2012; Purić i Opačić, 2013). Ovaj postupak podrazumeva kreiranje novih poduzoraka (engl. *resampling*) izbacivanjem jednog po jednog primerka (engl. *leave-one-out*) iz izvornog uzorka (Strauss, 2010; Purić i Opačić, 2013). Svaki pojedinačni primerak se pridružuje najbližoj grupi (u smislu najmanje Mahalanobisove distance), dok on sam ne učestvuje u kalkulacijama srednjih vrednosti za grupe (Manly & Navarro Alberto, 2016). Postupak se pokazao kao naročito prikladan kada su u pitanju mali uzorci (Fu et al., 2005).

Za razliku od linearne, kvadratna diskriminantna analiza (eng. *Quadratic Discriminant Analysis*, QDA) ne podrazumeva homogenost matrica kovarijanse (Manly & Navarro Alberto, 2016). U morfometrijskoj praksi se, međutim, QDA primenjuje retko (npr. Bailey et al., 2020), zato što je linearna metoda robustna i često daje bolje rezultate, čak i u slučajevima nejednakih matrica kovarijanse (Sheets et al., 2006; Strauss, 2010). Uz to, QDA pristup daje slabe rezultate kada se primenjuje na malim uzorcima (Norušis, 1990), tako da u ovoj studiji nije primenjivan.

Radi ispitivanja efikasnosti različitih pristupa 2D geometrijske morfometrije, definisani su geometrijski modeli sa različitim konfiguracijama tačaka i polutačaka na okluzalnim projekcijama prvih gornjih molara. Modeli su zatim komparativno testirani na uzorcima koji ne uključuju ciljne primerke (Pes-3, BH-4 i BH-6). Nakon testiranja su izdvojeni modeli koji daju najbolje rezultate pri linearnoj diskriminantnoj analizi, a odabrani modeli su korišćeni pri taksonomskoj identifikaciji fosilnih molara iz Velike Balanice i Pešturine.

6.5. Testirani geometrijski modeli

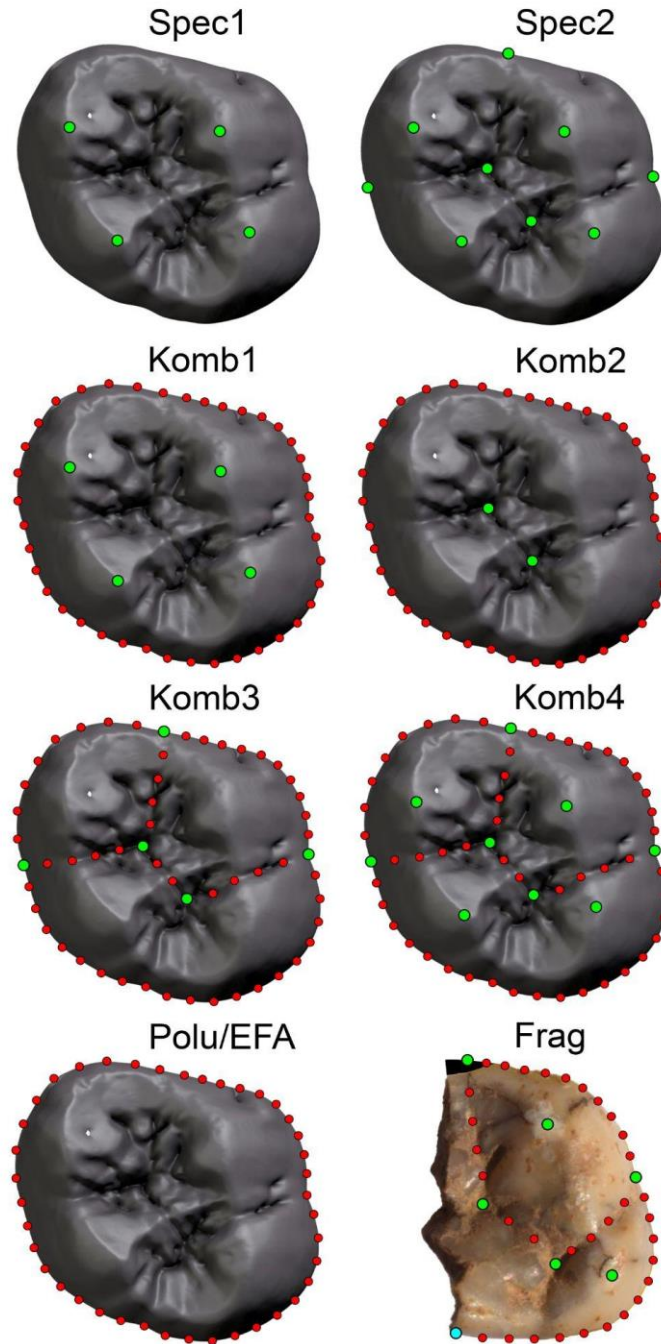
U ovoj disertaciji je izvršeno testiranje 16 različitih geometrijskih modela, koji se mogu podeliti na tri glavne grupe: 1) modele sa specifičnim tačkama (**Spec**), 2) modele bez specifičnih tačaka (**Polu** i **EFAPk**) i 3) kombinovane modele (**Komb**, **Frag**), koji istovremeno uključuju i specifične tačke i polutačke. **Tabela 2** prikazuje izbor, definicije i F. L. Bukštajnovu (Bookstein, 1991) tipologiju odabranih specifičnih tačaka, a **Tabela 3** i **Slika 16** ilustruju testirane geometrijske modele. Odabir modela vršen je tako da uključi raznovrsne strategije koje su dostupne u literaturi, ali i neke koje (prema saznanjima autora) do sada nisu bile primenjivane prilikom analiza M1.

Tabela 2. Oznake, definicije i F. L. Bukštajnova (Bookstein, 1991) tipologija specifičnih tačaka.

Specifična tačka	Definicija	Tip
a	Vrh parakona (meziobukalne kvržice)	2
b	Vrh protokona (meziolingvalne kvržice)	2
c	Vrh metakona (distobukalne kvržice)	2
d	Vrh hipokona (distolingvalne kvržice)	2
e	Tačka gde mezijalna brazda preseca konturu krunice	1-3
f	Tačka gde distolingvalna brazda preseca konturu krunice	1-3
g	Tačka gde bukalna brazda preseca konturu krunice	1-3
h	Centralna tačka centralne jamice (tj. tačka susticanja mezijalne i bukalne brazde)	1
i	Centralna tačka distalne jamice (tj. tačka susticanja centralne, distolingvalne i distobukalne brazde)	1

Tabela 3. Detalji pojedinačnih geometrijskih modela testiranih u ovoj studiji. Oznake za specifične tačke prate **Tabelu 2**. Algoritmi za klizanje polutačaka: $\min d^2$ = metoda zasnovana na minimizaciji Prokrustovih distanci; $\min BE$ = metoda zasnovana na minimizaciji energija deformacija.

Model	Specifične tačke	Polutačke (lokacija)	Metoda klizanja polutačaka
Spec1	4 (a–d)	-	-
Spec2	9 (a–i)	-	-
Komb1A	4 (a–d)	40 (kontura)	$\min d^2$
Komb1B	4 (a–d)	40 (kontura)	$\min BE$
Komb2A	2 (h–i)	40 (kontura)	$\min d^2$
Komb2B	2 (h–i)	40 (kontura)	$\min BE$
Komb3A	5 (e–i)	51 (kontura i brazde)	$\min d^2$
Komb3B	5 (e–i)	51 (kontura i brazde)	$\min BE$
Komb4A	9 (a–i)	51 (kontura i brazde)	$\min d^2$
Komb4B	9 (a–i)	51 (kontura i brazde)	$\min BE$
FragA	7 (b, d–f, h, i + dodatna)	33 (kontura i brazde)	$\min d^2$
FragB	7 (b, d–f, h, i + dodatna)	33 (kontura i brazde)	$\min BE$
PoluA	-	40 (kontura)	$\min d^2$
PoluB	-	40 (kontura)	$\min BE$
EFAPk-A	-	40 (kontura)	$\min d^2$
EFAPk-B	-	40 (kontura)	$\min BE$



Slika 16. Konfiguracije specifičnih tačkaka (zelene) i polutačkaka (crvene) testiranih geometrijskih modela. Pozicioniranje dopunske specifične tačke (svetloplava) za konfiguraciju „Frag” je pojašnjeno na **Slici P3**. Okluzalna projekcija 3D modela molara (fosilni M1 dex. primerak LQH18) kreirana je u Blender 2.79 okruženju, a sama ilustracija u programu Adobe Photoshop CS6.

U najjednostavnijem geometrijskom modelu označenom kao „**Spec1**” obeležene su samo četiri specifične tačke koje odgovaraju vrhovima glavnih kvržica (tačke a–d), dok drugi model (**Spec2**) uključuje još pet (ukupno devet) specifičnih tačkaka (a–i). Prvi kombinovani model (**Komb1**) uključuje specifične tačke locirane na vrhovima kvržica (a–d) i još 40 polutačkaka raspoređenih ravnomerno duž okluzalne konture krunice M1; varijacije ovog modela su primenjivane u ranijim studijama (npr. Gómez-Robles et al., 2007; Xiao et al., 2014). Drugi

kombinovani model (**Komb2**) je jednostavniji i uključuje samo dve specifične tačke (h–i) i 40 polutačaka raspoređenih duž konture krunice prvog gornjeg molara. Treći kombinovani model (**Komb3**) uključuje pet specifičnih tačaka (e–i) i 51 polutačku na M1 krunici: 37 polutačaka je raspoređeno duž okluzalne konture krunice (osam na delu konture koji se odnosi na parakon, deset na delu koji se odnosi na protokon i 19 na distalnom delu konture koji uključuje metakon i hipokon), po četiri polutačke se nalaze duž mezijalne, distolingvalne i bukalne brazde, a dve polutačke duž poprečne brazde. Ovaj model je originalno definisan kao alternativni pristup u slučajevima gde nije moguće identifikovati vrhove glavnih kvržica M1 (Xing et al., 2019). Prednost modela Komb3 leži u tome što pored okluzalne konture kvantifikuje i orijentacije glavnih brazda (fisura) krunice M1. Najkompleksiji kombinovani pristup (**Komb4**) uključuje svih devet specifičnih tačaka (a–i) i 51 polutačku, a predstavlja nadogradnju modela Komb3 (vidi **Sliku 16**). Model sa oznakom „**Frag**” je posebno dizajniran u svrhu taksonomske identifikacije fragmentovanog molara BH-6 i predstavlja derivativ modela Komb4. Model uključuje 33 polutačke, šest standardnih specifičnih tačaka (sve osim a, c i g) i jednu dopunsku specifičnu tačku koja je locirana na konturi metakona (**Slika P3**). Prema tome, model Frag je koncipiran tako da obuhvati maksimum geometrijskih informacija sa očuvanog dela krunice BH-6. Model sa oznakom „**Polu**” uključuje 40 polutačaka raspoređenih duž okluzalne konture M1, a kao početna tačka (od koje se u smeru kretanja kazaljke časovnika nižu ostale polutačke) odabrana je ona u kojoj distolingvalna brazda preseca konturu krunice (f). Konture krunica prvih gornjih molara su ispitane i primenom Eliptične Furijeove analize (vidi sledeće poglavlje), u okviru modela sa oznakom „**EFAPk**”. Svi modeli koji uključuju polutačke imaju po dve varijante (npr. Komb2A i Komb2B), zbog primene dva različita algoritma koji vrše „klizanje” polutačaka (**Tabela 3**).

Digitalizacija specifičnih tačaka i polutačaka na okluzalnim projekcijama krunica prvih gornjih molara obavljena je u programu tpsDig2 ver. 2.31 (Rohlf, 2017). Rukovodeći se procedurom koju su predložili Gómez-Robles et al. (2011b), svi primerci zuba su digitalizovani od strane istog istraživača (PR) samo jednom – kako bi se izbegle greške koje nastaju prilikom ponavljanja procesa digitalizacije (tačkanja), a u zavisnosti od potreba konkretnog modela, višak tačaka je uklanjao u okviru programa tpsUtil ver. 1.78 (Rohlf, 2019a).

6.6. Procena efikasnosti različitih geometrijskih modela

Svi geometrijski modeli su testirani paralelno na dva seta okluzalnih projekcija krunica prvih gornjih molara (M1). Prvi set ($n = 34$) obuhvata samo kasne neandertalce (KNEA) i anatomske modernog čoveka (*Homo sapiens*), dok je drugi set veći ($n = 64$) i uključuje rane neandertalce (RNEA), tj. zube individua sa lokaliteta Sima de los Huesos i Pontnevid. Oba uzorka su dizajnirana tako da budu uravnotežena, odnosno da sadrže isti broj primeraka zuba po grupi hominina. Uzorci *H. sapiens*-a uključuju sve dostupne fosilne primerke (RHS) i setove zuba savremenog čoveka (SHS) poreklom sa različitih arheoloških lokaliteta koji se nalaze na teritoriji Srbije.³⁴

„Sirove” digitalizovane koordinate su dalje procesuirane u okviru softvera tpsRelw ver. 1.70 (Rohlf, 2019b), gde su vršene superimpozicija (GPA), procedura klizanja polutačaka i TPS analiza. Varijable oblika izvedene iz TPS analize (PW skorovi + uniformna komponenta) su u okviru tpsRelw programa nadalje analizirane primenom PCA (tj. RWA tehnike sa parametrom

³⁴ Zubi savremenih ljudi su odabrani tako da budu reprezentovani svi uzorkovani arheološki lokaliteti, dok su individue sa pojedinačnih lokaliteta odabrane nasumično, primenom onlajn generatora (<https://www.textfixer.com/tools/random-choice.php>).

$\alpha = 0$), a promene oblika duž glavnih komponenti (PC/RW) su vizualizovane kao TPS deformacione mreže. S obzirom da veličina zuba može da predstavlja bitan taksonomski parametar (Hillson, 1996; Dykes & Pilbrow, 2019), svi modeli su testirani uporedo u prostoru oblika i u prostoru forme. Prostor forme je generisan tako što je varijablama oblika pridruživana kolona prirodnog logaritma veličine centroida (lnCS). Varijable forme su takođe analizirane primenom PCA tehnike u okviru softverskog paketa PAST 4.05 (Hammer et al., 2001).

Digitalizovane konture prvih gornjih molara (opisane kroz 40 polutačaka) su takođe podvrgavane Eliptičnoj Furijeovoj analizi (EFA) u programu PAST 4.05. Kao postupak normalizacije koji prethodi konkretnoj EFA proceduri vršena je generalizovana Prokrustova superimpozicija (GPA) sa klizanjem polutačaka (vidi Corny & Détroit, 2014). S obzirom da maksimalni broj EF koeficijenata (harmonika) ne sme da prelazi polovinu tačaka koje opisuju konturu (Lestrel, 1997), u analizama glavnih komponenti je korišćena samo suma prvih dvadeset koeficijenata.

Značajnost razlike u obliku i formi krunice M1 između dve grupe hominina testirana je za svaki model ponaosob primenom neparаметarskog MANOVA testa (tzv. NP-MANOVA; Anderson, 2001) zasnovanog na Euklidskoj distanci i 9999 nasumičnih permutacija (nivo značajnosti $\alpha = 0,001$), koji je dostupan u okviru softverskog paketa PAST 4.05 (vidi Weber et al., 2016).

Diskriminantne analize (LDA) sa unakrsnom proverom klasifikacija (*jackknifing*) sprovedene su u programu PAST 4.05, a kao varijable su korišćene glavne komponente dobijene PCA tehnikom. Optimalni brojevi glavnih komponenti za diskriminantne analize određivani su tako da bude obuhvaćen što veći deo totalne varijanse ($\geq 90\%$; videti Gómez-Robles et al., 2012; Skinner et al., 2009; Weber et al., 2016), a da taj broj ne prekoračuje broj opservacija (zuba) po grupi.

Poređenjem najboljih rezultata unakrsno proverenih (*jackknife*) klasifikacija, izraženih kao procenti (%) ispravno opredeljenih zuba, ispitivano je da li postoje razlike u efikasnostima kojima različiti geometrijski modeli vrše diskriminaciju između uzoraka M1 neandertalaca i anatomski modernog čoveka (*cf.* Chiari & Claude, 2012; Corny & Détroit, 2014). Najefikasniji modeli su aplicirani u narednoj fazi istraživanja, u kojoj je ispitivan taksonomski afinitet nalaza M1 fosilnih hominina poreklom iz pećina Pešturine i Velike Balanice.

6.7. Taksonomska identifikacija fosilnih primeraka M1 sa teritorije Srbije

Taksonomski afinitet prvih gornjih molara poreklom iz pleistocenskih slojeva Pešturine i Velike Balanice ispitivan je primenom PCA (RWA) tehnike i LDA sa testovima klasifikacija, prema proceduri opisanoj u prethodnom odeljku (vidi poglavlje 3.6). U programu IBM SPSS Statistics 26.0 (IBM Corp., 2019) su dodatno izračunate vrednosti *a posteriori* verovatnoće (p_{post}) i verovatnoće tipičnosti (p_{tip}) dobijenih LDA klasifikacija, uz pretpostavku jednakih *a priori* verovatnoća ($p_{prior} = 0,5$) za dve grupe hominina (vidi Bailey et al., 2014; Athreya & Wu, 2017). Statistička verovatnoća da primerak pripada jednoj od *a priori* definisanih grupa se u oba slučaja izračunava na osnovu udaljenosti od centroida grupa, ali se detalji kalkulacije i značenje (interpretacija) p_{post} i p_{tip} razlikuju. Primerak će dobiti visoku vrednost Bajesovske p_{post} da pripada određenoj grupi kada je najbliži centroidu za tu grupu, čak i u slučajevima kada je primerak atipičan za grupu, zbog čega je ovaj tip klasifikacije okarakterisan kao „prisiljen”. Sa druge strane, p_{tip} procenjuje verovatnoću da je dati primerak tipičan za grupu nezvezano za druge *a priori* grupe, pa je samim tim u pitanju „neprisiljena” klasifikacija (Campbell, 1984;

Albrecht, 1992). Pouzdano opredeljeni primerci će stoga imati visoke vrednosti obe verovatnoće.

Kao i prilikom testiranja modela, analize su vršene uporedo u prostoru oblika i forme. Prilikom klasifikovanja primeraka nepoznatog taksonomskog afiniteta odabiran je onaj broj glavnih komponenti koji je davao najviše stope tačnih unakrsno proverenih (*jackknife*) klasifikacija (tj. najviši procenat ispravno opredeljenih zuba), a da pritom opisuje $\geq 90\%$ totalne varijanse.

Za svaku pojedinačnu analizu su testirana predubeđenja LDA metode. Grabsov test (Grubbs, 1969) je sproveden u programu Minitab 18 (Minitab Inc., 2017; $\alpha = 0,01$) radi utvrđivanja postojanja eventualnih ekstremnih vrednosti u podacima. Multivarijantna normalnost je ispitana za svaku grupu ponaosob primenom tzv. Durnik-Hansenovog omnibus testa (Doornik & Hansen, 1994, 2008) u programu PAST 4.05 ($\alpha = 0,05$). Jednakost matrica kovarijanse je ispitivana pomoću Boksovog M-testa (Hahs-Vaughn, 2016), takođe dostupnog u okviru PAST 4.05 ($\alpha = 0,001$). U slučajevima gde je Boksov M-test pokazao statistički značajna odstupanja od predubeđenja homogenosti matrica kovarijanse, LDA klasifikacija molara nepoznatog taksonomskog identiteta je ponovljena na odvojenim matricama kovarijanse u okviru softverskog paketa IBM SPSS Statistics 26.0 (opcija *Use Covariance Matrix* → *Separate-groups*; vidi Tabachnick & Fidell, 2012: 385).

Razlike u veličinama molara (lnCS) su ispitivane primenom kutijastih dijagrama (engl. *box and whisker plots*), tzv. prilagođene z-skor analize (Scolan et al., 2012; Zanolli, 2013) i testirane između različitih grupa hominina primenom NP-MANOVA testa (Euklidska distanca, $n = 9999$, $\alpha = 0,001$).

Radi ispitivanja i kvantifikacije eventualnih alometrijskih efekata, koji mogu predstavljati važnu komponentu biološke varijabilnosti oblika (Outomuro & Johansson, 2017), primenjena je metoda multivarijantne regresije varijabli oblika (Prokrustovih koordinata kao zavisno promenljivih) na lnCS (nezavisno promenljiva).³⁵ Multivarijantna regresija je sprovedena na kompletnom uzorku (engl. *pooled sample*) čime se ispituje alometrija između grupa (tzv. evoluciona alometrija), odnosno eliminišu razlike unutar grupa (Gómez-Robles et al., 2008). Kako bi se procenila statistička značajnost efekta alometrije sprovedeni su permutacioni testovi ($n = 10000$) sa nultom hipotezom izometrije, a promene oblika uslovljene varijacijama veličine centroida vizualizovane su putem TPS deformacionih mreža. Sve analize alometrije sprovedene su u okviru programa tpsRegr ver. 1.45 (Rohlf, 2016).

³⁵ Veličina centroida (CS) se transformiše kao prirodni logaritam (lnCS) da bi se postigao linearni odnos sa varijablama oblika (Zelditch et al., 2012).

7. Rezultati

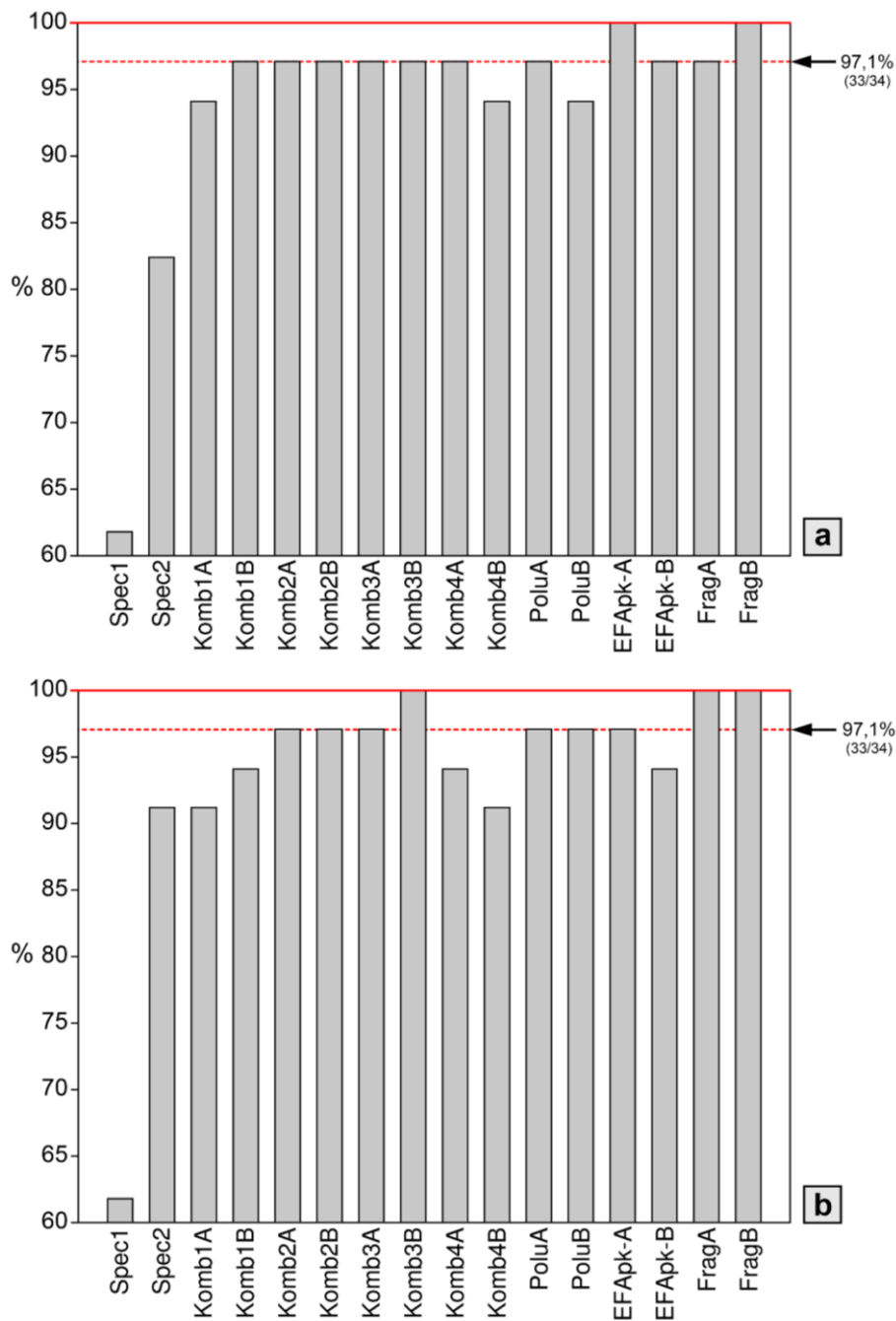
7.1. Evaluacija modela

Najbolji rezultati unakrsno proverenih (*jackknife*) klasifikacija zasnovanih na LDA pristupu, izraženi kao procenti ispravno klasifikovanih zuba, dati su u **Tabeli 4** i vizuelno reprezentovani graficima (**Slike 17, 18, P4** i **P5**). Detaljni podaci o rezultatima diskriminantnih analiza (kumulativni brojevi korišćenih glavnih komponenti sa procentima opisane varijanse, brojevi pogrešno opredeljenih primeraka po grupi itd.) su zajedno sa rezultatima odgovarajućih statističkih testova prezentovani u **Tabelama P4–P7**. Rezultati NP-MANOVA testova potvrdili su da između neandertalaca i anatomski modernih ljudi postoje statistički značajne razlike u obliku i formi krunice M1, što se odnosi na sve analizirane modele na oba uzorka, osim u slučaju modela Spec1 na manjem uzorku (pogledaj **Tabelu P4**).

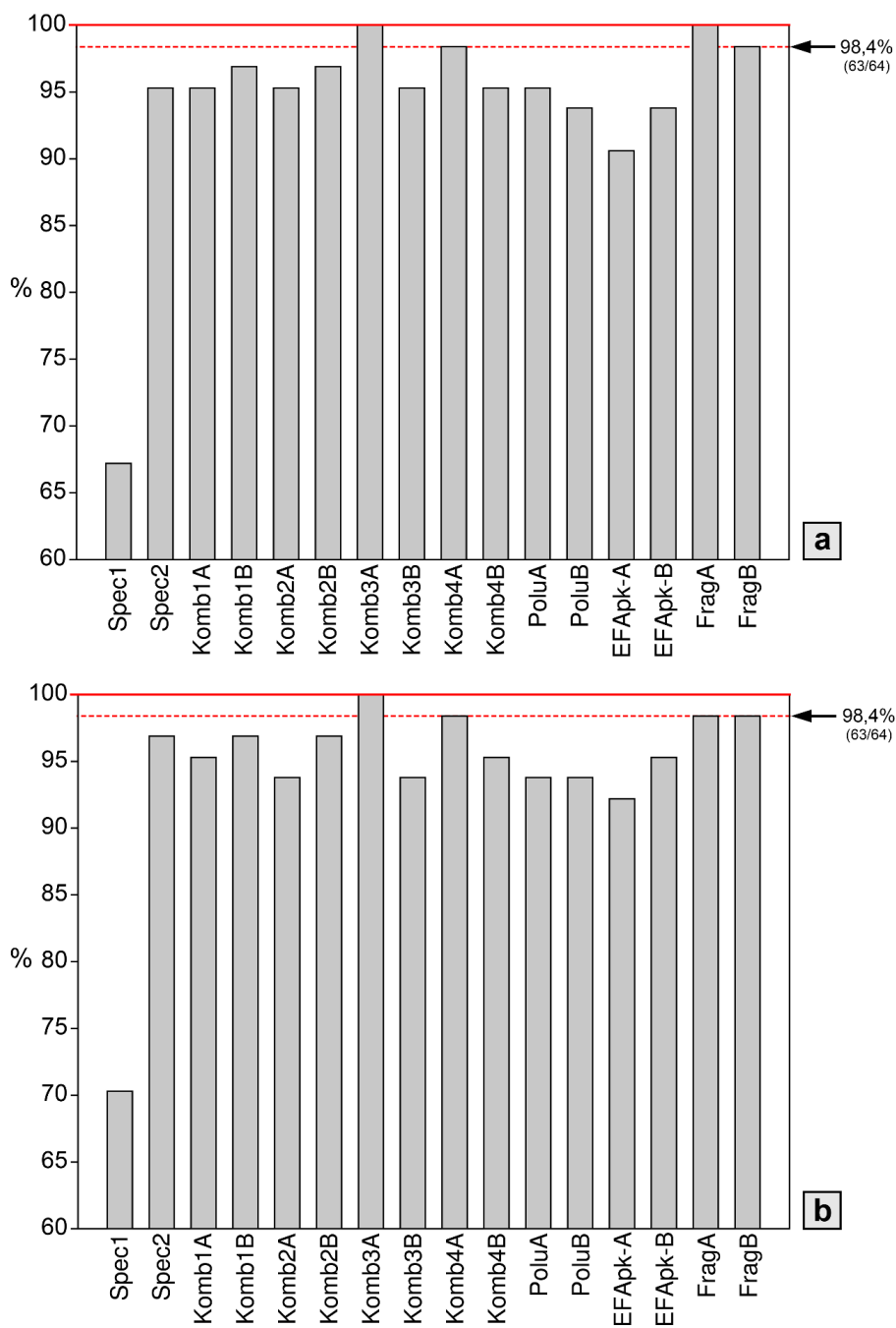
Grafici na **Slikama P6–P21** prikazuju prve dve glavne komponente (PC1–2) u prostorima oblika i forme za oba uzorka, za svaki analizirani geometrijski model pojedinačno. Oba modela zasnovana isključivo na specifičnim tačkama (Spec1 i Spec2) pokazuju generalno slabo razdvajanje (tj. dosta preklapanja) grupa *Homo neanderthalensis*-a i *Homo sapiens*-a u svim slučajevima (**Slike P6, P7**), iako treba napomenuti da model Spec2 daje nešto bolju separaciju na većem uzorku (**Slika P7c,d**). Svi ostali modeli pokazuju odlično razdvajanje primeraka M1 neandertalaca i anatomski modernog čoveka na manjem uzorku ($n = 34$), što se odnosi kako na prostor oblika, tako i na prostor forme. Separacija je potpuna u svim slučajevima osim kod modela Komb1B (prostori oblika i forme; **Slika P9a,b**) i FragB (prostor forme; **Slika P21b**), gde se uočava minimalno preklapanje distribucija dveju grupa. U prostoru oblika, molari neandertalaca generalno pokazuju romboidnu konfiguraciju krunice sa relativno velikim i isturenim hipokonom, dok molari anatomski modernog čoveka imaju kvadratastu do trapezoidnu krunicu sa relativno redukovanom veličinom hipokona, koji nije isturen u okluzalnoj konturi. Kombinovani modeli koji uključuju specifične tačke na vrhovima glavnih kvržica (tj. Komb1 i Komb4) pokazuju da molare neandertalaca odlikuje i relativno malo unutrašnje okluzalno polje. Što se tiče većeg uzorka ($n = 64$), svi modeli pokazuju vrlo dobro odvajanje neandertalaca i anatomski modernog čoveka na PCA graficima, sa neznatnim preklapanjem distribucija. Treba primetiti da u većini slučajeva rani (Sima de los huesos, Pontnevid) i kasni (Krapina, Kova Negra, La Kina, Gibraltar, Engis, Rok de Maršal) pripadnici loze neandertalaca okupiraju različite zone grafika, što ukazuje na postojanje razlika u obliku i formi krunica M1. Takva separacija unutar uzorka neandertalaca najizraženija je kada su u pitanju modeli Komb3A (**Slika P12c,d**), Komb3B (**Slika P13c,d**), Komb4A (**Slika P14c,d**), Komb4B (**Slika P15c,d**), FragA (**Slika P20c,d**) i FragB (**Slika P21c,d**). U prostoru oblika prvi gornji molari ranih neandertalaca pokazuju relativno veći protokon a manji hipokon u odnosu na kasnije pripadnike loze (npr. **Slike P12c** i **P13c**).

Tabela 4. Najbolji rezultati unakrsno proverenih (*jackknife*) LDA klasifikacija izraženi kao procenti ispravno opredeljenih primeraka M1 za svaki analizirani model, za oba ispitana uzorka ($n = 34$, $n = 64$) u prostorima oblika i forme.

Model	$n = 34$		$n = 64$		Srednje vrednosti za oba uzorka
	Oblik (%)	Forma (%)	Oblik (%)	Forma (%)	
Spec1	61,8	61,8	67,2	70,3	65,3
Spec2	82,4	91,2	95,3	96,9	91,5
Komb1A	94,1	91,2	95,3	95,3	94,0
Komb1B	97,1	94,1	96,9	96,9	96,3
Komb2A	97,1	97,1	95,3	93,8	95,8
Komb2B	97,1	97,1	96,9	96,9	97,0
Komb3A	97,1	97,1	<u>100</u>	<u>100</u>	98,6
Komb3B	97,1	<u>100</u>	95,3	93,8	96,6
Komb4A	97,1	94,1	98,4	98,4	97,0
Komb4B	94,1	91,2	95,3	95,3	94,0
PoluA	97,1	97,1	95,3	93,8	95,8
PoluB	94,1	97,1	93,8	93,8	94,7
EFApk-A	<u>100</u>	97,1	90,6	92,2	95,0
EFApk-B	97,1	94,1	93,8	95,3	95,1
FragA	97,1	<u>100</u>	<u>100</u>	98,4	98,9
FragB	<u>100</u>	<u>100</u>	98,4	98,4	99,2



Slika 17. Najbolji rezultati unakrsno proverenih (*jackknife*) LDA klasifikacija (izraženi kao procenti tačno opredeljenih zuba) za svaki analizirani model u prostorima oblika (a) i forme (b) na manjem uzorku ($n = 34$). Puna crvena linija označava najbolji rezultat (100% tačnih klasifikacija), a isprekidana sledeći najbolji rezultat (tj. 97,1% tačnih klasifikacija, odnosno samo jedan pogrešno opredeljeni zub). Grafici su bazirani na rezultatima koji su dati u **Tabelama P4** i **P5**, kreirani su u programu PAST 4.05 i obrađeni u programu Adobe Photoshop CS6.



Slika 18. Najbolji rezultati unakrsno proverenih (*jackknife*) LDA klasifikacija (izraženi kao procenti tačno opredeljenih zuba) za svaki analizirani model u prostorima oblika (a) i forme (b) na većem uzorku ($n = 64$). Puna crvena linija označava najbolji rezultat (100% tačnih klasifikacija), a isprekidana sledeći najbolji rezultat (98,4% tačnih klasifikacija, odnosno samo po jedan pogrešno opredeljeni zub). Grafici su bazirani na rezultatima koji su dati u **Tabelama P6 i P7**, kreirani su u programu PAST 4.05 i obrađeni u programu Adobe Photoshop CS6.

Model sa oznakom **Spec1** – koji uključuje samo četiri specifične tačke na vrhovima glavnih kvržica – nije se pokazao kao naročito efikasan u diskriminaciji prvih gornjih molara dveju grupa hominina (**Slike 17 i 18; Tabele P4–P7**). Na manjem uzorku ($n = 34$) je primenom LDA metode progredno opredeljeno čak po 38,2% molara (13 primeraka M1) u prostoru oblika i forme. Na većem uzorku ($n = 64$), LDA pristup pruža najbolji rezultat od 32,8% pogrešnih klasifikacija (21 primerak M1) u prostoru oblika, odnosno 29,7% (19 primeraka) u prostoru forme.

Model sa devet specifičnih tačaka (**Spec2**) dao je primetno bolje rezultate. Na manjem uzorku ($n = 34$) u prostoru oblika, LDA pristup daje 17,6% pogrešnih klasifikacija (šest primeraka M1: LQH18 dex. i sin., CN42175, Kafzeh 11, Čik 118 i Oluš 2), dok u prostoru forme ovaj pristup daje dosta bolji rezultat sa samo 8,8% pogrešno opredeljenih primeraka (LQH18 dex., RdM1 sin. i Oluš 2). Na proširenom uzorku ($n = 64$), LDA pristup daje najbolji rezultat od 4,7% pogrešnih klasifikacija (tri zuba) u prostoru oblika (konkretno, primerci Krapina D136, Kafzeh 11 i Oluš 2), odnosno 3,1% (dva zuba) u prostoru forme (RdM1 sin. i Oluš 2).

Kod prvog kombinovanog modela (**Komb1A**), LDA pristup na manjem uzorku ($n = 34$) daje najbolji rezultat od 5,9% pogrešno opredeljenih zuba (primerci Paklenje 16 i Oluš 2) u prostoru oblika, odnosno 8,8% (LQH18 dex., Paklenje 16 i Oluš 2) u prostoru forme. Na većem uzorku ($n = 64$), LDA metoda pruža najbolji rezultat od 4,3% pogrešnih klasifikacija (tri molara), kako u prostoru oblika, tako i u prostoru forme (u oba slučaja su pogrešno opredeljeni zubi AT-812, LQH18 dex. i Oluš 2).

Kada je u pitanju model sa oznakom **Komb1B**, unakrsno proverene klasifikacije primenom LDA daju slične ili bolje rezultate u odnosu na model Komb1A. Na manjem uzorku ($n = 34$), LDA pristup daje najbolji rezultat od 2,9% pogrešno opredeljenih molara (samo primerak savremenog *Homo sapiens*-a sa oznakom Lanište 11) u prostoru oblika, odnosno 5,9% (dva primerka) u prostoru forme (konkretno, molari *H. sapiens*-a Kafzeh 11 i Oluš 2). Na proširenom uzorku ($n = 64$), LDA metoda daje najbolji rezultat od po 3,1% pogrešnih klasifikacija (dva molara), kako u prostoru oblika (Oluš 2 i ST395), tako i u prostoru forme (Kafzeh 10 sin. i Oluš 2).

Kod modela **Komb2A**, aplikacija LDA metode u okviru manjeg uzorka ($n = 34$) daje najbolji rezultat od po 2,9% pogrešnih klasifikacija (jedan zub), kako u prostoru oblika, tako i u prostoru forme (u oba slučaja je u pitanju Oluš 2). Na većem uzorku ($n = 64$), LDA pristup daje 4,7% pogrešnih klasifikacija (tri primerka) u prostoru oblika (molari anatomske moderne ljudi Kafzeh 11, Oluš 2 i ST395), odnosno 3,1% (dva primerka) u prostoru forme (Oluš 2 i ST395).

Model sa oznakom **Komb2B** dao je slične rezultate kao i prethodni model. Na manjem uzorku ($n = 34$), LDA metoda daje najbolji rezultat od samo jednog pogrešno opredeljenog molara, kako u prostoru oblika, tako i u prostoru forme (u oba slučaja je u pitanju primerak Oluš 2). Na većem uzorku ($n = 64$), LDA metoda daje najbolji rezultat sa po 3,1% pogrešnih klasifikacija (dva primerka) u prostoru oblika (Oluš 2, ST395) i forme (ST190 i ST395).

Kod modela **Komb3A** je primena LDA pristupa u okviru manjeg uzorka ($n = 34$) dala samo po jedan pogrešno opredeljeni primerak (2,9%) u prostorima oblika i forme (u oba slučaja je u pitanju zub Oluš 2). LDA pristup postiže ispravnu klasifikaciju svih zuba u okviru većeg uzorka ($n = 64$), kako u prostoru oblika, tako i u prostoru forme.

Naredni model **Komb3B** pokazao je slične ili lošije rezultate u poređenju sa modelom **KombA**. Na manjem uzorku ($n = 34$), LDA pristup daje samo jednu pogrešnu klasifikaciju (Vinča 63) u prostoru oblika, dok u prostoru forme postiže ispravnu klasifikaciju svih molara u uzorku. Na proširenom uzorku ($n = 64$), LDA metoda daje najbolji rezultat od 4,7% pogrešnih klasifikacija (tri zuba) u prostoru oblika (molari savremenog *Homo sapiens*-a sa oznakama ST190, Oluš 2 i ST92), odnosno 6,2% pogrešnih klasifikacija (četiri zuba) u prostoru forme (AT-812, AT-5899, LQH18 dex. i ST11).

Kada je u pitanju model **Komb4A**, LDA pristup u okviru manjeg uzorka ($n = 34$) daje najbolji rezultat od samo jednog pogrešno opredeljenog molara (Oluš 2) u prostoru oblika, odnosno dva (LQH18 dex. i Oluš 2) u prostoru forme. Na većem uzorku ($n = 64$), najbolji LDA rezultat uključuje po jedan pogrešno opredeljeni zub (1,6%) u prostorima oblika i forme (u pitanju je primerak Oluš 2 u oba slučaja).

Rezultati diskriminantnih analiza za model **Komb4B** su nešto lošiji u odnosu na model **Komb4A**. Na manjem uzorku ($n = 34$), LDA metoda daje najbolji rezultat od dva pogrešno opredeljena molara u prostoru oblika (LQH18 dex. i Oluš 2), dok su u prostoru forme pogrešno klasifikovana tri primerka (LQH18 dex., Paklenje 16 i Oluš 2). Na proširenom uzorku ($n = 64$), LDA pristup daje po 4,7% pogrešnih klasifikacija (tri zuba) u prostorima oblika i forme (u oba slučaja su pogrešno opredeljeni primerci AT-812, LQH18 dex. i Oluš 2).

Kod prvog analiziranog modela koji sadrži isključivo polutačke (**PoluA**), pristup zasnovan na primeni LDA u okviru manjeg uzorka ($n = 34$) daje najbolji rezultat od po jedne pogrešne klasifikacije (2,9%) u prostorima oblika (Oluš 2) i forme (Paklenje 16). Na većem uzorku ($n = 64$), LDA pruža najbolji rezultat od 4,7% pogrešnih klasifikacija (tri zuba) u prostoru oblika (konkretno, primerci AT-959, Paklenje 16 i ST190) i 6,2% (četiri zuba) u prostoru forme (AT-812, AT-959, Paklenje 16 i ST190).

Kod modela **PoluB**, primena LDA metode na manjem uzorku ($n = 34$) daje najbolji rezultat od dva pogrešno opredeljena primerka (Perlek 19 i Oluš 2) u prostoru oblika, odnosno samo jednog (Oluš 2) u prostoru forme. Na većem uzorku ($n = 64$), LDA pristup pruža najbolji rezultat od po 6,2% pogrešnih klasifikacija (četiri zuba) kako prema obliku, tako i prema formi (u oba slučaja su u pitanju molari sa oznakama AT-5899, Paklenje 16, Oluš 2 i ST92).

Kod prvog testiranog modela koji se zasniva na Furijeovim transformacijama (označenog **EFApk-A**), primena LDA metode u okviru manjeg uzorka ($n = 34$) pruža ispravnu klasifikaciju svih molara kada je u pitanju prostor oblika, dok u prostoru forme postiže ispravnu klasifikaciju svih osim jednog molara (Oluš 2). Na većem uzorku ($n = 64$), LDA daje najbolji rezultat od 9,4% pogrešnih klasifikacija (šest zuba) u prostoru oblika (konkretno, radi se o primercima AT-812, AT-959, AT-5899, PN4 i ST190), odnosno 7,8% pogrešno opredeljenih primeraka (pet zuba) u prostoru forme (AT-812, AT-5899, PN4, Kafzeh 15 sin. i ST92).

Kada je u pitanju drugi testirani model zasnovan na Furijeovim transformacijama (**EFApk-B**), najbolji LDA rezultati za manji uzorak ($n = 34$) uključuju jedan pogrešno opredeljeni molar (Oluš 2) u prostoru oblika i dva (Paklenje 16 i Oluš 2) u prostoru forme. Kada je u pitanju prošireni uzorak ($n = 64$), LDA metoda daje najbolji rezultat od 6,2% pogrešno klasifikovanih zuba (četiri primerka) u prostoru oblika (konkretno, u pitanju su M1 primerci ranih neandertalaca AT-812 i AT-5899 i savremenog *Homo sapiens*-a Paklenje 16 i ST190), odnosno 4,7% (tri zuba) u prostoru forme (AT-5899, Paklenje 16, ST190).

Što se tiče kombinovanog modela **FragA**, LDA pristup pruža prilično dobre rezultate u okviru manjeg uzorka ($n = 34$), sa samo jednim pogrešno opredeljenim primerkom (2,9%) u prostoru oblika (CN42175) i 0% pogrešno opredeljenih zuba u prostoru forme. Na većem uzorku ($n = 64$), LDA pristup postiže ispravnu klasifikaciju svih molara u uzorku kada je u pitanju prostor oblika i daje samo jednu pogrešnu klasifikaciju kada je u pitanju prostor forme (M1 neandertalca sa oznakom LQH18 dex.).

Kod modela **FragB**, LDA klasifikacija u okviru manjeg uzorka ($n = 34$) daje sjajne rezultate – postiže ispravnu klasifikaciju svih primeraka M1, kako u prostoru oblika, tako i u prostoru forme. Na proširenom uzorku ($n = 64$), LDA pristup daje po jednu pogrešnu identifikaciju (LQH18 dex.) kako u prostoru oblika, tako i u prostoru forme.

Od dva geometrijska modela koji sadrže isključivo specifične tačke, drugi model (Spec2) se pokazao kao značajno efikasniji u klasifikaciji krunica prvih gornjih molara neandertalaca i anatomski modernih ljudi. U pojedinim analizama se pak ovaj model pokazao i kao efikasniji od nekih modela iz druge dve glavne kategorije (vidi **Tabelu 4, Slike 17 i 18**). Nasuprot tome, model Spec1 je dao najlošije rezultate od svih modela testiranih u ovoj studiji. Sa najmanje 91,2% ispravno opredeljenih molara (Komb1A i Komb4B – prostor forme, na manjem uzorku), može se reći da su svi kombinovani modeli poprilično efikasni u diskriminaciji i klasifikaciji M1 neandertalaca i anatomski modernih ljudi. Ipak, uzevši u obzir ukupne rezultate, model **Komb3A** se pokazao kao najefikasniji među kombinovanim geometrijskim modelima. Dok u okviru manjeg uzorka aplikacija modela Komb3A postiže ispravnu klasifikaciju 97,1% primeraka (33/34) u prostorima oblika i forme, u okviru većeg uzorka ovaj model postiže ispravnu klasifikaciju svih molara (64/64), kako u prostoru oblika tako i u prostoru forme (**Tabela 4, Slika 18**). Oba kombinovana modela koja mapiraju fragmentovane krunice (FragA i FragB), a koja su dizajnirana specifično za potrebe ove studije (tj. ispitivanje taksonomskog afiniteta fosilnog molara BH-6), pokazala su se kao vrlo efikasna u diskriminaciji zuba dveju komparativnih grupa hominina. Štaviše, modeli FragA i FragB spadaju među najefikasnije od svih modela testiranih u ovoj studiji (**Tabela 4, Slike 17 i 18**). Modeli koji sadrže isključivo polutačke (tj. kvantifikuju samo konturu krunice M1) su se takođe pokazali kao prilično efikasni, sa najviše 9,4% pogrešno opredeljenih primeraka (model EFAPk-A u prostoru oblika, na većem uzorku). Kada je u pitanju manji uzorak, modeli Komb3B (prostor forme), EFAPk-A (prostor oblika), FragA (prostor forme) i FragB (prostori oblika i forme) postižu ispravnu klasifikaciju svih primeraka. Na većem uzorku je efikasnost modela FragA–B i dalje velika, dok su modeli Komb3B i EFAPk-A primetno manje efikasni (**Slike 18 i P5**).

Uzevši u obzir sve dobijene rezultate za $\geq 90\%$ opisane totalne varijanse, može se reći da je model **Komb3A** najefikasniji kada je u pitanju klasifikacija kompletnih krunica M1. Kada su u pitanju fragmentovane krunice M1, oba modela koja se zasnivaju na konfiguraciji „Frag” pokazala su se visoko i gotovo podjednako efikasna. S obzirom da na proširenom uzorku jedino model Frag A postiže ispravnu klasifikaciju svih primeraka prema obliku, upravo je ovaj model odabran za sledeću fazu istraživanja.

Poređenjem najboljih rezultata za prostor oblika i forme (**Tabela 4**) može se primetiti da je u 31,25% slučajeva (10/32) primena LDA metode na varijable oblika dala bolje rezultate, dok su u čak 43,75% slučajeva (14/32) rezultati isti za prostor oblika i forme. U 25% slučajeva (8/32) je pak dodavanje varijable veličine (lnCS) dalo nešto veće procenete tačnih klasifikacija molara.

7.2. Taksonomski afinitet fosilnih prvih gornjih molara (M1) sa teritorije Srbije

Na osnovu rezultata prezentovanih u prethodnom poglavlju, taksonomski afinitet kompletnih krunica M1 poreklom iz Pešturine (Pes-3) i Velike Balanice (BH-4) ispitan je primenom geometrijskog modela sa oznakom **Komb3A**, dok je za potrebe ispitivanja taksonomskog afiniteta fragmentovanog molara BH-6 apliciran model **FragA**. Modeli su primenjeni na dva komparativna uzorka. Pored primeraka čiji se taksonomski afinitet ispituje, prvi uzorak obuhvata prve gornje molare pripadnika taksona *Homo neanderthalensis* ($n = 32$) i *Homo sapiens* ($n = 38$). Pored svih zuba uključenih u prvi, drugi uzorak uključuje i molare ranih hominina (#Ish25) i *Homo erectus*-a ($n = 7$). Prilikom sprovođenja diskriminantnih analiza, malobrojni primerci molara ovih dveju grupa hominina su kombinovani sa zubima anatomski modernog čoveka u veću grupu označenu kao „HEHS” ($n = 46$), koju karakteriše primitivan (kvadratasto trapezoidni) oblik krunice M1 (vidi Gómez-Robles et al., 2007). Grabsovi testovi nisu pokazali da postoje statistički značajne ($p < 0,01$) ekstremne vrednosti u okviru odabranih uzoraka, tako da je nadalje sprovedena isplanirana procedura.

7.2.1. Pes-3 i BH-4

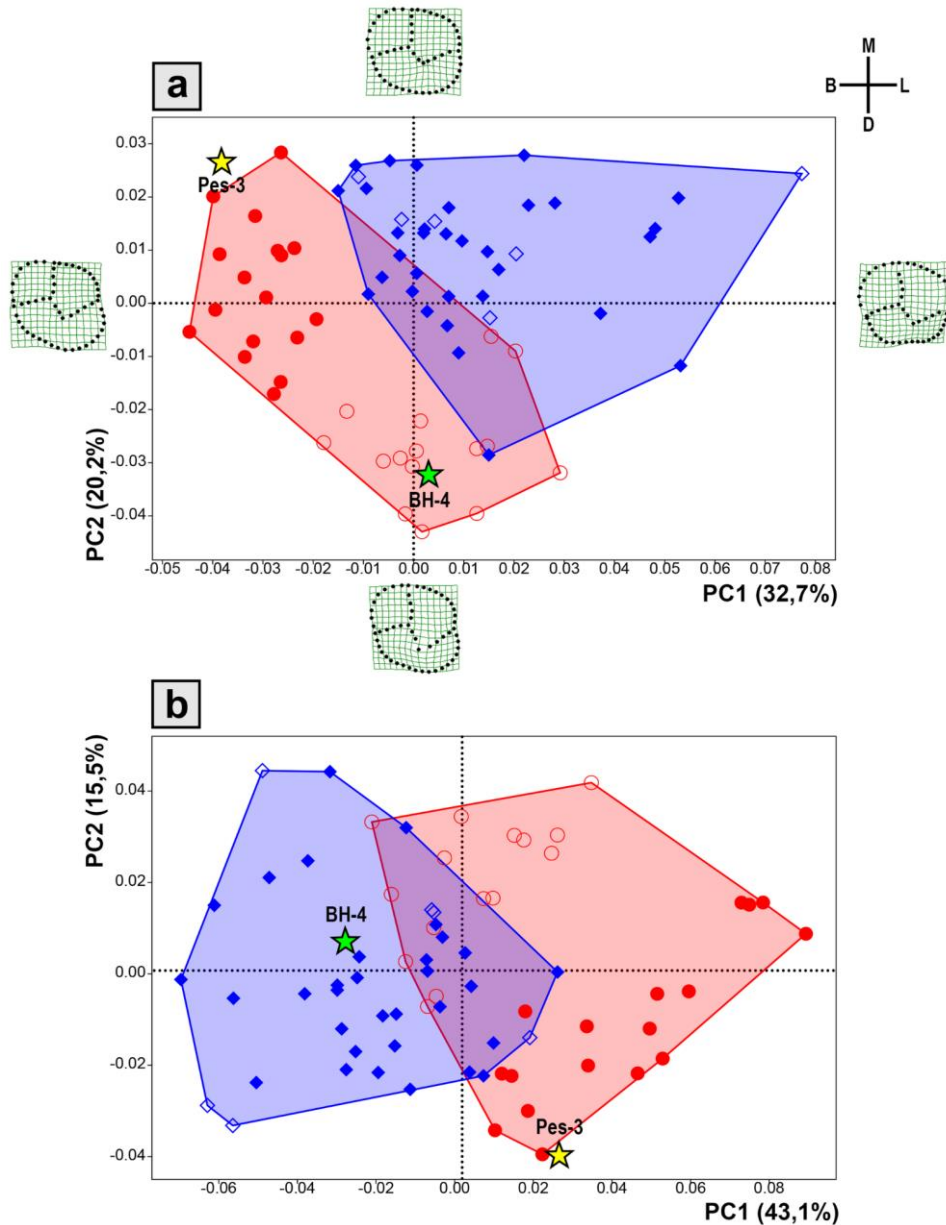
Primena modela Komb3A na manjem uzorku ($n = 72$) pokazala je da se u morfoпростoru koji grade prve dve glavne komponente (PC1 i PC2, koje zajedno opisuju 52,9% totalne varijanse) prema obliku dobro odvajaju M1 neandertalaca i anatomski modernog čoveka (**Slika 19a**). Primerci koji se grupišu na negativnom kraju PC1 imaju romboidni oblik krunice i razvijeni istureni hipokon, dok se na pozitivnom kraju ose grupišu primerci sa trapezoidnom konturom i redukovanim hipokonom. Osa PC2 razdvaja molare sa romboidnim oblikom i relativno malim hipokonom (negativni kraj ose) od onih sa kvadratastim oblikom i relativno velikim hipokonom (pozitivni kraj ose). Rani i kasni neandertalci su jasno odvojeni prema obliku krunice M1. Pes-3 se grupiše sa kasnim, dok se hronološki stariji primerak BH-4 grupiše sa ranim pripadnicima loze neandertalaca; oba primerka nalaze se izvan zona u kojima dolazi do preklapanja distribucija dveju komparativnih grupa hominina. U prostoru forme, gde PC1 i PC2 zajedno opisuju 58,6% ukupne varijanse, postoji nešto izraženije preklapanje komparativnih grupa (**Slika 19b**), a raspored primeraka duž PC1 ose prevashodno ukazuje na razlike u veličini krunica (lnCS). Najveći molari (kasni neandertalci) su grupisani na krajnje desnom delu grafika, a najmanji (*Homo sapiens*) na levom. Primerak Pes-3 se jasno odvoja od distribucije molara anatomski modernog čoveka i grupiše sa kasnim neandertalcima. Sa druge strane, drevniji primerak BH-4 se nalazi u središnjem delu distribucije *H. sapiens*-a, ali u blizini pojedinih primeraka iz podgrupe ranih neandertalaca. LDA pristup (unakrsno proverena klasifikacija) postiže ispravnu klasifikaciju svih molara u uzorku (100%), kako u prostoru oblika, tako i u prostoru forme (**Tabela 5**). Prvi gornji molari Pes-3 i BH-4 su opredeljeni kao neandertalski i prema obliku i prema formi, sa vrlo visokim vrednostima *a posteriori* verovatnoće klasifikacije, koje se kreću između 99 i 100% (vidi **Tabelu 5**). Izračunate vrednosti verovatnoće tipičnosti (**Tabela 5**) pokazuju da primerci Pes-3 i BH-4 ne odstupaju od tipičnog oblika/forme krunice M1 neandertalaca ($p_{tip} > 0,05$). Štaviše, rezultati su konzistentni na svakom kumulativnom broju glavnih komponenti za $\geq 90\%$ obuhvaćene totalne varijanse (pogledati detaljne rezultate LDA klasifikacija prezentovane u **Tabelama P8 i P9**).

Tabela 5. LDA klasifikacija fosilnih primeraka prvih gornjih molara (M1) hominina poreklom sa teritorije Srbije. Skraćenice: NEA = neandertalac (*Homo neanderthalensis*); p_{post} = *a posteriori* verovatnoća, p_{tip} = verovatnoća tipičnosti.

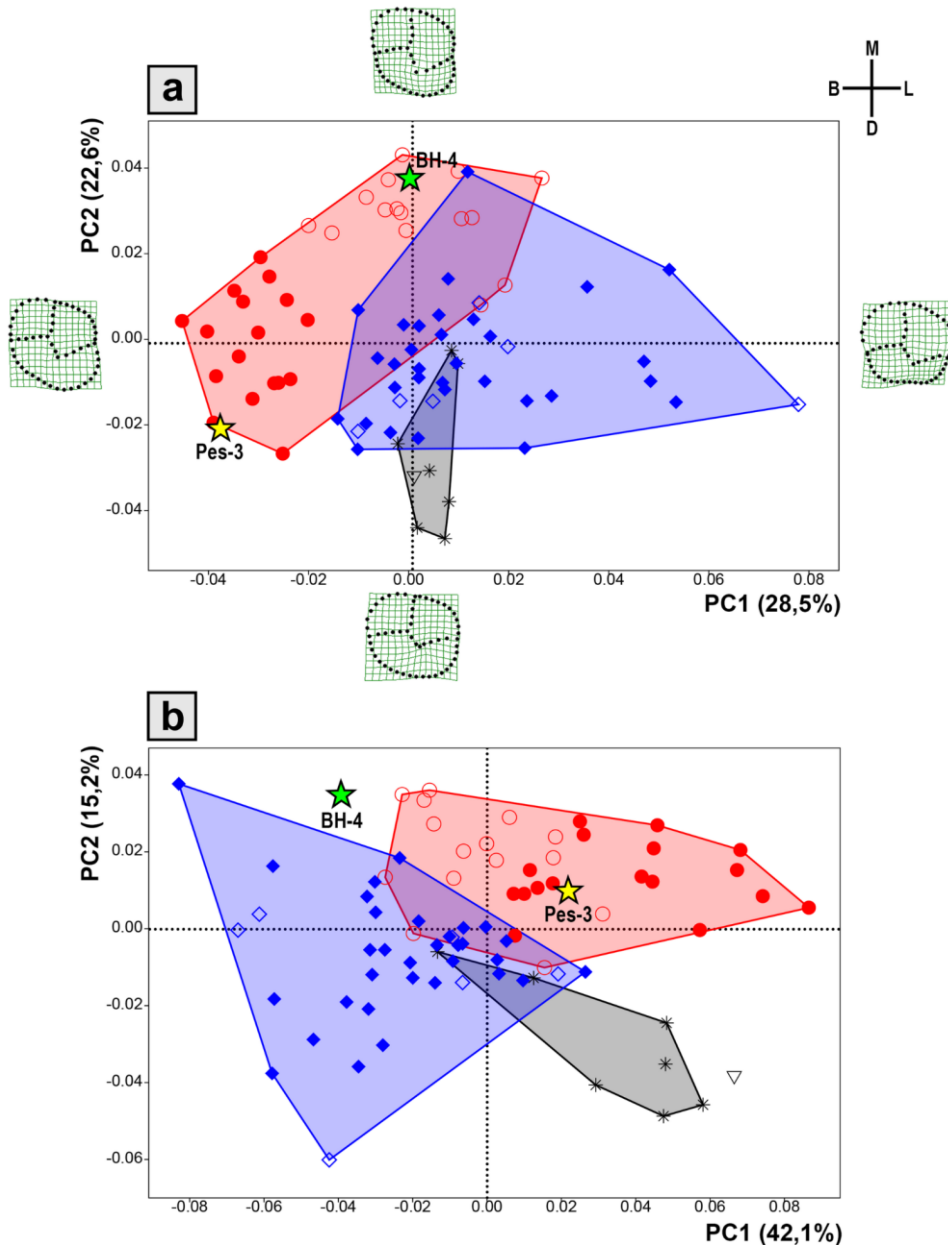
Model	Veličina uzorka	Prostor	Broj korišćenih PC (% opisane varijanse)	% ispravnih klasifikacija	Zub	Klasifikacija	p_{post}	p_{tip}
Komb3A	$n = 72$	oblika	17 (96,16)	100	Pes-3	NEA	0,998	0,253
					BH-4	NEA	1	0,081
		forme	19 (97,92)	100	Pes-3	NEA	0,99	0,071
					BH-4	NEA	1	0,311
	$n = 80$	oblika	15 (94,76)	97,4	Pes-3	NEA	0,995	0,262
					BH-4	NEA	1	0,121
		forme	16 (96,82)	100	Pes-3	NEA	0,996	0,207
					BH-4	NEA	1	0,205
FragA	$n = 71$	oblika	10 (91,87)	98,6	BH-6	NEA	0,999	0,859
		forme	10 (92,53)	98,6	BH-6	NEA	0,998	0,703
	$n = 79$	oblika	20 (98,51)	98,7	BH-6	NEA	1	0,875
		forme	12 (94,71)	97,4	BH-6	NEA	1	0,697

Na proširenom uzorku ($n = 80$), prve dve glavne komponente (koje zajedno opisuju 51,1% ukupne varijanse) vrše dobru separaciju neandertalaca i anatomski modernih ljudi prema obliku M1 (**Slika 20a**). Molari grupisani na negativnom kraju prve ose (PC1) pokazuju romboidnu konturu krunice i relativno razvijeni istureni hipokon, dok se na pozitivnom kraju ose nalaze molari sa trapezoidnom konturom i redukovanom distolingvalnom kvržicom. Druga osa (PC2) razdvaja molare sa kvadratastom konturom (negativni kraj ose) i one sa romboidnom konturom i redukovanim hipokonom (pozitivni kraj ose). I ovde su molari ranih i kasnih neandertalaca jasno odvojeni u morfoprostoru. Primitivniji hominini (#Ish25, *Homo erectus*) su grupisani oko negativne polovine PC2, gde se samo delimično preklapaju sa distribucijom primeraka *H. sapiens*-a. Dok se molar Pes-3 prostorno grupiše sa kasnim pripadnicima taksona *H. neanderthalensis*, molar BH-4 sa grupiše sa ranim neandertalcima; oba primerka se nalaze izvan zona gde dolazi do preklapanja distribucija molara neandertalca i anatomski modernog čoveka. Kada je u pitanju forma krunice M1, prostor konstruisan prvim dvema glavnim komponentama (koje zajedno opisuju 57,3% ukupne varijanse) vrši dobru separaciju grupa hominina, sa malim preklapanjem u centralnoj zoni grafika (**Slika 20b**). Raspored primeraka duž PC1 ose prevashodno ukazuje na razlike u veličinama molara; najkrupniji primerci M1 obuhvataju #Ish25, *H. erectus*-a i kasne neandertalce, dok najmanji pripadaju anatomski modernom čoveku. Pes-3 se nalazi u središnjoj zoni distribucije neandertalaca i prostorno je jasno odvojen od ostalih komparativnih grupa. Pozicija BH-4 je, međutim, manje jasno definisana. Primerak se grupiše sa krunicama M1 ranih neandertalaca i anatomski modernih ljudi u gornjoj levoj zoni grafika. Klasifikacija molara zasnovana na LDA pristupu dala je izuzetne rezultate, sa 97,4% ispravno opredeljenih primeraka u prostoru oblika, odnosno 100% u prostoru forme (**Tabela 5**). Pes-3 i BH-4 su klasifikovani kao neandertalski i prema obliku i

prema formi, sa veoma visokim vrednostima *a posteriori* verovatnoće klasifikacije (99,6–100%; vidi **Tabelu 5**). Vrednosti verovatnoće tipičnosti (**Tabela 5**) pokazuju da primerci ne odstupaju od oblika/forme tipičnog za M1 krunice neandertalaca ($p_{tip} > 0,05$). I ovde su klasifikacije primeraka Pes-3 i BH-4 konzistentne za $\geq 90\%$ obuhvaćene totalne varijanse (pogledati **Tabele P10 i P11**).



Slika 19. Prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) za geometrijski model Komb3A ($n = 72$) u prostoru oblika (a) i prostoru forme (b), sa pozicijama fosilnih primeraka Pes-3 (žuta zvezdica) i BH-4 (zelena zvezdica). Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama dati su u zagradama, a promene oblika krunica M1 duž osa su ilustrovane putem TPS deformacionih mreža. Komparativni uzorak uključuje neandertalce (popunjeni crveni krugovi označavaju kasne, a nepopunjeni rane neandertalce) i anatomske moderne ljude (popunjeni plavi kvadrati označavaju savremene, a nepopunjeni fosilne primerke). B = bukalno, L = lingvalno, M = mezijalno, D = distalno. Deformacione mreže su kreirane u programu tpsRelw ver. 1.70, grafici u PAST 4.05, a čitava ilustracija je kompletirana u Adobe Photoshop CS6 okruženju.



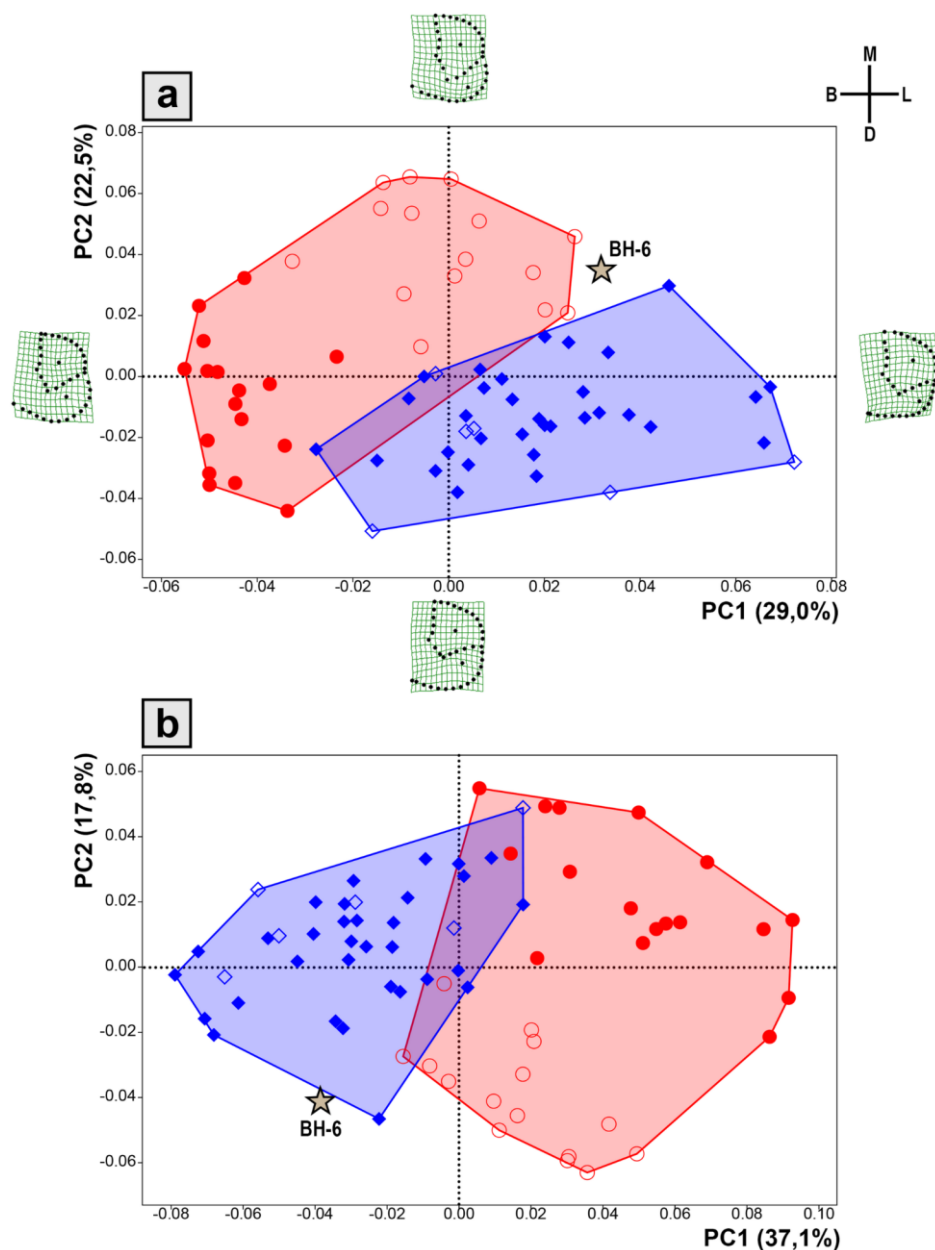
Slika 20. Prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) za geometrijski model Komb3A ($n = 80$) u prostoru oblika (a) i prostoru forme (b), sa pozicijama fosilnih primeraka Pes-3 (žuta zvezdica) i BH-4 (zelena zvezdica). Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama dati su u zagradama, a promene oblika M1 duž osa su ilustrovane putem TPS deformacionih mreža. Crveni krugovi označavaju neandertalce (popunjeni kasne, a nepopunjeni rane), plavi kvadrati anatomski moderne ljude (popunjeni savremene, a nepopunjeni fosilne), crne zvezdice pripadnike taksona *Homo erectus*, a crni trougao označava primerak #Ish25. B = bukalno, L = lingvalno, M = mezijalno, D = distalno. Deformacione mreže su kreirane u programu tpsRelw ver. 1.70, grafici u PAST 4.05, a čitava ilustracija je kompletirana u programu Adobe Photoshop CS6.

7.2.2. BH-6

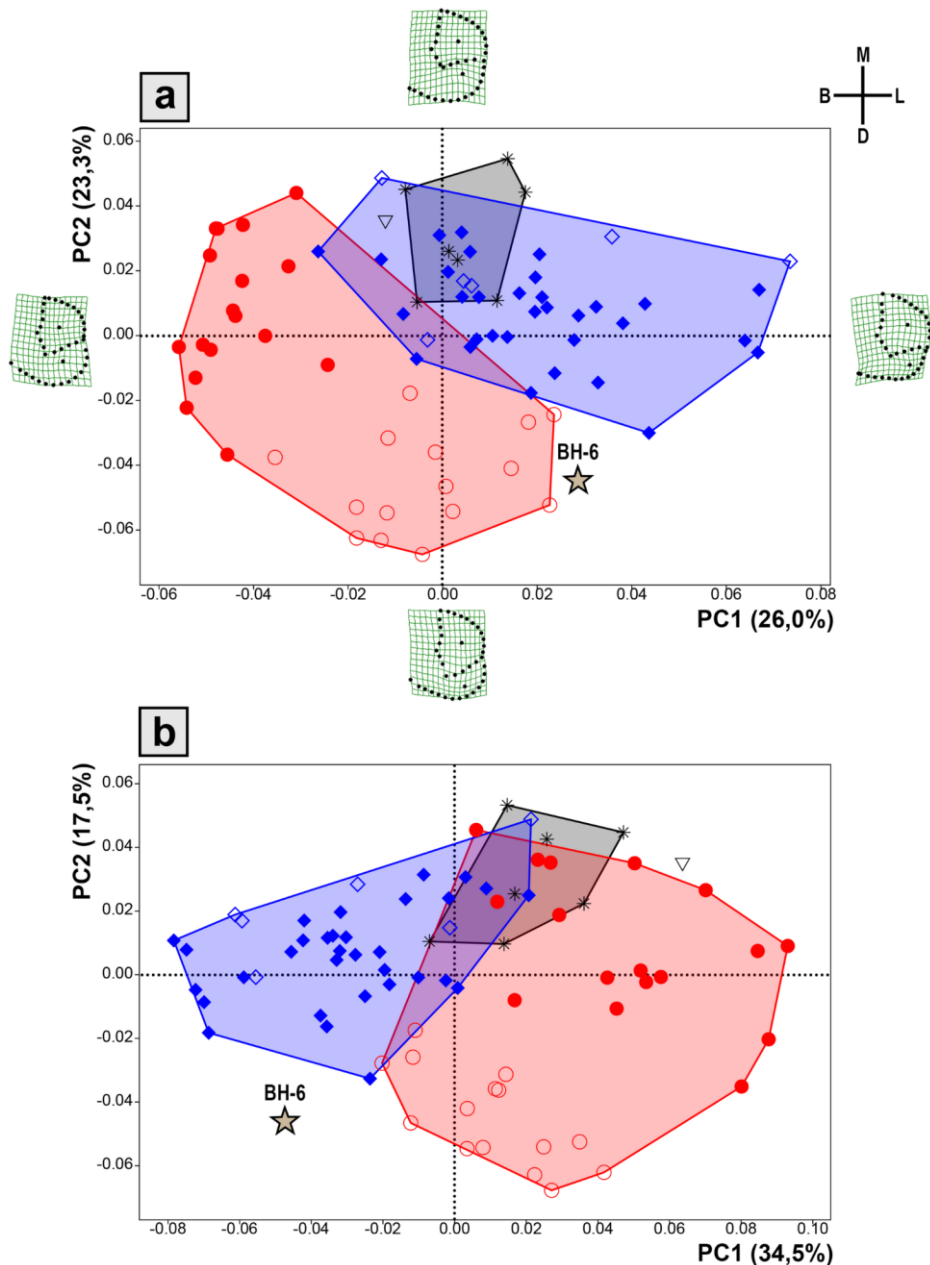
Primena modela FragA na manjem uzorku ($n = 71$) pokazala je da se u morfoпростору koji grade prve dve glavne komponente (PC1 i PC2, koje zajedno opisuju 51,5% ukupne varijanse) prema obliku (dela) krunice M1 jasno razdvajaju grupe neandertalaca i anatomski modernih ljudi (**Slika 21a**). Na negativnom kraju PC1 grupisani su molari sa relativno krupnim hipokonom (u odnosu na protokon) i vrhovima kvržica postavljenim blizu centralnog dela krunice (pretežno molari kasnih neandertalaca), dok su na pozitivnom kraju ose grupisani molari sa relativno malim hipokonom, čiji se vrhovi kvržica nalaze dalje u odnosu na centar krunice (pretežno molari anatomski modernog čoveka). PC2 razdvaja molare sa manje razvijenim hipokonom i konturom koja je očigledno romboidna prema reprezentovanom delu krunice (pozitivni kraj ose) od onih sa većim hipokonom i kvadratastim oblikom konture (negativni kraj ose). Kao i u prethodnim analizama, zapaža se jasna separacija ranih i kasnih pripadnika loze neandertalaca prema obliku krunice M1. Primerak BH-6 se nalazi u gornjoj desnoj zoni PCA grafika, gde se grupiše sa molarima ranih neandertalaca i savremenog *Homo sapiens*-a. U prostoru forme (gde prve dve glavne komponente opisuju 54,9% totalne varijanse) je situacija slična, uz samo nešto izraženije prostorno preklapanje distribucija dveju grupa (**Slika 21b**). PC1 primarno opisuje razlike u veličini krunica M1: najveće krunice pripadaju kasnim neandertalcima, a najmanje anatomski modernom čoveku. Fosilni primerak BH-6 se nalazi u donjoj levoj zoni grafika, okružen primercima savremenog čoveka i ranih neandertalaca. Aplikacija LDA metode vrši ispravnu klasifikaciju 98,6% primeraka u komparativnom uzorku, kako u prostoru oblika tako i u prostoru forme (**Tabela 5**). BH-6 je opredeljen kao neandertalac sa visokim vrednostima *a posteriori* verovatnoće klasifikacije, kako u prostoru oblika (99,9%) tako i u prostoru forme (99,8%). Vrednosti verovatnoće tipičnosti (**Tabela 5**) ukazuju na to da očuvani deo krunice BH-6 ne odstupa značajno od oblika/forme koji je tipičan za M1 krunice neandertalaca ($p_{tip} > 0,05$). Takođe, klasifikacije ovog fragmentovanog molara su konzistentne za $\geq 90\%$ obuhvaćene totalne varijanse (pogledati **Tabele P12 i P13**).

Kada je u pitanju veći uzorak ($n = 79$), prve dve glavne komponente u prostoru oblika (koje kombinovano opisuju 49,3% totalne varijanse) takođe pružaju jasnu separaciju neandertalaca i anatomski modernih ljudi (**Slika 22a**). Molari koji se grupišu na negativnom kraju PC1 (kasni neandertalci) imaju prošireni hipokon i centralno pomerene vrhove kvržica, dok se na pozitivnom kraju grupišu molari sa manje razvijenim hipokonom i vrhovima kvržica udaljenijim od centra krunice (*Homo sapiens*). Na negativnom kraju PC2 nalaze se molari sa skromnijom veličinom hipokona, ali evidentno romboidnom konturom (uglavnom rani neandertalci), dok se na pozitivnom kraju nalaze molari sa razvijenijim hipokonom i kvadratastom konturom (rani hominini, *Homo erectus*, *H. sapiens*). Molari ranih hominina (#Ish25) i *H. erectus*-a se grupišu sa primercima anatomski modernog čoveka i prostorno su odvojeni od distribucije neandertalaca. Rani i kasni pripadnici loze neandertalaca okupiraju distinktivne zone PCA grafika. Što se tiče forme krunice M1, prostor koji grade PC1 i PC2 (kumulativno opisuju 52% totalne varijanse) pokazuje nešto izrazitije preklapanje u distribucijama grupa hominina (**Slika 22b**). Raspored primeraka duž prve ose prevashodno ukazuje na razlike u veličini; najkrupniji zubi obuhvataju #Ish25, pojedine primerke *H. erectus*-a i kasnih neandertalaca, dok primerci najmanjih dimenzija pripadaju *H. sapiens*-u. BH-6 se nalazi u donjem levom kvadrantu grafika, u blizini pojedinih primeraka iz podgrupa savremenog *H. sapiens*-a i ranog neandertalca (**Slika 22b**). LDA pristup vrši ispravnu klasifikaciju 98,7% zuba u prostoru oblika, odnosno 97,4% u prostoru forme (**Tabela 5**). BH-6 je opredeljen kao neandertalac prema obliku i prema formi sa veoma visokim vrednostima *a posteriori* verovatnoće klasifikacije (u oba slučaja iznosi 100%; vidi **Tabelu 5**). Štaviše,

odgovarajuće vrednosti verovatnoće tipičnosti (**Tabela 5**) pokazuju da očuvani deo krunice BH-6 ne odstupa od oblika/forme tipičnog za M1 krunice neandertalaca ($p_{tip} > 0,05$). I na ovom uzorku su klasifikacije primerka BH-6 konzistentne za $\geq 90\%$ obuhvaćene totalne varijanse (pogledati **Tabele P14 i P15**).



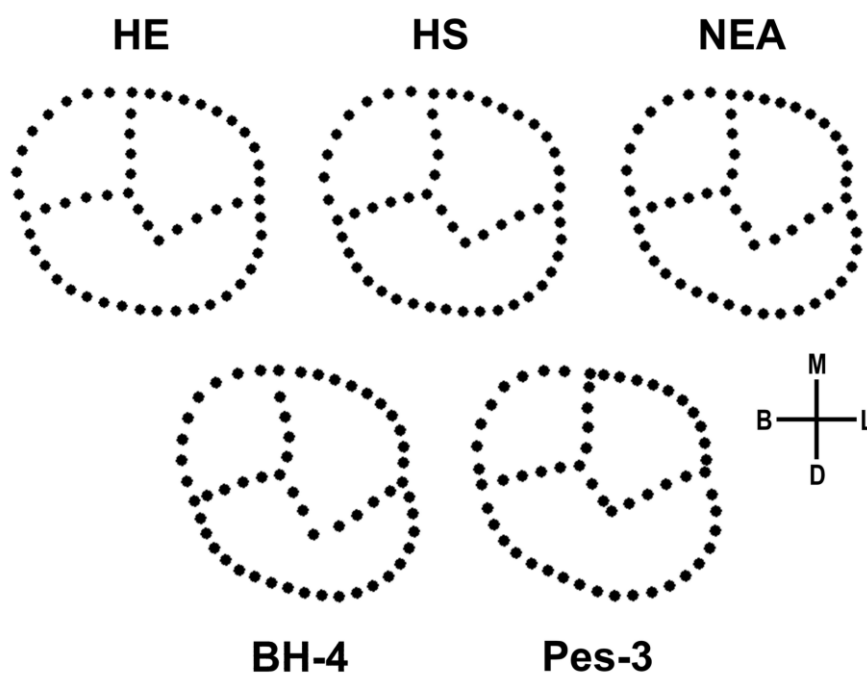
Slika 21. Prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) za geometrijski model FragA ($n = 71$) u prostoru oblika (a) i prostoru forme (b), sa naznačenom pozicijom fosilnog primerka BH-6 (braon zvezdica). Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama dati su u zagradama, a promene oblika M1 duž osa su ilustrovane putem TPS deformacionih mreža. Komparativni uzorak uključuje neandertalce (popunjeni crveni krugovi označavaju kasne, a nepopunjeni rane) i anatomske moderne ljude (popunjeni plavi kvadrati označavaju savremene, a nepopunjeni fosilne). B = bukalno, L = lingvalno, M = mezijalno, D = distalno. Deformacione mreže su kreirane u programu tpsRelw ver. 1.70, grafici u PAST 4.05, a čitava ilustracija je kompletirana u Adobe Photoshop CS6 okuženju.



Slika 22. Prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) za geometrijski model FragA ($n = 79$) u prostoru oblika (a) i prostoru forme (b), sa naznačenom pozicijom fosilnog primerka BH-6 (braon zvezdica). Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama dati su u zagradama, a promene oblika M1 duž osa su ilustrovane putem TPS deformacionih mreža. Crveni krugovi označavaju neandertalce (popunjeni kasne, a nepopunjeni rane), plavi kvadrati anatomski moderne ljude (popunjeni savremene, a nepopunjeni fosilne), crne zvezdice pripadnike taksona *Homo erectus*, a crni trougao označava primerak #Ish25. B = bukalno, L = lingvalno, M = mezijalno, D = distalno. Deformacione mreže su kreirane u programu tpsRelw ver. 1.70, grafici u PAST 4.05, a čitava ilustracija je kompletirana u programu Adobe Photoshop CS6.

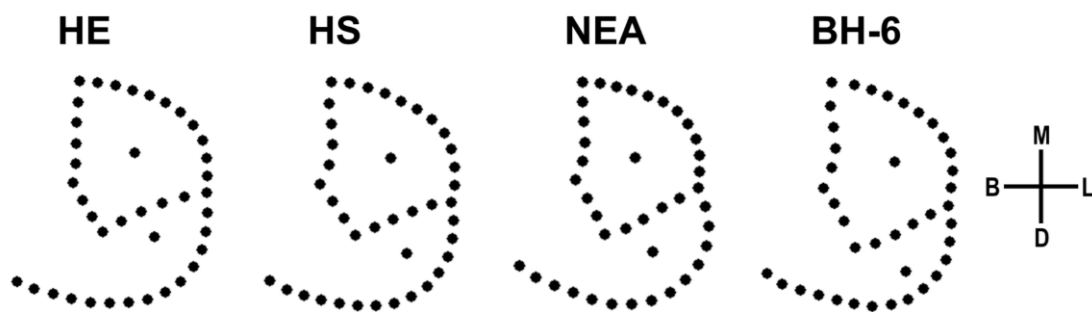
7.3. Srednji oblici krunice M1

Srednji oblici (konsenzus konfiguracije) krunice M1 za tri komparativne grupe hominina (*Homo erectus*, *Homo sapiens* i *Homo neanderthalensis*) u poređenju sa oblicima krunica BH-4 i Pes-3 (zasnovani na aplikaciji geometrijskog modela Komb3A) prikazani su na **Slici 23**. *H. erectus* i *H. sapiens* pokazuju gotovo identičan oblik krunice, koji karakteriše kvadratasta okluzalna kontura kod koje distolingvalna kvržica (hipokon) nije naročito isturena. Nasuprot tome, pripadnici loze neandertalaca pokazuju romboidni oblik konture sa isturenim hipokonom. Krunice fosilnih molara Pes-3 i BH-4 takođe pokazuju romboidnu konturu i istureni hipokon (donji red na **Slici 23**), ali se primerci međusobno razlikuju po relativnoj veličini pojedinačnih kvržica; dok Pes-3 pokazuje relativno veliku površinu hipokona a relativno malu površinu protokona, BH-4 pokazuje evidentno prošireni protokon u kombinaciji sa relativno malim hipokonom.



Slika 23. Srednji oblici (konsenzus konfiguracije) krunice M1 za pripadnike taksona *Homo erectus* (HE; $n = 7$), *H. sapiens* (HS; $n = 38$) i *H. neanderthalensis* (NEA; $n = 32$) zasnovani na primeni modela Komb3A, u poređenju sa krunicama fosilnih primeraka BH-4 i Pes-3. Ilustracija kreirana u programima tpsRelw ver. 1.70 i Adobe Photoshop CS6.

Slika 24 prikazuje srednje oblike krunice M1 za tri komparativne grupe u poređenju sa oblikom krunice fragmentovanog molara BH-6; ilustracije su nastale aplikacijom geometrijskog modela FragA. Iako razlike u oblicima nisu tako jasno uočljive kao kada su predstavljene kompletne krunice, reprezentovani delovi krunica upućuju na zaključak da *Homo erectus* i *Homo sapiens* imaju kvadratasti oblik M1, sa hipokonom koji nije naročito isturen u okluzalnoj konturi. Neandertalci pak pokazuju evidentno istureni i relativno krupni hipokon. Oblik očuvanog dela konture primerka BH-6 upućuje na romboidnu krunicu i istureni hipokon; međutim, za razliku od srednjeg oblika M1 za neandertalce, BH-6 ima relativno veliki protokon i mali hipokon.



Slika 24. Srednji oblici krunice M1 za pripadnike taksona *Homo erectus* (HE; $n = 7$), *Homo sapiens* (HS; $n = 38$) i *Homo neanderthalensis* (NEA; $n = 32$) zasnovani na aplikaciji modela FragA, u poređenju sa krunicom BH-6 iz Velike Balanice. Ilustracija kreirana u programima tpsRelw ver. 1.70 i Adobe Photoshop CS6.

7.4. Veličina krunice M1

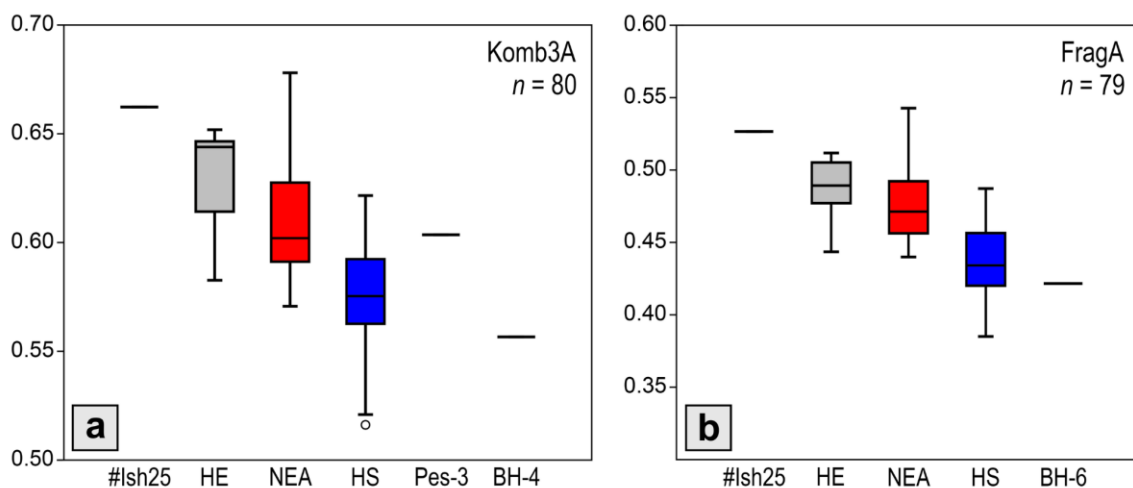
Rezultati NP-MANOVA testova (**Tabela 6**) pokazuju da postoji vrlo jasna distinkcija ($p < 0,001$) između anatomski modernog čoveka (*Homo sapiens*) i druge dve komparativne grupe hominina (*Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*) u veličini krunice M1 izraženoj kao prirodni logaritam veličine centroida (lnCS). Kao što se vidi na **Slici 25a**, iako Pes-3 ulazi u opsege varijacija sve tri komparativne grupe, vrednost lnCS za ovaj primerak najbliža je medijani za uzorak M1 neandertalaca. Krunica Pes-3 je upadljivo manjih dimenzija u odnosu na krunicu M1 ranog hominina sa oznakom #Ish25. Krunice fosilnih molara iz Velike Balanice (BH-4 i BH-6) su izrazito malih dimenzija, što odgovara donjim delovima distribucija vrednosti lnCS za M1 anatomski modernog čoveka (**Slika 25**). Međutim, statistički značajne razlike su identifikovane jedino prilikom komparacija primeraka BH-4 i BH-6 sa uzorkom prvih gornjih molara *H. erectus*-a (**Tabela 7**).

Tabela 6. Rezultati NP-MANOVA analize (Euklidska distanca, 9999 permutacija) lnCS za tri komparativne grupe hominina. Iznad dijagonale su prikazani rezultati (p -vrednosti) za model Komb3A, a ispod dijagonale za model FragA. Statistički značajne p -vrednosti za nivo značajnosti $\alpha = 0,001$ su označene zvezdicom (*). HE = *Homo erectus*, HS = *Homo sapiens*, NEA = neandertalci.

		Komb3A		
Grupa		HE	NEA	HS
FragA	HE		0,0941	0,0001*
	NEA	0,3554		0,0001*
	HS	0,0001*	0,0001*	

Tabela 7. Statistička komparacija lnCS molara iz Pešturine i Velike Balanice sa različitim grupama hominina primenom prilagođene z-skor analize (Scolan et al., 2012; Zanolli, 2013). Granične vrednosti z-skora za nivo poverenja od 95% su -1 i 1 ; vrednosti z-skora koje ukazuju na statistički značajne razlike su označene zvezdicom (*). HE = *Homo erectus*, HS = *Homo sapiens*, NEA = neandertalci, n = veličina uzorka, s = standardna devijacija uzorka, \bar{x} = aritmetička sredina uzorka, z = vrednost prilagođenog z-skora.

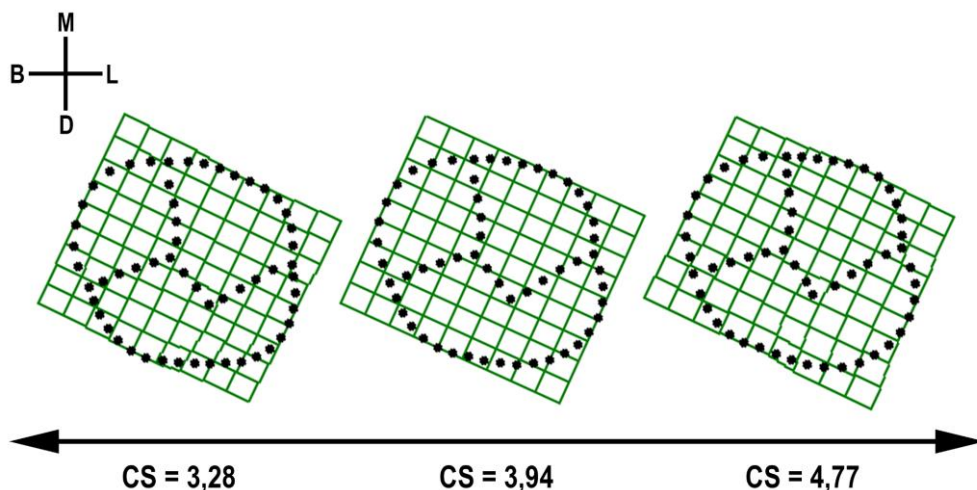
Primerak (lnCS)	HE \bar{x} (s/n)	NEA \bar{x} (s/n)	HS \bar{x} (s/n)
		0,6296 (0,0249/7)	0,6099 (0,0282/32)
Pes-3 (0,6036)	$z = -0,39$	$z = -0,11$	$z = 0,59$
BH-4 (0,5566)	$z = -1,12^*$	$z = -0,91$	$z = -0,36$
BH-6 (0,4216)	0,4875 (0,0231/7)	0,4768 (0,0279/32)	0,4348 (0,0253/38)
	$z = -1,09^*$	$z = -0,95$	$z = -0,25$



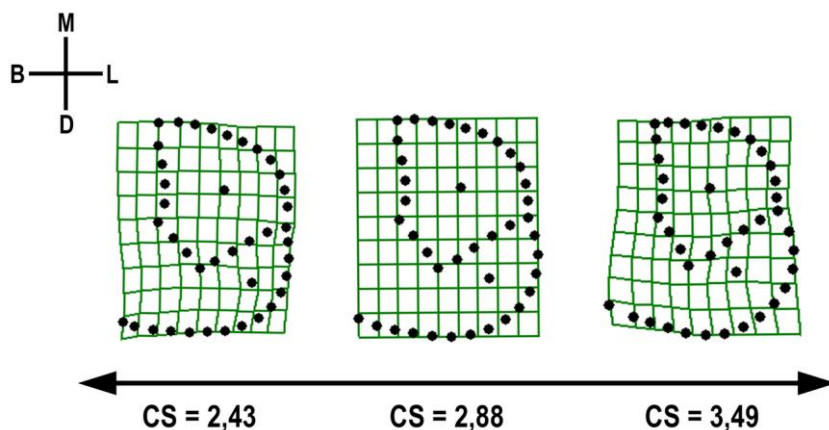
Slika 25. Kutijasti dijagrami za prirodni logaritam veličine centroida (lnCS) na kompletnom uzorku M1 za modele Komb3A (a) i FragA (b). Skraćenice za grupe hominina: HE = *Homo erectus*, HS = anatomski moderan čovek (*Homo sapiens*), NEA = neandertalac (*Homo neanderthalensis*). Grafici su kreirani u programu PAST 4.05 i dodatno obrađeni u programu Adobe Photoshop CS6.

7.5. Alometrija

Multivarijantna regresija Prokrustovih koordinata na lnCS za model Komb3A na kompletnom uzorku ($n = 80$) pokazala je da 6,23% totalne varijanse u obliku krunice prvog gornjeg molara zavisi od razlika u veličini, a permutacioni testovi pokazuju da je ovaj efekat alometrije statistički značajan ($p = 0,0001$). Alometrijske promene oblika krunice M1 prikazane su na **Slici 26**, na kojoj se uočava da sa povećanjem veličine krunice (tj. vrednosti veličine centroida) dolazi do ekspanzije i sve naglašenije isturenosti distolingvalne kvržice (hipokona). Kada je u pitanju model FragA ($n = 79$), efekat alometrije je samo nešto izraženiji (7,84%) i takođe statistički značajan ($p = 0,0001$). I ovde se može zapaziti da sa povećanjem veličine krunice dolazi do ekspanzije hipokona, dok položaj tačaka na vrhovima protokona i hipokona postaje sve bliži centralnom delu krunice (**Slika 27**).



Slika 26. Alometrijske promene oblika krunice M1 za model Komb3A na kompletnom uzorku ($n = 80$), zasnovane na multivarijantnoj regresiji varijabli oblika na prirodni logaritam veličine centroida ($\ln CS$). TPS deformacije mreže ilustruju morfološke varijante povezane sa promenom vrednosti veličine centroida (CS). Prikazana je transformacija oblika od srednje vrednosti CS (centralna slika) ka minimalnoj (levo) i maksimalnoj (desno) veličini. Orijentacija krunice: B = bukalno, L = lingvalno, M = mezijalno, D = distalno. Deformacione mreže su kreirane u programu tpsRegr, dok je sama ilustracija sačinjena u programu Adobe Photoshop CS6.



Slika 27. Alometrijske promene oblika krunice M1 za model FragA na kompletnom uzorku ($n = 79$). Prikazana je transformacija oblika od srednje vrednosti CS (centralna slika) ka minimalnoj (levo) i maksimalnoj (desno). B = bukalno, L = lingvalno, M = mezijalno, D = distalno. Deformacione mreže su kreirane u programu tpsRegr, dok je sama ilustracija sačinjena u Adobe Photoshop CS6 okruženju.

8. Diskusija

Sa izuzetkom najjednostavnijeg (Spec1), može se reći da svi testirani geometrijski modeli vrše dobru diskriminaciju između zuba pripadnika klade neandertalaca i anatomske modernog čoveka, pružajući veoma visoke stope ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija (> 90%). To važi kako za manji uzorak ($n = 34$), gde su među neandertalcima zastupljeni isključivo kasni predstavnici (*Homo neanderthalensis* sensu stricto), tako i za veći ($n = 64$), koji uključuje i rane pripadnike klade neandertalaca sa lokaliteta Atapuerka–Sima de los Huesos (SH) i Pontnevid (*H. neanderthalensis* sensu lato). Rezultati prezentovani u ovoj disertaciji potvrđuju rezultate ranijih studija (npr. Bailey, 2002, 2004; Gómez-Robles et al., 2007; Quam et al., 2009; Martín-Torres et al., 2013; Gómez-Olivencia et al., 2019) koje su pokazale da postoje jasne razlike u obliku i formi krunice M1 pripadnika loza neandertalaca i anatomske modernog čoveka. Iako su razlike u rezultatima između pojedinačnih modela uglavnom male i verovatno barem delimično uslovljene konkretnim strukturama uzoraka, model sa oznakom **Komb3A** se izdvojio kao generalno najbolji među modelima koje u obzir uzimaju kompletno očuvane krunice M1. Dok na manjem uzorku vrši ispravnu klasifikaciju svih osim jednog primerka (konkretno molara savremenog čoveka sa srednjovekovnog lokaliteta Oluš u blizini Kikinde), model Komb3A jedini pruža ispravnu klasifikaciju svih zuba u okviru većeg uzorka, kako u prostoru oblika, tako i u prostoru forme (**Slike 17 i 18**). Konfiguraciju specifičnih tačaka i polutačaka koja je u ovoj disertaciji označena kao „Komb3” po prvi put su aplicirali Xing et al. (2019), ali ovi autori nisu eksplicitno naveli koji su algoritam za klizanje polutačaka koristili. Međutim, Xing et al. (2021) navode da su u svojoj studiji koristili kriterijum minimizacije Prokrustovih distanci (pristup ekvivalentan modelu Komb3A u ovoj disertaciji), dok su Bermúdez de Castro et al. (2021c) pak koristili kriterijum minimizacije energija deformacija (tj. model Komb3B). U ovom kontekstu treba naglasiti da je metoda klizanja polutačaka zasnovana na minimizaciji Prokrustovih distanci ($\min d^2$) u sadašnjoj studiji dala nešto bolje rezultate od metode zasnovane na minimizaciji energija deformacija ($\min BE$), što svakako treba imati u vidu prilikom dizajniranja budućih studija. Konfiguracija Komb3 pored okluzalne konture krunice kvantifikuje i morfološke elemente fisurnog kompleksa (orijentacije glavnih brazdi), čime se okluzalna površina praktično deli na glavne kvržice (tj. parakon, protokon i zajedničku distalnu zonu metakona i hipokona), a poznato je da relativne veličine kvržica predstavljaju koristan parametar za razlikovanje molara različitih taksonomskih grupa hominina (Wood & Engleman, 1988; Bailey, 2002, 2004; Quam et al., 2009). S obzirom da ne uključuje specifične tačke sa oznakama a–d (pogledaj **Tabele 2 i 3**), konfiguracija Komb3 predstavlja dobar pristup u slučajevima gde zbog visokog stepena istrošenosti krunice M1 nije moguće precizno identifikovati vrhove glavnih kvržica (Xing et al., 2019). To omogućuje (u kontekstu paleoantropoloških studija preko potrebnu) ekspanziju komparativnih uzoraka.

Oba modela dizajnirana za fragmentovane krunice M1 (**FragA–B**) pokazala su se kao vrlo efikasna u klasifikaciji predstavnika dve grupe hominina. To prvenstveno pokazuje da čak i oštećene krunice prvih gornjih molara mogu nositi dovoljno geometrijskih informacija da ispitivanje njihovog taksonomskog afiniteta primenom dvodimenzionalne (2D) geometrijske morfometrije zavređuje pažnju istraživača. Konkretnije, rezultati primene konfiguracije „Frag” pokazuju da je dovoljno da bude očuvana praktično samo lingvalna polovina krunice M1 da bi se izvršila ispravna taksonomska identifikacija. Moroni et al. (2018) su takođe pokazali da fragmentovane krunice molara (konkretno DM2) mogu biti korišćene za taksonomsku identifikaciju primenom metoda 2D geometrijske morfometrije.

Konačno, rezultati prezentovane metodološke studije pokazuju da je 2D geometrijska morfometrija i dalje validna u odnosu na kompleksniji trodimenzionalni (3D) pristup. 2D

pristup geometrijsko morfometrijskim analizama M1 hominina je takođe ekonomičniji, s obzirom da komparativni uzorak može da se sastoji od običnih fotografija zuba u okluzalnoj projekciji. Fotografija zahteva dosta pristupačniju i jeftiniju opremu, a fotografisanje i obrada slika oduzima manje vremena od kreiranja μ CT snimaka i segmentacije svakog pojedinačnog primerka. Osim toga, ostaje otvoreno pitanje da li izlaganje dragocenih fosilnih primeraka rendgenskom zračenju oštećuje drevnu DNK (Immel et al., 2016; Wanek & Rühli, 2016), pa bi možda bilo najbolje izbegavati skeniranje nalaza putem mikro-kompjuterizovane tomografije, osim u slučajevima kada je to apsolutno neophodno.

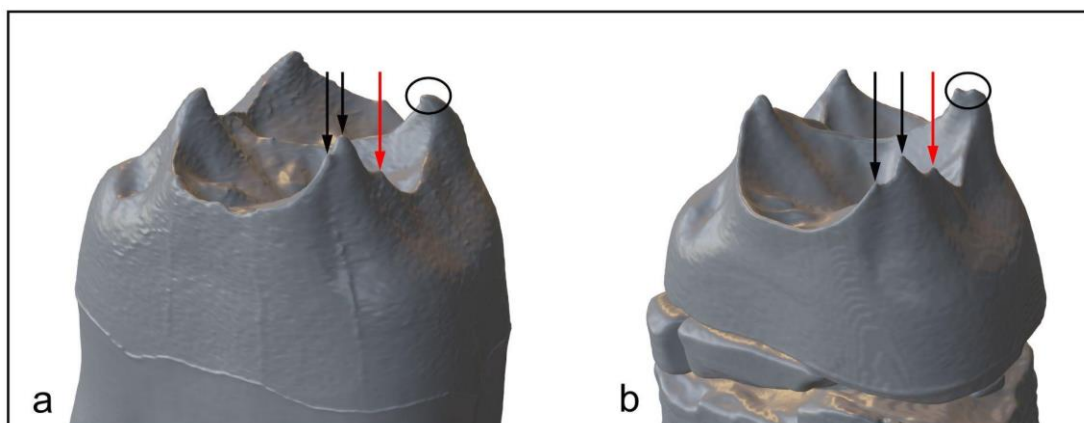
Rezultati ove studije zasnovani na 2D geometrijskoj morfometriji su konzistentni sa ranijim opažanjima koja se tiču morfoloških razlika između prvih gornjih molara neandertalaca i anatomske modernih ljudi. Poznato je da su krunice M1 kasnih neandertalaca specifične po tome što pokazuju romboidnu okluzalnu konturu (gde su lingvalne kvržice pomerene mezijalno u odnosu na bukalne) sa relativno velikim i isturenim hipokonom, relativno mali metakon i relativno malo (zbijeno) unutrašnje okluzalno polje, gde su kvržice orijentisane prema centralnom delu krunice (npr. Bailey, 2002, 2004; Gómez-Robles et al., 2007; Quam et al., 2009; Martínón-Torres et al., 2013). Nasuprot tome, *Homo sapiens* zadržava primitivan (pleziomorfni) oblik krunice M1, prisutan još kod australopitecina i ranih predstavnika roda *Homo*, koji karakteriše kvadratna okluzalna kontura, relativno mali hipokon (koji nije isturen u konturi) i relativno prostrano unutrašnje okluzalno polje (Gómez-Robles et al., 2007; Scott et al., 2018: 311). Prilikom taksonomske klasifikacije izolovanih nalaza M1 treba imati u vidu da odsustvo neandertalskih karakteristika ne implicira nužno i da su u pitanju zubi anatomske modernog čoveka (Scott et al., 2018: 313). S obzirom da *Homo sapiens* zadržava pleziomorfni oblik krunice prvog gornjeg molara, koji se gotovo ne razlikuje od oblika krunice M1 pripadnika taksona *Homo erectus* (vidi **Slike 20a** i **23**), teško je govoriti o nekoj jasnoj distinkciji u obliku M1 između dva taksona (Gómez-Robles et al., 2007).

LDA klasifikacije primerka iz Pešturine (**Pes-3**) nedvosmisleno pokazuju da je u pitanju prvi gornji molar neandertalske individue: *a posteriori* verovatnoća klasifikacije ima veoma visoke vrednosti (95–99%), dok vrednosti verovatnoće tipičnosti ($p_{tip} > 0,05$) dodatno pokazuju da Pes-3 ne odstupa od tipičnog oblika i forme M1 krunice pripadnika loze neandertalaca (**Tabela 5**). Štaviše, položaji primerka Pes-3 na PCA graficima (**Slike 19** i **20**) pokazuju da je prema obliku (romboidna okluzalna kontura, istureni i relativno veliki hipokon) i formi ova krunica najbliža poduzorku kasnih neandertalaca. Ovi rezultati potvrđuju ranije opservacije koje su pokazale da je molar Pes-3 najverovatnije pripadao neandertalcu (Radović et al., 2019a).

Primenom metoda tradicionalne morfometrije, Radović et al. (2019a) su pokazali da Pes-3 ima romboidni oblik krunice (što pokazuje analiza uglova tzv. okluzalnog četvorougla) i upadljivo istureni, relativno krupni hipokon (koji gradi čak 25,2% ukupne okluzalne površine), relativno mali metakon (23,2%) i relativno malo unutrašnje okluzalno polje (gde okluzalni četvorougao obuhvata 25% okluzalne površine).³⁶ Ekspresije nemetričkih karakteristika spoljašne površine krunice ne odstupaju od uzoraka M1 neandertalaca (**Tabela P1**). Neandertalski afinitet molara Pes-3 je nadalje potvrđen volumetrijskom analizom zubnih tkiva, što se posebno odnosi na prisustvo apsolutno i relativno tanke gleđi, za koju je poznato da karakteriše denticije kasnih neandertalaca (Olejniczak et al., 2008). Na gleđno-dentinskom spoju (eng. *enamel-dentine junction*, EDJ) primerak Pes-3 pokazuje prisustvo udvojenog dentinskog roga parakona, kvрге (lat. *tuberculum*) iza parakona, kao i specifični položaj dentinskog roga metakona, koji je

³⁶ Okluzalni četvorougao se formira tako što se pravim linijama povežu vrhovi (apeksi) glavnih kvržica gornjeg molara u okluzalnoj projekciji (Bailey, 2004).

smešten centralno u odnosu na marginalni greben (**Slika 28a**). Ove karakteristike EDJ se pojavljaju češće kod kasnih neandertalaca nego kod drugih grupa hominina (Martin et al., 2017; Ortiz et al., 2017).



Slika 28. Kose meziobukalne projekcije EDJ površina molara Pes-3 (a) i BH-4 (b). Crne strelice označavaju udvojeni dentinski rog parakona, crvene kvrgu pozicioniranu iza parakona, a elipse dentinski rog metakona. Kod primerka Pes-3, dentinski rog metakona je pozicioniran centralno u odnosu na marginalni greben, dok je kod primerka BH-4 dentinski rog metakona udvojen. Modifikovano prema Roksandic et al. (in press-b: Fig. 8) u programu Adobe Photoshop CS6.

Rezultati apsolutnog datovanja (Blackwell et al., 2014; Mihailović et al., 2022a) i analize molara iz Pešturine (prezentovani u ovoj studiji i kod Radović et al., 2019a) predstavljaju nedvosmisleni dokaz prisustva neandertalaca na teritoriji današnje Srbije tokom MIS 5e–5c. S obzirom da fragmentovana mandibula iz Male Balanice (BH-1), datovana na najmanje 397–525 ka (Rink et al., 2013) odnosno u interval MIS 13–11, nema neandertalskih karakteristika (Roksandic et al., 2011), taksonomski status zuba iz Velike Balanice je jako važan za proučavanje mikro- i makro-regionalnih kretanja hominina tokom čibanijskog veka.

LDA klasifikacije primerka **BH-4** iz Velike Balanice pokazuju da je u pitanju zub pripadnika loze neandertalaca sa maksimalnim vrednostima *a posteriori* verovatnoće (100%), dok vrednosti verovatnoće tipičnosti ($p_{tip} > 0,05$) pokazuju da primerak nije atipičan za neandertalce (**Tabela 5**). Na PCA graficima se krunica BH-4 prema svom obliku jasno grupiše sa primercima ranih neandertalaca, pokazujući romboidnu okluzalnu konturu sa isturenim ali relativno malim hipokonom i relativno velikim protokonom (**Slike 19a, 20a**; vidi takođe **Sliku 23**). BH-4 krunica je izrazito mala (**Slika 25**), zbog čega se na PCA graficima koji ilustruju prostor forme ovaj zub grupiše sa najsitnijim krunicama M1 iz poduzorka ranih neandertalaca (Sima de los Huesos) i pojedinim krunicama iz grupe anatomski modernog čoveka (**Slike 19b** i **20b**). Ovakva klasifikacija i karakterizacija M1 primerka BH-4 u potpunosti odgovara rezultatima prethodne studije (Roksandic et al., in press-b).

Roksandic et al. (in press-b) su pokazali da krunica molara BH-4 ima romboidni oblik, a da je međusobni odnos pojedinačnih uglova okluzalnog četvorougla ($C > A > D > B$) tipičan za prve gornje molare neandertalaca (Martínón-Torres et al., 2013).³⁷ Relativni odnos veličina glavnih kvržica molara BH-4 (protokon > parakon > metakon > hipokon) tipičan je za rane neandertalce (SH paleopopulaciju), gornjopaleolitske i savremene pripadnike vrste *Homo sapiens*, a razlikuje se od drugih grupa hominina (*Homo antecessor*, *Homo erectus*, kasni neandertalci i

³⁷ Prateći Bailey (2004), slovo A označava ugao protokona, B ugao parakona, C ugao metakona, a slovo D ugao hipokona.

rani *H. sapiens* iz pećine Kafzeh u Izraelu) kod kojih je hipokon M1 veći ili jednake veličine u odnosu na metakon (Martinón-Torres et al., 2013). Relativna veličina hipokona (17,3%) primerka BH-4 je najbliža srednjim vrednostima za rane neandertalce i anatomski modernog čoveka, a značajno se razlikuje od srednjih vrednosti za M1 uzorke kasnih neandertalaca i vrsta *H. antecessor* i *H. erectus*. Protokon je relativno veliki (34,3%) i najbliži srednjim vrednostima za uzorak ranih neandertalaca. Krunica BH-4 takođe ima relativno malo unutrašnje okluzalno polje (okluzalni četvorougao obuhvata svega 25,3% ukupne okluzalne površine), što odgovara stanju koje zapažamo kod M1 uzoraka ranih (SH) i kasnih neandertalaca (Roksandic et al., in press-b). Ekspresije nemetričkih karakteristika krunice su konzistentne sa stepenima izraženosti koje zapažamo kod M1 uzoraka neandertalaca (**Tabela P1**). Kao i u slučaju fosilnog molara iz Pešturine, na gleđno-dentinskom spoju primerka BH-4 (**Slika 28b**) mogu se zapaziti pojedine specifičnosti koje su potencijalno jedinstvene za neandertalce: udvojeni dentinski rog parakona, prisustvo kvrge iza parakona i udvojenog dentinskog roga metakona (Roksandic et al., in press-b). Kada su u pitanju volumetrijske analize, treba naglasiti da molar BH-4 pokazuje primitivno stanje u vidu apsolutno i relativno debele gleđi (Roksandic et al., in press-b), koje je zajedničko za sve grupe hominina (uključujući i SH paleopopulaciju), osim za kasne neandertalce, koji karakteristično poseduju tanku gleđ molara (Martín-Francés et al., 2020).

Direktno poređenje nalaza M1 iz sloja 3 Velike Balanice je moguće samo sa nekoliko kolekcija čibanijskih hominina sa prostora Evrope: Atapuerka–Sima de los Huesos, Arago, Pontnevid, Štajnhajm, Vizoljano i Petralona. Poput kasnijih neandertalaca, hominini sa lokaliteta Atapuerka–Sima de los Huesos (SH) u Španiji starosti ~430 ka (Arsuaga et al., 2014), Pontnevid u Velsu (~225 ka; Compton & Stringer, 2015) i Štajnhajm u Nemačkoj (320–250 ka; Buzi et al., 2021) pokazuju izvedene karakteristike krunice M1 kao što su romboidna okluzalna kontura, istureni hipokon i relativno malo unutrašnje okluzalno polje (Gómez-Robles et al., 2007). Prvi gornji molari SH hominina pokazuju i relativno male veličine metakona (Martinón-Torres et al., 2013), što je takođe tipično i za kasne neandertalce (Bailey, 2004). U drugim pojedinostima pak pripadnici ovih paleopopulacija odstupaju od morfologije M1 koja je tipična za kasne neandertalce. Poput anatomski modernih ljudi (*Homo sapiens*), SH hominini pokazuju relativno veliki protokon, relativno mali hipokon i apsolutno male veličine krunica prvih gornjih molara (Martinón-Torres et al., 2013). Pontnevid primerci prvih gornjih molara (PN4 i PN12) takođe imaju relativno krupni protokon i mali hipokon, dok M1 krunice Štajnhajm individue pokazuju „samo blagu distenziju” hipokona (Compton & Stringer, 2015: 727). Rezultati analiza predstavljeni u ovoj disertaciji potvrđuju da se krunice M1 pripadnika paleopopulacija sa lokaliteta Sima de los Huesos i Pontnevid, iako suštinski neandertalske prema obliku okluzalne konture, razlikuju od kasnijih neandertalaca po prisustvu relativno velikog protokona, relativno malog hipokona i apsolutno male veličine krunice. Ove razlike su evidentne u prostornoj separaciji ranih i kasnih neandertalaca koja se može uočiti na PCA graficima (npr. **Slika 19a,b**). Kombinacija specifičnog oblika i apsolutno male veličine krunice BH-4 u potpunosti odgovara morfološkom obrascu koji karakteriše krunice M1 ranih neandertalaca (cf. Roksandic et al., in press-b). M1 krunica sa oznakom Vis. 6 sa lokaliteta Vizoljano u Italiji (500–350 ka; Falguères et al., 2008, 2010) pokazuje blago romboidnu konturu, ali i relativni odnos veličina glavnih kvržica (protokon > parakon > hipokon > metakon; Abbazzi et al., 2000) koji ne isključuje mogućnost da je u pitanju zub neandertalca. Dimenzije krunice Vis. 6 (12 × 12,9 mm; Abbazzi et al., 2000: Tab. 2) su veće od dimenzija BH-4 krunice (9,7 × 10,4 mm). Slično prvim gornjim molarima kasnih neandertalaca, krunica M1 sin. fosilne lobanje iz Petralone (Grčka) je krupna (134,5 mm²), pokazuje evidentno romboidnu konturu sa isturenim i relativno velikim hipokonom (23%) i sekvencu protokon > parakon > hipokon > metakon (Roksandic et al., in press-b), što je u skladu sa relativno kasnim

datovanjem primerka (Grün, 1996). Primerci M1 sa lokaliteta Arago u jugoistočnoj Francuskoj (starosti 450–350 ka; Falguères et al., 2004, 2015) pak pokazuju pleziomorfni (kvadrastni) oblik krunice (Gómez-Robles et al., 2007) i pored toga što je neandertalski morfološki signal svakako prisutan na ostalim delovima zubnika ove paleopopulacije (Bermúdez de Castro et al., 2019).³⁸

Prema pojedinim autorima (Gómez-Robles et al., 2011c; Martínón-Torres et al., 2013; Bermúdez de Castro et al., 2017, 2019) krunice M1 pripadnika taksona *Homo antecessor* poreklom iz TD6 horizonta lokaliteta Gran Dolina–Atapuerka (severna Španija) takođe pokazuju romboidni oblik okluzalne konture, relativno malo unutrašnje okluzalno polje, relativno mali metakon, ali relativno veliki i istureni hipokon (*contra* Quam et al., 2009). Zbog toga treba zadržati oprez u interpretaciji karakterističnog oblika krunice M1 kao autapomorfije neandertalaca. S obzirom na veliku drevnost Gran Dolina ostataka (949–772 ka prema Duval et al., 2018, odnosno MIS 21 prema Bermúdez de Castro et al., 2017), geografsku izolovanost (Pirinejsko poluostrvo), kao i činjenicu da su analize dentalnog proteoma pokazale da *H. antecessor* nije direktni predak modernog čoveka i neandertalca (*contra* Bermúdez de Castro et al., 1997) već sestrinska grupa srodna sa pretkom neandertalca, denisovaca i modernih ljudi (Welker et al., 2020), oblik krunice M1 kod neandertalaca i hominina iz Gran Doline je najverovatnije evoluirao nezavisno. U kontekstu srednjeg i kasnog dela pleistocenske epohe, međutim, ni jedna druga grupa hominina osim neandertalaca ne pokazuje izvedeni oblik krunice M1, tako da se svakako može tumačiti kao neandertalski morfološki signal u navedenim hronološkim okvirima.

Rezultati analize fragmentovanog molara **BH-6** su slični onima dobijenim za primerak BH-4. Karakteristike poput oblika distalnog dela konture (koji indicira romboidnu krunicu), relativno velikog protokona, relativno malog a ipak isturenog hipokona (**Slika 24**), kao i male veličine (očuvanog dela) krunice (**Slika 25b**), doprinose tome da se na PCA graficima primerak BH-6 grupiše sa krunicama M1 ranih neandertalaca i savremenog *Homo sapiens*-a (pogledaj **Slike 21** i **22**). Međutim, BH-6 je klasifikovan kao neandertalac sa veoma visokim vrednostima *a posteriori* verovatnoće klasifikacije (99,8–100%) i vrednostima verovatnoće tipičnosti ($p_{tip} > 0,05$) koje ukazuju na to da su oblik i forma krunice ovog zuba tipični za pripadnike loze neandertalaca (**Tabela 5**). S obzirom da nije jasno da li BH-6 predstavlja M1 ili M2, moramo zadržati izvestan oprez u interpretaciji rezultata LDA klasifikacije ovog primerka. Apsolutno mala veličina krunice, a posebno relativna redukcija distalnog dela (hipokona), imaju smisla i u kontekstu interpretacije nalaza BH-6 kao M2, jer je ova klasa zuba kod kasnijih pripadnika roda *Homo* pod snažnim uticajem trenda dentalne redukcije (Martínón-Torres et al., 2007, 2012). Prisustvo (mezo)taurodontizma svakako ide u prilog identifikacije nalaza BH-6 kao pripadnika loze neandertalca (Martínón-Torres et al., 2012), bez obzira na činjenicu da taurodontizam molara nije isključivo vezan za neandertalce.

S obzirom da se Pešturina, Mala i Velika Balanica nalaze na geografski vrlo bliskom prostoru (**Slika 4**) i da pokrivaju vremenski interval od najmanje 400 ka, paleoantropološki nalazi sa ovih lokaliteta otvaraju mogućnost dijahronog posmatranja populacionih promena u regionu centralnog Balkana, a šire i istočnog Mediterana. Rezultati prezentovani u ovoj disertaciji potvrđuju interpretaciju Roksandic et al. (in press-b) prema kojoj je pre oko 300 ka u Velikoj Balanici živela populacija ranih neandertalaca. U okviru pećinskog kompleksa Balanica s toga možemo uočiti smenu ne-neandertalske populacije, koju reprezentuje nalaz BH-1 u Maloj

³⁸ Na primer, nalazi m1 i m2 sa ovog lokaliteta pokazuju kombinovano prisustvo duboke mezijalne jamice i srednjotrigonidnog grebena, što se smatra tipičnim za donje molare neandertalaca (Bermúdez de Castro et al., 2019).

Balanici (moguće pripadnik taksona *Homo bodoensis* sp. nov.), populacijom ranih neandertalaca potvrđenih u sloju 3 Velike Balanice. Ukoliko je taksonomska identifikacija nalaza fragmentovanog molara BH-6 tačna, a s obzirom na činjenicu da ovaj primerak potiče iz statigrafski mlađeg sloja, neandertalci su najverovatnije živeli u Velikoj Balanici i nešto kasnije. Koliko kasnije ostaje za sada nepoznato, barem dok se ne dobiju rezultati apsolutnog datovanja sloja 2b koje je u toku. Nalaz iz Pešturine pak pokazuje da su kasni neandertalci bili prisutni u ovom regionu i tokom kasnijeg dela pleistocenske epohe.

Uopšteno posmatrano, zubi pripadnika Atapuerka–Sima de los Huesos (SH) paleopopulacije su praktično identični zubima kasnijih neandertalaca (Bermúdez de Castro et al., 2019), a u određenim aspektima je njihova morfologija još naglašenije izvedena (Martinón-Torres et al., 2012), zbog čega je SH denticija okarakterisana i kao „hiperneandertalska” (Gómez-Robles, 2019). Neandertalski karakter zuba je dosta manje izražen kod hronološki (450–350 ka) i geografski (jugoistočna Francuska) bliske Arago paleopopulacije, što je navelo pojedine autore na pretpostavku su u Evropi tokom čibanijskog veka koegzistirale barem dve različite loze hominina (Martinón-Torres et al., 2012; Bermúdez de Castro et al., 2019). Potpuno odsustvo neandertalskih karakteristika kod fosila kao što su Čeprano kalvarija iz Italije (430–385 ka; Manzi et al., 2010) i donja vilica iz Male Balanice, svakako idu u prilog takvoj pretpostavci (Roksandic et al., 2018, 2022). Pripadnici loze neandertalaca su na teritoriji današnje jugozapadne Francuske svakako bili prisutni pre 240–190 ka (MIS 7), što potvrđuje morfologija zuba (npr. kombinacija duboke mezijalne jamice i srednjo-trigonidnog grebena na svim molarima) fosilne Montmaurin mandibule (Violet et al., 2018). Donja vilica hominina Pajre 15 iz doline Rone (jugoistočna Francuska) datuje se u MIS 8 ili 7, a morfološki je najbliža ranim neandertalcima sa lokaliteta Sima de los Huesos (Verna et al., 2020). Status čuvene fosilne mandibule iz Mauera kod Hajdelberga u jugozapadnoj Nemačkoj (holotipski primerak vrste *Homo heidelbergensis* Schoetensack 1908), čija je starost procenjena na čak 609 ± 40 ka, odnosno MIS 15 (Wagner et al., 2010), ostaje međutim nejasan; dok neki autori naglašavaju morfološke sličnosti sa neandertalcima (Rosas & Bermúdez de Castro, 1998; Mounier et al., 2009; Bermúdez de Castro et al., 2016), drugi smatraju da primerak Mauer 1 ne pokazuje jasne apomorfije neandertalaca (Rightmire, 2001, 2008). Najnovija digitalna rekonstrukcija tafonomski deformisane fosilne lobanje Štajnhajm iz jugozapadne Nemačke potvrdila je da ova individua (koja se datuje u MIS 9 ili 8) gotovo sigurno pripada lozi neandertalaca (Buzi et al., 2021). Dentalni ostaci prilično ranih pripadnika loze neandertalaca su detektovani i na teritoriji Italije. Pored pomenutog primerka Vis. 6, sa lokaliteta Vizoljano u blizini Trsta potiču i nalazi fragmentovanog korpusa mandibule očuvanog od mezijalne strane alveole za c1 sin. do alveole za m2 dex. (Vis. 2), još četiri izolovana zuba gornje vilice i još tri (za sada neopisana) zubna fragmenata (Cattani et al., 1991; Abbazzi et al., 2000; Mallegni et al., 2002). Ostaci hominina potiču iz slojeva koji se vezuju za MIS 13–10 interval (Falguères et al., 2008, 2010). Iako je jasno da mandibula Vis. 2 ne poseduje apomorfije neandertalaca (Cattani et al., 1991; Roksandic et al., 2018), dentalni materijal pak pokazuje snažan neandertalski morfološki signal (Zanolli et al., 2018). Sa lokaliteta Fontana Ranučo u regionu Lacio potiču četiri izolovana nalaza zuba hominina datovana na pre oko 460 ka, odnosno u MIS 12 (Segre & Ascenzi, 1984; Muttoni et al., 2009), koji takođe imaju dosta sličnosti sa zubima kasnih neandertalaca (Ascenzi & Segre, 1996; Rubini et al., 2014; Zanolli et al., 2018).

Male dimenzije krunica molara BH-4 i BH-6 (**Slika 25**) su konzistentne sa opštim trendom dentalne redukcije koji se može pratiti kod svih kasnijih pripadnika roda *Homo* (Wolpoff, 1971; Sheets & Gavan, 1977; Bermúdez de Castro & Nicolás, 1995; Kaifu, 2006; Wood, 2011: 191; Veneziano et al., 2019) i potencijalno predstavlja posledicu apsolutno i relativno odloženog razvoja bočnih zuba tokom ontogenije (Martinón-Torres et al., 2012). Trend je posebno izražen

kod Atapuerka–Sima de los Huesos paleopopulacije, gde se uočava ekstremna redukcija veličina bočnih zuba i distalnih krvžica drugih i trećih molara (Bermúdez de Castro, 1986; Bermúdez de Castro & Nicolás, 1995; Martín-Torres et al., 2013). SH hominine karakterišu vrlo male apsolutne veličine krunica M1, koje se nalaze unutar opsega varijacije za uzorke anatomske modernog čoveka (Martín-Torres et al., 2013), što se može reći i za veličine molara BH-4 i BH-6 (vidi **Slike 20b, 22b i 25**). Kao i u slučaju SH paleopopulacije, redukcija morfološke kompleksnosti okluzalnih površina koju zapažamo kod primeraka molara iz Velike Balanice (npr. odsustvo dodatnih krvžica u regionu mezijalnog marginalnog grebena krunica BH-4 i BH-6; meziodistalna kompresija i značajna redukcija distalnog dela krunice BH-2) najverovatnije stoji u vezi sa pomenutim trendom dentalne redukcije (Martín-Torres et al., 2007; Williams & Corruccini, 2007; Gómez-Robles et al., 2012). Nasuprot tome, Arago paleopopulaciju karakterišu relativno krupne krunice M1 pleziomorfnog oblika, što je zajedno sa drugim karakteristikama zuba interpretirano kao dokaz prisustva jedne primitivnije paleopopulacije u regionu (Bermúdez de Castro et al., 2019).

Analize multivarijantne regresije varijabli oblika na lnCS su pokazale da postoji mali, ali statistički značajan efekat alometrije unutar analiziranih uzoraka. Sa povećanjem veličine krunice dolazi do relativne ekspanzije i sve naglašenije isturenosti hipokona, čime kvadratista krunica postaje više romboidna (**Slike 26 i 27**). Treba reći da ovakav alometrijski trend najverovatnije predstavlja rezultat činjenice da primerci M1 kasnih neandertalaca – posebno onih poreklom iz Krapine, sa izrazito velikim i isturenim hipokonom, ujedno predstavljaju i najveće krunice u okviru analiziranih uzoraka molara. S obzirom na primarni fokus ove studije (taksonomsku klasifikaciju primeraka M1) i činjenicu da veličina molara može da predstavlja taksonomski važan parametar (Dykes & Pilbrow, 2019), smatramo da dalja razmatranja uočenog efekta alometrije nisu relevantna.

Taurodontizam označava pojavu proširene pulpne komore bočnih zuba (pretežno molara) i račvanja kanala u apikalnom delu, tako da je kod taurodontnih zuba telo produženo, a korenovi su relativno kratki (Byjашковић et al., 2008; Benazzi et al., 2015). Iako se javlja i kod pripadnika drugih loza hominina, taurodontizam je vrlo učestao kod kasnih neandertalaca (Trinkaus, 1978; Dumančić et al., 2001; Cartmill & Smith, 2009: 373; Kupczik & Hublin, 2010). Visoke učestalosti taurodontizma su zabeležene i unutar Sima de los Huesos paleopopulacije, gde čak 61,5% uzorka M1 pokazuje hipotaurodontizam, a pojedine individue pokazuju mezo- (AT-20) i hiperturodontizam (VII) prvih gornjih molara (Martín-Torres et al., 2012). Molari hominina sa lokaliteta Pontnevid uglavnom ispoljavaju hipotaurodontizam (PN1, PN11, PN12 i PN13), ali pojedini primerci (npr. M1 sa oznakom PN4) ispoljavaju mezotaurodontizam (Compton & Stringer, 2015). U svetlu ovih podataka, pojava i ekspresije taurodontizma kod primeraka BH-2, BH-4 i BH-6 odgovaraju rezultatima taksonomske identifikacije ovih zuba kao neandertalaca.

Kada su u pitanju nalazi sekutića iz sloja 3 Velike Balanice, treba naglasiti da izražena labijalna konveksnost (BH-5) i izrazita morfološka robustnost (BH-5, BH-7) odgovaraju tzv. evroazijskom dentalnom obrascu, koji karakteriše sve populacije hominina ranog i srednjeg dela pleistocena Evroazije, kao i kasnopleistocenske neandertalce (Martín-Torres et al., 2007; Bermúdez de Castro et al., 2019). Kombinacija masivnih sekutića i malih molara (BH-4) u Velikoj Balanici odgovara obrascu koji karakteriše kako rane (Bermúdez de Castro, 1986; Bermúdez de Castro & Nicolás, 1995) tako i kasnije neandertalce (Wolpoff, 1971, 1979; Trinkaus, 1978), gde su prednji zubi (sekutići i ocnjaci) relativno krupni u odnosu na bočne (premolare i molare). Izražena labijalna konveksnost krunice I1 (stepen 4–5) vrlo je karakteristična za pripadnike loze neandertalaca i javlja se u visokim učestalostima kako kod

ranih neandertalaca sa lokaliteta Sima de los Huesos (100%), tako i kod kasnih neandertalaca (90,5%); nasuprot tome, 11 uzorci anatomske modernog čoveka pokazuju niske učestalosti (0–11,8%) ove karakteristike (Martín-Torres et al., 2012: Tab. 7). Donji sekutić BH-7 pokazuje samo umereno izraženu labijalnu konveksnost (stepen 3), koja je zastupljena kod 47,4% donjih lateralnih sekutića (i2) SH paleopopulacije, ali je nešto manje učestala kod kasnih neandertalaca (14,3%) i anatomske modernog čoveka (0,7–12,5%) (Martín-Torres et al., 2012: Tab. 16). Visok stepen istrošenosti krunice BH-5 podseća na stanje tipično za kasne neandertalce, kod kojih su prednji zubi obično naglašeno istrošeni (Molnar, 1972; Cartmill & Smith, 2009: 370–372), mada treba napomenuti da je naglašeno trošenje zuba karakteristično za gotovo sve grupe hominina koje su živele pre kasnog dela holocena (Clement et al., 2012). I pored činjenice da nalazi sekutića nisu naročito pogodni za taksonomsku identifikaciju na nivou vrste, možemo reći da morfologija primeraka BH-5 i BH-7 ne isključuje mogućnost da su u pitanju zubi neandertalaca.

Na prostoru Balkanskog poluostrva su nalazi srednjopleistocenskih hominina vrlo retki. Iako pitanje taksonomske pripadnosti čuvenog nalaza gotovo kompletne fosilne lobanje iz pećine Petralona u blizini Soluna nije do kraja razrešeno (Harvati, 2016), postoji mogućnost da je u pitanju pripadnik loze neandertalaca, na šta posebno ukazuju detalji facijalne morfologije (Dean et al., 1998; Harvati et al., 2009; Freidline et al., 2012; videti pregled u Roksandic et al., 2018). Starost kranijuma iz Petralone je određena na 250–150 ka (Grün, 1996), mada ovaj fosil može biti i dosta stariji, do ~670 ka (Harvati et al., 2009). Fosilna lobanja Apidima 2 (LAO 1/S2) sa juga Peloponeza (Grčka), koja je nedavno datovana na više od 170 ka pre sadašnjosti (MIS 6), pokazuje izvedenu morfologiju neandertalaca dosta ubedljivije (Harvati et al., 2011, 2019). Karakteristike poput specifičnog oblika supraorbitalnog torusa, prednje pozicije korena nosa, „natečenog” izgleda infraorbitalnog regiona, morfologije donje ivice nosnog otvora i specifičnog (tzv. *en bombe*) oblika neurokranijuma u okcipitalnoj projekciji nedvosmisleno pokazuju da je lobanja Apidima 2 pripadala ranom neandertalcu (Harvati et al., 2019). Sa druge strane, fragment potiljičnog dela neurokranijuma Apidima 1 (LAO 1/S1) je datovan na pre oko 210 ka (MIS 7) i pokazuje tipično modernu globularnu morfologiju uz potpuno odsustvo neandertalskih karakteristika, što ovaj nalaz čini potencijalno najranijim predstavnikom vrste *Homo sapiens* izvan prostora Afrike (Harvati et al., 2019; *contra* Rosas & Bastir, 2020). Ukoliko je ova interpretacija tačna, fosilni zapis iz Apidime pokazuje da su dve različite loze hominina (*H. sapiens* i *H. neanderthalensis*) bile prisutne na Balkanu tokom kasnijeg dela čibanijskog veka i da su barem jednom zamenile jedna drugu kao dominantna grupa u regionu (Delson, 2019). To bi takođe značilo da je *H. sapiens* bio prisutan na Balkanu nekih 170 000 godina pre najranije pojave gornjopaleolitskih modernih ljudi u Evropi (Hublin et al., 2020; Fewlass et al., 2020).

Mihailović et al. (2022b) su pokazali da su tokom kasnijeg dela čibanijskog veka postojale jasne kulturne konekcije između područja centralnog Balkana i Levanta. Prema autorima, artefakti od okresanog kamena pronađeni u slojevima 2a–2c Male Balanice i 3a–3c Velike Balanice pokazuju izraziti jabrudijenski karakter i nalaze bliske paralele sa lokalitetima Tabun, Mislja i Kesem u Izraelu, El Kovm u Siriji i Karain u Turskoj. Jabrudijen je jedan od tri facijesa tzv. ašelo-jabrudijenskog kulturnog kompleksa, koji označava kraj donjeg paleolita na prostoru Levanta i hronološki je mlađi od ašela, a stariji od musterijena (Barkai & Gopher, 2013). Jabrudijen karakteriše velika zastupljenost debelih posttruški retuširanih strmim Kina (fra. *Quina*) retušem (Barkai et al., 2003), što je karakteristično i za skupove nalaza sa Balanice. U tehničar okresivanja, sličnost se ogleda u pojavi jezgara na oblucima i debelim odbicima sa kojih su okresivani odbici sa „prirodnim” hrptom – koji su korišćeni odmah (bez dalje pripreme) ili su upotrebljavani kao podloga za izradu Kina posttruški. Za jabrudijen i artefakte pećinskog

kompleksa Balanica zajednička je i sporadična pojava musterijenskih šiljaka i dvostrukih postruški retuširanih Kina retušem (fra. *limaces*) koje su obično zašiljene na oba kraja (Mihailović et al., 2022b; D. Mihailović, usmena komunikacija). Nalazišta ašelo-jabrudijenskog kulturnog kompleksa na Levantu se generalno datuju u interval od pre ~400–200 ka (Gopher et al., 2010; Falguères et al., 2016), što odgovara datumima zabeleženim u Maloj (271–208 ka) i Velikoj Balanici (369–211 ka). Sličnosti materijalnih kultura između ovih geografski udaljenih područja mogu se interpretirati kao posledica kulturne transmisije, ali i populacionih kretanja odnosno migracija hominina (Mihailović et al., 2022b). Zato bi bilo važno uporediti fosilne ostatke hominina iz Velike Balanice sa odgovarajućim materijalom iz ašelo-jabrudijenskih slojeva na Levantu. Pećina Kesem u blizini Tel Aviva (Izrael) iznedrila je brojne primerke zuba hominina pronađenih u asocijaciji sa ašelo-jabrudijenskim artefaktima, poreklom iz stratigrafske sekvence datovane na pre oko 420–200 ka (Falguères et al., 2016; Weber et al., 2016). Hershkovitz et al. (2011) su inicijalno pokazali da je dentalni materijal iz Kesema najbliži zubima ranih modernih ljudi sa lokaliteta Skul i Kafzeh (iako je podvučeno da mnoge od detektovanih sličnosti najverovatnije predstavljaju pleziomorfije), dok su kasnije analize pak naglašavale morfološke sličnosti sa zubima neandertalaca (Fornai et al., 2016; Weber et al., 2016). Sa izuzetkom jednog primerka gornjeg umnjaka (Hershkovitz et al., 2011) – koji nije naročito pogodan za taksonomsku identifikaciju na nivou vrste, direktna komparacija dentalnog materijala iz Kesema i Velike Balanice na žalost nije moguća (pošto su očuvane različite klase zuba). U pećini Karain E na jugu Anadolije (Turska) su pronađeni brojni ostaci hominina, koji potiču iz više stratigrafskih slojeva. Dentalni ostaci otkriveni 1949. i 1986. godine (među kojima i primerak M1 sin.) nažalost nisu detaljno objavljeni, ali je moguće da su u pitanju ostaci neandertalaca (Aytek & Harvati, 2016). Iz sloja III.2 sa musterijenskim artefaktima, koji je datovan na 250–200 ka, potiču kranio-dentalni i postkranijalni ostaci više individua, uključujući i jednu donju vilicu (Otte et al., 1998). Iako ni ovi ostaci do danas nisu detaljnije publikovani, pojedine morfološke karakteristike (npr. odsustvo obratka, oblik mandibularne simfize, karakteristična prednja dispozicija sekutića, posteriorna pozicija *foramen mentale*, retromolarni prostor) pokazuju da je mandibula najverovatnije pripadala neandertalcu (Otte et al., 1998). Dva kičmena pršljena i dijafiza femura hominina su pronađeni u okviru horizonta III.3, starosti između 250–200 ka i 350–300 ka (tj. MIS 9–7), u asocijaciji sa okresanim kamenim artefaktima koji pokazuju karakteristike ašelo-jabrudijenskog kulturnog kompleksa (Otte et al., 1998; Aytek & Harvati, 2016). Rezultati analiza fragmentovanog femura nisu konkluzivni (Chevalier et al., 2015), tako da ostaje nejasno da li su u sloju III.3 pećine Karain doista prisutni ostaci neandertalaca. Iako postoji mogućnost da ostaci iz Kesema, kao i nešto mlađi ostaci iz Karaina, predstavljaju neandertalce, fosilni nalazi iz sloja 3 Velike Balanice (posebno ostaci individue BH-3/BH-4) su za sada najraniji konkretni zapis prisustva neandertalaca na području istočnog Mediterana.

Mogućnost hibridizacije se takođe mora (barem teorijski) razmotriti kada su u pitanju karakteristike zuba iz Velike Balanice, zato što se smatra da ukrštanje pripadnika različitih vrsta hominina može uticati na dentalnu morfologiju potomaka (Ackermann et al., 2006, 2019; Scott et al., 2018: 297). Imajući u vidu specifičnosti geografskog položaja i biogeografski značaj Balkana, na ovom prostoru se tokom srednjeg i kasnog dela pleistocenske epohe najverovatnije odigravala vrlo dinamična interakcija različitih populacija hominina (Roksandic et al., 2018; Roksandic et al., in press-a; Mihailović, 2020). Dostupni fosilni i paleogenetički podaci nagoveštavaju više potencijalnih talasa migracija i smena različitih taksonomskih grupa hominina. Direktni (paleogenetički) dokazi hibridizacije neandertalaca i modernih ljudi zabeleženi su na lokalitetu Peštera ku Oase, koji se nalazi u rumunskom delu Banata – na severnoj periferiji Balkanskog poluostrva. Paleogenetička analiza fosilne mandible Oase 1

(datovane primenom ^{14}C metode na 42–37 ka cal BP) pokazala je da čak 6–9% njenog genoma vodi poreklo od neandertalaca, što predstavlja najveći udeo neandertalske DNK pronađen kod jedne anatomski moderne individue (Fu et al., 2015). Paleogenetički podaci (Posth et al., 2017; Petr et al., 2020) pak pokazuju da se hibridizacija neandertalaca i modernih ljudi odigravala i tokom srednjeg dela pleistocenske epohe, možda upravo na prostoru Balkana (Roksandic et al., in press-a). Iako nije u potpunosti jasno kako bi dentalni fenotip hibridnih populacija hominina trebalo da izgleda (Ackermann, 2010), hipoteza o ukrštanju je ipak razmatrana u slučaju pojedinih nalaza. Tako su, recimo, „mešovite dentalne karakteristike” kasnopleistocenske populacije sa ostrva Džerzi u Lamanšu (datovane na > 48 ka pre sadašnjosti) interpretirane kao potencijalni signal ukrštanja neandertalaca i modernih ljudi (Compton et al., 2021). I pored toga što su proučavanja na polju razvojne genetike tokom poslednjih nekoliko decenija delimično rasvetlila procese stvaranja i oblikovanja zuba – naročito kod primata (Brasil et al., 2020), još uvek smo daleko od razumevanja genetičke osnove za većinu dentalnih karakteristika. Sa samog stanovišta metodologije, za sada je nemoguće ustanoviti udeo mešanja u morfologiji pojedinačnih fosilnih primeraka. Međutim, učestalosti pojedinih kranio-dentalnih karakteristika (vidi Ackermann, 2010) kod regionalnih grupa hominina na Balkanu (npr. Krapina) i Bliskom Istoku predstavljaju potencijalne morfološke signale hibridizacije (Roksandic et al., in press-a). Iako dostupni arheološki, paleoantropološki i paleogenetički podaci pružaju indikacije da je mešanje različitih populacija hominina na prostoru Balkanskog poluostrva bilo ne samo moguće, već i očekivano – konkretniji dokazi za to još uvek nedostaju. Anatomski moderni *Homo sapiens* je u regionu Balkanskog poluostrva najverovatnije bio prisutan u više navrata pre stalnog naseljavanja Evrope (Harvati et al., 2019), a fosilni nalazi iz Pešturine i Velike Balanice pokazuju da su neandertlaci bili prisutni na Balkanu pre oko 300–100 ka.

9. Zaključak

Rezultati prezentovani u ovoj studiji, zasnovani na primeni metoda dvodimenzionalne (2D) geometrijske morfometrije, potvrdili su ranija zapažanja prema kojima postoji jasna morfološka distinkcija između krunica prvih gornjih molara (M1) neandertalaca (*Homo neanderthalensis* sensu lato) i anatomski modernih ljudi (*Homo sapiens*). Većina od 16 testiranih geometrijskih modela pruža veoma visoke stope ispravnih unakrsno proverenih LDA klasifikacija zuba (preko 90% zuba je ispravno opredeljeno). Ipak, među modelima koji analiziraju kompletno očuvane krunice M1 kao najefikasniji se izdvojio model Komb3A, koji pored okluzalne konture krunice kvantifikuje i orijentacije glavnih brazdi. Modeli dizajnirani za fragmentovane krunice M1 (FragA i FragB) takođe su se pokazali kao prilično efikasni, što navodi na zaključak da ispitivanje taksonomskog afiniteta oštećenih krunica M1 primenom metoda 2D geometrijske morfometrije i te kako treba da zavređuje pažnju istraživača.

U drugoj fazi istraživanja izvršena je taksonomska identifikacija fosilnih primeraka molara iz Pešturine (Pes-3) i Velike Balanice (BH-4 i BH-6) primenom geometrijskih modela Komb3A i FragA. Sva tri molara su vrlo ubedljivo opredeljena kao pripadnici loze (ili klade) neandertalaca. Odlike krunice Pes-3 kao što su relativno velike dimenzije, romboidna okluzalna kontura, relativno mali protokon, upadljivo istureni i relativno veliki hipokon, pokazuju da je ovaj zub morfološki najbliži primercima M1 kasnih neandertalaca; ovakvi rezultati su u skladu sa kasnopleistocenskom datovanjem (122–99 ka) nalaza iz Pešturine. Krunica BH-4 pak pokazuje izrazito male dimenzije, romboidnu okluzalnu konturu, relativno veliki protokon, kao i istureni ali relativno mali hipokon, zbog čega je ovaj zub morfološki najbliži primercima M1 ranih neandertalaca sa lokaliteta Sima de los Huesos i Pontnevid. Morfološke karakteristike drugih nalaza zuba poreklom iz sloja 3 Velike Balanice nisu u suprotnosti sa atribucijom primerka BH-4. Fragmentovana krunica BH-6, poreklom iz stratigrafski mlađeg sloja 2b Velike Balanice, je upadljivo mala, ima relativno veliki protokon i istureni ali relativno mali hipokon, što je ponovo bliže odlikama M1 ranih neandertalaca.

Fosilni materijal poreklom iz Velike Balanice i Pešturine potvrđuje prisustvo neandertalaca na teritoriji današnje Srbije tokom srednjeg i kasnog dela pleistocenske epohe. Ostaci individue BH-3/BH-4 predstavljaju najraniji fosilni zapis koji svedoči o prisustvu neandertalaca na području Balkanskog poluostrva, a verovatno i na širem području istočnog Mediterana. Upadljiva morfološka bliskost BH-4 primerka (starosti 369–211 ka) i Sima de los Huesos uzorka (starosti ~430 ka) se potencijalno može interpretirati kao dokaz vrlo rane ekspanzije neandertalaca sa zapada evropskog kontinenta prema istoku.

I pored relativno malog broja paleoantropoloških ostataka koji dolaze sa ovog područja, skorija istraživanja na teritoriji Balkana dovela su do značajnih saznanja o populacionim kretanjima i evoluciji hominina tokom pleistocena, menjajući neke od duboko ukorenjenih paleoantropoloških paradigmi. Sve brojniji podaci o geološkim, klimatskim, arheološkim i antropološkim promenama u pleistocenu Balkana svakako imaju potencijal da omoguće bolje sagledavanje globalnih procesa. Novi lokaliteti i novi materijali iz Srbije – smeštene u samom srecu Balkana – će nesumnjivo igrati važnu ulogu u budućim istraživanjima.

10. Literatura

- Abbazzi, L., Fanfani, F., Ferretti, M.P., Rook, L., Cattani, L., Masini, F., Mallegni, F., Negrino, F., Tozzi, C., 2000. New Human Remains of Archaic *Homo sapiens* and Lower Palaeolithic Industries from Visogliano (Duino Aurisina, Trieste, Italy). *Journal of Archaeological Science* 27(12): 1173–1186. doi: 10.1006/jasc.1999.0541
- Ackermann, R.R., 2010. Phenotypic traits of primate hybrids: Recognizing admixture in the fossil record. *Evolutionary Anthropology* 19(6): 258–270. doi: 10.1002/evan.20288
- Ackermann, R.R., Rogers, J., Cheverud, J.M., 2006. Identifying the morphological signatures of hybridization in primate and human evolution. *Journal of Human Evolution* 51(6): 632–645. doi: 10.1016/j.jhevol.2006.07.009
- Ackermann, R.R., Arnold, M.L., Baiz, M.D., Cahill, J.A., Cortés-Ortiz, L., Evans, B.J., Grant, B.R., Grant, P.R., Hallgrimsson, B., Humphreys, R.A., Jolly, C.J., Malukiewicz, J., Percival, C.J., Ritzman, T.B., Roos, C., Roseman, C.C., Schroeder, L., Smith, F.H., Warren, K.A., Wayne, R.K., Zinner, D., 2019. Hybridization in human evolution: Insights from other organisms. *Evolutionary Anthropology* 28(4): 189–209. doi: 10.1002/evan.21787
- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘Revolution’. *Italian Journal of Zoology* 71(1): 5–16. doi: 10.1080/11250000409356545
- Albrecht, G., 1992. Assessing the affinities of fossils using canonical variates and generalized distances. *Human Evolution* 7: 49–69. doi: 10.1007/BF02436412
- Aldhouse-Green, S., Peterson, R., 2012. The Excavations at Pontnewydd Cave. In: Aldhouse-Green, S., Peterson, R., Walker, E.A. (Eds.), *Neanderthals in Wales: Pontnewydd and the Elwy Valley Caves*. Oxbow Books, Oxford and Oakville: 68–93. doi: 10.2307/J.CTT1F5G 4QB.14
- Alex, B., Boaretto, E., 2014. Radiocarbon chronology of Pešturina Cave. In: Mihailović, D. (Ed.), *Palaeolithic and Mesolithic Research in the Central Balkans*. Serbian Archaeological Society, Belgrade: 39–49.
- Alex, B., Mihailović, D., Milošević, S., Boaretto, E., 2019. Radiocarbon chronology of Middle and Upper Paleolithic sites in Serbia, Central Balkans. *Journal of Archaeological Science: Reports* 25: 266–279. doi: 10.1016/j.jasrep.2019.04.010
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32–46. doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x
- Arnold, L.J., Demuro, M., Parés, J.M., Arsuaga, J.L., Aranburu, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Luminescence dating and palaeomagnetic age constraint on hominins from Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 67: 85–107. doi: 10.1016/j.jhevol.2013.12.001
- Arsuaga, J.-L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.-M., Carbonell, E., 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362(6420): 534–537. doi: 10.1038/362534a0

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 33(2-3): 219–281. doi: 10.1006/jhev.1997.0133
- Arsuaga, J.L., Villaverde, V., Quam, R., Martínez, I., Carretero, J.M., Lorenzo, C., Gracia, A., 2007. New Neandertal remains from Cova Negra (Valencia, Spain). *Journal of Human Evolution* 52(1): 31–58. doi: 10.1016/j.jhevol.2006.07.011
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L.J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W.D., Quam, R.M., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J.M., Carretero, J.M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martínón-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C.-C., Rodríguez, L., Ortega, A.I., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344(6190): 1358–1363. doi: 10.1126/science.1253958
- Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-Gonzalez, R., Bonmatí, A., Quam, R.M., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112(37): 11524–11529. doi: 10.1073/pnas.1514828112
- Ascenzi, A., Segre, A.G., 1996. Artefacts and human teeth at the Fontana Ranuccio Middle Pleistocene Site (Central Italy). *Anthropologie* 34(1-2): 39–46.
- Athreya, S., Wu, X., 2017. A multivariate assessment of the Dali hominin cranium from China: Morphological affinities and implications for Pleistocene evolution in East Asia. *American Journal of Physical Anthropology* 164(4): 679–701. doi: 10.1002/ajpa.23305
- Aytek, A.İ., Harvati, K., 2016. The Human Fossil Record from Turkey. In: Harvati, K., Roksandic, M. (Eds.), *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human Evolution and its Context*. Springer, Dordrecht: 79–91. doi: 10.1007/978-94-024-0874-4_6
- Bailey, S.E., 2002. *Neanderthal dental morphology: Implications for modern human origins*. PhD dissertation. Arizona State University.
- Bailey, S.E., 2004. A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins. *Journal of Human Evolution* 47(3): 183–198. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.07.001
- Bailey, S.E., Hublin, J.-J. (Eds.), 2007. *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology*. Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-1-4020-5845-5
- Bailey, S.E., Benazzi, S., Souday, C., Astorino, C., Paul, K., Hublin, J.J., 2014. Taxonomic differences in deciduous upper second molar crown outlines of *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* and *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution* 72: 1–9. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.02.008

- Bailey, S.E., Sorrentino, R., Mancuso, G., Hublin, J.J., Benazzi, S., 2020. Taxonomic differences in deciduous lower first molar crown outlines of *Homo sapiens* and *Homo neanderthalensis*. *Journal of Human Evolution* 147: 102864. doi: 10.1016/j.jhevol.2020.102864
- Barkai R., Gopher A., 2013. Cultural and Biological Transformations in the Middle Pleistocene Levant: A View from Qesem Cave, Israel. In: Akazawa, T., Nishiaki, Y., Aoki, K. (Eds.), *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 1. Replacement of Neanderthals by Modern Humans Series*. Springer, Tokyo: 115–137. doi: 10.1007/978-4-431-54511-8_7
- Barkai, R., Gopher, A., Lauritzen, S., Frumkin A., 2003. Uranium series dates from Qesem Cave, Israel, and the end of the Lower Palaeolithic. *Nature* 423(6943): 977–979. doi: 10.1038/nature01718
- Baylac, M., Frieß, M., 2005. Fourier descriptors, Procrustes superimposition, and data dimensionality: An example of cranial shape analysis in modern human populations. In: Slice, D.E. (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. Springer, Boston: 145–165. doi: 10.1007/0-387-27614-9_6
- Becam, G., Verna, C., Gómez-Robles, A., Gómez-Olivencia, A., Albessard, L., Arnaud, J., Frelat, M.A., Madelaine, S., Schwab, C., Souday, C., Turq, A., Balzeau, A., 2019. Isolated teeth from La Ferrassie: Reassessment of the old collections, new remains, and their implications. *American Journal of Physical Anthropology* 169(1): 132–142. doi: 10.1002/ajpa.23798
- Benazzi, S., Fornai, C., Buti, L., Toussaint, M., Mallegni, F., Ricci, S., Gruppioni, G., Weber, G.W., Condemi, S., Ronchitelli, A., 2012. Cervical and crown outline analysis of worn Neanderthal and modern human lower second deciduous molars. *American Journal of Physical Anthropology* 149: 537–546. doi: 10.1002/ajpa.22155
- Benazzi, S., Nguyen, H.N., Kullmer, O., Hublin, J.-J., 2015. Exploring the biomechanics of taurodontism. *Journal of Anatomy* 226(2): 180–188. doi: 10.1111/joa.12260
- Bermúdez de Castro, J.M., 1986. Dental remains from Atapuerca (Spain) I. Metrics. *Journal of Human Evolution* 15(4): 265–287. doi: 10.1016/S0047-2484(86)80054-9
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., 2013. A new model for the evolution of the human Pleistocene populations of Europe. *Quaternary International* 295: 102–112. doi: 10.1016/j.quaint.2012.02.036
- Bermúdez de Castro, J.M., Nicolás, M.E., 1995. Posterior dental size reduction in hominids: the Atapuerca evidence. *American Journal of Physical Anthropology* 96(4): 335–356. doi: 10.1002/ajpa.1330960403
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., Mosquera, M., 1997. A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science* 276(5317): 1392–1395. doi: 10.1126/science.276.5317.1392
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Rosell, J., Blasco, R., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., 2016. Continuity *versus* discontinuity of the human settlement of Europe

between the late Early Pleistocene and the early Middle Pleistocene. The mandibular evidence. *Quaternary Science Reviews* 153: 51–62. doi: 10.1016/j.quascirev.2016.10.010

Bermúdez de Castro, J.M., Martín-Torres, M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., 2017. Twentieth anniversary of *Homo antecessor* (1997-2017): A review. *Evolutionary Anthropology* 26(4): 157–171. doi: 10.1002/evan.21540

Bermúdez de Castro, J.M., Martín-Torres, M., Martínez de Pinillos, M., García-Campos, C., Modesto-Mata, M., Martín-Francés, L., Arsuaga, J.L., 2019. Metric and morphological comparison between the Arago (France) and Atapuerca-Sima de los Huesos (Spain) dental samples, and the origin of Neanderthals. *Quaternary Science Reviews* 217: 45–61. doi: 10.1016/j.quascirev.2018.04.003

Bermúdez de Castro, J.M., Martínez, I., Gracia-Téllez, A., Martín-Torres, M., Arsuaga, J.L., 2020. The Sima de los Huesos Middle Pleistocene hominin site (Burgos, Spain). Estimation of the number of individuals. *The Anatomical Record* 304(7): 1463–1477. doi: 10.1002/ar.24551

Bermúdez de Castro, J.M., Martínez de Pinillos, M., Martín-Francés, L., Modesto-Mata, M., García-Campos, C., Arsuaga, J.L., Martín-Torres, M., 2021a. Dental remains of the Middle Pleistocene hominins from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain): Mandibular dentition. *The Anatomical Record*: 1–16. doi: 10.1002/ar.24840

Bermúdez de Castro, J.M., Martínez de Pinillos, M., Martín-Francés, L., Modesto-Mata, M., García-Campos, C., Arsuaga, J.L., Martín-Torres, M., 2021b. Dental remains of the Middle Pleistocene hominins from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain): Maxillary dentition. *The Anatomical Record*: 1–18. doi: 10.1002/ar.24841

Bermúdez de Castro, J.M., Xing, S., Liu, W., García-Campos, C., Martín-Francés, L., Martínez de Pinillos, M., Modesto-Mata, M., Martín-Torres, M., 2021c. Comparative dental study between *Homo antecessor* and Chinese *Homo erectus*: Nonmetric features and geometric morphometrics. *Journal of Human Evolution* 161: 103087. doi: 10.1016/j.jhevol.2021.103087

Blackwell, B., Chu, S., Chaity, I., Huang, Y.E.W., Mihailović, D., Roksandic, M., Dimitrijević, V., Blickstein, J., Huang, A., Skinner, A.R., 2014. ESR dating ungulate tooth enamel from the Mousterian layers at Pešturina, Serbia. In: Mihailović, D. (Ed.), *Palaeolithic and Mesolithic Research in the Central Balkans*. Serbian Archaeological Society, Belgrade: 21–38.

Boev, Z., Milošević, S., 2020. Late Pleistocene avifauna of the Pešturina Cave (Nišava District, SE Serbia) and its implications for Late Pleistocene refugia on the Central Balkans. *Bulletin of the Natural History Museum (Plovdiv)* 4: 1–14.

Bookstein, F.L., 1989. Principal warps: thin – plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11(6): 567–585. doi: 10.1109/34.24792

Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press, Cambridge. doi: 10.1017/CBO9780511573064

Bookstein, F.L., 1996. Applying landmark methods to Biological Outline Data. In: Mardia, K.V., Gill, C.A., Dryden, I.L. (Eds.), *Image Fusion and Shape Variability*. University of Leeds Press, Leeds: 79–87.

- Bookstein, F.L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: localizing group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1(3): 225–243. doi: 10.1016/s1361-8415(97)85012-8
- Bookstein, F.L., Streissguth, A.P., Sampson, P.D., Connor, P.D., Barr, H.M., 2002. Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage* 15(1): 233–251. doi: 10.1006/nimg.2001.0977
- Bolk, L., 1916. Problems of human dentition. *American Journal of Anatomy* 19(1): 91–148. doi: 10.1002/aja.1000190106
- Brasil, M.F., Monson, T.A., Schmitt, C.A., Hlusko, L.J., 2020. A genotype:phenotype approach to testing taxonomic hypotheses in hominids. *The Science of Nature* 107(5): 40. doi: 10.1007/s00114-020-01696-9
- Breno, M., Leirs, H., Van Dongen, S., 2011. Traditional and geometric morphometrics for studying skull morphology during growth in *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae). *Journal of Mammalogy* 92(6): 1395–1406. doi: 10.1644/10-MAMM-A-331.1
- Browning, S.R., Zhou, Y., Tucci, S., Akey, J.M., 2018. Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic Denisovan admixture. *Cell* 173(1): 53–61. doi: 10.1016/j.cell.2018.02.031
- Bruner, E., Bastir, M., 2009. Landmarks could slide, brains can not: interpreting models of shape variation. *Paleontologia I Evolució, Memòria Especial, Institut Català de Paleontologia, Barcelona* 3: 33. ISBN: 978-84-613-3650-0
- Buckley, L.G., Larson, D.W., Reichel, M., Samman, T., 2010. Quantifying tooth variation within a single population of *Albertosaurus sarcophagus* (Theropoda: Tyrannosauridae) and implications for identifying isolated teeth of tyrannosaurids. *Canadian Journal of Earth Sciences* 47(9): 1227–1251. doi: 10.1139/E10-029
- Buzi, C., Profico, A., Di Vincenzo, F., Harvati, K., Melchionna, M., Raia, P., Manzi, G., 2021. Retrodeformation of the Steinheim Cranium: Insights into the Evolution of Neanderthals. *Symmetry* 13(9): 1611. doi: 10.3390/sym13091611
- Callaway, E., 2016. Oldest ancient-human DNA details dawn of Neanderthals. *Nature* 531(7594): 286. doi: 10.1038/531286a
- Callaway, E., 2019. Siberia's ancient ghost clan starts to surrender its secrets. *Nature* 566(7745): 444–446. doi: 10.1038/d41586-019-00672-2
- Campbell, N.A., 1984. Some Aspects of Allocation and Discrimination. In: van Vark, G.N., Howells, W.W. (Eds.), *Multivariate Statistical Methods in Physical Anthropology*. Springer, Dordrecht: 177–192. doi: 10.1007/978-94-009-6357-3_12
- Cardini, A., Slice, D.E., 2004. Mandibular shape in the genus *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): A preliminary analysis using outlines. *Italian Journal of Zoology* 71(1): 17–25. doi: 10.1080/11250000409356546
- Cartmill, M., Smith, F.H., 2009. *The Human Lineage*. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ. ISBN-10: 0471214914; ISBN-13: 9780471214915

- Cattani, L., Cremaschi, M., Ferraris, M.R., Mallegni, F., Masini, F., Scola, V., Tozzi, C., 1991. Le gisement du Pléistocène moyen de Visogliano (Trieste): restes humains, industries, environnement. *L'Anthropologie* 95(1): 9–36.
- Chevalier, T., Özçelik, K., De Lumley, M.-A., Kosem, B., De Lumley, H., Yalçinkaya, I., Taşkıran, H., 2015. The endostructural pattern of a Middle Pleistocene human femoral diaphysis from the Karain E site (Southern Anatolia, Turkey). *American Journal of Physical Anthropology* 157(4): 648–658. doi: 10.1002/ajpa.22762
- 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., Hublin, J.J., 2019. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature* 569(7756): 409–412. doi: 10.1038/s41586-019-1139-x
- Chen, L., Wolf, A.B., Fu, W., Li, L., Akey, J.M., 2020. Identifying and Interpreting Apparent Neanderthal Ancestry in African Individuals. *Cell* 180(4): 677–687.e16. doi: 10.1016/j.cell.2020.01.012
- Chiari, Y., Claude, J., 2012. Morphometric identification of individuals when there are more shape variables than reference specimens: A case study in Galápagos tortoises. *Comptes Rendus Biologies* 335(1): 62–68. doi: 10.1016/j.crv.2011.10.007
- Churchill, S.E., 2014. *Thin on the Ground: Neanderthal Biology, Archeology, and Ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. doi: 10.1002/9781118590836
- Clement, A.F., Hillson, S.W., Aiello, L.C., 2012. Tooth wear, Neanderthal facial morphology and the anterior dental loading hypothesis. *Journal of Human Evolution* 62(3): 367–376. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.11.014
- Cohen, K.M., Harper, D.A.T., Gibbard, P.L., 2021. ICS International Chronostratigraphic Chart, 2021/07. International Commission on Stratigraphy, IUGS. <http://www.stratigraphy.org> (pristupljeno 14. oktobra 2021)
- Compton, T., Stringer, C., 2015. The morphological affinities of the Middle Pleistocene hominin teeth from Pontnewydd Cave, Wales. *Journal of Quaternary Science* 30(7): 713–730. doi: 10.1002/jqs.2811
- Compton, T., Skinner, M.M., Humphrey, L., Pope, M., Davies, T.W., Parfitt, S.A., Plummer, W.P., Scott, B., Shaw, A., Stringer, C., 2021. The morphology of the Late Pleistocene hominin remains from the site of La Cotte de St Brelade, Jersey (Channel Islands). *Journal of Human Evolution* 152: 102939. doi: 10.1016/j.jhevol.2020.102939
- Condemi, S., 1992. *Les Hommes fossiles de Saccopastore et leurs relations phylogénétiques* (Cahiers de Paléanthropologie). CNRS édition, Paris. ISBN: 2-222-04763-3
- Cope, E.D., 1874. On the homologies and origin of the types of molar teeth in Mammalia educabilia. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 8: 71–89.
- Cope, E.D., 1888. On the tritubercular molar in human dentition. *Journal of Morphology* 2(1): 7–26. doi: 10.1002/jmor.1050020103
- Corti, M., 1993. Geometric morphometrics: An extension of the revolution. *Trends in Ecology and Evolution* 8(8): 302–303. doi: 10.1016/0169-5347(93)90261-M

- Corny, J., Déroit, F., 2014. Technical Note: Anatomic identification of isolated modern human molars: Testing procrustes aligned outlines as a standardization procedure for elliptic Fourier analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 153(2): 314–322. doi: 10.1002/ajpa.22428
- Crevecoeur, I., Skinner, M.M., Bailey, S.E., Gunz, P., Bortoluzzi, S., Brooks, A.S., Burlet, C., Cornelissen, E., De Clerck, N., Maureille, B., Semal, P., Vanbrabant, Y., Wood, B. 2014. First early hominin from central Africa (Ishango, Democratic Republic of Congo). *PLoS ONE* 9(1): e84652. doi: 10.1371/journal.pone.0084652
- Dean, D., Hublin, J.-J., Holloway, R., Ziegler, R., 1998. On the phylogenetic position of the pre-Neanderthal specimen from Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution* 34(5): 485–508. doi: 10.1006/jhev.1998.0214
- de Filippo, C., Meyer, M., Prüfer, K., 2018. Quantifying and reducing spurious alignments for the analysis of ultra-short ancient DNA sequences. *BMC Biology* 16: 121. doi: 10.1186/s12915-018-0581-9
- Dambricourt Malassé, A., Zhang, P., Wils, P., 2018. A new molar in the Middle Pleistocene hominid assemblage of Yanhuidong (Tongzi, South China). *Acta Anthropologica Sinica* 37(1): 1–17. doi: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2018.0001
- Delson, E., 2019. An early modern human outside Africa. *Nature* 571(7766): 487–488. doi: 10.1038/d41586-019-02075-9
- Demuro, M., Arnold, L.J., Aranburu, A., Sala, N., Arsuaga, J.-L., 2019. New bracketing luminescence ages constrain the Sima de los Huesos hominin fossils (Atapuerca, Spain) to MIS 12. *Journal of Human Evolution* 131: 76–95. doi: 10.1016/j.jhevol.2018.12.003
- Деревянко А.П., 2011. *Верхний палеолит в Африке и Евразии и формирование человека современного анатомического типа*. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН. ISBN: 978-5-7803-0207-0
- Dimitrijević, M.D., 1997. *Geology of Yugoslavia*. Geological Institute GEMINI Special Publication, Belgrade. ISBN: 86-7156-016-3
- Doornik, J.A., Hansen, H., 1994. An omnibus test for univariate and multivariate normality. *Economics Working Papers W4 & 91*, Nuffield College.
- Doornik, J.A., Hansen, H., 2008. An Omnibus Test for Univariate and Multivariate Normality. *Oxford Bulletin of Economics and Statistics* 70(s1): 927–939. doi: 10.1111/j.1468-0084.2008.00537.x
- Douka, K., Slon, V., Jacobs, Z., Ramsey, C.B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Mafessoni, F., Kozlikin, M.B., Li, B., Grün, R., Comeskey, D., Deviese, T., Brown, S., Viola, B., Kinsley, L., Buckley, M., Meyer, M., Roberts, R.G., Pääbo, S., Kelso, J., Higham, T., 2019. Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave. *Nature* 565(7741): 640–644. doi: 10.1038/s41586-018-0870-z
- Dryden, I.L., Mardia, K.V., 1998. *Statistical Shape Analysis*. John Wiley and Sons, New York. ISBN: 0471958166

- Dumančić, J., Kaić, Z., Petrovečki, M., 2001. Evaluation of taurodontism in Krapina Neanderthals. In: Brook, A. (Ed.) *Dental Morphology 2001*. Sheffield Academic Press, Sheffield (UK): 111–121. ISBN: 1-84127-289-2
- Durvasula, A., Sankararaman, S., 2020. Recovering signals of ghost archaic introgression in African populations. *Science Advances* 6(7): eaax5097. doi: 10.1126/sciadv.aax5097
- Duval, M., Grün, R., Parés, J.M, Martín-Francés, L., Campaña, I., Rosell, J., Shao, Q., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., 2018. The first direct ESR dating of a hominin tooth from Atapuerca Gran Dolina TD-6 (Spain) supports the antiquity of *Homo antecessor*. *Quaternary Geochronology* 47: 120–137. doi: 10.1016/j.quageo.2018.05.001
- Dykes, S.J., Pilbrow, V.C., 2019. A mathematical landmark-based method for measuring worn molars in hominoid systematics. *PeerJ* 7: e6990. doi: 10.7717/peerj.6990
- Endicott, P., Ho, S.Y.W., Stringer, C., 2010. Using genetic evidence to evaluate four palaeoanthropological hypotheses for the timing of Neanderthal and modern human origins. *Journal of Human Evolution* 59(1): 87–95. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.04.005
- Falguères, C., Yokoyama, Y., Shen, G., Bischoff, J.L., Ku, T.-L., de Lumley, H., 2004. New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *Journal of Archaeological Science* 31(7): 941–952. doi: 10.1016/j.jas.2003.12.008.
- Falguères, C., Bahain, J.-J., Tozzi, C., Boschian, G., Dolo, J.-M., Mercier, N., Valladas, H., Yokoyama, Y., 2008. ESR/U-series chronology of the Lower Palaeolithic palaeoanthropological site of Visogliano, Trieste, Italy. *Quaternary Geochronology* 3(4): 390–398. doi: 10.1016/j.quageo.2008.01.007
- Falguères, C., Bahain, J.-J., Duval, M., Shao, Q., Han, F., Lebon, M., Mercier, N., Perez-Gonzalez, A., Dolo, J.-M., Garcia, T., 2010. A 300–600 ka ESR/U-series chronology of Acheulian sites in Western Europe. *Quaternary International* 223-224: 293–298. doi: 10.1016/j.quaint.2009.10.008
- Falguères, C., Shao, Q., Han, F., Bahain, J.J., Richard, M., Perrenoud, C., Moigne, A.M., de Lumley, H., 2015. New ESR and U-series dating at Caune de l'Arago, France: A key-site for European Middle Pleistocene. *Quaternary Geochronology* 30(B): 547–553. doi: 10.1016/j.quageo.2015.02.006
- Falguères, C., Richard, M., Tombreta, O., Shao, Q., Bahain, J., Gopher, A., Barkai, R., 2016. New ESR/U-series dates in Yabrudian and Amudian layers at Qesem Cave, Israel. *Quaternary International* 398: 6–12. doi: 10.1016/j.quaint.2015.02.006
- Fewlass, H., Talamo, S., Wacker, L., Kromer, B., Tuna, T., Fagault, Y., Bard, E., McPherron, S.P., Aldeias, V., Maria, R., Martisius, N.L., Paskulin, L., Rezek, Z., Sinet-Mathiot, V., Sirakova, S., Smith, G.M., Spasov, R., Welker, F., Sirakov, N., Tsanova, T., Hublin, J.-J., 2020. A ¹⁴C Chronology for the Middle to Upper Palaeolithic Transition at Bacho Kiro Cave, Bulgaria. *Nature Ecology and Evolution* 4(6): 794–801. doi: 10.1038/s41559-020-1136-3
- Freidline, S.E., Gunz, P., Harvati, K., Hublin, J.-J., 2012. Middle Pleistocene human facial morphology in an evolutionary and developmental context. *Journal of Human Evolution* 63(5): 723–40. doi: 10.1016/j.jhevol.2012.08.002

Fornai, C., Bookstein, F.L., Weber, G.W., 2015. Variability of *Australopithecus* second maxillary molars from Sterkfontein Member 4. *Journal of Human Evolution* 85: 181–192. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.05.013

Fornai, C., Benazzi, S., Gopher, A., Barkai, R., Sarig, R., Bookstein, F.L., Hershkovitz, I., Weber, G.W., 2016. The Qesem Cave hominin material (part 2): A morphometric analysis of dm2-QC2 deciduous lower second molar. *Quaternary International* 398: 175–189. doi: 10.1016/j.quaint.2015.11.102

Frost, S.R., Marcus, L.F., Bookstein, F.L., Reddy, D.P., Delson, E., 2003. Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *The Anatomical Record* 275A(2): 1048–1072. doi: 10.1002/ar.a.10112

Fu, Q., Li, H., Moorjani, P., Jay, F., Slepchenko, S.M., Bondarev, A.A., Johnson, P.L., Aximu-Petri, A., Prüfer, K., de Filippo, C., Meyer, M., Zwyns, N., Salazar-García, D.C., Kuzmin, Y.V., Keates, S.G., Kosintsev, P.A., Razhev, D.I., Richards, M.P., Peristov, N.V., Lachmann, M., Douka, K., Higham, T.F., Slatkin, M., Hublin, J.J., Reich, D., Kelso, J., Viola, T.B., Pääbo, S., 2014. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia. *Nature* 514(7523): 445–449. doi: 10.1038/nature13810

Fu, Q., Hajdinjak, M., Moldovan, O.T., Constantin, S., Mallick, S., Skoglund, P., Patterson, N., Rohland, N., Lazaridis, I., Nickel, B., Viola, B., Prüfer, K., Meyer, M., Kelso, J., Reich, D., Pääbo, S., 2015. An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor. *Nature* 524(7564): 216–219. doi: 10.1038/nature14558

Fu, W.J., Carroll, R.J., Wang, S., 2005. Estimating misclassification error with small samples via bootstrap cross-validation. *Bioinformatics* 21: 1979–1986. doi: 10.1093/bioinformatics/bti294

Fuller, J.L., Denehy, G.E., Schuelein, T.M., 2001. *Concise dental anatomy and morphology* (4th edition). University of Iowa, Iowa City. ISBN-13: 9780874141252

Гавела, Б., 1951. Ископавања на палеолитском локалитету Пећина под Јерининим брдом у Грацу код Крагујевца. *Гласник Српске академије наука* 3(2), Београд.

Gavella, B., 1963. О paleolitiku Srbije. *Arheološki Vestnik (Acta archaeologica)* 14(1): 85–99.

Гавела, Б., 1988. *Палеолит Србије*. Музеј у Аранђеловцу у сарадњи са Центром за археолошка истраживања Филозофског факултета у Београду, Аранђеловац–Београд.

Gebo, D.L., 2014. *Primate comparative anatomy*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. ISBN: 1-4214-1489-9

Gómez-Olivencia, A., Carretero, J. M., Arsuaga, J. L., Rodríguez-García, L., García-González, R., Martínez, I., 2007. Metric and morphological study of the upper cervical spine from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 53(1): 6–25. doi: 10.1016/j.jhevol.2006.12.006

Gómez-Olivencia, A., López-Onaindia, D., Sala, N., Balzeau, A., Pantoja-Pérez, A., Arganda-Carreras, I., Arlegi, M., Rios-Garaizar, J., Gómez-Robles, A., 2019. The human remains from Axlor (Dima, Biscay, northern Iberian Peninsula). *American Journal of Physical Anthropology* 172(3): 475–491. doi:10.1002/ajpa.23989

Gómez-Robles, A., 2010. *Análisis de la forma dental en la filogenia humana. Tendencias y modelos evolutivos basados en métodos de morfometría geométrica*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, España.

Gómez-Robles, A., 2019. Dental evolutionary rates and its implications for the Neanderthal–modern human divergence. *Science Advances* 5(5): eaaw1268. doi: 10.1126/sciadv.aaw1268

Gómez-Robles, A., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Margvelashvili, A., Bastir, M., Arsuaga, J.L., Perez-Perez, A., Estebanz, F., Martínez, L.M., 2007. A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape. *Journal of Human Evolution* 53(3): 272–285. doi: 10.1016/j.jhevol.2007.02.002

Gómez-Robles, A., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Prado, L., Sarmiento, S., Arsuaga, J.L., 2008. Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene *Homo*. *Journal of Human Evolution* 55: 627–638. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.03.011

Gómez-Robles, A., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L., 2011a. A geometric morphometric analysis of hominin upper premolars. Shape variation and morphological integration. *Journal of Human Evolution* 61: 688–702. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.09.004

Gómez-Robles, A., Olejniczak, A.J., Martínón-Torres, M., Prado-Simón, L., Bermúdez de Castro, J.M., 2011b. Evolutionary novelties and losses in geometric morphometrics: A practical approach through hominin molar morphology. *Evolution* 65(6): 1772–1790. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01244.x

Gómez-Robles, A., Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Prado-Simón, L., 2011c. Crown size and cusp proportions in *Homo antecessor* upper first molars. A comment on Quam et al. 2009. *Journal of Anatomy* 218(2): 258–262. doi: 10.1111/j.1469-7580.2010.01324.x

Gómez-Robles, A., Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L., 2012. A geometric morphometric analysis of hominin upper second and third molars, with particular emphasis on European Pleistocene populations. *Journal of Human Evolution* 63(3): 512–526. doi: 10.1016/j.jhevol.2012.06.002

Gómez-Robles, A., Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L., 2015. A geometric morphometric analysis of hominin lower molars: Evolutionary implications and overview of postcanine dental variation. *Journal of Human Evolution* 82: 34–50. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.02.013

Gómez-Robles, A., Smaers, J.B., Holloway, R.L., Polly, P.D., Wood, B.A., 2017. Brain enlargement and dental reduction were not linked in hominin evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114(3): 468–473. doi: 10.1073/pnas.1608798114

Gopher, A., Ayalon, A., Bar-Matthews, M., Barkai, R., Frumkin, A., Karkanas, P., Shahack-Gross, R., 2010. The chronology of the late Lower Paleolithic in the Levant based on U–Th ages of speleothems from Qesem Cave, Israel. *Quaternary Geochronology* 5(6): 644–656. doi: 10.1016/j.quageo.2010.03.003

Gorjanović-Kramberger, D., 1901. Der paläolithische Mensch und seine Zeitgenossen aus der Diluvium von Krapina in Kroatien. *Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft in Wien* 31: 164–197.

Gorjanović-Kramberger, D., 1902. Der paläolithische Mensch und seine Zeitgenossen aus dem Diluvium von Krapina in Kroatien II. *Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft in Wien* 32: 189–216.

Gorjanović-Kramberger, D., 1906. *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien. Ein Beitrag zur Paläoanthropologie*. Kreidel: Wiesbaden.

Green, R.E., Krause, J., Briggs, A.W., Maricic, T., Stenzel, U., Kircher, M., Patterson, N., Li, H., Weiwei, Z., Fritz, M.H.-Y., Hansen, N.F., Durand, E.Y., Malaspina, A.-S., Jensen, J.D., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Prüfer, K., Meyer, M., Burbano, H.A., Good, J.M., Schultz, R., Aximu-Petri, A., Butthof, A., Höber, B., Höffner, B., Siegemund, M., Weihmann, A., Nusbaum, C., Lander, E.S., Russ, C., Novod, N., Affourtit, J., Egholm, M., Verna, C., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Ž., Gušić, I., Doronichev, V.B., Golovanova, L.V., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Schmitz, R.W., Johnson, P.L.F., Eichler, E.E., Falush, D., Birney, E., Mullikin, J.C., Slatkin, M., Nielsen, R., Kelso, J., Lachmann, M., Reich, D., Pääbo, S., 2010. A draft sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328(5979): 710–722. doi: 10.1126/science.1188021

Griffiths, H.I., Krystufek, B., Reed, J.M., 2004. *Balkan Biodiversity. Pattern and Process in the European Hotspot*. Springer, Dordrecht. ISBN: 978-1-4020-2854-0

Grubbs, F.E., 1969. Procedures for detecting outlying observations in samples. *Technometrics* 11(1): 1–21. doi: 10.1080/00401706.1969.10490657

Grün, R., 1996. A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid. *Journal of Human Evolution* 30(3): 227–241. doi: 10.1006/jhev.1996.0020

Grün, R., Stringer, C.B., McDermott, F., Nathan, R.P., Porat, N., Robertson, S., Taylor, L., Mortimer, G., Eggins, S.M., McCulloch, M.T., 2005. U-series and ESR analyses of bones and teeth relating to the human burials from Skhul. *Journal of Human Evolution* 49(3): 316–334. doi: 10.1016/j.jhevol.2005.04.006

Guérin, G., Discamps, E., Lahaye, C., Mercier, N., Guibert, P., Turq, A., Dibble, H.L., McPherron, S.P., Sandgathe, D., Goldberg, P., Jain, M., Thomsen, K., Patou-Mathis, M., Castel, J.-C., Soulier, M.-C., 2012. Multi-method (TL and OSL), multi-material (quartz and flint) dating of the Mousterian site of Roc de Marsal (Dordogne, France): Correlating Neanderthal occupations with the climatic variability of MIS 5–3. *Journal of Archaeological Science* 39(10): 3071–3084. doi: 10.1016/j.jas.2012.04.047

Guibert, P., Bechtel, F., Bourguignon, L., Brenet, M., Couchoud, I., Delagnes, A., Delpech, F., Detrain, L., Duttine, M., Folgado, M., Jaubert, J., Lahaye, C., Maureille, B., Texier, J.-P., Turq, A., Vieillevigne, E., Villeneuve, G., 2008. Une base de données pour la chronologie du Paléolithique moyen dans le Sud-Ouest de la France. In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), *Les Sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France: nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Mémoire XLVII de la Société préhistorique française, Paris: 19–40.

- Gunz, P., Mitteroecker, P., Bookstein, F., 2005. Semilandmarks in three dimensions. In: Slice, D. (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. Springer, Boston: 73–98. doi: 10.1007/0-387-27614-9_3
- Gunz, P., Mitteroecker, P., 2013. Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24(1): 103–109. doi: 10.4404/hystrix-24.1-6292
- Hallgrímsson, B., Boughner, J.C., Turinsky, A., Parsons, T.E., Logan, C., Sensen, C.W., 2009. Geometric Morphometrics and the Study of Development. In: Sensen, C.W., Hallgrímsson, B. (Eds.), *Advanced Imaging in Biology and Medicine: Technology, Software Environments, Applications*. Springer, Berlin-Heidelberg: 319–336. doi: 10.1007/978-3-540-68993-5_15
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1–9.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., 2006. *Palaeontological Data Analysis*. Blackwell Publishing, Oxford, United Kingdom. doi: 10.1002/9780470750711
- Hahs-Vaughn, D. 2016. *Applied Multivariate Statistical Concepts*. Routledge/Taylor & Francis, New York. doi: 10.4324/9781315816685
- Hajdinjak, M., Fu, Q., Hübner, A., Petr, M., Mafessoni, F., Grote, S., Skoglund, P., Narasimham, V., Rougier, H., Crevecoeur, I., Semal, P., Soressi, M., Talamo, S., Hublin, J.J., Gušić, I., Kučan, Ž., Rudan, P., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Posth, C., Krause, J., Korlević, P., Nagel, S., Nickel, B., Slatkin, M., Patterson, N., Reich, D., Prüfer, K., Meyer, M., Pääbo, S., Kelso, J., 2018. Reconstructing the genetic history of late Neanderthals. *Nature* 555(7698): 652–656. doi: 10.1038/nature26151
- Haneda, Y., Okada, M., Suganuma, Y., Kitamura, T., 2020. A full sequence of the Matuyama–Brunhes geomagnetic reversal in the Chiba composite section, Central Japan. *Progress in Earth and Planetary Science* 7(1): 44. doi: 10.1186/s40645-020-00354-y
- Hanegraef, H., Martínón-Torres, M., Martínez de Pinillos, M., Martín-Francés, L., Vialet, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., 2018. Dentine morphology of Atapuerca-Sima de los Huesos lower molars: Evolutionary implications through three-dimensional geometric morphometric analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 166(2): 276–295. doi: 10.1002/ajpa.23428
- Harvati, K., 2016. Paleoanthropology in Greece: recent findings and interpretations. In: Harvati, K., Roksandic, M. (Eds.), *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human Evolution and its Context*. Springer, Dordrecht: 3–14. doi: 10.1007/978-94-024-0874-4_1
- Harvati, K., Panagopoulou, E., Runnels, C., 2009. The paleoanthropology of Greece. *Evolutionary Anthropology* 18(4): 131–143. doi: 10.1002/evan.20219
- Harvati, K., Stringer, C., Karkanas, P., 2011. Multivariate analysis and classification of the Apidima 2 cranium from Mani, Southern Greece. *Journal of Human Evolution* 60(2): 246–250. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.09.008
- Harvati, K., Roksandic, M. (Eds.), 2016. *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human Evolution and its Context*. Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-94-024-0874-4

Harvati, K., Röding, C., Bosman, A.M., Karakostis, F.A., Grün, R., Stringer, S., Karkanis, P., Thompson, N.C., Koutoulidis, V., Mouloupoulos, L.A., Gorgoulis, V.G., Kouloukoussa, M., 2019. Apidima Cave fossils provide earliest evidence of *Homo sapiens* in Eurasia. *Nature* 571(7766): 500–504. doi: 10.1038/s41586-019-1376-z

Hawks, J., 2013. Significance of Neanderthal and Denisovan genomes in human evolution. *Annual Review of Anthropology* 42: 433–449. doi: 10.1146/annurev-anthro-092412-155548

Hawks, J., 2017. Neanderthals and Denisovans as biological invaders. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114(37): 9761–9763. doi: 10.1073/pnas.1713163114

Hershkovitz, I., Smith, P., Sarig, R., Quam, R., Rodríguez, L., García, R., Arsuaga, J., Barkai, R., Gopher, A., 2011. Middle Pleistocene dental remains from Qesem cave (Israel). *American Journal of Physical Anthropology* 144(4): 575–592. doi: 10.1002/ajpa.21446

Hershkovitz, I., Weber, G.W., Quam, R., Duval, M., Grün, R., Kinsley, L., Ayalon, A., Bar-Matthews, M., Valladas, H., Mercier, N., Arsuaga, J.L., Martín-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Fornai, C., Martín-Francés, L., Sarig, R., May, H., Krenn, V.A., Slon, V., Rodríguez, L., García, R., Lorenzo, C., Carretero, J.M., Frumkin, A., Shahack-Gross, R., Bar-Yosef Mayer, D.E., Cui, Y., Wu, X., Peled, N., Groman-Yaroslavski, J., Weissbrod, L., Yeshurun, R., Tsatskin, A., Zaidner, Y., Weinstein-Evron, M., 2018. The earliest modern humans outside Africa. *Science* 359(6374): 456–459. doi: 10.1126/science.aap8369

Hershkovitz, I., May, H., Sarig, R., Pokhojaev, A., Grimaud-Hervé, D., Bruner, E., Fornai, C., Quam, R.M., Arsuaga, J.L., Krenn, V.A., Martín-Torres, M., de Castro, J.M., Martín-Francés, L., Slon, V., Albessard-Ball, L., Vialet, A., Schüller, T., Manzi, G., Profico, A., Di Vincenzo, F., Weber, G.W., Zaidner, Y., 2021. A Middle Pleistocene *Homo* from Neshar Ramla, Israel. *Science* 372(6549): 1424–1428. doi: 10.1126/science.abh3169

Hewitt, G., 2000. The Genetic Legacy of the Quaternary Ice Ages. *Nature* 405(6789): 907–913. doi: 10.1038/35016000

Hillson, S., 1996. *Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge. doi: 10.1017/CBO9781139170697

Hornyak, T., 2020. Japan puts its mark on geologic time with the Chibanian Age. *Eos* 101. doi: 10.1029/2020EO139453 (objavljeno 30. januara 2020)

Hublin, J.-J., 1998. Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In: Akazawa, T., Aoki, K., Bar-Yosef, O. (Eds.), *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*. Plenum Press, New York: 295–310. doi: 10.1007/0-306-47153-1_18

Hublin, J.-J., 2009. The origin of Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(38): 16022–16027. doi: 10.1073/pnas.0904119106

Hublin, J.-J., Ben-Ncer, A., Bailey, S.E., Freidline, S.E., Neubauer, S., Skinner, M.M., Bergmann, I., Le Cabec, A., Benazzi, S., Harvati, K., Gunz, P., 2017. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature* 546(7657): 289–292. doi: 10.1038/nature22336

Hublin, J.-J., Sirakov, N., Aldeias, V., Bailey, S., Bard, E., Delvigne, V., Endarova, E., Fagault, Y., Fewlass, H., Hajdinjak, M., Kromer, B., Krumov, I., Marreiros, J., Martisius, N.L., Paskulin, L., Sinet-Mathiot, V., Meyer, M., Pääbo, S., Popov, V., Rezek, Z., Sirakova, S., Skinner, M.M., Smith, G.M., Spasov, R., Talamo, S., Tuna, T., Wacker, L., Welker, F., Wilcke, A., Zahariev, N., McPherron, S.P., Tsanova, T., 2020. Initial Upper Palaeolithic *Homo sapiens* from Bacho Kiro Cave, Bulgaria. *Nature* 581: 299–302. doi: 10.1038/s41586-020-2259-z

IBM Corp., 2019. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 26.0. Armonk, NY: IBM Corp.

Ilić, M., Jojić, V., Stamenković, G., Marković, V., Simić, V., Paunović, M., Crnobrnja-Isailović, J., 2019. Geometric vs. traditional morphometric methods for exploring morphological variation of tadpoles at early developmental stages. *Amphibia-Reptilia* 40(4): 499–509. doi: 10.1163/15685381-00001193

Immel, A., Le Cabec, A., Bonazzi, M., Herbig, A., Temming, H., Schuenemann, V.J., Bos, K.I., Langbein, F., Harvati, K., Bridault, A., Pion, G., Julien, M.A., Krotova, O., Conard, N.J., Münzel, S.C., Drucker, D.G., Viola, B., Hublin, J.J., Tafforeau, P., Krause, J., 2016. Effect of X-ray irradiation on ancient DNA in sub-fossil bones – Guidelines for safe X-ray imaging. *Scientific Reports* 6: 32969. doi: 10.1038/srep32969

Ivanović, A., Kalezić, M., 2013. *Evoluciona morfologija: teorijske postavke i geometrijska morfometrija* (drugo izdanje). Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu. ISBN: 978-86-7078-100-9

Jacobs, Z., Li, B., Shunkov, M.V., Kozlikin, M.B., Bolikhovskaya, N.S., Agadjanian, A.K., Uliyanov, V.A., Vasilev, S.K., O’Gorman, K., Derevianko, A.P., Roberts, R.G., 2019. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia. *Nature* 565(7741): 594–599. doi:10.1038/s41586-018-0843-2

Јовановић, Ђ.П., 1892. Прилози за палеоантропологију српских земаља. *Старинар* IX: 24–33.

Jovanović, M., Bisbal-Chinesta, J.F., Đurić, D., Bogićević, K., Nenadić, D., Agustí, J., Blain, H.-A., 2020. Pleistocene herpetofaunal studies in Serbia (Balkan Peninsula, SE Europe): State of the art and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 233: 106235. doi: 10.1016/j.quascirev.2020.106235

Kaifu, Y., 2006. Advanced dental reduction in Javanese *Homo erectus*. *Anthropological Science* 114(1): 35–43. doi: 10.1537/ase.040729

Kaifu, Y., Kono, R.T., Sutikna, T., Saptomo, E.W., Jatmiko, Awe, R.D., 2015. Unique Dental Morphology of *Homo floresiensis* and Its Evolutionary Implications. *PLoS ONE* 10(11): e0141614. doi: 10.1371/journal.pone.0141614

Kendall, D.G., 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9(3): 428–430. doi: 10.2307/1426091

Kirillova, I.V., Chernova, O.F., van der Made, J., Kukarskih, V.V., Shapiro, B., van der Plicht, J., Shidlovskiy, F.K., Heintzman, P.D., van Kolfschoten, T., Zanina, O.G., 2017. Discovery of the skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) above the Arctic Circle. *Quaternary Research* 88(3): 537–550. doi: 10.1017/qua.2017.53

- Klingenberg, C.P., 2008. Novelty and „homology-free” morphometrics: what’s in a name? *Evolutionary Biology* 35: 186–190. doi: 10.1007/s11692-008-9029-4
- Konidaris, G.E., Athanassiou, A., Turloukis, V., Thompson, N., Giusti, D., Panagopoulou, E., Harvati, K., 2018. The skeleton of a straight-tusked elephant (*Palaeoloxodon antiquus*) and other large mammals from the Middle Pleistocene butchering locality Marathousa 1 (Megalopolis Basin, Greece): preliminary results. *Quaternary International* 497: 65–84. doi: 10.1016/j.quaint.2017.12.001
- Krause, J., Fu, Q., Good, J.M., Viola, B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Pääbo, S., 2010. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464(7290): 894–897. doi: 10.1038/nature08976
- Kuhl, F.P., Giardina, C.R., 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18(3): 236–258. doi: 10.1016/0146-664X(82)90034-X
- Kuhlwilm, M., Gronau, I., Hubisz, M.J., de Filippo, C., Prado-Martinez, J., Kircher, M., Fu, Q., Burbano, H.A., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Ž., Gušić, I., Marques-Bonet, T., Andrés, A.M., Viola, B., Pääbo, S., Meyer, M., Siepel, A., Castellano, S., 2016. Ancient gene flow from early modern humans into Eastern Neanderthals. *Nature* 530(7591): 429–433. doi: 10.1038/nature16544
- Kupczik, K., Hublin, J.-J., 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and Late Pleistocene and recent *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution* 59(5): 525–541. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.05.009
- Langergraber, K.E., Prüfer, K., Rowney, C., Boesch, C., Crockford, C., Fawcett, K., Inoue, E., Inoue-Muruyama, M., Mitani, J.C., Muller, M.N., Robbins, M.M., Schubert, G., Stoinski, T.S., Viola, B., Watts, D., Wittig, R.M., Wrangham, R.W., Zuberbühler, K., Pääbo, S., Vigilant, L., 2012. Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109(39): 15716–15721. doi: 10.1073/pnas.1211740109
- Larick, R., Ciochon, R.L., Zaim, Y., Suminto, S., Rizal, Y., Reagan, M., Heizler, M., 2001. Early Pleistocene $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages for Bapang Formation hominins, Central Java, Indonesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(9): 4866–4871. doi: 10.1073/pnas.081077298
- Lestrel, P.E., 1982. A Fourier analytical procedure to describe complex morphological shapes. In: Dixon, A.D., Sarnat, B.G. (Eds.), *Factors and Mechanisms Influencing Bone Growth*. Alan R. Liss, New York: 393–409.
- Lestrel, P.E., 1997. *Fourier Descriptors and their Applications in Biology*. Cambridge University Press, Cambridge. doi: 10.1017/CBO9780511529870
- Lestrel, P.E., Wolfe, C.A., Bodt, A. 2013. Mandibular shape analysis in fossil hominins: Fourier descriptors in *Norma lateralis*. *HOMO—Journal of Comparative Human Biology* 64(4): 247–272. doi: 10.1016/j.jchb.2013.05.001
- Li, Z.Y., Wu, X.J., Zhou, L.P., Liu, W., Gao, X., Nian, X.M., Trinkaus, E., 2017. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. *Science* 355(6328): 969–972. doi: 10.1126/science.aal2482

- Lindal, J., Radović, P., Mihailović, D., Roksandic, M., 2020. Postcranial hominin remains from the Late Pleistocene of Pešturina Cave (Serbia). *Quaternary International* 542: 9–14. doi: 10.1016/j.quaint.2020.02.019
- Liu, W., Clarke, R., Xing, S., 2010. Geometric morphometric analysis of the early Pleistocene hominin teeth from Jianshi, Hubei Province, China. *Science China Earth Sciences* 53(8): 1141–1152. doi:10.1007/s11430-010-4013-0
- Liu, W., Martín-Torres, M., Cai, Y., Xing, S., Tong, H., Pei, S., Sier, M.J., Wu, X., Edwards, R.L., Cheng, H., Li, Y., Yang, X., Castro, J.M., Wu, X., 2015. The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature* 526(7575): 696–699. doi: 10.1038/nature15696
- Лукић, Н., 2015. Парна пивара „Игњат Бајлони и синови” 1888–1946. *Наслеђе* 16: 123–138. doi: 10.5937/nasledje1516123L
- Majkić, A., d'Errico, F., Milošević, S., Mihailović, D., Dimitrijević, V., 2018. Sequential incisions on a cave bear bone from the Middle Paleolithic of Pešturina cave, Serbia. *Journal of Archaeological Method and Theory* 25(1): 69–116. doi: 10.1007/s10816-017-9331-5
- Mallegni, F., Bertoldi, F., Carnieri, E. 2002. New Middle Pleistocene human remains from Northern Italy. *HOMO—Journal of Comparative Human Biology* 52(3): 233–239. doi: 10.1078/0018-442X-00031
- Manly, B.F. J., Navarro Alberto, J.A., 2016. *Multivariate Statistical Methods: A Primer* (4th edition). Chapman & Hall/CRC, London. ISBN: 9781498728966
- Manzi, G., Magri, D., Milli, S., Palombo, M.R., Margari, V., Celiberti, V., Barbieri, M., Barbieri, M., Melis, R.T., Rubini, M., Ruffo, M., Saracino, B., Tzedakis, P.C., Zarattini, A., Biddittu, I., 2010. The new chronology of the Ceprano calvarium (Italy). *Journal of Human Evolution* 59(5): 580–585. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.06.010
- Mardia, K.V., Kent, J.T., Bibby, J.M., 1979. *Multivariate Analysis*. Academic Press, London. ISBN: 0-12-471250-9
- Marković, S.B., Bokhorst, M.P., Vandenberghe, J., McCoy, W.D., Oches, E.A., Hambach, U., Gaudenyi, T., Jovanović, M., Zöller, L., Stevens, T., Machalett, B., 2007. Late Pleistocene loess-palaeosol sequences in the Vojvodina region, north Serbia. *Journal of Quaternary Science* 23: 73–84. doi: 10.1002/jqs.1124
- Martin, R.M.G., Hublin, J.-J., Gunz, P., Skinner, M.M., 2017. The morphology of the enamel-dentine junction in Neanderthal molars: Gross morphology, non-metric traits, and temporal trends. *Journal of Human Evolution* 103: 20–44. doi: 10.1016/j.jhevol.2016.12.004
- Martín-Francés, L., Martín-Torres, M., Martínez de Pinillos, M., García-Campos, C., Zanoli, C., Bayle, P., Modesto-Mata, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., 2020. Crown tissue proportions and enamel thickness distribution in the Middle Pleistocene hominin molars from Sima de los Huesos (SH) population (Atapuerca, Spain). *PLoS ONE* 15(6): e0233281. doi: 10.1371/journal.pone.0233281
- Martín-Torres, M., Bastir, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez, A., Sarmiento, S., Muela, A., Arsuaga, J.L., 2006. Hominin lower second premolar morphology: evolutionary inferences

through geometric morphometric analysis. *Journal of Human Evolution* 50(5): 523–533. doi: 10.1016/j.jhevol.2005.12.004

Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Lordkipanidze, D., Manzi, G., Margvelashvili, A., 2007. Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(33): 13279–13282. doi: 10.1073/pnas.0706152104

Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Arsuaga J.L., 2012. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution* 62(1): 7–58. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.08.007

Martinón-Torres, M., Spěváčková, P., Gracia-Téllez, A., Martínez, I., Bruner, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., 2013. Morphometric analysis of molars in a Middle Pleistocene population shows a mosaic of 'modern' and Neanderthal features. *Journal of Anatomy* 223(4): 353–363. doi: 10.1111/joa.12090

Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J. M., Martínez de Pinillos, M., Modesto-Mata, M., Xing, S., Martín-Francés, L., García-Campos, C., Wu, X., Liu, W., 2019. New permanent teeth from Gran Dolina-TD6 (Sierra de Atapuerca). The bearing of *Homo antecessor* on the evolutionary scenario of Early and Middle Pleistocene Europe. *Journal of Human Evolution* 127: 93–117. doi: 10.1016/j.jhevol.2018.12.001

Martinović, Ž., 2000. *Osnovi dentalne morfologije* (drugo izdanje). Službeni Glasnik, Beograd. ISBN: 86-7549-175-1

Mayr, E., 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia University Press, New York.

McGuire, J.L., 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions. *Journal of Mammalogy* 92(6): 1383–1394. doi: 10.1644/10-MAMM-A-280.1

Менковић, Љ., 2011. Детаљна геоморфолошка карта Бела Паланка 1:100000. *Гласник Српског географског друштва* 91(2): 1–28. doi: 10.2298/GSGD1102001M

Meyer, M., Kircher, M., Gansauge, M.-T., Li, H., Racimo, F., Mallick, S., Schraiber, J.G., Jay, F., Prüfer, K., de Filippo, C., Sudmant, P.H., Alkan, C., Fu, Q., Do, R., Rohland, N., Tandon, A., Siebauer, M., Green, R.E., Bryc, K., Briggs, A.W., Stenzel, U., Dabney, J., Shendure, J., Kitzman, J., Hammer, M.F., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Patterson, N., Andrés, A.M., Eichler, E.E., Slatkin, M., Reich, D., Kelso, J., Pääbo S., 2012. A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science* 338(6104): 222–226. doi: 10.1126/science.1224344

Meyer, M., Fu, Q., Aximu-Petri, A., Glocke, I., Nickel, B., Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Pääbo, S., 2014. A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. *Nature* 505(7483): 403–406. doi: 10.1038/nature12788

Meyer, M., Arsuaga, J.L., de Filippo, C., Nagel, S., Aximu-Petri, A., Nickel, B., Martínez, I., Gracia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Viola, B., Kelso, J., Prüfer, K., Pääbo, S., 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature* 531(7595): 504–507. doi: 10.1038/nature17405

Михаиловић, Д., 2009а. *Средњопалеолитско насеље на Петроварадинској тврђави*. Едиција Петроварадин, свеска II. Музеј града Новог Сада, Нови Сад. ISBN: 978-86-7637-041-2

Михаиловић, Д., 2009б. Пећински комплекс Баланица и палеолит Нишке котлине у регионалном контексту. *Архаика* 2: 3–26. УДК: 902.2(497.11 Баланица),632“

Mihailović, D., 2014a. Investigations of Middle and Upper Palaeolithic in the Niš basin. In: Mihailović, D. (Ed.), *Palaeolithic and Mesolithic research in the Central Balkans*. Serbian Archaeological Society, Belgrade: 57–67.

Mihailović, D., 2014b. *Paleolit na centralnom Balkanu – kulturne promene i populaciona kretanja*. Srpsko arheološko društvo, Beograd. ISBN: 978-86-913229-8-4

Mihailović, D., 2020. Push-and-pull factors of the Middle to Upper Paleolithic transition in the Balkans. *Quaternary International* 551: 47–62. doi: 10.1016/j.quaint.2019.10.010

Mihailović, D., Bogićević, K., 2016. Technological changes and population movements in the late Lower and early Middle Palaeolithic of the Central Balkans. In: Harvati, K., Roksandic, M. (Eds.), *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human Evolution and its Context*. Springer, Dordrecht: 139–151. doi: 10.1007/978-94-024-0874-4_9

Михаиловић, Д., Милошевић, С., 2012. Истраживања палеолитског налазишта Пештурина код Ниша. *Гласник Српског археолошког друштва* 28: 87–106. УДК: 902.035”6323/6325”(497.11)

Mihailović, D., Milošević, S., Blackwell, B.A.B. Mercier, N., Mentzer, S.M., Miller, C.E., Morley, M.W., Bogićević, K., Đurić, D., Marković, J., Mihailović, B., Dragosavac, S., Plavšić, S., Skinner, A.R., Chaity, I.I.C., Huang, Y.E.W., Chu, S., Nenadić, D., Radović, P., Lindal, J., Roksandic, M., 2022a. Neanderthal settlement of the Central Balkans during MIS 5: Evidence from Pešturina Cave, Serbia. *Quaternary International* 610: 1–19. doi: 10.1016/j.quaint.2021.09.003

Mihailović, D., Kuhn, S.L., Bogićević, K., Dimitrijević, V., Marín-Arroyo, A.B., Marković, J., Mercier, N., Mihailović, B., Morley, M.W., Radović, P., Rink, W.J., Plavšić, S., Roksandic, M., 2022b. Connections between the Levant and the Balkans in the late Middle Pleistocene: Archaeological findings from Velika and Mala Balanica Caves (Serbia). *Journal of Human Evolution* 163: 103138. doi: 10.1016/j.jhevol.2021.103138

Милошевић, Н. 1985. Палеолитске станице у Петничкој и Високој пећини код Ваљева и њихов антрополошко-археолошки значај. *Истраживања* II: 11–42.

Milošević, S., 2016. *Kompeticija za plen i stanište: čovek i mesožderi (Mammalia, Carnivora) u kasnom srednjem i gornjem paleolitu na centralnom Balkanu*. Doktorska disertacija, Filozofski fakultet, Univerzitet u Beogradu.

Minitab Inc., 2017. *Minitab Release 18*. State College, Pennsylvania.

- Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K., Bookstein, F.L., 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution* 46(6): 679–697. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.03.006
- Mitteroecker, P., Gunz, P., 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology* 36(2): 235–247. doi: 10.1007/s11692-009-9055-x
- Mitteroecker, P., Bookstein, F., 2011. Linear Discrimination, Ordination, and the Visualization of Selection Gradients in Modern Morphometrics. *Evolutionary Biology* 38: 100–114. doi: 10.1007/s11692-011-9109-8
- Molnar, S., 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *American Journal of Physical Anthropology* 34(2): 175–190. doi: 10.1002/ajpa.1330340204
- Molnar, S., 1972. Tooth wear and culture: A survey of tooth functions among some prehistoric populations. *Current Anthropology* 13(5): 511–526. doi: 10.1086/201284
- Monteiro, L.R., Diniz-Filho, J.A.F., Reis, S.F., Araújo, E.D., 2002. Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution* 56: 563–572. doi: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb01367.x
- Moroni, A., Ronchitelli, A., Arrighi, S., Aureli, D., Bailey, S., Boscato, P., Boschini, F., Capocchi, G., Crezzini, J., Douka, K., Marciani, G., Panetta, D., Ranaldo, F., Ricci, S., Scaramucci, S., Spagnolo, V., Benazzi, S., Gambassini, P., 2018. Grotta del Cavallo (Apulia-Southern Italy). The Uluzzian in the mirror. *Journal of Anthropological Sciences* 96: 125–160. doi: 10.4436/JASS.96004
- Mounier, A., Marchak, F., Condemi, S., 2009. Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible. *Journal of Human Evolution* 56(3): 219–246. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.12.006
- Mullin, S.K., Taylor, P.J., 2002. The effects of parallax on geometric morphometrics data. *Computers in Biology and Medicine* 32(6): 455–464. doi: 10.1016/S0010-4825(02)00037-9
- Muttoni, G., Scardia, G., Kent, D.V., Swisher, C.C., Manzi, G., 2009. Pleistocene magnetochronology of early hominin sites at Ceprano and Fontana Ranuccio, Italy. *Earth and Planetary Science Letters* 286(1-2): 255–268. doi: 10.1016/j.epsl.2009.06.032
- Nenadić, D., Bogićević, K., 2010. *Geologija kvartara*. Beograd: Rudarsko-geološki fakultet Univerziteta u Beogradu. ISBN: 978-86-7352-208-1
- Нешић, Д., 2007. Литолошки и структурни дисконтинуитети као фактори настанка окапина у Сићевачкој и Јелашничкој клисури. *Први конгрес српских географа, Зборник радова*, књига 1, Београд: 223–228.
- Ni, X., Ji, Q., Wu, W., Shao, Q., Ji, Y., Zhang, C., Liang, L., Ge, J., Guo, Z., Li, J., Li, Q., Grün, R., Stringer, C., 2021. Massive cranium from Harbin in northeastern China establishes a new Middle Pleistocene human lineage. *The Innovation* 2(3): 100130. doi: 10.1016/j.xinn.2021.100130
- Noonan, J.P., Coop, G., Kudaravalli, S., Smith, D., Krause, J., Alessi, J., Chen, F., Platt, D., Pääbo, S., Pritchard, J.K., Rubin, E.M., 2006. Sequencing and Analysis of Neanderthal Genomic DNA. *Science* 314(5802): 1113–1118. doi: 10.1126/science.1131412

- Norušis, M.J., 1990. *SPSS advanced statistics user's guide*. SPSS, Chicago. ISBN: 9780918469908
- Nova Delgado, M., Galbany, J., Pérez-Pérez, A., 2016. Morphometric variation of extant platyrrhine molars: taxonomic implications for fossil platyrrhines. *PeerJ* 4: e1967. doi: 10.7717/peerj.1967
- Olejniczak, A.J., Tafforeau, P., Smith, T.M., Temming, H., Hublin, J.-J., Tushabramishvili, N., Pleurdeau, D., Moncel, M.H., Agapishvili, T., 2007. Technical note: compatibility of microtomographic imaging systems for dental measurements. *American Journal of Physical Anthropology* 134(1): 130–134. doi: 10.1002/ajpa.20615
- Olejniczak, A.J., Smith, T.M., Feeney, R.N.M., Macchiarelli, R., Mazurier, A., Bondioli, L., Rosas, A., Fortea, J., de la Rasilla, M., Garcia-Taberner, A., Radovčić, J., Skinner, M.M., Toussaint, M., Hublin, J.-J., 2008. Dental tissue proportions and enamel thickness in Neandertal and modern human molars. *Journal of Human Evolution* 55(1): 12–23. doi: 10.1016/j.jhevol.2007.11.004
- Ortiz, A., Bailey, S.E., Hublin, J.-J., Skinner, M.M., 2017. Homology, homoplasy and cusp variability at the enameledentine junction of hominoid molars. *Journal of Anatomy* 231(4): 585–599. doi: 10.1111/joa.12649
- Osborn, H.F., 1888. The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. *American Naturalist* 22(264): 1067–1079.
- Osborn, H.F., 1892. Taxonomy and morphology of the primates, creodonts, and ungulates. Fossil mammals of the Wahsatch and Wind River beds. Collection of 1891. Part IV. *Bulletin of the American Museum of Natural History of Science* 4: 101–34.
- Osborn, H.F., 1907. *Evolution of Mammalian Molar Teeth. To and from the triangular type, including collected and revised researches on trituberculy and new sections on the forms and homologies of the molar teeth in the different orders of mammals*. Biological Studies and Addresses 1. Macmillan, New York.
- Otte, M., Yalçınkaya, I., Kozłowski, J., Bar-Yosef, O., Bayon, I. L., Taşkiran, H., 1998. Long-term technical evolution and human remains in the Anatolian Paleolithic. *Journal of Human Evolution* 34(4): 413–431. doi: 10.1006/jhev.1997.0199
- Outomuro, D., Johansson, F., 2017. A potential pitfall in studies of biological shape: does size matter? *Journal of Animal Ecology* 86(6): 1447–1457. doi: 10.1111/1365-2656.12732
- Pablos, A., Pantoja-Perez, A., Martínez, I., Lorenzo, C., Arsuaga, J.L., 2017. Metric and morphological analysis of the foot in the Middle Pleistocene sample of Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International* 433(A): 103–113. doi: 10.1016/j.quaint.2015.08.044
- Pandolfi, L., Marra, F., 2015. Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from the chronostratigraphically constrained Pleistocene deposits of the urban area of Rome (Central Italy). *Geobios* 48(2): 147–167. doi: 10.1016/j.geobios.2015.02.003
- Paunović, G., Bogićević, K., Urošević, A., 2017. Mandible shape differentiation between *Mammuthus trogontherii* and *M. primigenius* and mandible shape ontogeny in *M. primigenius*

specimens from Serbia: A preliminary explorative geometric morphometric study. *Quaternary International* 443(A): 212–220. doi: 10.1016/j.quaint.2016.07.048

Paunović, G., Bogićević, K., Urošević, A., 2020. Intraspecific differentiation and sexual dimorphism in giant deer (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1799; Artiodactyla, Cervidae) skulls found in Serbia. *Acta Zoologica* 102(1): 171–181. doi: 10.1111/azo.12325

Pennisi, E., 2013. More genomes from Denisova Cave show mixing of early human groups. *Science* 340(6134): 799. doi: 10.1126/science.340.6134.799

Perez, S.I., Bernal, V., Gonzalez, P.N., 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy* 208(6): 769–784. doi: 10.1111/j.1469-7580.2006.00576.x

Petr, M., Hajdinjak, M., Fu, Q., Essel, E., Rougier, H., Crevecoeur, I., Semal, P., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Shunkov, M.V., Kozlikin, M.B., Derevianko, A.P., Vernot, B., Meyer, M., Kelso, J., 2020. The evolutionary history of Neanderthal and Denisovan Y chromosomes. *Science* 369(6511): 1653–1656. doi: 10.1126/science.abb6460

Piutrusewsky, M., 2018. Traditional morphometrics and biological distance: Methods and an example. In: Katzenberg, M.A., Grauer A.L. (Eds.), *Biological Anthropology of the Human Skeleton* (3rd edition). John Wiley & Sons, Inc., New York: 547–591. doi: 10.1002/9781119151647.ch17

Pinheiro, B.C., 2005. *Hipercementose: estudo macroscópico, estereomicroscópico, radiográfico e à microscopia eletrônica de varredura*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Bauru (SP). doi: 10.11606/D.25.2005.tde-20032006-101300

Posth, C., Wißing, C., Kitagawa, K., van Holstein, L., Racimo, F., Wehrberger, K., Conrad, N.J., Kind, C.J., Bocherens, H., Krause, J., 2017. Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals. *Nature Communications* 8: 16046. doi: 10.1038/ncomms16046

Poza-Rey, E. M., Gómez-Robles, A., Arsuaga, J.L., 2019. Brain size and organization in the Middle Pleistocene hominins from Sima de los Huesos. Inferences from endocranial variation. *Journal of Human Evolution* 129: 67–90. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.01.006

Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N., Jay, F., Sankararaman, S., Sawyer, S., Heinze, A., Renaud, G., Sudmant, P.H., de Filippo, C., Li, H., Mallick, S., Dannemann, M., Fu, Q., Kircher, M., Kuhlwilm, M., Lachmann, M., Meyer, M., Ongyerth, M., Siebauer, M., Theunert, C., Tandon, A., Moorjani, P., Pickrell, J., Mullikin, J.C., Vohr, S.H., Green, R.E., Hellmann, I., Johnson, P.L.F., Blanche, H., Cann, H., Kitzman, J.O., Shendure, J., Eichler, E.E., Lein, E.S., Bakken, T.E., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Viola, B., Slatkin, M., Reich, D., Kelso, J., Pääbo, S., 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505(7481): 43–49. doi: 10.1038/nature12886

Prüfer, K., de Filippo, C., Grote, S., Mafessoni, F., Korlević, P., Hajdinjak, M., Vernot, B., Skov, L., Hsieh, P., Peyrégne, S., Reher, D., Hopfe, C., Nagel, S., Maricic, T., Fu, Q., Theunert, C., Rogers, R., Skoglund, P., Chintalapati, M., Dannemann, M., Nelson, B.J., Key, F.M., Rudan, P., Kučan, Ž., Gušić, I., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Patterson, N., Reich, D.,

Eichler, E.E., Slatkin, M., Schierup, M.H., Andrés, A.M., Kelso, J., Meyer, M., Pääbo, S., 2017. A high-coverage Neandertal genome from Vindija Cave in Croatia. *Science* 358(6363): 655–658. doi: 10.1126/science.aao1887

Purić, D., Opačić, G., 2013. Poduzorkovanje, samouzorkovanje, postupak „univerzalnog noža,, i njihova upotreba u postupcima za statističku analizu multivarijacionih podataka. *Primenjena Psihologija* 6(3): 249–266. doi: 10.19090/pp.2013.3.249-266

Qin, P., Stoneking, M., 2015. Denisovan ancestry in East Eurasian and Native American populations. *Molecular Biology and Evolution* 32(10): 2665–2674. doi: 10.1093/molbev/msv141

Quam, R., Bailey, S.E., Wood, B.A., 2009. Evolution of M¹ crown size and cusp proportions in the genus *Homo*. *Journal of Anatomy* 214(5): 655–670. doi: 10.1111/j.1469-7580.2009.01064.x

Quam, R., Lorenzo, C., Martínez, I., Gracia-Téllez, A., Arsuaga, J.L., 2016. The bony labyrinth of the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 90: 1–15. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.09.007

Radovčić, J., Smith, F.H., Trinkaus, E., Wolpoff, M.H., 1988. *The Krapina Hominids: An illustrated catalog of skeletal collection*. Mladost Press and the Croatia Natural History Museum, Zagreb.

Radovčić, D., Japundžić, D., Sršen, A.O., Radovčić, J., Frayer, D.W., 2016. An interesting rock from Krapina. *Comptes Rendus Palevol* 15(8): 988–993. doi: 10.1016/j.crpv.2016.04.013

Radović, P., 2015. *Morfometrijske karakteristike zuba fosilnog hominina iz Male Balanice u Sićevačkoj Klisuri (BH-1)*. Master rad. Rudarsko-geološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.

Radović, P., Lindal, J.A., Roksandic, M., 2014. A re-examination of the human fossil specimen from Bački Petrovac (Serbia). *HOMO—Journal of Comparative Human Biology* 65(4): 281–295. doi: 10.1016/j.jchb.2014.01.004

Radović, P., Lindal, J., Mihailović, D., Roksandic, M., 2019a. The first Neanderthal specimen from Serbia: maxillary first molar from the Late Pleistocene of Pešturina Cave. *Journal of Human Evolution* 131: 139–151. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.03.018

Radović, P., Lindal, J., Marković, Z., Alaburić, S., Roksandic, M., 2019b. First record of a fossil monkey (Primates, Cercopithecidae) from the Late Pliocene of Serbia. *Journal of Human Evolution* 137: 102681. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.102681

Radović, P., Lindal, J., Mihailović, D., Roksandic, M., 2020. Hominin fossil material from the Middle Pleistocene of Velika Balanica Cave (Serbia) and its implications for human evolution in Europe (abstract). *XLIII godišnji skup Srpskog arheološkog društva*, 14-16. oktobar 2020., Subotica: 78–79.

Raia, P., Boggioni, M., Carotenuto, F., Castiglione, S., Di Febbraro, M., Di Vincenzo, F., Melchionna, M., Mondanaro, A., Papini, A., Profico, A., Serio, C., Veneziano, A., Vero, V.A., Rook, L., Meloro, C., Manzi, G. 2018. Unexpectedly Rapid Evolution of Mandibular Shape in Hominins. *Scientific Reports* 8(1): 7340. doi: 10.1038/s41598-018-25309-8

- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Creanza, N., Hanihara, T., Harvati, K., 2017. Reconstructing human populations history from dental phenotypes. *Scientific Reports* 7(1): 12495. doi: 10.1038/s41598-017-12621-y
- 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., Dereviako, A.P., Hublin, J.J., Kelso, J., Slatkin, M., Pääbo, S., 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468(7327): 1053–1060. doi: 10.1038/nature09710.
- Reich, D., Patterson, N., Kircher, M., Delfin, F., Nandineni, M.R., Pugach, I., Ko, A., Ko, Y., Jinam, T.A., Phipps, M.E., Saitou, N., Wollstein, A., Kayser, M., Pääbo, S., Stoneking, M., 2011. Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania. *American Journal of Human Genetics* 89(4): 516–528. doi: 10.1016/j.ajhg.2011.09.005
- Richter, D., Grün, R., Joannes-Boyau, R., Steele, T.E., Amani, F., Rué, M., Fernandes, P., Raynal, J.-P., Geraads, D., Ben-Ncer, A., Hublin, J.-J., McPherron, S.P., 2017. The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age. *Nature* 546(7657): 293–296. doi: 10.1038/nature22335
- Rightmire, G.P., 2001. Patterns of hominid evolution and dispersal in the Middle Pleistocene. *Quaternary International* 75(1): 77–84. doi: 10.1016/S1040-6182(00)00079-3
- Rightmire, G.P., 2008. *Homo* in the middle pleistocene: Hypodigms, variation, and species recognition. *Evolutionary Anthropology* 17(1): 8–21. doi: 10.1002/evan.20160
- Rink, J.W., Schwarcz, H., Smith, F.H., Radović, J., 1995. ESR ages for Krapina Hominids. *Nature* 378(6552): 24. doi: 10.1038/378024a0
- Rink, W.J., Mercier, N., Mihailović, D., Morley, M.W., Thompson, J.W., Roksandic, M., 2013. New radiometric ages for the BH-1 hominin from Balanica (Serbia): implications for understanding the role of the Balkans in Middle Pleistocene human evolution. *PLoS ONE* 8(2): e54608. doi: 10.1371/journal.pone.0054608
- Rodríguez, L., Carretero, J.M., García-González, R., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Quam, R., Martínez, I., Gracia-Téllez, A., Arsuaga, J.L., 2016. Fossil hominin radii from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 90: 55–73. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.09.010
- Rogers, A.R., Harris, N.S., Achenbach, A.A., 2020. Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. *Science Advances* 6(8): eaay5483. doi: 10.1126/sciadv.aay5483
- Rohlf, F.J., 1990. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21(1): 299–316. doi: 10.1146/annurev.es.21.110190.001503
- Rohlf, F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: Marcus, L.F., Garcia-Valdecasas, A.E. (Eds.), *Contributions to Morphometrics*. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Vol. 8, Madrid: 131–159. ISBN 10: 8400073533

- Rohlf, F.J., 2000. On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 11(1): 9–25. doi: 10.4404/hystrix-11.1-4134
- Rohlf, F.J., 2003. Bias and error in estimates of mean shape in geometric morphometrics. *Journal of Human Evolution* 44(6): 665–683. doi: 10.1016/s0047-2484(03)00047-2
- Rohlf, F.J., 2016. *TpsRegr, version 1.45*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Rohlf, F.J., 2017. *TpsDig2, version 2.31*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Rohlf, F.J., 2019a. *TpsUtil, version 1.78*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Rohlf, F.J., 2019b. *TpsRelw, version 1.70*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Rohlf, F.J., Marcus, L.F., 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8(4): 129–132. doi: 10.1016/0169-5347(93)90024-J
- Rohlf, F.J., Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39(1): 40–59. doi: 10.2307/2992207
- Roksandic, M., 2016. The role of the Central Balkans in the Peopling of Europe: paleoanthropological evidence. In: Harvati, K., Roksandic, M. (Eds.), *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human Evolution and its Context*. Springer, Dordrecht: 15–34. doi: 10.1007/978-94-024-0874-4_2
- Roksandic, M., Armstrong, S., 2011. Using the life history model to set the stage(s) of growth and senescence in paleodemography. *American Journal of Physical Anthropology* 145(3): 337–347. doi: 10.1002/ajpa.21508
- Roksandic, M., Dimitrijević, V., 2001. A human mandible from the loess in the vicinity of Belgrade (Yugoslavia). *Human Evolution* 16(1): 27–36. doi: 10.1007/BF02438920
- Roksandic, M., Lindal, J., Radović, P., Mihailović, D., 2019. New Middle Pleistocene material from Serbia and its implications for human evolution in Europe (abstract). *Canadian Association for Physical Anthropology / L'Association Canadienne D'Anthropologie Physique (CAPA/ACAP) 47th Annual Meeting*, 23-26 October 2019, Banff (Canada): 63–64.
- Roksandic, M., Lindal, J., Radović, P., Mihailović, D., 2020. New hominin finds from Velika Balanica and Kozja Cave, Serbia. *Canadian Association for Physical Anthropology / L'Association Canadienne D'Anthropologie Physique (CAPA/ACAP) 48th Annual Meeting, Paleoanthropological Society of Canada / Société canadienne d'anthropologie (PASC/SCPA) 5th Annual Meeting*, London (ON, Canada): 58.
- Roksandic, M., Mihailović, D., Mercier, N., Dimitrijević, V., Morley, M.W., Rakočević, Z., Mihailović, B., Guibert, P., Babb, J., 2011. A human mandible (BH-1) from the Pleistocene deposits of Mala Balanica cave (Sićevo Gorge, Niš, Serbia). *Journal of Human Evolution* 61(2): 186–196. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.03.003

- Roksandic, M., Radović, P., Alex, B.A., Pavić, S., Paunović, M., Marković, Z., 2014. Looking for hominins in Museum drawers - possible Upper Pleistocene specimens from Serbia: morphological descriptions and radiocarbon dating. In: Mihailović, D. (Ed.), *Palaeolithic and Mesolithic research in the Central Balkans*. Serbian Archaeological Society, Belgrade: 7–20.
- Roksandic, M., Radović, P., Lindal, J., 2018. Revising the hypodigm of *Homo heidelbergensis*: A view from the Eastern Mediterranean. *Quaternary International* 466(A): 66–81. doi: 10.1016/j.quaint.2017.10.013
- Roksandic, M., Radović, P., Lindal, J., in press-a. The Complex picture of the Chibanian hominin record at the Crossroads of Europe and Asia. In: Ruiz-Redondo, A., Davies, W. (Eds.), *The Prehistoric Hunter-gatherers of South-eastern Europe: recent research*. Proceedings of the British Academy. Oxford University Press, Oxford
- Roksandic, M., Radović, P., Lindal, J., Mihailović, D., in press-b. Early Neanderthals in contact: The Chibanian (Middle Pleistocene) hominin dentition from Velika Balanica Cave, Southern Serbia. *Journal of Human Evolution* (rad prihvaćen 16. februara 2022)
- Roksandic, M., Radović, P., Wu, X-J., Bae, C.J., 2022. Resolving the “muddle in the middle”: the case for *Homo bodoensis* sp. nov. *Evolutionary Anthropology* 31(1): 20–29. doi: 10.1002/evan.21929
- Rosas, A., 2001. Occurrence of Neanderthal features in mandibles from the Atapuerca-SH site. *American Journal of Physical Anthropology* 114(1): 74–91. doi: 10.1002/10968644(200101)114:1<74::AID-AJPA1007>3.0.CO;2-U
- Rosas, A., Bastir, M., 2020. An assessment of the late Middle Pleistocene occipital from Apidima 1 skull (Greece). *L'Anthropologie* 124(1): 102745. doi: 10.1016/j.anthro.2020.102745
- Rosas, A., Bermúdez de Castro, J.M., 1998. The Mauer mandible and the evolutionary significance of *Homo heidelbergensis*. *Geobios* 31(5): 687–697. doi: 10.1016/S00166995(98)80055-7
- Rubini, M., Cerroni, V., Festa, G., Sardella, R., Zaio, P., 2014. A revision of hominin fossil teeth from Fontana Ranuccio (Middle Pleistocene, Anagni, Frosinone, Italy). *Journal of Human Evolution* 77: 204–216. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.09.002
- Sankararaman, S., Patterson, N., Li, H., Pääbo, S., Reich, D., 2012. The date of interbreeding between Neandertals and modern humans. *PLoS Genetics* 8(10): e1002947. doi: 10.1371/journal.pgen.1002947
- Sampson, P.D., Bookstein, F.L., Sheehan, H., Bolson, E.L., 1996. Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms. In: Marcus, L.F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P., Slice, D.E. (Eds.), *Advances in Morphometrics* (Nato ASI Series, Series A: Life Science, Vol. 284). Plenum, New York: 131–152. doi: 10.1007/978-1-4757-9083-2_18
- Sawyer, S., Renaud, G., Viola, B., Hublin, J.-J., Gansauge, M.-T., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Prüfer, K., Kelso, J., Pääbo, S., 2015. Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112(51): 15696–15700. doi: 10.1073/pnas.1519905112

- Schillaci, M.A., Gunz, P., 2013. Multivariate quantitative methods in paleoanthropology. In: Begun, D.R. (Ed.), *A Companion to Paleoanthropology*. Blackwell, Oxford: 75–96. doi: 10.1002/9781118332344.ch5
- Schlebusch, C.-M., Malmstrom, H., Gunther, T., Sjodin, P., Coutinho, A., Edlund, H., Munters, A.R., Vicente, M., Steyn, M., Soodyall, H., Lombard, M., Jakobsson, M., 2017. Southern African ancient genomes estimate modern human divergence to 350,000 to 260,000 years ago. *Science* 358(6363): 652–655. doi: 10.1126/science.aao6266
- Schwarcz, H.P., Grün, R., Vandermeersch, B., Bar-Yosef, O., Valladas, H., Tchernov, V. E. 1988. ESR dates for the hominid burial site of Qafzeh in Israel. *Journal of Human Evolution* 17(8): 733–737. doi: 10.1016/0047-2484(88)90063-2
- Scolan, H., Santos, F., Tillier, A.M., Maureille, B., Quintard, A., 2012. Des nouveaux vestiges néanderthaliens à Las Pélénos (Monsempron-Libos, Lot-et-Garonne, France). *Bulletins et Memoires de la Societe d'Anthropologie de Paris* 24: 69–95. doi: 10.1007/s13219-011-0047-x
- Scott, G.R., Turner, C.G., II., 1988. Dental Anthropology. *Annual Review of Anthropology* 17: 99–126. doi: 10.1146/annurev.an.17.100188.000531
- Scott, G., Irish, J., 2017. *Human Tooth Crown and Root Morphology: The Arizona State University Dental Anthropology System*. Cambridge University Press, Cambridge. doi: 10.1017/9781316156629
- Scott, G.R., Maier, C., Heim, K., 2015. Identifying and recording key morphological (nonmetric) crown and root traits. In: Irish, J.D., Scott, G.R. (Eds.), *A Companion to Dental Anthropology*. Wiley-Blackwell: 247–264. doi: 10.1002/9781118845486.ch17
- Scott, G.R., Turner II, C.G., Townsend, G.C., Martínón-Torres, M., 2018. *The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and its Variation in Recent and Fossil Homo sapiens* (2nd ed., Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology). Cambridge University Press, Cambridge. doi: 10.1017/9781316795859
- Segre, A.G., Ascenzi, A., 1984. Fontana Ranuccio: Italy's earliest Middle Pleistocene hominid site. *Current Anthropology* 25(2): 230–233. doi: 10.1086/203117
- Shaw, J.C.M., 1928. Taurodont Teeth in South African Races. *Journal of Anatomy* 62(Pt 4): 476–498. PMID: 17104204
- Sheets, H.D., Covino, K.M., Panasiewicz, J.M., Morris, S.R., 2006. Comparison of geometric morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. *Frontiers in Zoology* 3: 15. doi: 10.1186/1742-9994-3-15
- Sheets, J.W., Gavan, J.A., 1977. Dental Reduction from *Homo erectus* to Neanderthal. *Current Anthropology* 18(3): 587–588. doi: 10.1086/201962
- Shen, G., Gao, X., Gao, B., Granger, D.E., 2009. Age of Zhoukoudian *Homo erectus* determined with ²⁶Al/¹⁰Be burial dating. *Nature* 458(7235): 198–200. doi: 10.1038/nature07741

- Shifman, A., Chanannel, I., 1978. Prevalence of taurodontism found in radiographic dental examination of 1,200 young adult Israeli patients. *Community Dentistry and Oral Epidemiology* 6(4): 200–203. doi: 10.1111/j.1600-0528.1978.tb01150.x
- Silcox, M.T., 2014. A pragmatic approach to the species problem from a paleontological perspective. *Evolutionary Anthropology* 23(1): 24–26. doi: 10.1002/evan.21386
- Skinner, M.M., Gunz, P., Wood, B., Hublin, J.J., 2008. Enamel-dentine junction (EDJ) morphology distinguishes the lower molars of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *Journal of Human Evolution* 55(6): 979–988. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.08.013
- Skinner, M.M., Gunz, P., Wood, B., Boesch, C., Hublin, J.-J., 2009. Discrimination of extant *Pan* species and subspecies using the enamel–dentine junction morphology of lower molars. *American Journal of Physical Anthropology* 140(2): 234–243. doi: 10.1002/ajpa.21057
- Skinner, M.M., de Vries, D., Gunz, P., Kupczik, K., Klassen, R.P., Hublin, J.J., Roksandic, M., 2016. A dental perspective on the taxonomic affinity of the Balanica mandible (BH-1). *Journal of Human Evolution* 93: 63–81. doi: 10.1016/j.jhevol.2016.01.010
- Slice, D.E., Bookstein, F.L., Marcus, L.F., Rohlf, F.J., 2009. A glossary for geometric morphometrics. In: *Morphometrics at SUNY Stony Brook*. <https://sbmorphometrics.org/glossary/gloss1.html> (pristupljeno 20. januara 2022)
- Slimak, L., Zanolli, C., Higham, T., Frouin, M., Schwenninger, J.-L., Arnold, L., J., Demuro, M., Douka, K., Mercier, N., Guérin, G., Valladas, H., Yvorra, P., Giraud, Y., Seguin-Orlando, A., Orlando, L., Lewis, J.A., Muth, X., Camus, H., Vandavelde, S., Buckley, M., Mallol, C., Stringer, C., Metz, L., 2022. Modern human incursion into Neanderthal territories 54,000 years ago at Mandrin, France. *Science Advances* 8(6): eabj9496. doi: 10.1126/sciadv.abj9496
- Slon, V., Mafessoni, F., Vernot, B., de Filippo, C., Grote, S., Viola, B., Hajdinjak, M., Peyrégne, S., Nagel, S., Brown, S., Douka, K., Higham, T., Kozlikin, M.B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Kelso, J., Meyer, M., Prüfer, K., Pääbo, S., 2018. The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature* 561(7721): 113–116. doi: 10.1038/s41586-018-0455-x
- Smith, J.B., Dodson, P., 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(1): 1–12. doi: 10.1671/0272-4634(2003)23[1:APFAST]2.0.CO;2
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., Pouech, J., Lazzari, V., Zermeno, J.P., GuatelliSteinberg, D., Olejniczak, A.J., Hoffman, A., Radovčić, J., Masrouf, M., Toussaint, M., Stringer, C., Hublin, J.-J., 2010. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(49): 20923–20928. doi: 10.1073/pnas.1010906107
- Smith, T.M., Houssaye, A., Kullmer, O., Le Cabec, A., Olejniczak, A.J., Schrenk, F., de Vos, J., Tafforeau, P., 2018. Disentangling isolated dental remains of Asian Pleistocene hominins and pongines. *PLoS ONE* 13(11): e0204737. doi: 10.1371/journal.pone.0204737
- Sommer, R.S., Nadachowski, A., 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36(4): 251–265. doi: 10.1111/j.1365-2907.2006.00093.x

- Strait, D.S., Orr, C.M., Hodgkins, J., Spassov, N., Gurova, M., Miller, C., Tzankov, T., 2016. The Human Fossil Record of Bulgaria and the Formulation of Biogeographic Hypotheses. In: Harvati, K., Roksandic, M. (Eds.), *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human Evolution and its Context*. Springer, Dordrecht: 69–78. doi: 10.1007/978-94-024-0874-4_5
- Strauss, R.E., 2010. Discriminating Groups of Organisms. In: Elewa, M.T. (Ed.), *Morphometrics for Nonmorphometricians*. Springer-Verlag, Berlin: 73–91. doi: 10.1007/978-3-540-95853-6_4
- Stringer, C., 2012. The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evolutionary Anthropology* 21(3): 101–107. doi: 10.1002/evan.21311
- Stuiver, M., Reimer, P.J., Bard, E., Beck, J.W., Burr, G.S., Hughen, K.A., Kromer, B., McCormac, G., van der Plicht, J., Spurk, M., 1998. INTCAL98 Radiocarbon Age Calibration, 24,000–0 cal BP. *Radiocarbon* 40(3): 1041–1083. doi: 10.1017/S0033822200019123
- Tabachnick, B.G., Fidell, L.S., 2012. *Using Multivariate Statistics* (6th edition). Pearson Education, Boston. ISBN-13: 9780205956227
- Tang, N., Le Cabec, A., Antoine, D., 2015. Dentine and cementum structure and properties. In: Irish, J.D., Scott, G.R. (Eds.), *A Companion to Dental Anthropology*. Wiley-Blackwell: 204–222. doi: 10.1002/9781118845486.ch15
- Tatsuta, H., Takahashi, K.H., Sakamaki, Y., 2018. Geometric morphometrics in entomology: basics and applications. *Entomological Science* 21(2): 164–168. doi: 10.1111/ens.12293
- Trinkaus, E., 1978. Dental remains from the Shanidar adult Neanderthals. *Journal of Human Evolution* 7(5): 369–376. doi: 10.1016/S0047-2484(78)80087-6
- Turner, C.G.II, Nichol, C.R., Scott, G.R., 1991. Scoring Procedures for Key Morphological Traits of the Permanent Dentition: The Arizona State University Dental Anthropology System. In: Kelly, M.A., Larsen, C.S. (Eds.), *Advances in Dental Anthropology*. Wiley-Liss, New York: 13–32.
- Tzedakis, P.C., 2004. The Balkans as Prime Glacial Refugial Territory of European Temperate Trees. In: Griffiths, H.I., Kryštufek, B., Reed, J.M. (Eds.), *Balkan biodiversity. Pattern and process in the European hotspot*. Springer, Dordrecht: 49–68. doi: 10.1007/978-1-4020-2854-0_4
- Valladas, H., Reyss, J.L., Joron, J.L., Valladas, G., Bar Yosef, O., Vandermeersch, B., 1988. Thermoluminescence dating of Mousterian Proto-Cro-Magnon' remains from Israel and the origin of modern man. *Nature* 331(6157): 614–616. doi: 10.1038/331614a0
- Velemínská, J., Brůžek, J., Velemínský, P., Šefčáková, A., Katina, S., 2004. The use of recently rediscovered glass plate photodocumentation of those human fossil finds from Předmostí u Přerova destroyed during World War II. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 173(1-4): 129–132.
- Veneziano, A., Irish, J.D., Meloro, C., Stringer, C., De Groote, I., 2019. The functional significance of dental and mandibular reduction in *Homo*: A catarrhine perspective. *American Journal of Primatology* 81(3): e22953. doi: 10.1002/ajp.22953

- Verna, C., Détroit, F., Kupczik, K., Arnaud, J., Balzeau, A., Grimaud-Hervé, D., Bertrand, S., Riou, B., Moncel, M.-H., 2020. The Middle Pleistocene hominin mandible from Payre (Ardèche, France). *Journal of Human Evolution* 144: 102775. doi: 10.1016/j.jhevol.2020.102775
- 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., Pääbo, S., Akey, J.M., 2016. Excavating Neandertal and Denisovan DNA from the genomes of Melanesian individuals. *Science* 352(6282): 235–239. doi: 10.1126/science.aad9416
- Vialet, A., Modesto-Mata, M., Martínón-Torres, M., Martínez de Pinillos, M., Bermúdez de Castro, J.-M., 2018. A reassessment of the Montmaurin-La Niche mandible (Haute Garonne, France) in the context of European Pleistocene human evolution. *PLoS ONE* 13(1): e0189714. doi: 10.1371/journal.pone.0189714
- Vidal, C.M., Lane, C.S., Asrat, A., Barfod, D.N., Mark, D.F., Tomlinson, E.L., Tadesse, A., Yirgu, G., Deino, A., Hutchison, W., Mounier, A., Oppenheimer, C., 2022. Age of the oldest known *Homo sapiens* from eastern Africa. *Nature* 601(7894): 579–583. doi: 10.1038/s41586-021-04275-8
- Villanea, F.A., Schraiber, J.G., 2019. Multiple episodes of interbreeding between Neanderthal and modern humans. *Nature Ecology and Evolution* 3(1): 39–44. doi: 10.1038/s41559-018-0735-8
- Viola, B.T., Gunz, P., Neubauer, S., Slon, V., Kozlikin, M.B., Shunkov, M.V., Meyer, M., Pääbo, S., Derevianko, A.P., 2019. A parietal fragment from Denisova cave. *American Journal of Physical Anthropology* 168: 258–258. doi: 10.1002/AJPA.23802
- Вујашковић, М., Караџић, Б., Милетић, В., 2008. Ендодонтско лечење другог доњег премолара зуба са тауродонтизмом. *Српски архив за целокупно лекарство* 136(5-6): 280–283. doi: 10.2298/sarh0806280v
- Vujisić, T., Navala, M., Kalenić, M., Krstić, B., Maslarević, Lj, Marković, B., Buković, J., 1980. Osnovna geološka karta SFRJ 1:100 000 – Tumač za list Bela Palanka K 34-33. Savezni geološki zavod, Beograd.
- Kryštufek, B., Vohralík, V., 2016. *Apodemus epimelas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T136816A519247. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T136816A519247.en> (pristupljeno 9. januara 2022)
- Krstić, B., Kalenić, M., Divljan, M., Maslarević, Lj., Đorđević, M., Dolić, D., Antonijević, I., 1976. Osnovna geološka karta SFRJ 1:100 000 – Tumač za listove Knjaževac K 34-21 i Belogradčik K 34-22. Savezni geološki zavod, Beograd.
- Wagner, G.A., Krbetschek, M., Degering, D., Bahain, J.-J., Shao, Q., Falguères, C., Voinchet, P., Dolo, J.-M., García, T., Rightmire, G.P., 2010. Radiometric dating of the type-site for *Homo heidelbergensis* at Mauer, Germany. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(46): 19706–19730. doi: 10.1073/pnas.1012722107

- Wanek, J., Rühli, F.J., 2016. Risk to fragmented DNA in dry, wet, and frozen states from computed tomography: a comparative theoretical study. *Radiation and Environmental Biophysics* 55(2): 229–241. doi: 10.1007/s00411-016-0637-6
- Weber, G.W., Fornai, C., Gopher, A., Barkai, R., Sarig, R., Hershkovitz, I. 2016. The Qesem cave hominin material (part 1): A morphometric analysis of the mandibular premolars and molar. *Quaternary International* 398: 159–174. doi: 10.1016/j.quaint.2015.10.027
- Webster, M., Sheets, A.D., 2010. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. In: Alroy, J., Hunt, G. (Eds.), *Quantitative Methods in Paleobiology*. Paleontological Society Short Course, October 30th, 2010. *The Paleontological Society Papers* 16: 163–188. doi: 10.1017/S1089332600001868
- Welker, F., Ramos-Madrigal, J., Gutenbrunner, P., Mackie, M., Tiwary, S., Jersie-Christensen, R.R., Chiva, C., Dickinson, M.R., Kuhlwilm, M., de Manuel, M., Gelabert, P., Martínón-Torres, M., Margvelashvili, A., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Marques-Bonet, T., Penkman, K., Sabidó, E., Cox, J., Olsen, J.V., Lordkipanidze, D., Racimo, F., Lalueza-Fox, C., Bermúdez de Castro, J.M., Willerslev, E., Cappellini, E., 2020. The dental proteome of *Homo antecessor*. *Nature* 580(7802): 235–238. doi: 10.1038/s41586-020-2153-8
- Williams, B.A., Corruccini, R.S., 2007. The Relationship between Crown Size and Complexity in Two Collections. *Dental Anthropology* 20(2-3): 29–32. doi: 10.26575/daj.v20i2-3.110
- Williams, F.L., Lane, K.M., Anderson, W.G., 2017. Comparison of maxillary first molar occlusal outlines of Neandertals from the Meuse River Basin of Belgium using elliptical Fourier analysis. *Anthropological Review* 80(3): 273–286. doi: 10.1515/anre-2017-0018
- Wohlfarth, B., 2013. *A review of Early Weichselian climate (MIS 5d-a) in Europe*. Department of Geological Sciences, Stockholm University, Technical Report TR-13-03. ISSN: 1404-0344
- Wolpoff, M.H., 1971. *Metric Trends in Hominid Dental Evolution*. Press of Case Western Reserve University, Cleveland. ISBN: 08295019919780829501995
- Wolpoff, M.H., 1979. The Krapina dental remains. *American Journal of Physical Anthropology* 50(1): 64–114. doi: 10.1002/ajpa.1330500110
- Wolpoff, M.H., Frayer, D.W., Trinkaus, E., Teschler-Nicola, M., 2006, Inventory and Photodocumentation of the Mladeč Hominid Remains. In: Teschler-Nicola, M. (Ed.), *Early Modern Humans at the Moravian Gate*. Springer, Vienna. doi: 10.1007/978-3-211-49294-9_8
- Wood, B.A. (Ed.), 2011. *Wiley-Blackwell Encyclopedia of Human Evolution*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK. doi: 10.1002/9781444342499
- Wood, B.A., Engleman, C.A., 1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. V. Maxillary postcanine tooth morphology. *Journal of Anatomy* 161: 1–35. PMID: PMC1262088
- Xiao, D., Bae, C.J., Shen, G., Delson, E., Jin, J.J.H., Webb, N.M., Qiu, L., 2014. Metric and geometric morphometric analysis of new hominin fossils from Maba (Guangdong, China). *Journal of Human Evolution* 74: 1–20. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.04.003

Xing, S., Guan, Y., O'Hara, M., Cai, H., Wang, X., Gao, X., 2017. Late Pleistocene hominin teeth from Laoya cave, southern China. *Anthropological Science* 125(3): 129–140. doi: 10.1537/ase.170802

Xing, S., Martín-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., 2019. Late Middle Pleistocene hominin teeth from Tongzi, southern China. *Journal of Human Evolution* 130: 96–108. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.03.001

Xing, S., Martín-Torres, M., Deng, C., Shao, Q., Wang, Y., Luo, Y., Zhou, X., Pan, L., Ge, J., Bermúdez de Castro, J.M., Liu, W., 2021. Early Pleistocene hominin teeth from Meipu, southern China. *Journal of Human Evolution* 151: 102924. doi: 10.1016/j.jhevol.2020.102924

Yates, J.A., Velsko, I.M., Aron, F., Posth, C., Hofman, C.A., Austin, R.M., Parker, C.E., Mann, A.E., Nägele, K., Weedman Arthur, K., Arthur, J.W., Bauer, C.C., Crevecoeur, I., Cupillard, C., Curtis, M.C., Dalén, L., Díaz-Zorita Bonilla, M., Díez Fernández-Lomana, J.C., Drucker, D.G., Escribano Escrivá, E., Francken, M., Gibbon, V.E., González Morales, M.R., Grande Mateu, A., Harvati, K., Henry, A.G., Humphrey, L., Menéndez, M., Mihailović, D., Peresani, M., Rodríguez Moroder, S., Roksandic, M., Rougier, H., Sázelová, S., Stock, J.T., Straus, L.G., Svoboda, J., Teßmann, B., Walker, M., Power, R.C., Lewis, C.M., Sankaranarayanan, K., Guschanski, K., Wrangham, R.W., Dewhurst, F.E., Salazar-García, D.C., Krause, J., Herbig, A., Warinner, C., 2021. The evolution and changing ecology of the African hominid oral microbiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118(20): e2021655118. doi: 10.1073/pnas.2021655118 e2021655118

Zaim, Y., Ciochon, R.L., Polanski, J.M., Grine, F.E., Bettis, III E.A., Rizal, Y., Franciscus, R.G., Larick, R.R., Heizler, M., Aswan, E.K.L., Marsh, H.E., 2011. New 1.5 million-year-old *Homo erectus* maxilla from Sangiran (Central Java, Indonesia). *Journal of Human Evolution* 61(4): 363–376. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.04.009

Zanoli, C., 2013. Additional evidence for morpho-dimensional tooth crown variation in a new Indonesian *H. erectus* sample from the Sangiran Dome (Central Java). *PLoS ONE* 8(7): e67233. doi: 10.1371/journal.pone.0067233

Zanoli, C., Martín-Torres, M., Bernardini, F., Boschian, G., Coppa, A., Dreossi, D., Mancini, L., Martínez de Pinillos, M., Martín-Francés, L., Bermúdez de Castro, J. M., Tozzi, C., Tuniz, C., Macchiarelli, R., 2018. The Middle Pleistocene (MIS 12) human dental remains from Fontana Ranuccio (Latium) and Visogliano (Friuli-Venezia Giulia), Italy. A comparative high resolution endostructural assessment. *PLoS ONE* 13(10): e0189773. doi: 10.1371/journal.pone.0189773

Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D., 2012. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer* (2nd edition). Academic Press, New York. ISBN: 9780123869043

Живановић, С., 1966. Претходно саопштење о налазу два остатка лобања праисторијског човека из Војводине. *Старинар* XV-XVI: 187–190.

Живановић, С., 1975. Лобања из Бачког Петровца. *Старинар* XXIV-XXV: 155–156.

11. Prilozi

Tabela P1. Ekspresije nemetričkih morfoloških karakteristika nalaza prvih gornjih molara (M1) iz Velike Balanice i Pešturine, prema sistemu Martín-Torres et al. (2012: Tab. 4), koji predstavlja nadogradnju poznatijeg sistema ASUDAS (eng. *Arizona State University Dental Anthropology System*; Turner et al., 1991). U tabeli su prikazane i procentualne zastupljenosti pojedinih stepena ekspresije kod uzoraka ranih (Sima de los Huesos; RNEA) i kasnih neandertalaca (KNEA), fosilnog (FHS) i savremenog *Homo sapiens*-a (SHS) prema Martín-Torres et al. (2012: Tab. 12). Karakteristike označene zvezdicom (*) su naročito osetljive na proces trošenja gleđi, tako da prezentovane procene treba uzimati sa dozom rezerve. Termini iz domena dentalne morfologije su pojašnjeni u odeljku 6.1.

Karakteristika	Stepen ekspresije			RNEA	KNEA	FHS	SHS	Pojašnjenja stepenova ekspresije
	Pes-3	BH-4	BH-6					
metakon	4	4	-	82,4% (4)	56,5% (4)	57,9% (4)	57,5%	4 = metakon je veliki
hipokon	5	4	4	29,4% (4) 64,7% (5)	43,5% (4) 52,2% (5)	52,6% (4) 31,6% (5)	45,7% (4) 43,3% (5)	4 = velika kvržica; 5 = veoma velika kvržica
C5 (eng. <i>metaconule</i>)	3	2	0	25% (0) 18,8% (2) 25% (3)	4,5% (0) 45,5% (2) 22,7% (3)	5,6% (0) 38,9% (2) 38,9% (3)	35,2% (0) 29,6% (2) 9,6% (3)	0 = nema kvržice; 2 = mala kvruga; 3 = mala kvržica
kosi greben (lat. <i>crista obliqua</i>)	1	1	1	100% (1)	95% (1)	84,2% (1)	94,3% (1)	1 = kontinuirani greben povezuje protokon i metakon
prednji transverzalni greben*	0	0	0	58,3% (0)	75% (0)	69,2% (0)	54,4% (0)	0 = grebena nema ili je prekinut; 1 = greben postoji ili je kontinuiran
Karabelijevo obeležje	2	2	0	43,8% (0) 0% (2)	20% (0) 10% (2)	62,5% (0) 6,3% (2)	73,4% (0) 5,6% (2)	0 = meziolingvalna strana protokona je glatka; 2 = prisutna je jamica
parastil	0	0	-	70,6% (0)	70% (0)	100% (0)	98,4% (0)	0 = glatke bukalne površine parakona i metakona (parastil nije prisutan)
dodatne kvržice u regionu mezijalnog marginalnog grebena*	1	0	0	50% (0) 50% (1)	36,8% (0) 63,2% (1)	41,7% (0) 58,3% (1)	65,4% (0) 34,6% (1)	0 = nema kvržica; 1 = kvržice su prisutne

Tabela P2. Detalji M1 uzorka fosilnih hominina. Položaji zuba u maksili označeni su skraćenicama dex. (lat. *dextra* = desna) i sin. (lat. *sinistra* = leva). Istrošenost tvrdog zubnog tkiva je ocenjena prema kriterijumima koje je definisao Molnar (1971). Zvezdicom (*) su označeni molari kod kojih je izvršena korekcija kontaktnih faseta.

Lokalitet (država)	Primerak (oznaka)	Strana	Nivo istrošenosti	Datovanje (referenca)
Išango (Kongo)	#Ish25	sin.	1	≥ 2 Ma (Crevecoeur et al., 2014)
Nepoznat (Kina)	CA 770*	dex.	2	?
	CA 771	sin.	2	?
Atapuerka–Sima de los Huesos (Španija)	AT-20*	dex.	3	~430 ka (Arsuaga et al., 2014); MIS 12 (Demuro et al., 2019)
	AT-26*	dex.	3	
	AT-138*	sin.	3	
	AT-196*	dex.	3	
	AT-406*	sin.	2	
	AT-587*	dex.	2	
	AT-812*	dex.	4	
	AT-959	dex.	2	
	AT-2071	sin.	2	
	AT-2076*	dex.	2	
	AT-3177*	sin.	2	
	AT-5804*	sin.	2	
AT-5899	dex.	3		
Kova Negra (Španija)	CN42175	sin.	1	kasni pleistocen (Arsuaga et al., 2007)
Džoukoutijen (Kina)	ZKD 140	sin.	1	750–670 ka (Shen et al., 2009)
Đavolja Kula (Gibraltar)	Gibraltar 2	dex.	1	50–30 ka (Smith et al., 2010)
Engis (Belgija)	Engis 2	dex.	1	> 50–30 ka (Smith et al., 2010)
Kafzeh (Izrael)	Kafzeh 4	sin.	2	100–90 ka (Schwarcz et al., 1988; Valladas et al., 1988)
	Kafzeh 10	dex.	1	
		sin.	1	
	Kafzeh 11	dex.	1	
	Kafzeh 15	sin.	sin.	
Krapina (Hrvatska)	Krapina 45	sin.	2	130 \pm 10 ka (Rink et al., 1995); MIS 5e (Radović et al., 2016)
	Krapina 48	sin.	2	
	Krapina D100	sin.	1	
	Krapina D134	dex.	2	
	Krapina D136*	sin.	3	
	Krapina D164*	sin.	4	

	Krapina D166*	dex.	3	
	Krapina D171	sin.	2	
	Krapina D174	sin.	2	
	Krapina D177*	dex.	2	
La Kina (Francuska)	LQH18	dex.	1	60–45 ka (Smith et al., 2010)
		sin.	1	
Misljica (Izrael)	Misljica-1*	sin.	3	194–177 ka (Hershkovitz et al., 2018)
Pešturina (Srbija)	Pes-3	dex.	2	122–99 ka (Mihailović et al., 2022a)
Pontnevid (Vels, Britanija)	PN4	dex.	3	200 ± 25 ka, 269 ± 37 ka (Aldhouse-Green & Peterson 2012); ~225 ka, MIS 7 (Compton & Stringer, 2015)
	PN12	sin.	3	
Rok de Maršal (Francuska)	RdM1	dex.	1	90–60 ka (Guibert et al., 2008); MIS 4 (Guérin et al., 2012)
		sin.	1	
Sangiran na Javi (Indonezija)	Bpg 2001.04*	sin.	4	1,51 ± 0,08 Ma (Zaim et al., 2011)
	S4	dex.	3	> 1,5 Ma (Larick et al., 2001)
	S7-3b*	dex.	3	1,51–0,96 Ma (Larick et al., 2001)
	S17*	dex.	4	> 1,5 Ma (Larick et al., 2001)
Velika Balanica (Srbija)	BH-4	dex.	1	369–211 ka (Mihailović et al., 2022b)
	BH-6	dex.	3	> 120 ka ? (Roksandic et al., 2020)

Tabela P3. Detalji uzorka M1 savremenog *Homo sapiens*-a (SHS). Strane su označene skraćenicama dex. (lat. *dextra* = desna) i sin. (lat. *sinistra* = leva), a trošenje tvrdog zubnog tkiva je ocenjeno prema kriterijumima koje je definisao Molnar (1971). Zvezdicom (*) su označeni molari kod kojih je izvršena korekcija kontaktnih faseta. Skraćenice institucija: GMB = Gradski muzej Bečej; GMS = Gradski Muzej Subotica; LBKB = Laboratorija za biologiju kosti i bioantropologiju, Medicinski fakultet, Univerzitet u Beogradu; NMKV = Narodni muzej Kraljevo; MGB = Muzej grada Beograda.

Doba/kulturna grupa	Okvirno datovanje	Lokalitet	Arheološki kontekst	Strana	Nivo istrošenosti	Skraćenica	Institucija čuvanja
Antika	4. vek	Lanište, Baljevac	grob 11	dex.	2	Lanište 11	NMKV
Antika/Sarmati	1–4. vek	Verušić, Subotica	grob 83	sin.	2	Verušić 83	GMS
Antika/Sarmati	1–4. vek	Verušić, Subotica	grob 88	dex.	4	Verušić 88*	GMS
Srednji vek/Avari	6–7. vek	Čik, Bačko Petrovo Selo	grob 77	dex.	2	Čik 77	GMB
Srednji vek/Avari	6–7. vek	Čik, Bačko Petrovo Selo	grob 115	sin.	4	Čik 115*	GMB
Srednji vek/Avari	6–7. vek	Čik, Bačko Petrovo Selo	grob 118	dex.	3	Čik 118*	GMB
Srednji vek/Avari	7–8. vek	Doža Đerđa, Bečej	grob 1/06	sin.	2	DĐ1/06	GMB
Srednji vek/Avari	7–8. vek	Perlek, Bečej	grob 19	sin.	3	Perlek 19*	GMB
Rani novi vek	16–17. vek	Paklenje, Baljevac	grob 16	sin.	1	Paklenje 16	NMKV
Rani novi vek	16–17. vek	Paklenje, Baljevac	grob 17	sin.	1	Paklenje 17	NMKV
Srednji vek	12–13. vek	Turska Crkva-Lazac, Kraljevo	grob 13	dex.	2	TCL13	NMKV
Rani novi vek (?)	16–17. vek (?)	Tominjača-Rimsko groblje, Kovači, Kopaonik	grob 2	dex.	2	TRGK2	NMKV
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	kesa 189	dex.	3	ST189	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	kutija 48	sin.	3	ST48	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	sonda 134	sin.	2	ST134*	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	grob 185	sin.	2	ST185*	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	grob 190	dex.	3	ST190*	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	k 395	dex.	2	ST395*	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	kutija 11	dex.	2	ST11	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	grob 345	dex.	2	ST345	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	k 447	dex.	2	ST447	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	k 51	sin.	2	ST51	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	k 88	sin.	2	ST88	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	k 153	dex.	1	ST153	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	grob 24?	dex.	1	ST24	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	grob 212	sin.	1	ST212	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	st48	sin.	1	ST48	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	grob 376	dex.	1	ST376	LBKB

Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	91PI 1	dex.	1	ST91	LBKB
Srednji vek	10–13. vek	Stara Torina, Subotica	91PI k 92	dex.	1	ST92	LBKB
Srednji vek	13. vek	Vinča-Belo Brdo, Beograd	grob 63	sin.	4	Vinča 63	MGB
Srednji vek	-	Oluš, Kikinda	grob 2	dex.	4	Oluš 2	LBKB

Tabela P4. Najbolji rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (prostor oblika, $n = 34$) za različite modele, sa rezultatima NP-MANOVA testa (Euklidska distanca, 9999 permutacija) u vidu F statistika i p -vrednosti. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom. Skraćenice: PC = glavna komponenta; NEA = neandertalci; HS = *Homo sapiens*.

Model	Broj PC (% totalne varijanse)	Rezultati unakrsno proverenih (<i>jackknife</i>) klasifikacija				NP-MANOVA test ($\alpha = 0,001$)
		% ispravnih klasifikacija	Broj pogrešno klasifikovanih M1			
			NEA	HS	Ukupno (konkretni primerci)	
Spec1	3 (90,30)	61,8	6	7	13	F = 2,102; $p = 0,109$
Spec2	13 (99,37)	82,4	3	3	6 (LQH18 dex. i sin., CN42175, Kafzeh 11, Čik 118, Oluš 2)	F = 3,405; $p = 0,0001^*$
Komb1A	10 (92,73)	94,1	0	2	2 (Paklenje 16, Oluš 2)	F = 12,84; $p = 0,0001^*$
Komb1B	10 (94,43)	97,1	0	1	1 (Lanište 11)	F = 10,33; $p = 0,0001^*$
Komb2A	8 (92,03)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 18,9; $p = 0,0001^*$
Komb2B	7 (91,57)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 21,41; $p = 0,0001^*$
Komb3A	9 (91,04)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 15,09; $p = 0,0001^*$
Komb3B	8 (91,33)	97,1	0	1	1 (Vinča 63)	F = 15,1; $p = 0,0001^*$
Komb4A	11 (90,63)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 11,52; $p = 0,0001^*$
Komb4B	10 (90,84)	94,1	1	1	2 (LQH18 dex., Oluš 2)	F = 11,72; $p = 0,0001^*$
PoluA	6 (91,54)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 22,01; $p = 0,0001^*$
PoluB	6 (92,32)	94,1	0	2	2 (Perlek 19, Oluš 2)	F = 27,75; $p = 0,0001^*$
EFApk-A	5 (97,12)	<u>100</u>	0	0	0	F = 29,04; $p = 0,0001^*$
EFApk-B	5 (96,67)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 58,38; $p = 0,0001^*$
FragA	8 (90,75)	97,1	0	1	1 (CN42175)	F = 15,19; $p = 0,0001^*$
FragB	7 (90,75)	<u>100</u>	0	0	0	F = 15,28; $p = 0,0001^*$

Tabela P5. Najbolji rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (prostor forme, $n = 34$) za različite modele sa rezultatima NP-MANOVA testa. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom. Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabelu P4.**

Model	Broj PC (% totalne varijanse)	Rezultati unakrsno proverenih (<i>jackknife</i>) klasifikacija				NP-MANOVA test ($\alpha = 0,001$)
		% ispravnih klasifikacija	Broj pogrešno klasifikovanih M1			
			NEA	HS	Ukupno (konkretni primerci)	
Spec1	4 (92,91)	61,8	7	6	13	F = 1,894; $p = 0,1136$
Spec2	9 (92,14)	91,2	2	1	3 (LQH18 dex., RdM1 sin., Oluš 2)	F = 4,158; $p = 0,0001^*$
Komb1A	9 (93,89)	91,2	1	2	3 (LQH18 dex., Paklenje 16, Oluš 2)	F = 18,81; $p = 0,0001^*$
Komb1B	15 (98,81)	94,1	0	2	2 (Kafzeh 11, Oluš 2)	F = 14,85; $p = 0,0001^*$
Komb2A	5 (90,39)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 26,69; $p = 0,0001^*$
Komb2B	8 (95,84)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 24,43; $p = 0,0001^*$
Komb3A	8 (93,27)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 20,85; $p = 0,0001^*$
Komb3B	10 (95,53)	<u>100</u>	0	0	0	F = 18,19; $p = 0,0001^*$
Komb4A	16 (97,30)	94,1	1	1	2 (LQH18 dex., Oluš 2)	F = 15,44; $p = 0,0001^*$
Komb4B	10 (92,00)	91,2	1	2	3 (LQH18 dex., Paklenje 16, Oluš 2)	F = 15,23; $p = 0,0001^*$
PoluA	4 (91,76)	97,1	0	1	1 (Paklenje 16)	F = 28,07; $p = 0,0001^*$
PoluB	7 (96,41)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 28,08; $p = 0,0001^*$
EFApk-A	6 (97,74)	97,1	0	1	1 (Oluš 2)	F = 28,9; $p = 0,0001^*$
EFApk-B	3 (91,70)	94,1	0	2	2 (Paklenje 16, Oluš 2)	F = 57,78; $p = 0,0001^*$
FragA	7 (90,54)	<u>100</u>	0	0	0	F = 20,26; $p = 0,0001^*$
FragB	8 (93,37)	<u>100</u>	0	0	0	F = 17,88; $p = 0,0001^*$

Tabela P6. Najbolji rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (prostor oblika, $n = 64$) za različite modele sa rezultatima NP-MANOVA testa. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom. Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabelu P4**.

Model	Broj PC (% totalne varijanse)	Rezultati unakrsno proverenih (<i>jackknife</i>) klasifikacija				NP-MANOVA test ($\alpha = 0,001$)
		% ispravnih klasifikacija	Broj pogrešno klasifikovanih M1			
			NEA	HS	Ukupno (konkretni primerci)	
Spec1	4 (100,00)	67,2	12	9	21	F = 6,324; $p = 0,0005^*$
Spec2	10 (93,11)	95,3	1	2	3 (Krapina D136, Kafzeh 11, Oluš 2)	F = 8,821; $p = 0,0001^*$
Komb1A	13 (94,40)	95,3	2	1	3 (AT-812, LQH18 dex., Oluš 2)	F = 16,03; $p = 0,0001^*$
Komb1B	11 (94,13)	96,9	0	2	2 (Oluš 2, ST395)	F = 13,4; $p = 0,0001^*$
Komb2A	13 (96,05)	95,3	0	3	3 (Kafzeh 11, Oluš 2, ST395)	F = 18,99; $p = 0,0001^*$
Komb2B	12 (95,95)	96,9	0	2	2 (Oluš 2, ST395)	F = 21,94; $p = 0,0001^*$
Komb3A	18 (96,91)	100	0	0	0	F = 13,28; $p = 0,0001^*$
Komb3B	30 (99,49)	95,3	0	3	3 (ST190, Oluš 2, ST92)	F = 14,72; $p = 0,0001^*$
Komb4A	26 (98,32)	98,4	0	1	1 (Oluš 2)	F = 12,15; $p = 0,0001^*$
Komb4B	12 (90,41)	95,3	2	1	3 (AT-812, LQH18 dex., Oluš 2)	F = 15,34; $p = 0,0001^*$
PoluA	13 (97,11)	95,3	1	2	3 (AT-959, Paklenje 16, ST190)	F = 21,54; $p = 0,0001^*$
PoluB	16 (98,69)	93,8	1	3	4 (AT-5899, Paklenje 16, Oluš 2, ST92)	F = 29,49; $p = 0,0001$
EFApk-A	14 (99,50)	90,6	4	2	6 (AT-812, AT-959, AT-5899, PN4, ST190)	F = 35,96; $p = 0,0001^*$
EFApk-B	4 (93,83)	93,8	2	2	4 (AT-812, AT-5899, Paklenje 16, ST190)	F = 80,14; $p = 0,0001^*$
FragA	19 (98,45)	100	0	0	0	F = 14,61; $p = 0,0001^*$
FragB	11 (95,30)	98,4	1	0	1 (LQH18 dex.)	F = 18,1; $p = 0,0001^*$

Tabela P7. Najbolji rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (prostor forme, $n = 64$) za različite modele sa rezultatima NP-MANOVA testa. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom. Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabelu P4.**

Model	Broj PC (% totalne varijanse)	Rezultati unakrsno proverenih (<i>jackknife</i>) klasifikacija				NP-MANOVA test ($\alpha = 0,001$)
		% ispravnih klasifikacija	Broj pogrešno klasifikovanih M1			
			NEA	HS	Ukupno (konkretni primerci)	
Spec1	4 (90,16)	70,3	11	8	19	F = 5,688; $p = 0,0009^*$
Spec2	10 (91,18)	96,9	1	1	2 (RdM1 sin., Oluš 2)	F = 9,127; $p = 0,0009^*$
Komb1A	11 (93,01)	95,3	2	1	3 (AT-812, LQH18 dex., Oluš 2)	F = 20,99; $p = 0,0009^*$
Komb1B	12 (95,94)	96,9	0	2	2 (Kafzeh 10 sin., Oluš 2)	F = 17,03; $p = 0,0001^*$
Komb2A	14 (97,96)	96,9	0	2	2 (Oluš 2, ST395)	F = 23,96; $p = 0,0001^*$
Komb2B	7 (90,99)	96,9	0	2	2 (ST190, ST395)	F = 27,55; $p = 0,0001^*$
Komb3A	19 (98,14)	100	0	0	0	F = 18,7; $p = 0,0001^*$
Komb3B	11 (93,84)	93,8	3	1	4 (AT-812, AT-5899, LQH18 dex., ST11)	F = 19,31; $p = 0,0001^*$
Komb4A	27 (98,89)	98,4	0	1	1 (Oluš 2)	F = 16,16; $p = 0,0001^*$
Komb4B	12 (91,37)	95,3	2	1	3 (AT-812, LQH18 dex., Oluš 2)	F = 17,88; $p = 0,0001^*$
PoluA	15 (98,84)	93,8	2	2	4 (AT-812, AT-959, Paklenje 16, ST190)	F = 25,79; $p = 0,0001^*$
PoluB	17 (99,29)	93,8	1	3	4 (AT-5899, Paklenje 16, Oluš 2, ST92)	F = 29,89; $p = 0,0001^*$
EFApk-A	9 (98,42)	92,2	3	2	5 (AT-812, AT-5899, PN4, Kafzeh 15 sin., ST92)	F = 35,61; $p = 0,0001^*$
EFApk-B	4 (92,12)	95,3	1	2	3 (AT-5899, Paklenje 16, ST190)	F = 71,69; $p = 0,0001^*$
FragA	10 (92,85)	98,4	1	0	1 (LQH18 dex.)	F = 21,57; $p = 0,0001^*$
FragB	12 (96,21)	98,4	1	0	1 (LQH18 dex.)	F = 21,3; $p = 0,0001^*$

Tabela P8. Rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (model **Komb3A**, prostor oblika, $n = 72$) sa klasifikacijama Pes-3 i BH-4 molara i rezultatima statističkih testova: Boksovog M-testa za jednakost matrica kovarijansi u vidu statistika i p -vrednosti – klasičnih (p) i onih koji se zasnivaju na Monte Karlo testovima sa 999 permutacija (p_{MK}); Durnik-Hansenovog (D-H) omnibus testa za multivarijantnu normalnost u vidu statistika (E_p) i p -vrednosti. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom (*). U slučajevima gde je Boksov M-test značajan, prikazani su i rezultati ponovljenih klasifikacija Pes-3 i BH-4 na odvojenim matricama kovarijanse. Skraćenice: PC = glavna komponenta; NEA = neandertalci; HS = *Homo sapiens*, $p_{post} = a$ posteriori verovatnoća, $p_{tip} =$ verovatnoća tipičnosti.

Broj PC (% total. varijanse)	% ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija	Originalna klasifikacija		Ponovljena klasifikacija		Boksov M-test ($\alpha = 0,001$)	D-H omnibus test ($\alpha = 0,05$)	
		Pes-3 ($p_{post}; p_{tip}$)	BH-4 ($p_{post}; p_{tip}$)	Pes-3 ($p_{post}; p_{tip}$)	BH-4 ($p_{post}; p_{tip}$)		NEA	HS
2 (52,85)	91,4	HS (0,502; 0,224)	NEA (0,984; 0,633)	-	-	13,944; $p = 0,004$ $p_{MK} = 0,005$	5,048; $p = 0,282$	21,46; $p = 0,000^*$
3 (61,56)	91,4	HS (0,924; 0,546)	NEA (0,986; 0,99)	-	-	19,929; $p = 0,004$ $p_{MK} = 0,006$	8,545; $p = 0,201$	19,73; $p = 0,003^*$
4 (68,80)	92,9	HS (0,956; 0,667)	NEA (0,981; 0,889)	HS (0,951; 0,66)	NEA (0,983; 0,892)	40,944; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	11,12; $p = 0,195$	20,44; $p = 0,009^*$
5 (74,51)	92,9	HS (0,96; 0,689)	NEA (0,979; 0,861)	HS (0,957; 0,684)	NEA (0,981; 0,864)	46,531; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	12,28; $p = 0,267$	20; $p = 0,029^*$
6 (79,23)	92,9	HS (0,971; 0,757)	NEA (0,977; 0,818)	HS (0,962; 0,744)	NEA (0,983; 0,828)	63,204; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	14,3; $p = 0,282$	20,58; $p = 0,057$
7 (82,60)	92,9	HS (0,965; 0,677)	NEA (0,975; 0,76)	HS (0,954; 0,66)	NEA (0,981; 0,744)	80,344; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	15,59; $p = 0,339$	20,09; $p = 0,127$
8 (85,28)	94,3	NEA (0,734; 0,134)	NEA (1; 0,214)	NEA (0,757; 0,145)	NEA (1; 0,227)	94,438; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	18,99; $p = 0,269$	24,99; $p = 0,07$
9 (87,42)	94,3	NEA (0,675; 0,11)	NEA (1; 0,238)	NEA (0,695; 0,117)	NEA (1; 0,248)	110,65; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	20,4; $p = 0,311$	27,96; $p = 0,063$
10 (89,24)	94,3	NEA (0,664; 0,103)	NEA (1; 0,315)	NEA (0,671; 0,105)	NEA (1; 0,319)	132,12; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	26,9; $p = 0,138$	29,86; $p = 0,072$
11 (90,87)	94,3	NEA (0,755; 0,129)	NEA (1; 0,318)	NEA (0,767; 0,135)	NEA (1; 0,326)	152,66; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	25,17; $p = 0,289$	32,9; $p = 0,063$
12 (92,16)	92,9	NEA (0,725; 0,107)	NEA (1; 0,168)	NEA (0,71; 0,101)	NEA (1; 0,161)	183,2; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	21,58; $p = 0,604$	31,61; $p = 0,137$
13 (93,29)	94,3	NEA (0,908; 0,163)	NEA (1; 0,14)	NEA (0,886; 0,144)	NEA (1; 0,097)	211,69; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	25,52; $p = 0,49$	30,77; $p = 0,237$
14 (94,17)	94,3	NEA (0,911; 0,166)	NEA (1; 0,111)	NEA (0,89; 0,147)	NEA (1; 0,095)	256,11; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	25,55; $p = 0,598$	27,51; $p = 0,491$
15 (94,93)	92,9	NEA (0,977; 0,205)	NEA (1; 0,073)	NEA (0,949; 0,143)	NEA (1; 0,038)	296,52; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	22,02; $p = 0,854$	30,1; $p = 0,461$
16 (95,58)	94,3	NEA (0,995; 0,267)	NEA (1; 0,086)	NEA (0,989; 0,209)	NEA (1; 0,052)	335,46; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	22,38; $p = 0,897$	34,73; $p = 0,339$
17 (96,16)	100	NEA (0,999; 0,273)	NEA (1; 0,094)	NEA (0,998; 0,253)	NEA (1; 0,081)	358,35; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	22,13; $p = 0,942$	35,29; $p = 0,407$
18 (96,61)	100	NEA (0,996; 0,115)	NEA (1; 0,288)	NEA (0,991; 0,87)	NEA (1; 0,249)	398,16; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	20,05; $p = 0,985$	35,31; $p = 0,501$
19 (97,01)	100	NEA (0,997; 0,123)	NEA (1; 0,22)	NEA (0,993; 0,093)	NEA (1; 0,182)	443,54; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	21,52; $p = 0,986$	35,12; $p = 0,603$
20 (97,30)	98,6	NEA (0,999; 0,18)	NEA (1; 0,328)	NEA (0,998; 0,147)	NEA (1; 0,343)	482,95; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	23,69; $p = 0,981$	40,08; $p = 0,467$
21 (97,55)	98,6	NEA (0,999; 0,187)	NEA (1; 0,394)	NEA (0,998; 0,154)	NEA (1; 0,358)	556,81; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	29,88; $p = 0,92$	43,27; $p = 0,417$
22 (97,79)	98,6	NEA (1; 0,273)	NEA (1; 0,425)	NEA (0,999; 0,229)	NEA (1; 0,383)	610,26; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	38,25; $p = 0,716$	47,43; $p = 0,335$
23 (98,01)	98,6	NEA (0,999; 0,18)	NEA (1; 0,474)	NEA (0,999; 0,16)	NEA (1; 0,453)	668,34; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	39; $p = 0,758$	48,1; $p = 0,388$
24 (98,21)	95,7	NEA (1; 0,5)	NEA (1; 0,663)	NEA (1; 0,479)	NEA (1; 0,647)	737,47; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	39,89; $p = 0,791$	52,61; $p = 0,3$
25 (98,38)	95,7	NEA (1; 0,388)	NEA (1; 0,444)	NEA (1; 0,379)	NEA (1; 0,435)	801,07; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	37,95; $p = 0,894$	54,67; $p = 0,302$
26 (98,53)	97,1	NEA (1; 0,379)	NEA (1; 0,25)	NEA (1; 0,379)	NEA (1; 0,251)	891,34; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	37,33; $p = 0,938$	53,91; $p = 0,401$
27 (98,66)	97,1	NEA (1; 0,333)	NEA (1; 0,288)	NEA (1; 0,332)	NEA (1; 0,287)	961,24; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	41,64; $p = 0,89$	58,84; $p = 0,303$
28 (98,77)	97,1	NEA (1; 0,358)	NEA (1; 0,151)	NEA (1; 0,36)	NEA (1; 0,153)	1066,6; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	46,27; $p = 0,82$	64,68; $p = 0,2$
29 (98,88)	97,1	NEA (1; 0,364)	NEA (1; 0,15)	NEA (1; 0,366)	NEA (1; 0,152)	1204; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	41,42; $p = 0,951$	63,47; $p = 0,29$
30 (98,98)	94,3	NEA (1; 0,542)	NEA (1; 0,217)	NEA (1; 0,551)	NEA (1; 0,228)	1307,3; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,011$	53,11; $p = 0,724$	67,7; $p = 0,231$
31 (99,07)	97,1	NEA (1; 0,158)	NEA (1; 0,096)	NEA (1; 0,216)	NEA (1; 0,145)	1381,9; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,165$	57,19; $p = 0,649$	73,87; $p = 0,142$

Tabela P9. Rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (model **Komb3A**, prostor forme, $n = 72$) sa klasifikacijama Pes-3 i BH-4 molara i rezultatima statističkih testova. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom (*). Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabelu P8**.

Broj PC (% total. varijanse)	% ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija	Originalna klasifikacija		Ponovljena klasifikacija		Boksov M-test ($\alpha = 0,001$)	D-H omnibus test ($\alpha = 0,05$)	
		Pes-3 (p_{post} ; p_{tip})	BH-4 (p_{post} ; p_{tip})	Pes-3 (p_{post} ; p_{tip})	BH-4 (p_{post} ; p_{tip})		NEA	HS
2 (58,58)	82,9	NEA (0,702; 0,668)	HS (0,87; 0,883)	-	-	2,514; $p = 0,488$ $PMK = 0,428$	5,936; $p = 0,204$	4,327; $p = 0,364$
3 (70,50)	94,3	HS (0,734; 0,179)	NEA (0,501; 0,591)	-	-	17,86; $p = 0,009$ $PMK = 0,018$	4,152; $p = 0,656$	13,81; $p = 0,032^*$
4 (75,75)	92,9	HS (0,951; 0,532)	NEA (0,9; 0,384)	-	-	30,33; $p = 0,002$ $PMK = 0,002$	9,577; $p = 0,296$	17,09; $p = 0,029^*$
5 (80,35)	92,9	HS (0,954; 0,544)	NEA (0,893; 0,372)	HS (0,932; 0,504)	NEA (0,927; 0,417)	48,421; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	10,03; $p = 0,438$	17,06; $p = 0,073$
6 (84,07)	92,9	HS (0,957; 0,559)	NEA (0,889; 0,362)	HS (0,939; 0,524)	NEA (0,92; 0,403)	54,787; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	11,76; $p = 0,465$	16,91; $p = 0,153$
7 (86,87)	92,9	HS (0,962; 0,584)	NEA (0,892; 0,366)	HS (0,943; 0,547)	NEA (0,925; 0,41)	70,148; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	13,41; $p = 0,495$	14,29; $p = 0,428$
8 (88,92)	91,4	HS (0,963; 0,583)	NEA (0,892; 0,364)	HS (0,944; 0,545)	NEA (0,927; 0,409)	84,984; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	14,23; $p = 0,582$	13,63; $p = 0,626$
9 (90,66)	94,3	NEA (0,742; 0,119)	NEA (1; 0,486)	NEA (0,768; 0,13)	NEA (1; 0,499)	103,31; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	15,04; $p = 0,659$	18,1; $p = 0,449$
10 (92,03)	94,3	NEA (0,683; 0,098)	NEA (1; 0,496)	NEA (0,704; 0,105)	NEA (1; 0,505)	121,6; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	14,97; $p = 0,778$	19,03; $p = 0,52$
11 (93,18)	94,3	NEA (0,637; 0,084)	NEA (1; 0,563)	NEA (0,652; 0,089)	NEA (1; 0,569)	150,23; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	16,7; $p = 0,78$	21,94; $p = 0,463$
12 (94,24)	95,7	NEA (0,751; 0,111)	NEA (1; 0,568)	NEA (0,772; 0,12)	NEA (1; 0,577)	175,74; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	17,31; $p = 0,835$	26,16; $p = 0,345$
13 (95,07)	94,3	NEA (0,743; 0,09)	NEA (1; 0,294)	NEA (0,725; 0,084)	NEA (1; 0,286)	208,65; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	18,4; $p = 0,861$	26,95; $p = 0,412$
14 (95,79)	94,3	NEA (0,892; 0,131)	NEA (1; 0,24)	NEA (0,865; 0,114)	NEA (1; 0,219)	243,91; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	212; $p = 0,825$	25,14; $p = 0,62$
15 (96,36)	94,3	NEA (0,882; 0,125)	NEA (1; 0,253)	NEA (0,853; 0,108)	NEA (1; 0,231)	285,83; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	23,21; $p = 0,806$	25,04; $p = 0,723$
16 (96,85)	92,9	NEA (0,976; 0,179)	NEA (1; 0,148)	NEA (0,944; 0,119)	NEA (1; 0,093)	329,72; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	25,73; $p = 0,776$	27,17; $p = 0,71$
17 (97,27)	94,3	NEA (0,997; 0,232)	NEA (1; 0,217)	NEA (0,99; 0,165)	NEA (1; 0,15)	376,04; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	26,91; $p = 0,801$	30,6; $p = 0,661$
18 (97,63)	98,6	NEA (0,999; 0,242)	NEA (1; 0,168)	NEA (0,997; 0,202)	NEA (1; 0,133)	403,25; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	25,32; $p = 0,908$	28,72; $p = 0,801$
19 (97,92)	100	NEA (0,997; 0,103)	NEA (1; 0,631)	NEA (0,99; 0,071)	NEA (1; 0,311)	448,28; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	22,09; $p = 0,982$	35,41; $p = 0,59$
20 (98,18)	100	NEA (0,997; 0,112)	NEA (1; 0,309)	NEA (0,993; 0,079)	NEA (1; 0,261)	492,75; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	23,78; $p = 0,98$	34,85; $p = 0,701$
21 (98,36)	98,6	NEA (0,999; 0,186)	NEA (1; 0,547)	NEA (0,998; 0,147)	NEA (1; 0,508)	537,64; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	26; $p = 0,975$	37,82; $p = 0,655$
22 (98,52)	98,6	NEA (1; 0,282)	NEA (1; 0,594)	NEA (1; 0,227)	NEA (1; 0,549)	608,41; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	30,58; $p = 0,938$	41,4; $p = 0,584$
23 (98,67)	98,6	NEA (1; 0,276)	NEA (1; 0,593)	NEA (0,999; 0,222)	NEA (1; 0,549)	689,18; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	33,65; $p = 0,912$	46,26; $p = 0,462$
24 (98,81)	97,1	NEA (1; 0,207)	NEA (1; 0,68)	NEA (1; 0,177)	NEA (1; 0,659)	746,72; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	32,41; $p = 0,959$	49,98; $p = 0,395$
25 (98,92)	97,1	NEA (1; 0,614)	NEA (1; 0,838)	NEA (1; 0,584)	NEA (1; 0,824)	798,36; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,002$	34,44; $p = 0,954$	54,56; $p = 0,305$
26 (99,03)	95,7	NEA (1; 0,516)	NEA (1; 0,915)	NEA (1; 0,5)	NEA (1; 0,912)	881,96; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	38,58; $p = 0,917$	59,35; $p = 0,226$
27 (99,12)	100	NEA (1; 0,585)	NEA (1; 0,535)	NEA (1; 0,591)	NEA (1; 0,542)	987,1; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,001^*$	38,48; $p = 0,945$	63,14; $p = 0,185$
28 (99,20)	100	NEA (1; 0,585)	NEA (1; 0,541)	NEA (1; 0,591)	NEA (1; 0,548)	1051,6; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,003$	43,89; $p = 0,88$	64,46; $p = 0,205$
29 (99,27)	98,6	NEA (1; 0,532)	NEA (1; 0,494)	NEA (1; 0,54)	NEA (1; 0,503)	1162,5; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,009$	49,13; $p = 0,79$	66,71; $p = 0,203$
30 (99,34)	98,6	NEA (1; 0,732)	NEA (1; 0,694)	NEA (1; 0,742)	NEA (1; 0,705)	1255,3; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,042$	53,24; $p = 0,719$	68,47; $p = 0,212$
31 (99,40)	97,1	NEA (1; 0,578)	NEA (1; 0,877)	NEA (1; 0,597)	NEA (1; 0,883)	1415,4; $p = 0,000^*$ $PMK = 0,099$	55,72; $p = 0,7$	68,47; $p = 0,267$

Tabela P10. Rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (model **Komb3A**, prostor oblika, $n = 80$) sa klasifikacijama Pes-3 i BH-4 molara i rezultatima statističkih testova. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom (*). HEHS = #Ish25 + *Homo erectus* + *H. sapiens*. Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabelu P8**.

Broj PC (% total. varijanse)	% ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija	Originalna klasifikacija		Ponovljena klasifikacija		Boksov M-test ($\alpha = 0,001$)	D-H omnibus test ($\alpha = 0,05$)	
		Pes-3 (p_{post} ; p_{up})	BH-4 (p_{post} ; p_{up})	Pes-3 (p_{post} ; p_{up})	BH-4 (p_{post} ; p_{up})		HEHS	NEA
2 (51,11)	91,0	NEA (0,787; 0,498)	NEA (0,987; 0,58)	-	-	7,766; $p = 0,057$ $p_{MK} = 0,05$	33,23; $p = 0,000^*$	6,383; $p = 0,172$
3 (60,29)	93,6	HEHS (0,899; 0,436)	NEA (0,987; 0,939)	-	-	12,857; $p = 0,056$ $p_{MK} = 0,063$	32,38; $p = 0,000^*$	8,217; $p = 0,223$
4 (68,47)	93,6	HEHS (0,941; 0,546)	NEA (0,985; 0,892)	HEHS (0,94; 0,545)	NEA (0,958; 0,892)	37,975; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	31,5; $p = 0,000^*$	11,69; $p = 0,165$
5 (73,99)	92,3	HEHS (0,939; 0,535)	NEA (0,986; 0,907)	HEHS (0,934; 0,529)	NEA (0,987; 0,909)	48,099; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	28,22; $p = 0,002^*$	12,88; $p = 0,231$
6 (78,44)	92,3	HEHS (0,946; 0,557)	NEA (0,986; 0,898)	HEHS (0,935; 0,543)	NEA (0,989; 0,902)	68,392; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	24,63; $p = 0,017^*$	14,68; $p = 0,259$
7 (82,08)	92,3	HEHS (0,948; 0,567)	NEA (0,985; 0,885)	HEHS (0,936; 0,552)	NEA (0,989; 0,891)	92,246; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	24,22; $p = 0,043^*$	12,55; $p = 0,562$
8 (84,70)	92,3	NEA (0,601; 0,1)	NEA (1; 0,299)	NEA (0,669; 0,129)	NEA (1; 0,337)	104,43; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	32,12; $p = 0,01^*$	17,8; $p = 0,336$
9 (86,92)	94,9	NEA (0,792; 0,134)	NEA (1; 0,401)	NEA (0,798; 0,138)	NEA (1; 0,405)	121,88; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	32,05; $p = 0,022^*$	26,86; $p = 0,082$
10 (89,01)	94,9	NEA (0,684; 0,092)	NEA (1; 0,373)	NEA (0,706; 0,101)	NEA (1; 0,385)	136,84; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	34,43; $p = 0,023^*$	31,43; $p = 0,05^*$
11 (90,72)	94,9	NEA (0,667; 0,089)	NEA (1; 0,366)	NEA (0,691; 0,097)	NEA (1; 0,378)	159,72; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	37,81; $p = 0,019^*$	29,48; $p = 0,132$
12 (92,05)	94,9	NEA (0,643; 0,081)	NEA (1; 0,281)	NEA (0,652; 0,084)	NEA (1; 0,286)	192,41; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	37,86; $p = 0,036^*$	29,06; $p = 0,218$
13 (93,19)	94,9	NEA (0,942; 0,177)	NEA (1; 0,142)	NEA (0,94; 0,174)	NEA (1; 0,14)	213,37; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	34,22; $p = 0,13$	29,62; $p = 0,284$
14 (94,06)	94,9	NEA (0,941; 0,175)	NEA (1; 0,146)	NEA (0,939; 0,173)	NEA (1; 0,144)	253,01; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	36,19; $p = 0,138$	28,22; $p = 0,453$
15 (94,76)	97,4	NEA (0,997; 0,285)	NEA (1; 0,139)	NEA (0,995; 0,262)	NEA (1; 0,121)	286,91; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	38,49; $p = 0,138$	31,58; $p = 0,387$
16 (95,46)	97,4	NEA (0,998; 0,297)	NEA (1; 0,097)	NEA (0,996; 0,253)	NEA (1; 0,069)	335,59; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	39,94; $p = 0,158$	30,58; $p = 0,538$
17 (96,02)	97,4	NEA (0,999; 0,326)	NEA (1; 0,093)	NEA (0,998; 0,292)	NEA (1; 0,071)	356,72; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	40,23; $p = 0,214$	29,74; $p = 0,677$
18 (96,47)	97,4	NEA (0,993; 0,123)	NEA (1; 0,209)	NEA (0,986; 0,095)	NEA (1; 0,173)	408,76; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	46,65; $p = 0,11$	33,21; $p = 0,602$
19 (96,88)	97,4	NEA (0,992; 0,114)	NEA (1; 0,16)	NEA (0,983; 0,083)	NEA (1; 0,123)	454,62; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	45; $p = 0,202$	34,45; $p = 0,634$
20 (97,19)	97,4	NEA (0,997; 0,159)	NEA (1; 0,181)	NEA (0,995; 0,135)	NEA (1; 0,156)	506,47; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	46,28; $p = 0,229$	36,2; $p = 0,642$
21 (97,44)	97,4	NEA (0,996; 0,138)	NEA (1; 0,183)	NEA (0,995; 0,123)	NEA (1; 0,167)	574,19; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	51,12; $p = 0,159$	36,9; $p = 0,694$
22 (97,67)	97,4	NEA (1; 0,822)	NEA (1; 0,608)	NEA (1; 0,811)	NEA (1; 0,585)	617,19; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	49,55; $p = 0,262$	38,47; $p = 0,707$
23 (97,90)	97,4	NEA (1; 0,893)	NEA (1; 0,399)	NEA (1; 0,886)	NEA (1; 0,366)	702,78; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	48,66; $p = 0,367$	40,59; $p = 0,698$
24 (98,09)	97,4	NEA (1; 0,776)	NEA (1; 0,356)	NEA (1; 0,771)	NEA (1; 0,346)	765,02; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	61,17; $p = 0,096$	41,61; $p = 0,731$
25 (98,27)	97,4	NEA (1; 0,704)	NEA (1; 0,328)	NEA (1; 0,698)	NEA (1; 0,319)	835,26; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	63,98; $p = 0,088$	49,81; $p = 0,481$
26 (98,42)	96,2	NEA (1; 0,724)	NEA (1; 0,291)	NEA (1; 0,719)	NEA (1; 0,282)	885,61; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	62,36; $p = 0,154$	53,05; $p = 0,433$
27 (98,56)	96,2	NEA (1; 0,419)	NEA (1; 0,239)	NEA (1; 0,43)	NEA (1; 0,249)	969,4; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	62,41; $p = 0,202$	52,04; $p = 0,551$
28 (98,70)	94,9	NEA (1; 0,348)	NEA (1; 0,195)	NEA (1; 0,361)	NEA (1; 0,208)	1035,9; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	62,52; $p = 0,256$	54,6; $p = 0,528$
29 (98,81)	97,4	NEA (1; 0,678)	NEA (1; 0,069)	NEA (1; 0,687)	NEA (1; 0,078)	1161,9; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	61,34; $p = 0,357$	67,54; $p = 0,183$
30 (98,92)	96,2	NEA (1; 0,516)	NEA (1; 0,064)	NEA (1; 0,53)	NEA (1; 0,074)	1273,8; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,005$	66,43; $p = 0,265$	64,21; $p = 0,331$
31 (99,00)	97,4	NEA (1; 0,606)	NEA (1; 0,48)	NEA (1; 0,644)	NEA (1; 0,527)	1490,6; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,015$	61,41; $p = 0,497$	59,12; $p = 0,58$

Tabela P11. Rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (model **Komb3A**, prostor forme, $n = 80$) sa klasifikacijama Pes-3 i BH-4 molara i rezultatima statističkih testova. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom (*). Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabele P8 i P10**.

Broj PC (% total. varijanse)	% ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija	Originalna klasifikacija		Ponovljena klasifikacija		Boksov M-test ($\alpha = 0,001$)	D-H omnibus test ($\alpha = 0,05$)	
		Pes-3 ($p_{post}; p_{np}$)	BH-4 ($p_{post}; p_{np}$)	Pes-3 ($p_{post}; p_{np}$)	BH-4 ($p_{post}; p_{np}$)		HEHS	NEA
2 (57,26)	92,3	NEA (0,918; 0,769)	NEA (0,927; 0,808)	-	-	8,971; $p = 0,034$ $p_{MK} = 0,048$	3,891; $p = 0,421$	3,945; $p = 0,414$
3 (70,24)	93,6	NEA (0,596; 0,222)	NEA (0,971; 0,942)	-	-	17,633; $p = 0,01$ $p_{MK} = 0,017$	4,776; $p = 0,573$	7,006; $p = 0,32$
4 (75,61)	92,3	HEHS (0,627; 0,187)	NEA (0,977; 0,81)	-	-	26,99; $p = 0,005$ $p_{MK} = 0,007$	15,07; $p = 0,058$	8,946; $p = 0,347$
5 (80,73)	93,6	HEHS (0,945; 0,486)	NEA (0,971; 0,628)	HEHS (0,922; 0,454)	NEA (0,981; 0,658)	54,614; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	17,4; $p = 0,066$	6,039; $p = 0,812$
6 (84,22)	93,6	HEHS (0,944; 0,474)	NEA (0,974; 0,641)	HEHS (0,914; 0,433)	NEA (0,985; 0,676)	67,127; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	17,12; $p = 0,145$	6,35; $p = 0,897$
7 (86,84)	93,6	HEHS (0,944; 0,477)	NEA (0,974; 0,642)	HEHS (0,915; 0,435)	NEA (0,985; 0,678)	86,414; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	16,64; $p = 0,276$	7,342; $p = 0,921$
8 (88,89)	91,0	HEHS (0,919; 0,396)	NEA (0,98; 0,692)	HEHS (0,887; 0,357)	NEA (0,988; 0,719)	106,71; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	16,66; $p = 0,408$	8,815; $p = 0,921$
9 (90,51)	93,6	NEA (0,612; 0,09)	NEA (1; 0,47)	NEA (0,695; 0,121)	NEA (1; 0,509)	120,84; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	22,65; $p = 0,204$	8,783; $p = 0,965$
10 (91,91)	94,9	NEA (0,793; 0,115)	NEA (1; 0,634)	NEA (0,816; 0,126)	NEA (1; 0,645)	139,02; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	22,38; $p = 0,32$	13,54; $p = 0,853$
11 (93,22)	94,9	NEA (0,676; 0,078)	NEA (1; 0,571)	NEA (0,715; 0,09)	NEA (1; 0,586)	162,56; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	22,78; $p = 0,414$	16,67; $p = 0,781$
12 (94,27)	94,9	NEA (0,65; 0,073)	NEA (1; 0,563)	NEA (0,691; 0,084)	NEA (1; 0,578)	185,8; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	27,75; $p = 0,271$	21,34; $p = 0,618$
13 (95,12)	94,9	NEA (0,621; 0,065)	NEA (1; 0,437)	NEA (0,645; 0,071)	NEA (1; 0,446)	220,09; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	28,17; $p = 0,35$	23,96; $p = 0,578$
14 (95,83)	94,9	NEA (0,936; 0,146)	NEA (1; 0,248)	NEA (0,939; 0,15)	NEA (1; 0,252)	240,71; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	26,81; $p = 0,529$	25,65; $p = 0,604$
15 (96,38)	94,9	NEA (0,933; 0,142)	NEA (1; 0,261)	NEA (0,937; 0,146)	NEA (1; 0,267)	279,88; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	27,19; $p = 0,613$	28,14; $p = 0,563$
16 (96,82)	100	NEA (0,998; 0,246)	NEA (1; 0,244)	NEA (0,996; 0,207)	NEA (1; 0,205)	324,75; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	31,51; $p = 0,491$	33,77; $p = 0,382$
17 (97,26)	96,2	NEA (0,998; 0,258)	NEA (1; 0,191)	NEA (0,996; 0,206)	NEA (1; 0,144)	373,24; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	34,06; $p = 0,439$	33,84; $p = 0,476$
18 (97,59)	96,2	NEA (0,999; 0,275)	NEA (1; 0,181)	NEA (0,998; 0,232)	NEA (1; 0,143)	401,15; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	35,09; $p = 0,512$	32,79; $p = 0,622$
19 (97,88)	97,4	NEA (0,993; 0,105)	NEA (1; 0,317)	NEA (0,986; 0,077)	NEA (1; 0,276)	459,11; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	40,41; $p = 0,364$	33,72; $p = 0,668$
20 (98,14)	97,4	NEA (0,993; 0,099)	NEA (1; 0,258)	NEA (0,984; 0,07)	NEA (1; 0,214)	504,07; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	41,09; $p = 0,423$	34,5; $p = 0,716$
21 (98,32)	97,4	NEA (0,998; 0,155)	NEA (1; 0,185)	NEA (0,997; 0,131)	NEA (1; 0,257)	558,75; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	40,94; $p = 0,518$	38,8; $p = 0,612$
22 (98,48)	97,4	NEA (1; 0,394)	NEA (1; 0,473)	NEA (1; 0,345)	NEA (1; 0,426)	612,7; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	44,75; $p = 0,44$	41,81; $p = 0,566$
23 (98,62)	97,4	NEA (1; 0,708)	NEA (1; 0,391)	NEA (1; 0,682)	NEA (1; 0,348)	692,05; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	46,37; $p = 0,457$	39,87; $p = 0,726$
24 (98,76)	98,7	NEA (1; 0,822)	NEA (1; 0,553)	NEA (1; 0,807)	NEA (1; 0,52)	761,58; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	44,86; $p = 0,602$	43,17; $p = 0,671$
25 (98,88)	96,2	NEA (1; 0,644)	NEA (1; 0,504)	NEA (1; 0,633)	NEA (1; 0,49)	834,65; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	60,04; $p = 0,156$	48,56; $p = 0,531$
26 (98,99)	96,2	NEA (1; 0,673)	NEA (1; 0,532)	NEA (1; 0,662)	NEA (1; 0,518)	897,2; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	66,88; $p = 0,08$	50,85; $p = 0,519$
27 (99,08)	96,2	NEA (1; 0,429)	NEA (1; 0,613)	NEA (1; 0,423)	NEA (1; 0,609)	971,56; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	69,16; $p = 0,08$	52,39; $p = 0,537$
28 (99,16)	98,7	NEA (1; 0,502)	NEA (1; 0,295)	NEA (1; 0,524)	NEA (1; 0,32)	1061,4; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	62,89; $p = 0,246$	50,96; $p = 0,666$
29 (99,23)	97,4	NEA (1; 0,606)	NEA (1; 0,209)	NEA (1; 0,63)	NEA (1; 0,241)	1146; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	64,79; $p = 0,252$	55,9; $p = 0,554$
30 (99,30)	97,4	NEA (1; 0,646)	NEA (1; 0,183)	NEA (1; 0,667)	NEA (1; 0,212)	1274,8; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,005$	65,8; $p = 0,283$	67,92; $p = 0,226$
31 (99,37)	97,4	NEA (1; 0,603)	NEA (1; 0,184)	NEA (1; 0,626)	NEA (1; 0,213)	1371,3; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,07$	73,43; $p = 0,152$	69,18; $p = 0,248$

Tabela P12. Rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (model **FragA**, prostor oblika, $n = 71$) sa klasifikacijama primerka BH-6 i rezultatima statističkih testova. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom (*). U slučajevima gde je Boksov M-test značajan, prikazani su i rezultati ponovljenih klasifikacija primerka BH-6 na odvojenim matricama kovarijanse. Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabelu P8**.

Broj PC (% totalne varijanse)	% ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija	Originalna klasifikacija BH-6 (p_{post} ; p_{tip})	Ponovljena klasifikacija BH-6 (p_{post} ; p_{tip})	Boksov M-test ($\alpha = 0,001$)	D-H omnibus test ($\alpha = 0,05$)	
					NEA	HS
2 (51,54)	91,4	HS (0,598; 0,204)	HS (0,609; 0,213)	16,576; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	4,666; $p = 0,323$	5,476; $p = 0,242$
3 (62,75)	95,7	NEA (0,622; 0,178)	-	21,01; $p = 0,003$ $p_{MK} = 0,002$	3,494; $p = 0,745$	5,138; $p = 0,526$
4 (70,84)	92,9	HS (0,837; 0,305)	-	25,669; $p = 0,008$ $p_{MK} = 0,002$	5,256; $p = 0,73$	5,124; $p = 0,744$
5 (76,14)	92,9	HS (0,664; 0,174)	-	29,938; $p = 0,025$ $p_{MK} = 0,017$	6,84; $p = 0,741$	5,286; $p = 0,871$
6 (80,40)	97,1	NEA (0,998; 0,998)	-	33,881; $p = 0,08$ $p_{MK} = 0,05$	7,016; $p = 0,857$	4,442; $p = 0,974$
7 (84,07)	97,1	NEA (0,997; 0,943)	-	49,499; $p = 0,028$ $p_{MK} = 0,028$	10,97; $p = 0,688$	9,616; $p = 0,79$
8 (87,20)	94,3	NEA (0,988; 0,942)	-	75,827; $p = 0,002$ $p_{MK} = 0,002$	11,56; $p = 0,773$	11,2; $p = 0,797$
9 (89,59)	98,6	NEA (0,999; 0,962)	-	91,741; $p = 0,002$ $p_{MK} = 0,002$	16,17; $p = 0,58$	16,67; $p = 0,549$
10 (91,87)	98,6	NEA (0,999; 0,857)	NEA (0,999; 0,859)	110,98; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,002$	21,78; $p = 0,352$	19,7; $p = 0,477$
11 (93,36)	97,1	NEA (0,999; 0,875)	-	123,77; $p = 0,003$ $p_{MK} = 0,007$	24,32; $p = 0,331$	25,95; $p = 0,254$
12 (94,49)	97,1	NEA (0,999; 0,777)	-	143,96; $p = 0,003$ $p_{MK} = 0,007$	22,6; $p = 0,543$	27,07; $p = 0,301$
13 (95,39)	95,7	NEA (0,999; 0,692)	-	158,91; $p = 0,009$ $p_{MK} = 0,025$	25,94; $p = 0,466$	27,86; $p = 0,365$
14 (96,24)	95,7	NEA (0,999; 0,746)	NEA (0,999; 0,739)	207,77; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	27,04; $p = 0,516$	27,32; $p = 0,501$
15 (96,87)	97,1	NEA (0,999; 0,585)	NEA (0,998; 0,56)	232,49; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,003$	24,58; $p = 0,745$	27,26; $p = 0,61$
16 (97,33)	97,1	NEA (0,999; 0,564)	NEA (0,988; 0,539)	265,39; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,004$	27,16; $p = 0,71$	27,31; $p = 0,703$
17 (97,71)	95,7	NEA (1; 0,75)	NEA (1; 0,733)	297,34; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,005$	27,37; $p = 0,723$	27,78; $p = 0,765$
18 (98,08)	95,7	NEA (1; 0,744)	NEA (1; 0,702)	362,25; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	32,36; $p = 0,643$	31,31; $p = 0,691$
19 (98,33)	98,6	NEA (1; 0,485)	NEA (1; 0,439)	392,32; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	35,66; $p = 0,578$	35,56; $p = 0,523$
20 (98,55)	98,6	NEA (1; 0,974)	NEA (1; 0,972)	433,31; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	37,29; $p = 0,593$	39,88; $p = 0,476$
21 (98,72)	97,1	NEA (1; 0,569)	NEA (1; 0,532)	499,69; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	36,85; $p = 0,696$	38,83; $p = 0,611$
22 (98,89)	97,1	NEA (1; 0,677)	NEA (1; 0,646)	547,55; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	34,51; $p = 0,847$	37,25; $p = 0,754$
23 (99,02)	95,7	NEA (1; 0,495)	NEA (1; 0,45)	601,7; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,005$	38,06; $p = 0,791$	40,03; $p = 0,72$
24 (99,15)	97,1	NEA (1; 0,395)	NEA (1; 0,375)	680,49; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	35,17; $p = 0,916$	40,4; $p = 0,774$
25 (99,26)	95,7	NEA (1; 0,395)	NEA (1; 0,374)	771,92; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	39,94; $p = 0,845$	45,63; $p = 0,649$
26 (99,35)	95,7	NEA (1; 0,419)	NEA (1; 0,397)	877,53; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	38,43; $p = 0,919$	52,63; $p = 0,45$
27 (99,42)	95,7	NEA (1; 0,484)	NEA (1; 0,465)	982,87; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	39,71; $p = 0,927$	56,41; $p = 0,385$
28 (99,48)	97,1	NEA (1; 0,694)	NEA (1; 0,685)	1056; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	39,75; $p = 0,951$	58,68; $p = 0,378$
29 (99,54)	95,7	NEA (1; 0,677)	NEA (1; 0,668)	1122,8; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,024$	45,73; $p = 0,879$	56,98; $p = 0,513$
30 (99,59)	95,7	NEA (1; 0,397)	NEA (1; 0,415)	1286,6; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,021$	49,12; $p = 0,841$	54,39; $p = 0,68$
31 (99,63)	94,3	NEA (1; 0,218)	NEA (1; 0,239)	1389,6; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,128$	52,85; $p = 0,79$	51,33; $p = 0,831$

Tabela P13. Rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (model **FragA**, prostor forme, $n = 71$) sa klasifikacijama primerka BH-6 i rezultatima statističkih testova. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom (*). Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabele P8 i P12**.

Broj PC (% totalne varijanse)	% ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija	Originalna klasifikacija BH-6 (p_{post} ; p_{tip})	Ponovljena klasifikacija BH-6 (p_{post} ; p_{tip})	Boksov M-test ($\alpha = 0,001$)	D-H omnibus test ($\alpha = 0,05$)	
					NEA	HS
2 (54,97)	88,6	HS (0,906; 0,646)	HS (0,877; 0,597)	18,855; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	3,24; $p = 0,503$	6,46; $p = 0,167$
3 (64,16)	90,0	HS (0,869; 0,488)	-	22,252; $p = 0,002$ $p_{MK} = 0,002$	1,985; $p = 0,921$	7,202; $p = 0,303$
4 (72,54)	94,3	HS (0,568; 0,143)	NEA (0,515; 0,143)	30,316; $p = 0,002$ $p_{MK} = 0,001^*$	2,929; $p = 0,939$	8,171; $p = 0,417$
5 (78,54)	95,7	HS (0,942; 0,454)	-	35,923; $p = 0,005$ $p_{MK} = 0,003$	3,316; $p = 0,973$	10,35; $p = 0,41$
6 (82,49)	95,7	HS (0,884; 0,315)	-	40,806; $p = 0,017$ $p_{MK} = 0,016$	5,203; $p = 0,951$	11,2; $p = 0,512$
7 (85,70)	97,1	NEA (0,995; 0,735)	-	45,993; $p = 0,056$ $p_{MK} = 0,053$	7,103; $p = 0,931$	11,71; $p = 0,629$
8 (88,35)	95,7	NEA (0,993; 0,666)	-	58,143; $p = 0,053$ $p_{MK} = 0,071$	7,031; $p = 0,973$	16,96; $p = 0,388$
9 (90,72)	97,1	NEA (0,955; 0,66)	-	86,61; $p = 0,004$ $p_{MK} = 0,008$	7,431; $p = 0,986$	16,74; $p = 0,541$
10 (92,53)	98,6	NEA (0,998; 0,703)	-	107,71; $p = 0,002$ $p_{MK} = 0,005$	13,23; $p = 0,867$	18,04; $p = 0,585$
11 (93,98)	98,6	NEA (0,999; 0,712)	-	127,73; $p = 0,002$ $p_{MK} = 0,002$	13,44; $p = 0,92$	18,21; $p = 0,694$
12 (95,11)	95,7	NEA (0,999; 0,72)	NEA (0,999; 0,721)	149,83; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,004$	12,88; $p = 0,968$	24,14; $p = 0,453$
13 (95,94)	95,7	NEA (0,998; 0,605)	NEA (0,998; 0,61)	174,36; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,005$	15,49; $p = 0,948$	24,21; $p = 0,564$
14 (96,62)	95,7	NEA (0,999; 0,542)	-	189,06; $p = 0,004$ $p_{MK} = 0,021$	15,75; $p = 0,969$	25,84; $p = 0,582$
15 (97,25)	95,7	NEA (0,999; 0,561)	NEA (0,999; 0,553)	242,52; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	14,65; $p = 0,992$	27,67; $p = 0,588$
16 (97,73)	97,1	NEA (0,998; 0,429)	NEA (0,997; 0,396)	271,07; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	13,7; $p = 0,998$	30,29; $p = 0,553$
17 (98,07)	97,1	NEA (0,997; 0,38)	NEA (0,995; 0,349)	305,19; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,003$	14,96; $p = 0,998$	30,52; $p = 0,639$
18 (98,35)	95,7	NEA (0,999; 0,478)	NEA (0,998; 0,45)	338,06; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,004$	23,11; $p = 0,953$	31,21; $p = 0,696$
19 (98,63)	95,7	NEA (1; 0,566)	NEA (0,999; 0,5)	405,69; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	29,31; $p = 0,843$	32,11; $p = 0,738$
20 (98,81)	95,7	NEA (1; 0,366)	NEA (0,998; 0,299)	442,75; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	32,66; $p = 0,788$	39,83; $p = 0,475$
21 (98,96)	97,1	NEA (1; 0,988)	NEA (1; 0,986)	498,94; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	35,39; $p = 0,755$	49,22; $p = 0,207$
22 (99,10)	97,1	NEA (1; 0,432)	NEA (1; 0,374)	563,09; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	35,99; $p = 0,8$	49,7; $p = 0,257$
23 (99,22)	97,1	NEA (1; 0,502)	NEA (1; 0,444)	629,63; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	38,86; $p = 0,763$	48,13; $p = 0,387$
24 (99,32)	97,1	NEA (1; 0,338)	NEA (1; 0,274)	696,18; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	41,25; $p = 0,744$	54,1; $p = 0,253$
25 (99,41)	97,1	NEA (1; 0,244)	NEA (1; 0,208)	803,03; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	39,42; $p = 0,859$	56,9; $p = 0,234$
26 (99,49)	97,1	NEA (1; 0,264)	NEA (1; 0,229)	877,8; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	41,66; $p = 0,847$	63,72; $p = 0,128$
27 (99,55)	97,1	NEA (1; 0,263)	NEA (1; 0,228)	997,43; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	38,68; $p = 0,943$	68,1; $p = 0,094$
28 (99,60)	94,3	NEA (1; 0,331)	NEA (1; 0,296)	1063,6; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	40,35; $p = 0,943$	67,34; $p = 0,143$
29 (99,64)	94,3	NEA (1; 0,331)	NEA (1; 0,299)	1130,1; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,01$	42,74; $p = 0,933$	62,35; $p = 0,324$
30 (99,67)	94,3	NEA (1; 0,275)	NEA (1; 0,246)	1302,5; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,008$	42,93; $p = 0,953$	64,04; $p = 0,337$
31 (99,71)	97,1	NEA (1; 0,116)	NEA (1; 0,131)	1528,8; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,024$	46,83; $p = 0,924$	62,13; $p = 0,471$

Tabela P14. Rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (model **FragA**, prostor oblika, $n = 79$) sa klasifikacijama primerka BH-6 i rezultatima statističkih testova. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom (*). Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabele P8, P10 i P12**.

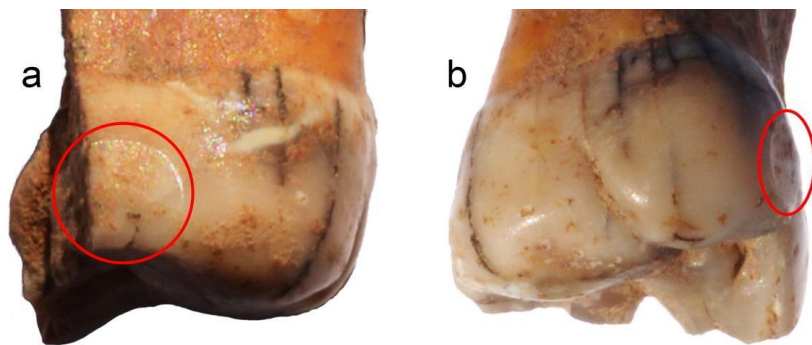
Broj PC (% totalne varijanse)	% ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija	Originalna klasifikacija BH-6 (p_{post} ; p_{tip})	Ponovljena klasifikacija BH-6 (p_{post} ; p_{tip})	Boksov M-test ($\alpha = 0,001$)	D-H omnibus test ($\alpha = 0,05$)	
					HEHS	NEA
2 (49,25)	93,6	NEA (0,575; 0,172)	NEA (0,582; 0,178)	14,043; $p = 0,004$ $p_{MK} = 0,001^*$	8,689; $p = 0,069$	4,233; $p = 0,375$
3 (60,88)	94,9	NEA (0,793; 0,274)	-	14,42; $p = 0,032$ $p_{MK} = 0,018$	9,272; $p = 0,159$	5,037; $p = 0,539$
4 (69,08)	93,6	HEHS (0,626; 0,153)	-	22,543; $p = 0,02$ $p_{MK} = 0,016$	9,048; $p = 0,338$	9,98; $p = 0,267$
5 (74,78)	93,6	HEHS (0,624; 0,153)	-	26,804; $p = 0,053$ $p_{MK} = 0,039$	9,384; $p = 0,496$	10,31; $p = 0,415$
6 (79,27)	94,9	NEA (0,921; 0,381)	-	38,929; $p = 0,025$ $p_{MK} = 0,029$	8,421; $p = 0,751$	10,03; $p = 0,613$
7 (82,86)	93,6	NEA (0,847; 0,263)	-	51,702; $p = 0,016$ $p_{MK} = 0,018$	11,41; $p = 0,653$	10,04; $p = 0,759$
8 (86,29)	97,4	NEA (0,997; 0,839)	-	62,381; $p = 0,022$ $p_{MK} = 0,028$	14,98; $p = 0,526$	10,7; $p = 0,828$
9 (88,93)	97,4	NEA (0,999; 0,973)	NEA (0,999; 0,974)	94,329; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,002$	15,88; $p = 0,601$	15,07; $p = 0,661$
10 (91,07)	96,2	NEA (1; 0,891)	-	100,28; $p = 0,005$ $p_{MK} = 0,003$	19,32; $p = 0,501$	15,21; $p = 0,765$
11 (92,78)	97,4	NEA (1; 0,623)	-	109,13; $p = 0,021$ $p_{MK} = 0,034$	18,56; $p = 0,672$	21,86; $p = 0,468$
12 (94,33)	97,4	NEA (0,999; 0,829)	-	122,99; $p = 0,04$ $p_{MK} = 0,103$	20,62; $p = 0,661$	21,55; $p = 0,606$
13 (95,30)	96,2	NEA (0,998; 0,499)	-	151,72; $p = 0,015$ $p_{MK} = 0,044$	17,74; $p = 0,885$	27,99; $p = 0,359$
14 (96,08)	96,2	NEA (0,999; 0,639)	NEA (0,999; 0,646)	196,44; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,006$	28,48; $p = 0,439$	26,15; $p = 0,565$
15 (96,70)	96,2	NEA (0,998; 0,427)	NEA (0,998; 0,422)	227,16; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,004$	31,4; $p = 0,396$	24,64; $p = 0,742$
16 (97,21)	96,2	NEA (0,999; 0,445)	NEA (0,998; 0,437)	250,24; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,008$	30,97; $p = 0,518$	25,28; $p = 0,794$
17 (97,65)	96,2	NEA (0,999; 0,452)	NEA (0,998; 0,433)	327,45; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	31,86; $p = 0,573$	28,67; $p = 0,726$
18 (98,02)	97,4	NEA (0,999; 0,436)	NEA (0,999; 0,405)	358,28; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	32,06; $p = 0,657$	28,28; $p = 0,817$
19 (98,27)	97,4	NEA (0,998; 0,265)	NEA (0,996; 0,229)	384,81; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	34,81; $p = 0,618$	31,47; $p = 0,764$
20 (98,51)	98,7	NEA (1; 0,884)	NEA (1; 0,875)	435,11; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	34,13; $p = 0,731$	32,86; $p = 0,781$
21 (98,68)	97,4	NEA (1; 0,73)	NEA (1; 0,711)	512,45; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	35,23; $p = 0,761$	36,2; $p = 0,723$
22 (98,84)	97,4	NEA (1; 0,479)	NEA (1; 0,452)	557,98; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	32,62; $p = 0,701$	39,51; $p = 0,664$
23 (98,97)	96,2	NEA (1; 0,8)	NEA (1; 0,786)	612,32; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	42,57; $p = 0,617$	40,82; $p = 0,688$
24 (99,10)	96,2	NEA (1; 0,822)	NEA (1; 0,811)	695,22; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	41,62; $p = 0,73$	42,62; $p = 0,693$
25 (99,21)	96,2	NEA (1; 0,686)	NEA (1; 0,686)	790,11; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	40,08; $p = 0,841$	48,44; $p = 0,536$
26 (99,30)	96,2	NEA (1; 0,694)	NEA (1; 0,693)	893,71; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	40,05; $p = 0,887$	45,3; $p = 0,733$
27 (99,37)	97,4	NEA (1; 0,838)	NEA (1; 0,843)	977,31; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	43,34; $p = 0,85$	43,69; $p = 0,841$
28 (99,44)	97,4	NEA (1; 0,958)	NEA (1; 0,96)	1063,8; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	40,43; $p = 0,942$	41,52; $p = 0,926$
29 (99,49)	98,7	NEA (1; 0,689)	NEA (1; 0,702)	1091; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,007$	41,01; $p = 0,956$	45,05; $p = 0,893$
30 (99,54)	97,4	NEA (1; 0,763)	NEA (1; 0,777)	1330,9; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,003$	42,3; $p = 0,96$	44,41; $p = 0,934$
31 (99,59)	97,4	NEA (1; 0,672)	NEA (1; 0,695)	1411,3; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,038$	43,68; $p = 0,963$	37,08; $p = 0,995$

Tabela P15. Rezultati unakrsno proverenih LDA klasifikacija (model **FragA**, prostor forme, $n = 79$) sa klasifikacijama primerka BH-6 i rezultatima statističkih testova. Statistički značajne p -vrednosti ($p \leq \alpha$) su označene zvezdicom (*). Za detaljnija objašnjenja pogledati **Tabele P8, P10 i P12**.

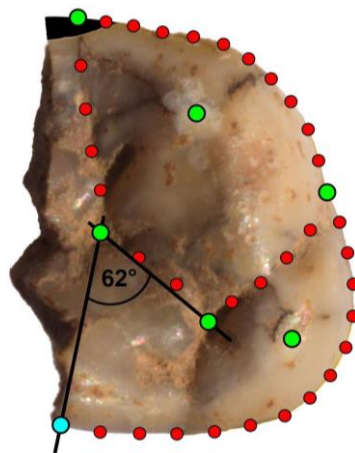
Broj PC (% totalne varijanse)	% ispravnih unakrsno proverenih klasifikacija	Originalna klasifikacija BH-6 (p_{post} ; p_{tip})	Ponovljena klasifikacija BH-6 (p_{post} ; p_{tip})	Boksov M-test ($\alpha = 0,001$)	D-H omnibus test ($\alpha = 0,05$)	
					HEHS	NEA
2 (51,95)	88,5	HEHS (0,589; 0,279)	HEHS (0,539; 0,184)	23,162; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	2,324; $p = 0,676$	3,656; $p = 0,455$
3 (63,17)	93,6	NEA (0,666; 0,188)	NEA (0,724; 0,236)	31,547; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	3,524; $p = 0,741$	4,995; $p = 0,544$
4 (71,53)	93,6	NEA (0,76; 0,228)	NEA (0,834; 0,296)	37,372; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	3,802; $p = 0,875$	4,394; $p = 0,82$
5 (77,35)	96,2	HEHS (0,666; 0,158)	HEHS (0,577; 0,116)	43,089; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	4,682; $p = 0,911$	7,055; $p = 0,72$
6 (81,63)	96,2	HEHS (0,664; 0,157)	-	49,441; $p = 0,002$ $p_{MK} = 0,003$	4,624; $p = 0,969$	7,229; $p = 0,842$
7 (84,96)	93,6	NEA (0,901; 0,319)	NEA (0,946; 0,388)	64,32; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	4,542; $p = 0,991$	6,179; $p = 0,962$
8 (87,55)	96,6	NEA (0,986; 0,505)	-	69,719; $p = 0,005$ $p_{MK} = 0,004$	8,721; $p = 0,925$	7,894; $p = 0,952$
9 (90,05)	94,9	NEA (0,998; 0,856)	-	84,901; $p = 0,005$ $p_{MK} = 0,005$	9,478; $p = 0,948$	9,715; $p = 0,941$
10 (92,03)	96,2	NEA (0,999; 0,967)	NEA (1; 0,969)	117,67; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	9,529; $p = 0,976$	14,57; $p = 0,801$
11 (93,43)	96,2	NEA (1; 0,983)	NEA (1; 0,984)	132,09; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	9,808; $p = 0,988$	14,31; $p = 0,89$
12 (94,71)	97,4	NEA (1; 0,691)	NEA (1; 0,697)	155,62; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	10,22; $p = 0,994$	15,87; $p = 0,893$
13 (95,86)	97,4	NEA (0,999; 0,748)	NEA (0,999; 0,754)	170,71; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,007$	9,638; $p = 0,999$	15,89; $p = 0,939$
14 (96,59)	96,2	NEA (0,996; 0,421)	NEA (0,998; 0,457)	199,63; $p = 0,001^*$ $p_{MK} = 0,005$	9,865; $p = 0,999$	19,05; $p = 0,897$
15 (97,17)	96,2	NEA (0,999; 0,547)	NEA (0,999; 0,564)	253,53; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	16,48; $p = 0,978$	17,85; $p = 0,961$
16 (97,64)	96,2	NEA (0,997; 0,363)	NEA (0,997; 0,36)	289,67; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,002$	19,4; $p = 0,961$	16,04; $p = 0,992$
17 (98,00)	96,2	NEA (0,998; 0,37)	NEA (0,998; 0,367)	314,99; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	20,58; $p = 0,966$	15,91; $p = 0,997$
18 (98,32)	96,2	NEA (0,998; 0,399)	NEA (0,998; 0,379)	394,74; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	22,84; $p = 0,957$	19,55; $p = 0,988$
19 (98,59)	96,2	NEA (0,999; 0,385)	NEA (0,988; 0,353)	426,56; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	23,48; $p = 0,969$	23,85; $p = 0,965$
20 (98,78)	96,2	NEA (0,997; 0,226)	NEA (0,994; 0,191)	457,07; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	23,94; $p = 0,979$	25,41; $p = 0,965$
21 (98,94)	97,4	NEA (1; 0,832)	NEA (1; 0,817)	515,38; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	26,84; $p = 0,967$	27,06; $p = 0,964$
22 (99,07)	97,4	NEA (1; 0,67)	NEA (1; 0,643)	594,29; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	26,87; $p = 0,981$	33,51; $p = 0,875$
23 (99,18)	97,4	NEA (1; 0,444)	NEA (1; 0,408)	650,46; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	33,62; $p = 0,913$	35,63; $p = 0,865$
24 (99,29)	96,2	NEA (1; 0,73)	NEA (1; 0,708)	706,41; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	36,18; $p = 0,895$	40,63; $p = 0,766$
25 (99,37)	96,2	NEA (1; 0,557)	NEA (1; 0,552)	826,23; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	40,59; $p = 0,826$	44,11; $p = 0,708$
26 (99,46)	96,2	NEA (1; 0,552)	NEA (1; 0,548)	920,26; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	42,23; $p = 0,831$	45,91; $p = 0,711$
27 (99,52)	96,2	NEA (1; 0,564)	NEA (1; 0,558)	1050,3; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	41,4; $p = 0,895$	45,43; $p = 0,79$
28 (99,57)	97,4	NEA (1; 0,622)	NEA (1; 0,62)	1131,1; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	44,5; $p = 0,866$	39,37; $p = 0,955$
29 (99,61)	94,9	NEA (1; 0,711)	NEA (1; 0,708)	1172,5; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	48,08; $p = 0,82$	46,25; $p = 0,867$
30 (99,65)	97,4	NEA (1; 0,919)	NEA (1; 0,918)	1302,3; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,001^*$	46,67; $p = 0,896$	47,89; $p = 0,87$
31 (99,68)	97,4	NEA (1; 0,391)	NEA (1; 0,41)	1398,6; $p = 0,000^*$ $p_{MK} = 0,038$	48,68; $p = 0,891$	54,58; $p = 0,737$



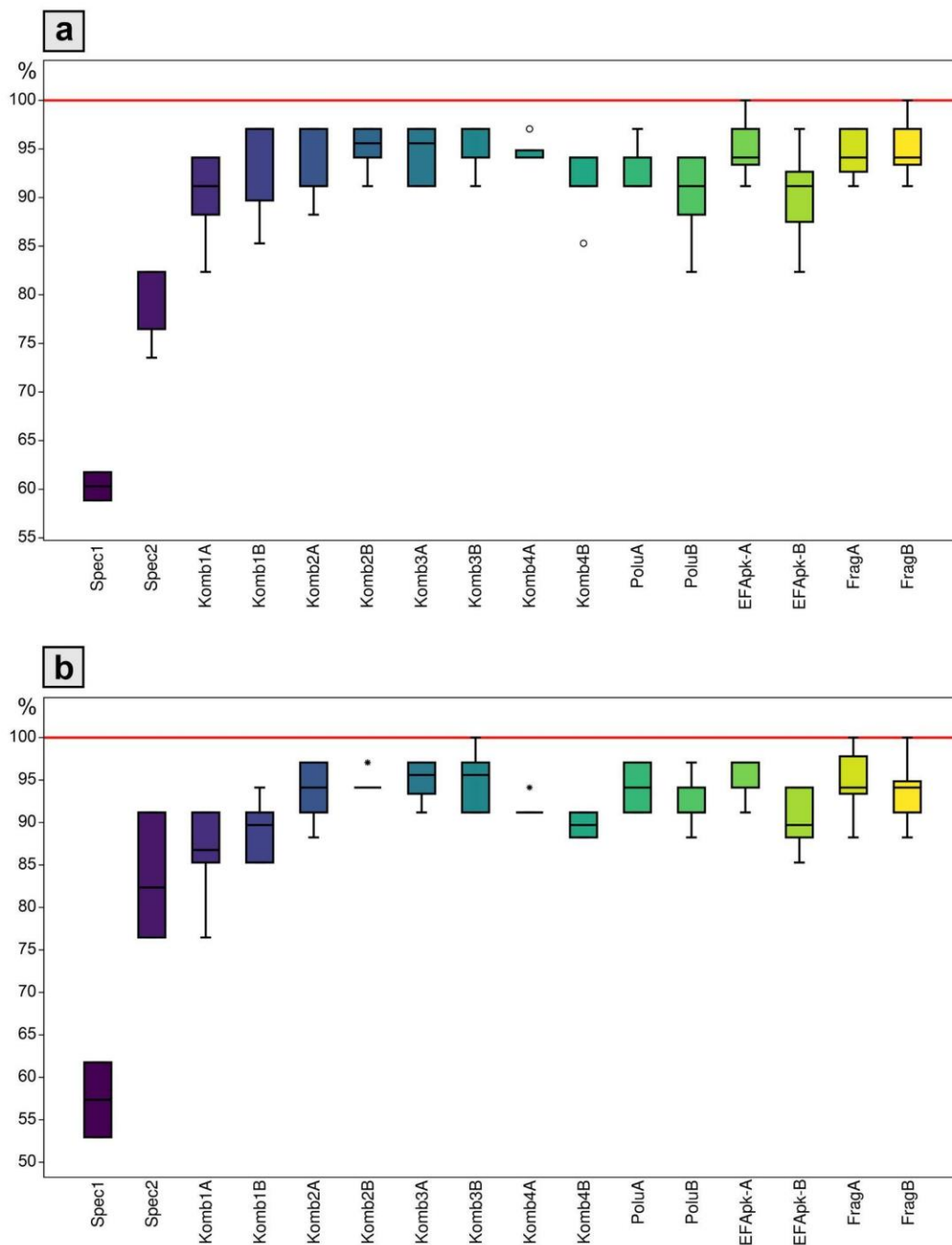
Slika P1. Fotografija *in situ* nalaza fragmentovane maksile BH-4 u sloju 3a (kvadratu M26) Velike Balanice. Fotografija je obrađena u programu Adobe Photoshop CS6.



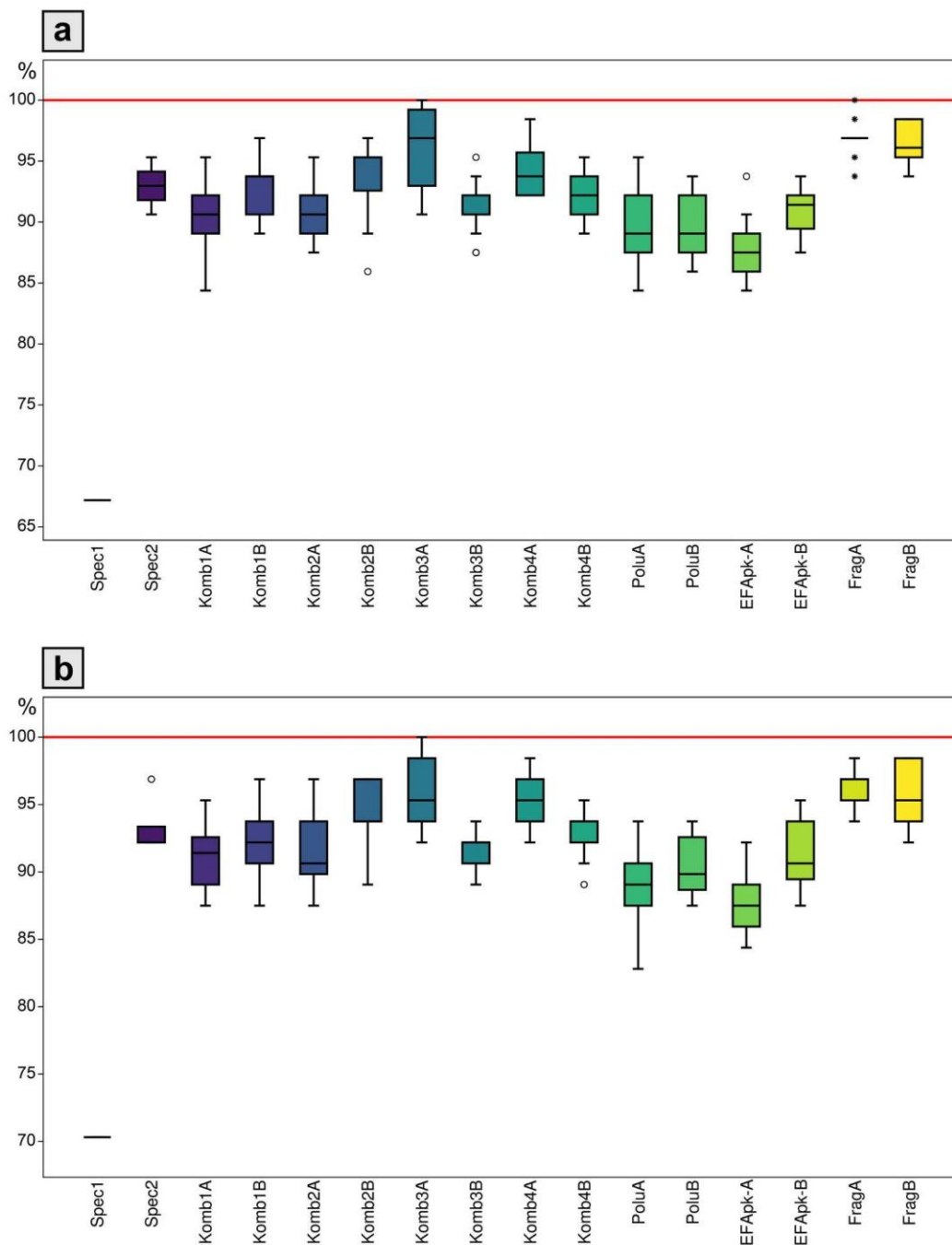
Slika P2. Mezijalna (a) i distalna (b) kontaktna faseta na fragmentovanoj krunici molara BH-6. Kreirano u programu Adobe Photoshop CS6.



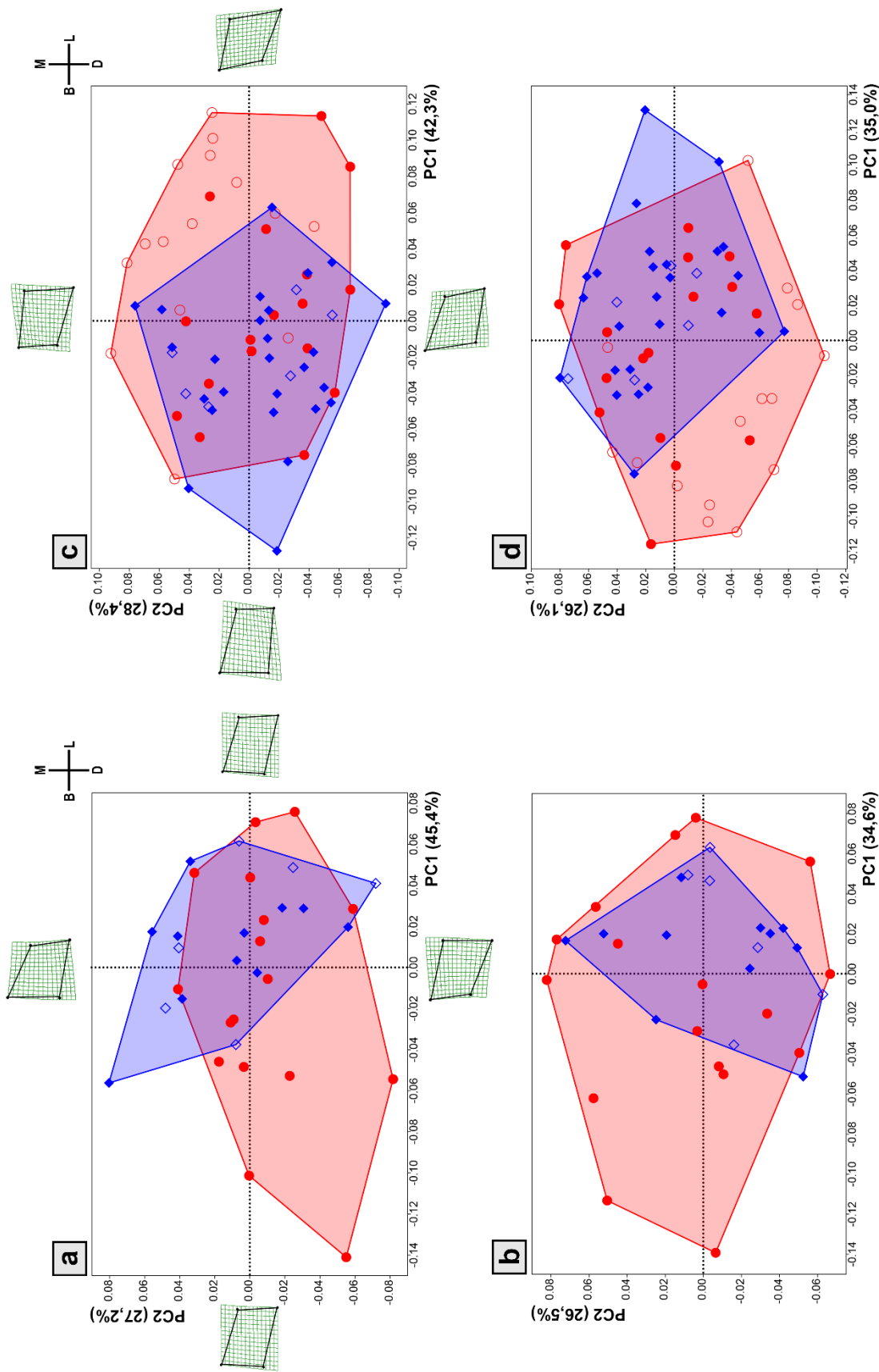
Slika P3. Određivanje pozicije dopunske specifične tačke (svetloplava) za model „Frag” na primeru fragmentovane krunice BH-6 u okluzalnoj projekciji. Kreirano u programu Adobe Photoshop CS6.



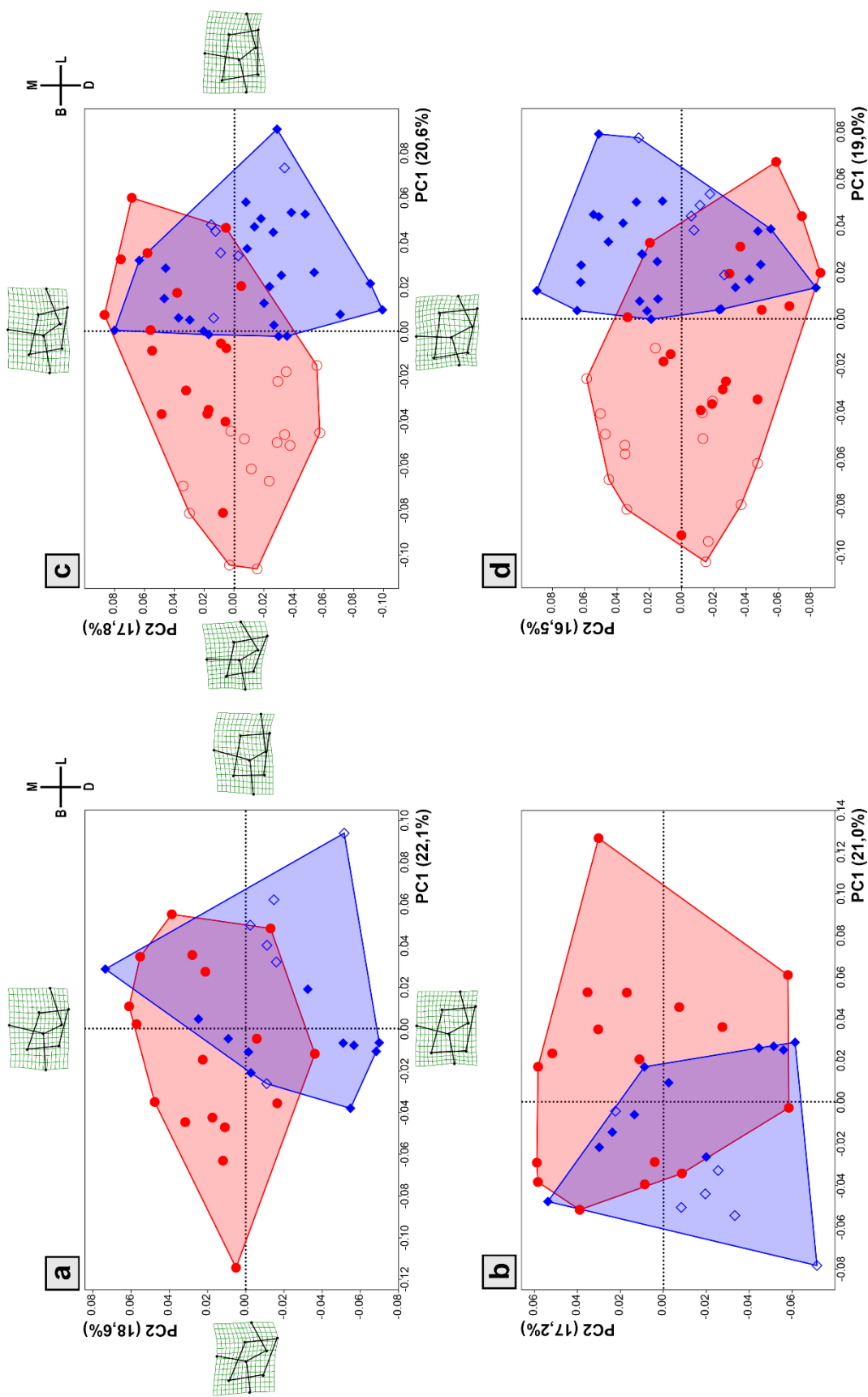
Slika P4. Kutijasti dijagrami koji prikazuju procenete ispravnih unakrsno proverenih LDA klasifikacija za različite kumulativne brojeve PC kojima se opisuje $\geq 90\%$ totalne varijanse za svaki analizirani model u prostorima oblika (a) i forme (b) na manjem uzorku ($n = 34$). Puna crvena linija označava najbolji rezultat (100% ispravnih klasifikacija). Grafici su kreirani u programu PAST 4.05 i obrađeni u programu Adobe Photoshop CS6.



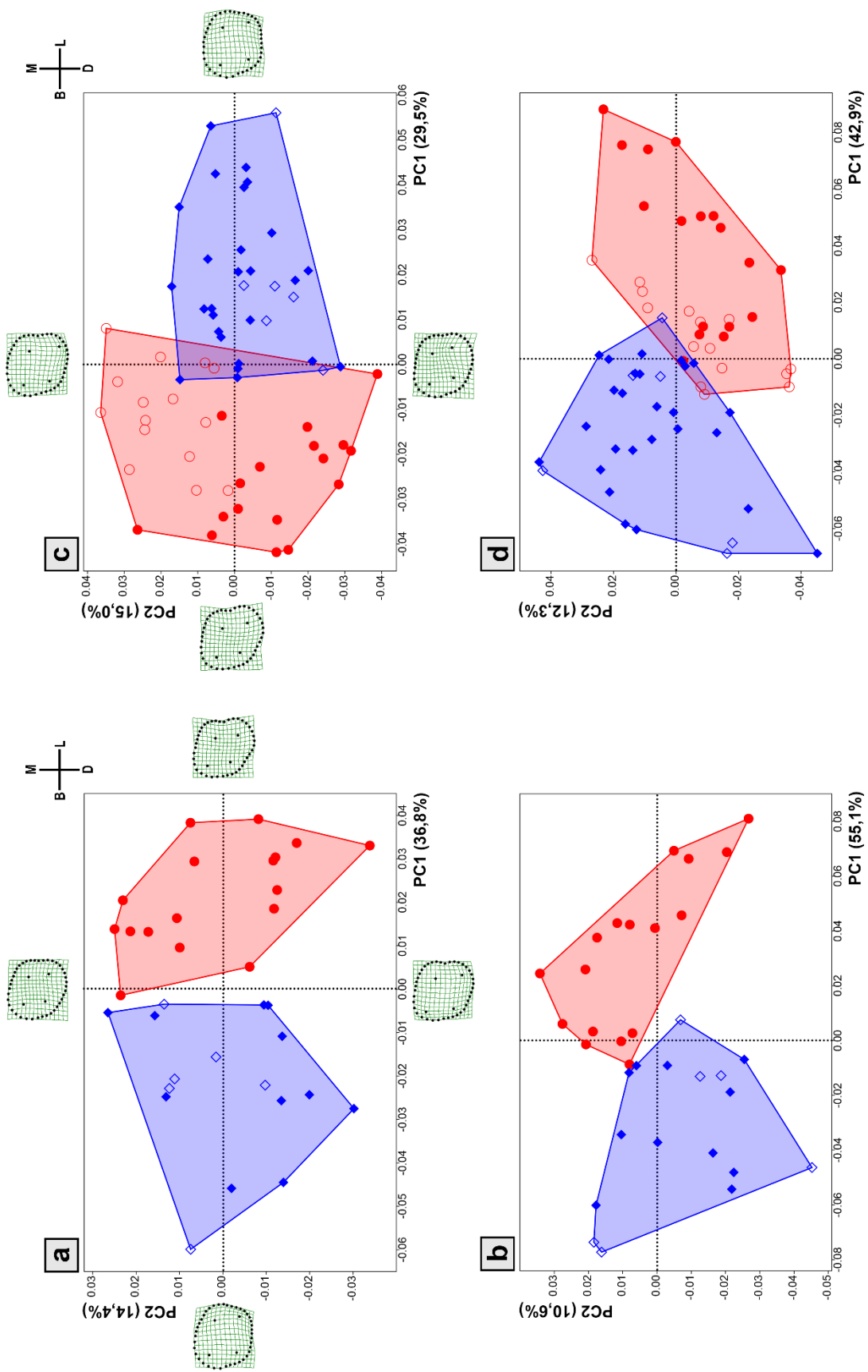
Slika P5. Kutijasti dijagrami koji prikazuju procenete ispravnih unakrsno proverenih LDA klasifikacija za različite kumulativne brojeve PC kojima se opisuje $\geq 90\%$ totalne varijanse za svaki analizirani model u prostorima oblika (a) i forme (b) na većem uzorku ($n = 64$). Puna crvena linija označava najbolji rezultat (100% ispravnih klasifikacija). Grafici su kreirani u programu PAST 4.05 i obrađeni u Adobe Photoshop CS6.



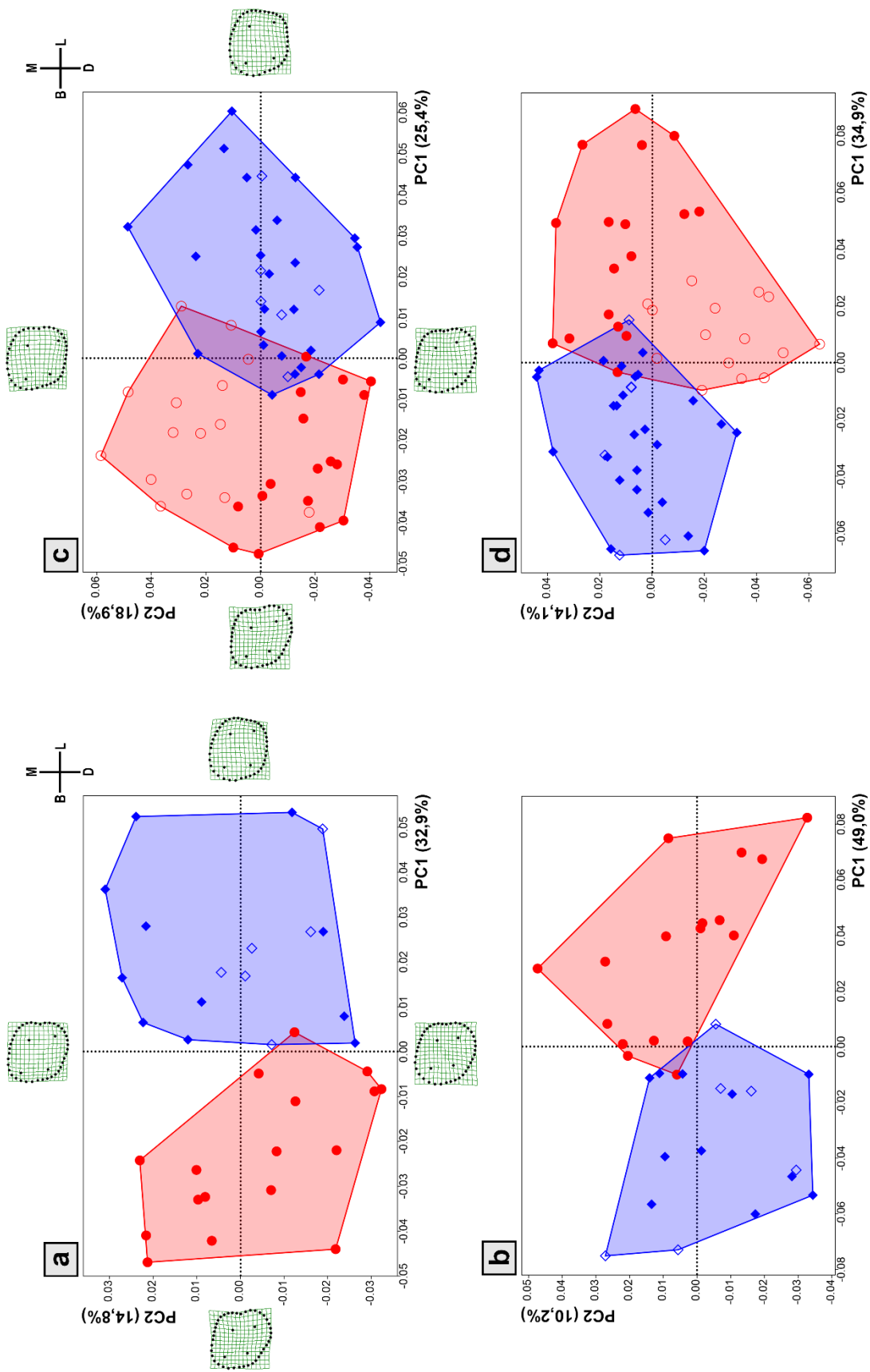
Slika P6. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Spec1** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama dati su u zagradama, a promene oblika krunica molara duž osa su ilustrovane primenom TPS deformacionih mreža. Crveni krugovi označavaju neandertalce (popunjeni kasne, a nepopunjeni rane), dok plavi kvadrati označavaju anatomski moderne ljude (popunjeni savremene, a nepopunjeni fosilne). Orijehtacija krunice: B = bukalno, L = lingvalno, M = mezijalno, D = distalno.



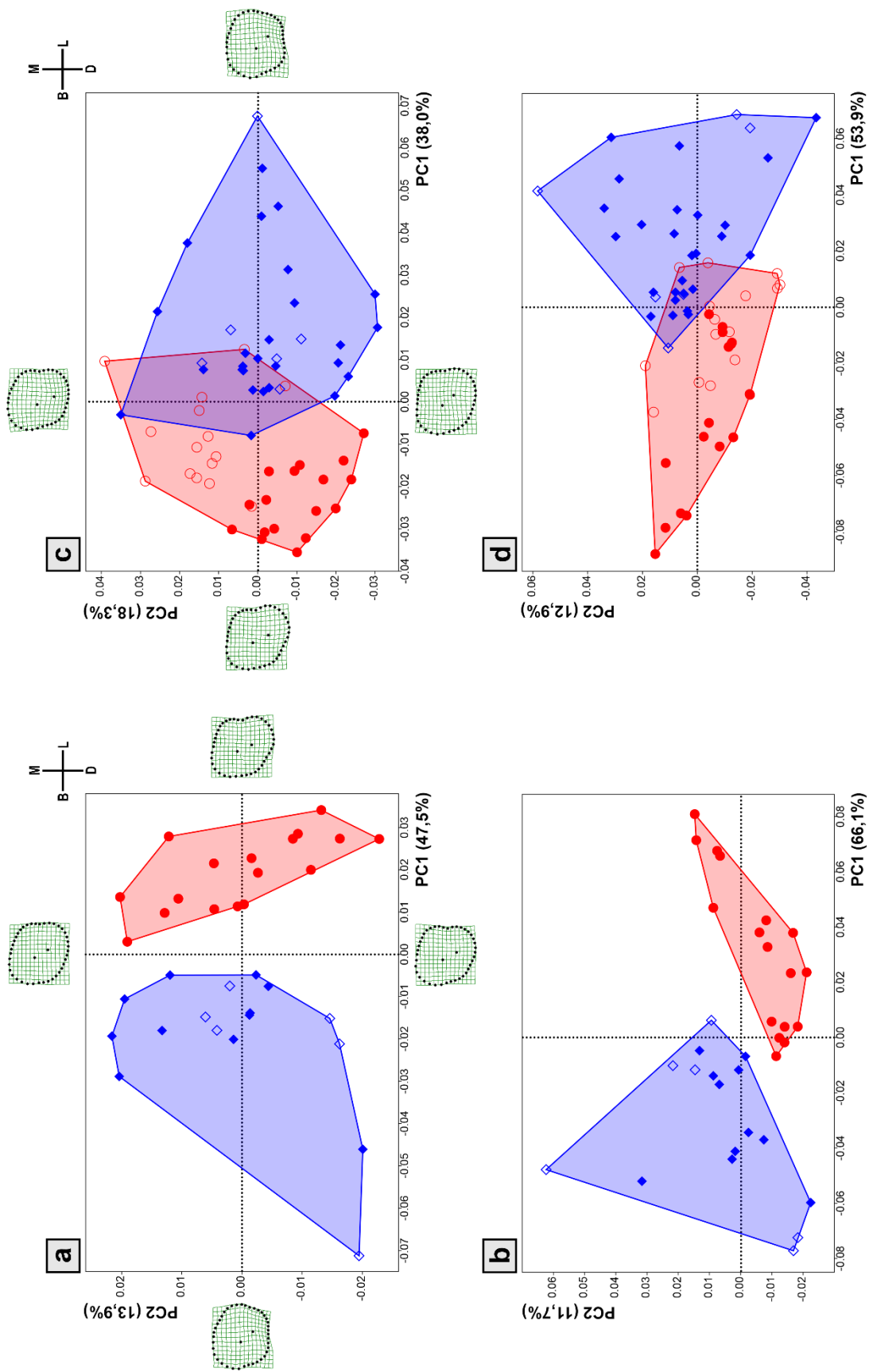
Slika P7. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model Spec2 na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati Sliku P6.



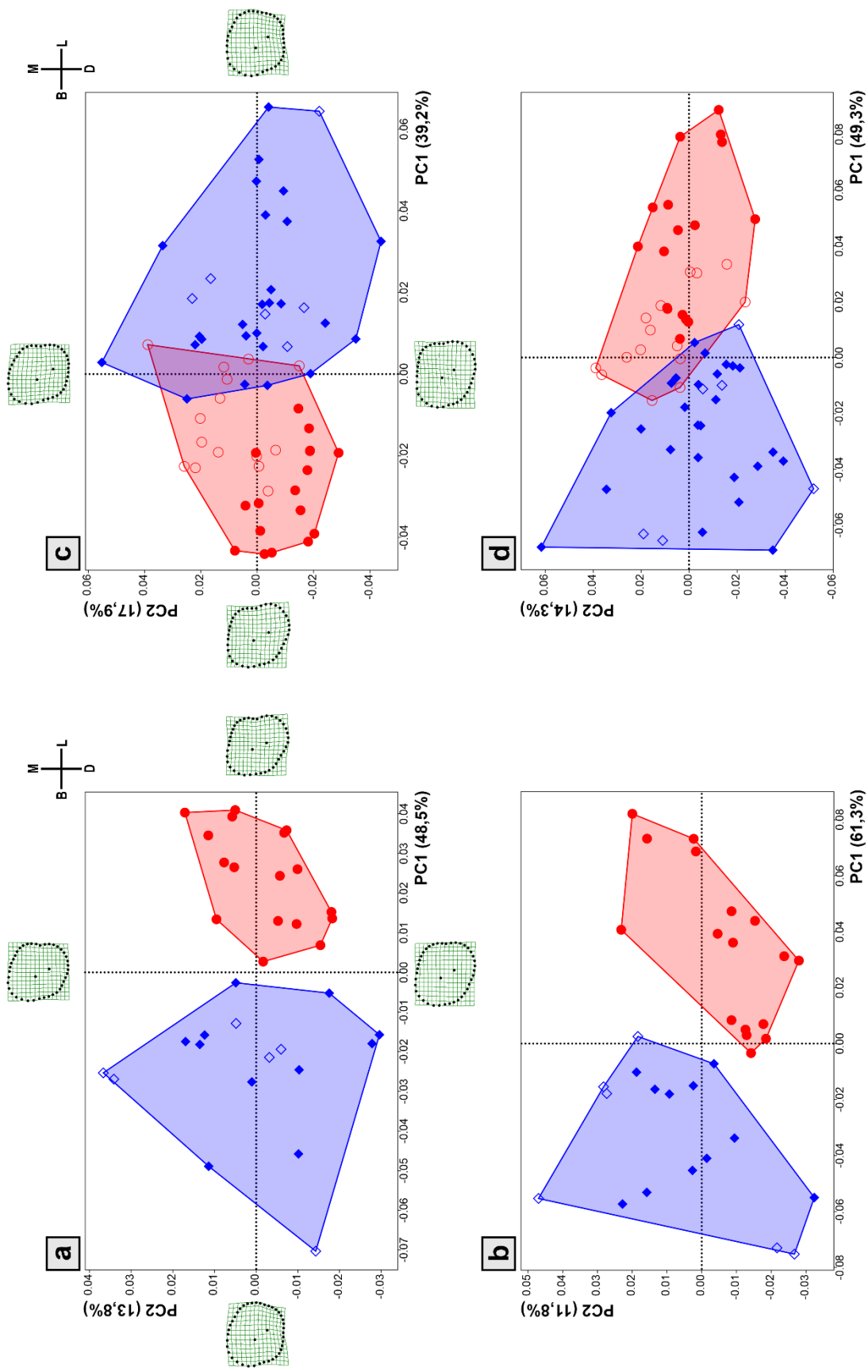
Slika P8. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Komb1A** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



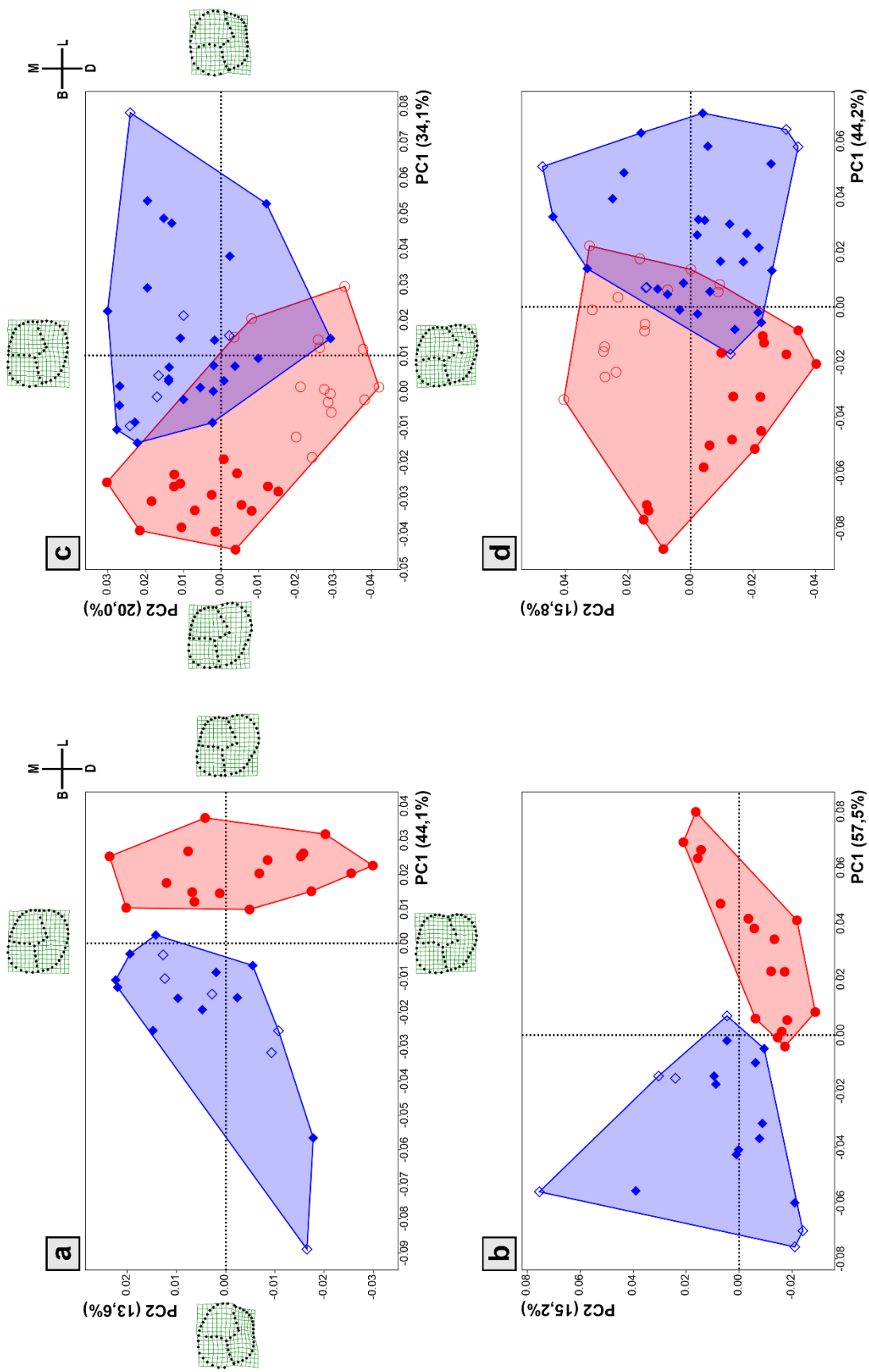
Slika P9. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Komb1B** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



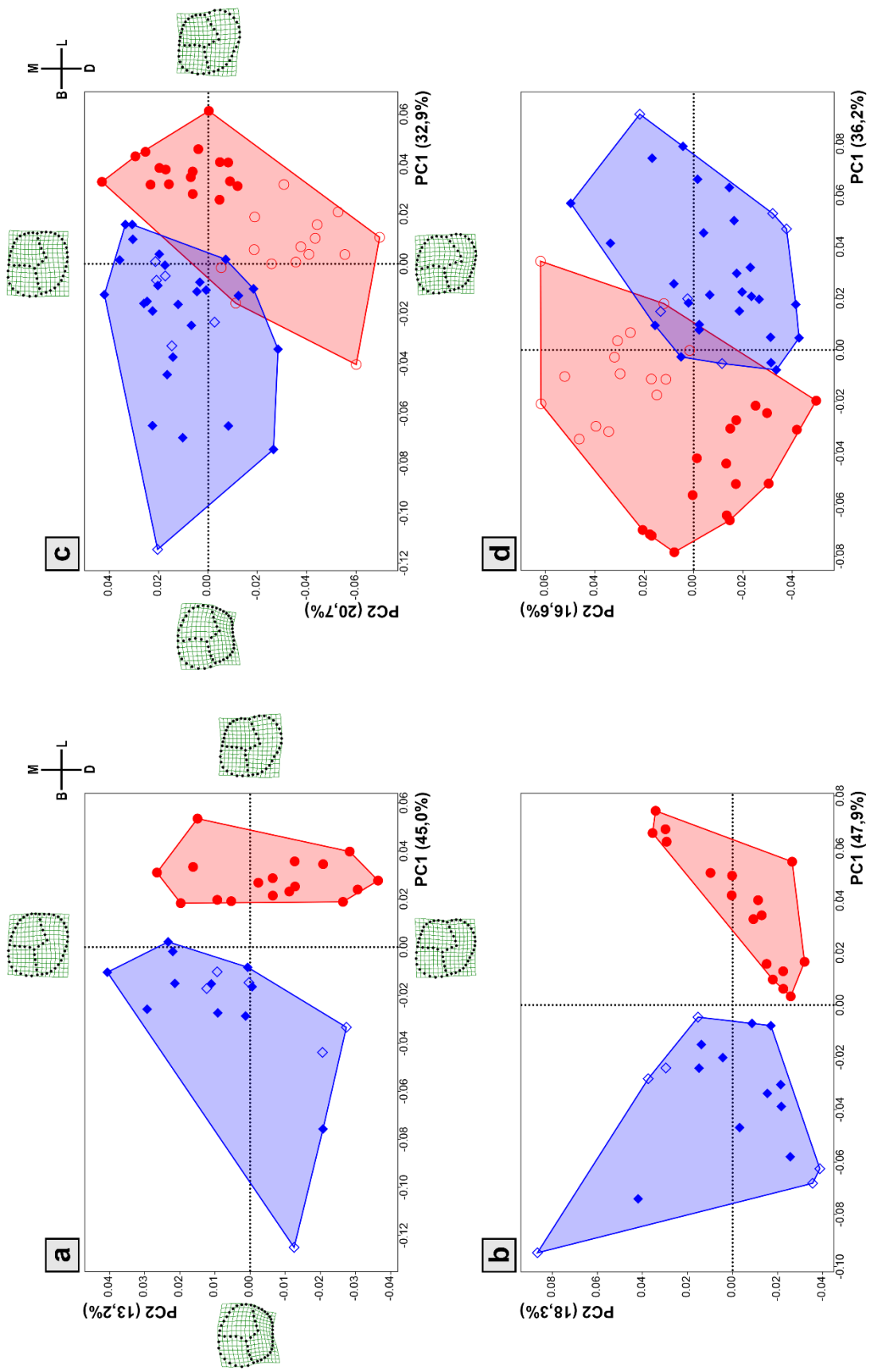
Slika P10. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Komb2A** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



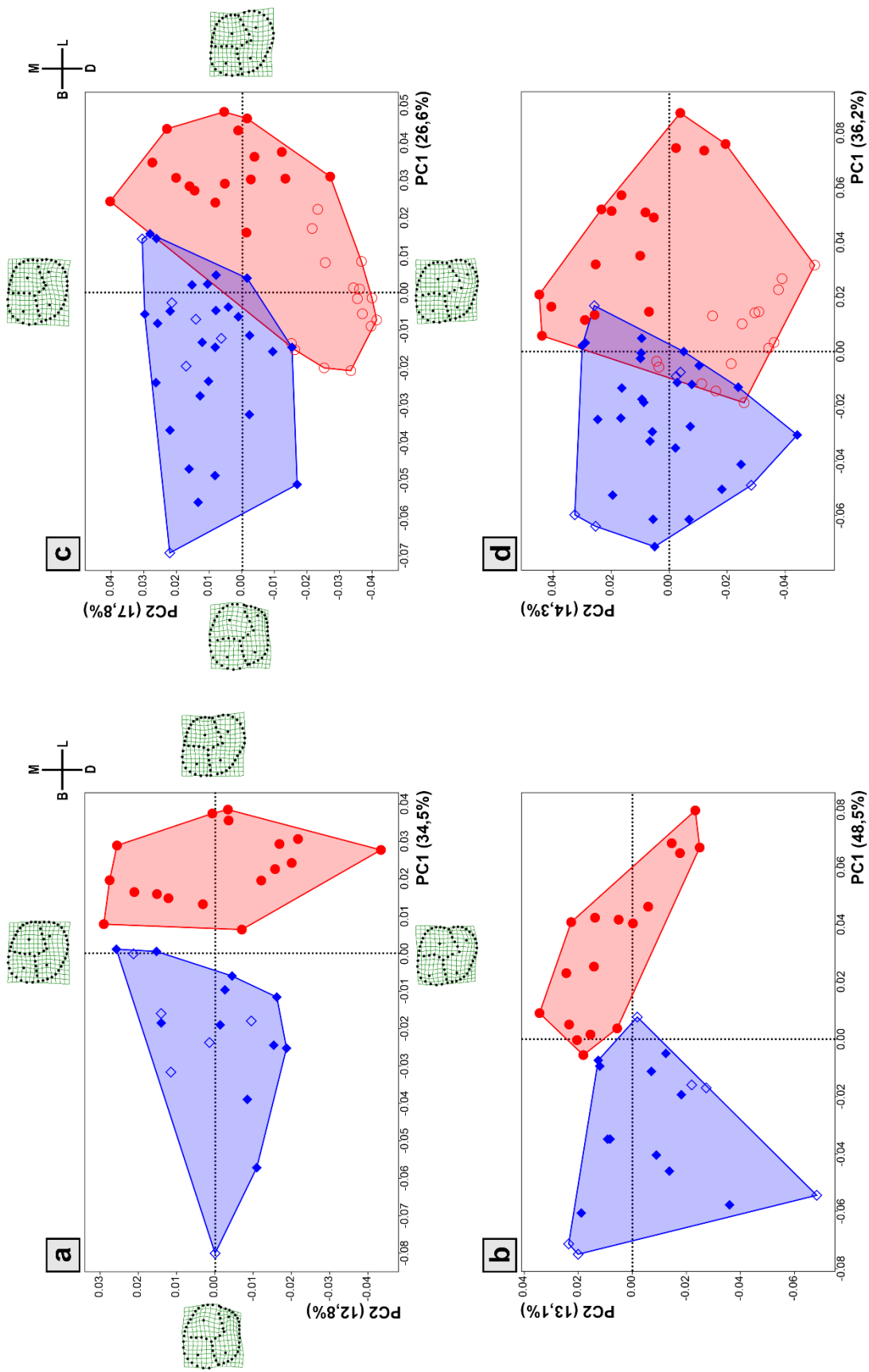
Slika P11. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Komb2B** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



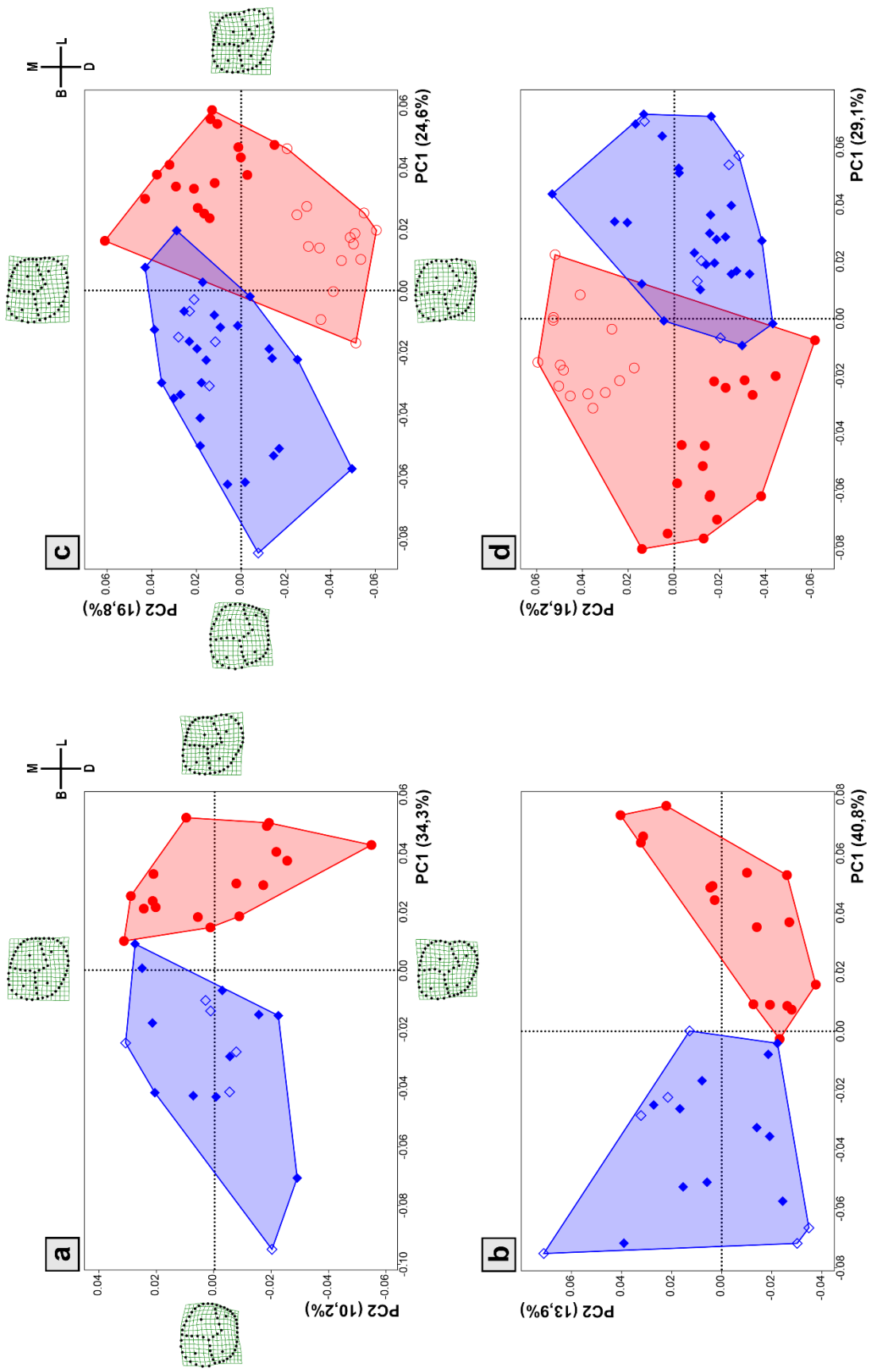
Slika P12. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Komb3A** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



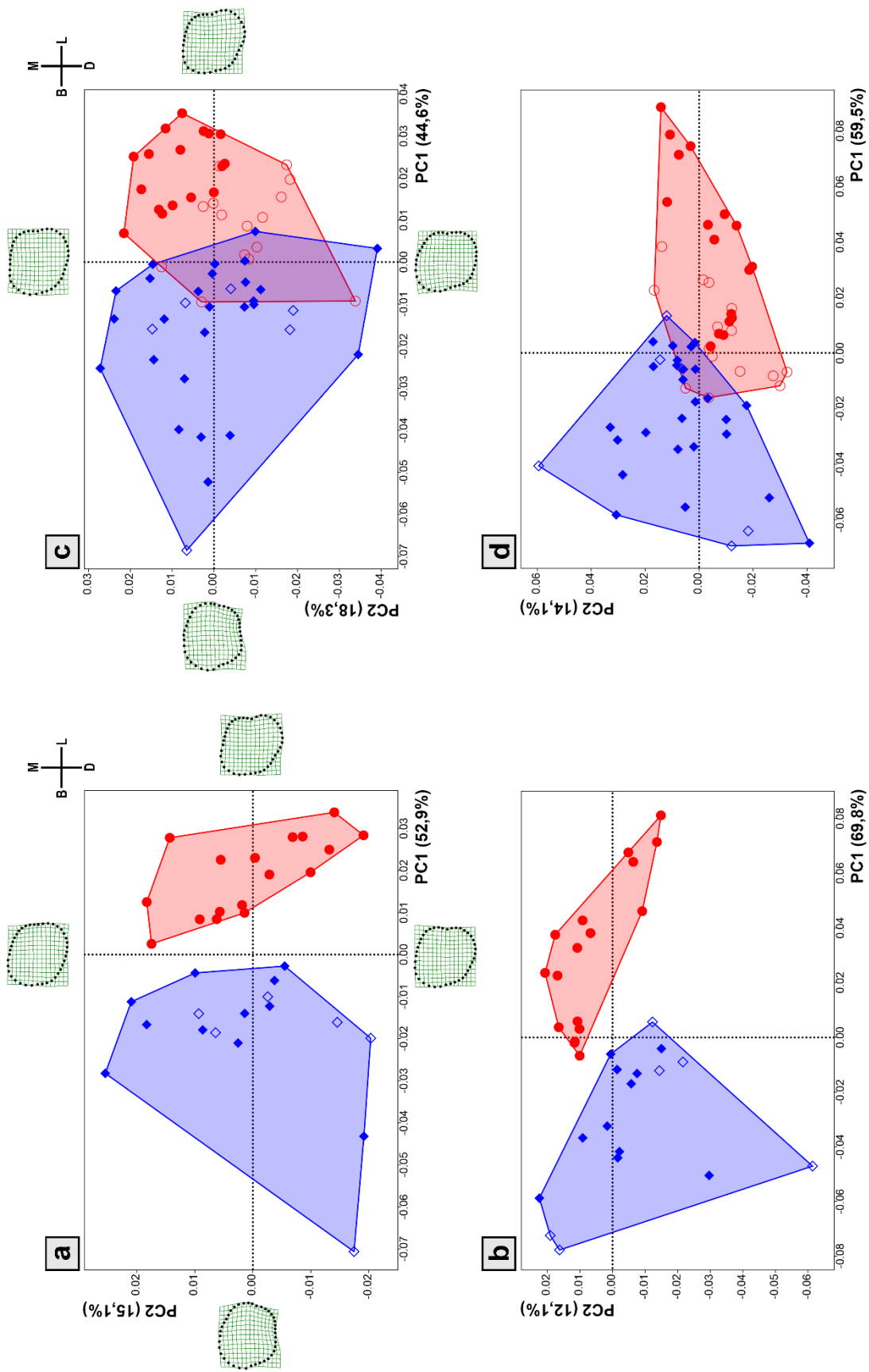
Slika P13. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Komb3B** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



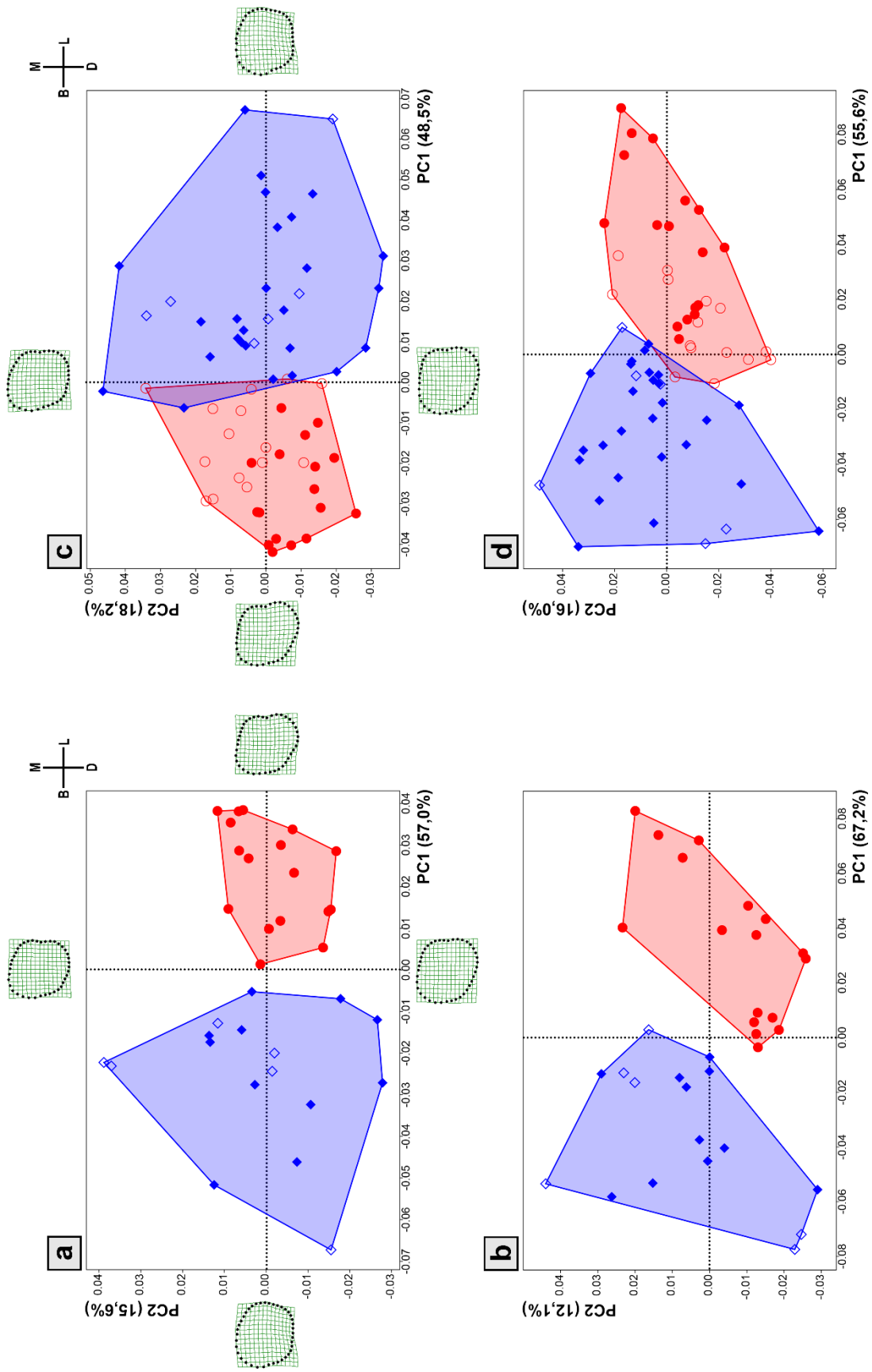
Slika P14. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Komb4A** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



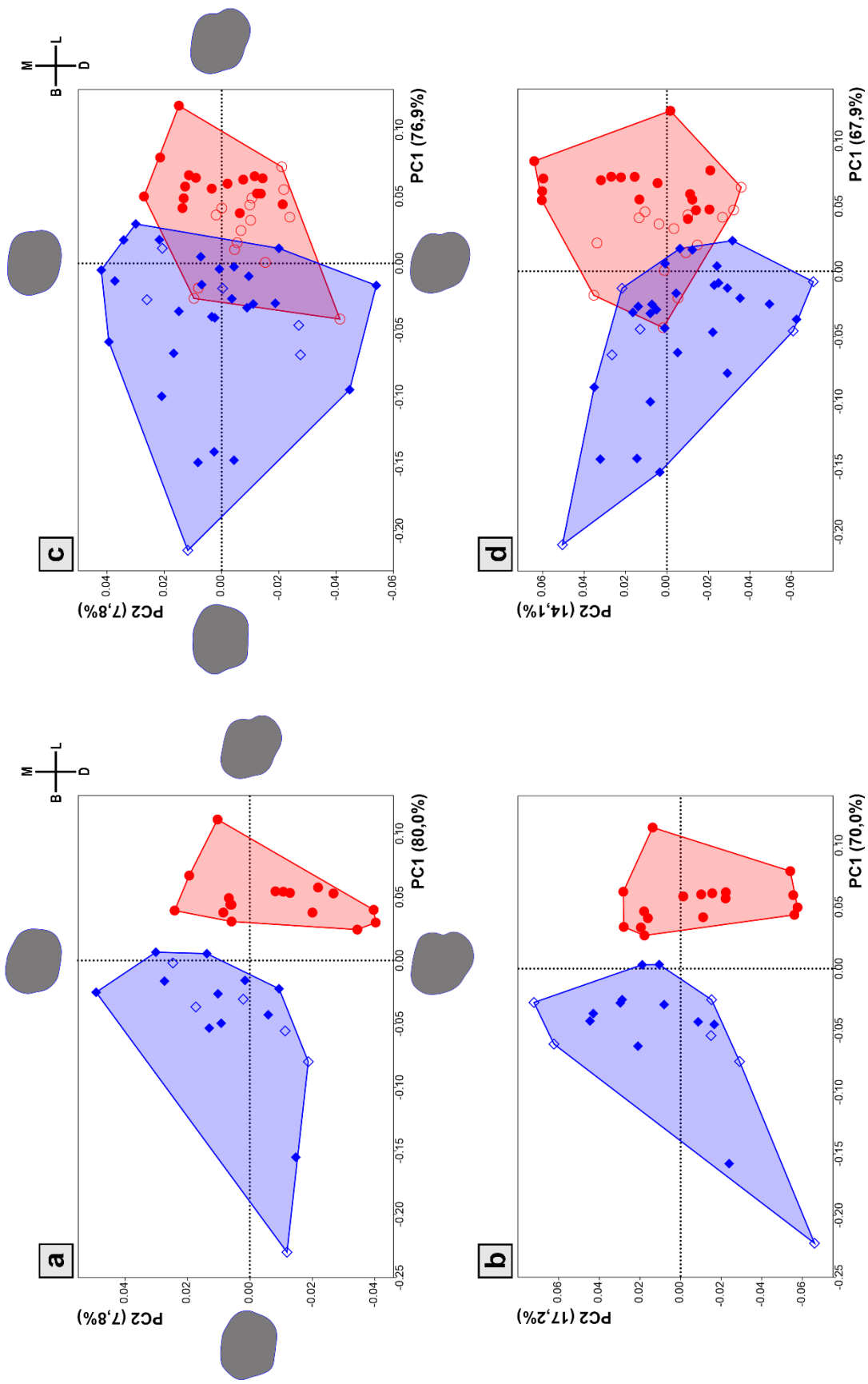
Slika P15. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **Komb4B** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



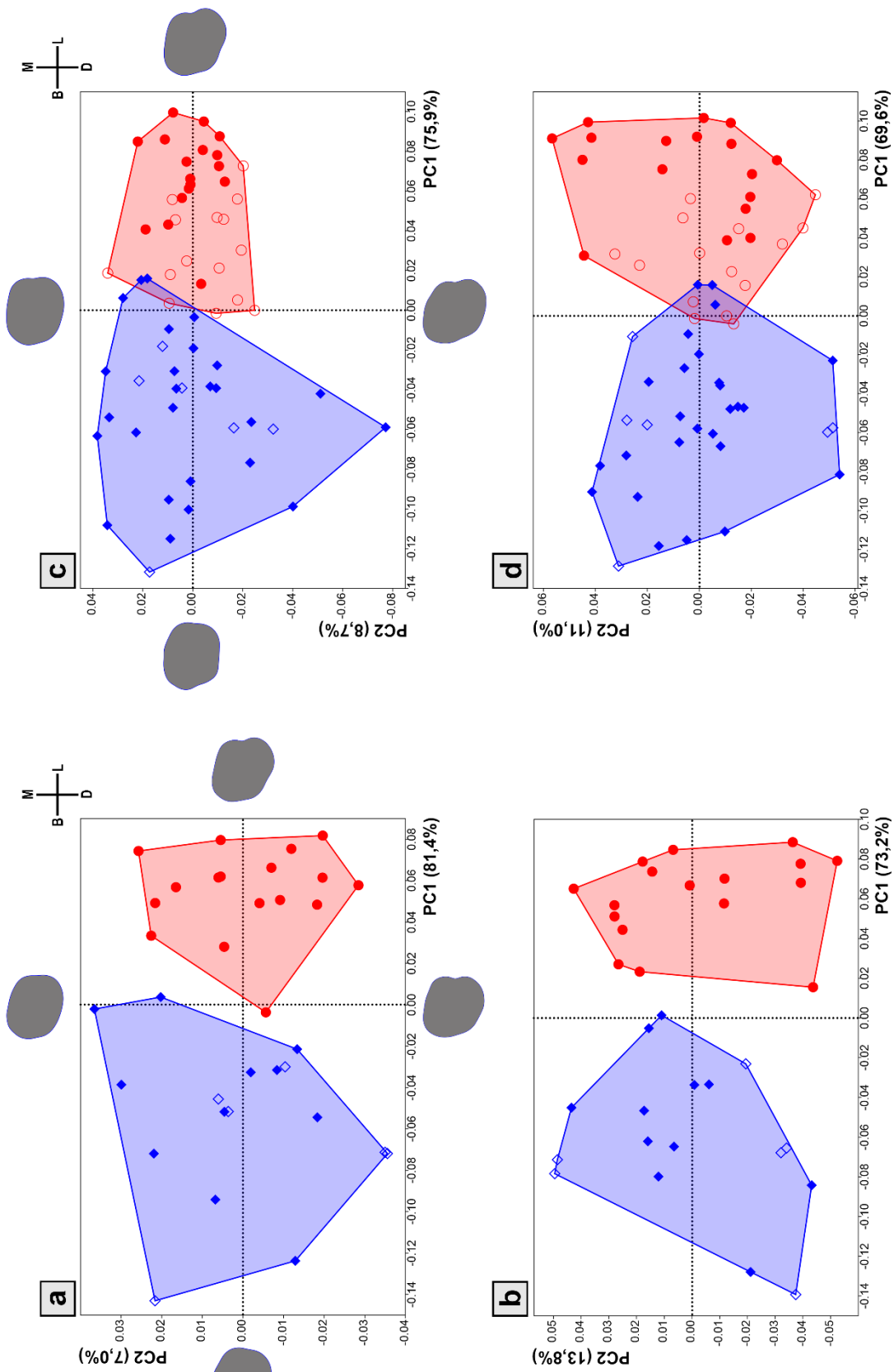
Slika P16. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **PoluA** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



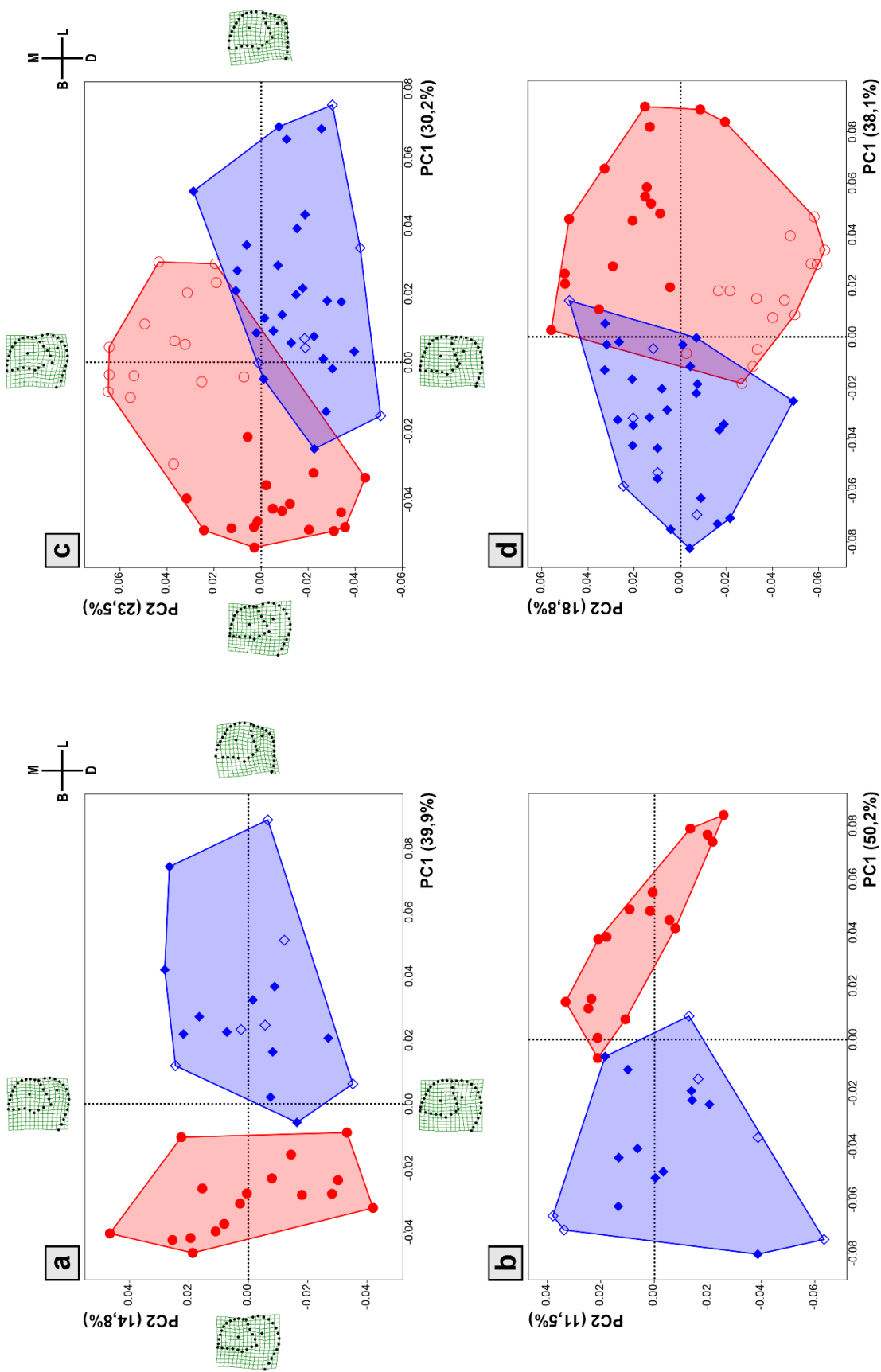
Slika P17 Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **PoluB** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



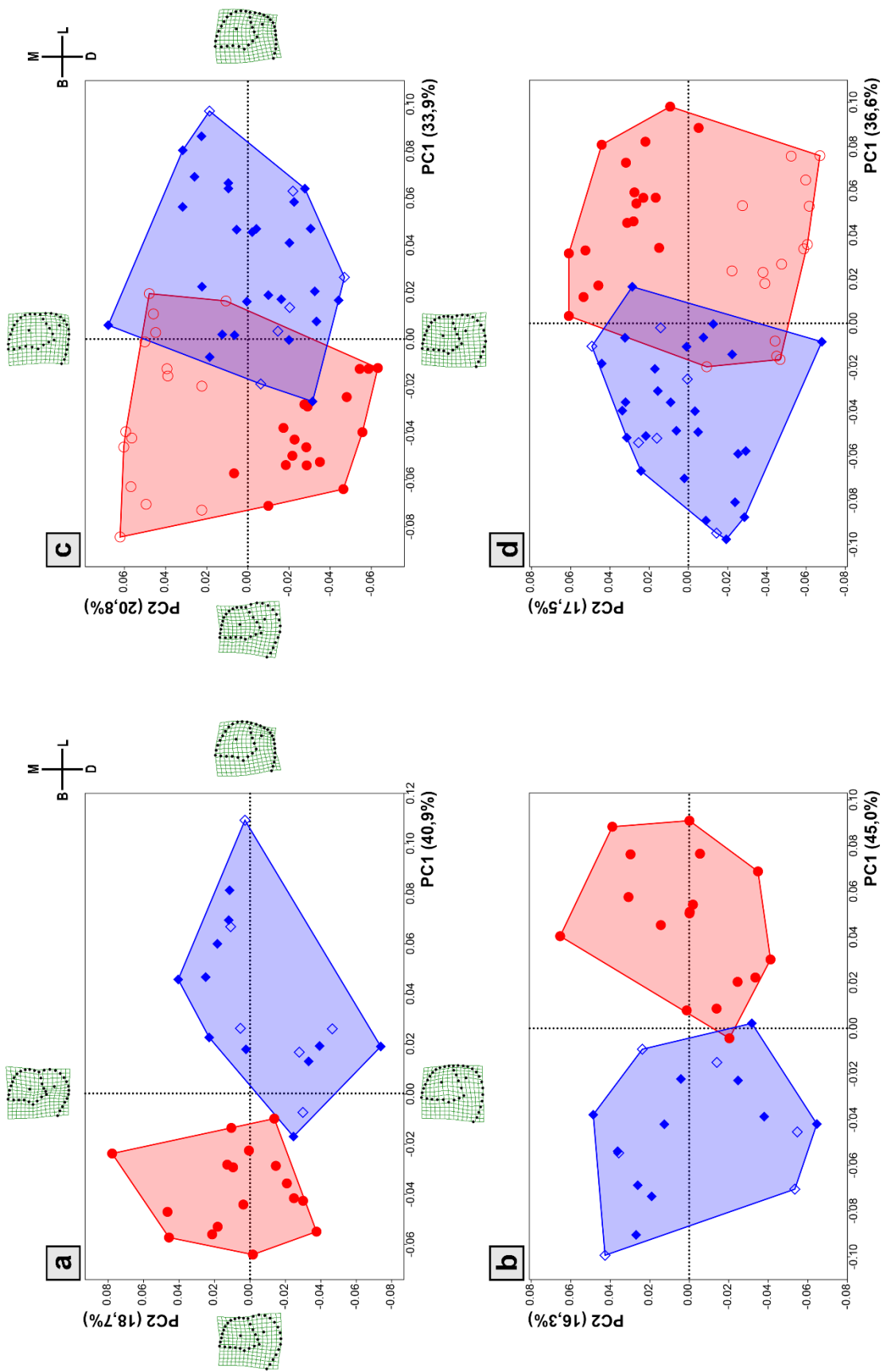
Slika P18. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **EFApk-A** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



Slika P19. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **EFApk-B** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



Slika P20. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **FragA** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.



Slika P21. Projekcije pojedinačnih primeraka M1 na prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) u prostoru oblika i forme za model **FragB** na manjem ($n = 34$; a, b) i većem ($n = 64$; c, d) uzorku. Za dodatna pojašnjenja pogledati **Sliku P6**.

BIOGRAFIJA

Predrag Radović rođen je 8. decembra 1984. godine u Kraljevu (SFR Jugoslavija), gde je završio osnovnu školu i gimnaziju (prirodno-matematički smer). Na Filozofskom fakultetu u Beogradu 2005. godine upisuje diplomatske studije arheologije, koje završava 2009. odbranom diplomskog rada pod nazivom „Evolucija srednjopleistocenskih hominina” (mentor doc. dr Sofija Stefanović). Godine 2013. upisuje master akademske studije geologije (modul paleontologije) na Rudarsko-geološkom fakultetu u Beogradu, koje redovno završava 2015. odbranom master rada pod nazivom „Morfometrijske karakteristike zuba fosilnog hominina iz Male Balanice u Sićevačkoj klisuri (BH-1)” (mentor prof. dr Katarina Bogićević). Doktorske akademske studije geologije upisuje 2017. godine, takođe na Rudarsko-geološkom fakultetu. Dobitnik je nagrade fonda „Milan Milićević, inženjer geologije” za najbolji naučno-istraživački rad mladog naučnog radnika iz oblasti geologije u 2018. godini.

Od 2011. godine, Predrag je zaposlen u Narodnom muzeju u Kraljevu, gde radi na poziciji kustosa Grupe za geologiju i biologiju. Od oktobra 2020. godine je zaposlen kao asistent na Odeljenju za arheologiju Filozofskog fakulteta u Beogradu, i od tada učestvuje u realizaciji nastave, uglavnom na predmetima koji su vezani za paleoantropologiju i arheologiju paleolita.

Pored ostataka pleistocenskih hominina, koji predstavljaju primarni fokus njegovog istraživanja, aktivno proučava i ostatke neogenih sisara (primate, surlaše, preživare, kopitare itd.), pretežno dentalni materijal. U svom dosadašnjem radu objavio je preko 30 bibliografskih jedinica, od čega 14 u časopisima sa SCI liste.

BIBLIOGRAFIJA

Kategorija M21a:

Roksandic, M., **Radović, P.**, Lindal, J., Mihailović, D., in press. Early Neanderthals in contact: The Chibanian (Middle Pleistocene) hominin dentition from Velika Balanica Cave, Southern Serbia. *Journal of Human Evolution* (rad prihvaćen 16. februara 2022)

Roksandic, M., **Radović, P.**, Wu, X-J., Bae, C.J., 2022. Resolving the “muddle in the middle”: the case for *Homo bodoensis* sp. nov. *Evolutionary Anthropology* 31(1): 20–29. doi: 10.1002/evan.21929

Mihailović, D., Kuhn, S.L., Bogičević, K., Dimitrijević, V., Marín-Arroyo, A.B., Marković, J., Mercier, N., Mihailović, B., Morley, M.W., **Radović, P.**, Rink, W.J., Plavšić, S., Roksandic, M., 2022. Connections between the Levant and the Balkans in the late Middle Pleistocene: Archaeological findings from Velika and Mala Balanica Caves (Serbia). *Journal of Human Evolution* 163: 103138. doi: 10.1016/j.jhevol.2021.103138

Radović, P., Lindal, J., Marković, Z., Alaburić, S., Roksandic, M., 2019. First record of a fossil monkey (Primates, Cercopithecidae) from the Late Pliocene of Serbia. *Journal of Human Evolution* 137: 102681. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.102681

Radović, P., Lindal, J., Mihailović, D., Roksandic, M., 2019. The first Neanderthal specimen from Serbia: Maxillary first molar from the Late Pleistocene of Pešturina Cave. *Journal of Human Evolution* 131: 139–151. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.03.018

Kategorija M22:

Radović, P., Mayda, S., Alaburić, S., Marković, Z., 2021. *Percrocuta miocenica* (Percrocutidae, Carnivora) from the middle Miocene of Brajkovac (Central Serbia). *Geobios* 65: 41–49. doi: 10.1016/j.geobios.2021.02.001

Radović, P., Radonjić, M., Billia, E.M.E., 2020. Pleistocene rhinoceros from Bogovina Cave: The first report of *Stephanorhinus hundsheimensis* Toula, 1902 (Mammalia, Rhinocerotidae) from Serbia. *Palaeontologia Electronica* 23(2): a34. doi: 10.26879/985

Mennecart, B., **Radović, P.**, Marković, Z., 2018. New data on the earliest European ruminant (Mammalia, Artiodactyla): A revision of the fossil mandible from Rusce in the Pčinja basin (late Eocene, Southeastern Serbia). *Palaeontologia Electronica* 21.3.38A: 1–12. doi: 10.26879/883

Gol'din, P., **Radović, P.**, 2018. A Middle Miocene baleen whale from Bele Vode in Belgrade, Serbia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 124(1): 127–138. doi: 10.13130/2039-4942%2F9751

Roksandic, M., **Radović, P.**, Lindal, J., 2018. Revising the hypodigm of *Homo heidelbergensis*: A view from the Eastern Mediterranean. *Quaternary International* 466(A): 66–81. doi: 10.1016/j.quaint.2017.10.013

Kategorija M23:

Mihailović, D., Milošević, S., Blackwell, B.A.B., Mercier, N., Mentzer, S.M., Miller, C.E., Morley, M.W., Bogičević, K., Đurić, D., Marković, J., Mihailović, B., Dragosavac, S., Plavšić, S., Skinner, A.R., Chaity, I.I.C., Huang, Y.E.W., Chu, S., Nenadić, D., **Radović, P.**, Lindal, J., Roksandic, M., 2022. Neanderthal settlement of the Central Balkans during MIS 5: Evidence from Pešturina Cave, Serbia. *Quaternary International* 610: 1–19. doi: 10.1016/j.quaint.2021.09.003

Lindal, J., **Radović, P.**, Mihailović, D., Roksandic, M., 2020. Postcranial hominin remains from the Late Pleistocene of Pešturina Cave (Serbia). *Quaternary International* 542: 9–14. doi: 10.1016/j.quaint.2020.02.019

Ganić, M., **Radović, P.**, Rundić, Lj., Bradić, K., Knežević, S., 2016. Traces of drilling predation in the Badenian mollusks from the Rakovica stream (Belgrade, Serbia). *Geologia Croatica* 69(2): 205–212. doi: 10.4154/GC.2016.14

Radović, P., Lindal, J.A., Roksandic, M., 2014. A re-examination of the human fossil specimen from Bački Petrovac (Serbia). *HOMO – Journal of Comparative Human Biology* 65(4): 281–295. doi: 10.1016/j.jchb.2014.01.004

Radović, P., Miladinović-Radmilović, N., 2013. A Large Supernumerary Bone at Bregma and Metopism Co-occurring in the Skull of an Ancient Roman. *Archives of Biological Sciences (Belgrade)* 65 (4): 1637–1643. doi: 10.2298/ABS1304637R

Kategorija M24:

Radović, P., Bradić-Milinović, K., 2018. A new elephantoid dental specimen from the Miocene of Kruševac Basin in Central Serbia. *Geološki anali Balkanskoga poluostrva* 79(2): 1–10. doi: 10.2298/GABP1802001R

Kategorija M51:

Радовић, П., 2012. Еволуција хоминина током средњег плеистоцена. *Гласник Српског археолошког друштва* 27: 215–248.

Kategorija M52:

Radović, P., Alaburić, S., Marković, Z., Vlastić, S., 2013. New view on the Old Collection - 'Pikermian fauna' from the vicinity of Veles (Republic of Macedonia). Part 1 – Primates. *Bulletin of the Natural History Museum (Belgrade)* 6: 7–29. doi: 10.5937/bnhmb1306007R

Čkonjević, B., **Radović, P.**, 2012. *Deinotherium giganteum* from Adrani, Central Serbia. *Bulletin of the Natural History Museum (Belgrade)* 5: 15–20.

Kategorija M53:

Radović, P., Marković, Z., Radonjić, M., Alaburić, S., 2019. Neogene proboscideans (Mammalia, Proboscidea) and other mammals from the vicinity of Kraljevo, Serbia. *Наша прошлост* 17: 13–27.

Радовић, П., 2013. Биоархеолошка анализа људских скелетних остатака са бронзанодопског локалитета Дубац у Јанчићима. *Зборник радова Народног музеја у Чачку* XLIII: 19–34.

Радовић, П., 2013. Бронзанодопска некропола Горело поље у Милочају код Краљева: анализа спаљених људских остатака. *Наша прошлост* 14: 57–64.

Радовић, П., 2012. Антрополошка анализа инхумираних скелетних остатака са античке некрополе Ланиште код Баљевца. *Наша прошлост* 13: 52–77.

Радовић, П., 2011. Физичко–антрополошка анализа средњовековних скелетних остатака са локалитета Пањевац у Чукојевцу код Краљева. *Наша прошлост* 12: 57–72.

Категорија М13:

Roksandic, M., **Radović, P.**, Lindal, J., in press. The Complex picture of the Chibanian hominin record at the Crossroads of Europe and Asia. In: Ruiz-Redondo, A., Davies, W. (Eds.), *The Prehistoric Hunter-gatherers of South-eastern Europe: recent research*. Proceedings of the British Academy. Oxford University Press, Oxford.

Категорија М14:

Dragosavac, S., Plavšić, S., **Radović, P.**, 2021. The impact of the Campanian Ignimbrite (CI) eruption on Palaeolithic settlement patterns in the Central Balkans. In: Babić, S. (Ed.), *Archaeology of Crisis*. Faculty of Philosophy, University of Belgrade.

Alaburić, S., **Radović, P.**, 2016. An early record of the moschid genus *Micromeryx* (Mammalia, Ruminantia). In: Marković, Z., Milivojević, M. (Eds.), *Life on the shore – geological and paleontological research in the Neogene of Sibnica and vicinity (Levač basin, Central Serbia)*. Part 1. Special Issue of the Natural History Museum in Belgrade: 141–148.

Roksandic, M., **Radović, P.**, Alex, B.A., Pavić, S., Paunović, M., Marković, Z., 2014. Looking for hominins in Museum drawers – possible Upper Pleistocene specimens from Serbia: morphological descriptions and radiocarbon dating. In: Mihailović, D. (Ed.), *Palaeolithic and Mesolithic Research in the Central Balkans*. Serbian Archaeological Society – Commission for the Palaeolithic and Mesolithic, Belgrade: 7–19.

Mihailović, D., Milošević, S., **Radović, P.**, 2014. New Data about the Lower and Middle Palaeolithic in the Western Morava valley. In: Mihailović, D. (Ed.), *Palaeolithic and Mesolithic Research in the Central Balkans*. Serbian Archaeological Society – Commission for the Palaeolithic and Mesolithic, Belgrade: 57–68.

Категорија М44:

Радовић, П., 2016. Прилог – Биоархеолошка анализа бронзанодопских људских посмртних остатака из Чачка и околине. У: Дмитровић, К. (Ур.), *Некрополе бронзаног доба у регији Чачка*. Народни музеј, Чачак: 273–303.

Радовић, П., 2013. Ревизиона биоархеолошка анализа инхумираних скелетних остатака са некрополе Турска Црква у селу Горњи Лазац код Краљева. У: Miladinović–Radmilović, N., Vitezović, S. (Ur.), *Bioarheologija na Balkanu: Bilans i perspektive*. Radovi Bioarheološke sekcije Srpskog arheološkog društva, Beograd/Sremska Mitrovica: 133–153.

Радовић, П., 2013. Кратак осврт на проблеме третмана људских скелетних остатака у музејима. У: Miladinović–Radmilović, N., Vitezović, S. (Ur.), *Bioarheologija na Balkanu: Bilans i perspektive*. Radovi Bioarheološke sekcije Srpskog arheološkog društva, Beograd/Sremska Mitrovica: 3–12.

Kategorija M34:

Roksandic, M., Lindal, J., **Radović, P.**, Mihailović, D., 2020. New hominin finds from Velika Balanica and Kozja Cave, Serbia. *Canadian Association for Physical Anthropology / L'Association Canadienne D'Anthropologie Physique (CAPA/ACAP) 48th Annual Meeting, Paleoanthropological Society of Canada / Société canadienne d'anthropologie (PASC/SCPA) 5th Annual Meeting*, London (ON, Canada): 58.

Roksandic, M., Lindal, J., **Radović, P.**, Mihailović, D., 2019. New Middle Pleistocene material from Serbia and its implications for human evolution in Europe (abstract). *Canadian Association for Physical Anthropology / L'Association Canadienne D'Anthropologie Physique (CAPA/ACAP) 47th Annual Meeting*, 23-26 October 2019, Banff (Canada): 63–64.

Roksandic, M., **Radović, P.**, Wu, X., Bae, C., 2019. *Homo heidelbergensis*: What do we need to set the question of the validity of this taxon to rest. *American Journal of Physical Anthropology* 168: 207–207.

Roksandic, M., Mihailović, D., Lindal, J., **Radović, P.**, Blackwell, B.A.B., Alex, B.A., Dimitrijević, V., Mihailović, B., Harvati, K., Đurić, M., 2017. New hominin material from Pešturina cave in Serbia. *European Society for the study of Human Evolution 7th Annual Meeting*, September 21-23, Leiden (Netherlands): 164.

Roksandic, M., **Radović, P.**, Lindal, J., 2013. A re-examination of the human fossil specimen from Bački Petrovac. *Canadian Archeological Association 46th Annual Conference*, May 15-19, Whistler (Canada): 38.

Kategorija M64:

Radović, P., Lindal, J., Mihailović, D., Roksandic, M., 2020. Hominin fossil material from the Middle Pleistocene of Velika Balanica Cave (Serbia) and its implications for human evolution in Europe (abstract). *XLIII skup Srpskog arheološkog društva*, 14.-16.10. 2020., Subotica. *Program, izveštaji i apstrakti*: 78–79.

Radović, P., Lindal, J., Mihailović, D., Roksandic, M., 2019. Maxillary first molar from the Late Pleistocene of Pešturina Cave: the first Neanderthal from Serbia. *XLII skup Srpskog arheološkog društva*, 30.05.-01.06.2019., Negotin. *Program, izveštaji i apstrakti*: 67.

Mihailović, D., Milošević, S., **Radović, P.**, 2013. New evidence on peopling of Čačak-Kraljevo basin in Lower and Middle Paleolithic. *XXXVI skup Srpskog arheološkog društva*, 30.05.-01.06.2013., Novi Sad. *Program, izveštaji i apstrakti*: 34.

Radović, P., Lindal, J., Roksandic, M., 2013. A re-examination of the human fossil specimen from Bački Petrovac (Serbia). *XXVI skup Srpskog arheološkog društva*, 30.05.-01.06.2013., Novi Sad. *Program, izveštaji i apstrakti*: 96–97.

Радовић, П., 2012. Нови резултати антрополошке анализе инхумираних скелетних остатака са античке некрополе Ланиште код Баљевца. *XXXV скуп Српског археолошког друштва*, 24.-26.05.2012., Ваљево. *Програм, извештаји и апстракти*: 73–74.

Радовић, П., 2012. Остеолошки материјал у музејском контексту: пример Народног музеја у Краљеву. *XXXV скуп Српског археолошког друштва*, 24.-26.05.2012., Ваљево. *Програм, извештаји и апстракти*: 71–72.

Изјава о ауторству

Име и презиме аутора _____ Предраг Радовић _____

Број индекса _____ г803/17 _____

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

„Дводимензионална геометријска морфометрија првих горњих молара хоминина са територије Србије – таксономска и методолошка анализа“

- резултат сопственог истраживачког рада;
- да дисертација у целини ни у деловима није била предложена за стицање друге дипломе према студијским програмима других високошколских установа;
- да су резултати коректно наведени и
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио/ла интелектуалну својину других лица.

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора _____ Предраг Радовић _____

Број индекса _____ г803/17 _____

Студијски програм _____ Геологија _____

Наслов рада _____ „Дводимензионална геометријска морфометрија првих горњих молара
хоминина са територије Србије – таксономска и методолошка анализа“ _____

Ментори _____ проф. др Катарина Богићевић, проф. др Мирјана Роксандић _____

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла ради похрањивања у **Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског назива доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада.

Ови лични подаци могу се објавити на мрежним страницама дигиталне библиотеке, у електронском каталогу и у публикацијама Универзитета у Београду.

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о коришћењу

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Светозар Марковић“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду унесе моју докторску дисертацију под насловом:

„Дводимензионална геометријска морфометрија првих горњих молара хоминина са територије Србије – таксономска и методолошка анализа“

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

Моју докторску дисертацију похрањену у Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду и доступну у отвореном приступу могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство (CC BY)
2. Ауторство – некомерцијално (CC BY-NC)
3. Ауторство – некомерцијално – без прерада (CC BY-NC-ND)
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима (CC BY-NC-SA)
5. Ауторство – без прерада (CC BY-ND)
6. Ауторство – делити под истим условима (CC BY-SA)

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци.

Кратак опис лиценци је саставни део ове изјаве).

Потпис аутора

У Београду, _____

1. **Ауторство.** Дозвољава се умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.

2. **Ауторство – некомерцијално.** Дозвољава се умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.

3. **Ауторство – некомерцијално – без прерада.** Дозвољава се умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.

4. **Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима.** Дозвољава се умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.

5. **Ауторство – без прерада.** Дозвољава се умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.

6. **Ауторство – делити под истим условима.** Дозвољава се умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.