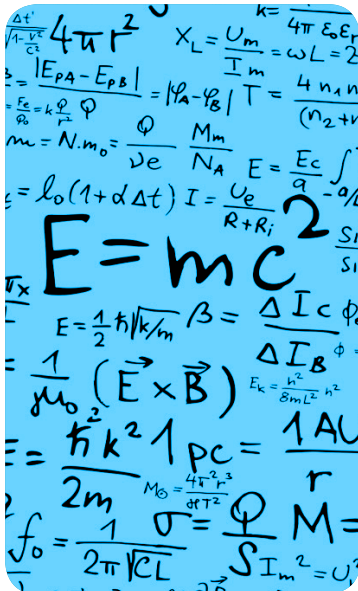
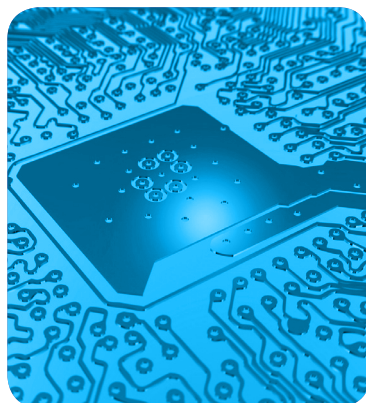
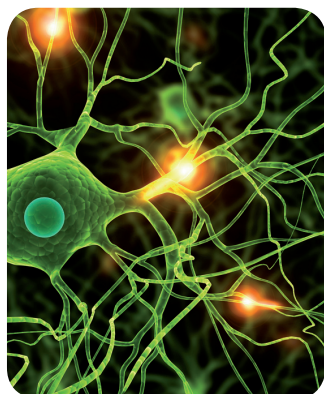




MÁSTERES de la UAM

Facultad de Ciencias /12-13

Máster en Antropología
Física: Evolución y
Biodiversidad Humana



Morfometría Geométrica en 3D de la caja torácica del Homo ergaster KNM-WT 15.000 y sus posibles implicaciones evolutivas: Una aplicación de semi-landmarks deslizantes en Antropología Virtual a la morfología de las costillas

Daniel García Martínez

Índice

1.	Resumen.....	3
2.	Introducción.....	4
2.1.	Relevancia del estudio del tórax en Evolución Humana.....	4
2.2.	Breve historia del estudio de la caja torácica humana.....	4
2.3.	KNM-WT 15.000 y su lugar en el estudio de la Evolución Humana.....	8
2.4.	Objetivos e hipótesis.....	9
3.	Material y Métodos.....	10
3.1.	Muestra analizada.....	10
3.2.	Modelos virtuales en Paleoantropología.....	11
3.3.	Morfometría Geométrica en 3D.....	12
3.3.1.	Concepto de forma.....	12
3.3.2.	Concepto de tamaño.....	12
3.3.3.	Concepto de landmark.....	13
3.3.4.	Metodología para la obtención de “sliding semilandmark”.....	14
3.3.5.	Estimación de datos perdidos.....	15
3.3.6.	Métodos de superposición de landmarks.....	16
3.3.7.	Relación anatómica de los landmarks.....	17
3.3.8.	Toma de datos.....	18
3.3.9.	Error de medición intra-observador.....	18
3.4.	Análisis estadístico.....	19
3.4.1.	Análisis del tamaño: Kolmogorov-Smirnov y Kruskal-Wallis.....	19
3.4.2.	Análisis de Componentes Principales (ACP).....	20
3.4.3.	Análisis de Variables Canónicas (AVC).....	21
4.	Resultados.....	22
4.1.	Análisis del tamaño.....	22
4.2.	Análisis de la forma.....	22
4.2.1.	Análisis de Componentes Principales (ACP) de las costillas del tórax completo.....	22
4.2.2.	Análisis de Variables Canónicas (AVC) de las costillas del tórax completo.....	25
4.2.3.	Análisis de Variables Canónicas (AVC) de las costillas en tres niveles.....	27
5.	Discusión.....	29
5.1.	Tamaño del tórax de KNM-WT 15.000.....	29
5.2.	Forma del tórax de KNM-WT 15.000.....	30
5.2.1.	Morfología del tórax completo.....	30
5.2.2.	Morfología del tórax superior.....	31
5.2.3.	Morfología del tórax medio.....	32
5.2.4.	Morfología del tórax inferior.....	32
5.3.	Vinculación del tórax con el biotipo corporal.....	33
5.4.	Perspectivas de futuro.....	34
6.	Conclusiones.....	35
7.	Agradecimientos.....	36
8.	Bibliografía.....	38

1. Resumen.

El fósil KNM-WT 15.000, perteneciente a la especie *Homo ergaster* (Groves y Mazak, 1975) y con una cronología de 1,7-1,5 millones de años, es uno de los fósiles más enigmáticos de la Paleoantropología. Representa a un individuo juvenil de unos 11 o 12 años de edad, del que se conserva la práctica totalidad del esqueleto craneal y post-craneal. La importancia de la especie a la que pertenece este individuo radica en que se encuentra en un punto clave de la evolución humana por ser considerado hasta hace muy recientemente como uno de los primeros antecesores africanos con un biotipo moderno (Groves y Mazak, 1975; Ruff, 1991; Walker y Leakey, 1993; Jellema et al., 1993). A pesar de ello, no termina de estar claro es si la morfología corporal o biotipo de este individuo era plenamente moderna o esbelta o si poseía un biotipo arcaico o robusto por el contrario (Arsuaga et al., 1999; Carretero et al., 2004; Haeusler et al., 2011; Holliday, 2012).

El objetivo de este estudio es, a través técnicas de Morfometría Geométrica en 3D y el uso de semilandmarks deslizantes, testar la hipótesis de si la morfología torácica de KNM-WT 15.000 era plenamente moderna (de forma más prismática o “barrel-shaped”), apoyando la hipótesis del cilindro corporal (Ruff, 1991; Jellema et al, 1993) o por el contrario poseía un tórax ancho (de forma más piramidal o en “funnel-shaped”) de acuerdo con un biotipo arcaico.

Nuestros análisis de las costillas del individuo en estudio, comparado con 350 costillas de una serie ontogenética de *Homo sapiens* o humanos modernos y una muestra de primates Antropomorfos (*Pan*, *Pongo* y *Gorilla*), reflejan que aunque éste se encuentra más próximo en tamaño y en forma a los *Homo sapiens* (adolescentes o adultos) que a los Antropomorfos, su morfología aún no es plenamente “moderna”.

Esto es debido a que el análisis detallado de la porción inferior del tórax ha mostrado que su forma está más próxima a *Homo sapiens* que a Antropomorfos, pero se encuentra a una gran distancia ($D_{\text{Mahalanobis}} = 10,89$) del grupo humano más próximo. El análisis de la curvatura costal en 3D mediante semilandmarks sugiere una mayor amplitud medio-lateral mostrada por KNM-WT 15.000 en la parte inferior del tórax. Este dato sugiere que su biotipo corporal, aun siendo diferente de Antropomorfos, tampoco representaría una forma completamente moderna. Esta interpretación de un tórax en mosaico (porción superior moderna e inferior no moderna) encajaría con una pelvis algo ancha también, y por lo tanto con las hipótesis propuestas por Arsuaga et al. (1999), Carretero et al. (2004), Haeusler et al. (2011) y Holliday (2012).

2. Introducción.

2.1. Relevancia del estudio del tórax en Evolución Humana.

El estudio de la caja torácica humana ha suscitado el interés de la comunidad científica desde hace más de un siglo, debido a su implicación en los procesos respiratorios (Mehnert., 1901, Bellemare et al., 2003; De Troyer et al., 2005; LoMauro et al., 2012), en la bioenergética del individuo (Churchill, 2006) y a su integración como una parte fundamental dentro de los diferentes sistemas corporales (Bastir, 2004; Bastir, 2008) (Fig. 1).

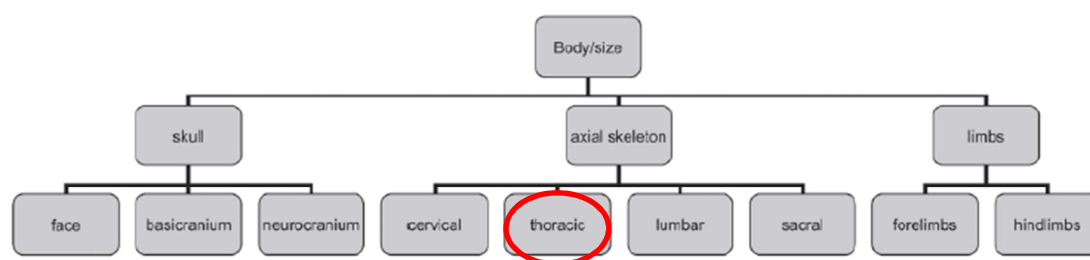


Figura 1: integración del sistema torácico dentro del resto de sistemas corporales donde se muestran las diferentes jerarquizaciones. Tomado de Tesis Doctoral de Markus Bastir, 2004.

A pesar de esta importancia, la morfología funcional del tórax, su desarrollo y evolución son poco conocidos, por lo cual recientemente se ha descrito como “infra-estudiado” (Gómez-Olivencia et al., 2009). En parte es así debido a las limitaciones metodológicas asociadas a la cuantificación precisa de las complejas curvaturas 3D de las costillas, a la estructura metamérica torácica (García-Martínez et al., 2012) y a la compleja vinculación de estas con el resto de elementos (vértebras y esternón). Todo ello ha dificultado responder exhaustiva y cuantitativamente a preguntas tan básicas, pero tan relevantes, como: ¿existe una diferencia en la forma torácica de las diferentes especies de homínidos que han existido? ¿Implican posibles diferencias en la forma torácica, diferencias también en la biomecánica de la respiración y su fisiología? Para responder a estas preguntas es necesaria una cuantificación detallada de la compleja morfología 3D de las costillas.

2.2. Breve historia del estudio de la caja torácica humana.

Los primeros estudios comparativos entre la caja torácica de especies homínidas fósiles fueron realizados entre *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis*, escritos entre finales del siglo XIX y principios del XX (Schaafhausen, 1858; Gorjanovic-Kramberger, 1906; Boule, 1911-1913; Hrdlička, 1930; Loth, 1938; McCown y Keith, 1939). A pesar de esto, estudios detallados no fueron realizados hasta los monográficos del Neandertal conocido como el “Hombre de Kebara” o “K2” (Arensburg, 1991) y del *Homo ergaster* KNM-WT 15.000 (Jellema et al., 1993), del cual se ocupa también el presente Trabajo Fin de Máster.

Arensburg (1991) realizó un estudio anatómico detallado sobre las costillas y vértebras del individuo K2 u “Hombre de Kebara”, un adulto masculino de *Homo neanderthalensis* hallado en el Monte Carmelo (Israel), perteneciente al Paleolítico Medio (aproximadamente 60.000 años de antigüedad). En este estudio los autores concluyeron que la caja torácica del individuo en estudio era similar, tanto en métrica como en morfología, a las poblaciones humanas actuales, no encontrando características arcaicas en sus costillas.

En Jellema et al. (1993), se postuló que el fósil KNM-WT 15.000, conocido como “Chico de Nariokotome” (1,7-1,5 millones de años de antigüedad) y atribuido especie *Homo erectus* (Walker and Leakey, 1993) u *Homo ergaster* (Groves y Mazak, 1975), tenía un patrón morfológico torácico “plenamente moderno” (similar al de la humanidad actual). Según Jellema et al. (1993) esta morfología moderna sería caracterizada por tres elementos fundamentales (Fig. 2):

- Tórax en forma de barril o “barrel-shaped”, con un abombamiento de la zona superior y una invaginación de la zona inferior. Este se diferencia claramente del tórax típico de Antropomorfos como los chimpancés, caracterizados por un tórax en forma de embudo o “funnel-shaped”.
- Declinación de la porción esternal o anterior del eje de la costilla.
- Invaginación de las vértebras lumbares hacia la porción anterior del cuerpo, lo cual está asociado a la locomoción bípeda.

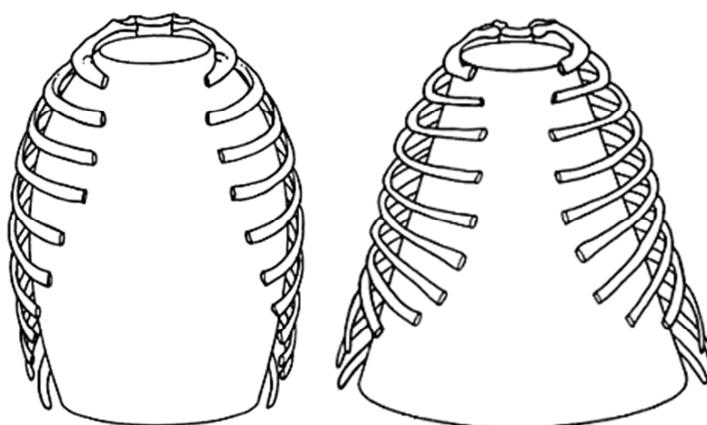


Figura 2: caja torácica de *H. sapiens* (A, Barrel-shaped) y *P. troglodytes* (B, Funnel-shaped), según Jellema et al., 1993.

Más tarde, en Franciscus y Churchill (2002), se realizó un análisis morfológico de los restos costales de varios individuos Neandertales (Tabun C1, Kebara 2, Shanidar 3, La Chapelle aux Saints, Le Regourdou 1), llegando a la conclusión de que estos individuos (y probablemente los primeros del género *Homo*), tenían una caja torácica grande para su masa

corporal en comparación como *Homo sapiens* modernos y arcaicos (Qafzeh 9; Skhul 4, 5 and 9; Cro-Magnon 4320; Obercassel 1 and 2). Postularon que esto podría ser debido a una adaptación al clima frío, a patrones de actividad física elevada, a un biotipo ancho (acorde con una pelvis también de gran anchura) o a varias de ellos de manera simultánea.

Ellos notaron la falta de curvatura (lateral) del eje de la costilla en los individuos Neandertales comparados con *Homo sapiens* e individuos *Homo* tempranos (KNM-WT 15.000). Por último, también apuntaron la posible presencia de un patrón ecogeográfico en el tórax superior de los Neandertales, caracterizado por una expansión torácica antero-posterior en los individuos del oeste de Europa (Le Regourdou 1 y La Chapelle aux Saints) frente a los del Este (Tabun 1, Kebara 2 y Shanidar 3), lo cual podría ser debido a razones climáticas.

En 2005, Sawyer y Maley publicaban una reconstrucción de un individuo Neandertal (Fig. 3), que apoyaba la idea de un tórax superior abombado y un tórax inferior expandido, alterando la idea esperada de “barrel-shaped” típica de todos los individuos del género *Homo* (Jellema et al., 1993) con KNM-WT 15.000 como primera evidencia morfológica potencial.

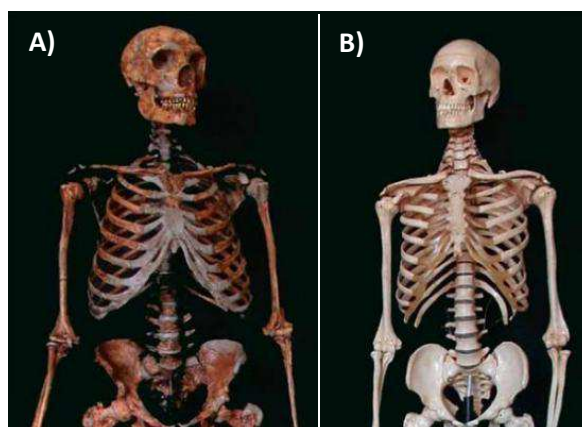


Figura 3: reconstrucción del individuo Neandertal realizada por Sawyer y Maley (A) en comparación con un modelo de Humano Moderno (B).

Más tarde, Churchill (2006) también sugirió un tórax grande en los Neandertales, no pronunciándose sobre si esto responde a unos patrones de alto consumo de oxígeno o a patrones eco-geográficos, como la Regla de Bergmann y la Regla de Allen.

Mientras tanto, Weinstein (2008) en su estudio atribuyó un tórax amplio a los Neandertales (Shanidar 3 y Tabun 1) en comparación con poblaciones humanas modernas que viven a gran altura. Esto sugeriría una mayor demanda respiratoria en respuesta a niveles elevados de actividad física, aunque la adaptación al frío no se excluye como un patrón explicativo.

Recientemente, con respecto al KNM-WT 15.000, García-Martínez et al. (2012) realizaron un análisis morfológico de la 7ª costilla de este individuo, que es de las mejor conservadas en este fósil. Se llegó a la conclusión de que esta costilla, y posiblemente el tórax completo, poseen una morfología similar a la de un humano moderno juvenil o sub-adulto.

Finalmente, los trabajos más recientes realizados hasta la fecha son los de Gómez-Olivencia et al. (2009), Bastir et al. (2012) y Schmid et al. (2013), los cuales han aportado nueva información sobre la morfología torácica de homínidos fósiles.

En Gómez-Olivencia et al. (2009), a partir del estudio del Neandertal K2, se concluye que aunque el tórax Neandertal es grande, no es una versión isométricamente escalada de la de un humano moderno. En Bastir et al. (2012), comparando el tórax Neandertal propuesto por Sawyer and Maley (2005) con Tomografías Computarizadas de humanos modernos, se llega a la conclusión de que 1) no es más grande que humanos modernos, y 2) tampoco es una versión alométricamente escalada de la de un Humano Moderno, por lo que podría seguir un patrón de crecimiento diferente.

En Schmid et al. (2013), estudiando el esqueleto torácico de *Australopithecus sediba*, se propone que esta especie poseía una caja torácica superior con una morfología arcaica, similar a los actuales chimpancés, y una caja torácica inferior similar a humanos modernos, por lo que le atribuyen una relación con los *Homo sapiens*. En este trabajo se habla del concepto de evolución en mosaico, que describe tasas distintas de cambio morfológico evolutivo en diferentes unidades anatómicas para tratar el surgimiento de la morfología torácica moderna. A este término también recurre Holliday (2012) para tratar el tema de la evolución del biotipo humano (a partir de datos de la pelvis, el fémur, el húmero y el radio).

Según el modelo de evolución en mosaico la morfología torácica humana moderna actual pudo no haber surgido en un único evento de modificación de la forma, sino que un mismo individuo (e incluso una misma estructura: el tórax) podría presentar características modernas y arcaicas de manera conjunta.

2.3. KNM-WT 15.000 y su lugar en el estudio de la evolución humana.

El fósil KNM-WT 15.000 es uno de los más relevantes y enigmáticos del estudio de la evolución humana debido que la especie a la que pertenece, *Homo ergaster* (Groves y Mazak, 1975; Wood, 1992), hasta hace muy recientemente (Holliday, 2012) estaba consensuada por la comunidad científica como uno de los primeros antecesores africanos con un biotipo moderno (Groves y Mazak, 1975; Ruff, 1991; Walker y Leakey, 1993; Jellema et al., 1993).

Esta especie es endémica del este de África, con una cronología va desde 1,75 m.a. hasta 1 m. a. aproximadamente (Pleistoceno Medio), siendo atribuidos a ella algunos fósiles hallados en el yacimiento keniano de Koobi Fora (KNM-ER 3733 y KNM-ER 3883) o los del ya mencionado anteriormente KNM-WT 15.000, cerca al lago Turkana (Kenia).

El fósil KNM-WT 15.000 se trata de un individuo prácticamente completo (ausencia de pies y manos), de unos 11 o 12 años de edad y de 1,60 m. de estatura, con una antigüedad de 1,7-1,5 millones de años (Walker y Leakey, 1993). Su morfología post-craneal, se ha asumido que podría tener una constitución física plenamente moderna por muchos autores (Ruff, 1991; Jellema et al., 1993; Walker y Leakey 1993; Franciscus and Churchill, 2002), aunque otros rechazan que la morfología corporal sea plenamente moderna (Carretero et al 2004; Gómez-Olivencia et al., 2009; Arsuaga et al., 1999; Haeusler et al., 2011; Holliday, 2012) (Fig.4).

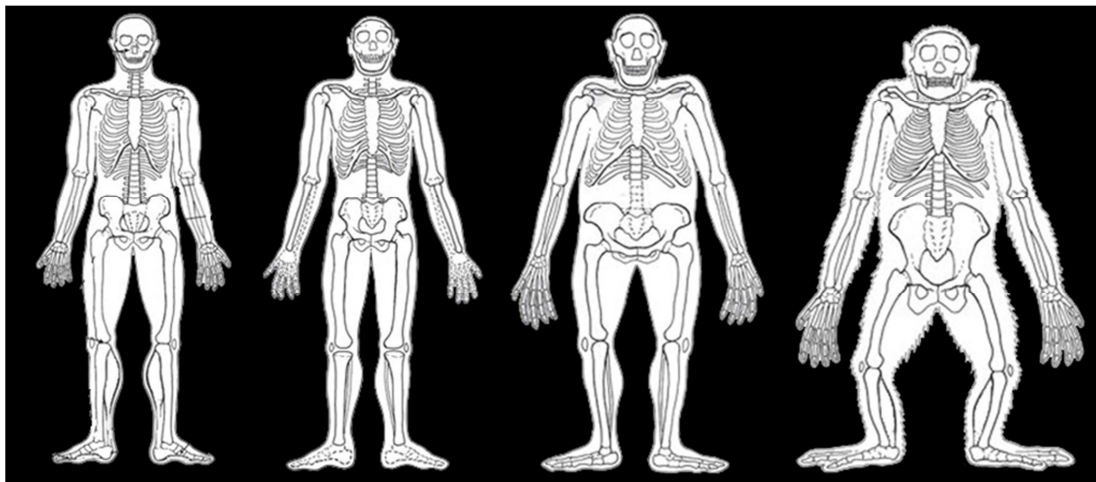


Figura 4: esqueleto completo de diferentes biotipos corporales. De izquierda a derecha: Humano Anatómicamente Moderno, *Homo ergaster* KNM-WT 15.000, *Australopithecus afarensis* AL-288 o "Lucy" y *Pan troglodytes* o chimpancé común. Imagen modificada de Ruff (1993).

Apoyando la hipótesis de un biotipo moderno para Nariokotome y sobre la base de un estudio comparativo costal, Jellema et al. (1993) afirmaron que este individuo marca el origen evolutivo del modelo derivado de la forma del cuerpo (moderno - tórax en forma de barril) en comparación con la condición primitiva (arcaico - tórax con forma de embudo).

Por otra parte, apoyando la aparición más tardía del biotipo moderno y basándose en la aparición de pelvis fósiles relativamente anchas o robustas (Gona, Atapuerca y Jinnuishan), Carretero et al. (2004), Arsuaga et al. (1999); y Holliday (2012) sugieren que la reconstrucción de la pelvis de Nariokotome hecha en su inicio (Walker y Leakey 1993) podría contener artefactos (Carretero et al., 2004; Arsuaga et al., 1999).

En este contexto, el tamaño y la forma de la caja torácica de KNM-WT 15.000 son de gran relevancia para la resolución de esta cuestión. Esto es debido a que el tórax, que está estrechamente integrado con las cinturas escapular y pélvica, es un elemento clave de la forma del cuerpo.

2.4. Objetivos e hipótesis.

En este trabajo se estudia la morfología de las costillas mediante morfometría geométrica 3D de landmarks y semilandmarks para una eficaz cuantificación de la curvatura en 3D. Dentro del marco contextual planteado, se pretenden testar las siguientes hipótesis:

- El tamaño de las costillas de KNM-WT 15.000 se encuentra dentro del rango de variabilidad de humanos modernos, quedando fuera de Antropomorfos.
- La morfología de las costillas del fósil KNM-WT 15.000, analizadas en su conjunto, se encuentra más próxima a la los humanos modernos, quedando más alejada de Antropomorfos.
- La morfología de las costillas del fósil KNM-WT 15.000, analizadas por porciones torácicas (superior, media e inferior), está más próxima a la morfología de las costillas de humanos modernos actual que a la de Antropomorfos.

3. Material y Métodos.

3.1. Muestra analizada.

En primer lugar, moldes de alta calidad y definición de las costillas del individuo KNM-WT 15.000, adquiridos en el Kenya National Museum y alojados en el Laboratorio del Grupo de Paleoantropología del MNCN-CSIC, serán empleados como sujeto de estudio.

Con respecto al material torácico de comparación, los datos de humanos modernos provienen de Tomografías Axiales Computarizadas (TAC) digitales de 28 individuos, procedentes de diferentes regiones de Europa y Oriente próximo (Francia, Austria e Israel) cuyo rango de edad comprende la totalidad de la ontogenia humana (Tabla 1):

Individuo	Procedencia	Edad	Sexo	Especie
1	Austria	1 año	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
2	Austria	3 años	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
3	Austria	6 años	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
4	Austria	11 años	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
5	Austria	14 años	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
6	Austria	40 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
7	Austria	60 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
8	Austria	Adulto	Desconocido	<i>Homo sapiens</i>
9	Austria	62 años	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
10	Austria	27 años	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
11	Austria	59 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
12	Austria	6 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
13	Austria	7 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
14	Austria	8 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
15	Austria	10 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
16	Austria	3 semanas	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
17	Austria	7 meses	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
18	Austria	22 meses	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
19	Austria	4 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
20	Israel	15 años 7 m	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
21	Israel	3 años 10 m	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
22	Israel	5 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
23	Israel	10 años 5 m	Mujer	<i>Homo sapiens</i>
24	Israel	6 semanas	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
25	Israel	18 años	Hombre	<i>Homo sapiens</i>
26	France	1 mes	Desconocido	<i>Homo sapiens</i>
27	France	3 meses	Desconocido	<i>Homo sapiens</i>
28	France	5 meses	Desconocido	<i>Homo sapiens</i>

Tabla 1: Material de humanos modernos empleados en el presente estudio.

Por otra parte, los datos de individuos Antropomorfos provienen de TAC (individuos 1-6) y de escáneres de superficie (individuo 7) de especímenes adultos de diferentes especies y sexos. Los 5 primeros proceden de la base de datos del Kyoto University Primate Research Institute (KUPRI), el 6º procede del centro Zoológico de Tel Aviv (Israel) y el último de ellos ha sido escaneado en el Laboratorio de Morfometría Geométrica y Antropología Virtual del MNCN-CSIC (Madrid), mediante el 3D Scanner HD de la compañía Next Engine. Esto ha dado un número muestral total de 360 costillas en desconexión anatómica.

Individuo	Procedencia	Edad	Sexo	Especie
1	KUPRI	Adulto (46 años)	Macho	<i>Gorilla gorilla</i>
2	KUPRI	Adulto (34 años)	Hembra	<i>Pan troglodytes</i>
3	KUPRI	Adulto (32 años)	Macho	<i>Pan troglodytes</i>
4	KUPRI	Adulto (39 años)	Hembra	<i>Pan troglodytes</i>
5	KUPRI	Adulto (?)	Hembra	<i>Pongo pygmaeus</i>
6	Tel Aviv	Adulto (?)	Hembra	<i>Pan troglodytes</i>
7	MNCN	Adulto (?)	Hembra	<i>Gorilla gorilla</i>

Tabla 2: Material comparativo de Antropomorfos empleado en el presente estudio.

Hay que señalar que aunque la unidad de medición de este estudio es la costilla individual, la unidad biológica (individuo) a tratar es el hemi-tórax, que consiste en 10 costillas. Esto ha sido considerado importante para no introducir en el análisis la posible variación morfológica asociada a la asimetría bilateral.

3.2. Modelos virtuales en Paleoantropología.

La Antropología Virtual (Weber et al., 1998) es una poderosa metodología de investigación usada fundamentalmente en Paleontología Humana, que está basada en la creación y el estudio de imágenes tridimensionales de restos de homínidos, tanto fósiles como vivientes, en un entorno virtual.

Las principales técnicas empleadas provienen del campo de la Medicina Virtual (Radiología), donde se emplea el TAC como método de análisis clínico, sometiendo al paciente a un examen virtual a partir de datos generados en el escaneo del individuo. El fundamento físico de la TAC se basa en la extracción, mediante Rayos X, de cortes seriados de una estructura, produciéndose una absorción diferencial de dichos rayos en los diferentes tejidos de la muestra. Los cortes sucesivos serán registrados a través de un ordenador, donde se procederá al procesado de los cortes para la formación de una imagen virtual del objeto en 3D.

Estas técnicas, aplicadas en diversos estudios en el campo de la Paleoantropología (Rosas et al., 2007), son fundamentales ya que amplían y complementan las medidas clásicas

empleadas en Paleontología. Esto permite por ejemplo la obtención de medidas volumétricas o el análisis biomecánico (O'Higgins et al., 2011) de estructuras esqueléticas, así como la reconstrucción virtual de los fósiles (Gunz et al., 2009) o la creación de réplicas físicas (Bastir et al., 2010).

3.3. Morfometría Geométrica en 3D.

La Morfometría Geométrica (MG) se basa en la cuantificación de la forma de una estructura anatómica comprendida por sus aspectos geométricos. La forma es capturada mediante coordenadas de puntos anatómicos concretos (hitos o landmarks) en un espacio bidimensional o tridimensional (Bookstein, 1991), homólogas en todos los individuos de la muestra. Este método permite un análisis estadístico del tamaño y la forma por separado, así como la visualización de los resultados en configuraciones 2D o 3D.

3.3.1. Concepto de forma.

En Morfometría Geométrica, la morfología de un objeto se descompone en tamaño y forma, obteniéndose esta última tras realizar los procesos de rotación, traslación y escalado (Zelditch et al., 2004), de tal manera que las posiciones relativas entre los landmarks no varían, pero la posición absoluta sí lo hace (Fig. 5).

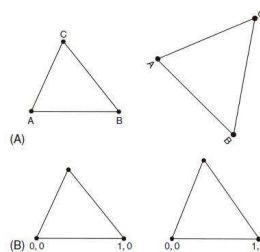


Figura 5: dos diferentes triángulos cuya forma se pretende analizar. A) Los dos triángulos en disposición inicial. B) Los dos triángulos tras la rotación, traslación y escalado. Extraído de Zelditch et al., 2004.

3.3.2. Concepto de tamaño.

El estimador de tamaño empleado en Morfometría Geométrica es el llamado Tamaño del Centroide (Fig. 6), que se define por la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado desde un grupo de landmarks al centroide que definen (Zelditch et al., 2004). Este centroide es resultante de la media de las coordenadas de todos los landmarks en los ejes X, Y y Z.

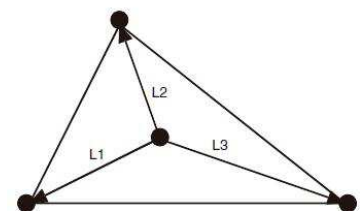


Figura 6: Representación del Tamaño del Centroide. Extraído de Zelditch et al., 2004

3.3.3. Concepto de landmark.

Los hitos o “landmarks”, son puntos anatómicos espaciales concretos definidos por coordenadas cartesianas en 2D o 3D, con denominaciones y localizaciones homólogas entre distintos individuos a estudiar (Fig. 7). A partir de estas coordenadas se puede definir la forma de un objeto a través de sus propiedades geométricas (Mitteroecker y Gunz., 2009).

Se definen tres diferentes tipos de landmarks, según su localización espacial (Zelditch et al., 2004):

- Landmark tipo I: punto que se encuentra en una estructura anatómica claramente discernible cuya homología de un individuo respecto a otro es respaldada por una sólida significación biológica, como la inserción de suturas craneanas o la inserción de una aleta.
- Landmark tipo II: punto que también se encuentra en una estructura específica, pero que no está tan claramente definida como en los landmarks del tipo I, como por ejemplo puntos de máxima curvatura, la cúspide de un diente o un punto extremo.
- Landmark tipo III: puntos que se encuentran a lo largo de un contorno, más subjetivos y contruidos geométricamente.
- Semilandmark: puntos no anatómicamente homólogos que se encuentran a lo largo de una curva o contorno. El interés por este tipo viene dado porque existen superficies o curvas en las que no se pueden localizar landmarks tradicionales, como es el caso de la curva de una cresta ilíaca o de las costillas.

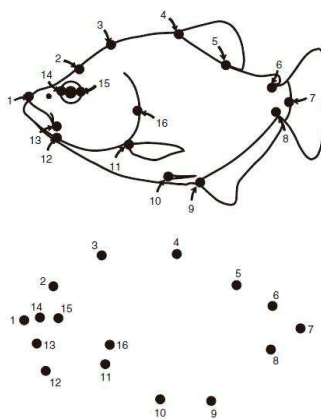


Figura 7: Colocación de 16 landmarks anatómicos en un ejemplar del género *Piranha*. Extraído de Zelditch et al., 2004.

3.3.4. Metodología para la obtención de “Sliding semilandmark”.

Esta metodología es empleada para la obtención de semilandmarks homólogos equidistantes entre sí que definen una estructura de curva o contorno a partir de semilandmarks tradicionales que no siguen el criterio de homología.

En primer lugar, la superficie de la estructura ósea torácica (costilla) fue segmentada con las técnicas de umbral de segmentación basada en el llamado enfoque “full width half maximum height” (Spoor et al., 1993). Nosotros usamos este protocolo en el software Amira 5 (www.vsg3d.com) y obtuvimos modelos tridimensionales razonablemente representativos de la estructura ósea en cuestión, los cuales fueron posteriormente post-procesados (limpieza, suavizado de contornos, rellenado de huecos, etc.) mediante el software Artec Studio (www.Artec3D.com).

Finalmente, los modelos tridimensionales fueron entonces importados al software Viewbox4 (www.dhal.com) para la digitalización (toma de coordenadas cartesianas) de los landmarks y semilandmarks a largo de la curva inferior de las costillas 1-10.

Debido a la incertidumbre en términos de su localización a lo largo de las costillas, los semilandmarks fueron entonces deslizados (“sliding”) a lo largo de su correspondiente curva con respecto a los landmarks fijos (tipo 1) de tal manera que se minimizase su energía de deformación (“bending energy”) con respecto a la configuración de los landmarks digitalizados en la costilla media de toda la muestra, cuya morfología había sido calculada previamente y la cual es usada como plantilla de digitalización o “template” (Fig. 8).

De esta forma, al ser los semilandmarks de todas las costillas de la muestra deslizados a partir de una misma plantilla reduciendo al máximo la energía de deformación, todos los semilandmarks se homologuearán al máximo, pudiendo ser comparados mediante la Superposición Generalizada de Procrustes (3.3.6).

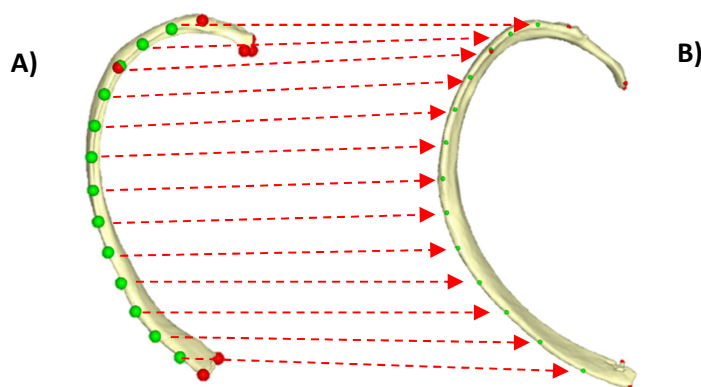


Figura 8: cálculo de los “sliding semilandmarks” en la estructura deseada (B) a partir de una plantilla de digitalización (A).

3.3.5. Estimación de datos perdidos.

Debido a la fragilidad de los elementos costales, en varios casos la estimación de datos perdidos (tanto en la parte esternal como en la vertebral) fue necesaria. Nosotros usamos dos programas de software diferentes para la estimación de los datos perdidos, ambos basados en la interpolación mediante la función del Thin Plate Spline (TPS) (Bookstein, 1989).

Esta función matemática de interpolación, prestada de ciencias de materiales, permite la obtención de datos perdidos en una estructura (incompleta) a partir de otra que es tomada como referencia (completa) (Fig. 9) y aprovecharse de la información espacial aportada mediante los semilandmarks.

Para la estimación de los datos perdidos en la porción esternal fue empleado el software Viewbox4, utilizando como referencia las coordenadas de la costilla media, previamente calculada.

Para la obtención de datos perdidos en la cabeza de la costilla, fue empleado el software Morpheus et al. (Slice, 1998), utilizando como referencia para la estimación la morfología de la costilla media correspondiente de toda la muestra (morfología de la media de las 1ª costillas para la obtención de datos perdidos en la cabeza de una 1ª costilla, y así sucesivamente). Las coordenadas de las costillas medias, para realizar la estimación de datos perdidos en las cabezas, fueron calculadas una por una y partiendo de la muestra completa de 360 costillas, a través del software MorphoJ.

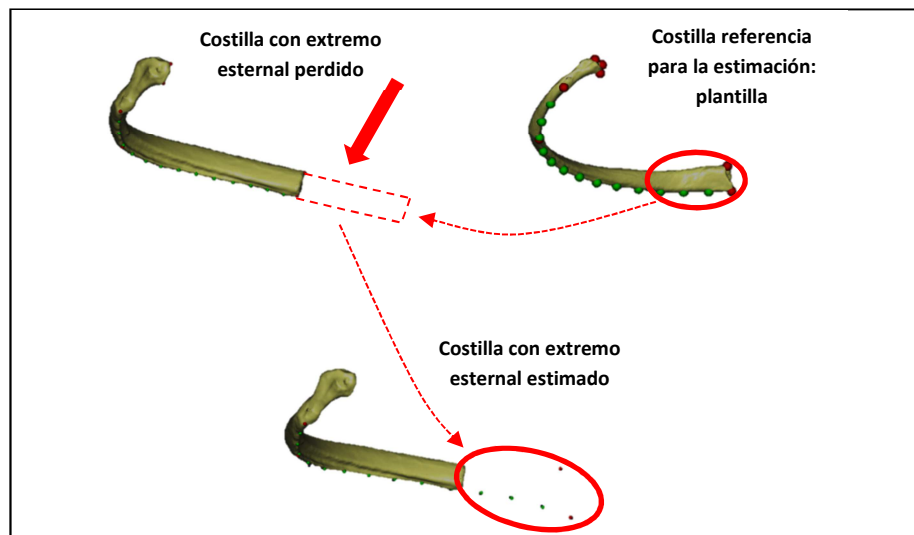


Figura 9: ejemplo de la estimación de datos perdidos mediante la metodología del Thin Plate Spline.

En el molde de KNM-WT 15.000 tuvieron que ser estimados los 3 landmarks de las cabezas costales de la 2ª, 4ª, 5ª, 6ª, 7ª, y 9ª costilla mediante la metodología del TPS.

3.3.6. Métodos de superposición de landmarks.

Para comparar un conjunto de configuraciones landmarks se aplican diferentes métodos de superposición que se diferencian únicamente en escalado (Fig. 10). Lo que se ha de hacer es trasladar éstas de modo que el centroide de todas ellas se encuentre en un mismo centro de coordenadas (0, 0, 0). Posteriormente se igualan los TC de cada configuración para eliminar el efecto del tamaño (escalado) y rotaríamos las configuraciones de modo que los landmarks homólogos estuvieran a las menores distancias posibles, siendo estas distancias denominadas Distancias Procrustes (Zelditch et al., 2004):

- Partial Procrustes Superimposition: se parte de un conjunto de configuraciones landmarks en las que se ha escalado el centroide a 1. Cuando hay más de dos configuraciones de landmarks la rotación es iterativa, es decir, se alinean todas las configuraciones a una superposición óptima en la que la distancia Procrustes es mínima y se calcula la media de estas (consenso), que se tomará como referencia. Una vez calculado el consenso, se vuelven a rotar las configuraciones para que las distancias al consenso sean mínimas y se vuelve a calcular de nuevo la media, de manera que sea ésta igual a la anteriormente calculada. Cuando esto ocurre se usa esta configuración como referencia, ya que es la que presenta menor media de las distancias.
- Full Procrustes Superimposition: En este caso, el TC será menor que 1, por lo que tendremos que re-escalar las configuraciones y minimizar de nuevo las distancias Procrustes.

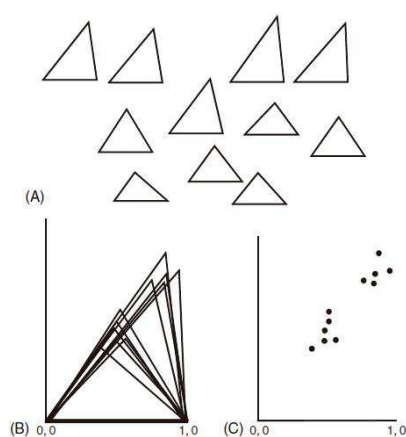


Figura 10: varios triángulos cuya forma se pretende analizar. A) Triángulos en disposición inicial. B) Superposición de los triángulos tras rotación, traslación y escalado. C) Visualización en un diagrama de puntos. Extraído de Zelditch et al., 2004.

3.3.7. Relación anatómica de los landmarks.

Los landmarks y semilandmarks empleados son homólogos (tras ser deslizados hacia la configuración de la costilla media, empleada como plantilla, véase 3.3.4) en todos los individuos estudiados y siguen las definiciones de Bastir et al. (2013). Se localizan siete landmarks tipo 1 y 13 semilandmarks en cada costilla (Fig. 11, Tabla 3).

Nº Landmark	Nombre	Definición	Tipo
1	SH	Punto superior de la cresta de la cabeza de la costilla.	1
2	MH	Punto medial de la cresta de la cabeza de la costilla.	1
3	IH	Punto superior de la cresta de la cabeza de la costilla.	1
4	TV	Punto de contacto del tubérculo costal con la apófisis transversa de la vértebra.	1
5	AC	Punto más inferior del <i>angulus costae</i> .	1
6	ICC	Punto más inferior de la unión costo-condral de la costilla al cartílago costal	1
7	SCC	Punto más superior de la unión costo-condral de la costilla al cartílago costal	1
8	SL1	Semilandmark 1 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
9	SL2	Semilandmark 2 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
10	SL3	Semilandmark 3 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
11	SL4	Semilandmark 4 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
12	SL5	Semilandmark 5 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
13	SL6	Semilandmark 6 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
14	SL7	Semilandmark 7 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
15	SL8	Semilandmark 8 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
16	SL9	Semilandmark 9 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
17	SL10	Semilandmark 10 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
18	SL11	Semilandmark 11 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
19	SL12	Semilandmark 12 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL
20	SL13	Semilandmark 13 de la curva que define el cuerpo de la costilla.	SL

Tabla 3: Patrón de localización de landmarks en cada una de las diez costillas de cada individuo estudiado.

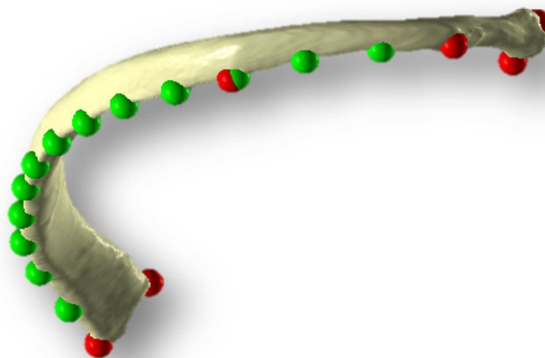


Figura 11: localización anatómica de los 20 landmarks en una costilla ejemplo.

Esta configuración ha dado un total de 200 puntos anatómicos por cada hemi-tórax (7200 en el total de la muestra pertenecientes a 36 hemi-tórax), los cuales recogen datos de morfología compleja tridimensional de la costilla.

3.3.8 Toma de datos.

La digitalización de los landmarks de la muestra, tanto de los individuos procedentes de tomografías computarizadas como de los procedentes de escáner de superficie, fue realizada en el laboratorio de Morfometría Geométrica 3D del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN).

El tratamiento digital de las imágenes (Tomografías Axiales Computarizadas) pertenecientes a los pacientes del Hospital de Innsbruck, así como la toma de los landmarks fue llevada a cabo mediante el software informático ViewBox 4.0 (www.Dhal.com), introduciendo las coordenadas de los landmarks resultantes en una tabla Excel para su posterior procesado.

3.3.9 Error de medición intra-observador.

El error intra-observador se ha realizado midiendo tres costillas en un número de cuatro series:

	Individuo	Procedencia	Número	Lado	Nº repeticiones	Toma de Landmark
Costilla	14 años	Innsbruck	6ª	Izq.	4	ViewBox 4.0
Costilla	3 meses	MNCN	6ª	Izq.	4	ViewBox 4.0
Costilla	Adulto Inspiración	Innsbruck	6ª	Dcha.	4	ViewBox 4.0

Tabla 4: descripción de los individuos empleados en la medición del error intra-observador.

El análisis del error típico de medición en el tamaño (TC), se hizo mediante el software de análisis estadístico SPSS 15.0., obteniendo unos resultados de 0,41 para la primera costilla, un resultado de 0,01 para la segunda y de 0,11 para la tercera.

Para realizar el análisis de medición del error morfológico se comparó la distancia Procrustes de cada repetición con la del resto de los individuos. En una medición aceptable, la distancia entre las mediciones de una misma costilla habría de ser menor que entre las distancias de las diferentes costillas.

Para efectuar esta valoración se hizo una clasificación, mediante SPSS 15.0., de conglomerados jerárquicos mediante el método de agrupación del vecino más próximo y tomando como medida la distancia euclídea al cuadrado.

El resultado del dendrograma fue el siguiente (figura 12):

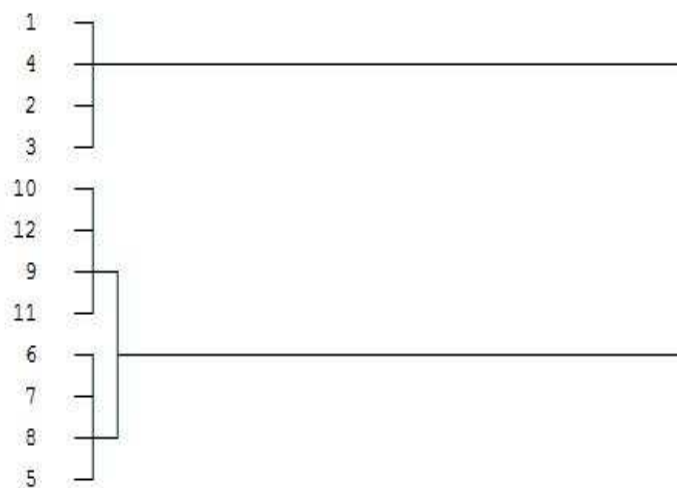


Figura 12: dendrograma de las distancias euclídeas al cuadrado de las 12 mediciones.

Se aprecia una clara separación de las mediciones intra-grupos, frente a las mediciones inter-grupos, siendo: 1-4 las mediciones de la forma de la primera costilla, 5-8 las mediciones de la segunda costilla y 9-12 las mediciones para la tercera costilla.

3.4 Análisis estadístico.

Tanto para el análisis del tamaño como de la forma de las costillas de KNM-WT 15.000, se ha dividido la muestra comparativa de referencia de *Homo sapiens* en tres grupos de edad, atendiendo a diferentes fases de modificación de la forma torácica a lo largo de la ontogenia humana (Openshaw et al., 1984; Bastir et al., 2013):

- Grupo 1 (G1): 0 – 2 años.
- Grupo 2 (G2): 2 – 14 años.
- Grupo 3 (G3): 14 años en adelante.

3.4.1 Análisis del tamaño: Kolmogorov-Smirnov y Kruskal – Wallis.

La normalidad de la distribución de los treinta y seis hemi-tórax de los individuos de la muestra para la variable TC (Tamaño del Centroide), se evalúa mediante el test estadístico de Kolmogorov-Smirnov (Sokal et al., 1998) con una significación de 0,05.

Una vez contrastada la hipótesis de normalidad, se procederá a realizar un análisis mediante el test de Kruskal-Wallis (Sokal et al., 1998) para observar si existen diferencias estadísticas entre la media del TC de los distintos grupos de la muestra y el individuo *Homo ergaster*. También se calcularán los intervalos de confianza del TC para los diferentes grupos de *Homo sapiens* y de Antropomorfos para observar dónde cabe encuadrar el TC de las costillas del KNM-WT 15.000.

Todos los análisis mencionados, se realizarán mediante el software IBM SPSS 15.0 de las aulas de informática del edificio de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Madrid.

3.4.2 Análisis de Componentes Principales (ACP).

Tras estudiar el tamaño, será necesario realizar un Análisis de Componentes Principales (Zelditch et al., 2004) de la morfología de todas las costillas de la muestra, a fin de observar y explorar la distribución de la muestra y en concreto, de las diferencias morfológicas entre humanos modernos de los diferentes grupos, los Antropomorfos y el KNM-WT 15.000.

Esta técnica estadística es utilizada para reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos, de manera que los datos se sitúan en un nuevo sistema de coordenadas en el que la mayor varianza del mayor conjunto de datos posibles está recogida en el eje X (Primer Componente Principal), la segunda mayor varianza del mayor conjunto de datos posibles en el eje Y (Segundo Componente Principal), y así sucesivamente.

La gran ventaja que observamos en el ACP en Morfometría Geométrica es que cada punto mostrado en el sub-morfoespacio de los componentes principales corresponde a una configuración de landmarks ("shape"). De esta forma podemos visualizar, a través de la variación de los componentes principales, qué características (geométricas = morfológicas) del conjunto de datos contribuyen más a su varianza y qué elementos morfológicos son los más susceptibles a sufrir variaciones.

El análisis será llevado a cabo con el software MorphoJ, versión 1.03c (Klingenberg, 2011). Posteriormente se procederá a la visualización de las principales diferencias morfológicas explicadas por los componentes principales. La visualización se realizará exportando las coordenadas deseadas mediante el software MorphoJ y deformando la superficie de una costilla (adecuada para cada visualización) mediante el software Amira 5.

3.4.3 Análisis de Variables Canónicas (AVC).

El Análisis de Variables Canónicas (AVC), forma parte de las técnicas empleadas para clasificar o explicar clasificaciones de individuos pertenecientes a diferentes grupos o poblaciones, caracterizados por cierto número de variables numéricas o nominales.

El AVC permite estudiar la estructura de varios grupos de individuos con respecto a un conjunto de variables observadas, proyectando el espacio euclídeo generalizado en un espacio euclídeo. La condición que se impone es que la separación entre los distintos grupos sea máxima, con respecto a la variabilidad dentro de los grupos.

En nuestro caso el análisis será realizado en 4 niveles debido a que se ha observado que el tórax, a pesar de ser una unidad morfológica, está conformado por diferentes subunidades morfo-funcionales que se integran con otras subunidades sistémicas. De este modo, el tórax superior se integra con el sistema cráneo-facial a través del sistema respiratorio y el tórax inferior con el sistema pélvico a través del aparato locomotor y la musculatura toraco-abdominal (Bastir et al., 2013). Por ello se realizará un AVC a nivel de tórax completo, de tórax superior (costillas 1, 2 y 3), de tórax medio (costillas 4, 5, 6, y 7) y de tórax inferior (costillas 8, 9 y 10).

4. Resultados.

4.1. Análisis del tamaño.

En el análisis del tamaño de la muestra se ha realizado en primer lugar un test de Kolmogorov-Smirnoff para determinar la normalidad de la muestra, habiendo obtenido evidencia estadística para rechazar la hipótesis de normalidad de la muestra ($p = 0,04$; $Z = 1,43$; $\alpha = 0,05$).

Una vez realizado este análisis, se procedió a realizar intervalos de confianza para la media de los diferentes grupos a fin de observar dónde se sitúa la media del TC del KNM-WT 15.000, habiendo obtenido los siguientes resultados (Tabla 5).

	Media	Int. 95% Inferior	Int. 95% Superior
<i>Homo sapiens</i> G1	114,09	105,59	122,59
<i>Homo sapiens</i> G2	224,54	213,07	236,00
<i>Homo sapiens</i> G3	330,64	315,24	346,05
Antropomorfos	296,68	273,80	319,56
<i>Homo ergaster</i>	282,25	228,28	336,21

Tabla 5: intervalos de confianza para evaluar las diferencias en el tamaño inter-grupos de la muestra estudiada.

Como se puede apreciar, la media del TC de las costillas del *Homo ergaster* KNM-WT 15.000 se encuentra dentro del intervalo de confianza de los Antropomorfos, encontrándose fuera del rango de confianza del resto de grupos.

4.2. Análisis de la forma.

4.2.1. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las costillas del tórax completo.

El ACP resultante tras la realización del Análisis Generalizado de Procrustes de los 20 landmarks de las 360 costillas estudiadas, ha arrojado que toda la variabilidad de la muestra quedaría recogida por 50 componentes principales, aunque los Componentes Principales 1-4 explican ya más del 90% de la variabilidad de la muestra (tabla 6).

Componente Principal	% Varianza	% Acumulativo
1	63,17	63,17
2	18,51	81,68
3	5,71	87,39
4	4,52	91,91
5 – 50	4,97	100,00

Tabla 6: porcentaje de la varianza de la muestra explicada por cada componente principal.

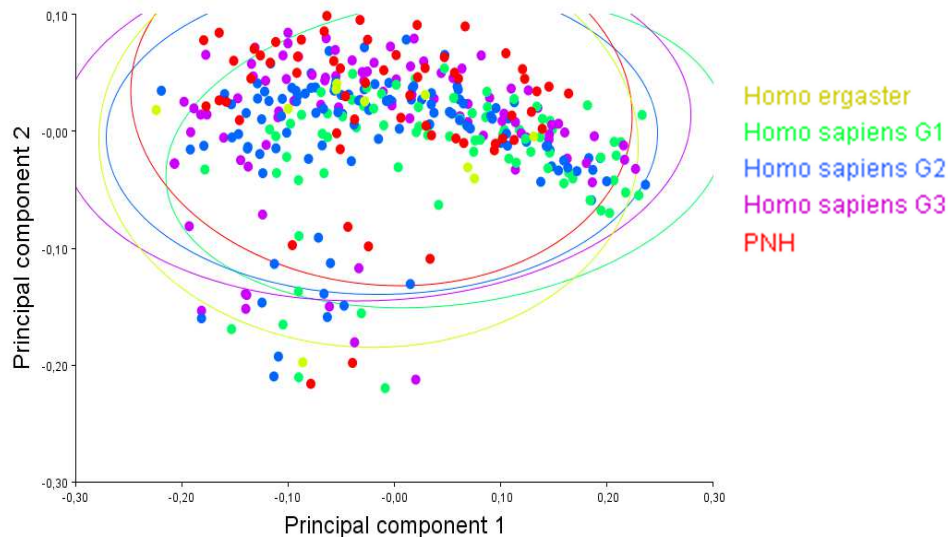


Figura 13: gráfico de puntos que muestra la relación de los diferentes individuos estudiados en el CP 1 frente al CP 2.

A pesar de ello, se ha observado que la mayor diferenciación entre los distintos grupos estudiados se ve reflejada en CP1 y CP2 (Fig. 13), por lo que se procederá al análisis en detalle de lo que cada uno de estos está explicando.

El **CP1** refleja la secuenciación 2ª-10ª de las costillas, ya que los individuos de la izquierda del diagrama corresponden a costillas 2ª, cuyo número va aumentando secuencialmente hasta llegar a la parte derecha donde nos encontramos con costillas 10ª.

La diferencia morfológica entre los valores negativos (similares a costillas 2ª) y positivos (similares a costillas 10ª) de este CP se resumen en los siguientes puntos (Fig. 14):

- Mayor distancia entre cabeza y ángulo costal en valores negativos frente a positivos.
- Mayor curvatura en vista superior de la costilla en valores negativos frente a positivos.
- Menor torsión en dirección superior del eje que definido por el cuello de la costilla en valores negativos frente a positivos.



Figura 14: representación gráfica de las diferencias morfológicas entre los valores negativos (izquierda) y positivos (derecha) del Componente Principal 1.

Con respecto al **CP2**, este fundamentalmente muestra dos grupos: un grupo con las primeras costillas en los valores negativos del CP y otro gran grupo con el resto de costillas en los valores positivos de ese CP (Fig. 15).



Figura 15: representación gráfica de las diferencias morfológicas entre los valores negativos (izquierda) y positivos (derecha) del Componente Principal 2.

Pero lo más importante de este CP, además de lo ya mencionado, es que polariza a los Antropomorfos frente al resto de la muestra. Los Antropomorfos se sitúan más hacia los valores positivos del CP que el resto, y esto morfológicamente vendría a traducirse en una menor distancia entre el tubérculo costal y la cabeza en Antropomorfos, es decir, un cuello de la costilla más corto y una menor distancia entre el tubérculo costal y el ángulo costal (Fig. 16).

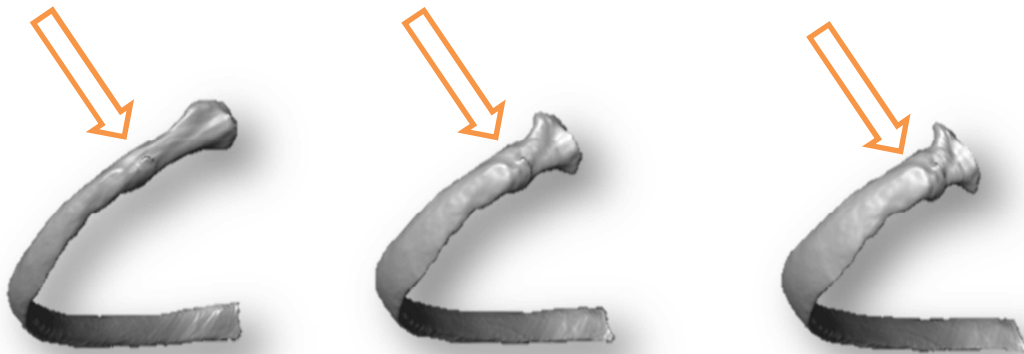


Figura 16: detalle de la variación morfológica observada en el cuello de la costilla entre los valores más negativos (izquierda) y más positivos (derecha) del Componente Principal 2, donde los Antropomorfos se sitúan hacia estos últimos.

4.2.2 Análisis de Variables Canónicas (AVC) de las costillas del tórax completo.

Por su parte, el AVC resultante tras la realización del Análisis Generalizado de Procrustes de los 20 landmarks de las 360 costillas estudiadas, ha arrojado que la variabilidad de la muestra quedaría recogida por 4 variables canónicas, las cuales explican el 100% de la variabilidad de la muestra (tabla 7).

Variable Canónica	% Varianza	% Acumulativo
1	54,81	54,81
2	20,33	75,14
3	16,47	91,61
4	8,39	100,00

Tabla 7: porcentaje de la varianza de la muestra explicada por cada variable canónica.

A pesar de ello, se ha observado que la polarización entre los distintos grupos estudiados se ve reflejada en VC1 y VC2 (Fig. 17), por lo que se procederá al análisis en detalle de lo que cada uno de estos está explicando. Es importante señalar, que con esto se estará atendiendo al 75% de la variabilidad morfológica exhibida por la muestra.

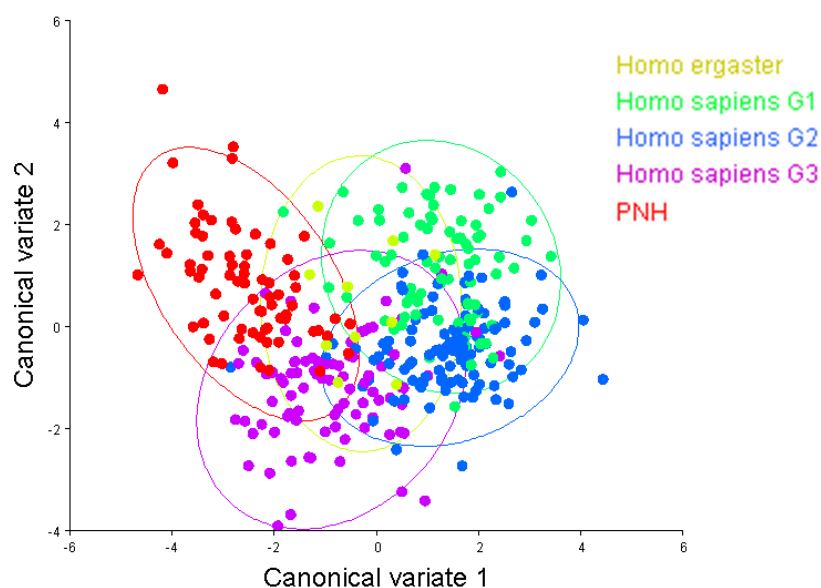


Figura 17: gráfico de puntos que muestra la relación de los diferentes individuos estudiados en la VC1 frente a la VC2.

La **VC1**, en primer lugar, polariza los diferentes grupos, situando en los valores positivos del diagrama a los G1 y G2, en los valores centrales a los G3 y en los valores más negativos a los Antropomorfos (figura 17). Es interesante resaltar que el KNM-WT en la parte central del diagrama en lo que se refiere a esta VC.

La diferencia morfológica entre los valores negativos (Antropomorfos) y positivos (G1 y G2) de esta VC son muy similares a los mostrados en el CP 2 y pueden resumirse en los siguientes puntos (Figs. 18 y 19):

- Eje más rectilíneo y mayor angulación cabeza-tubérculo costal en los valores negativos (Antropomorfos) frente a los positivos (G1 y G2) (Fig. 18).
- Menor distancia entre el tubérculo costal y la cabeza en Antropomorfos (un cuello de la costilla más corto) y una menor distancia entre el tubérculo costal y el ángulo costal (Fig. 19).

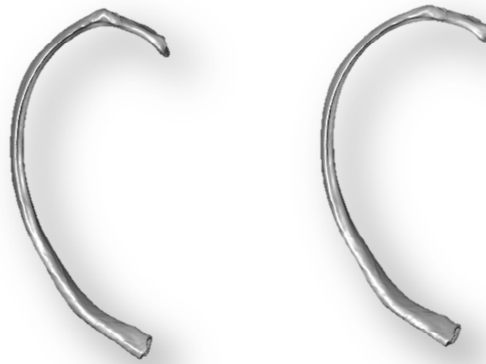


Figura 18: representación gráfica de las diferencias morfológicas entre los valores negativos (izquierda) y positivos (derecha) del Variable Canónica 1.

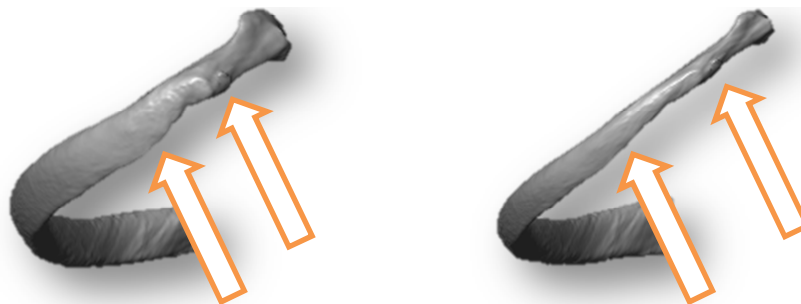


Figura 19: detalle de la variación morfológica observada en el cuello de la costilla entre los valores más negativos (izquierda) y más positivos (derecha) de la Variable Canónica 1, donde los Antropomorfos vendrían a situarse hacia los primeros.

La **VC2** por su parte, polariza dos grupos, situando en los valores negativos a los juveniles de *Homo sapiens* (G1, G2 y G3, por ese orden) y a los Antropomorfos. Es interesante resaltar que el KNM-WT se encuentra situado hacia los valores negativos. Por ello, cabe señalar que existe una señal de ontogenia en lo que se refiere a variabilidad intra-específica, e interespecificidad *sensu stricto*.

Centrándonos en los análisis estadísticos del AVC, y dejando de lado la variación morfológica, nuestros datos reflejan a través de las distancias de Mahalanobis entre grupos, que la morfología de las costillas de KNM-WT, a nivel general, se encuentran más cerca de los individuos G2 (*Homo sapiens* juvenil), siendo todos los resultados estadísticamente significativos a nivel de significación del 95% (tabla 8).

	Antropomorfos	<i>Homo ergaster</i>	<i>Homo sapiens</i> G1	<i>Homo sapiens</i> G2
<i>Homo ergaster</i>	3,90			
<i>Homo sapiens</i> G1	4,06	3,90		
<i>Homo sapiens</i> G2	4,20	3,62	2,23	
<i>Homo sapiens</i> G3	2,92	3,81	3,22	2,86

Tabla 8: distancias de Mahalanobis entre los diferentes grupos estudiados en el AVC a nivel de tórax completo.

Una vez observadas las afinidades en la morfología torácica general, se pasará a “diseccionar” (estadísticamente), región por región, para identificar las principales diferencias inter-grupos: en primer lugar la zona torácica superior (costillas 1-3), en segundo lugar la media (costillas 4-7) y por último la zona inferior (costillas 8-10), todo ello evaluado también mediante un Análisis de Variables Canónicas.

4.2.3 Análisis de Variables Canónicas (AVC) de las costillas en tres niveles: superior, medio e inferior.

- Tórax superior.

	Antropomorfos	<i>Homo ergaster</i>	<i>Homo sapiens</i> G1	<i>Homo sapiens</i> G2
<i>Homo ergaster</i>	9,76			
<i>Homo sapiens</i> G1	7,34	8,57		
<i>Homo sapiens</i> G2	7,44	8,41	5,03	
<i>Homo sapiens</i> G3	6,10	8,10	5,12	4,55

Tabla 9: distancias de Mahalanobis entre los diferentes grupos estudiados en el AVC a nivel de tórax superior.

Podemos observar que a nivel del tórax superior y con una confianza del 95%, la morfología de las costillas del *Homo ergaster* KNM-WT 15.000, es más semejante a los individuos del grupo G3.

- Tórax medio.

	Antropomorfos	<i>Homo ergaster</i>	<i>Homo sapiens</i> G1	<i>Homo sapiens</i> G2
<i>Homo ergaster</i>	8,22			
<i>Homo sapiens</i> G1	6,57	9,13		
<i>Homo sapiens</i> G2	5,47	8,21	4,56	
<i>Homo sapiens</i> G3	5,05	8,60	6,04	4,97

Tabla 10: distancias de Mahalanobis entre los diferentes grupos estudiados en el AVC a nivel de tórax medio.

Con respecto a la morfología del tórax medio, podemos afirmar con una confianza del 95%, que la morfología de las costillas de KNM-WT 15.000, es más semejante a los individuos del grupo G2.

- Tórax inferior.

	Antropomorfos	<i>Homo ergaster</i>	<i>Homo sapiens</i> G1	<i>Homo sapiens</i> G2
<i>Homo ergaster</i>	12,11			
<i>Homo sapiens</i> G1	7,30	12,25		
<i>Homo sapiens</i> G2	6,65	11,41	3,98	
<i>Homo sapiens</i> G3	5,99	10,89	5,07	4,47

Tabla 11: distancias de Mahalanobis entre los diferentes grupos estudiados en el AVC a nivel de tórax inferior.

Por último, con respecto a la morfología del tórax inferior, podemos observar con una confianza del 95% también, que la morfología de las costillas del individuo en estudio, es más semejante a los individuos del grupo G3.

A modo de síntesis observamos a todos los niveles torácicos y con una confianza del 95%, que la morfología de las costillas del *Homo ergaster* KNM-WT 15.000, es más semejante a los individuos del grupo G2 (tórax medio) y G3 (tórax superior e inferior), quedando alejada de Antropomorfos y de *Homo sapiens* del grupo G1.

5. Discusión.

5.1. Tamaño del tórax de KNM-WT 15.000.

Nuestros datos han arrojado que el tamaño del tórax del *Homo ergaster* en estudio, evaluado a partir del CS medio de sus 10 costillas ($CS_{\text{medio}} = 282,25$), está más próximo al grupo de los Antropomorfos que al resto de grupos de *Homo sapiens*. Esto puede ser debido a que los individuos de *Homo sapiens* a los que podría aproximarse más (según la edad estimada por Walker y Leakey, 1993) están incluidos en el grupo G2, con individuos de 2 – 14 años.

Esta agrupación, es ventajosa a la hora de evaluar la maduración ontogenética de la morfología torácica (en términos de configuración, “shape”) (Openshaw et al., 1984; Bastir et al., 2013). Sin embargo, para el análisis de tamaño no lo es ya que durante este intervalo el existe un gran rango ontogenético de tamaño (Bastir et al., 2013). De hecho es importante resaltar que, sin tener en cuenta las agrupaciones establecidas, los individuos cuyo tamaño más se aproxima a la media del KNM-WT 15.000 son el TX004 ($CS_{\text{medio}} = 261,96$) y el TX005 ($CS_{\text{medio}} = 285,05$), de 11 y 14 años respectivamente. Esto también encaja con lo propuesto por Walker y Leakey en 1993, dónde daban al niño de Nariokotome una edad aproximada de 11 o 12 años.

Entonces y con lo que respecta al tamaño, evaluado a partir del Tamaño del Centroide, aquí se muestran las dos posibilidades que nuestros datos han ofrecido:

- Si aceptamos que el tamaño de la caja torácica de KNM-WT 15.000 está dentro de la variabilidad exhibida por los Antropomorfos, esto solo podría estar ligado a una forma corporal o biotipo aún arcaico o ancho, con una pelvis también ancha (Arsuaga et al., 1999; Carretero et al., 2004).
- Si aceptamos por el contrario que el tamaño de dicho individuo puede encuadrarse entre los individuos adolescentes de *Homo sapiens* estudiados, de 11 y 14 años respectivamente, esto solo podría ser vinculado a la posesión de un biotipo más moderno (García-Martínez et al., 2012; Jellema et al., 1993).

Para finalmente aceptar o rechazar una de estas dos posibilidades hemos obligatoriamente de estudiar la morfología torácica. Si vemos que ésta se aproxima más a la de Antropomorfos, entonces el tamaño lógicamente también habría de ser de este tipo, aceptando la primera hipótesis arriba planteada; de ser al contrario aceptaremos la segunda.

5.2. Forma del tórax de KNM-WT 15.000.

5.2.1. Morfología del tórax completo.

Nuestros resultados muestran que la morfología torácica general del individuo en estudio, evaluado a partir de la morfología de sus costillas en disociación anatómica, se aproxima más a los individuos del grupo G2 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 3,62$), de entre 2 y 14 años. De ello se deduce que, aunque tendría una morfología relativamente moderna, aún no tendría la morfología definitiva de un *Homo sapiens* adulto, hecho que cuadra con la hipótesis del biotipo moderno propuesta por Walker y Leakey en el 1993.

Es interesante resaltar también que el segundo grupo más afín morfológicamente al KNM-WT 15.000 es el G3 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 3,81$), al que pertenecen los *Homo sapiens* adultos, quedando igual de separados morfológicamente del individuo de estudio, tanto los Antropomorfos como el G1 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 3,90$).

Como se puede apreciar (Fig. 20) la morfología de las costillas del *Homo ergaster* KNM-WT 15.000, evaluado a través de la forma de su costilla media, es más semejante a la de los Grupos G2 y G3, hecho que se confirma con los datos estadísticos del AVC.



Figura 20: comparación morfológica de la costilla media de los grupos estudiados; en color gris KNM-WT 15.000 y en color rojo los grupos con los que se compara. De izquierda a derecha KNM-WT 15.000 se compara con: Antropomorfos, *Homo sapiens* G1, G2 y G3.

Pero una vez observado que las afinidades morfológicas a nivel de tórax completo son las mostradas, queremos profundizar y ver en qué parte del tórax es dónde se encuentran dichas similitudes. Esto es de gran relevancia en el contexto presentado debido a motivos tanto estrictamente biológicos como arqueológicos:

- Biológicos: recientes estudios han probado (Bastir et al., 2013) que las diferentes porciones del tórax poseen diferentes vectores de crecimiento. Esto significa que su relación forma vs. tamaño no se modifica de la misma manera en todos los niveles torácicos, lo cual puede reflejar la vinculación de cada porción torácica con otros sistemas corporales (tórax superior con sistema cráneo-facial vía aparato respiratorio y tórax inferior con sistema pélvico vía los aparatos digestivo y locomotor), como ya se ha comenzado a ver

en otros estudios realizados (Jellema et al., 1993; Bastir, 2008; Holliday, 2012; Bastir et al., 2013).

- Arqueológicos: debido a la fragilidad del material óseo torácico, en los yacimientos arqueológicos es muy frecuente encontrar las costillas en total disociación anatómica y o fragmentadas (fundamentalmente las cabezas costales o los extremos distales). Por ello la correcta secuenciación de las costillas es en ocasiones complicada ya que los elementos más diagnósticos, las cabezas costales (Mann, 1993; Dudar, 1993), están en muchas ocasiones ausentes. A pesar de ello, puede ser relativamente sencillo, identificar qué costillas son superiores, cuáles son medias, y cuáles son inferiores.

Debido a estos motivos, además del análisis de las costillas del tórax en su conjunto, se ha creído necesario realizar también un estudio de las costillas a diferentes niveles torácicos:

- Superior (costillas 1, 2 y 3).
- Medio (costillas 4, 5, 6 y 7).
- Inferior (costillas 8, 9 y 10).

5.2.2. Morfología del tórax superior.

Nuestros resultados muestran que las costillas 1-3 del Niño de Nariokotome, poseerían una morfología más similar a los *Homo sapiens* del grupo G3 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 8,10$). Además, también es interesante resaltar que el grupo de individuos que se encuentra a una mayor distancia son los Antropomorfos ($D_{\text{Mahalanobis}} = 9,76$) con gran diferencia. Como se puede apreciar (Fig. 21), la costilla media 1-3 del KNM-WT 15.000 tiene más similitudes morfológicas con los grupos G2 y G3 de *Homo sapiens*, quedando claramente más alejado en términos morfológicos de los individuos del grupo Antropomorfos.



Figura 21: comparación morfológica de la costilla 1-3 media de los grupos estudiados; en color gris KNM-WT 15.000 y en color rojo los grupos con los que se compara. De izquierda a derecha KNM-WT 15.000 se compara con: Antropomorfos, *Homo sapiens* G1, G2 y G3.

5.2.3. Morfología del tórax medio.

Nuestros resultados muestran que las costillas 4-7 del Niño de Nariokotome, posean una morfología más similar a los *Homo sapiens* del grupo G2 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 8,21$), siendo interesante resaltar que el grupo de individuos que se encuentra a una mayor distancia son los *Homo sapiens* del Grupo G1 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 9,13$) con gran diferencia.



Figura 22: comparación morfológica de la costilla 4-7 media de los grupos estudiados; en color gris KNM-WT 15.000 y en color rojo los grupos con los que se compara. De izquierda a derecha KNM-WT 15.000 se compara con: Antropomorfos, *Homo sapiens* G1, G2 y G3.

Es interesante resaltar en este caso que, como se puede apreciar (Fig. 22), las diferencias o similitudes morfológicas en el caso del tórax medio no son tan evidentes como en el caso del tórax superior o inferior, aunque sí es cierto que las diferencias entre KNM-WT y los individuos del grupo G1 son las más evidentes. Esta ausencia de diferencias o similitudes puede ser debida a que el tórax medio no se encuentra bajo tanta presión selectiva como el tórax superior o el inferior, que se encuentran ligados al sistema locomotor (tórax inferior por su ligación con la pelvis) y respiratorio (tórax superior por su ligación con el sistema respiratorio cráneo-facial).

5.2.4. Morfología del tórax inferior.

Nuestros resultados muestran que las costillas 8-10 del Niño de Nariokotome, poseen una morfología más similar a los *Homo sapiens* del grupo G3 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 10,89$). Además, también es interesante resaltar que el grupo de individuos que se encuentra a una mayor distancia son los Antropomorfos ($D_{\text{Mahalanobis}} = 12,25$) con gran diferencia.



Figura 23: comparación morfológica de la costilla 8-10 media de los grupos estudiados; en color gris KNM-WT 15.000 y en color rojo los grupos con los que se compara. De izquierda a derecha KNM-WT 15.000 se compara con: Antropomorfos, *Homo sapiens* G1, G2 y G3.

Como se puede apreciar (Fig. 23), la costilla media 8-10 del KNM-WT 15.000 tiene más similitudes morfológicas con los grupos G2 y G3 de *Homo sapiens*, aunque como se aprecia en la imagen la curvatura de esta es considerablemente mayor que en el resto de grupos de la muestra. Además, las distancias de Mahalanobis entre él y el resto de grupos a este nivel, son más elevadas con respecto al resto de porciones torácicas.

5.3. Vinculación del tórax con el biotipo corporal.

Cuándo, evolutivamente, surgió el biotipo humano actual o moderno es una pregunta de principal importancia en el marco de la Paleoantropología. Sin embargo la respuesta a ésta ha resultado tener complicada solución debido al escaso número de restos post-craneales de más de 2 m.a. de antigüedad que presenta el registro fósil. Hay que señalar que los individuos de esa cronología más completos a nivel de post-cráneo han sido los fósiles ya clásicos de *A. afarensis* conocidos como AL-288 o “Lucy” (Johanson et al, 1982) y el KSD-VP-1/1 o “Big man” (Haile-Selassie, et al., 2010) o el recientemente descrito *A. sediba* (Berger et al., 2010).

Contando con esta información, la mayoría de la comunidad científica mantiene el consenso de que el biotipo moderno (con variaciones hasta llegar a la morfología plenamente moderna actual) surgió con la aparición de la especie *Homo ergaster* (u *Homo erectus* africano) en África del este hace unos 2 millones de años aproximadamente (Jellema et al., 1993; García-Martínez et al., 2012; Ruff, 1991). A pesar de ello, hay autores que atribuyen un origen más tardío a la aparición de este biotipo (Carretero et al 2004; Gómez-Olivencia et al., 2009; Arsuaga et al., 1999; Holliday, 2012).

En este contexto, el tamaño y forma de la caja torácica de KNM-WT 15.000 adquiere una relevancia fundamental debido a que el tórax está estrechamente integrado con el hombro y la cintura pélvica, siendo un elemento clave que define la morfología corporal o biotipo.

Por un lado, nuestros resultados a nivel de caja torácica completa sugieren que la morfología de éste sería cercana a la de un sub-adulto o adulto actual (lejos del biotipo arcaico propio de los chimpancés), pero aún diferente al biotipo plenamente moderno, ya que las distancias de Mahalanobis son relativamente elevadas.

Es importante señalar que, al diseccionar la morfología del tórax en porciones, observamos que las mayores distancias de Mahalanobis entre KNM-WT 15.000 y el resto de

grupos se observan en el tórax inferior, donde vemos que el eje de la costilla de éste es más curvado en vista superior que en el resto de grupos.

Este hecho podría tener relación con lo que ya apuntan otros autores (Carretero et al., 2004; Gómez-Olivencia et al., 2009; Arsuaga et al., 1999; Haeusler et al., 2011; Holliday, 2012) en relación a que la pelvis del Niño de Nariokotome, podría ser más robusta de lo propuesto en primera instancia por Walker y Leakey en 1993.

En este trabajo proponemos que el biotipo de KNM-WT 15.000 está más cercano al biotipo de *Homo sapiens* modernos que al arcaico (presente en chimpancés y probablemente en *Australopithecus*). Sin embargo, el resultado del análisis del tórax inferior (Fig. 24) indica una mayor anchura en esta región central del cuerpo, que en los *H. sapiens* de esta muestra.

La observación de que la morfología del tórax superior se encuentra muy próxima a *Homo sapiens* modernos, mientras que la curvatura medio-lateral que presenta en el tórax inferior con respecto al resto de grupos es especialmente acusada (Fig. 24), encajaría con un modelo de evolución en mosaico (Holliday, 2012; Schmid et al., 2013).

En este contexto, otros fósiles torácicos como los de *Australopithecus* o los homínidos de Dmanisi (Lordkipanidze et al., 2007), de 1,8 m.a. hallados en Georgia y atribuidos a *H. georgicus*, podrían arrojar algo de luz a esta cuestión aportando información de principal interés.



Figura 24: comparación de la anchura medio-lateral del tórax inferior, evaluado a partir de la costilla inferior media, del tórax de KNM-WT 15.000 (gris) frente a los grupos más semejantes (rojo) en distancias de Mahalanobis. A la izquierda se compara con *Homo sapiens* G2 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 11,41$) y a la derecha frente G3 ($D_{\text{Mahalanobis}} = 10,89$).

5.4. Perspectivas de futuro.

Una vez mostrado lo anterior, futuros pasos en el estudio de la variabilidad torácica, vinculada a la aparición del biotipo moderno humano, han de ser encaminados hacia:

- Analizar las afinidades de Nariokotome con datos originales (Tomografías Computarizadas), realizando un análisis detallado costilla por costilla, con especial atención a la reconstrucción de datos perdidos.
- Obtención de datos de costillas de más de 2 m.a., como las de *A. afarensis* (KSD-VP-1/1 y AL-288), *A. sediba* u *Homo georgicus*. De este modo se observará si el biotipo torácico moderno de la porción superior, presente ya en KNM-WT 15.000, pudiera haber surgido con anterioridad.
- Obtención de datos morfológicos de la cintura pélvica de individuos de todas las cronologías para observar la correlación con datos obtenidos para el tórax. De esta forma se podría testar cuantitativamente, por ejemplo, la hipótesis de Jellema et al. (1993) sobre la integración morfológica entre tórax inferior y pelvis.
- Aumentar la muestra de comparación en humanos modernos, especialmente representando la posible variación morfológica eco-geográfica de individuos de climas cálidos o áridos, de donde procede el Niño de Nariokotome.

6. Conclusiones.

Finalmente a modo de conclusión, los resultados obtenidos a través de este estudio apoyan las siguientes conclusiones:

1. Los datos obtenidos acerca de la morfología del tórax de KNM-WT 15.000 apoyan una hipótesis de evolución en mosaico (Holliday, 2012; Schmid, 2013): una parte superior con tendencias muy modernas (similar a *Homo sapiens* actuales) y una parte inferior a medio camino entre la forma arcaica y moderna, que encajaría con una pelvis ancha o robusta (apoyando la hipótesis de Carretero et al., 2004; Gómez-Olivencia et al., 2009; Arsuaga et al., 1999; Holliday, 2012).
2. Esto implica que a lo largo de la historia evolutiva del ser humano se han dado como mínimo tres biotipos: arcaico (similar a chimpancés y probablemente

Australopithecus), semi-moderno (similar a *Homo ergaster* y probablemente otros *Homo* arcaicos como *heidelbergensis*) y moderno (*Homo sapiens*).

3. Consecuentemente, el origen del biotipo moderno esbelto, (cilindro corporal propuesto por Ruff en el 1991), se podría retrasar hacia la aparición de humanos modernos.
4. La configuración moderna del tórax superior sin embargo se originó, como mínimo, alrededor de 1,7 millones de años teniendo al Niño de Nariokotome como uno de los primeros representantes.
5. El tamaño de la caja torácica, pudiendo estar próxima a un adolescente de *Homo sapiens* o a un adulto de chimpancé, cabe encuadrarse en el primero de los casos apoyado por la morfología también similar a estos.
6. Para confirmar o rechazar definitivamente lo propuesto, otras costillas de individuos más antiguos o de edad similar habrán de ser incluidas en futuros análisis, así como datos morfológicos de la cintura pélvica.

7. Agradecimientos.

En primer lugar agradecer a mi tutor Markus Bastir, todo el apoyo tanto científico como personal que me ha ofrecido no solo durante este año de Máster, sino durante todos los dos años que llevo de formación científica. De no ser por él no habría conseguido ni la mitad de los méritos logrados hasta el momento en el ámbito académico. Sinceramente: gracias.

También agradecer como no, a mi tutor académico Armando González todo el apoyo, los consejos y las enseñanzas que me ofrecido a lo largo de toda mi formación académica. Él fue quién me abrió las puertas del conocimiento hacia la Evolución Humana y me permitió tener una actitud crítica ante el mundo científico.

Dar las gracias también a todas las personas del grupo de Paleobiología del MNCN por acogerme en el grupo y ayudarme siempre en todo lo que han podido, tanto en lo académico como en lo personal (Marta-Pith, Dores, Almudena, Tonchu, Antonio, Rosa, Maiquel, Fran, Laura, Elena, Noelia).

Agradecer también a todos los profesores del Máster de Antropología Física de Madrid (Margarita, Paula, Consuelo, Ángeles, Charo, Pilar y Lola) todo lo aportado durante este último año, ha sido un gran año para crecer tanto académicamente como a nivel personal.

Dentro del ámbito académico tengo que agradecer también a la Universidad Autónoma de Madrid y a la Coordinadora Erasmus (Consuelo Prado) el haberme dado la oportunidad de continuar mi formación en el extranjero en la Universidad de Coimbra. Al respecto no me puedo olvidar de agradecer a los profesores que allí me hicieron la vida un poco más fácil y me ayudaron en todo lo que pudieron: Ana Luisa Santos e Eugenia Cunha, muito obrigado pela sua atenção esstos meses. Ha sido una gran experiencia.

Para finalizar con los agradecimientos académicos, aunque ya van rozando el ámbito personal, dar las gracias aquellas personas que este año han estado a mi lado y me apoyado en los diferentes congresos a los que he asistido, haciendo la experiencia mucho más agradable (Carlos, Dani Vidal, Alex, Candela, Tony, Guille, etc.).

También a medio camino entre lo personal y lo académico, por estar a mi lado aguantándome durante muchas horas de clase y laboratorios, no puedo evitar mencionar aquí a personas que me han hecho mucho más fácil y agradable tanto la Licenciatura (Nacho, Jaime, Kantala, Marta, Gloria, Carlos, Ángel, Edu, etc.) como el Máster (Fran, Alfonso, Nuria, Axel, Nerea, Edu, Miriam, Natalia, Antonio, Guille, Mercedes, Clara, etc.). Espero que aunque la parte académica se acabe, la personal dure muchos años.

Para terminar ya, dar las gracias a personas que aunque están al final de la lista de agradecimientos, podrían perfectamente estar en primer lugar ya que sin ellos no habría conseguido alcanzar nada de lo que he alcanzado en la vida: a mi familia por todo el apoyo y aguante durante toda la carrera y especialmente por el apoyo y la ayuda durante estos meses fuera de casa; a Álvaro, amigo de mucho tiempo y de muchas alegrías, que aunque este año te he tenido un poco más abandonado espero poder recuperar pronto este tiempo; y por último (aunque como ya he dicho debería estar en primer lugar) dar las gracias a María: simplemente por ayudarme y estar ahí en cada momento, haciendo todo más fácil y por entenderme y apreciarme con todas mis cosas, tanto buenas como malas.

8. Bibliografía.

- Arensburg B. 1991. The vertebral column, thoracic cage and hyoid bone. *In O Bar Yosef and B Vandermeersch (eds.): Le squelette Mousterien de Kebara 2. Paris: Ed. CNRS, pp. 125-146.*
- Arsuaga JL, Lorenzo C, Carretero JM, Gracia A, Martínez I, García N, Carbonell E. 1999. A complete human pelvis from the Middle Pleistocene of Spain. *Nature*, 399 (6733), 255-258.
- Bastir M. 2004. Tesis doctoral
- Bastir M. 2008. A systems-model for the morphological analysis of integration and modularity in human craniofacial evolution. *Journal of Anthropological Sciences*, 86, 37-58.
- Bastir M, García-Martínez D, Coquerelle M, Barash A, Recheis W. 2012. Systems-approaches to skeletal variation in Paleoanthropology: the human thorax. *Book of Abstracts of the II Annual European Society for the Study of Human Evolution meeting.* p 14.
- Bastir M, Garcia-Martinez D, Recheis W, Barash A, Coquerelle M, Ríos L, Peña-Melián A, Garcia-Rio F, O'Higgins P. 2013. Differential growth and development of the upper and lower human thorax. *PLOS ONE*. *In review.*
- Bastir M, Rosas A, Tabernero AG, Peña-Melián A, Estalrich A, de la Rasilla M, Fortea J. 2010. Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000–2008). *Journal of human evolution*, 58 (1), 68.
- Bellemare F, Jeanneret A, Couture J. 2003. Sex differences in thoracic dimensions and configuration. *Am J Respir Crit Care Med*; 168(3):305-312.
- Berger LR, de Ruiter DJ, Churchill SE, Schmid P, Carlson KJ, Dirks PH, Kibii JM. 2010. Australopithecus sediba: A new species of Homo-like australopith from South Africa. *Science*, 328 (5975), 195-204.
- Bookstein FL. 198). Principal warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformations. *Pattern Analysis and Machine Intelligence, IEEE Transactions on*, 11(6), 567-585.
- Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data. *Cambridge: Cambridge University Press.* 433 p.
- Boule M. 1911–13. L'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Ann. Paleont.* 6, 111–172; 7, 21–56, 85–192; 8, 1–70.
- Carretero JM, Arsuaga JL, Martínez I, Quam RM, Lorenzo C, Gracia A, Ortega AI. 2004. Los humanos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) y la evolución del cuerpo en el género Homo. *In: Baquedano E, editor. Homenaje a Emiliano Aguirre. Alcalá de Henares: Museo Arqueológico Regional.* p 120-136.
- Churchill SE. 2006. Bioenergetic perspectives on Neanderthal thermoregulatory and activity budgets. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, 2006, 113-133.
- De Troyer A, Kirkwood PA, Wilson TA. 2005. Respiratory action of the intercostal muscles. *Physiol Rev* 85: 717–756.
- Dudar JC. 1993. Identification of rib number and assessment of intercostal variation at the sternal rib end. *Journal of forensic sciences*, 38, 788-788.
- Franciscus RG, Churchill SE. 2002. The costal skeleton of Shanidar 3 and a reappraisal of Neandertal thoracic morphology. *Journal of Human Evolution*. Vol. 42, Issue 3, March, Pages 303–356.
- García-Martínez D, Wolfgang R, Bastir M. 2012. The whole and its parts: 3D Geometric Morphometrics of human thorax evolution. *Paleodiversity and Paleoecology of Iberian Ecosystems, X Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, págs. 126-128.

- Gómez-Olivencia A, Eaves-Johnson KL, Franciscus RG, Carretero JM, Arsuaga JL. 2009. Kebara 2: new insights regarding the most complete Neandertal thorax. *Journal of Human Evolution*. Vol. 57, Issue 1, July 2009, Pages 75-90.
- Gorjanovic-Kramberger D. 1906. Der Diluviale Mensch von Krapina in Kroatien: ein Beitrag zur Palaöoanthropologie. Wiesbaden: Kreidel.
- Groves CP, Mazák V. 1975. An approach to the taxonomy of the Hominidae: gracile Villafranchian hominids of Africa. *Casopis pro mineralogii a geologii*, 20 (3), 225-47.
- Gunz P, Mitteroecker P, Neubauer S, Weber GW, Bookstein FL. 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution*, 57 (1), 48-62.
- Haeusler M, Schiess R, Boeni T. 2011. New vertebral and rib material point to modern bauplan of the Nariokotome Homo erectus skeleton. *Journal of human evolution*, 61 (5), 575-582.
- Hrdlic`ka A. 1930. The skeletal remains of early man. *Smithsonian Misc. Coll.* 83, 1–379.
- Haile-Selassie Y, Latimer BM, Alene M, Deino AL, Gibert L, Melill, S., Lovejoy CO. 2010. An early Australopithecus afarensis postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107 (27), 12121-12126.
- Holliday TW. 2012. Body Size, Body Shape, and the Circumscription of the Genus Homo. *Current Anthropology*, 53 (S6), S330-S345.
- Jellema LM, Latimer B, Walker A. 1993. The rib cage. In: Walker A, Leakey R, editors *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge, MA: Harvard University Press. p 294-325.
- Johanson DC, Taieb M, Coppens, Y. 1982. Pliocene hominids from the Hadar Formation, Ethiopia (1973–1977): stratigraphic, chronologic, and paleoenvironmental contexts, with notes on hominid morphology and systematics. *American Journal of Physical Anthropology*, 57 (4), 373-402.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11(2):353-357.
- LoMauro A, Pochintesta S, Romei M, D'Angelo, MG, Pedotti A, Turconi AC, Aliverti A. 2012. Rib cage deformities alter respiratory muscle action and chest wall function in patients with severe osteogenesis imperfecta. *PloS one*, 7 (4), e35965.
- Lordkipanidze D, Jashashvili T, Vekua A, Ponce de León MS, Zollikofer CP, Rightmire GP, Rook L. (2007). Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. *Nature*, 449(7160), 305-310.
- Loth E. 1938. Beiträge zur Kenntnis der Weichteil Anatomie des Neanderthalers. *Zeit. Rass.* 7, 13–35.
- Mann RW. 1993. A method for siding and sequencing human ribs. *Journal of forensic sciences*, 38 (1), 151.
- McCown TD, Keith A. 1939. The Stone Age of Mount Carmel, volume 2. Oxford: Clarendon Press. 383 p.
- Mehnert E. 1901. Über Topographische Altersveränderungen des Atmungsapparates. Fischer, Jena.
- Mitteroecker P and Gunz P. 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology* 36 (2):235-247.
- O'Higgins P, Cobb SN, Fitton LC, Gröning F, Phillips R, Liu J, Fagan MJ. 2011. Combining geometric morphometrics and functional simulation: an emerging toolkit for virtual functional analyses. *Journal of Anatomy*, 218 (1), 3-15.
- Openshaw P, Edwards S, and Helms P. 1984. Changes in rib cage geometry during childhood. *Thorax* 39(8):624-627.
- Rosas A, García-Tabernero A, Bastir M, Peña A. 2007. Paleontología Virtual. Aplicaciones al estudio de la Evolución Humana. *Cantera Paleontológica*, 2ª ed., 37-58.

- Ruff CB. 1991. Climate and body shape in hominid evolution. *Journal of Human Evolution*, 21(2), 81-105.
- Ruff CB, Trinkaus E, Walker A, Larsen CS. 1993. Postcranial robusticity in Homo. I: Temporal trends and mechanical interpretation. *American Journal of Physical Anthropology*, 91 (1), 21-53.
- Sawyer GJ and Maley B. 2005. Neanderthal reconstructed. *The Anatomical Record Part B: The New Anatomist* 283B (1): 23-31.
- Schaafhausen D. 1858. Zur Kenntnis der ältesten Rassenschädel. *Arch. Anat. Physiol. Wissenschaftliche Med.* 25, 453–478.
- Schmid P, Churchill SE, Nalla S, Weissen E, Carlson KJ, de Ruiter DJ, Berger LR. 2013. Mosaic Morphology in the Thorax of Australopithecus sediba. *Science*, 340 (6129).
- Slice DE. 1998. Morphueus et al.: software for morphometric research. Revision 01-01-00. New York: Department of Ecology and Evolution, State University, Stony Brook.
- Sokal RR and Rohlf FJ. 1998. Biometry. *New York: W. H. Freeman and Company.* 850 p.
- Spoor CF, Zonneveld FW, Macho GA. 1993. Linear measurements of cortical bone and dental enamel by computed tomography: applications and problems. *American journal of physical anthropology*, 91 (4), 469-484.
- Walker A and Leakey R. 1993. The Nariokotome Homo erectus Skeleton. *Cambridge: Harvard University Press.*
- Weber GW, Recheis W, Scholze T, Seidler H. 1998. Virtual Anthropology (VA): Methodological Aspects of Linear and Volume Measurements - First Results. *Collegium Antropologicum* 22(2):575-583.
- Weinstein KJ. 2008. Thoracic morphology in Near Eastern Neandertals and early modern humans compared with recent modern humans from high and low altitudes. *Journal of Human Evolution* 54(3):287-295.
- Wood B. 1992. Early hominid species and speciation. *Journal of human Evolution*, 22(4), 351-365.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD., Fink WL. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. *Elsevier, San Diego.*