

# Estudio comparativo de las cavidades del oído externo y medio en homínidos

Julia Díez Valero

Máster en Antropología Física



MÁSTERES  
DE LA UAM  
2021-2022

Facultad de Ciencias

# Máster Universitario en Antropología Física: Evolución y Biodiversidad Humanas

Máster conjunto de las Universidades de Alcalá, Autónoma de Madrid y Complutense de Madrid

## Estudio comparativo de las cavidades del oído externo y medio en homínidos

Julia Diez Valero

### TRABAJO DE FIN DE MÁSTER

2022 – SEPTIEMBRE

Dirigido por:

Dra. D<sup>a</sup> Mercedes Conde Valverde

Dra. D<sup>a</sup> Laura Rodríguez García



Universidad  
de Alcalá

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE  
DE MADRID



UAM  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA  
DE MADRID





## **AUTORIZACIÓN DEL DIRECTOR**

D<sup>a</sup> Mercedes Conde Valverde y D<sup>a</sup> Laura Rodríguez García

INFORMAN:

Que el trabajo titulado “Estudio comparativo de las cavidades del oído externo y medio en homínidos”, que ha sido realizado bajo nuestra dirección, por Dra. D<sup>a</sup> Mercedes Conde Valverde y Dra. D<sup>a</sup> Laura Rodríguez García, queda autorizado para su presentación y defensa pública por el/la estudiante.

En Alcalá de Henares, a 12 de septiembre de 2022.

Fdo.:



## **DECLARACIÓN DE NO PLAGIO**

D./Dña. Julia Diez Valero

con DNI o NIF: 70166928T

estudiante del Máster Interuniversitario Antropología Física: evolución y biodiversidad humanas en el curso 2021/2022, como autor/a del TFM titulado: “Estudio comparativo de las cavidades del oído externo y medio en homínidos” presentado para la obtención del título correspondiente, cuyas directoras son: Dra. D<sup>a</sup> Mercedes Conde Valverde y Dra. D<sup>a</sup> Laura Rodríguez García.

DECLARO QUE:

El Trabajo Fin de Máster que presento está elaborado por mí y es original. No copio, ni utilizo ideas, formulaciones, citas integrales e ilustraciones de cualquier obra, artículo, memoria, o documento (en versión impresa o electrónica), sin mencionar de forma clara y estricta su origen, tanto en el cuerpo del texto como en la bibliografía. Así mismo declaro que los datos son veraces y que no he hecho uso de información no autorizada de cualquier fuente escrita de otra persona o de cualquier otra fuente.

De igual manera, soy plenamente consciente de que el hecho de no respetar estos extremos puede ser objeto de sanciones universitarias y/o de otro orden legal.

En Alcalá de Henares, a 12 de septiembre de 2022.

Fdo.: Julia Diez Valero

---

## AGRADECIMIENTOS

---

En primer lugar, quiero agradecer a mi directora Mercedes Conde Valverde por su enorme paciencia y sus sabios consejos. Gracias por ser todo un referente y hacerme pensar que con esfuerzo e ilusión todo es posible. Y, sobre todo, gracias por guiarme como el viento suave. De la misma forma, quiero agradecer a mi codirectora Laura Rodríguez García por su apoyo y confianza plena.

A la Cátedra de Otoacústica Evolutiva y Paleoantropología que, junto con las docentes del Área de Antropología Física de la UAH, son fuente de inspiración. Gracias por ser un equipo y hacerme sentir parte de él.

A Cris, por ser la mejor compañera de batallas y convertirse, en poco tiempo, en una gran amiga.

Al equipo de excavación de Estatuas Exterior, especialmente a Isra y Julia, por animarme y motivarme incluso cuando las horas de sueño escaseaban.

A mis abuelas, por creer siempre en mí.

Y, por último, pero quizás los más importantes, a Carmen, Javi, Óscar y David, por ser hombro para llorar y brindis para celebrar.

Muchas gracias a todas.

---

# ÍNDICE

---

<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>1.- INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>2</b>
<b>2.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS</b> .....	<b>4</b>
<b>3.- ANATOMÍA DE LA REGIÓN</b> .....	<b>4</b>
3.1.- OÍDO EXTERNO ( <i>auris externa</i> ) .....	5
3.2.- OÍDO MEDIO ( <i>auris media</i> ).....	6
3.3.- OÍDO INTERNO ( <i>auris interna</i> ).....	8
<b>4.- MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	<b>9</b>
4.1.- MUESTRA ESTUDIADA.....	9
4.2.- OBTENCIÓN DE LA MUESTRA: Tomografía Computarizada (TC).....	10
4.3.- RECONSTRUCCIÓN DE LA MUESTRA.....	11
4.3.1.- UMBRALES DE DENSIDAD ( <i>THRESHOLDING</i> ).....	12
4.3.2.- SEGMENTACIÓN .....	12
4.3.3.- MODELO 3D.....	13
4.4.- BIOMETRÍA .....	13
4.4.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	15
<b>5.- RESULTADOS</b> .....	<b>17</b>
5.1.- Volumen del antro mastoideo (VAD).....	18
5.2.- Volumen de las celdillas mastoideas (VMA) .....	19
5.3.- Volumen de la cavidad timpánica (VMEC).....	21
5.4.- Longitud del antro mastoideo (LAD).....	21
5.5.- Radio de la salida del antro mastoideo (RAD <sub>1</sub> ) .....	22
5.6.- Radio de la entrada del antro mastoideo (RAD <sub>2</sub> ).....	23
5.7.- Área de la membrana timpánica (ATM) .....	24
5.8.- Longitud del conducto auditivo externo (LEAC <sub>C</sub> ).....	25
5.9.- Radio del área de la sección del conducto auditivo externo (REAC) .....	26
<b>6.- DISCUSIÓN</b> .....	<b>27</b>
6.1.- Volumen del antro mastoideo (VAD).....	27
6.2.- Volumen de las celdillas mastoideas (VMA) .....	27
6.3.- Volumen de la cavidad timpánica (VMEC).....	29
6.4.- Longitud del antro mastoideo (LAD).....	30
6.5.- Radio del área de salida del antro mastoideo (RAD <sub>1</sub> ).....	31
6.6.- Radio del área de entrada del antro mastoideo (RAD <sub>2</sub> ) .....	31
6.7.- Área de la membrana timpánica (ATM) .....	32

6.8.- Longitud del conducto auditivo externo (LEAC <sub>C</sub> ).....	33
6.9.- Radio del área del conducto auditivo externo (REAC).....	33
<b>7.- CONCLUSIONES</b> .....	<b>35</b>
<b>8.- BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>37</b>

---

## RESUMEN

---

En este trabajo se presentan las primeras reconstrucciones tridimensionales de las cavidades del oído externo y medio de la especie *Pongo pygmaeus*, realizadas a partir de imágenes de Tomografía Computarizada (TC) de tres individuos. También se aportan los primeros datos biométricos para esta región en orangutanes. Por otro lado, se ha utilizado una muestra de *Gorilla gorilla* y otra de *Pan troglodytes* con el objetivo de comprobar la presencia de patrones de alometría filogenética común en las dimensiones de las cavidades del oído externo y medio de dichas especies. Nuestros resultados muestran la presencia de patrones de alometría filogenética común a *G. gorilla* y *P. troglodytes* en cuatro de las nueve variables estudiadas. El resto de las variables presentan patrones de alometría estática en, al menos, una de las dos especies. Como segundo objetivo, se ha pretendido comprobar si las variables estudiadas en la especie *Po. pygmaeus* presentan valores compatibles con los patrones de alometría de gorilas y chimpancés. Nuestros resultados nos permiten proponer la concordancia de los valores de nuestra muestra de *Po. pygmaeus* con cuatro patrones de alometría filogenética común con *G. gorilla* y *P. troglodytes* y con otros tres patrones de alometría filogenética común con una de esas dos especies.

**PALABRAS CLAVE:** Hominidae, *Pongo pygmaeus*, oído externo, oído medio, alometría.

---

## 1.- INTRODUCCIÓN

---

Los estudios de la anatomía interna del oído han experimentado un gran avance en las últimas décadas gracias al desarrollo de la Tomografía Computarizada (TC) y de softwares específicos. El empleo de TC permite estudiar muestras de distinta naturaleza, ya que se puede aplicar tanto en individuos vivos como en especímenes fósiles de gran valor debido a no ser una técnica destructiva. A partir de las imágenes de TC es posible realizar modelos tridimensionales (3D) de las estructuras del oído que pueden ser medidos. Spoor y Zonneveld (1995) y Martínez et al. (2004) demostraron, respectivamente, que diversas medidas del oído tomadas tanto a partir de imágenes de TC bidimensionales como de modelos 3D eran compatibles con las obtenidas mediante otros métodos más tradicionales. La obtención de dichos modelos 3D es una tarea laboriosa, pues requiere el procesado de centenares de imágenes tomográficas para cada ejemplar. Como se explica más adelante, en el caso del oído externo y medio este procesado informático no puede realizarse de una manera completamente automática, sino que requiere del concurso del investigador.

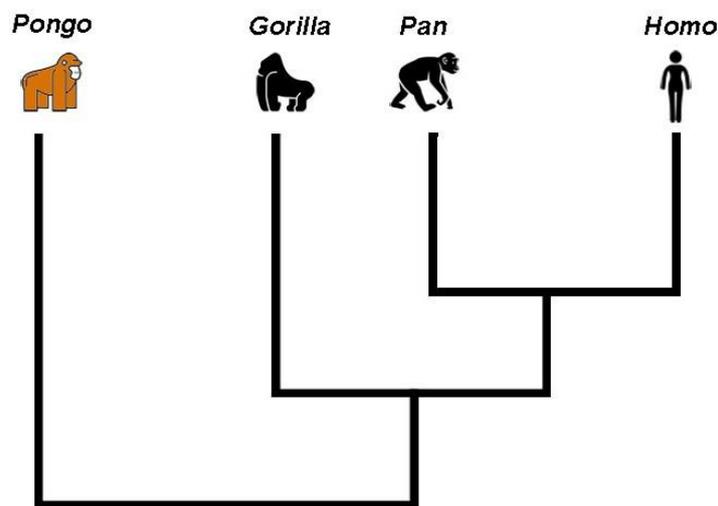
El estudio de las cavidades del oído interno ha aportado una valiosa información sobre las capacidades sensoriales, la taxonomía y las relaciones filogenéticas en los homínidos (Spoor et al., 2003, 2007; Braga et al., 2015; Beals et al., 2016; Quam et al., 2016; Beaudet et al., 2019; Conde-Valverde et al., 2019a; Urciuoli et al., 2022). Sin embargo, en el caso del oído externo y medio, que son el objeto de estudio de este trabajo, la mayor parte de los estudios se han centrado en el estudio de las capacidades auditivas de las especies de homínidos fósiles (Masali et al., 1991; Moggi-Cecchi y Collard, 2002; Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015; Conde-Valverde et al., 2019b, 2021) y se ha prestado menos atención a su aplicación en la taxonomía y las relaciones filogenéticas (Stoessel et al., 2016).

Para comprender la evolución de las cavidades del oído externo y medio resulta de gran interés el conocimiento de la anatomía de dichas cavidades en las especies vivas más próximas a los humanos, que componen la familia Hominidae (Shoshani et al., 1996). Esta familia se encuadra dentro del orden de los primates e incluye a cuatro géneros vivientes: *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo*, cuyas relaciones de parentesco (**Figura 1**) son actualmente bien conocidas por datos genéticos (Goodman et al., 1994). Mientras que se han realizado algunos trabajos que analizan aspectos relacionados con la audición y la

anatomía del oído externo y medio en gorilas (Masali et al., 1991; Stoessel, et al., 2016; Conde-Valverde, 2020) y chimpancés (Masali et al., 1991; Martínez et al., 2013; Quam et al., 2015; Stoessel, et al., 2016; Conde-Valverde, 2020), la información es mucho más reducida en el caso de los orangutanes, estando restringida al estudio de los huesecillos del oído medio (Stoessel et al., 2016). En este contexto resulta evidente el interés de mejorar el conocimiento de la anatomía de las cavidades del oído medio en el género *Pongo*.

A la hora de comparar los datos anatómicos de especies de diferentes tamaños corporales, como ocurre entre los homínidos, es preciso contemplar el posible efecto de la alometría. La alometría es el estudio de los cambios de las proporciones entre estructuras anatómicas al variar el tamaño corporal y, según Cock (1966), pueden distinguirse tres tipos principales: alometría ontogenética, alometría estática y alometría filogenética. En el apartado de Material y Métodos se desarrollan estos conceptos.

Teniendo en cuenta todo lo anteriormente expuesto, nos hemos propuesto obtener los primeros datos conocidos sobre las dimensiones de las cavidades del oído externo y medio de *Pongo pygmaeus* y realizar un estudio comparativo con ejemplares de *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes*.



**Figura 1.** Cladograma de la familia Hominidae en el que se muestran las relaciones filogenéticas de los 4 géneros vivos.

---

## 2.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

---

Hemos establecido dos hipótesis de partida para nuestro trabajo. La primera es que existen patrones de alometría filogenética común en las dimensiones de las cavidades del oído externo y medio en las especies *G. gorilla* y *P. troglodytes*. La segunda hipótesis es que las variables estudiadas del oído externo y medio de la especie *Po. pygmaeus* presentarán valores compatibles con los posibles patrones de alometría filogenética de gorilas y chimpancés. Para ello, establecemos los siguientes objetivos operativos:

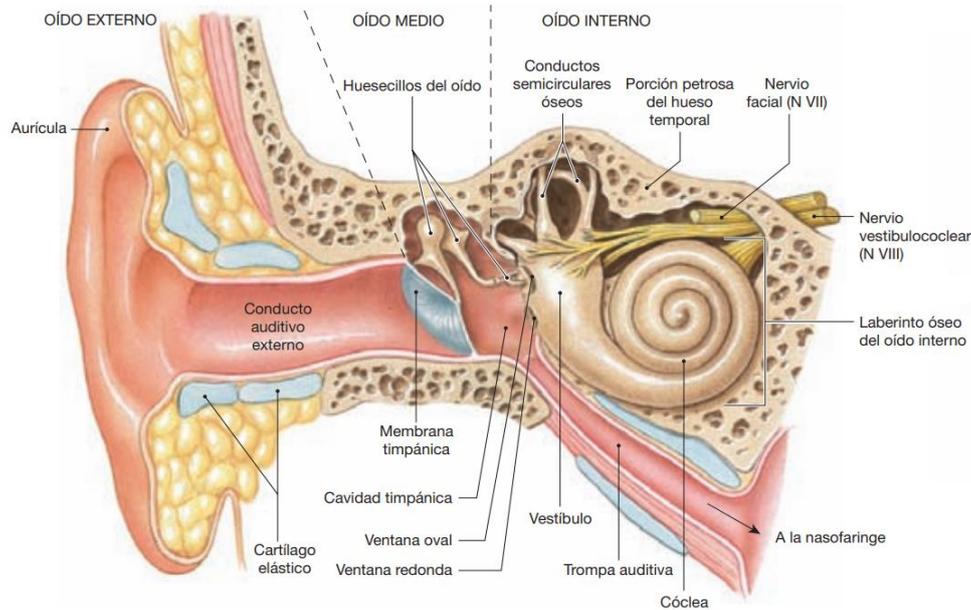
- Realizar y medir los modelos 3D de las cavidades del oído externo y medio de tres ejemplares de *Po. pygmaeus*.
- Emplear los datos disponibles sobre las cavidades del oído externo y medio de *G. gorilla* y *P. troglodytes* para comprobar la existencia de un patrón de alometría filogenética de gorilas y chimpancés para cada una de las diferentes variables estudiadas.
- Comparar los valores obtenidos en *Po. pygmaeus* con los correspondientes a *G. gorilla* y *P. troglodytes* para establecer su compatibilidad con los posibles patrones de alometría filogenética común a ambas especies.
- Proponer hipótesis de trabajo sobre la anatomía de las cavidades del oído externo y medio de *Po. pygmaeus* que puedan servir de base a futuros estudios más amplios sobre esta especie.

---

## 3.- ANATOMÍA DE LA REGIÓN

---

El oído es un órgano que tradicionalmente se ha dividido en tres partes: 1) **oído externo**, 2) **oído medio** y 3) **oído interno** (Figura 2) Las principales funciones del oído externo y medio son la conducción y transmisión del sonido, en cambio el oído interno está relacionado con la percepción del sonido y el equilibrio (Winesky, 2019).



**Figura 2. Anatomía del oído humano** (extraído de Martini et al., 2009; pp. 480).

### 3.1.- OÍDO EXTERNO (*auris externa*)

El oído externo se sitúa en posición lateral respecto al oído medio e interno, en la parte timpánica del hueso temporal. Su función, aunque durante mucho tiempo se consideró secundaria, es de gran importancia, pues capta, transmite y amplifica las ondas vibratorias del aire (Thomassin y Barry, 2016; Winesky, 2019). Este se compone por el pabellón auricular, más comúnmente conocido como oreja, y el conducto auditivo externo (CAE).

- **Pabellón auricular (*aurícula*):** está formado por una fina lámina de cartílago elástico recubierta de piel que permite localizar, recoger y canalizar la energía sonora hacia el conducto auditivo externo. Muchos mamíferos poseen músculos auriculares, sin embargo, en humanos, chimpancés y gorilas estos se han convertido en vestigiales, careciendo prácticamente de movilidad y dando lugar a la necesidad de mover la cabeza para orientar el pabellón auricular hacia el sonido (Gil-Carcedo et al., 2002; Winesky, 2019).
- **Conducto auditivo externo (CAE) (*meatus acusticus externus*):** es un conducto aéreo que se encuentra a continuación del pabellón auricular, abierto lateralmente por el poro auditivo (*porus acusticus externus*), y que llega hasta la membrana timpánica, la cual se inserta en el surco timpánico (*sulcus timpánicus*) (Gil-

Carcedo, 1995). Está formado por cartílago elástico en su tercio más externo o lateral y tejido óseo en los dos tercios internos o mediales (Thomassin y Barry, 2016; Winesky, 2019). Entre sus funciones se encuentra la protección, debido a que está provisto de pelos, glándulas sebáceas y ceruminosas (Winesky, 2019), además, contribuye a mantener el aire a la misma temperatura a ambos lados de la membrana timpánica (Gil-Carcedo et al., 2002).

### 3.2.- OÍDO MEDIO (*auris media*)

El oído medio es una cavidad tallada en el hueso temporal, la cual está llena de aire y recubierta de una membrana mucosa. Su función es la de intensificar y transmitir al oído interno la señal sonora. Está constituida por la membrana timpánica, la cavidad timpánica, el área mastoidea o sistema neumático del temporal y la trompa de Eustaquio.

- **Membrana timpánica** (*membrana tympani*): es una membrana delgada que divide el oído externo del oído medio por lo que, aunque en este trabajo se incluya como parte del oído medio, en muchos otros estudios o manuales de anatomía la podemos ver como parte del oído externo o ajena a ambos (Gil-Carcedo, 1995; Thomassin et al., 2008; Winesky, 2019). Esta estructura tiene forma oval y está compuesta por tejido conectivo en la región más externa o lateral, mientras que la cara interna o medial es mucosa. Para muestras esqueléticas, el surco timpánico antes mencionado permite medir con rigor el diámetro de la membrana timpánica. Cuando las ondas sonoras llegan a la membrana timpánica, esta vibra transmitiendo el movimiento a la cadena de huesecillos (Gil-Carcedo et al., 2002). Por ello, su función principal es amplificar la energía sonora y filtrar algunas frecuencias.
- **Cavidad timpánica** (*cavum tympani*): es una cavidad de carácter irregular a la que se pueden atribuir seis caras o paredes, cinco de las cuales son óseas y la sexta (*paries membranaceus*), situada lateralmente, está constituida por la membrana timpánica (Thomassin et al., 2008). La pared medial (*paries labyrinthicus*) es la que conecta con el oído interno a través de dos orificios, la ventana oval (*fenestra vestibuli*) y la ventana redonda (*fenestra cochleae*).

En el interior de esta cavidad se localiza la cadena de huesecillos o cadena osicular (*ossicula auditus*): **martillo** (*malleus*), situado lateral y anteriormente, en contacto con la membrana timpánica; **yunque** (*incus*), situado en posición medial y posterior respecto al martillo actuando como nexo entre este y el **estribo** (*stapes*), ubicado en la fosita de la ventana oval. De esta manera, la cadena osicular cumple la función de transmitir la energía sonora desde el medio aéreo de la cavidad timpánica hasta el medio líquido del oído interno (Gil-Carcedo et al., 2002).

- **Área mastoidea o sistema neumático del temporal:**

- **Antro mastoideo** (*antrum mastoideum*): es la principal y más voluminosa cavidad dentro de la porción mastoidea, asemejándose a un poliedro de seis caras (Thomassin et al., 2008). En su pared anterior o ventral conecta con la cavidad timpánica a través de un pequeño conducto conocido como *aditus ad antrum*. Por otro lado, la pared inferior se encuentra perforada con forámenes permitiendo la comunicación con las celdillas mastoideas.
- **Celdillas mastoideas** (*adnexa mastoideae*): son una red de cavidades a modo de panal que se sitúan dentro de la porción mastoidea y están conectadas superiormente con el antro mastoideo (Winesky, 2019). Tanto la cantidad como la localización de estas celdas es muy variable. Dependiendo de la cantidad y las dimensiones se clasifican como neumáticas, neumatodiploicas o diploicas (compactas) (Gil-Carcedo, 1995). Así mismo, según su localización respecto al antro mastoideo se clasifican en: celdas externas, celdas superiores, celdas inferiores, celdas anteriores, celdas posteriores y celdas internas o petrosas (Gil-Carcedo, 1995).

- **Trompa de Eustaquio** (*canalis musculotubaris*): es un conducto de carácter fibrocartilaginoso en los dos tercios anteriores y óseo en su tercio posterior, que abarca desde la pared posterolateral de la faringe hasta la pared anterior de la cavidad timpánica (Gil-Carcedo, 1995). Su función es igualar la presión aérea a ambos lados de la membrana timpánica (Gil-Carcedo et al., 2002).

### 3.3.- OÍDO INTERNO (*auris interna*)

El oído interno se encuentra en la porción petrosa del hueso temporal, en posición medial respecto al oído medio. Este constituye una parte esencial del órgano de la audición y, además, aloja al órgano periférico del sentido del equilibrio (Gil-Carcedo, 1995). A esta región del oído también se la conoce como laberinto, y consta de un conjunto de cavidades óseas, o **laberinto óseo**, en cuyo interior se localizan unas estructuras membranosas que forman el **laberinto membranoso** (Sauvage et al., 2000). El medio del oído interno es líquido, de tal manera que el laberinto membranoso está lleno de endolinfa y el espacio entre este y el laberinto óseo se encuentra ocupado por perilinfa, denominándose espacio perilinfático (Gil-Carcedo, 1995).

- **Laberinto óseo:** es una cubierta de hueso compacto que se distribuye en tres partes: el vestíbulo, los canales semicirculares y la cóclea.
  - **Vestíbulo:** es una cavidad ovoidea que se sitúa en la parte central del laberinto óseo, posterior a la cóclea y anterior a los conductos semicirculares. Podemos considerar que tiene seis paredes, de manera que en su pared externa o lateral se localizan la ventana oval y la ventana redonda, mientras que en la región anterior de su pared interna o medial se encuentran dos fositas en las que se alojan el sáculo y el utrículo del laberinto membranoso (Gil-Carcedo, 1995; Winesky, 2019).
  - **Canales semicirculares:** son tres conductos (superior, posterior y lateral) que se sitúan en los tres planos del espacio y se encuentran en la región posterior del vestíbulo, de manera que junto con él constituyen el laberinto posterior.
  - **Cóclea:** se abre hacia la parte anterior del vestíbulo y está formada por un eje o pilar central denominado columela o mediolo, alrededor del cual un conducto óseo da vueltas en espiral (Sauvage et al., 2000; Winesky, 2019). Dicha espiral tiene como consecuencia su característica morfología externa, la cual da lugar a su nombre común: “el caracol”. La cóclea se considera el órgano periférico de la audición y su función es convertir las señales acústicas (energía mecánica) en señales nerviosas (energía eléctrica) (Gil-Carcedo et al., 2002).

- **Laberinto membranoso:** es un conducto de origen epitelial y también lo podemos dividir en: 1) laberinto membranoso anterior, que tiene función auditiva (alberga el órgano de Corti donde se encuentran los receptores de la audición) y comprende el canal coclear; y 2) laberinto membranoso posterior, destinado al equilibrio y formado por los canales semicirculares membranosos, el utrículo y el sáculo (Sauvage et al., 2000).

---

## 4.- MATERIAL Y MÉTODOS

---

### 4.1.- MUESTRA ESTUDIADA

Para la realización de este Trabajo de Fin de Máster se han utilizado tres muestras de especies pertenecientes a la familia Hominidae: *Pongo pygmaeus*, *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes*.

Tanto la muestra de *G. gorilla* como la de *P. troglodytes* incluye individuos de ambos sexos. Los datos relativos a las muestras de estas dos especies proceden de la tesis doctoral de Conde-Valverde (2020), de la cual se han tomado los valores de las distintas medidas que aparecen en el apartado **4.4.- BIOMETRÍA**. El número de ejemplares de cada muestra y su procedencia se presenta en la **Tabla 1**.

**Tabla 1.** Procedencia de los ejemplares de *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes* (Conde-Valverde, 2020).

ESPECIE	PROCEDENCIA DE LOS EJEMPLARES
<b><i>G. gorilla</i></b> <b>(n = 25)</b>	Estación Biológica de Doñana (Sevilla; n = 15)
	Universidad Complutense de Madrid (n = 2)
	Colección Hamann-Todd del Museo de Historia Natural de Cleveland (Estados Unidos; n = 4)
<b><i>P. troglodytes</i></b> <b>(n = 11)</b>	Estación Biológica de Doñana (Sevilla; n = 4)
	Universidad Complutense de Madrid (n = 1)
	Colección Hamann-Todd del Museo de Historia Natural de Cleveland (Estados Unidos; n = 5)
	Centro de Rescate de primates Rainfer (Madrid; n = 1)

Por otro lado, se ha realizado la reconstrucción 3D de las cavidades del oído externo y medio y la posterior toma de medidas en tres individuos de la especie *Po. pygmaeus* (Tabla 2). El primer ejemplar, nombrado con el identificador HTB1439 y al que a partir de ahora nos referiremos como Individuo Problema A (IP-A), procede de Colección Hamann-Todd del Museo de Historia Natural de Cleveland y se trata de una hembra. El

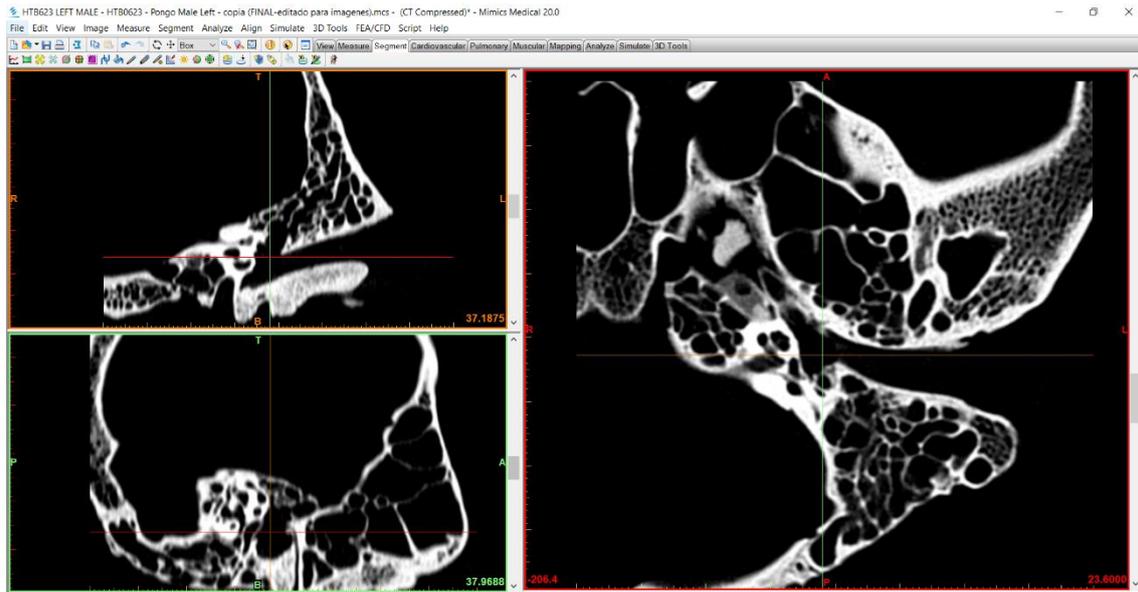
segundo ejemplar, nombrado con el identificador HTB0623 y renombrado para este trabajo como Individuo Problema B (IP-B), procede de la misma colección y se trata de un macho. Por último, el tercer ejemplar, nombrado con el identificador P21 y renombrado como Individuo Problema C (IP-C), procede de la Universidad Complutense de Madrid y se trata de una hembra.

**Tabla 2. Información relativa a los ejemplares de la especie *Pongo pygmaeus* empleados en este estudio.**

<b>IDENTIFICADOR</b>	<b>RENOMBRADO</b>	<b>SEXO</b>	<b>PROCEDENCIA DE LOS EJEMPLARES</b>
HTB1439	IP-A	Hembra	Colección Hamann-Todd del Museo de Historia Natural de Cleveland
HTB0623	IP-B	Macho	Colección Hamann-Todd del Museo de Historia Natural de Cleveland
P21	IP-C	Hembra	Universidad Complutense de Madrid

#### **4.2.- OBTENCIÓN DE LA MUESTRA: Tomografía Computarizada (TC)**

Los TC de los individuos empleados en este estudio han sido proporcionados por la Dra. Conde-Valverde. Los ejemplares de *Po. pygmaeus* de la colección Hamann-Todd se escanearon en un Siemens/Definition medical CT scanner ubicado en el University Hospital's Case Medical Center en Cleveland (Ohio, Estado Unidos) obteniendo un total de 261 imágenes del hueso temporal para IP-A y 341 imágenes para IP-B. El tamaño de pixel de las imágenes de TC es de 0,098 mm para IP-A y de 0,157 mm para IP-B. Dichas imágenes poseen un tamaño de 512x512 píxeles. Por otro lado, el TC del individuo procedente de la Universidad Complutense de Madrid se realizó con un escáner modelo XYLON Y.CT Compact que se encuentra en la Universidad de Burgos. Este TAC contiene un total de 389 imágenes de 2048x2048 píxeles, con un tamaño de píxel de 0,036mm. La distancia entre los cortes tomográficos en los tres casos fue de 0,20 mm.



**Figura 3. Imágenes tomográficas del hueso temporal del individuo IP-B perteneciente a la especie *Pongo pygmaeus*.** Arriba a la izquierda se presenta la vista en un corte coronal, abajo a la izquierda en un corte sagital y a la derecha en un corte transversal. En la escala de grises los tonos más oscuros corresponden a las regiones con menor densidad radiográfica (cavidades), mientras que los más claros corresponden a las regiones con mayor densidad radiográfica (hueso).

Los datos de las tomografías constan de un conjunto de imágenes en 2D seriadas y tomadas a lo largo del eje transversal del cráneo, a partir de las cuales se obtienen las vistas ortogonales en los ejes transversal, sagital y coronal (**Figura 3**). Estas imágenes representan valores de densidad radiográfica los cuales se muestran en una escala de grises. La visualización de dichas imágenes, así como la segmentación, la reconstrucción 3D y la toma de algunas medidas se realizó mediante el software Mimics v.20 (Materialise, Leuven, Belgium).

#### **4.3.- RECONSTRUCCIÓN DE LA MUESTRA**

Como se ha mencionado previamente, a partir de las imágenes de TC podemos obtener reconstrucciones de la muestra en tres dimensiones y, para ello, se siguieron los siguientes pasos:

- 1) Delimitar el aire de las cavidades del oído respecto al hueso temporal (thresholding)
- 2) Segmentar las distintas cavidades del oído
- 3) Generar el modelo 3D

#### 4.3.1.- UMBRALES DE DENSIDAD (*THRESHOLDING*)

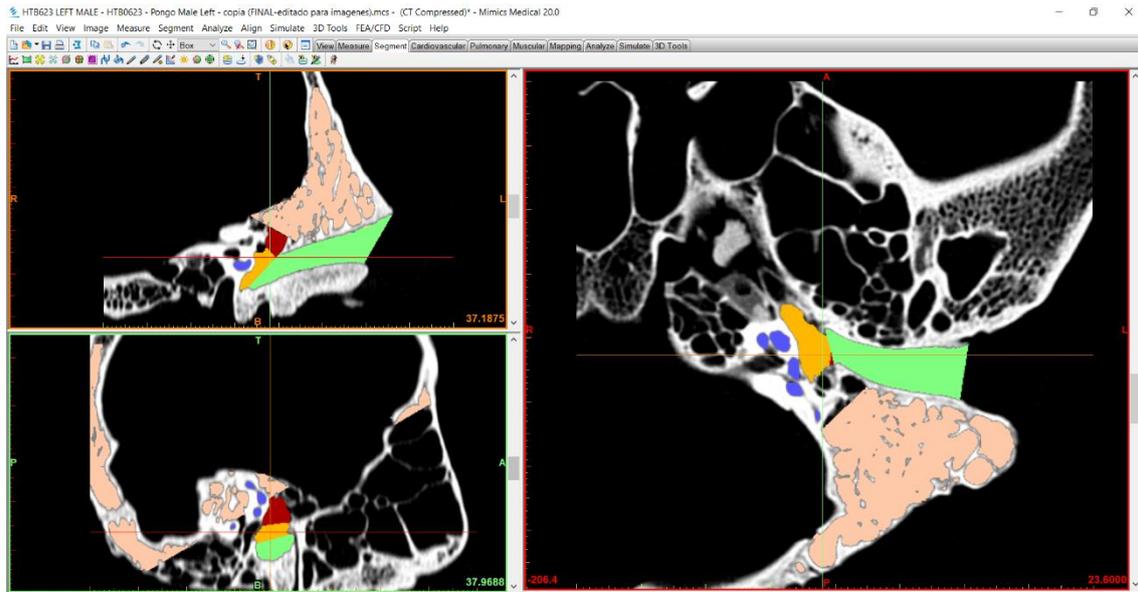
En primer lugar, se estableció el valor umbral de densidad (*thresholding value*). De esta manera, todos aquellos valores que se encontraban por encima del valor umbral se determinaron como hueso, mientras que aquellos que se encontraban por debajo de dicho umbral se determinaron como aire. Para fijar este umbral utilizamos una versión modificada del protocolo *Half Maximum Height* (HMH) propuesto por Coleman y Colbert (2007). Este protocolo establece el valor umbral de densidad ósea como la media entre el valor máximo (hueso) y el mínimo (aire). En este caso el valor máximo se obtuvo calculando la media entre los valores obtenidos por dos perfiles. El primer perfil se trazó en la región de mayor densidad del hueso, la cual correspondía al extremo craneal del conducto auditivo externo (CAE); mientras que el segundo perfil se trazó en la región de menor densidad coincidiendo con las celdillas mastoideas. Por otro lado, el valor mínimo utilizado fue el correspondiente al tono más oscuro dentro de la escala de grises empleada por el TC.

#### 4.3.2.- SEGMENTACIÓN

Para comenzar con la segmentación se han de reconocer y establecer los límites entre las distintas regiones de interés que componen el oído y, para delimitarlas, hemos de crear una máscara o “capa” por cada una de ellas. Estas regiones anatómicas forman parte de las cavidades que anteriormente se definieron como aire, por lo que las máscaras solo podrán comprender aquellos valores de la escala de grises que se encuentren por debajo del valor umbral de densidad ósea.

En cada una de estas máscaras es posible rellenar, editar y borrar todo lo necesario hasta obtener una reconstrucción rigurosa de cada región anatómica. Algunos de los límites fijados entre las distintas regiones del oído se han establecido mediante planos situados manualmente basados en criterios anatómicos (ver descripción en el pie de la **Figura 5**). En la **Figura 5** se pueden observar los planos que delimitan las celdillas mastoideas del antro mastoideo, el antro mastoideo de la cavidad timpánica, la cavidad timpánica del CAE y, por último, la sección de este. Así mismo, también se utilizaron otros planos como, por ejemplo, el que delimita la entrada del CAE en el poro acústico.

Al final del proceso de segmentación es posible visualizar las distintas máscaras utilizadas para cada una de las cavidades que se van a estudiar de diferentes colores en las imágenes 2D (como se muestra en la **Figura 4**).



**Figura 4.** Imágenes tomográficas 2D del hueso temporal del individuo IP-B perteneciente a la especie *Pongo pygmaeus* en las que se observa la segmentación de las distintas cavidades del oído de interés para este estudio. Cada uno de los colores corresponde a la máscara utilizada para cada una de las cavidades. En verde el CAE, en amarillo la cavidad timpánica, en rojo el antro mastoideo, en beige las celdillas mastoideas y en azul el oído interno.

#### 4.3.3.- MODELO 3D

Por último, se fusionan los cortes de cada máscara para obtener un modelo virtual en tres dimensiones (**Figura 5**) que podemos mover en el espacio, de tal manera que nos permite la toma de una serie de medidas. Para el cálculo de este objeto 3D se utilizó el método de interpolación por contorno sin emplear reducción ni suavizado.

#### 4.4.- BIOMETRÍA

Todas las variables que se mencionan en este estudio fueron definidas por Martínez et al., (2004, 2013) y utilizadas por, Quam et al., (2015) y Conde-Valverde (2020) (**Tabla 3 y 4**).

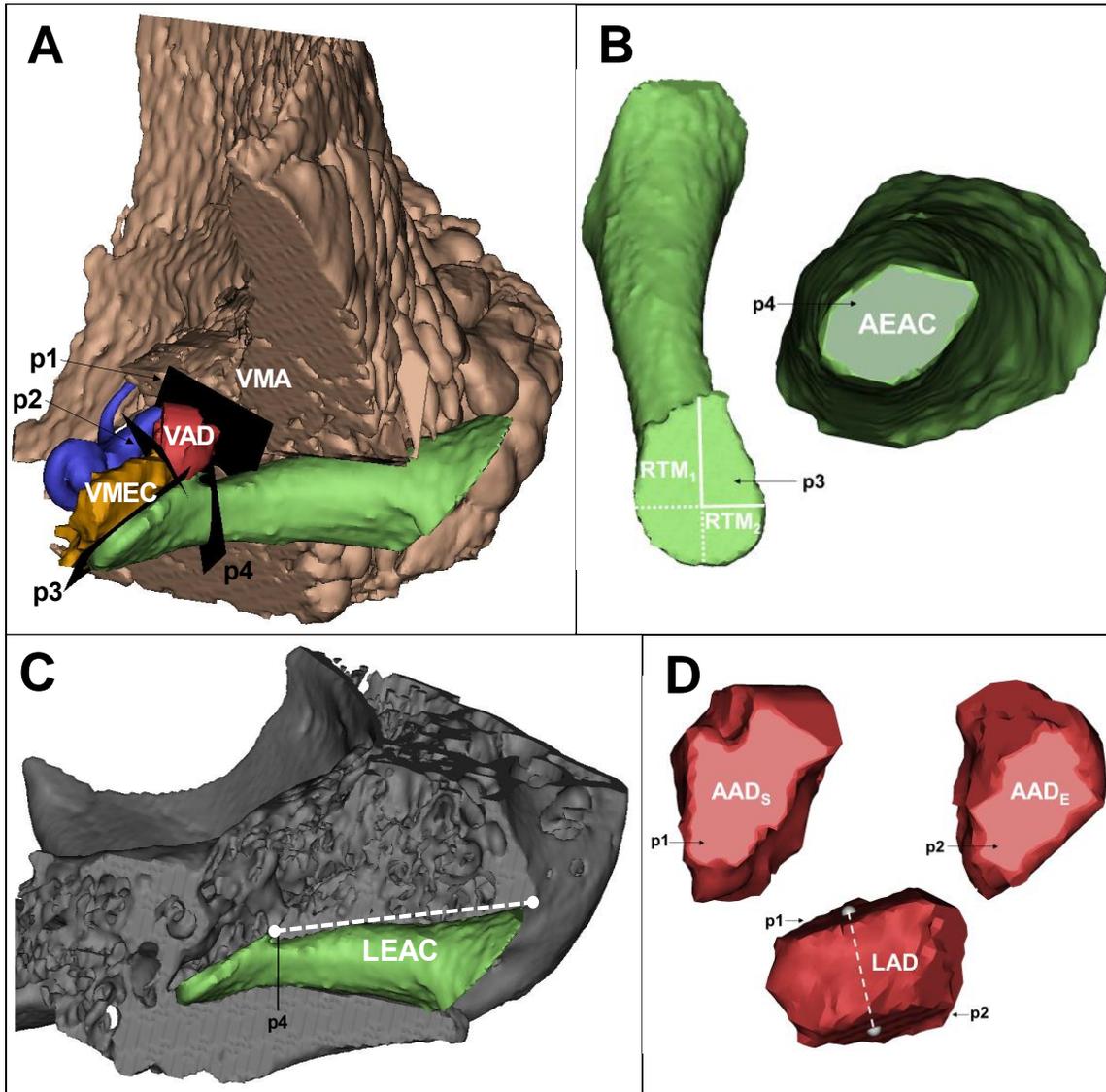
La mayoría de las medidas se tomaron a partir del modelo 3D realizado con el software Mimics ©; sin embargo, para aquellas que corresponden a áreas se utilizó la versión 5 de Photoshop © en las imágenes 2D de las correspondientes secciones. Las definiciones de estas medidas tomadas directamente se encuentran en la **Tabla 3** y se ilustran en la **Figura 5**, mientras que en la **Tabla 4** se encuentran las variables calculadas a partir de las anteriores.

Tabla 3. Medidas tomadas directamente desde el modelo 3D a través de Mimics © o Photoshop ©.

MEDIDA	UNIDAD	DEFINICIÓN	FIG.
VAD	cm <sup>3</sup>	Volumen del antro mastoideo, limitado por el plano de entrada desde la cavidad timpánica y el de salida del antro mastoideo hacia las celdillas mastoideas.	Figura 5A
VMA	cm <sup>3</sup>	Volumen de las celdillas mastoideas conectadas con el antro mastoideo.	Figura 5A
VMEC	cm <sup>3</sup>	Volumen de la cavidad del oído medio, limitada por el plano que coincide con el surco timpánico y por el plano de entrada al antro mastoideo.	Figura 5A
AEAC	mm <sup>2</sup>	Área de la sección transversal del EAC. Medida en el punto más supero-lateral de la ranura timpánica y tomada perpendicularmente a un eje entre el punto central de la membrana timpánica y el punto central del poro auditivo (Conde-Valverde et al., 2019b)	Figura 5B
RTM <sub>1</sub>	mm	Mitad del diámetro mayor de la membrana timpánica, medido en la inserción de dicha membrana en el hueso (surco timpánico).	Figura 5B
RTM <sub>2</sub>	mm	Mitad del diámetro mayor de la membrana timpánica, medido perpendicular al R <sub>TM1</sub> .	Figura 5B
LEAC	mm	Longitud del conducto auditivo externo (CAE, o EAC del inglés) óseo. Medida entre el punto superior más lateral de la membrana timpánica y el punto más postero-superior del poro acústico externo.	Figura 5C
LAD	mm	Longitud del antro mastoideo. Medida directamente en el modelo 3D desde el punto central de la sección de la entrada del antro mastoideo, desde la cavidad timpánica, hasta el punto central de la sección de salida del antro mastoideo hacia las celdillas mastoideas.	Figura 5D
AAD <sub>E</sub>	mm <sup>2</sup>	Área de la sección de la entrada del antro mastoideo desde la cavidad timpánica. Medida con Photoshop.	Figura 5D
AAD <sub>S</sub>	mm <sup>2</sup>	Área de la sección de la salida del antro mastoideo hacia las celdillas mastoideas. Medida con Photoshop.	Figura 5D

Tabla 4. Medidas empleadas en este estudio y calculadas a partir de aquellas que se encuentran en la Tabla 3.

MEDIDA	UNIDAD	DEFINICIÓN
RAD <sub>S</sub>	mm	Radio de salida del antro mastoideo. Calculado como el radio de un círculo del área AAD <sub>S</sub> .
RAD <sub>E</sub>	mm	Radio de entrada del antro mastoideo. Calculado como el radio de un círculo del área AAD <sub>E</sub> .
ATM	mm <sup>2</sup>	Área de la membrana timpánica calculada como una elipse de radios R <sub>TM1</sub> y R <sub>TM2</sub> .
LEACc	mm	Longitud del conducto auditivo externo (CAE, o EAC del inglés) cartilaginoso. Para incluir la porción cartilaginosa del EAC lo hemos calculado multiplicando por un factor de 1.5 la variable LEAC siguiendo a Masali et al. (1991)
REAC	mm	Radio de la sección transversal del EAC. Calculado como el radio de un círculo del área AEAC



**Figura 5. Modelo 3D de las cavidades del oído del individuo IP-B y perteneciente a la especie *Pongo pygmaeus*, con las variables anatómicas tomadas para este estudio.** Los colores corresponden a las mismas estructuras que las que se explican en la leyenda de la **Figura 4**. **(A) Modelo completo de las estructuras del oído.** Se indican los planos de corte entre estas estructuras: p1 = plano situado en la salida del antro mastoideo hacia las celdillas mastoideas, p2 = plano de la entrada al antro mastoideo desde la cavidad timpánica, p3 = plano que pasa por el centro del surco timpánico (*sulcus tympanicus*) y p4 = plano perpendicular al eje del CAE que confluye con el punto más lateral del surco timpánico. VMA = Volumen de las celdillas mastoideas desde el plano de salida del antro mastoideo, VAD = Volumen del antro mastoideo, VMEC = Volumen de la cavidad timpánica. **(B) Modelo 3D del CAE mostrando la membrana timpánica y la sección del conducto.** RTM<sub>1</sub> = mitad del diámetro mayor de la membrana timpánica, RTM<sub>2</sub> = mitad del diámetro mayor perpendicular al RTM<sub>1</sub>, AEAC = área de la sección del CAE. **(C) Modelo 3D del hueso temporal y del canal auditivo externo.** LEAC = Longitud del conducto auditivo externo medido. **(D) Modelo 3D del antro mastoideo.** AAD<sub>E</sub> = área de entrada del antro mastoideo, AAD<sub>S</sub> = área de salida del antro mastoideo, LAD = longitud del antro mastoideo.

#### 4.4.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para el estudio de la alometría seguimos la clasificación realizada por Cock (1966), que definió tres tipos de alometría: ontogenética, estática y filogenética. La alometría ontogenética hace referencia a las variaciones de forma que se dan entre individuos de la

misma especie y distinta etapa del desarrollo. La alometría estática se debe a las diferencias de forma existentes entre individuos de la misma especie y etapa del desarrollo. Por último, la alometría filogenética es aquella que da cuenta de las variaciones de forma presentes entre individuos de distinta especie, aunque estrechamente emparentadas, y misma etapa del desarrollo. En este estudio solo se consideran la alometría estática y filogenética.

Para el estudio de la alometría, hemos empleado la media geométrica de las variables estudiadas como variable de tamaño. Según Mossimann (1970), Arsuaga y Carretero (1994) y Martínez (1995), la media geométrica de las variables empleadas para describir una estructura es la mejor expresión del tamaño de dicha estructura. En este caso, la media geométrica (MG) se ha calculado a partir de 9 variables: VAD, VMA, VMEC, LAD, RAD<sub>S</sub>, RAD<sub>E</sub>, ATM, LEAC<sub>C</sub> y REAC (ver definiciones en las **Tabla 3 y 4**). Para dicho cálculo, aquellas variables correspondientes a superficies o volúmenes se han transformado en variables lineales, calculando la raíz cuadrada o la raíz cúbica respectivamente, de manera que todas quedaran expresadas en milímetros.

El siguiente paso fue comprobar la existencia de alometría estática. Para ello se calculó el valor de significación de la correlación de cada una de las variables con la MG para las series de *P. troglodytes* y *G. gorilla*. Cuando esta resultó ser significativa ( $p < 0,05$ ), se obtuvo la recta de regresión por mínimos cuadrados para describir el patrón de alometría estática. Así mismo, también se obtuvieron las elipse de equiprobabilidad de las muestras de chimpancé y gorila al 95% de confianza.

En algunas ocasiones los coeficientes de correlación no fueron significativos, pero el estudio visual de la distribución de valores indicaba que esos resultados podrían estar muy afectados por la existencia de algún valor atípico (*outlier*). Para estas situaciones, se volvieron a calcular los coeficientes de correlación eliminando el valor atípico y, en aquellos casos en los que se obtuvo una correlación significativa, se decidió continuar el estudio sin el individuo atípico. En cualquier caso, en las correspondientes gráficas si se muestra la posición de los individuos atípicos eliminados para ofrecer la oportunidad de valorar lo oportuno de realizar dichas eliminaciones.

En aquellas variables en las que se confirmó la existencia de dos patrones de alometría estática, se realizó la prueba estadística de ANCOVA. Este test nos permite comprobar si tanto el punto de corte como la pendiente de las rectas de ambas series, son

significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ). En aquellos casos en los que no se obtuvieron diferencias significativas en ninguno de los dos parámetros se propuso la existencia de un patrón de alometría filogenética común a gorilas y chimpancés que se describió mediante la recta de regresión común a ambas especies.

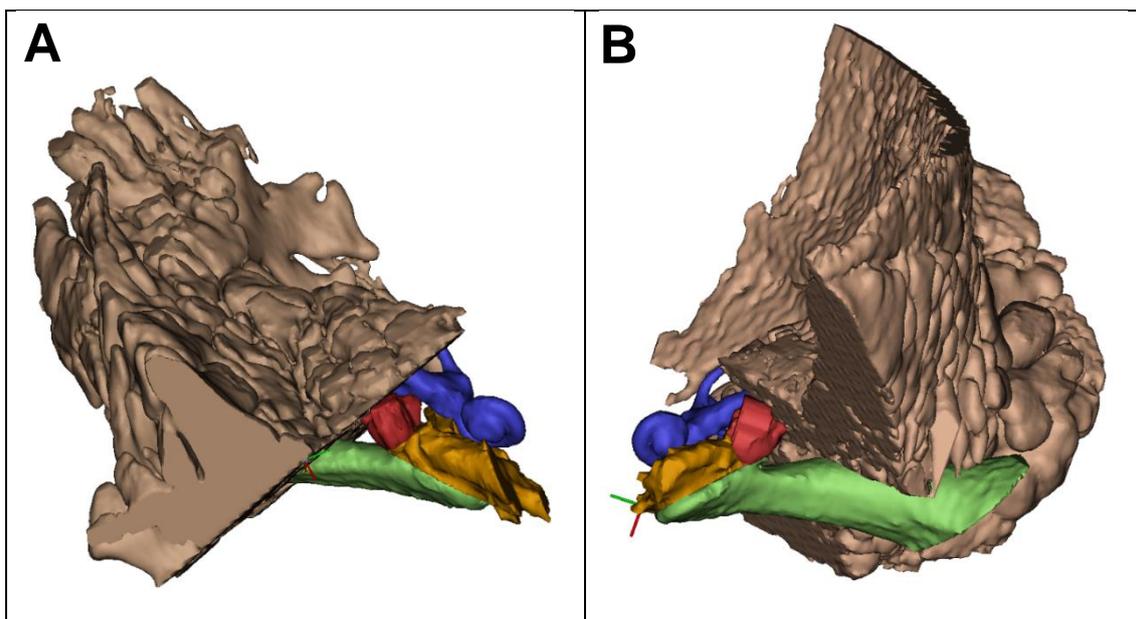
Para los análisis de ANCOVA se ha utilizado el programa PAST, mientras que para el resto de los cálculos estadísticos y la representación gráfica de los mismos se empleó el software STATISTICA v.8. Por otro lado, los cálculos de las medias geométricas se realizaron con EXCEL.

---

## 5.- RESULTADOS

---

Para empezar, es importante mencionar la obtención de los modelos virtuales tridimensionales de las cavidades del oído externo y medio de *Po. pygmaeus* como parte de los resultados de este trabajo. Se trata de las primeras reconstrucciones 3D de las cavidades del oído para esta especie (**Figura 6**) y también se ofrecen los primeros valores conocidos de las cavidades del oído externo y medio de *Po. pygmaeus*. Estos valores se muestran en la **Tabla 5** junto a los estadísticos descriptivos obtenidos para las series de gorilas y chimpancés.



**Figura 6.** Modelos 3D en el que se muestran algunas de las cavidades del oído de los ejemplares de *Pongo pygmaeus*. Ambos se encuentran en vista anterior y los colores corresponden a las mismas estructuras que las que se explican en la leyenda de la **Figura 4**. **(A)** Modelo perteneciente al oído derecho del individuo hembra IP-A. **(B)** Modelo perteneciente al oído izquierdo del individuo macho IP-B. No se encuentran en la misma escala.

**Tabla 5. Resultados de los estadísticos descriptivos para las series de *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes* junto a los valores obtenidos para las variables del oído externo y medio de los individuos de la especie *Pongo pygmaeus*.**

		<i>Gorilla gorilla</i>	<i>Pan troglodytes</i>	<i>Pongo pygmaeus</i>		
				IP-A	IP-B	IP-C
<b>VAD</b> (cm <sup>3</sup> )	Media ± d.t.	0,11 ± 0,03	0,12 ± 0,02	0,07	0,11	0,15
	Rango (n)	0,07 – 0,21 (25)	0,09 – 0,16 (11)			
<b>VMA</b> (cm <sup>3</sup> )	Media ± d.t.	26,00 ± 10,32	8,89 ± 4,73	8,29	23,66	22,72
	Rango (n)	7,82 – 52,28 (25)	2,25 – 18,73 (11)			
<b>VMEC</b> (cm <sup>3</sup> )	Media ± d.t.	0,59 ± 0,10	0,42 ± 0,11	0,33	0,30	0,43
	Rango (n)	0,39 – 0,76 (25)	0,26 – 0,62 (11)			
<b>LAD</b> (mm)	Media ± d.t.	4,01 ± 0,47	5,37 ± 0,77	3,50	4,86	4,53
	Rango (n)	3,13 – 5,07 (25)	3,63 – 6,45 (11)			
<b>RAD1</b> (mm)	Media ± d.t.	2,46 ± 0,23	1,97 ± 0,33	1,60	2,33	2,53
	Rango (n)	2,18 – 3,06 (25)	1,46 – 2,40 (11)			
<b>RAD2</b> (mm)	Media ± d.t.	3,00 ± 0,36	2,77 ± 0,25	2,29	2,37	3,19
	Rango (n)	2,58 – 3,91 (25)	2,34 – 3,27 (11)			
<b>ATM</b> (mm <sup>2</sup> )	Media ± d.t.	109,24 ± 10,78	82,09 ± 8,22	66,46	83,16	87,83
	Rango (n)	88,09 – 123,98 (25)	70,96 – 102,80 (11)			
<b>LEACc</b> (mm)	Media ± d.t.	45,48 ± 7,02	37,88 ± 2,57	32,90	40,47	47,94
	Rango (n)	35,73 – 62,42 (25)	34,20 – 40,80 (11)			
<b>REAC</b> (mm)	Media ± d.t.	3,15 ± 0,41	2,62 ± 0,24	2,35	2,34	2,66
	Rango (n)	2,07 – 3,98 (25)	2,22 – 2,90 (11)			
<b>M. G.</b>	Media ± d.t.	7,17 ± 0,39	6,42 ± 0,36	5,50	6,52	7,16
	Rango (n)	6,26 – 7,98 (25)	5,75 – 6,88 (11)			

En cuento al estudio de las alometrías estáticas y filogenéticas, a continuación, se muestran los resultados variable por variable.

### 5.1.- Volumen del antro mastoideo (VAD)

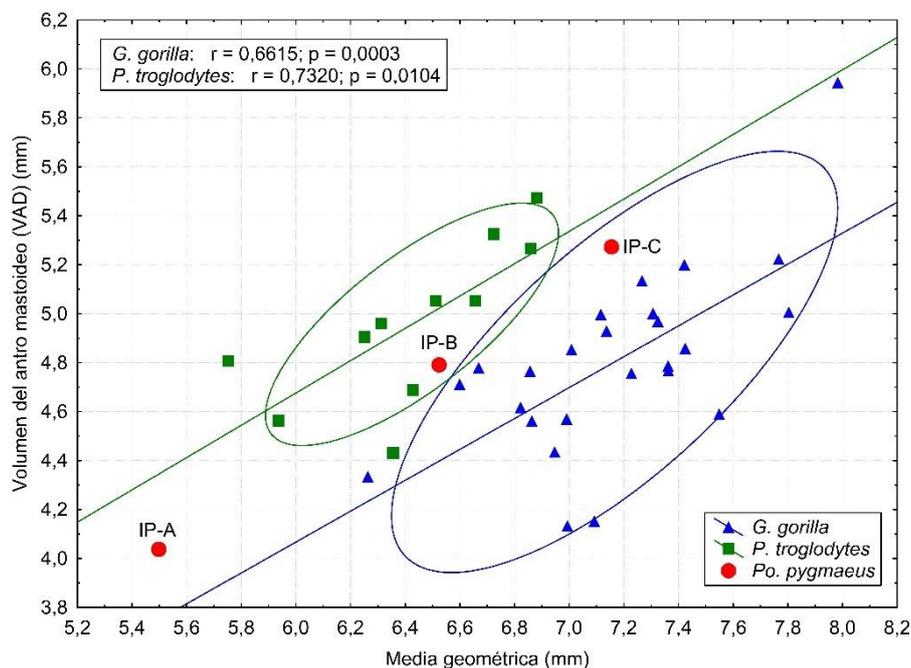
Los resultados obtenidos muestran que existe una correlación significativa entre la variable VAD y la media geométrica, tanto en gorilas como en chimpancés. Por lo tanto, se puede aceptar la existencia de dos patrones de alometría estática que están representados por sus correspondientes rectas de regresión (**Figura 7**).

Los resultados de la prueba de ANCOVA, muestran diferencias significativas para el punto de corte de ambas rectas (**p < 0,001**) pero no para sus pendientes (**p = 0,934**). En consecuencia, no podemos asumir la presencia de un patrón de alometría filogenética para ambas especies en esta variable.

Como se puede apreciar en la **Figura 7**, las rectas de regresión de *G. gorilla* y *P. troglodytes* son paralelas entre sí, con la recta de los chimpancés ubicada por encima de la de los gorilas. Eso quiere decir que, para cualquier valor de la media geométrica, los chimpancés generalmente tienen valores más grandes para esta variable. Dicho de otro

modo, que los chimpancés tienen generalmente un volumen del antro mastoideo proporcionalmente mayor al de los gorilas respecto al tamaño de su oído.

Respecto a los individuos de la especie *Po. pygmaeus*, estos parecen estar alineados según una recta intermedia y paralela a las correspondientes a gorilas y chimpancés. Uno de los orangutanes (IP-C) se encuentra dentro de la elipse calculada para *G. gorilla*, mientras que otro (IP-B) está incluido en la elipse de *P. troglodytes*. Sin embargo, el ejemplar IP-A, el orangután con la media geométrica más pequeña, se encuentra alejado de las elipses de equiprobabilidad de las otras dos especies.



**Figura 7. Representación de la raíz cúbica del volumen del antro mastoideo (VAD) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio.** La línea azul corresponde a la recta de regresión de la muestra de *G. gorilla* y la línea verde a la recta de regresión de *P. troglodytes*. Los especímenes de la especie *Po. pygmaeus* se encuentran etiquetados con el nombre utilizado para este trabajo (Tabla 2)

## 5.2.- Volumen de las celdillas mastoideas (VMA)

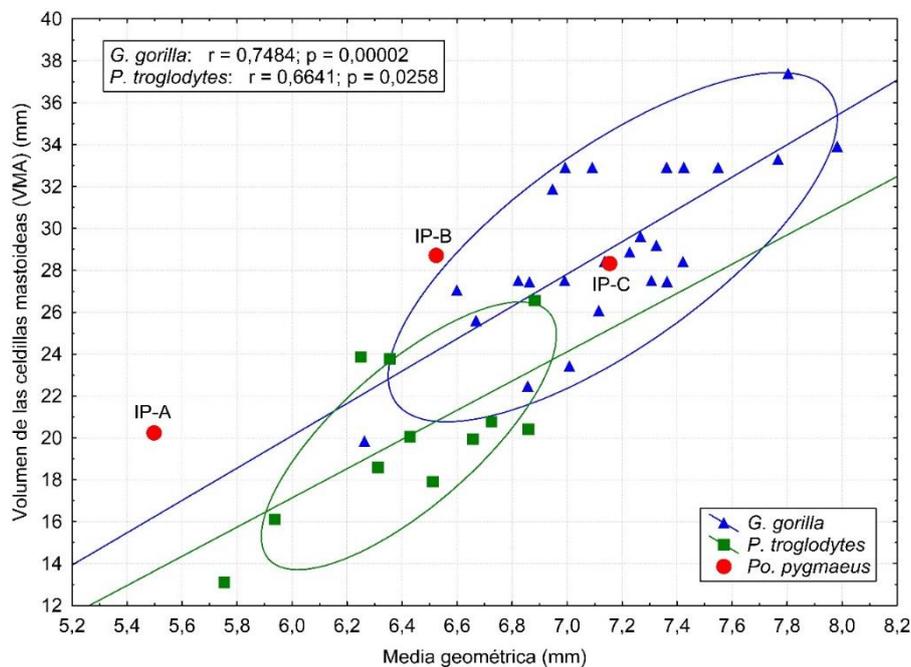
Los resultados indican que existe una correlación significativa entre la variable VMA y la media geométrica tanto en gorilas como en chimpancés. Por ello, se puede reconocer la existencia de dos patrones de alometría estática que están representados por sus correspondientes rectas de regresión (Figura 8).

Los resultados de la prueba de ANCOVA, muestran diferencias significativas para el punto de corte de ambas rectas ( $p = 0,017$ ) pero no para sus pendientes ( $p = 0,807$ ). Por

consiguiente, no podemos asumir la presencia de un patrón de alometría filogenética para ambas especies en esta variable.

Como se puede apreciar en la **Figura 8**, en este caso la recta de regresión de *G. gorilla* se sitúa por encima de la obtenida para *P. troglodytes*. De esta manera, para cualquier valor de la media geométrica, la mayoría de los gorilas tienen valores más grandes para esta variable. En otros términos, los gorilas tienen generalmente un volumen de las celdillas mastoideas proporcionalmente mayor al de los chimpancés con relación al tamaño de su oído.

En cuanto a los individuos de la especie *Po. pygmaeus*, todos ellos se localizan por encima de la recta de regresión de chimpancés. Solamente uno de los orangutanes (IP-C) se encuentra por debajo de la recta de regresión calculada para la serie de *G. gorilla*, el cual también se ubica dentro de la elipse de equiprobabilidad obtenida para esta serie. Por otro lado, el individuo IP-B se encuentra fuera de la elipse mencionada pero muy próximo a esta. Sin embargo, el ejemplar IP-A, el orangután con la media geométrica más pequeña, se sitúa alejado de ambas elipses.



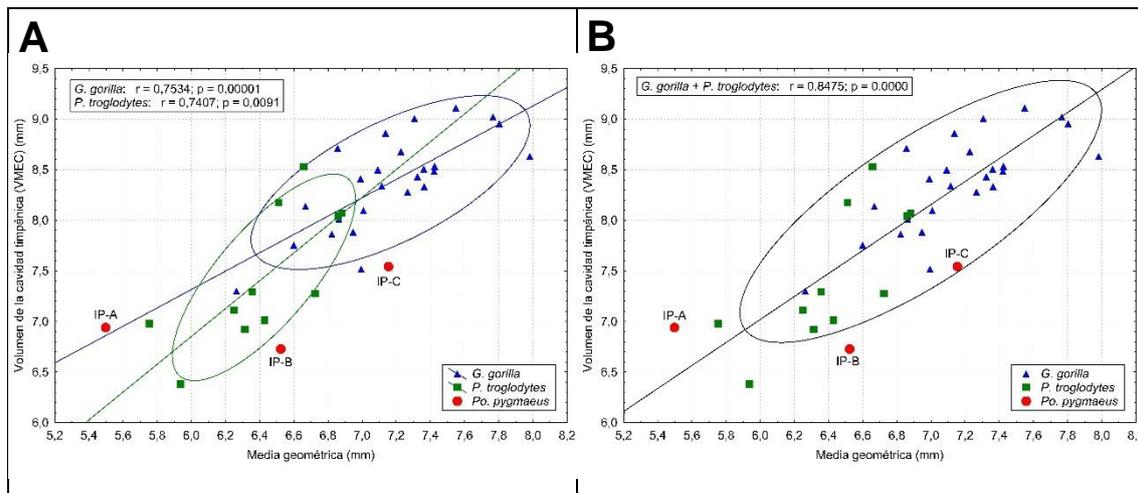
**Figura 8.** Representación de la raíz cúbica del volumen de las celdillas mastoideas (VMA) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio. Misma leyenda que en la **Figura 7**.

### 5.3.- Volumen de la cavidad timpánica (VMEC)

Los resultados muestran que existe una correlación significativa entre esta variable y la media geométrica tanto en gorilas como en chimpancés. De esta manera, se puede asumir que existen dos patrones de alometría estática que están representados por sus correspondientes rectas de regresión (**Figura 9A**).

Los resultados de la prueba de ANCOVA no muestran diferencias significativas entre ambas rectas de regresión, ni entre los puntos de corte ( $p = 0,346$ ) ni entre las pendientes ( $p = 0,223$ ). De este modo, es posible aceptar la existencia de un patrón de alometría filogenética común a ambas especies (**Figura 9B**). Por lo tanto, los gorilas y los chimpancés tienen el mismo volumen para la cavidad timpánica en relación con el tamaño de su oído.

Por su parte, los ejemplares de *Po. pygmaeus* se disponen a ambos lados de la recta de regresión común a gorilas y chimpancés (**Figura 9B**) y únicamente el ejemplar IP-C queda dentro de la elipse de equiprobabilidad común a ambas especies.



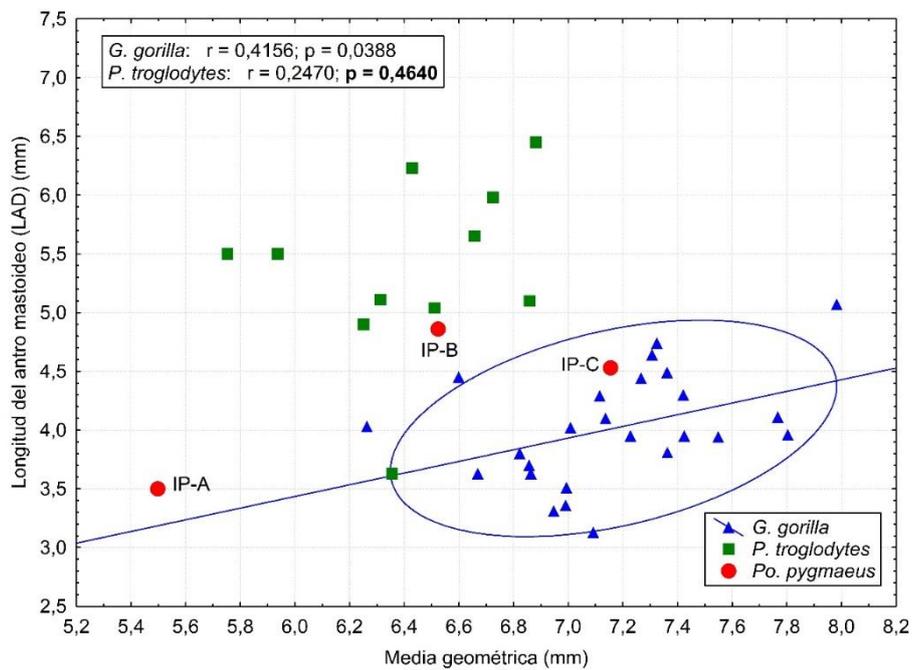
**Figura 9.** Representación de la raíz cúbica del volumen de la cavidad timpánica (VMEC) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio. Los especímenes de la especie *Po. pygmaeus* se encuentran etiquetados con el nombre utilizado para este trabajo (**Tabla 2**). (A) Misma leyenda que en la **Figura 7**. (B) La línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de las especies *G. gorilla* y *P. troglodytes*.

### 5.4.- Longitud del antro mastoideo (LAD)

En este caso, los resultados muestran que solo en el caso de la serie de *G. gorilla* existe una correlación significativa entre la variable LAD y la media geométrica. Por esta razón, solo podemos aceptar la existencia de un patrón de alometría estática en los gorilas, el cual representamos con su correspondiente recta de regresión (**Figura 10**). Por esta razón

no se pudo realizar la prueba de ANCOVA, de tal manera que asumimos que no existe un patrón de alometría filogenética entre gorilas y chimpancés. En cualquier caso, como se puede ver en la **Figura 10**, los chimpancés se agrupan por encima de la recta de regresión de los gorilas.

Respecto a los individuos de la especie *Po. pygmaeus*, estos se encuentran en una posición intermedia entre los chimpancés y la recta de regresión de gorilas, de tal manera que uno de ellos (IP-B) se engloba en la elipse de equiprobabilidad calculada para la serie de *P. troglodytes* y otro (IP-C) en la elipse calculada para la serie de *G. gorilla*. De igual forma que en otras variables, el espécimen IP-A se encuentra alejado de ambas elipses.



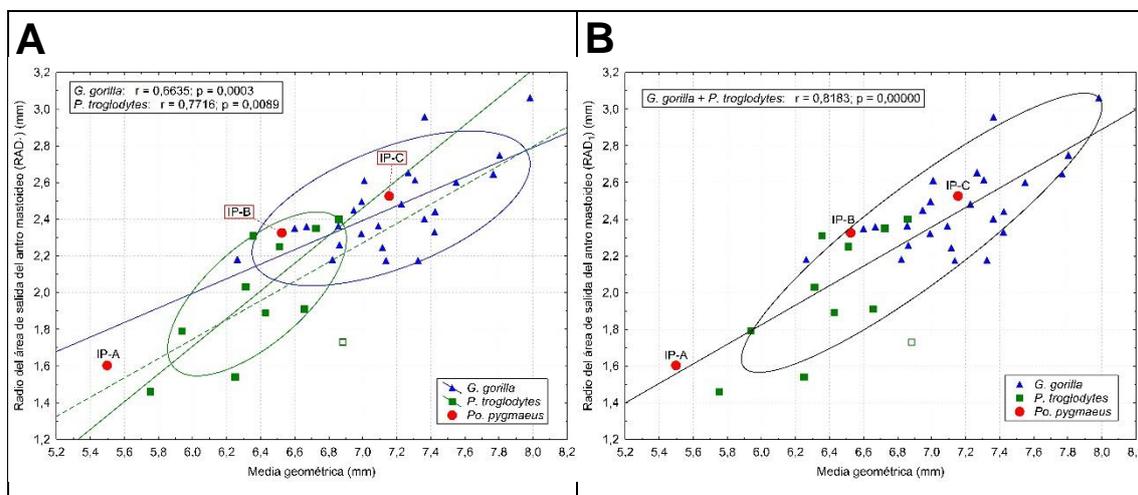
**Figura 10. Representación de la longitud del antro mastoideo (LAD) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio.** La línea azul corresponde a la recta de regresión de la muestra de *G. gorilla*. Se marca en negrita el valor de  $p > 0,05$ . Los especímenes de la especie *Po. pygmaeus* se encuentran etiquetados con el nombre utilizado para este trabajo (Tabla 2).

### 5.5.- Radio de la salida del antro mastoideo (RAD<sub>1</sub>)

Los resultados obtenidos indican que existe una correlación significativa entre la variable RAD<sub>1</sub> y la media geométrica, tanto en gorilas como en chimpancés. Por lo tanto, se puede aceptar la presencia de dos patrones de alometría estática que están representados por sus correspondientes rectas de regresión (**Figura 11A**).

Los resultados de la prueba ANCOVA no muestran diferencias significativas entre ambas rectas de regresión, ni entre los puntos de corte ( $p = 0,387$ ) ni para las pendientes ( $p = 0,102$ ). Así, es factible aceptar la presencia de un patrón de alometría filogenética común a gorilas y chimpancés (**Figura 11B**). Por consiguiente, ambas especies tienen el mismo radio de la salida del antro mastoideo en relación con el tamaño de su oído.

Por otro lado, los ejemplares de *Po. pygmaeus* se sitúan superiores y bastante próximos a la recta de regresión obtenida para la serie conjunta de gorilas y chimpancés. Concretamente, dos de ellos (IP-B e IP-C) se encuentran dentro de la elipse calculada para dicha serie conjunta.



**Figura 11. Representación del radio del área de salida del antro mastoideo (RAD<sub>1</sub>) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio.** Los especímenes de la especie *Po. pygmaeus* se encuentran etiquetados con el nombre utilizado para este trabajo (Tabla 2). (A) La línea azul corresponde a la recta de regresión de la muestra de *G. gorilla*, la línea verde a la recta de regresión de *P. troglodytes* y las líneas discontinuas corresponden a las rectas de regresión que se hubieran obtenido con la muestra total teniendo en cuenta a los especímenes outliers (iconos sin relleno). (B) Misma leyenda que **Figura 9B**

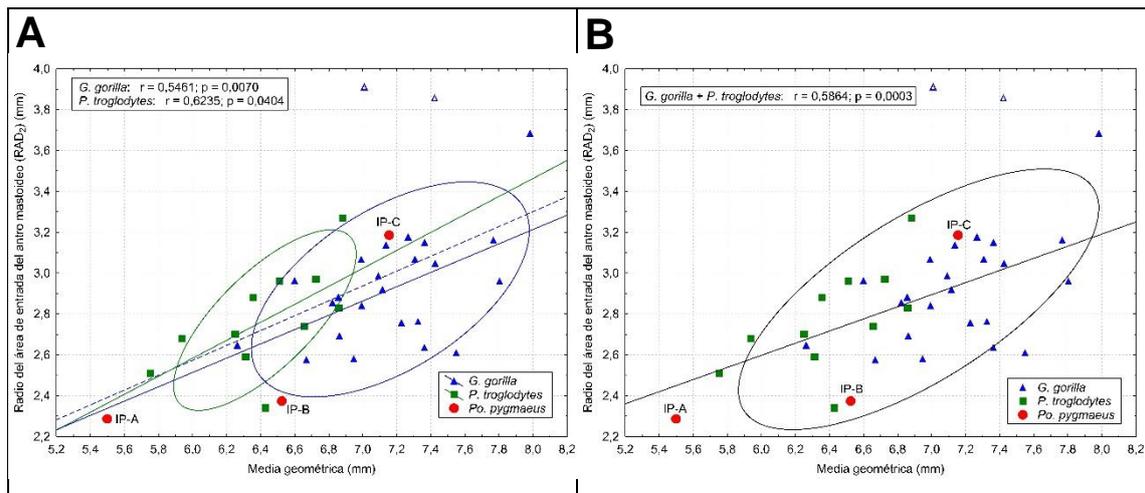
## 5.6.- Radio de la entrada del antro mastoideo (RAD<sub>2</sub>)

En este caso, los resultados muestran la presencia de correlación significativa entre la variable RAD<sub>2</sub> y la media geométrica tanto en gorilas como en chimpancés. Por esta razón, se puede aceptar la existencia de dos patrones de alometría estática que están representados por sus respectivas rectas de regresión (**Figura 12A**).

Los resultados de la prueba ANCOVA no muestran diferencias significativas entre ambas rectas de regresión, ni entre los puntos de corte ( $p = 0,254$ ) ni para las pendientes ( $p = 0,689$ ). Es decir, es posible admitir la presencia de un patrón de alometría filogenética

común a gorilas y chimpancés (**Figura 12B**). Por esta razón, ambas especies tienen el mismo radio de la entrada del antro mastoideo en relación con el tamaño de su oído.

En relación con los especímenes de la especie *Po. pygmaeus*, dos de ellos (IP-A e IP-B) se sitúan por debajo de la recta de regresión conjunta a gorilas y chimpancés y, por el contrario, IP-C se sitúa por encima. Desde otro punto de vista, hay dos orangutanes (IP-B e IP-C) dentro de la elipse obtenida para la serie conjunta, mientras que IP-A se encuentra fuera de dicha elipse



**Figura 12.** Representación del radio del área de entrada del antro mastoideo (RAD<sub>2</sub>) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio. Los especímenes de la especie *Po. pygmaeus* se encuentran etiquetados con el nombre utilizado para este trabajo (Tabla 2). (A) Misma leyenda que en la Figura 11A. (B) Misma leyenda que Figura 9B.

### 5.7.- Área de la membrana timpánica (ATM)

Los resultados indican que existe una correlación significativa entre la variable ATM y la media geométrica tanto en gorilas como en chimpancés. Por este motivo se puede admitir la presencia de dos patrones de alometría estática, los cuales se representan mediante sus respectivas rectas de regresión. (**Figura 13**).

Los resultados de la prueba ANCOVA indican diferencias significativas para el punto de corte de ambas rectas ( $p < 0,001$ ) pero no para sus pendientes ( $p = 0,357$ ). Por ende, no podemos aceptar que exista un patrón de alometría filogenética común a gorilas y chimpancés.

De todas maneras, la recta de regresión correspondiente a *G. gorilla* se sitúa por encima de la obtenida para *P. troglodytes*. Por lo que los gorilas generalmente tienen valores mayores de esta variable para cualquier valor de la media geométrica. Es decir, los gorilas

tienen un área de la membrana timpánica proporcionalmente mayor al de los chimpancés con relación al tamaño de su oído.

En lo que a los especímenes de la especie *Po. pygmaeus* respecta, estos se localizan por debajo de las rectas de regresión obtenidas tanto para gorilas como chimpancés. Concretamente, los dos orangutanes con la media geométrica más baja (IP-A e IP-B) se sitúan muy próximos a la recta de chimpancés.

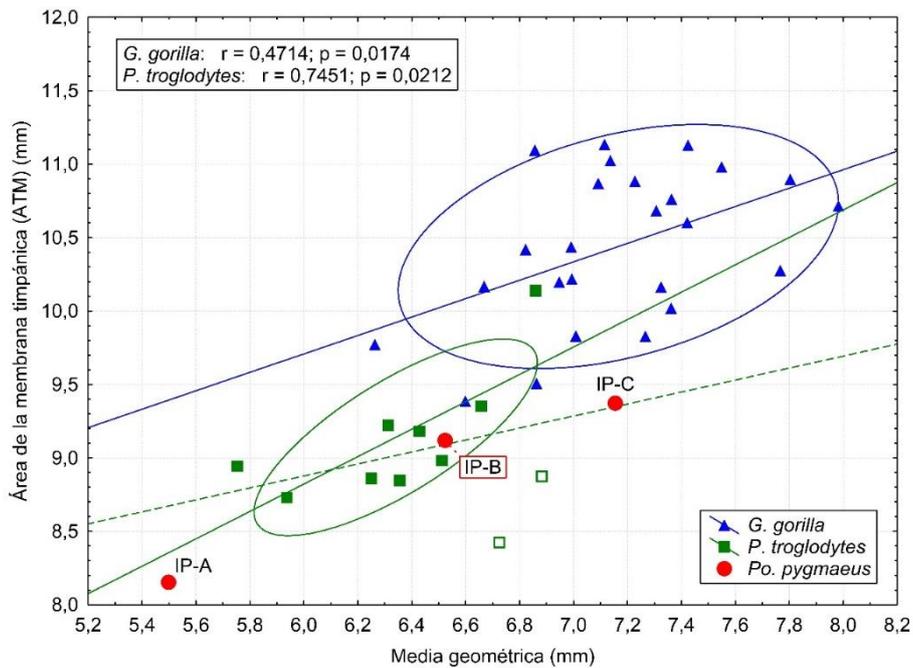


Figura 13. Representación de la raíz cuadrada del área de la membrana timpánica (ATM) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio. Misma leyenda que en la Figura 11A.

### 5.8.- Longitud del conducto auditivo externo (LEAC<sub>C</sub>)

Los resultados obtenidos muestran que solo en el caso de la serie de *G. gorilla* existe una correlación significativa entre la variable LEAC<sub>C</sub> y la media geométrica. Por ello, solo podemos asumir la presencia de un patrón de alometría estática en los gorilas, el cual representamos con su correspondiente recta de regresión (Figura 14). En consecuencia, no se pudo realizar la prueba de ANCOVA, por lo que asumimos que no existe un patrón de alometría filogenética entre gorilas y chimpancés.

Como se puede ver en la Figura 14, los individuos de la especie *Po. pygmaeus* parecen estar alineados en una recta paralela y muy próxima a la recta de regresión obtenida para

los gorilas, de forma que tanto IP-B como IP-C se sitúan dentro de la elipse calculada para esta misma serie.

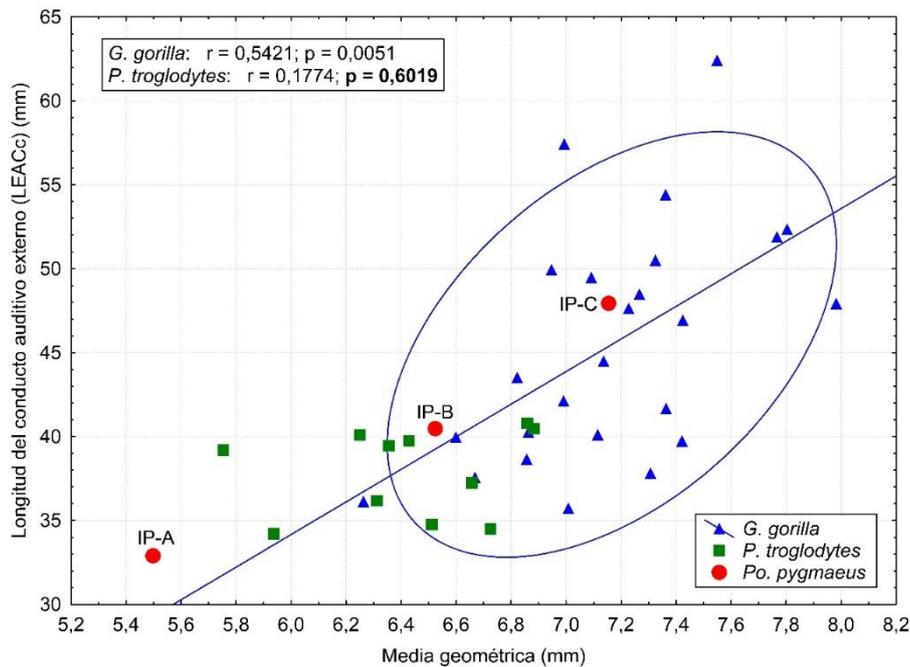


Figura 14. Representación de la longitud del conducto auditivo externo (LEAC<sub>c</sub>) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio. Misma leyenda que la Figura 10.

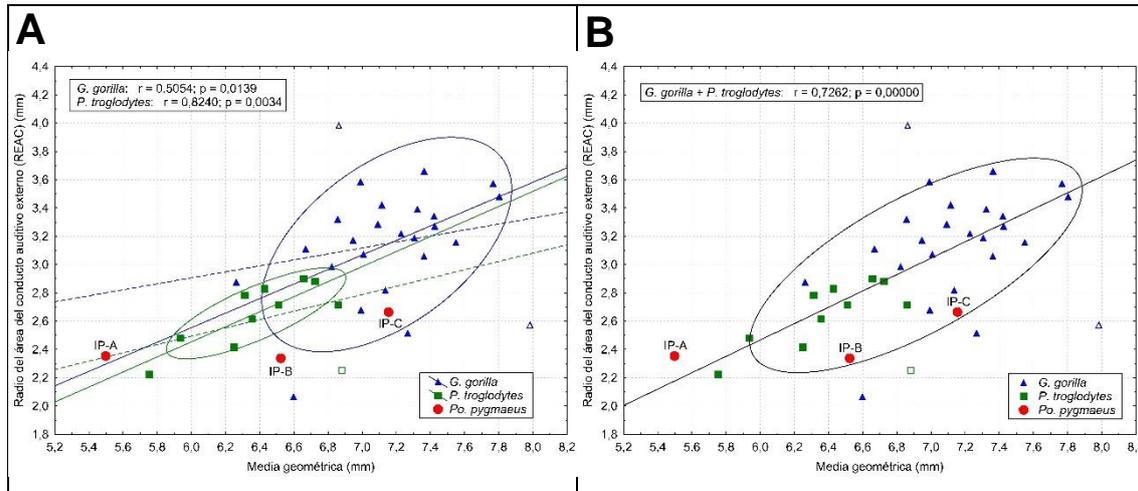
### 5.9.- Radio del área de la sección del conducto auditivo externo (REAC)

En este caso, los resultados indican que existe una correlación significativa entre la variable REAC y la media geométrica tanto en gorilas como en chimpancés. Por consiguiente, podemos asumir la existencia de dos patrones de alometría estática que están representados por sus correspondientes rectas de regresión (Figura 15A).

Los resultados de la prueba ANCOVA no muestran diferencias significativas entre ambas rectas de regresión, ni entre los puntos de corte ( $p = 0,542$ ) ni para las pendientes ( $p = 0,947$ ). Es decir, es posible aceptar que hay de un patrón de alometría filogenética común a gorilas y chimpancés (Figura 15B). De esta manera, ambas especies tienen el mismo radio del área de la sección del conducto auditivo externo en proporción al tamaño de su oído.

En cuanto a los individuos de la especie *Po. pygmaeus*, dos de ellos (IP-B e IP-C) se localizan por debajo de la recta de regresión conjunta a gorilas y chimpancés y, además, se encuentran dentro de la elipse calculada para la misma serie. Por el contrario, el

especimen IP-A se sitúa fuera de la elipse y por encima de la recta, aunque no muy alejado de esta.



**Figura 15.** Representación del radio del área del conducto auditivo externo (REAC) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio. Los especímenes de la especie *Po. pygmaeus* se encuentran etiquetados con el nombre utilizado para este trabajo (Tabla 2). (A) Misma leyenda que en la Figura 11A. (B) Misma leyenda que Figura 9B.

## 6.- DISCUSIÓN

### 6.1.- Volumen del antro mastoideo (VAD)

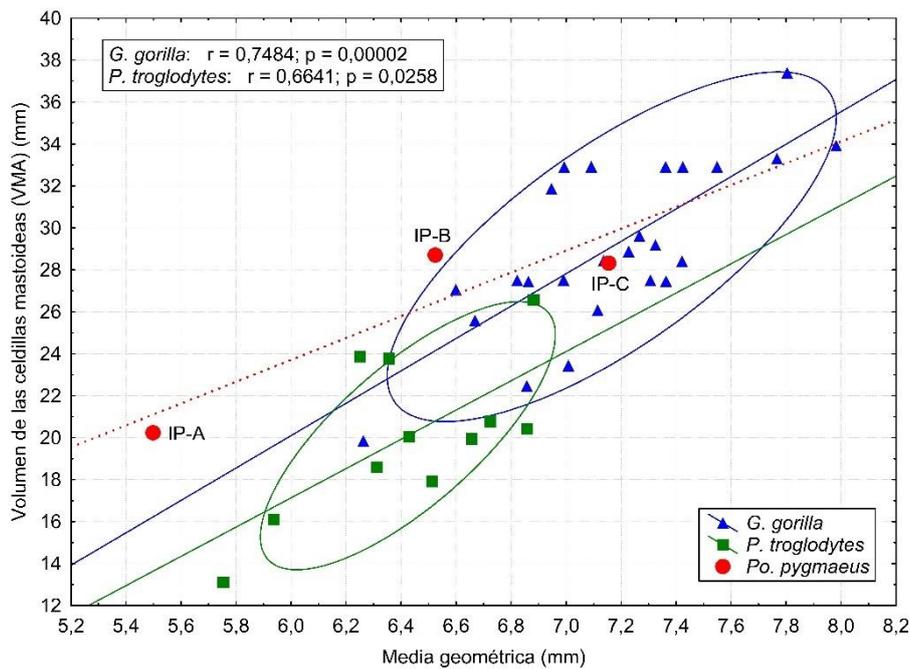
En el caso del volumen del antro mastoideo, nuestros resultados (Figura 7) sugieren la existencia de un patrón de alometría estática en *Po. pygmaeus* que sería diferente a los establecidos para *G. gorilla* y *P. troglodytes*. Según este hipotético patrón de alometría, los ejemplares de *Po. pygmaeus* presentarían valores intermedios del volumen del antro mastoideo para cualquier valor de la media geométrica. Esta situación nos impide abordar la cuestión de cuál podría ser el patrón de alometría primitivo para los homínidos.

### 6.2.- Volumen de las celdillas mastoideas (VMA)

Los resultados obtenidos para el volumen de las celdillas mastoideas nos permiten considerar dos hipótesis. La primera se basa en plantear que *Po. pygmaeus* presenta un patrón de alometría estática propio y distinto a los propuestos para gorilas y chimpancés. Dicho patrón de alometría de los orangutanes podría estar representado por la recta de regresión de los tres ejemplares estudiados (Figura 16). La otra hipótesis es que, realmente, los orangutanes tengan un patrón de alometría estática que sea compatible con

el patrón de alometría estática de los gorilas, de manera que exista un patrón de alometría filogenética común a ambas especies. Esta hipótesis sugiere que el patrón de alometría común a orangutanes y gorilas sería el estado primitivo para los homínidos mientras que el patrón alométrico propio de los chimpancés habría derivado independientemente

La segunda hipótesis solo requiere la existencia de dos patrones de alometría, uno común a gorilas y orangutanes y otro propio para los chimpancés, mientras que la primera requiere la existencia de tres patrones de alometría estática distintos. En consecuencia, consideramos que la segunda hipótesis es la opción más parsimoniosa. Así mismo, los valores de los ejemplares de orangután estudiados se sitúan a ambos lados de la recta de regresión de *G. gorilla*, lo que podría tenerse en cuenta como otro argumento para defender la existencia de un patrón de alometría filogenética común a gorilas y orangutanes. Por todo ello, hemos optado por sugerir la segunda hipótesis planteada como hipótesis nula para futuras investigaciones en las que la muestra de *Po. pygmaeus* sea mayor.



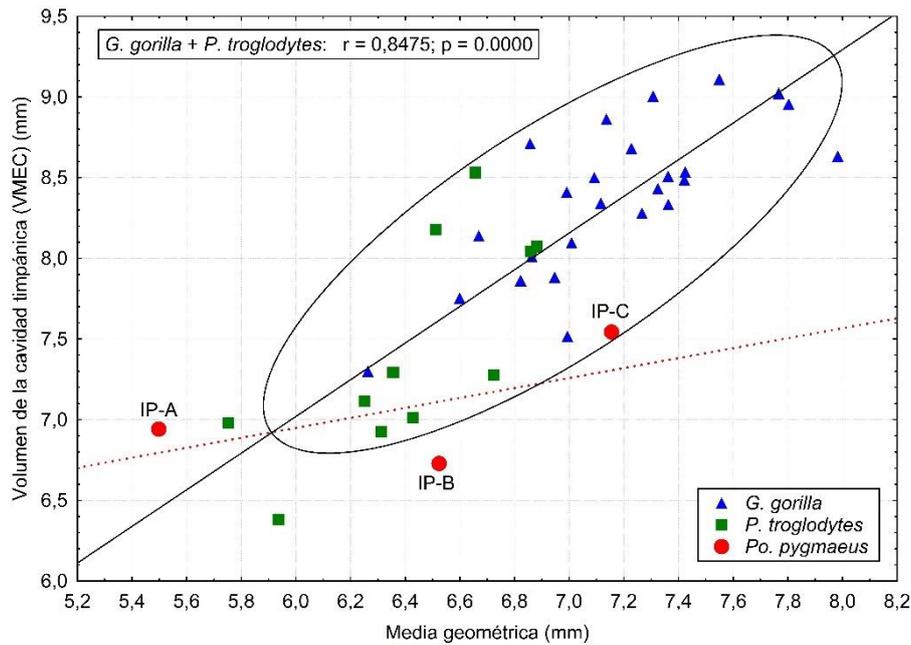
**Figura 16.** Representación del volumen de las celdillas mastoideas (VMA) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio, incluyendo la recta de regresión de orangutanes. Misma leyenda que en la Figura 7 y, además, la línea de puntos rojos representa la recta de regresión calculada con los tres especímenes de la especie *Po. pygmaeus*.

### 6.3.- Volumen de la cavidad timpánica (VMEC)

Los resultados obtenidos para el caso de la variable VMEC también permiten contemplar dos posibles hipótesis. La primera consiste en proponer que *Po. pygmaeus* presenta un patrón de alometría estática propio y muy diferente del patrón de alometría filogenética común propuesto para *G. gorilla* y *P. troglodytes*. Este hipotético patrón de alometría estática de *Po. pygmaeus* podría estar representado por la recta de regresión de los tres ejemplares estudiados (**Figura 17**). En este caso, parece razonable considerar el patrón de alometría filogenética común a gorilas y chimpancés como el patrón primitivo para los homínidos, mientras que el posible patrón alométrico de los orangutanes sería el estado derivado.

La hipótesis alternativa es que, en realidad, los orangutanes presenten un patrón de alometría estática compatible con el patrón de alometría filogenética común de gorilas y chimpancés. En este caso, el patrón de alometría filogenética común a las tres especies sería el estado primitivo para los homínidos.

En nuestra opinión, la segunda hipótesis es más parsimoniosa, pues no requiere la existencia de dos patrones de alometría, uno común a gorilas y chimpancés y otro exclusivo de los orangutanes. Además, el hecho de que los ejemplares de orangután se sitúen por encima y por debajo de la recta de regresión de gorilas y chimpancés es también un argumento para defender la existencia de un patrón de alometría filogenética común a las tres especies. Por ello, hemos preferido proponer como hipótesis nula para futuras investigaciones, la existencia de dicho patrón de alometría filogenética común a orangutanes, gorilas y chimpancés. No obstante, futuros estudios de más ejemplares de *Po. pygmaeus* permitirán determinar cuál de las dos hipótesis resulta más verosímil.

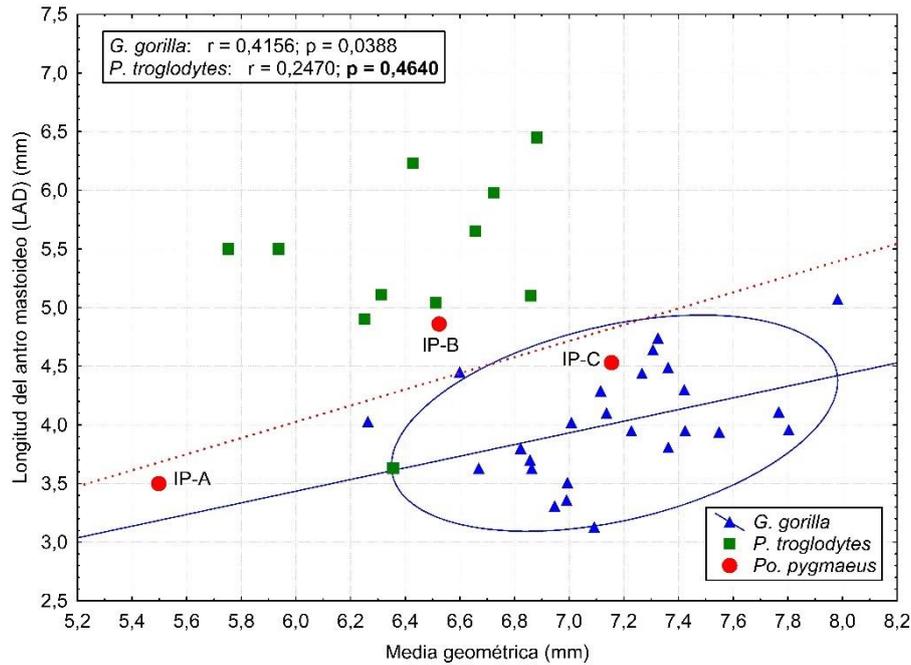


**Figura 17. Representación del volumen de la cavidad timpánica (VMEC) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio, incluyendo la recta de regresión de orangutanes.** Misma leyenda que en la **Figura 9B** y, además, la línea de puntos rojos representa la recta de regresión calculada con los tres especímenes de la especie *Po. pygmaeus*.

#### 6.4.- Longitud del antro mastoideo (LAD)

Con relación a los resultados obtenidos consideramos que la longitud del antro mastoideo es una variable independiente del tamaño general del oído externo y medio para la especie *P. troglodytes*. Mientras que, por otra parte, sí es posible proponer un patrón de alometría estática en *G. gorilla*. Los valores obtenidos en esta variable para *Po. pygmaeus* sugieren la posibilidad de que también exista un patrón de alometría estática para esta especie, que podría estar representado por la recta de regresión de los tres individuos estudiados (**Figura 18**). Estas circunstancias nos impiden afrontar el tema de cuál podría ser el patrón de alometría primitivo para los homínidos.

Según este posible patrón de alometría estática, los orangutanes presentarían valores de LAD superiores a los de los gorilas para cualquier valor de la media geométrica. O, dicho de otro modo, que el antro mastoideo de los orangutanes es proporcionalmente más largo que el de los gorilas.



**Figura 18.** Representación de la longitud del antro mastoideo (LAD) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio, incluyendo la recta de regresión de orangutanes. Misma leyenda que en la Figura 10 y, además, la línea de puntos rojos representa la recta de regresión calculada con los tres especímenes de la especie *Po. pygmaeus*

### 6.5.- Radio del área de salida del antro mastoideo (RAD<sub>1</sub>)

Según los resultados obtenidos para el radio del área de salida del antro mastoideo, consideramos que la hipótesis más razonable es que *Po. pygmaeus* presente un patrón de alometría estática compatible con el patrón de alometría filogenética común propuesto para gorilas y chimpancés (Figura 11B). En este caso, parece adecuado considerar el patrón de alometría filogenética común a las tres especies estudiadas como el patrón primitivo para los homínidos.

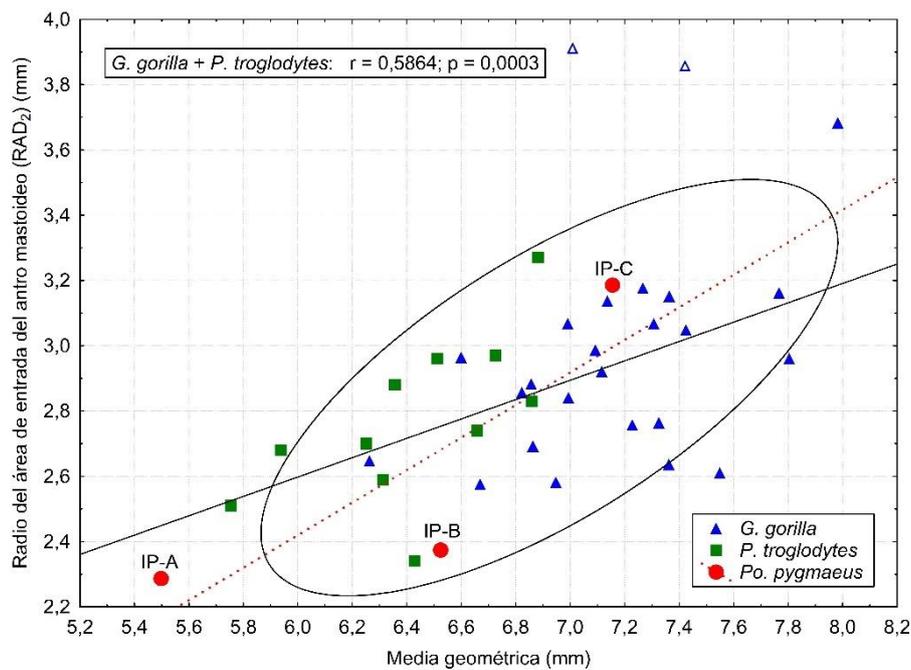
### 6.6.- Radio del área de entrada del antro mastoideo (RAD<sub>2</sub>)

En el caso del radio del área de entrada del antro mastoideo, nuestros resultados posibilitan el planteamiento de dos hipótesis. La primera de ellas contempla la existencia de un patrón de alometría estática propio de *Po. pygmaeus* y distinto del patrón de alometría filogenética común de *G. gorilla* y *P. troglodytes*. Este hipotético patrón podría estar representado por la recta de regresión de los tres orangutanes estudiados (Figura 19). Esta hipótesis sugiere que el patrón de alometría filogenética común de *G. gorilla* y

*P. troglodytes* sería el estado primitivo para los homínidos, mientras que el hipotético patrón de alometría propio de orangutanes habría derivado independientemente

La hipótesis alternativa consiste en proponer que *Po pygmaeus* se ajusta al patrón de alometría filogenética común a chimpancés y gorilas. Dicho patrón de alometría común a las tres especies se podría considerar el estado primitivo para los homínidos.

Esta segunda hipótesis la consideramos más parsimoniosa, ya que solo requiere de la existencia de un mismo patrón de alometría para las tres especies. Por otro lado, los ejemplares de *Po. pygmaeus* se sitúan por encima y por debajo de la recta de regresión común a gorilas y chimpancés y, además, dos de los ejemplares se encuentran dentro de la elipse de equiprobabilidad de las otras especies estudiadas. Por consiguiente, hemos seleccionado como hipótesis nula para futuras investigaciones la posible presencia de un solo patrón de alometría filogenética para las tres especies que se analizan en este trabajo.



**Figura 19. Representación del radio del área de entrada del antro mastoideo (RAD2) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio, incluyendo la recta de regresión de orangutanes. Misma leyenda que en la Figura 9B y, además, la línea de puntos rojos representa la recta de regresión calculada con los tres especímenes de la especie *Po. pygmaeus*.**

## 6.7.- Área de la membrana timpánica (ATM)

Conforme a los resultados obtenidos para el área de la membrana timpánica, es factible plantear dos hipótesis. La primera de ellas propone que el patrón de alometría estática de

*Po. pygmaeus* fuese independiente de los patrones de alometría estática de *G. gorilla* y *P. troglodytes*. Esta situación no permitiría tratar el tema de cuál podría ser el patrón primitivo y/o derivado para los homínidos

Por otro lado, como hipótesis alternativa se sugiere que *Po. pygmaeus* presentase un patrón de alometría estática compatible con el patrón de alometría estática de *P. troglodytes*, de manera que constituyeran un patrón de alometría filogenética común. Teniendo en cuenta esta hipótesis, el patrón de alometría común a chimpancés y orangutanes sería el estado primitivo, mientras que el patrón propuesto para gorilas habría derivado independientemente. Esta segunda hipótesis es más parsimoniosa, ya que solo precisa de dos patrones de alometría, en lugar de los tres necesarios en la primera hipótesis. Por otra parte, los individuos IP-A e IP-B se encuentran muy próximos a la recta de regresión de chimpancés (**Figura 13**), lo que habla en favor de la existencia de un patrón de alometría común a orangutanes y chimpancés. Por estas razones, mantenemos la segunda hipótesis como hipótesis nula para futuras investigaciones.

### **6.8.- Longitud del conducto auditivo externo (LEAC<sub>C</sub>)**

A partir de los resultados obtenidos para la longitud del conducto auditivo externo, consideramos que esta es una variable independiente del tamaño general del oído externo y medio para la especie *P. troglodytes*. Por su parte, los valores de los tres orangutanes están muy alineados y se encuentran muy próximos a la recta de regresión de *G. gorilla*, por lo que pensamos que la hipótesis más sencilla es que *Po. pygmaeus* presente un patrón de alometría estática compatible con el patrón de alometría estática de gorilas (**Figura 14**). De este modo, ambas especies compartirían un patrón de alometría filogenética común. De esta manera, es razonable pensar que el patrón primitivo para los homínidos se corresponda con el patrón de alometría filogenética común a gorilas y orangutanes.

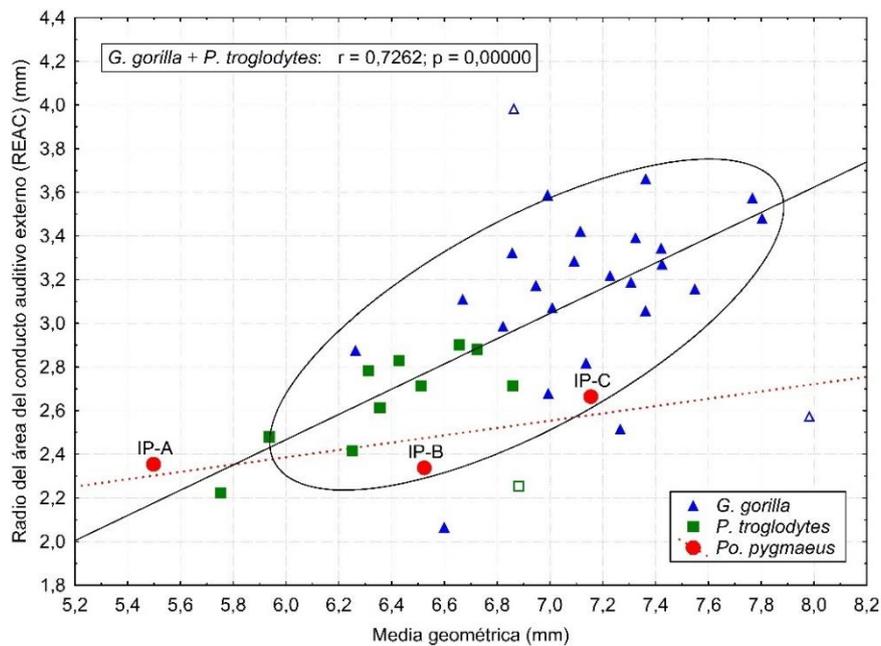
### **6.9.- Radio del área del conducto auditivo externo (REAC)**

En el caso del radio del área del conducto auditivo externo, los resultados nos sugieren la existencia de un patrón de alometría estática para *Po. pygmaeus*. Partiendo de esta idea volvemos a contemplar dos hipótesis. La primera consiste en plantear que el patrón de alometría estática de los orangutanes es propio y muy diferente del patrón de alometría

filogenética común propuesto para *G. gorilla* y *P. troglodytes*. Este presunto patrón de alometría estática de *Po. pygmaeus* podría estar descrito por la recta de regresión de los tres individuos estudiados (**Figura 20**). En tal caso, el patrón de alometría común a gorilas y chimpancés sería el estado primitivo para los homínidos, mientras que el patrón alométrico propio de los orangutanes sería derivado.

Por otro lado, la hipótesis alternativa se basa en que los orangutanes presentaran un patrón de alometría estática compatible con el patrón de alometría filogenética común de gorilas y chimpancés. En ese caso, se puede sugerir que el patrón primitivo para los homínidos corresponda con el patrón de alometría filogenética común a gorilas y chimpancés.

Como en variables anteriores, consideramos que la segunda hipótesis es más parsimoniosa, pues solo necesita de un patrón de alometría común a las tres especies estudiadas. Además, y también como en variables anteriores, los ejemplares de orangután se sitúan a ambos lados de la recta de regresión de gorilas y chimpancés, lo cual se puede considerar un argumento que aboga por la existencia de un patrón de alometría filogenética común. Por tanto, nos inclinamos por plantear como hipótesis nula para futuras investigaciones, la existencia de dicho patrón de alometría filogenética común a orangutanes, gorilas y chimpancés. En cualquier caso, somos conscientes de la importancia de ampliar la muestra para comprobar de la verosimilitud de dichas hipótesis.



**Figura 20. Representación del radio del área del conducto auditivo externo (REAC) frente a la media geométrica de las variables estudiadas del oído externo y medio, incluyendo la recta de regresión de orangutanes.** Misma leyenda que en la **Figura 9B** y, además, la línea de puntos rojos representa la recta de regresión calculada con los tres especímenes de la especie *Po. pygmaeus*.

---

## 7.- CONCLUSIONES

---

- I. Se han realizado los modelos tridimensionales de las cavidades del oído medio y externo de tres ejemplares de *Pongo pygmaeus*.
- II. Se han obtenido los primeros valores conocidos de variables del oído externo y medio para la especie *Pongo pygmaeus*.
- III. En siete de las variables estudiadas en *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes* (VAD, VMA, VMEC, RAD<sub>1</sub>, RAD<sub>2</sub>, ATM y REAC) se han propuesto patrones de alometría estática para cada una de las dos especies. Por otro lado, no ha sido posible establecer un patrón de alometría estática para *Pan troglodytes* en dos variables (LAD y LEAC).
- IV. Se han establecido patrones de alometría filogenética común a *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes* en cuatro de las variables estudiadas (VMEC, RAD<sub>1</sub>, RAD<sub>2</sub> y REAC). Estos resultados concuerdan con nuestra hipótesis de partida. Sin embargo, en las otras cinco variables estudiadas (VAD, VMA, LAD, ATM, y LEAC<sub>c</sub>) no se ha podido establecer la presencia de patrones de alometría filogenética común a *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes*, lo que contradice nuestra hipótesis de partida.
- V. Se han establecido las siguientes hipótesis de partida para futuras investigaciones sobre la relación alométrica de las variables estudiadas en *Pongo pygmaeus*:
  - **Volumen del antro mastoideo (VAD)**: se propone un patrón de alometría estática propio para *Pongo pygmaeus*, según el cual son esperables valores intermedios entre los correspondientes a *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* para cualquier valor de la media geométrica de las variables estudiadas.
  - **Volumen de las celdillas mastoideas (VMA)**: se propone que *Pongo pygmaeus* sigue un patrón de alometría filogenética común con *Gorilla gorilla*, el cual podría tratarse del estado primitivo para los homínidos. Mientras tanto, el patrón alométrico propio de *Pan troglodytes* habría derivado independientemente.
  - **Volumen de la cavidad timpánica (VMEC)**: se propone que *Pongo pygmaeus* sigue el mismo patrón de alometría filogenética establecido para

*Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*, por lo que este sería el estado primitivo para los homínidos.

- **Longitud del antro mastoideo (LAD):** se propone que *Pongo pygmaeus* presenta un patrón de alometría estática propio, según el cual son esperables valores superiores a los correspondientes a *Gorilla gorilla* para cualquier valor de la media geométrica de las variables estudiadas.
- **Radio del área de salida del antro mastoideo (RAD<sub>1</sub>):** se propone que *Pongo pygmaeus* sigue el mismo patrón de alometría filogenética establecido para *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*, por lo que este sería el estado primitivo para los homínidos.
- **Radio del área de entrada del antro mastoideo (RAD<sub>2</sub>):** se propone que *Pongo pygmaeus* sigue el mismo patrón de alometría filogenética establecido para *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*, por lo que este sería el estado primitivo para los homínidos.
- **Área de la membrana timpánica (ATM):** se propone que *Pongo pygmaeus* sigue un patrón de alometría filogenética común con *Pan troglodytes*, el cual podría tratarse del estado primitivo en los homínidos. Mientras tanto, el patrón alométrico propio de *Gorilla gorilla* habría derivado independientemente.
- **Longitud del conducto auditivo externo (LEAC<sub>c</sub>):** se propone que *Pongo pygmaeus* sigue un patrón de alometría filogenética común con *Gorilla gorilla*, el cual podría tratarse del estado primitivo para los homínidos.
- **Radio del área del conducto auditivo externo (REAC):** se propone que *Pongo pygmaeus* sigue el mismo patrón de alometría filogenética establecido para *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*, por lo que este sería el estado primitivo para los homínidos.

---

## 8.- BIBLIOGRAFÍA

---

- Arsuaga, J.L. & Carretero, J.M. 1994, "Multivariate analysis of the sexual dimorphism of the hip bone in a modern human population and in early hominids", *American journal of physical anthropology*, vol. 93, no. 2, pp. 241-257.
- Beals, M.E., Frayer, D.W., Radovčić, J. & Hill, C.A. 2016, "Cochlear labyrinth volume in Krapina Neandertals", *Journal of human evolution*, vol. 90, pp. 176-182.
- Beudet, A., Clarke, R.J., Bruxelles, L., Carlson, K.J., Crompton, R., de Beer, F., Dhaene, J., Heaton, J.L., Jakata, K., Jashashvili, T., Kuman, K., McClymont, J., Pickering, T.R. & Stratford, D. 2019, "The bony labyrinth of StW 573 ("Little Foot"): Implications for early hominin evolution and paleobiology", *Journal of human evolution*, vol. 127, pp. 67-80.
- Braga, J., Loubes, J., Descouens, D., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Kahn, J., de Beer, F., Riberon, A., Hoffman, K., Balaesque, P. & Gilissen, E. 2015, "Disproportionate Cochlear Length in Genus Homo Shows a High Phylogenetic Signal during Apes' Hearing Evolution", *PloS one*, vol. 10, no. 6, pp. e0127780.
- Cock, A.G. 1966, "Genetical Aspects of Metrical Growth and Form in Animals", *The Quarterly review of biology*, vol. 41, no. 2, pp. 131-190.
- Coleman, M.N. & Colbert, M.W. 2007, "Technical note: CT thresholding protocols for taking measurements on three-dimensional models", *American journal of physical anthropology*, vol. 133, no. 1, pp. 723-725.
- Conde-Valverde, M. 2020, *Estudio comparativo de las cavidades del oído externo, medio e interno y establecimiento de la potencia sonora en Homínidos*, Universidad de Alcalá.
- Conde-Valverde, M., Martínez, I., Quam, R.M., Bonmatí, A., Lorenzo, C., Velez, A.D., Martínez-Calvo, C. & Arsuaga, J.L. 2019a, "The cochlea of the Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain): New insights into cochlear evolution in the genus Homo", *Journal of human evolution*, vol. 136, pp. 102641.
- Conde-Valverde, M., Martínez, I., Quam, R.M., Rosa, M., Velez, A.D., Lorenzo, C., Jarabo, P., Bermúdez De Castro, José María, Carbonell, E. & Arsuaga, J.L. 2021,

- "Neanderthals and Homo sapiens had similar auditory and speech capacities", *Nature Ecology & Evolution*, vol. 5, no. 5, pp. 609-615.
- Conde-Valverde, M., Rosa, M., Martínez, I., Marchamalo, J., Pantoja-Pérez, A., Quam, R., Lorenzo, C., Gracia-Téllez, A., García-Fernández, A., Arsuaga, J.L. & Rivera-Rodríguez, T. 2019b, "A revision of the conductive hearing loss in Cranium 4 from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Burgos, Spain)", *Journal of human evolution*, vol. 135, pp. 102663.
- Gil-Carcedo, E., Ortega, C., Vallejo, L.A. & Gil-Carcedo, L.M. 2002, "¿Por qué oímos los sonidos? Fisiología de la audición", *Seminario médico*, vol. 54, no. 2, pp. 73-88.
- Gil-Carcedo, L.M. 1995, "Capítulo 2: Anatomía del oído" in *Otología Menarini*, , pp. 45-79.
- Goodman, M., Bailey, W.J., Hayasaka, K., Stanhope, M.J., Slightom, J. & Czelusniak, J. 1994, "Molecular evidence on Primate phylogeny from DNA sequences", *American journal of physical anthropology*, vol. 94, no. 1, pp. 3-24.
- Martínez, I. 1995, *La base del cráneo y el hueso temporal en la evolución de los homínidos, con especial referencia a los fósiles de Atapuerca (Burgos)*, Universidad Complutense de Madrid.
- Martínez, I., Rosa, M., Quam, R., Jarabo, P., Lorenzo, C., Bonmatí, A., Gómez-Olivencia, A., Gracia, A. & Arsuaga, J.L. 2013, "Communicative capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain", *Quaternary international*, vol. 295, pp. 94-101.
- Martínez, I., Rosa, M., Arsuaga, J., Jarabo, P., Quam, R., Lorenzo, C., Gracia, A., Carretero, J., Bermúdez de Castro, J. & Carbonell, E. 2004, "Auditory Capacities in Middle Pleistocene Humans from the Sierra de Atapuerca in Spain", *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, vol. 101, no. 27, pp. 9976-9981.
- Martini, F.H., Timmons, M.J. & Tallistch, R.B. 2009, *Anatomía humana*, Pearson, Madrid.
- Masali, M., Maffei, M. & Borgognini Tarli, S. 1991, "Application of a morphometric model for the reconstruction of some functional characteristics of the external and middle ear in Circeo 1" in *The Circeo 1 Neandertal Skull: Studies and*

- Documentation*, eds. M. Piperno & G. Scichilone, Instituto Poligrafico e Zecca Dello Stato, Rome, Italy, pp. 321-338.
- Moggi-Cecchi, J. & Collard, M. 2002, "A fossil stapes from Sterkfontein, South Africa, and the hearing capabilities of early hominids", *Journal of human evolution*, vol. 42, no. 3, pp. 259-265.
- Mosimann, J.E. 1970, "Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions", *Journal of the American Statistical Association*, vol. 65, no. 330, pp. 930-945.
- 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*, vol. 90, pp. 1-15.
- Quam, R., Martínez, I., Rosa, M., Bonmatí, A., Lorenzo, C., de Ruiter, D.J., Moggi-Cecchi, J., Conde Valverde, M., Jarabo, P., Menter, C.G., Thackeray, J.F. & Arsuaga, J.L. 2015, "Early hominin auditory capacities", *Science Advances*, vol. 1, no. 8, pp. e1500355.
- Sauvage, J.P., Puyraud, S., Roche, O. & Rahman, A. 2000, *Anatomía del oído interno*, Elsevier BV.
- Shoshani, J., Groves, C.P., Simons, E.L. & Gunnell, G.F. 1996, "Primate Phylogeny: Morphological vs Molecular Results", *Molecular phylogenetics and evolution*, vol. 5, no. 1, pp. 102-154.
- Spoor, F. & Zonneveld, F. 1995, "Morphometry of the primate bony labyrinth: a new method based on high-resolution computed tomography", *Journal of anatomy*, vol. 186 ( Pt 2), no. Pt 2, pp. 271-286.
- Spoor, F., Garland, T., Krovitz, G., Ryan, T.M., Silcox, M.T. & Walker, A. 2007, "The Primate Semicircular Canal System and Locomotion", *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, vol. 104, no. 26, pp. 10808-10812.
- Spoor, F., Hublin, J., Braun, M. & Zonneveld, F. 2003, "The bony labyrinth of Neanderthals", *Journal of human evolution*, vol. 44, no. 2, pp. 141-165.

- Stoessel, A., Gunz, P., David, R. & Spoor, F. 2016, "Comparative anatomy of the middle ear ossicles of extant hominids – Introducing a geometric morphometric protocol", *Journal of human evolution*, vol. 91, pp. 1-25.
- Thomassin, J.M., Dessi, P., Danvin, J.B. & Forman, C. 2008, "Anatomía del oído medio", *EMC - Otorrinolaringología*, vol. 37, no. 3, pp. 1-20.
- Thomassin, J.M. & Barry, P. 2016, "Anatomía y fisiología del oído externo", *EMC - Otorrinolaringología*, vol. 45, no. 3, pp. 1-13.
- Urciuoli, A., Kubat, J., Schisanowski, L., Schrenk, F., Zipfel, B., Tawane, M., Bam, L., Alba, D.M. & Kullmer, O. 2022, "Cochlear morphology of Indonesian *Homo erectus* from Sangiran", *Journal of human evolution*, vol. 165, pp. 103163.
- Winesky, L.E. 2019, *SNELL. Anatomía clínica por regiones*, 10th edn, Wolters Kluwer, Barcelona (España).