



CULTURA
SECRETARÍA DE CULTURA



ESCUELA NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

***Modularidad craneal, relación entre el cráneo y el oído:
un acercamiento al origen del lenguaje***

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE
LICENCIADA EN ANTROPOLOGÍA FÍSICA

PRESENTA

Sandra Selene López Balderas

DIRECTOR

Dr. Alejandro Terrazas Mata

ASESOR

Dr. José Luis Castrejón Caballero

CIUDAD DE MEXICO

2021

A todas las mujeres de mi vida.
A ellas debo mi fuerza.
Su presencia me acompaña siempre,
porque ya son parte de mi historia.

RESUMEN

La audición desempeña un papel importante para la comunicación de los mamíferos y en especial de los primates. En los humanos existe una relación entre las frecuencias audibles y las frecuencias que se producen durante la fonación, dentro de un mismo ancho de banda.

Considerando esta relación, esta investigación describe y compara la anatomía del oído externo y la base del cráneo, asociadas a la integración y conformación de módulos craneales, dentro de la familia Hominidae, tomando en cuenta los géneros *Australopithecus*, *Homo*, *Pan*, *Gorilla*, y *Pongo*.

En una primera etapa, se realizó un análisis osteométrico, por medio de 36 tomografías computarizadas, detallando la morfología de cada género. La segunda etapa comparó los resultados del módulo ótico con la base del cráneo, por medio de correlaciones simples de Spearman y análisis de componentes principales. Los resultados a su vez se compararon con seis tomografías de Macacos rhesus (*Macaca mulatta*) de la familia Cercopithecidae.

Este estudio identifica diferencias significativas en la morfología de la base del cráneo de los humanos modernos, en contraste con los grandes simios y macacos, mostrando un estadio intermedio de los fósiles analizados (*Australopithecus africanus*, *Homo erectus* y *Homo steheimensis*). Dichas diferencias son menos marcadas en la morfología del oído, lo cual indica la presencia de un rasgo primitivo.

Todos los géneros analizados mostraron una correspondencia positiva entre el oído y la base del cráneo, indicando una relación y confirmando las variaciones morfológicas de las estructuras anatómicas necesarias para la fonación y la audición entre géneros. Los cambios anatómicos de *Homo sapiens*, lo diferencian de otros primates explicando así el posible origen del lenguaje doble articulado. Los resultados pueden ser aplicados en otros estudios paleoantropológicos contribuyendo a la interpretación de rasgos osteológicos relacionados con la producción y con la percepción del lenguaje humano.

ABSTRACT

Audition plays an essential role in the communication of mammals and especially in primates. In humans, there is a relationship between audible frequencies and the frequencies produced during phonation within the same bandwidth. Considering this relationship, this research describes and compares the anatomy of the external ear and the base of the skull, associated with the integration and conformation of cranial modules, of the Hominidae family, with the genera *Australopithecus*, *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. In the first stage, an osteometry analysis was carried out using 36 CT scans detailing the morphology of each genus. As a second step, the results of the otic module were compared with the skull base, using simple Spearman correlations and principal component analysis. The results were, in turn, compared with six scans of Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) of the Cercopithecidae family. This study identifies significant morphological differences in the skull base of modern humans, in contrast with great apes and macaques, and shows an intermediate stage of the analyzed fossils (*Australopithecus africanus*, *Homo erectus*, and *Homo steheimensis*). These differences are less marked in the morphology of the ear, which shows traces of a primitive feature. All the genera analyzed showed a positive relationship between the ear and the skull base, confirming morphological variation in the anatomical structures necessary for phonation and audition. The anatomical changes for *Homo sapiens* show differences with other primates explaining the origin of their double articulated language. These results could support further paleoanthropological research by using bone features to interpret the production and perception of human language.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente, me gustaría agradecer al Dr. Alejandro Terraza Mata por asesorarme y brindarme un espacio para desarrollar la pasión por la paleoantropología.

A mi asesor el doctor José Luis Castrejón, por su ayuda con el análisis estadístico de este trabajo, así como por su entusiasmo y disponibilidad para resolver mis dudas.

A quienes indirecta o directamente han contribuido en este estudio, la Dra. María del Pilar Chiappa y el Mtro. Juan Manuel Argüelles, por sus comentarios y opiniones sobre esta tesis. Al Dr. Francisco Barriga por enseñarme tanto, con el carisma que lo caracteriza, hizo el camino más interesante y divertido.

Estoy especialmente agradecida con la Dra. Alejandra Duarte por apoyarme sin esperar nada a cambio. Por ser una guía con paciencia y dedicada a verme concluir con un trabajo de calidad; por, escucharme, exigirme y alentarme, en los momentos más desoladores, tú me ayudaste a seguir adelante.

Agradezco el apoyo de José Concepción Jiménez (+), por su apoyo para adquirir y darme acceso a los repositorios digitales.

Quiero agradecer a toda mi familia, por ser la base de todo. A mi madre por ser simplemente todo. A ti te debo tanto, tu amor y paciencia están siempre conmigo, te llevo en mi corazón y por ende en cada cosa que hago siempre estas tú.

A mi padre por su apoyo incondicional, por todos sus conocimientos y enseñanzas, por compartir conmigo cada parte de su ser. Sin ti no sería posible dedicarme a lo que deseo.

A mis hermanas y a mi hermano por su compañía, su apoyo y su amor. A Susy y Ady, por las risas, el interés y motivación. A Claudia y Lalo, por sostenerme de tantas formas y creer en mí más de lo que yo lo hago.

Reconocer el incansable apoyo de Javier, por confiar en mí y apoyarme a cada paso, por tratar de brindarme cualquier cosa necesaria para hacer más ligera mi carga, por todo tu amor y paciencia.

Agradezco el apoyo y cariño que siempre me dieron Omar y Lupita, por ser una especie de padres sustitutos cuando salí de casa a iniciar esta aventura.

A Andrea, sin tu ayuda esto no habría sido posible, gracias por tu apoyo incondicional, por ser mi amiga, lectora, maestra y guía. Por acompañarme en cada momento de tristeza, frustración y alegría. No hay manera de hacerte saber lo valiosa que ha sido tu compañía para lograr esto.

A Orlando, por estar en los buenos y malos momentos, por los regaños, las críticas, por alentarme y no dejarme rendir, pero sobre todo por la compañía en los caminos tortuosos, pero también hermosos, en los que coincidimos.

Me gustaría agradecer a todos los amigos que me acompañaron a lo largo de este proceso, siempre escuchando, siempre apoyando y acompañándome en esta excursión: a Ilse por las pláticas interminables y la alegría de vernos crecer mutuamente, a Isaac por el interés de verme hacer lo que me gusta, a Itzel por ser mi compañera en las buenas y en las malas, a Mario y a Tere.

Finalmente, a todas las personas que han estado a mi lado en cada momento de mi vida, todas han dejado grandes enseñanzas.

ABREVIATURAS

Aad	Ángulo del Ancho Distal del Meato Auditivo
ABC	Ángulo de la Base del Cráneo
ACAEd	Ancho Distal del Conducto Auditivo Externo
ACAEm	Ancho Medial del Conducto Auditivo Externo
ACAEp	Ancho Proximal del Conducto Auditivo Externo
ACP	Análisis de Componentes Principales
AF	Ancho Facial
AH	Área del Foramen Hipogloso
AMA	Área de la Entrada del Meato Auditivo
AN	Ancho Neurocráneos
AnF	Ángulo Facial
AnMA	Ángulo del Meato Auditivo
AnT	Ángulo de la Membrana Timpánica
APP	Ángulo de Porción Petrosa
AOT	Ancho Ótico
Au	Auricular
AY	Área del Foramen Yugular
Ba	Basion
BN	Plano Basion-Nasion
CAE	Conducto Auditivo Externo
Dbs	Decibeles
DC	Ángulo de Deflexión craneal
DEfB	Distancia de Estafilión-Basion
DHEf	Distancia de Hormion-Esfenobasiación
E	Eurion
Eb	Esfenobasion
Ef	Estafion
EHM	Eje Horizontal Neutral

ENP	Espina Nasal Posterior
F	Plano Facial
Fc	Foramen <i>caecum</i>
FCA	Fosa Cerebral Anterior
FCM	Fosa Cerebral Media
FCP	Fosa Cerebral Posterior
Fh	Plano de <i>Frankfurt</i>
H	Hormion
HAS	Homo Sapiens Arcaico
HF	Altura Facial
HN	Altura Neurocraneal
HSA	Homo Sapiens Arcaico
HSAM	Homo Sapiens Anatómicamente Moderno
HOT	Altura Ótica
Hz	Hertz
Id	Infradental
INF	Índice Neurofacial
IRP	Índice Retropalatino
Io	Infraorbitario
IVF	Índice volumétrico Facial
IVN	Índice Volumétrico Neural
IVO	Índice Volumétrico Ótico
KHz	Kilohertz
LB	Longitud de Basion
LBt	Longitud Total del Basicraneos
LCAEi	Conducto Auditivo Externo
LCAEm	Conducto Auditivo Externo
LCAEs	Conducto Auditivo Externo
LF	Longitud Facial

LFCA	Longitud de la Fosa Craneal Anterior
LFCP	Longitud de la Fosa Craneal Posterior
LH	Longitud del Foramen Hipogloso
LN	Longitud del Neurocráneo
LP	Longitud Palatina
LOT	Longitud Ótica
LSVh	Longitud del Segmento Vocal Horizontal
LY	Longitud Foramen Yugular
MAE	Meato Auditivo Externo
MP	Plano Maxilar Posterior
N	Nasion
NS	Plano basicráneo
Op	Opistocráneo
Pg	Pogonion
Po	Porion
Pr	Prostion
S	Silla turca
SNA	Ángulo del Plano SN y el Punto Subespinal
SNB	Ángulo del Plano SN y el Punto Suprameatal
STVh	Segmento del Tracto Vocal Horizontal
STVv	Segmento del Tracto Vocal Vertical
TAC	Tomografía Axial Computarizada
TCG	Tamaño Craneal General
V	Vertex
Z	Zygion
2D	Dos Dimensiones
3D	Tres Dimensiones

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Justificación.....	5
1.2 Objetivos.....	7
1.3 Hipótesis.....	7
2. ANTECEDENTES DEL LENGUAJE HUMANO	9
2.1 De la comunicación al lenguaje humano	9
2.2 La anatomía del aparato fonador.....	11
2.3 Lenguaje doble articulado: la búsqueda del eslabón perdido.....	13
3. MODULARIDAD E INTEGRACIÓN CRÁNEAL	20
3.1 Morfología craneal	20
3.2 Ontogenia y Filogenia: integración del cráneo.....	22
3.3 Modularidad e Integración.....	26
3.4 Integración funcional del cráneo en <i>Homo sapiens</i>	31
4. MÓDULO ÓTICO Y SU RELACIÓN CON EL LENGUAJE	35
4.1 Módulo ótico: estructura anatómica del oído.....	35
4.1.1 Oído externo.....	36
4.1.2 Oído medio	37
4.1.3 Oído interno.....	39
4.2 Filogenia del oído.....	40
4.3 La recepción acústica, la capacidad auditiva y el habla.....	43
5. METODOLOGÍA	50
5.1 Sujetos de estudio	50
5.2 Técnicas e instrumentos	54
5.2.1 Osteometría Craneal	55
5.3 Análisis métrico	60
6. RESULTADOS	63
6.1 Morfología del oído medio.....	63
6.2 Morfología del basicráneo.....	71
6.3 Morfología de la cavidad bucal.....	75
6.4 Integración modular	79
6.5 Correlación craneal.....	83

7. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	89
8. BIBLIOGRAFÍA	98
9. ANEXOS	112

ÍNDICE DE FIGURAS

<i>Figura 1. Hueso hioides de humano(A) y chimpancé (B)</i>	15
<i>Figura 2. Regiones cerebrales involucradas en el proceso cortical de audición</i>	16
<i>Figura 3. Evolución en el volumen del cerebro humano</i>	18
<i>Figura 4. División modular en neurocráneo y viscerocráneo</i>	21
<i>Figura 5. Esquema de la diferenciación del disco embrionario</i>	23
<i>Figura 6. Proceso de migración y desarrollo de los arcos branquiales</i>	24
<i>Figura 7. Relaciones genéticas, funcionales y evolutivas entre los módulos de integración</i>	30
<i>Figura 8. Ángulo de la base del cráneo</i>	33
<i>Figura 9. Esquema del oído humano</i>	35
<i>Figura 10. Esquema de la cavidad timpánica y cadena osicular</i>	38
<i>Figura 11. Cadena osicular del oído medio</i>	38
<i>Figura 12. Filogenia de las principales adaptaciones auditivas</i>	41
<i>Figura 13. Morfotipo de mandíbula ancestral y actual en mamíferos</i>	42
<i>Figura 14. Modelo de la transmisión del sonido a través del oído</i>	46
<i>Figura 15. Frecuencias convencionales del lenguaje: banana del habla</i>	47
<i>Figura 16. Ancho de banda percibida por Homo sapiens, H. heidelbergensis y Pan troglodytes</i>	49
<i>Figura 17. Serie de seis cortes axiales de la región del oído</i>	57
<i>Figura 18. Longitud (superior a,b,c), ancho (inferior a,b,c) y ángulos (1) del CAE</i>	58
<i>Figura 19. Cefalometría realizada en corte sagital (2D)</i>	58
<i>Figura 20. Craneometría en imagen 3D</i>	60
<i>Figura 21. Gráfica de dispersión del ancho del meato auditivo externo</i>	66
<i>Figura 22. Gráficas de barras del área y ángulos del oído</i>	68
<i>Figura 23. Gráfica del índice volumétrico ótico</i>	69
<i>Figura 24. Análisis de Componentes Principales del oído: componente 1 y 2</i>	70
<i>Figura 25. Gráficas de medidas basicraneales</i>	73
<i>Figura 26. Diagrama de cajas del área del foramen hipogloso</i>	74
<i>Figura 27. Medidas de la cavidad bucal</i>	76
<i>Figura 28. Índice retro-palatino</i>	77
<i>Figura 29. Análisis de Componentes Principales de la base del cráneo: componente 1 y 2</i>	78
<i>Figura 30. Gráfica de ángulo de deflexión craneal</i>	79
<i>Figura 31. Gráfica de ángulos de composición craneal</i>	80
<i>Figura 32. Gráfica de índices craneales</i>	82
<i>Figura 33. Análisis de Componentes Principales del cráneo: componente 1 y 2</i>	84
<i>Figura 34. Gráfico de sedimentación de los componentes principales</i>	85
<i>Figura 35. Análisis de Componentes Principales general: componente 1 y 2</i>	86
<i>Figura 36. Análisis de Componentes Principales general: componente 1 y 3</i>	87

ÍNDICE DE TABLAS

<i>Tabla 1. Clasificación de los rasgos de diseño del lenguaje</i>	<i>11</i>
<i>Tabla 2. Medidas del laringe y paladar</i>	<i>14</i>
<i>Tabla 3. Desarrollo embrionario craneofacial.....</i>	<i>26</i>
<i>Tabla 4. Principales matrices funcionales y sus componentes menores.....</i>	<i>28</i>
<i>Tabla 5. Homínidos fósiles de la muestra.....</i>	<i>50</i>
<i>Tabla 6. Ejemplares de Homo sapiens</i>	<i>51</i>
<i>Tabla 7. Ejemplares de primates no humanos.....</i>	<i>52</i>
<i>Tabla 8. Puntos craneales utilizados para tomar las medidas</i>	<i>56</i>
<i>Tabla 9. Medidas tomadas en las TACs de cráneo.....</i>	<i>59</i>
<i>Tabla 10. Medidas del módulo ótico</i>	<i>64</i>
<i>Tabla 11. Medidas basicraneales.....</i>	<i>71</i>
<i>Tabla 12. Presencia/ausencia de división en el foramen yugular</i>	<i>75</i>
<i>Tabla 13. Medidas basicraneales.....</i>	<i>75</i>
<i>Tabla 14. Medidas craneales.....</i>	<i>81</i>
<i>Tabla 15. Correlaciones simples de ABC</i>	<i>83</i>
<i>Tabla 16. Correlaciones entre componentes principales</i>	<i>88</i>

1. INTRODUCCIÓN

La supervivencia de los organismos depende de su capacidad para analizar la información procedente de su entorno por medio de los sentidos. Esto les permite detectar cambios en su ambiente y establecer relaciones intraespecíficas e interespecíficas con otros organismos.

Para ello, es necesario establecer mecanismos de comunicación, que transmiten información de un emisor a un receptor por medio de un código determinado. Este código precisa de una señal discernible y un canal específico que transporte el mensaje.

Esta secuencia da lugar a varias formas de comunicación con procesos complejos, como resultado de los cambios evolutivos, vinculados al desarrollo anatómico y fisiológico de cada especie (Cerdeña-Molina, et al., 2000).

En varias especies de primates no humanos existen características lingüísticas que muestran la existencia de un sistema de símbolos vocales. Por ejemplo, diferentes vocalizaciones de acuerdo con el contexto, que comunican la ubicación de fuentes de alimento, señales de alerta específicas para cada depredador, reconocimiento de individuos, etc. Estos elementos sugieren la existencia de una fonología de señales acústicas independientes o combinadas, con un significado, es decir una sintaxis (Quam, et al., 2017).

Esto muestra que el repertorio vocal de algunos mamíferos está relacionado a la complejidad social, la cual a nivel evolutivo pasa de la comunicación al lenguaje articulado (Burdukiewicz, 2014).

La comunicación humana, como lenguaje doble articulado ha sido estudiado desde perspectivas que incluyen su funcionamiento mecánico, fisiológico y anatómico, así como las estructuras involucradas en el habla, hasta estudios comparativos con otras especies. Este lenguaje transmite información rápidamente (Lieberman, 2007), y se diferencia de otras formas de comunicación animal, por ser

más que un código de señales visuales emitidas mediante lenguaje corporal y facial (Igoa, 2010), o un sistema de sonidos verbales, ya que se organiza mediante normas gramaticales (Siguan, 1996).

De esta forma, el lenguaje hace eficaz la comunicación del pensamiento humano para referirse al pasado, al futuro, a entidades, u objetos y/o acciones, para consolidar hipótesis o situaciones condicionales (Bickerton, 1990; Mondragón Ceballos, 2002). Ha sido descrito también como un sistema de representaciones que permite incorporar conceptos y operarlos, para describir lo que nos rodea, real o abstracto, y registrarlo, siguiendo dichas ideas.

“A pesar de las grandes diferencias que puedan existir entre las distintas regiones del mundo, el ser humano a través del tiempo creó ininterrumpidamente un sistema sociocultural propio y que está basado casi enteramente en el lenguaje. Hay ciertas características que hacen que el lenguaje humano sea distinto e incomparable con respecto a cualquier otro sistema de comunicación, ya que es cualitativamente complejo y no obstante funciona de acuerdo a una simplicidad sorprendente (Puente Ferreras & Rusell, 2006, p. 61)”

Con base en esto, la comunicación verbal del ser humano asigna sonidos específicos para situaciones u objetos inexistentes. Esto requirió de una abstracción, diferenciando al agente y proyectando sus posibles resultados a futuro (Cordón, 1981).

La selección natural ha moldeado estas adaptaciones, involucrando directamente al cerebro en su morfología y fisiología en cuanto a: 1) la expansión del dominio de los sistemas prefrontales (cruciales en el lenguaje), 2) los cambios en los circuitos del sistema motriz para articular palabras, 3) la intervención de cerebelo que “automatiza” el sistema motriz y 4) la participación de otras estructuras profundas (Paredes Duarte & Varo Varo, 2007).

De esta forma, surgió un módulo básico para la sintaxis y la creatividad en el habla (o cualquier comportamiento humano), a partir de la adaptación de mecanismos neuronales encargados del control y de la planificación motora, dando una función lingüística *ab initio* (Lashley, 1951). A esto se agregó un cambio

funcional en las áreas de Wernicke y de Broca, encargadas de controlar movimientos secuenciales para manipular objetos, en los primeros homínidos (Wilkins & Wakefield, 1995).

Así es como la evolución del cerebro permitió codificar y decodificar los sonidos, generando conductas de comunicación acústica, en todos los niveles del sistema nervioso para almacenar y procesar esa información. Con la codificación acústica, se incrementó el poder resolutivo del sistema auditivo mediante especializaciones motoras y especializaciones centrales, para la producción del lenguaje (Del Rio Lugo, 1989).

A su vez, el lenguaje influyó en la evolución del cerebro, interviniendo en varios cambios necesarios para procesar un sistema simbólico complejo (Paredes Duarte y Varo Varo, 2007). Además, hubo adaptaciones en otros mecanismos y estructuras biológicas, como la posición de la laringe, o modificaciones asociadas a la bipedestación, que condujeron a una integración que optimizó el habla.

La paleoantropología estudia la evolución humana a partir de los restos fósiles de algunos miembros del orden Primates. Desde esta perspectiva, se pueden analizar la capacidad cerebral y las estructuras anatómicas asociadas a la producción de la fonación, intentando establecer un punto de inicio del habla en *Homo sapiens*.

Ya que el registro fósil es limitado y fragmentado, generalmente se estudia por separado una sola estructura o función. En los fósiles no es posible hacer inferencias directas sobre funciones o actividades relacionadas al comportamiento, ya que éstas no se fosilizan. Sin embargo, estructuras como el hueso hioides, o las impresiones en el cráneo del área de Broca o de Wernicke y el oído, permiten identificar estructuras morfológicas para el lenguaje articulado en los primeros homínidos.

La ausencia del soporte anatómico adecuado indica la carencia de una función biológica concreta (Martínez & Arsuaga, 2009). Por lo tanto, la paleontología

identifica y analiza las adaptaciones y las conexiones de estructuras involucradas en el habla, en la audición y desarrollo del cerebro.

Investigaciones previas (Arensburg, et al., 1990; Heffner, et al., 2001; Cakir & Noyan, 2002; Aguilera, 2007; Quam, et al., 2012; Quam, et al., 2017), reportan una relación entre la capacidad auditiva (fundamental para la localización, la defensa, la orientación y la recepción de mensajes interespecífica), y la capacidad de producir sonidos esenciales para la comunicación.

Esta relación es evidente en circunstancias que afectan la audición, tales como la sordera o la falta de estímulos en el período crítico de desarrollo, y que en consecuencia provocan un desarrollo atípico del lenguaje (Rossi & Labella, 2014; Kumin, 2017). En estos casos, la capacidad del lenguaje está intacta, pero la inaccesibilidad a la entrada auditiva modifica la adquisición del sistema lingüístico verbal.

La audición es el proceso fisiológico específico que permite al ser vivo recibir y analizar las vibraciones del medio externo, se trata de un sentido que nos conecta con el exterior mediante los sonidos, es un eficaz sistema de alarma, nos ofrece detectar el mundo y además conocerlo y facilita el aprendizaje del habla (Chávez, 2012:26).

Las estructuras anatómicas ubicadas en el cráneo que influyen en la audición y en el habla, permiten generar hipótesis sobre la plasticidad ontogenética de las estructuras craneofaciales, sobre la influencia de factores epigénéticos, así como de factores internos y externos de las matrices y sobre los patrones de modularidad e integración.

La modularidad se refiere al grado de conectividad entre las estructuras anatómicas del cráneo, relativamente independientes pero que interactúan durante los procesos biológicos, y que forman unidades integradas (módulos) y producen características fenotípicas particulares (Klingenberg, 2008).

Dentro de la modularidad, el basicráneo (base del cráneo) y el vicerocráneo (cara) son componentes contiguos y adyacentes, que comparten algunas matrices, y la acción de uno influye en otras estructuras como por ejemplo, en la mandíbula.

1.1 Justificación

La paleoantropología y los estudios evolutivos se han centrado en la creación de modelos comparativos con primates no humanos, mostrando diferencias y similitudes en la capacidad y en la condición cerebral de los homínidos en áreas relacionadas con el habla.

Para explicar el funcionamiento morfológico y mecánico del tracto vocal, se han comparado audiogramas de *Homo sapiens* y de otros mamíferos, e identificado genes relacionados con el habla, como FOXP2, SLI1, SLI2 y DYX1, entre otros (Pérez-Jurado, 2005).

Dichos estudios concentran información y buscan coincidencias filogenéticas de la aparición del lenguaje o incluso para prevención y atención de enfermedades que lo afectan. Sin embargo, esta información es parcial.

Para entender de manera integral la relación entre las estructuras que permiten el habla, es necesario conjuntar estudios con diferentes enfoques, como evolutivos, anatómicos, lingüísticos, física, etc. Por lo tanto, este trabajo de investigación integra la relación del oído, con el aparato fonador y con los rasgos craneofaciales, para entender su integración en módulos.

Esto permite relacionar los cambios anatómicos evolutivos, en los homínidos, ya que sus fósiles no siempre preservan las mismas estructuras. Por lo tanto, entender la relación entre módulos, permitirá analizar de manera similar cualquier fragmento fósil disponible.

Además, el uso de la Tomografía Axial Computarizada (TAC), permite analizar muestras delicadas y de difícil acceso, así como ver estructuras anatómicas sin dañarlas o segmentarlas. Por medio de esta herramienta se accedió a fósiles de diversos repositorios, incrementando el tamaño de la muestra de esta investigación.

Generalmente, los estudios realizados se centran en los huesos del oído medio, la cóclea y canales semicirculares. Existe poco material fósil que conserve

en buen estado la cadena osicular, debido a su tamaño y al proceso de mineralización, limitando una reconstrucción adecuada, además de no comparar directamente la emisión y la recepción de sonidos, importantes en el proceso evolutivo del habla doble articulada. El desarrollo filogenético del oído, la base del cráneo y la cavidad bucal constituyen un conjunto funcional adaptativo para el desarrollo del lenguaje articulado.

La importancia de este estudio permite entender la relación entre diferentes factores implicados en una sola función, como el lenguaje, y aplicar esta metodología en otros fragmentos de fósiles, ya que los estos no siempre preservan las mismas estructuras.

La sección 2 explica la importancia de la comunicación, las diferenciaciones del habla humana, las características anatómicas del aparato fonador y los antecedentes dentro de las investigaciones paleoantropológicas, que estudian el origen del lenguaje en el género *Homo*.

En la sección 3 se presenta de manera general la anatomía, la ontogenia pre- y post-natal del cráneo. Posteriormente se define la covariación entre rasgos del basicráneo, viscerocráneo y módulos de menor jerarquía, así como sus relaciones modulares y la integración de sus componentes, a través de la “Hipótesis de la matriz funcional” ya que constituye el soporte teórico principal para la formulación de la hipótesis de esta tesis.

La cuarta sección expone las características anatómicas, mecánicas, ontogenéticas y filogenéticas del oído, como una macroestructura perteneciente al módulo basicráneo. Aquí se describe la relación entre la audición y el habla, a través de análisis comparativos con los audiogramas de otras especies, principalmente de primates no humanos.

Los materiales y métodos se presentan en la sección 5, describiendo la muestra utilizada, los procesos de obtención de cortes 2D y modelos 3D, a través del análisis de las imágenes de tomografía computarizada (TAC). Finalmente se abordan los resultados en el capítulo 5 y su discusión, al compararlos con las bases

teóricas planteadas en los primeros tres capítulos, analizando si existe una correlación entre módulos y si estos covariasen en conjunto, dando origen al lenguaje humano. También se presenta una serie de líneas de investigación a futuro para reforzar esta investigación.

1.2 Objetivos

Objetivo general

Describir y comparar las características y la morfología de las estructuras macro-esqueléticas del oído medio, de la base del cráneo y de la cavidad bucal, entre miembros extintos y actuales de la familia Hominidae.

Objetivos específicos

- Comparar la precisión métrica entre los softwares OsiriX, Amira, ImageJ y MeshLab al tomar medidas cronométricas en imágenes de tomografía axial computarizada.
- Identificar el grado de integración entre el oído y la cavidad bucal, dentro del cráneo.
- Contrastar la correlación de las estructuras relacionadas a la audición y la vocalización, entre la familia Hominidae.

1.3 Hipótesis

Hipótesis nula (H0)

Si existe una correlación positiva entre estructuras anatómicas asociadas al desarrollo filogenético del oído, la base del cráneo y la cavidad bucal, entonces pueden considerarse como rasgos adaptativos que favorecieron el desarrollo del lenguaje articulado.

Predicción: Si la hipótesis se aprueba, se encontrará una correlación positiva en el desarrollo filogenético del oído, la base del cráneo y la cavidad bucal.

Hipótesis alterna (Ha)

Si no existe una correlación positiva entre estructuras anatómicas asociadas al desarrollo filogenético del oído, la base del cráneo y la cavidad bucal, entonces no pueden considerarse rasgos adaptativos que favorecieron el desarrollo del lenguaje articulado.

Predicción: Si la hipótesis se aprueba, no se encontrará una correlación positiva en el desarrollo filogenético del oído, la base del cráneo y la cavidad bucal.

2. ANTECEDENTES DEL LENGUAJE HUMANO

*"Speech is the only window through which the physiologist can view the cerebral life."
(Fournié)*

2.1 De la comunicación al lenguaje humano

La evolución puede producir diferentes cambios: 1) por la recombinación de genes, o 2) por mutaciones. Ninguno tiene resultados absolutos, por lo cual, para que el lenguaje pudiera ser resultado de una adaptación fue necesaria una "evolución en mosaico" (Digwall, 1977). Esto implica el desarrollo de estructuras desde diversos aspectos conductuales y con diferentes ritmos de evolución (Holloway, 2010; Igoa, 2010).

Esta interacción continua está presente en homologías de funciones cognitivas complejas con otros animales, tales como la capacidad de transferencia de la modalidad auditiva y visual en el aprendizaje, los juegos simbólicos, el aprendizaje de introspección, la capacidad de categorización, etc. En el ser humano estas funciones se sobreponen a la comunicación.

Las funciones complejas asociadas al lenguaje son: 1) el paralenguaje¹; 2) el aprendizaje viso-manual; 3) la retroalimentación auditiva; 4) la existencia de una región asimétrica temporal-auditiva; y 5) la lateralización en tareas de memoria a corto plazo para recordar sonidos específicos (Del Rio Lugo, 1989; Mondragón-Ceballos, 2002).

Algunas expresiones de información, en la evolución de los homínidos incluyen (Tobias, 2003; Berovides, 2008): 1) el lenguaje gestual, basado en estudios de comunicación entre primates; 2) las vocalizaciones laríngeas o el canto y 3) los

¹ Comunicación con énfasis en los componentes vocales, no los verbales: es decir, sin considerar el contenido, referente a la comunicación transmitida por las cualidades y modificaciones de la voz, como la entonación, ritmo, velocidad, volumen o acentos.

sistemas de llamadas vocales-auditivas o de continuidad vocal (hipótesis de Hockett y Ascher), que combinan dos señales organizándolas gramaticalmente (sistema abierto) e incrementando la capacidad de discriminación auditiva y la articulación dual (Buxó, 1991).

Por su parte Dingwall (1977), reconoce cuatro sistemas de comunicación, que emergen en diferentes tiempos respondiendo a necesidades adaptativas específicas: 1) el sistema afectivo; 2) el sistema de aprendizaje vocal y de imitación²; 3) el sistema volitivo gestual y 4) el sistema específico de la especie humana. Este último, surgió como resultado del bipedalismo, la imitación, el procesamiento auditivo y la asimetría cerebral (Del Río Lugo, 1989). Al existir una organización humana, y una división del trabajo respecto a la vigilancia, protección y satisfacción de necesidades básicas, se modificó la comunicación oral.

La capacidad para dominar el medio ya no dependía tanto de la respuesta de la especie, sino de su eficacia (Rumbaugh, et al., 2010). De esta manera los primeros homínidos comenzaron a producir vocalizaciones instintivas (proto-lenguaje). Posteriormente, aprendieron a usarlas intencionalmente para comunicarse (Swadesh, 1966; Tobias, 2003), por medio del altruismo recíproco (Trivers, 1971; Bickerton, 1990), la llamada inteligencia maquiavélica (Chance & Mead, 1953; Humphrey, 1976; Mondragón-Ceballos, 2002) o por la capacidad categórica de acciones buenas o malas, con su consecuente imitación o rechazo (Castro & Toro, 2002).

Diversos estudios (Castro & Toro, 2002; Navarro, 2003; Lieberman, 2007; Benítez, 2006), concuerdan en que, para la adquisición del lenguaje articulado, fue necesario que el cerebro desarrollará una capacidad de abstracción. El surgimiento de rasgos culturales y del proceso lingüístico contribuyeron a la modificación de estructuras funcionales ya presentes en los primates primitivos. Esta información complementa los estudios lingüísticos sobre la adquisición del habla en los niños

² Las neuronas espejo, se activan cuando el individuo observa acciones concretas y se consideran una adaptación al entorno social, en los procesos de aprendizaje a través de la observación y la imitación (Navarro, 2011).

(Navarro, 2003) al incluir de manera general el proceso de maduración del sistema nervioso en el desarrollo motor y específicamente en el fonador, el desarrollo cognoscitivo³ y el desarrollo socio-emocional. Estos aspectos siguen etapas con funciones específicas:

- 1) Ejercitación articulatoria y auditiva con los sonidos a emitir o captar.
- 2) Identificación y diferenciación fónica, retomando los significados.
- 3) Respuesta al entorno fónico, es decir la incorporación de los estímulos ambientales y las diferentes lenguas.

2.2 La anatomía del aparato fonador

El lenguaje humano presenta cuatro rasgos de diseño (Igoa, 2010): 1) los de soporte físico, canales y modos de expresión y recepción de comunicación; 2) los de significado y significante, relacionados con el estímulo, intercambio e interpretación; 3) los de las funciones de la comunicación y; 4) los de estructura o forma en que los mensajes se transmiten (Cuadro 1).

Esta investigación estudia estructuras relacionadas con el habla: los pulmones, los bronquios, la garganta (particularmente la laringe que provee la fuente de energía acústica para vocales y otros sonidos), el hueso hioides, las fosas nasales, la úvula, el paladar blando y el duro, la lengua, los dientes y los labios.

Tabla 1. Clasificación de los rasgos de diseño del lenguaje

Soporte físico	Significante-significado	Funciones	Estructura
-Transmisión vocal- auditiva	-Arbitrariedad	-Libertad de uso	-Infinitud discreta
-Emisión	-Desplazamiento	-Predicación	-Composición
multidireccional y	-Semántica	-Pluralidad de	-Recursividad
recepción direccional	-Ambigüedad	funciones	-Doble articulación
		-Intercambio de roles	

Modificada de Igoa (2010).

³ Desde la discriminación perceptual hasta procesos de simbolización y de pensamiento.

Las estructuras relacionadas con la percepción acústica son: el conducto auditivo externo, la membrana timpánica, la cadena osicular, la cóclea y los canales semi-circulares.

En conjunto, las estructuras de vocalización emiten señales vocales, que en mamíferos terrestres son generadas por la filtración de una fuente de energía acústica a través de una vía aérea. En los humanos existen dos cavidades, una frontal formada por la boca y una trasera con la laringe, que continuamente cambian de forma al hablar.

Esto divide el tracto vocal de la fuente del sonido (series de soplos de aire generados al abrir y cerrar o vibraciones de las cuerdas vocales) y produce patrones variantes de tiempo y frecuencia para los fonemas (Fant, 1960).

Un corte de la supralaringe, permite analizar estructuras anatómicas de la producción y la transmisión del habla, en dos segmentos: el horizontal (STVh), la cavidad oral o el tracto vocal y el vertical (STVv) que se conforma por la cavidad faríngea. Ambos tienen una longitud proporcional de 1:1.

Durante el desarrollo ontogenético las estructuras esqueléticas que soportan el techo de la boca rotan hacia atrás del cráneo, acortando la boca y el STVh, durante la niñez (Lieberman, 2007; Martínez, et al., 2008; Quam, et al., 2012; Martínez, et al., 2013).

Algunos cambios en las estructuras del tracto vocal fueron resultado del cambio de postura de la región facial en los primeros homínidos, lo que permitió una mayor movilidad de la lengua.

Los análisis realizados por Aponte (2003) relacionan los cambios estructurales en el aparato fonador con la producción variada de la voz. Estos cambios son evidentes desde el nacimiento, ya que el hueso hioides inicialmente se ubica en el tercio inferior de la segunda vértebra cervical. En esta etapa la laringe se ubica en una posición alta y su tamaño equivale a un tercio de su tamaño total en adultos. Esto produce una respiración nasal los primeros meses de vida.

En la infancia, la lengua desciende gradualmente hacia la faringe, pero mantiene el mismo tamaño que en los grandes simios. Al final de esta etapa, la lengua cambia su forma alargada y plana, a redondeada y curva, ocupando una posición parcial dentro de la boca y otra parte en la faringe, lo que conlleva al descenso de la laringe y la elongación del cuello (Lieberman & McCarthy, 1998).

En los grandes simios, la laringe se aleja del hueso hioides, pero su lengua no desciende posicionándose casi completamente dentro de la boca, de forma similar a lo que ocurre durante la niñez del ser humano. Esto permite producir sonidos vocales Schwa⁴ e incluso, algunas especies producen patrones de frecuencias similares a las de los humanos, pero sin el formato de las vocales (Lieberman, 2007).

Durante la adolescencia, los cartílagos laríngeos y el tamaño de los pliegues vocales crecen. En la etapa adulta tardía hay pérdida gradual de la elasticidad de las fibras de colágeno, reduciendo los tonos agudos y aparece una leve ronquera o un temblor en los sonidos, influenciada por el déficit auditivo.

Con base en esto, se han establecido rangos de frecuencia de la voz humana, de acuerdo con la edad: niñez (440-500 Hz); infancia (250-318 Hz); y a partir de la adolescencia (110-225 Hz).

2.3 Lenguaje doble articulado: la búsqueda del eslabón perdido

Para explorar el origen del lenguaje, la paleolaringología reconstituye los elementos del tracto vocal de los primeros homínidos: laringe, faringe, lengua, y el hueso hioides (Laitman, 1985; Arensburg, et al., 1989; Arensburg, et al., 1990; D'Anastasio, et al., 2013).

⁴ Vocal media central, neutra inacentuada y átona en cualquier lengua.

Las investigaciones de fósiles de neandertales (Lieberman & Crelin, 1971; Boë, et al., 2002), describen la presencia de un tracto vocal que produce sonidos vocales, donde la laringe, estaba colocada aproximadamente 4 cm más arriba que la de *Homo sapiens*.

Esta posición compensa (junto con la forma y posición de los labios) el aumento en su paladar de 2 cm, con un largo total aproximado de 10 cm, que en *H. sapiens* tiene en promedio 7.8-8 cm. Esto, confirió a *H. erectus* y a *H. sapiens*, la misma capacidad, al presentar índices de altura laríngea similares.

Tabla 2. Medidas del laringe y paladar

	Altura laríngea	Longitud palatina	Índice de altura laríngea
Recién nacido	2.63	4.34	0.60
Niño de 10 años	5.75	6.57	0.88
Hombre adulto	8.70	8.70	1.00
Mujer adulta	7.40	7.80	0.95
Neandertal	8.80	10.0	0.88

Fuente: Boë *et.al.*, 2002.

Los estudios sobre la base del cráneo, y su relación con las estructuras blandas que alberga y con aquellas que pueden modificar de acuerdo con su posición, como son la laringe y la faringe, incluyen el grado de flexión craneal. Este parámetro es considerado un indicador crítico del habla (Laitman, 1985). Cuando la flexión es nula o poca, o la posición del tracto respiratorio es alta.

Se ha reportado que la flexión no interfiere con la posición del hueso hioides para dar espacio a una cámara vocal de resonancia que permita el habla, ya que fósiles de neandertales presentan cráneos con platibasia⁵. Esto supone una posición alta del hueso hioides, pero la característica de las mandíbulas altas en estos homínidos del Paleolítico sugiere una posición baja dicho hueso respecto al

⁵ Caracterizada por un ángulo mayor a los 143° en la flexión el cráneo.

basicráneo y un espacio supra-laríngeo más largo. Esta relación no está presente en grandes simios (Arensburg, et al., 1990; D'Anastasio, et al., 2013).

Estos estudios, no permiten determinar la posición exacta del hueso hioides, pero se consideran sus similitudes morfológicas, encontrando diferencias entre *H. sapiens* y *A. afarensis*, estos últimos están más emparentados con los simios africanos (Quam, et al., 2012).



Figura 1. Hueso hioides de humano(A) y chimpancé (B).

Fuente: D'Anastasio et. al., 2013.

La morfología de neandertales, es similar a la de los humanos modernos (Arensburg, et al., 1989; Arensburg, et al., 1990). Presentan similitud en la histología y en la micro-biomecánica de la mandíbula. Esto refleja la fuerza muscular y de las ondas sonoras durante la fonación. Esto sugiere que los componentes del aparato vocal de los humanos modernos aparecieron desde hace 530,000 años (D'Anastasio, et al., 2013).

La paleoneurología, estudia la evolución del cerebro y reconstruye virtualmente el cráneo y de las impresiones que el cerebro deja en él, para analizar su variabilidad y patrones (Bruner, 2010; Bruner, 2012; Holloway, et al., 2009; Beaudet, 2017). La neurología comparada, ayuda a entender rol del cerebro en el lenguaje, en especial del hemisferio izquierdo como la zona donde se lateraliza el lenguaje, con una mayor expansión de este en la neocorteza y el cerebelo (Del Rio Lugo, 1989; Berko Gleason, 2010).

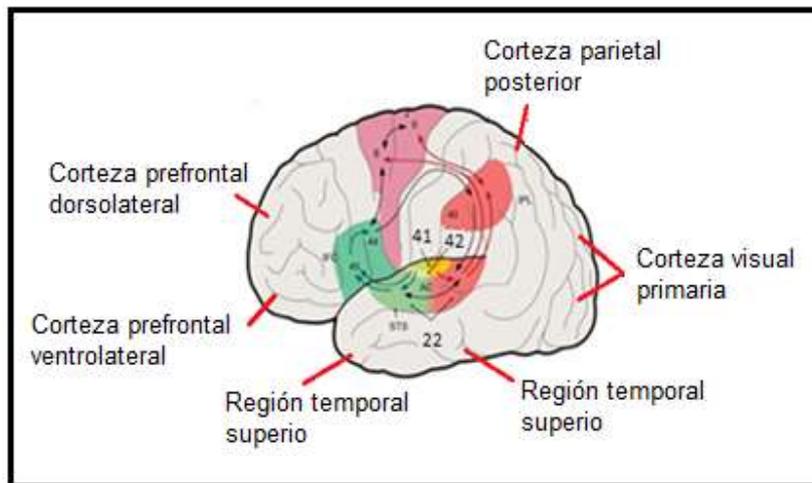


Figura 2. Regiones cerebrales involucradas en el proceso cortical de audición
Modificado de Rauschecker y Scott, 2009.

La ruta del proceso cortical de audición, organizado de manera dual, se ha estudiado en monos *rhesus* (Rauschecker & Scott, 2009), proyectando dos señales simultáneas desde la corteza primaria de audición, que llegan a la corteza prefrontal. La primera vía identifica patrones complejos u objetos, para procesar el “qué”, y la segunda vía procesa espacialmente la señal, siendo la zona del “dónde” (Figura 2).

Otros estudios exploran el “área de voz” en el surco temporal superior izquierdo, que responde a los estímulos de las sílabas consonantes-vocales. Otras áreas auditivas importantes son la 22 (reconocimiento auditivo), la 41 (centro auditivo primario) y la 42 (atención auditiva y percepción para la discriminación entre sonidos y palabras), en el área de Broadmann, así como el área postero-medial que consiente el acto motor de articulación (Romanski & Averbeck, 2009). Estos estudios muestran que la corteza temporal superior responde al habla nativa y aquella inteligible, mientras que las regiones posteriores y del temporal procesan sonidos complejos.

Algunos estudios comparativos, han reconstruido digitalmente el oído de primates no humanos (PNH) quienes están filogenéticamente emparentados con

los humanos (Groves, 2016; Riley, 2013), y son indicadores de la evolución del lenguaje.

Los estudios de la fisiología del oído son relevantes ya que es receptor de sonidos, e incluso algunos fósiles, cuentan con estructuras esqueléticas relacionadas con la audición (Martínez, 2004; Martínez, et al., 2013; Quam, et al., 2013). En los mamíferos terrestres, existen similitudes funcionales del oído con variaciones interespecíficas en forma, sensibilidad y escala auditiva.

La audición es la capacidad de captar e interpretar vibraciones moleculares del medio externo (Gil-Loyzaga & Pujol, 2005). Estas vibraciones constituyen las ondas de presión o sonoras, las cuales tienen dos variables: la frecuencia (que se miden en ciclos/sg o hertzios, Hz) y la intensidad (que se mide en decibelios, dB), que determinan lo agudo, grave, débil o fuerte de cada sonido.

Evolutivamente, cada especie ha adaptado su receptor auditivo para captar frecuencias sonoras específicas para su supervivencia. De esta manera, el sistema auditivo, es base de la comunicación y su evolución en los humanos está dirigida hacia la detección de los sonidos del habla, incluso en un medio ambiente ruidoso (Martínez, 2004; Martínez, et al., 2013; Quam, et al., 2013; Quam, et al., 2013).

Estudios sobre la cadena osicular del oído medio, la fisiología de la transmisión del sonido o el estudio osteológico, anatómico y morfológico de las estructuras del sistema auditivo, así como de bioacústica⁶, se complementan con Tomografías Axiales Computarizadas (TAC), centrándose en la región del hueso temporal, para reconstruir digitalmente las cavidades del oído, dentro del área de la antropología virtual.

⁶ Por medio de representación de los umbrales auditivos, donde el eje X indica las frecuencias representadas en octavas que van de 250 Hz a 8 kHz y hacen referencia directamente a la longitud coclear donde se percibe el estímulo sonoro, denominado organización tonotópica, con las frecuencias altas cercanas al estribo y las bajas cerca del ápice. El eje Y indica el nivel de estímulo, que se representa en una escala de decibelios (Popelca y Hunter, 2013). Llamado audiograma.

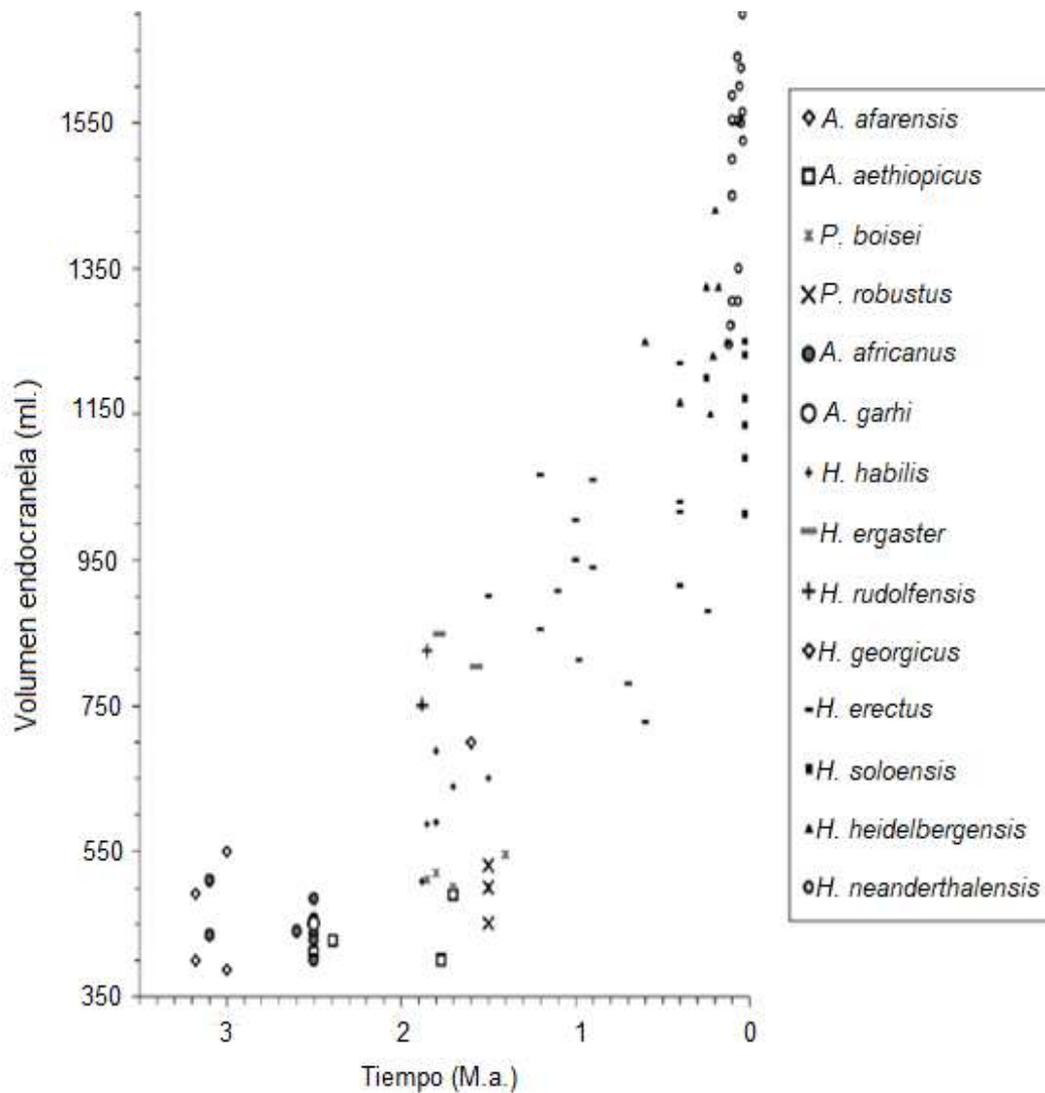


Figura 3. Evolución en el volumen del cerebro humano

Crecimiento del cerebro humano durante los últimos 3 millones de años, a través de los moldes endocraneales de los homínidos fósiles disponibles. Obtenida de Holloway *et.al.* 2009.

Virtual anthropology is a multi-disciplinary approach to study anatomical data, particularly that of humans, their ancestors, and their closest relatives, in three or four dimensions (space or space-time)... This fusion of anthropology, mathematics, physics, computer science, medicine, and industrial design incorporates know-how for applications spanning evolutionary biology, hominoid development and growth, forensics, functional morphology, medical diagnosis, and teaching (Weber y Bookstein, 2011:2).... Virtual anthropology exploits quantified morphology in an advanced way whereby shape and size are converted into numbers that permit the

*efficient comparison of means, variances, covariances, and group-to-group similarities very directly and intuitively (Ibídem, 28)*⁷.

El descubrimiento de los rayos X, por Wilhem Conrad Röntgen en 1895, dio paso a la TAC, con los esfuerzos de Godfrey Newbold Hounsfield, que es usada en Paleoantropología para evitar la pérdida de señal que se da con los rayos X, al no diferenciar la mineralización del material óseo.

En la TAC se proyecta un haz de rayos X en abanico⁸ a través de una ventana circular conocida como “granty”, que gira rápidamente alrededor del cuerpo⁹, mientras la mesa se mueve continuamente, produciendo señales procesadas como cortes, que se apilan sucesivamente formando una imagen tridimensional (Hofer, 2007, Biomédicas, 2013).

Estas imágenes tienen cierta altura y grosor, normalmente equivalente a 200x200 mm., formadas por pixeles (elemento de imagen cuadrado o rectangular), o unidades de información menor en una imagen, que tiene una posición (x, y) en la cuadrícula y contiene información sobre los valores de gris o color. Al aumentar una tercera dimensión en (z) el pixel se transforma en un elemento de volumen o voxel (Weber & Bookstein, 2011).

Con base a esto, este trabajo explora la relación del aparato fonador con el aparato auditivo, centrándose en la morfología del oído, como indicador de la percepción de ciertas frecuencias del lenguaje humano.

⁷ La antropología virtual estudia datos anatómicos, de los seres humanos, sus antepasados y sus parientes más cercanos, en tres o cuatro dimensiones (espacio o espacio-tiempo). Combina antropología, matemáticas, física, informática, medicina y diseño industrial, e incorpora conocimientos técnicos para aplicaciones que abarcan la biología evolutiva, el desarrollo y crecimiento de homínidos, forenses, morfología funcional, diagnóstico médico y docencia (Traducción propia de Weber y Bookstein, 2011:2. También cuantifica la morfología permitiendo la comparación de medias, varianzas, covarianzas y similitudes intragrupalas directa e intuitivamente (Ibídem, 28).

⁸ Que va de los 40° a 60°, definido por el ángulo que se origina en el foco del tubo de rayos X y que se extiende hasta los límites externos del detector.

⁹ Cada rotación de 360°

3. MODULARIDAD E INTEGRACIÓN CRÁNEAL

"Si el hombre exterminara a los monos, es como si eliminara a una buena parte de su pasado y el misterio que éste encierra"
(Jane Goodall)

3.1 Morfología craneal

En los seres humanos el cráneo contiene un cerebro cinco veces mayor a lo predecible de acuerdo con el tamaño corporal. Además de proteger al cerebro, participa en actividades que involucran a todo el cuerpo (termorregulación, respiración, vocalización, visión, audición, locomoción, etc.).

Su complejidad, incluye modificaciones clave en su desarrollo y en la evolución craneofacial de los homínidos, reflejando cambios en comportamiento. El rango de funciones críticas que controla, así como el número y la diversidad de componentes que lo conforman, hace de su estudio algo complejo. A nivel macro, el cráneo humano tiene treinta y dos dientes, más 22 huesos (Lieberman, 2011), que son clasificados en huesos del cráneo y faciales:

En los del cráneo, ocho en total, que incluyen los impares etmoides, frontal, esfenoides, occipital y los pares temporal y parietal, y en los faciales, 14 en total, a saber, los impares maxilar inferior y vómer y los pares maxilares superiores, palatinos, cornetes nasales inferiores, propios de la nariz, lagrimales y malares (Dunn & Zion, 1978, p. 61)

Cada parte del cráneo se integra con otras estructuras dependiendo de su posición y de su relación entre elementos craneofaciales. Existen varios niveles cuyo crecimiento y desarrollo depende de la interacción con los niveles adyacentes (Otaño, et al., 2009).

El cráneo usualmente se divide en dos módulos considerando aquellos huesos que están unidos para una misma función: 1) el esplacno-cráneo o complejo facial y 2) el neurocráneo, o bóveda craneal o calvaria. Entre ellos existe una tensión integradora en el rostro, resultado de la masticación, por lo que tiene mayor

variabilidad y la bóveda craneal tiene una influencia mayor por el crecimiento del cerebro (Hallgrímsson, et al., 2004).

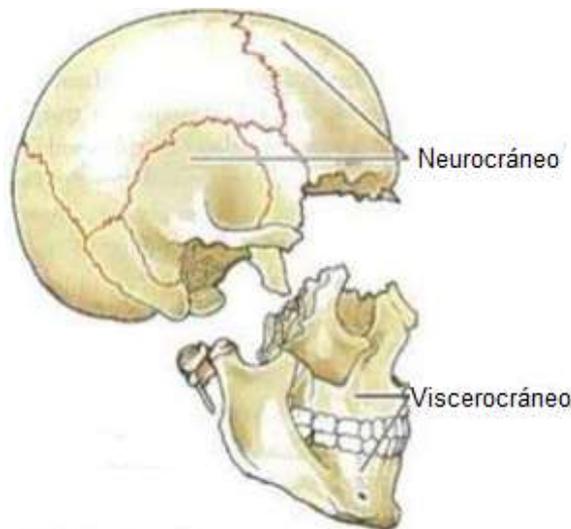


Figura 4. División modular en neurocráneo y viscerocráneo

Modificado de Vázquez, 2016

El neurocráneo conecta a la cabeza con el esqueleto axial para formar la plataforma central sobre la que crece el cerebro y debajo de la cual crece la cara. Está compuesto por la bóveda craneal, la base del cráneo, el esqueleto de la nariz y la mandíbula. La bóveda craneal está formada por los huesos frontal y parietales, así como parte de los huesos temporales y el occipital (Chávez, 2012). Estos huesos se forman a partir de células derivadas de la cresta neural y del mesodermo, y alojan y protegen el encéfalo, el cual envía señales a la duramadre siendo la matriz funcional más importante (Barbeito-Andrés, et al., 2012).

Al nacer, los huesos de la bóveda craneal están separados por surcos amplios de tejido conectivo llamados fontanelas. Su crecimiento es rápido en el primer año de vida, y continúa hasta el séptimo, dependiendo del crecimiento del cerebro y del desarrollo sutural (Otaño, et al., 2009). Existen también cambios en la superficie de la bóveda craneal como la absorción y deposición de hueso por acción de los músculos masticatorios y nucales.

El basicráneo, se ubica entre el cerebro y la cara, integrando el cráneo (Jeffery & Spoor, 2002). Desde una perspectiva evolutiva es una estructura con características primitivas incluyendo a casi todas las porciones que osifican de manera endocondral.

La cara o esplacnocráneo (*splanchno* significa intestino en griego) en la etapa fetal y posnatal se denomina viscerocráneo. Inicialmente crece alrededor del final anterior de la cavidad oral y de la faringe, desarrollando un intestino delantero, a partir de grupos de células migratorias. El grupo fronto-nasal migra a la parte superior de la cabeza formando la mitad superior de la cara. Los arcos braquiales migran de la parte posterior de la cabeza rodeándola a manera de collar, contribuyendo al desarrollo de la cara inferior, varios de sus músculos y el cuello.

La porción dorsal del primer arco da origen al proceso maxilar, molar y parte del temporal. La porción ventral o cartílago de Meckel origina el proceso mandibular, mientras que la punta dorsal se une con el segundo arco formando el yunque, el martillo y el estribo. Estos huesos osifican completamente antes del nacimiento.

La cara es la parte más variable del cráneo, incorpora alrededor de 20 huesos, derivados de muchos centros de osificación, que crecen de manera intramembranosa y están organizados en cinco zonas principales, respondiendo a espacios de órganos particulares: 1) cuenca de los ojos, 2) cavidad bucal, 3) fosa nasal, 4) hueso hioides y 5) huesos del oído.

3.2 Ontogenia y Filogenia: integración del cráneo

El desarrollo prenatal humano comprende tres periodos: 1) la fecundación, 2) el embrionario, donde se diferencian y desarrollan la mayoría de los órganos y 3) el fetal, que se caracteriza por el crecimiento (Otaño, et al., 2009). Durante la embriogénesis, derivada de la cresta neural, se forma el disco tri-laminar,

responsable de generar los distintos sistemas y órganos, en la mayoría de los vertebrados (Pachajoa & Moreno, 2015), diferenciándose en ectodermo, endodermo y mesodermo (Figura 5).

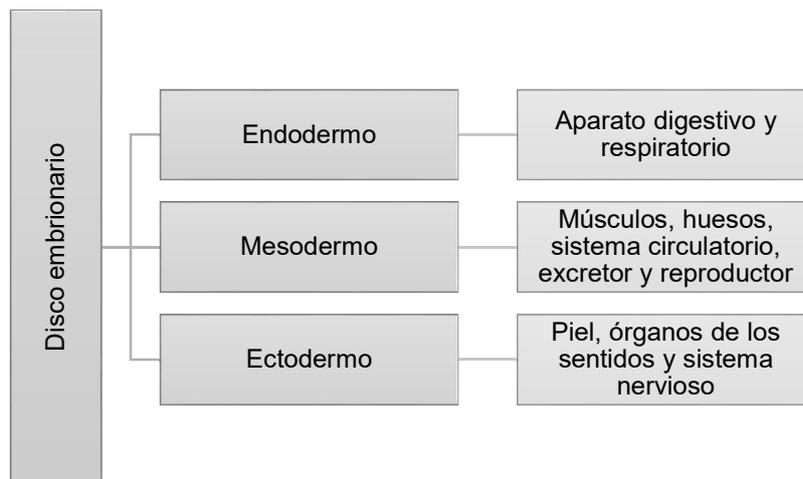


Figura 5. Esquema de la diferenciación del disco embrionario

Una vez integradas las estructuras que forman la cabeza, inicia el crecimiento por medio de dos trayectorias posnatales (neural y esquelética), con base en los componentes, neural y visceral. Cada uno tiene trayectorias de desarrollo específicas que dan paso a los módulos.

El desarrollo de la porción cefálica evoluciona filogenéticamente a partir de dos componentes básicos, el condrocráneo, (asociado al desarrollo del cerebro, de los órganos de los sentidos y de los huesos membranosos), y el viscerocráneo, asociado al desarrollo de los arcos branquiógenos y de la región oral (Martínez, 2009, p. 74)

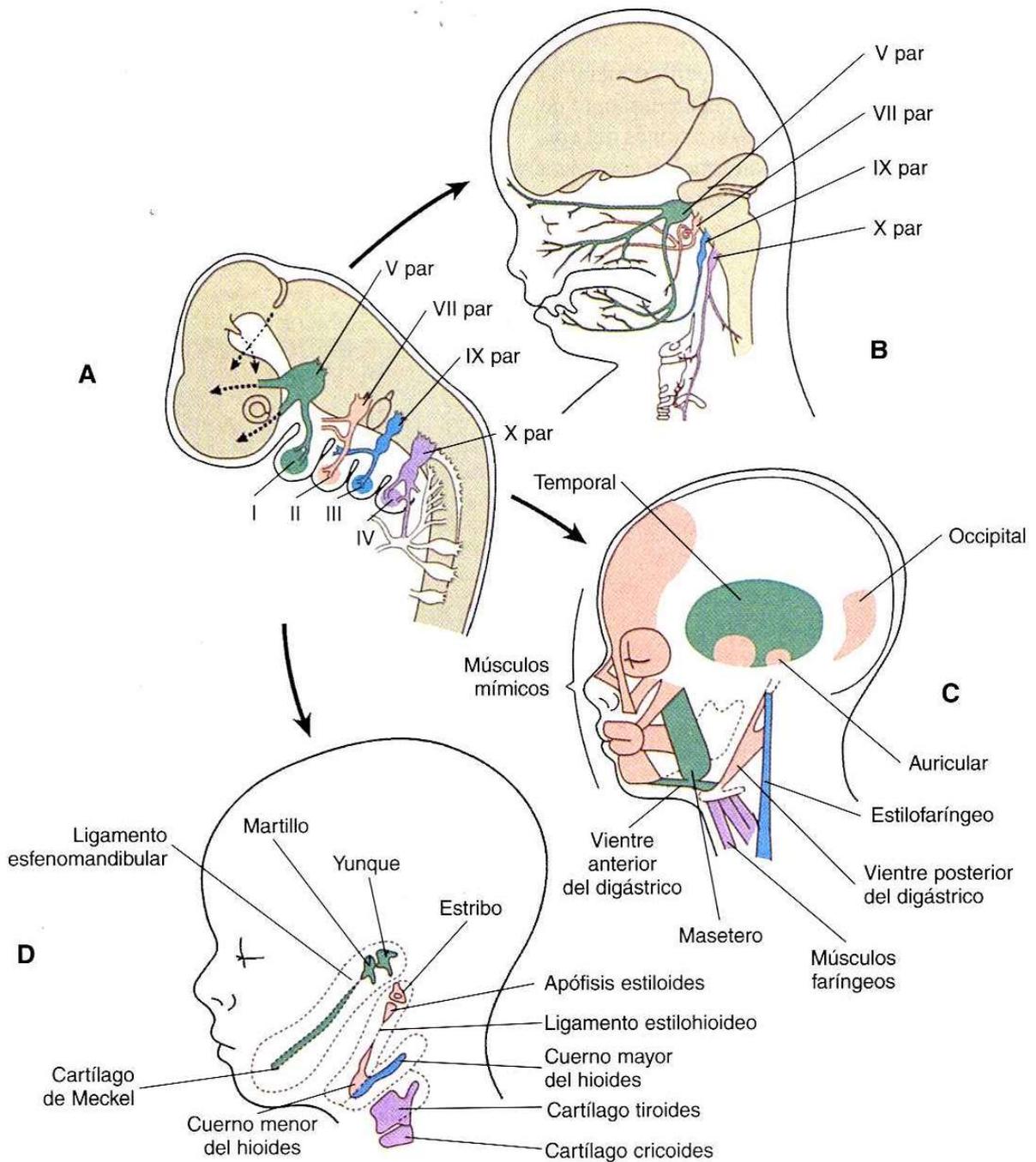


Figura 6. Proceso de migración y desarrollo de los arcos branquiales.

A) sistema de arcos branquiales, B) derivados branquiales en los componentes neurales, C) derivados musculares y D) derivados óseos. Fuente: (Carlson, 2014)

Posterior a la formación del cráneo, en una etapa temprana del desarrollo fetal, se forma el condrocáneo. Este crece en forma de mariposa con múltiples forámenes, y da lugar al basicráneo al integrar al menos 41 centros de osificación que aparecen después de la octava semana de gestación (Meike, 2002; Flores, 2017). Tres de estos centros de crecimiento o sircondrosis son: 1) el esfenooccipital -entre el occipital y el esfenoides-; 2) el mediosfenoidal -entre el preesfenoides y posesfenoides-; y 3) el esfenoetmoidal -entre el etmoides y el esfenoides-.

El proceso de ontogenia en el embrión y posteriormente en el feto (Figura 6), inicia con la aparición, la formación y el desarrollo de estructuras craneofaciales, relacionadas con el habla.

Al nacer, el cráneo es siete veces mayor que la cara. Durante los dos primeros años de vida, el cerebro, el neurocráneo y la base del cráneo crecen rápidamente hasta alcanzar su tamaño adulto entre los seis y los ocho años (Sardi, 2017). Mientras tanto, la cara crece más lento y alcanza su tamaño adulto entre los 14 y los 20 años. Los dientes tienen una trayectoria única y constante desde el nacimiento hasta los 16 o 18 años. En los chimpancés, el crecimiento es distinto. La trayectoria neural se completa a los tres años y la esquelética a los doce años (Lieberman, 2011).

Los senos óseos terminan de formarse en la edad puberal, a excepción de los senos frontales que están completos entre el quinto y sexto año de vida, debido a una invaginación etmoidal en el hueso frontal y en el meato medio de la fosa nasal.

Tabla 3. Desarrollo embrionario craneofacial

Semana de gestación	Estructuras formadas
Cuarta	Arco mandibular Hioides Base de la lengua Conexión de la fosa bucal y el intestino Desarrollo de masa ecto-mesenquimatosa (músculos)
Quinta	Procesos nasales mediales y laterales Boca primitiva Paladar primitivo Conexión entre cavidades nasales y bucal
Sexta	Nariz primitiva Placas óseas en el área del foramen mentoniano Prolabios Deposición de lámina dental
Séptima	Se desarrolla las repisas palatales Músculos de la lengua Párpados Conducto nasogniano
Octava	Paladar secundario
Novena a décimo segunda	Paladar blando Úvula Cóndilo mandibular

3.3 Modularidad e Integración

Los huesos del cráneo están integrados debido a un funcionamiento común. Al compartir paredes o regiones de crecimiento, muchos de los espacios y estructuras de soporte, permiten que la cabeza sea funcional, adaptable, y cambiante a lo largo del ciclo de la vida y a través del tiempo evolutivo. Por ejemplo, la reducción del prognatismo en el género *Homo*, como adaptación para el lenguaje (Lieberman, 2011).

Los cambios anatómicos del cráneo se dividen en módulos, “*compuestos por unidades distintas, parcialmente independientes que comparten características* (Lieberman, 2011:9)”. Los módulos son centros de tejido blando y espacios que dan

soporte funcional siendo denominadas matrices funcionales (Moss, 1972), a partir de la idea de componentes y unidades, descritos por Jakob Van Der Klaauw (1945).

Un “componente funcional” es un complejo necesario para realizar una función y el conjunto de unidades morfológicas integradas para dicha función...Por lo tanto proponemos que una “unidad funcional” es todo elemento que dentro de un componente cumple una función relativamente independiente de las demás estructuras de ese componente (Dressino & Lamas, 2003, pág. 104).

Desde esta perspectiva, la cabeza puede considerarse como un conjunto de matrices funcionales, soportada biomecánicamente y protegida por varias unidades esqueléticas relacionadas (cartílago, hueso, tejidos conectivos densos, etc.). La morfología de estas unidades está asociada a la función de los tejidos blandos y en conjunto engloban cada matriz, dando lugar a los componentes craneales funcionales.

Para identificar los componentes específicos de cada módulo y sus patrones de covarianza, la hipótesis de Moss y Salentijn (1969), distingue dos tipos de matrices: 1) las periósticas, que incluyen el tejido blando y los dientes, e inciden sobre las unidades esqueléticas dirigiendo el proceso de deposición y reabsorción ósea modificando la forma y el tamaño; y 2) las capsulares, que incluyen cavidades y órganos como el cerebro y el ojo, de volúmenes cerrados y protegidos, que inciden sobre los componentes craneales funcionales alterando su posición.

De igual manera se reconocen unidades macro-esqueléticas (relacionadas a las matrices capsulares o a los componentes funcionales enteros), y unidades micro-esqueléticas (responden a las matrices periósticas), por ejemplo, las tuberosidades de inserciones musculares (Sardi, 2017).

Los componentes se dividen en contiguos y adyacentes. Los primeros relacionan un hueso con diferentes matrices y los segundos relacionan una sola matriz funcional con diferentes partes óseas (Dixon, et al., 2017).

Tabla 4. Principales matrices funcionales y sus componentes menores

Componente	Matriz funcional
Neural anterior	Porción del cerebro (principalmente lóbulos anteriores) relacionada al frontal y a la fosa craneal anterior, meninges, líquido céfalo-raquídeo, senos frontales
Neural medio	Porción del cerebro (principalmente lóbulos anteriores) relacionada con los parietales, fosa craneal media y parte de la fosa posterior, tallo cerebral, meninges, líquido céfalo-raquídeo
Neural posterior	Cerebelo, meninges, líquido céfalo-raquídeo
Ótico	Cavidades, conductos, huesecillos, tímpano, ligamentos
Óptico	Globo ocular, músculos orbitarios, nervios ópticos, tejido adiposo, ligamentos
Respiratorio	Cavidad funcional, mucosas respiratorias y olfativas
Masticatorio	Músculos masticatorios (principalmente los músculos masetero y temporal)
Alveolar	Dentición, mucosas orales, lengua

Modificado de Sardi (2017)

Las variables funcionales se definen en torno a la unidad esquelética, donde cada componente involucra matrices específicas cuyas mediciones explican la variabilidad biológica. Estas matrices y componentes son relativamente independientes, lo cual puede ser subjetivo, al igual que en los módulos. Estudios previos sobre desordenes craneofaciales muestran la afectación simultánea de diversas matrices, aunque solo una de ellas sea la directamente afectada (Kumin, 2017). De igual manera, el crecimiento de las diferentes partes del cráneo modifica la morfología facial y, por lo tanto, la posición dental, que a su vez se ve influenciada por las posiciones mandibular y maxilar (Lieberman, 2011).

Esto es relevante al analizar la hipótesis ambiental, sobre su influencia en la modificación de la estructura ósea (Cheverud, et al., 1983; Wagner, 1984; Heffner, et al., 2001; Huang, et al., 2002). Por ejemplo, la hipertrofia o la hiperactividad del músculo temporal pueden modificar o desaparecer la morfología del proceso coronoides de la mandíbula (Moss & Salentijn, 1969).

La modificación del oído externo y medio incrementa la sensibilidad auditiva para detectar frecuencias bajas. Esta característica está presente en primates

nocturnos tales como el loris (*Loris* sp.), debido a su comunicación auditiva de largo alcance (Coleman y Ross, 2004).

Todas las estructuras del cráneo están relacionadas y son multifuncionales. El grado de integración de las matrices es cuantificable estadísticamente de acuerdo con patrones de correlación o covarianza. Esta relación es mayor dentro de un mismo módulo y disminuye entre módulos. De igual manera, los módulos varía con el contexto de cada organismo, su función y adaptación al ambiente cambiante (Klingenberg, 2008; Wagner, 1990; Camargo-Prada, et al., 2017).

Esta investigación explora la hipótesis de Moss (1972), donde los dos módulos craneales serán clasificados por su modo de osificación: 1) la base craneal y etmoides osifican endocondralmente y 2) el resto del cráneo, cara y bóveda, se forman por osificación intramembranosa. En los primates, el basicráneo y la cara son unidades macro-esqueléticas distintas, pero integradas (Püschel, 2014), con correspondencia entre una cara alargada y estrecha con una base craneal larga, estrecha y plana. Una cara más amplia y corta se asociada a una base más redondeada, corta y amplia¹⁰ (Neux, 2016; Neux, et al., 2018).

Esta clasificación facilita el análisis de los componentes con estructuras anatómicas relacionadas con la transmisión y la recepción del lenguaje articulado, localizadas principalmente en estructuras micro-esqueléticas del basicráneo (paladar, fosas craneales, foramen hipogloso y yugular) y del viscerocráneo (oído y ángulos faciales).

¹⁰ Correspondientes a los patrones de braquicefalia y dolicefalia. Patrones de integración que se comparte entre género *Homo*, *Pan* y *Hylobates*

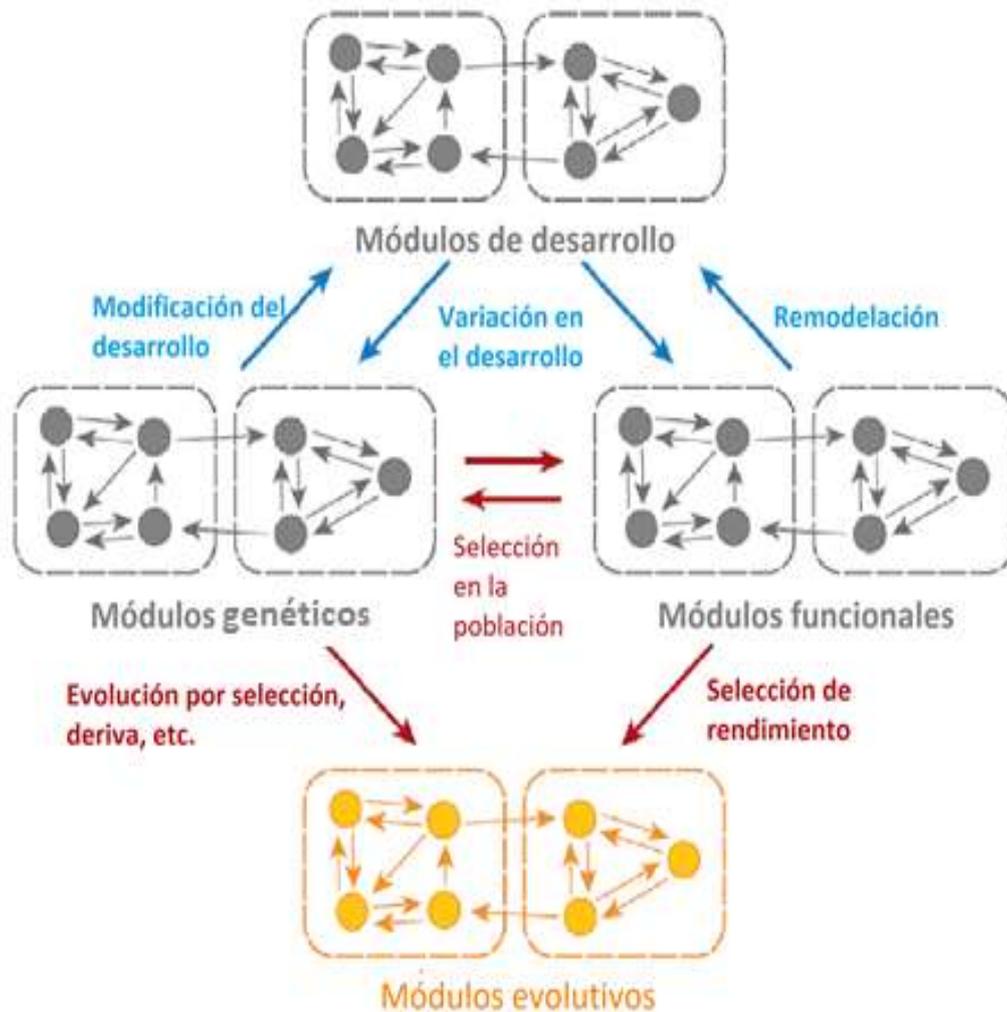


Figura 7. Relaciones genéticas, funcionales y evolutivas entre los módulos de integración

1) Módulos de desarrollo como interacciones epigenéticas; 2) Módulos genéticos referente a patrones de efectos en conjunto que modifican los rasgos genéticos; 3) Módulos funcionales como la interacción de rasgos en una o más funciones; y 4) Módulos evolutivos. Estos módulos se relacionan a diferentes niveles, los módulos de desarrollo median la expresión de la variación genética en los rasgos fenotípicos y forman las estructuras que realizan la función. Por su parte los procesos funcionales como la remodelación del hueso, influyen directamente sobre la dirección de crecimiento del tejido y con esto su forma. Mientras los módulos genéticos y funcionales contribuyen sustancialmente a los evolutivos ya que proveen una unión entre estructuras de rasgos morfológicos y la selección en el desempeño de las funciones de un organismo. Modificado de Klingenberg (2008).

3.4 Integración funcional del cráneo en *Homo sapiens*

De acuerdo con Lieberman y sus colaboradores (2002), las diferencias en *Homo sapiens* modernos (HSAM) y arcáicos (HSA), se deben a la reducción facial y la globularidad de la bóveda craneal. Existen cuatro diferencias en la ontogenia del patrón craneofacial que marcan la transición de los grandes simios africanos a HSAM: 1) un neurocráneo más esférico relacionado al crecimiento cerebral; 2) una base craneal más flexionada; 3) un foramen magnum cerca del eje central; y 4) una cara relativamente pequeña y sin prognatismo.

La cara de los HSAM es más pequeña en relación con el tamaño general del cráneo, marcando tres diferencias morfológicas: 1) la longitud de la fosa craneal anterior (FCA) es aproximadamente un 15-20% más larga que en HSA; 2) la FCA está más flexionada respecto a la base posterior (con ella la cara) en HSAM, con un promedio de 134° para el ángulo de la base craneal; y 3) la fosa craneal media (FCM) es aproximadamente 20% más amplia que el tamaño del cráneo. Esto sugiere que los lóbulos temporales y el frontal son proporcionalmente más largos en HSAM que en HSA.

La base craneal del humano moderno difiere de la de otros primates. Sus pirámides petrosas están orientadas coronalmente, el foramen magnum se posiciona inferiormente, y presenta mayor grado de flexión basicraneal, con una fosa craneal posterior amplia (Jeffery & Spoor, 2002).

El ángulo de la base del cráneo (ABC), combina tres sincondrosis: esfeno-occipital, medio-esfenoidal y esfeno-etmoidal. Este ángulo se mide de diversas maneras, siendo la más usada el ángulo entre Basion, la silla turca y el foramen *caecum*. La flexión en las sincondrosis de la línea media del cráneo incrementa el volumen de la bóveda craneana que se ubica sobre la plataforma del basicráneo (Hipótesis *spatial packing*). Una mayor flexión se asocia a una base craneal posterior más corta y un neurocráneo más redondeado (Neux, 2016).

Otros factores que influyen en el ABC es el tamaño de la cara. Entre más alargada, se asocia a una base más extendida. La flexión permanece relativamente estable en los humanos, debido a que la cara permanece corta y debajo del cerebro.

La posición de la cavidad orofaríngea y el descenso del hueso hioides que permiten el habla, tienen una correlación con el ABC. Sin embargo, no se puede asociar directamente al desarrollo del habla. Existen factores prenatales, como la forma de la cavidad vocal influenciada por el paso del flujo de líquido amniótico (Jeffrey, 2005), y posnatalmente la flexión se asocia al aumento de la bóveda craneal (Jeffery & Spoor, 2002), y/o a la posición de la mandíbula (Lieberman & McCarthy, 1998).

El incremento de la flexión está asociado a la globularidad del cerebro, y el piso de la base craneal es el techo de la cara. Por ello, la flexión influye en la orientación facial relativa a la FCA. Asimismo, el tamaño de los lóbulos temporales y frontal influyen en el tamaño de la fosa media y anterior, respectivamente. A su vez, el incremento del lóbulo temporal contribuye a la reorientación de la cara hacia una posición vertical debajo de la fosa anterior.

Desde una perspectiva filogenética se formuló la hipótesis de que la posición antero-inferior del foramen magnum, la base craneal anterior desviada ventralmente y la orientación coronal de las porciones petrosas, permitieron la expansión del cerebro. Actualmente, esta hipótesis fue reemplazada por otras que atribuyen dichos cambios al crecimiento del cerebelo, y una base craneal posterior corta. Por ello, la reorientación coronal de las petrosas aumentó la base posterior y la flexión (Spoor, 1997).

Starit y Grine (2004), proponen que las diferencias anatómicas resultan del incremento de la neocorteza cerebral con base en la evidencia de que en la etapa fetal el crecimiento de la base del cráneo es menor que en otras partes del cráneo, mientras que el cerebro crece rápidamente (Jeffery & Spoor, 2002). Esto crea una relación entre el desplazamiento de la fosa craneal media y una cara menos prógnata, rasgo compartido entre los homínidos (Neux, 2016).

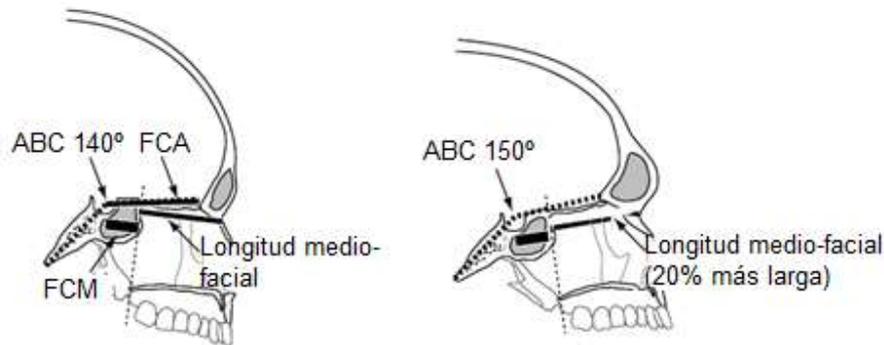


Figura 8. Ángulo de la base del cráneo

La proyección de la cara está influenciada por el ABC, la longitud de la base craneal anterior y la longitud de la cara. A mayor proyección de la cara, mayor extensión de la base o una cara alargada relativa a la base anterior. Modificado de Lieberman (2011).

La relación entre los componentes del cráneo está influenciada por rasgos ontogenéticos y de desplazamiento físico. Por lo tanto, el tamaño del cerebro influye sobre la flexión del cráneo, que a su vez incide en la proyección facial. Junto con la flexión son influidas por el tamaño de la cara, generando conexiones complejas, con estas tres modificaciones en el centro.

El desarrollo del aparato fonador también está asociado a estos cambios y pudo haber influido en los mismos, modificando parte de la base del cráneo lo cual permitió la emisión una gama mayor de vocalizaciones. En los chimpancés esto no es posible debido a que su laringe se posiciona detrás de la cavidad vocal, cerca de la base del cráneo y la lengua ocupa toda la cavidad, para deglutir el alimento eficientemente y respirar simultáneamente, limitando la producción vocal no-nasal o cuantal¹¹ (Velasco & Honorio, 2020).

De igual manera, el foramen condíleo y yugular, que se ubican en la base del cráneo, están relacionadas a la producción del lenguaje. A través del foramen condíleo, pasa el par craneal XII o hipogloso que inerva al hueso hioides y a la lengua.

¹¹ Sonidos con frecuencias formantes que se caracterizan por tener una saliente y una estabilidad acústica, como las vocales [i], [u] y [a] y las consonantes [k] y [g].

Este foramen determina el grosor del par y la movilidad de la lengua. El foramen yugular es una extensión del seno sigmoideo, por el cual pasan los pares craneales IX (glossofaríngeo) y X (vago). Estos pares se encargan de la sensibilidad y motricidad de la faringe, el paladar blando, la base de la lengua, el músculo palatogloso, la membrana timpánica y el oído medio (Chávez-Barba, et al., 2011; Benítez, 2003; Rodríguez-García, et al., 2004; Rivera, 2015; Katsuta, et al., 1997; Wysocki, 2002).

El oído codifica las frecuencias asociadas al habla, por lo que es posible relacionar su anatomía con el audiograma de otras especies, así como la longitud del canal auditivo, el área de la membrana timpánica y el área de los huesecillos (Arensburg, et al., 1990; Rosowski, 1994; Martínez, et al., 2008; Quam, et al., 2017).

4. MÓDULO ÓTICO Y SU RELACIÓN CON EL LENGUAJE

"No es la voz que ordena la historia, es el oído"
(Italo Calvino)
"Hablar con otro es ante todo escuchar "
(Michel Quoist)

4.1 Módulo ótico: estructura anatómica del oído

El oído humano (Figura 9), se ubica en la porción petrosa del hueso temporal y se divide en tres secciones: externa, media e interna (Lagunas, 2000). Cada sección transmite las ondas sonoras hasta el cerebro, para su reconocimiento e interpretación.

El sonido, también puede transmitirse por vía ósea, a través de vibraciones en la masa del cráneo, las cuales son perceptibles a partir de los 50 dbs.

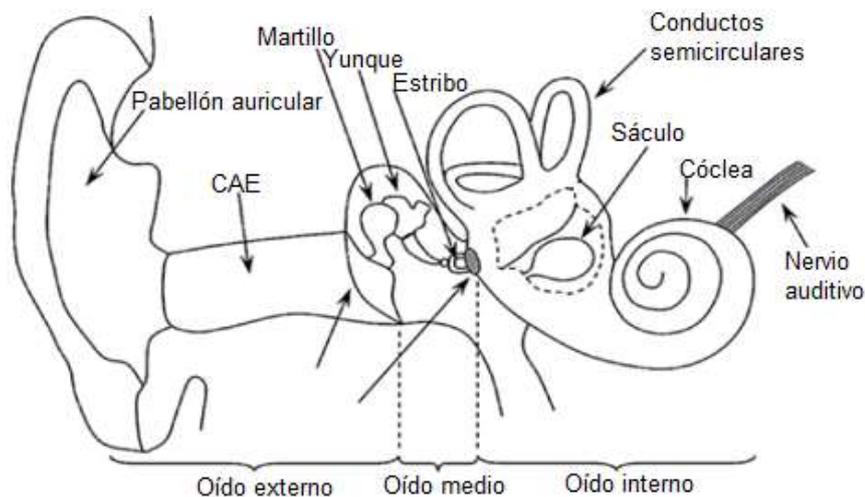


Figura 9. Esquema del oído humano

Modificado de Muñoz, 2011.

Esta vía ósea conduce el sonido propio al producir vibraciones en ambos maxilares y en la base del cráneo (cavidad laringo-faringo-buco-nasal), hacia el

peñasco del temporal. Es por esto que la voz, por vía ósea, tiene un timbre diferente al que percibimos al escucharla grabada (Gil-Carcedo, et al., 2002).

4.1.1 Oído externo

El oído externo consta de tres secciones: 1) el pabellón auricular; 2) la concha en forma de embudo; y 3) el canal auditivo externo (CAE), con forma de “S”. Esta última sección capta las ondas sonoras hacia la membrana timpánica (Soto, et al., 2003; Caro & San Martí, 2006).

En los humanos, el pabellón auricular canaliza las ondas auditivas hacia el CAE, formado por un armazón cartilaginosa, en cuyo extremo caudal está el lóbulo auricular (Mallo, et al., 2010). A nivel subcutáneo, la musculatura del pabellón le permite orientarse rudimentariamente hacia la fuente sonora. También protege al receptor auditivo al reducir la intensidad de los sonidos, que posteriormente se incrementan en el oído medio e interno (Carricondo, 2000).

La oreja tiene varios pliegues, entre los que se sitúa una depresión llamada concha, desde donde se abre el CAE, mediante un orificio denominado meato auditivo externo (MAE). Este meato tiene una composición fibro-cartilaginosa, con folículos pilosos, glándulas sebáceas y ceruminosas en su primer tercio. Los otros dos tercios internos forman el conducto óseo (Alvord & Farmer, 1997) que en su porción medial está formado por el hueso timpánico y presenta un relieve final donde se inserta el *anulus* de la membrana timpánica.

Mide 2.5 cm en su sección superior y 3 cm en la inferior. Su diámetro oscila entre 5 y 9 mm. Estas dimensiones se alcanzan a la edad de 9 años (Mazón, et al., 2016; De Juan Beltrán, et al., 2015; Alvord & Farmer, 1997).

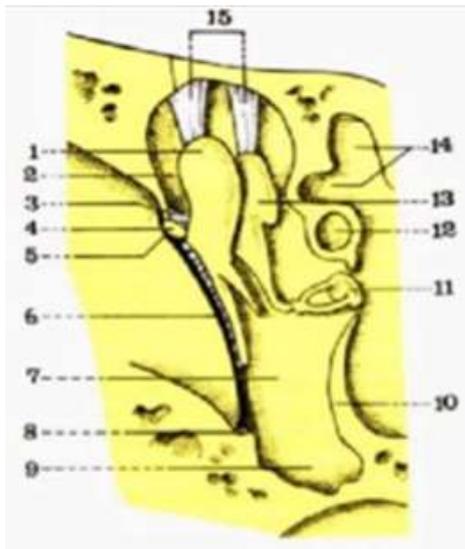
4.1.2 Oído medio

El oído medio tiene cinco elementos básicos: 1) membrana timpánica; 2) cadena osicular; 3) cavidad timpánica; 4) trompa de Eustaquio; y 5) músculos tensores de la membrana timpánica y ligamentos de los huesecillos (Rosowski, 1994).

El oído medio se ubica dentro del hueso temporal (Figura 9), y es una cavidad de 1 a 2 cm³ revestida de mucosa, que comunica con la pared lateral de la rinofaringe y la garganta, por medio de la trompa de Eustaquio. Este conducto faríngeo-timpánico, de estructura tubular osteo-condro-membranosa, regula la presión en la caja timpánica.

En la pared externa, se encuentra la membrana timpánica de forma redondeada y delgada, que al tensarse colecta las ondas sonoras y las transmite a la cadena osicular (martillo, yunque y estribo) (Gil-Carcedo, et al., 2002). Esta membrana se divide en dos partes: la *pars tensa* que ocupa el 90% y la *pars flácida* o membrana de *Shrapnell* (Carricondo, 2000) y tiene una inclinación hacia la sección superior, formando un ángulo agudo de 40° con la base del CAE (Alvord & Farmer, 1997).

El martillo es el huesecillo más grande de la cadena osicular, y llega hasta el tendón del músculo tensor del tímpano, innervado por el par craneal V (Caro & San Martí, 2006). Este hueso adhiere su mango y su apófisis externa a la membrana timpánica, mientras su cabeza se acopla al yunque, equilibrando la tensión de la membrana producida por los movimientos de la cabeza (Gil-Carcedo, et al., 2002).



Corte frontal del oído: (1) cabeza del martillo, (2) receso epitimpánico o ático, (3) Ligamento lateral del martillo, (4) receso superior, (5) *pars flácida*, (6) tímpano, (7) parte media de la cavidad timpánica, (8) surco timpánico, (9) receso hipotimpánico en la pared inferior, (10) Promontorio, (11) estribo, (12) canal facial, (13) yunque, (14) canales semicirculares y (15) ligamentos suspensores del yunque y martillo. Modificado de: <http://slideplayer.es/slide/1118349/>

Figura 10. Esquema de la cavidad timpánica y cadena osicular

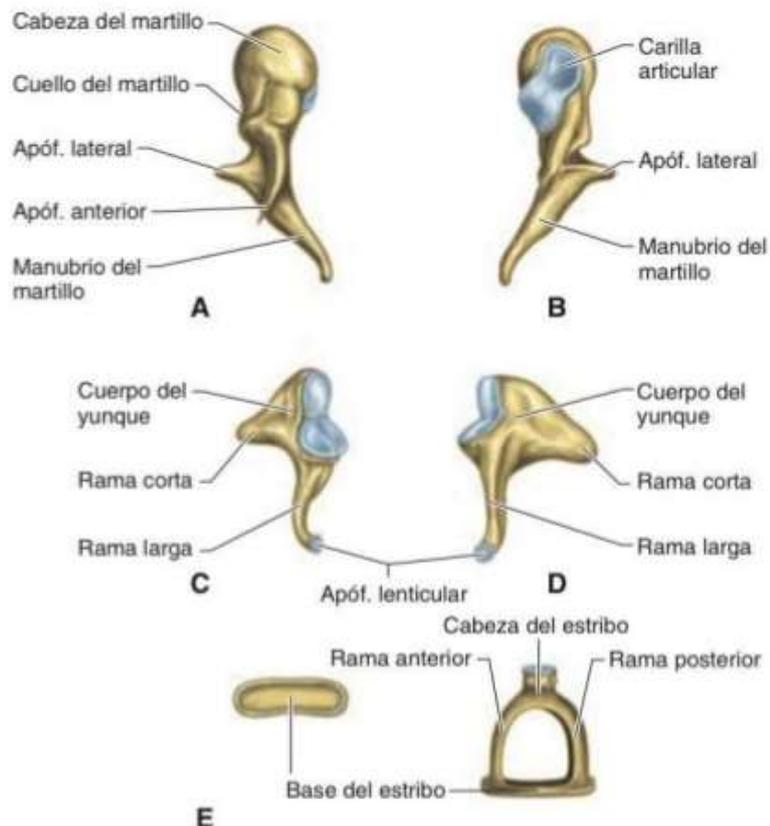


Figura 11. Cadena osicular del oído medio

El yunque tiene forma de “U” y es el hueso más robusto del oído. Su apófisis corta se ancla en la *fossa incudis* de la pared posterior de la caja y la apófisis larga se articula con el estribo por medio del proceso lenticular¹².

En el estribo se inserta un músculo inervado por el par craneal VII. Su cabeza articula con el yunque y se une en su parte superior a dos ramas. La rama anterior es más corta y menos curva que la posterior. La base o platina, se aloja en la ventana oval mediante el ligamento anular de *Rudinger*.

En conjunto, estos huesecillos funcionan como palanca, para convertir las ondas sonoras en movimientos físicos, junto con el tambor, y conectan la membrana timpánica con la ventana oval.

La ventana oval separa la caja timpánica de la rampa vestibular de la cóclea, para liberar la energía hidráulica producida por la vibración del estribo en la membrana oval. El sistema de vibración del oído medio transforma las ondas de sonido entre el aire y el fluido coclear.

4.1.3 Oído interno

El oído interno se divide en laberinto óseo y laberinto membranoso. El primero, es una cápsula ósea hueca que rodea al laberinto membranoso, y contiene a la endolinfa y el laberinto posterior, o vestibular, que se encarga del equilibrio. Entre el laberinto óseo y el membranoso se encuentra la perilinfa, formado por la cóclea o caracol de forma espiral, “*con un numero de espiras que va de las dos espiras y media a dos espiras y tres cuartos*” (Chávez, 2012, p. 35).

La cóclea aloja al nervio auditivo, el cual alcanza al canal de *Rosenthal*, donde se aloja el ganglio auditivo u órgano de *Corti*, mecano-receptor con células ciliadas especializadas en detener las vibraciones mecánicas (Sánchez, et al., 2015). Cuando se produce un estímulo, el estribo ejerce presión sobre la ventana

¹² Considerado por algunos como un cuarto huesecillo, llamado hueso *Sylvius* o lenticular (Chien, 2009)

oval penerando una onda en la perilinfa que viaja a lo largo de la cóclea desplazando la membrana basilar.

Los cilios se flexionan, produciendo cambios de potencial celular que generan estímulos nerviosos a través de células bipolares del nervio coclear. Éstas detectan los sonidos y los impulsos de presión vibrando y enviando señales al cerebro. El tono y el volumen de los sonidos determina qué parte del órgano de Corti vibrará (Soto, et al., 2003; Caro & San Martí, 2006).

4.2 Filogenia del oído

En los vertebrados extintos, existen evidencias de un órgano laberíntico en fósiles de agnatos¹³, similar a las lampreas actuales (Petromyzontidae) y mixines (Myxinidae), en los que se observa un laberinto con dos canales semicirculares definidos (Stensiö, 1927).

La mandíbula se originó a partir del primer arco branquial, en los acantodios (primeros Gnatostómados). A partir de la parte dorsal del arco, se formó el cartílago palato-cuadrado o mandibular superior y las partes ventrales se modificaron dando lugar al cartílago de Meckel o mandíbula inferior. Posteriormente, las mandíbulas primitivas se modificaron reduciendo el primer arco branquial y originando el martillo y el yunque en el oído medio de los mamíferos.

En los Anfibios, la transición al medio aéreo requirió de:

“Un sistema de adaptación de impedancias entre el aire, en el que se transmiten los sonidos y los líquidos laberínticos, sistema que constituiría el oído medio y la conducción de ondas mediante un sistema de huesecillos que unen el laberinto ótico con el exterior directamente o con una membrana externa. Estos huesecillos se forman a partir del primer y segundo arco branquial (palatocuadrado y Meckel) y el estribo de los mamíferos, que procede de la columela de anfibios, reptiles y aves, derivaron del segundo arco braquial (cartílago hiomandibular) (Carricondo, 2000, pág. 13)”

¹³ Ostracodermos, tunicados y cefalocordados

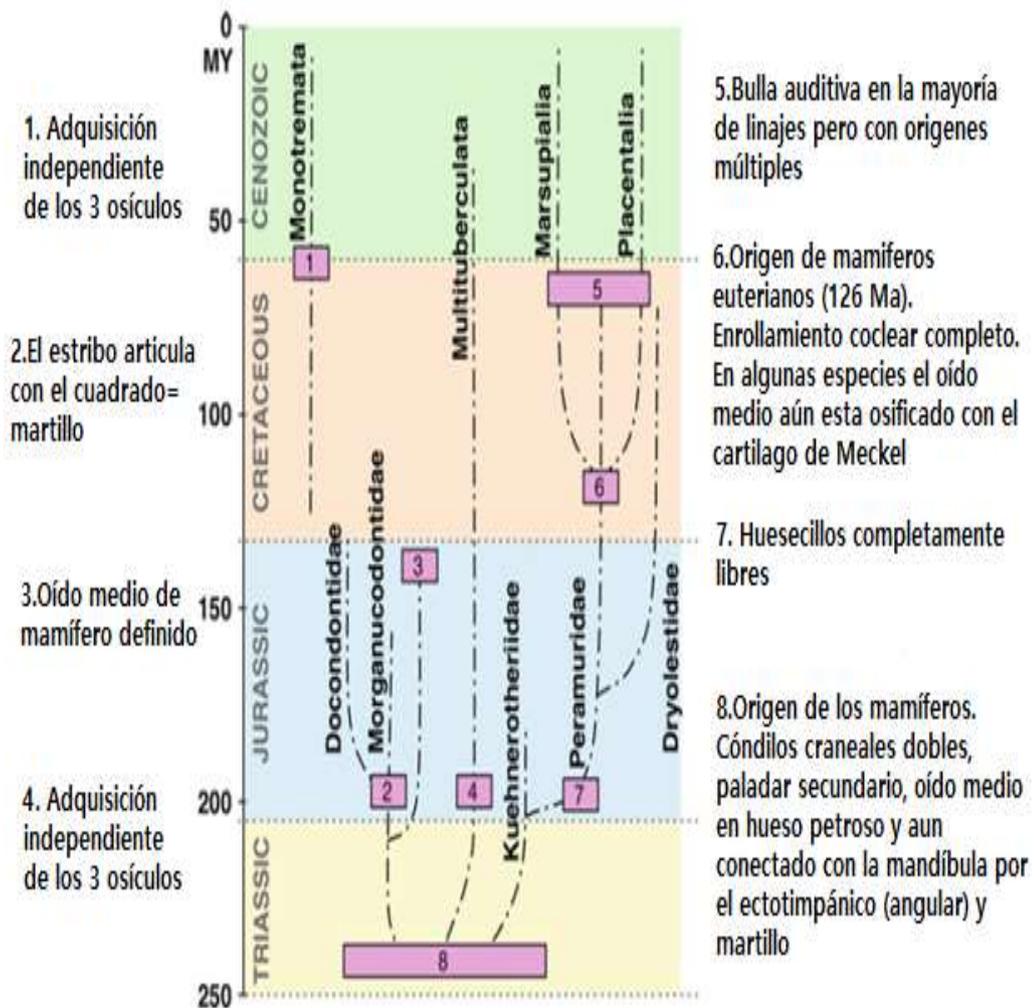


Figura 12. Filogenia de las principales adaptaciones auditivas

Esquema que indica el tiempo aproximado del origen y de la extinción de varios linajes con relación al tiempo evolutivo, señalando eventos o hallazgos fósiles, que indican la presencia de nuevas características. Fuente: Manley & Sienknecht, 2013.

La radiación de los reptiles originó que los vertebrados terrestres que inicialmente contaban con un primordio de pabellón auricular, y una membrana timpánica conectada con la ventana oval, mediante la columela¹⁴ (Gil-Carcedo,

¹⁴ Presente en Aves, como un elemento de transmisión sonora que consta de dos partes, una ósea (estapedial) y una cartilaginosa (extracolumela); misma disposición que en mamíferos monotremas.

2011). Actualmente, la cadena osicular de los mamíferos es menor, y originó al yunque para reducir el efecto negativo de una masa mayor, ante un sonido de poca

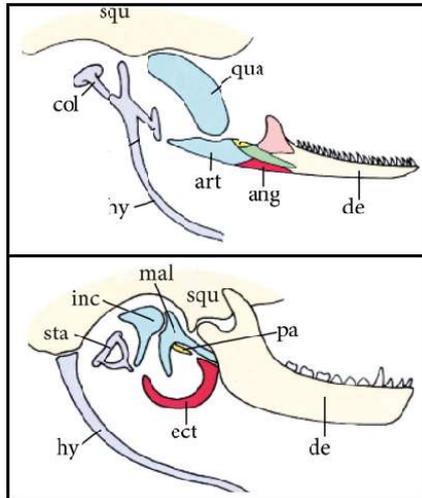


Figura 13. Morfotipo de mandíbula ancestral y actual en mamíferos

Fuente: Maier y Ruf, 2015

intensidad y de baja frecuencia (Vallejo, et al., 2007).

Cambios en el tipo de dieta, produjeron movimientos musculares que a su vez modificaron la dentición heterodonta. La mandíbula se simplificó de siete huesos a uno solo (el dentario), que posteriormente se convirtió en una articulación secundaria. Paralelamente, se desarrolló el segundo paladar, que separó la boca de la cavidad nasal, diferenciando el oído medio. El hueso angular originó el soporte ectotimpánico, mientras que el hueso articular se

convirtió en el yunque y el hueso cuadrado en el martillo. En los mamíferos, estos huesos se transformaron en tres etapas independientes: primero en los monotremas, después en los mamíferos terianos y finalmente en los humanos (Manley & Sienknecht, 2013).

En los mamíferos del Cretácico, el extremo posterior del cartílago de Meckel¹⁵ (separado del resto), adquirió la forma del cuerpo del martillo y se unió al gonial o prearticular. En los mamíferos actuales al osificarse influye en la osificación endocondral del martillo (Meg, et al., 2011).

Otro cambio en mamíferos, fue la reducción en los huesos post-dentarios, incluyendo angulares, articulares, prearticulares y surangulares, para una función doble en la audición y en la alimentación, a excepción del yunque (Rosowski & Graybeal, 1991).

¹⁵ El cartílago de Meckel fungió como mecanismo estabilizador de los huesecillos y posteriormente fue reemplazado por el ligamento esfenomandibular (Meg, et al., 2011).

En los mamíferos, la parte proximal de la columnilla reptiliana se transformó en el estribo, mientras que los huesos mandibulares articular y cuadrado formaron el martillo y el yunque, respectivamente. En el oído interno, el conducto coclear aumentó de tamaño y se espiralizó con variaciones en el número de vueltas según el grupo taxonómico (Maier & Ruf, 2016; Carricondo, 2000). El pabellón auricular fungió como antena receptora.

En los antropoides se formó de un canal timpánico óseo, entre el foramen yugular y el carotideo, para atenuar los sonidos de la masticación. Por ello existe una correlación entre el ancho del cóndilo mandibular y la porción ósea del meato (Packer & Sarmiento, 1984).

Dichos cambios son adaptaciones filogenéticas a lo largo del tiempo evolutivo, de manera que las branquias de los peces actualmente son parte de la mandíbula (huesos articular y cuadrado) en los reptiles, y en los mamíferos son el martillo y en yunque. El estribo surgió a partir del hueso hio-mandibular de los peces, que posteriormente se convirtió en la columela. El CAE se introdujo progresivamente en el hueso timpánico (derivado del angular), protegiendo la membrana timpánica (Vallejo, et al., 2007).

4.3 La recepción acústica, la capacidad auditiva y el habla

Las frecuencias y las intensidades de los sonidos que emite cada especie concuerdan con aquellas que puede escuchar. En el ser humano esto sugiere que *“en nuestros antepasados evolucionó un sentido más corticalizado acompañando el uso de las capacidades vocales que distinguen a casi todos los primates vivos (Cela, et. al. 1997:8)”*.

Esto implica mecanismos de codificación auditiva compartidos con otras especies, así como mecanismos especializados para codificar sonidos del habla (Del Rio Lugo, 1989).

En los mamíferos, la audición empieza en el oído externo (Martínez, *et al.*, 2009) que recibe la potencia del sonido en forma de vibraciones que se acoplan en el oído medio. Estas las transmite al oído interno mediante la membrana timpánica y los huesecillos, hasta la cóclea ejerciendo presión en la ventana oval que produce ondas en el líquido coclear.

Este líquido mueve la membrana basilar, donde las células pilosas sensitivas se inclinan generando potenciales de acción que transmiten la información al cerebro. Esto constituye los sonidos, siendo los receptores sensoriales del oído los que determinan las frecuencias en cada especie.

Las características principales del sonido son: 1) potencial acústico o intensidad, 2) frecuencia o tono, y 3) timbre, que combina la frecuencia y rapidez con la vibración del aire. La frecuencia se mide en ciclos por segundo o hercios (Hz), donde 1 kHz es igual a 1000 Hz. En los humanos, las frecuencias audibles oscilan entre los 20 Hz y los 20 kHz. En la voz este intervalo es más estrecho (de 80 Hz a 1.1 kHz), pero incluido dentro del rango audible (Merino & Muñoz-Repiso, 2013).

De acuerdo con el sitio que las neuronas excitan, dentro de la cóclea, se percibe una frecuencia, y su amplitud se debe a la intensidad de la descarga y el número de neuronas que activa (Soto, *et al.*, 2003). Este proceso es descrito por John Rosowski (1991, 1994, 1996) como una cascada de procesos acústicos y mecánicos interdependientes¹⁶ (Figura 14).

El análisis de este proceso y su aplicación en diferentes mamíferos permite relacionar las estructuras anatómicas con las frecuencias audibles. Esto se conoce como el ancho de banda, que indica las frecuencias mínimas y máximas de un sistema.

Heffner y colaboradores (1970), distinguen cinco parámetros para analizar los audiogramas disponibles de diversas especies: 1) el corte de alta frecuencia (kHz), es el nivel más alto que un individuo puede escuchar, sin tener una relación

¹⁶ El autor explica que se trata de un modelo incompleto que, al ser una representación simple de dos puertos, pierde información de algunas estructuras del oído externo, y el papel de los ligamentos de conexión entre la membrana y los huesecillos pierde precisión. Sin embargo, es un modelo útil en estudios paleontológicos.

con el tamaño, pero sí con la localización de la fuente del sonido; 2) la sensibilidad de baja frecuencia (dB), umbral de intensidad a 1 kHz, relacionada con el tamaño, que para los mamíferos es de 17 dB; 3) el umbral más bajo o mejor intensidad, es el punto más bajo del audiograma, en promedio de -2 dB, que está relacionada con la rigidez de la membrana timpánica; 4) la mejor frecuencia (kHz), coordenada de frecuencia -13 kHz - en el punto más bajo; y 5) área de campo audible (dB y octavas), parámetro relacionado con la ancestría y que es de 400 kHz (Heffner & Masterton, 1970; Masterton, et al., 1969; Heffner, et al., 1969).

Existen audiogramas de primates Estrepsirinos, con frecuencias de un límite superior de 60 kHz, con un rango de mejor audición de 8-16 kHz, sugiriendo una mayor sensibilidad a las frecuencias altas. En contraste, el límite superior de los Haplorrinos es de 40-50 kHz, con sensibilidad de frecuencias superiores a los 8 kHz, con excepción de los simios y los humanos.

En todos los monos Platirinos la capacidad auditiva es similar, con un pico de sensibilidad de 1-2 kHz que decrece hacia los 4 kHz, y una máxima de 8-10 kHz, con una disminución paulatina hasta los 16 kHz. En los monos Catarrinos hay mayor variabilidad, con generalidades en anchos de banda menores de 60 Hz a 40-50 kHz, con un primer pico de sensibilidad a 1 kHz, un segundo a 8 kHz, y una pérdida gradual que se intensifica después de los 16 kHz (Quam, et al., 2012; Quam, et al., 2017).

Los audiogramas de Platirinos y de Catarrinos tienen forma de *W*, lo que sugiere una condición primitiva común. Sin embargo, este patrón no está presente en algunas especies como: *Macaca fuscata*, *Cercopithecus mitis*, *Cercopithecus aethiops* y *Papio cynocephalus*.



Figura 14. Modelo de la transmisión del sonido a través del oído

Al entrar una onda de sonido (P_{PW}) al oído, interactúa con la cabeza, el cuerpo, el pabellón auricular y la concha, originando una presión acústica (P_{EX}) y una velocidad de volumen (U_{EX}) en la entrada del CAE. P_{EX} y U_{EX} dependen de la dirección del sonido y se transforman en el oído medio, en P_T y U_T (Presión y volumen en membrana timpánica). Posteriormente se transforman en una fuerza efectiva (F_U) y velocidad mecánica (V_U) en el umbo. Estas producen una fuerza (F_S) y velocidad (V_S) en el resto del oído medio, la cóclea, y en la base del estribo, que en conjunto producen una presión (P_S) sobre la ventana coclear y una velocidad de volumen (U_S) de la base del estribo, produciendo movimientos del fluido del oído interno asociados con los movimientos de la partición coclear. Fuente: John Rosowski (1992 y 1996)

De igual manera, existen variaciones intraespecíficas de las frecuencias audibles, acordes al oído medio y a la elasticidad de la membrana basilar, asociada a cambios degenerativos. Estudios comparativos entre mamíferos y el registro fósil humano sugieren que estas variaciones son mayores en frecuencias altas, (Heffner y Masterton, 1970). Martínez, Arsuaga, Jarabo y colaboradores (2004), analizaron fósiles de Sima de los Huesos (SH), pertenecientes a *Homo heidelbergensis*¹⁷,

¹⁷ Cráneo 5 y un temporal izquierdo (AT-84), pertenecientes a adultos y tres a juveniles (AT-421, AT-1907 y AT-4103).

postulando que la información acústica oral estaba por encima de los 2.5 kHz¹⁸, y coincide con el área de consonantes alta¹⁹ del esquema conocido como banana del habla (Figura 15).

El valor promedio del ancho de banda, en la especie humana es de 3.8 kHz, mientras que en los chimpancés es de 2.8 kHz y en el caso de SH es de 3.4 kHz con un límite superior de 4.3 kHz. Esto genera una curva de transmisión de potencia de sonido similar al patrón humano. Esta condición posiblemente ya estaba presente en el último ancestro común de humanos modernos y los neandertales (Martínez, et al., 2004; Martínez, et al., 2013; Quam, et al., 2017).

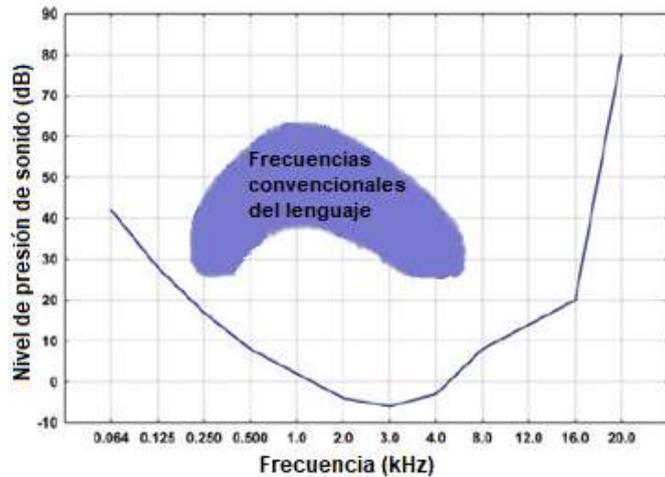


Figura 15. Frecuencias convencionales del lenguaje: banana del habla

Modificada de Quam *et. al.* 2015

Estudios posteriores (Martínez, et al., 2013), confirman que los chimpancés, tienen dos picos de mayor sensibilidad audible, el primero alrededor de 1 kHz que a diferencia de los humanos se reduce después de los 3 kHz, y el segundo en los 8 kHz. De igual manera, el tiempo de reacción en chimpancés para discriminar entre las vocales *i* y *u* y entre *e* y *o*, es más largo, lo que sugiere que estos pares de vocales son percibidas similarmente (Kojima, 1990).

Los rasgos anatómicos de la cadena osicular del oído medio difieren entre Neandertales y *H. sapiens*, con un aumento en tamaño en la cabeza del martillo, la faceta articular del yunque más alta, un área deprimida en la superficie medial del cuerpo del yunque, un proceso largo del yunque derecho, un estribo más pequeño con ramas asimétricas y la cabeza sesgada anteriormente con una base más

¹⁸ La región 3- 5 kHz contiene información acústica relevante para el habla (Martínez, y otros, 2008).

¹⁹ Aquellas consonantes son oclusivas sin voz (paradas) como las asociadas con las letras t y k, y las fricativas son voz como f, s y th.

amplia. Estas condiciones del estribo parecen derivar de *Australopithecus africanus*. Por su parte, *Paranthropus robustus*, (SKW 18 y SK 848), y *A. africanus* (STW 255 y Stw 151), son similares a los chimpancés en el manubrio y en el cuerpo del martillo²⁰. El yunque y el estribo se asemejan a los de grandes simios (Moggi-Cecchi & Collard, 2002; Quam, et al., 2013).

El estudio de Moggi y Collard (2002) muestra una base del estribo menor en grandes simios que en humanos, diferenciándolos del resto de los mamíferos que muestran una correlación positiva entre el área de la base y el peso corporal. En los humanos modernos y en los chimpancés la base del estribo es mayor que en gorilas y orangutanes, quienes son de mayor peso corporal. Otra correlación en los mamíferos se da entre la base del estribo y el rango de frecuencias audibles, por lo que taxa con áreas mayores detectan frecuencias bajas mejor, mientras que áreas más pequeñas perciben frecuencias altas mejor (Rosowski, 1994). Por lo tanto, los primates no humanos tienen una mayor sensibilidad a frecuencias altas, y al compartir características morfométricas con *A. africanus* y *H. habilis*, se asumen similitudes en sensibilidad.

La longitud funcional del martillo muestra una correlación con el área de la membrana timpánica en los Haplorrinos. El estribo conserva rasgos primitivos, aunque su varía en tamaño y forma entre los homínidos actuales.

El tamaño coclear está relacionado con la longitud de la membrana basilar, es más grande en los humanos que en los grandes simios, y en otros mamíferos, pero no muestra una relación con las frecuencias percibidas.

²⁰ El martillo similar representa una sinapomorfía, u homología morfológica derivada en un grupo de especies, heredada de su ancestro común.

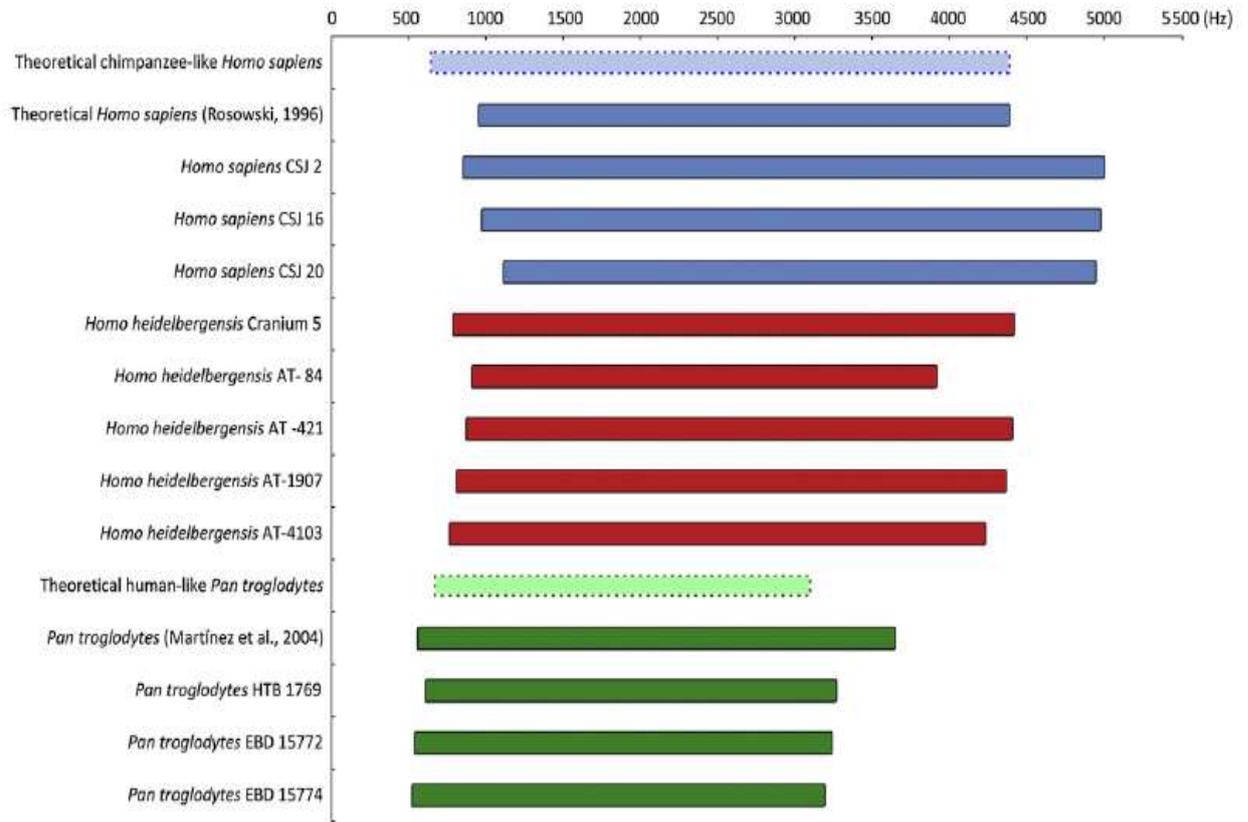


Figura 16. Ancho de banda percibida por *Homo sapiens*, *H. heidelbergensis* y *Pan troglodytes*

5. METODOLOGÍA

"El lenguaje es poesía fosilizada"
 (Ralph Waldo Emerson)

5.1 Sujetos de estudio

Este estudio incluyó 38 tomografías de individuos adultos, actuales y extintos, pertenecientes a cinco géneros de la familia Hominidae: *Australopithecus*, *Homo*, *Pan*, *Gorilla* y *Pongo*. Como grupo externo se incluyó un género de la familia Cercopithecidae: *Macaca*.

Tabla 5. Homínidos fósiles de la muestra

Especie	ID	Edad	Sexo	Procedencia	Antigüedad (Ma)	Partes	Estado
<i>Australopithecus africanus</i>	Sts5	-	F	Sterkfontein, Sudáfrica (1947)	2.0-2.6	Completo	Matriz en CAEs
	Sts71	-	-	Sterkfontein, Sudáfrica (1947)	2.0-2.6	Temporales CAE y proceso mastoideo	Temporal derecho mejor preservado
<i>Homo erectus</i>	OH9	-	-	Olduvai, Tanzania, (1960)	1.4-1.2	Parcialmente dañado, sin rostro	Deformación ligera del eje central, múltiples agrietamientos
<i>Homo steinheimensis</i>	Steinheim	25-30	F	Río Murr, Sttuttgart, Alemania (1933)	250,000	Temporal izquierdo incompleto	Aplastado, deformado y con sedimento

Los ejemplares del género *Homo* y *Australopithecus*, se obtuvieron del Archivo Digital de Fósiles Homínidos (*digital@rchive: fossil hominoids*)²¹, del Departamento de Antropología Evolutiva en la Universidad de Viena y el Museo Estatal de Historia Natural. Este material está disponible en la biblioteca “Juan Comas” del Instituto de Investigaciones Antropológicas (IIA).

Tabla 6. Ejemplares de *Homo sapiens*

Especie	ID	Edad	Sexo	Procedencia	Antigüedad	Partes	Estado
<i>Homo sapiens</i>	LH18	18-30	-	Laetoli Tanzania (1971)	120,000	Calota y temporal izquierdo fragmentados	Distorsión en el frontal, mineralizado y torsión de región supraorbital derecha.
(Cromañón)	Mladec1	16-17	F	Cueva de Mladec en República Checa (1881)	32-30,000	Completo/sin mandíbula	Daño en el lado derecho y apófisis mastoides.
<i>Homo sapiens sapiens</i>	HPf	24-26	F	Peñon de los Baños, CDMX (1959)	12 700	Base incompleta	Poca mineralización
	HSMf	25-35	F	Santa María Aztahuacán, CDMX (1953)	9 400	Base incompleta	Mineralización avanzada
	HTf	-	F	San Antonio Texcala, Puebla ()	7 200	Base incompleta	Buena
	HLPf	44-50	F	Cenote Aktun Ha, Yucatán (2000)	250 mil	Completa	Buena
	HTm	30-40	M	Texcoco	10-12 mil	Base incompleta	Buena
	HSMm	25-30	M	Santa María Aztahuacán, CDMX (1953)	9 400	Base incompleta	Mineralización avanzada
	HCTm		M	Cueva de Texcal,	7 480	Base incompleta	Buena

²¹ <https://www.virtual-anthropology.com/3d-data/data-webshop/>

Valsequillo, Puebla (1964)						
HBm	35-40	M	Balderas, CDMX (1967)	10 500	Base incompleta	Buena
HCHm	30-40	M	Chimalhuacán (1984)	10 500	Base incompleta	Buena
HTPm	30-35	M	Tepexpan, Estado de México (1947)	2 200	Base incompleta	Fosilizado
HMf	44	F	CDMX (2014)	Actual	Sin mandíbula	Buena

Del repositorio de Prehistoria y Evolución Humana de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), se obtuvieron diez ejemplares de *Homo sapiens* modernos y uno se obtuvo de manera voluntaria²².

Los quince ejemplares de grandes simios se obtuvieron del repositorio digital del Instituto de Investigaciones en Primates de la Universidad de Kyoto, Japón (*Digital Morphology Museum, kupri*²³).

Tabla 7. Ejemplares de primates no humanos

Especie	ID	Sujeto	Peso	Edad	Sexo	Condición	Procedencia
<i>Pan troglodytes</i>	467	Mari	44.1	35	F	Vivo	Universidad de Kyoto
	364	Pendensa	-	33	F	Vivo	Universidad de Kyoto
	690	Apple	65	30	F	Cadáver fresco	Zoológico Tennoji Japón
	274	Akira	62.2	34	M	Vivo	Universidad de Kyoto
	147	5376	-	-	M	Hueso seco	Universidad de Kyoto
	7222	22	-	32	M	Congelado	Zoológico Sapporo

²² Este proyecto siguió los lineamientos éticos de la Sociedad Americana de Antropología relacionados a ser abiertos y honestos sobre los objetivos del estudio, obtener consentimiento informado, accesibilidad de resultados, proteger y resguardar los datos personales y mantener respeto y relaciones profesionales.

²³ <http://dmm.pri.kyoto-u.ac.jp/dmm/WebGallery/index.html>

Modularidad craneal, relación entre el cráneo y el oído: un acercamiento al origen del lenguaje
 López- Balderas, S.

							Maruyama Japón
<i>Gorilla gorilla</i>	1488	Sakura	-	38	F	Congelado	Zoológico Kobe Oji
	296	Oki	112.8	54	F	Cadáver fresco	Zoológico Higashiyama
	1493	Bindungll	-	34	M	Congelado	Zoológico Fukuoka City
	24	7219	-	-	M	Hueso seco	Universidad de Kyoto
	317	Willie	176	46	M	Cadáver fresco	Zoológico Fukuoka City
<i>Pongo pygmaeus</i>	1281/73 6*	Satsuki	-	-	F	Hueso seco	Zoológico Tennoji
	1343	10446	-	49	F	Congelado	Zoológico Hirakawa Park
<i>P. abelii</i>	605	Doudo	-	-	M	Inmerso	Universidad de Kyoto
	513	Baran		49	M	Cadáver fresco	Zoológico Higashiyama
<hr/>							
<i>Macaca mulatta</i>	ID	Sujeto	Peso	Edad	Sexo	Condición	Procedencia
	1467	3027			F	Hueso seco	Universidad de Kyoto
	1462	1478			F	Hueso seco	Universidad de Kyoto
	1463	2205			F	Hueso seco	Universidad de Kyoto
	361	2200			M	Hueso seco	Universidad de Kyoto
	395	1715	7.1	6	M	Vivo	Universidad de Kyoto
	1160	1682			M	Hueso seco	Universidad Dokky Medical

Para esta muestra, se seleccionaron ejemplares con estructuras anatómicas relacionadas al oído, además de rasgos faciales y craneales, que permitieran realizar mediciones sin que la deformación afectara significativamente los análisis.

Los criterios usados para seleccionar a los individuos adultos fueron la presencia de segundo y tercer molares, así como diferentes grados de desgaste molar y la fusión de las suturas craneales (White, et al., 2012).

La estructura anatómica se midió calculando longitudes, áreas y ángulos, sobre cortes tomográficos en dos dimensiones (2D) y reconstrucciones en tres dimensiones (3D) del basicráneo y el viscerocráneo, tomando puntos anatómicos relacionados con el aparato fonador y el auditivo: oído externo y medio, paladar, base del cráneo, canal hipogloso o foramen condíleo, foramen yugular y los ángulos faciales.

5.2 Técnicas e instrumentos

Este trabajo utilizó imágenes de Tomografía Axial Computarizada (TAC) que fueron medidas mediante morfometría virtual. Se utilizaron un total de 35 medidas: 23 lineales, nueve ángulos y tres áreas (Cuadro 7). Cada medición se tomó por triplicado para minimizar el margen de error.

Se realizaron trazos cefalométricos, tomando dos módulos de medidas: 1) las relacionadas al sistema receptor de las señales lingüísticas, que englobarían al oído; y 2) las relacionadas al sistema emisor de dichas señales, considerando estructuras anatómicas funcionales del sistema fonador, localizadas en la base del cráneo.

Cada imagen se colocó en tres posiciones: axial, coronal y sagital (Swartz, 1983):

- 1) Axial: permitió medir la mayoría de las estructuras auriculares.
- 2) Coronal: permitió medir la longitud total del CAE, y sus diferentes segmentos.
- 3) Sagital: permitió medir la cadena osicular y los canales semicirculares (usado como corte de ubicación)

Para medir longitudes del canal auditivo externo a través de los cortes tomográficos en el visualizador 2D, se usaron los Software Amira: Ciencias de la Vida ®v.6.0.1 (Stalling, Westerhoff, y Hege, 2005) y OsiriX MD®v12.0 (Rosset, Spadola, y Ratib, 2004). Posteriormente se generó el modelo 3D de cada uno de los cráneos con OsiriX, obteniendo medidas del basicráneo, debido a que dichas estructuras se posicionan en más de un corte, y se midieron los ángulos craneales y faciales.

Algunos ejemplares requirieron de un proceso previo de eliminación digital de las capas superficiales de tejido blando, y corte tridimensional, eliminando la mandíbula y realizando un corte medio-sagital. Posteriormente se generó un archivo en formato .obj, exportado al software MeshLab®v.2020.12 (Cignoni, et.al., 2008) como una imagen 3D para cotejar las medidas del basicráneo. De manera adicional se midió la longitud y el ancho de los forámenes yugular e hipogloso, eliminando diversos puntos generados por los voxel y unificándolos en una misma superficie. Para verificar los ángulos medidos, se tomaron capturas de pantalla con el ejemplar en plano de *Frankfurt* y con un corte medio-sagital en 3D, tanto en OsiriX como en Amira, para exportarlas al software de ImageJ®v1.53m (Schneider, et al., 2012), donde se verificaron nuevamente los ángulos craneales y faciales.

Se eligieron archivos de imágenes TAC similares, dependiendo de la posición del cráneo, los procesos de fosilización, y la resolución (Anexo I).

5.2.1 Osteometría Craneal

Las imágenes tomográficas se posicionaron en plano de *Frankfurt* (Fh), ubicando el corte digital adecuado y las estructuras tomando de referencia la cefalometría de Ricketts y de Steiner (Suárez, 2003; Ruiz, et al., 2011; Flores, 2017), señalando cuatro planos:

- 1) Plano nasio-craneal (NS): unión de los puntos Nasion y silla turca.
- 2) Plano facial (F): recta que une a Nasion y Pogonion.
- 3) Eje horizontal neutral (EHN): recta del centro orbitario al ápice orbital.

- 4) Plano maxilar posterior (MP): unión de la tuberosidad maxilar y la fosa craneal media. Sirve como vector de crecimiento facial.

Aunado a la posición general del cráneo, se consideró su relación con los huesos que lo conforman, al medir los ángulos del cráneo (Figuras 17), siguiendo la metodología de Ocampo y colaboradores (2013).

A su vez, se midieron estructuras del cráneo relacionadas con el cerebro, importantes para el lenguaje. Las fosas craneales anterior y posterior, repercuten en la morfología craneal, con la flexión del cráneo y la protrusión del rostro, autopomorfias²⁴ claves en la evolución humana (Rauschecker & Scott, 2009), retomando la metodología de Bromage (1992), Lieberman y McCarthy (1998) y Quam *et al.*, (2012; 2015; 2017).

Tabla 8. Puntos craneales utilizados para tomar las medidas

Landmark	Abreviatura	Definición
Auricular	Au	Punto vertical sobre el centro del meato acústico en la raíz del proceso cigomático
Basión	Ba	Punto medio sagital en el margen anterior del foramen magnum
Esfenobasion	Eb	Punto medio en la sutura esfeno-occipital, en la porción externa del clivus
Espina nasal posterior	ENP	Punto más posterior del cuerpo de la maxila, al nivel del piso nasal
Estafilion	Ef	Punto en la espina nasal posterior
Eurion	E	Punto ectocraneal de la mayor amplitud craneal
Foramen <i>Caecum</i>	Fc	Fosa en la lámina cribosa entre la cresta galli y la pared endocondrala del hueso frontal.
Hormion	H	Punto más posterior en el vómer
Infradental	ld	Punto en la línea media en la punta superior del septum entre los incisivos centrales mandibulares
Infraorbitalio	lo	Punto más inferior de la cavidad orbitaria.
Nasion	N	Punto entre las suturas frontonasal e internasal
Opistocráneo	Op	Punto más posterior del hueso occipital
Pogonion	Pg	Punto más anterior en la línea media de la mandíbula
Porion	Po	Punto más superior en el margen del meato acústico
Prostion	Pr	Punto más anteroinferior en el hueso alveolar, entre los incisivos centrales

²⁴ Carácter exclusivo de los miembros de una rama evolutiva, y del taxón definido para ese clado.

Silla	S	Centro de la silla turca
Vertex	V	Punto ectocraneal más superior de la sutura interparietal
Zygion	Z	Punto de extensión lateral máxima en la cara lateral del arco cigomático

Los parámetros del aparato fonador, se ubicaron en la base del cráneo y su relación con la maxila, al formar el techo de la caja de resonancia de la boca, para el habla (Laitman, 1985; Lieberman, 2007; Lieberman, 2011). Se midió la longitud del basicráneo, del paladar, del tracto vocal superior y la distancia entre diversos puntos de la base: hormion, esfenobasion, opistocráneo, prostion y basion. Además de calcular el área de un foramen yugular y el canal condíleo o hipogloso.

Del oído se tomaron medidas lineales de longitud y ancho, así como los ángulos de la membrana timpánica y del ancho distal del meato y su área.

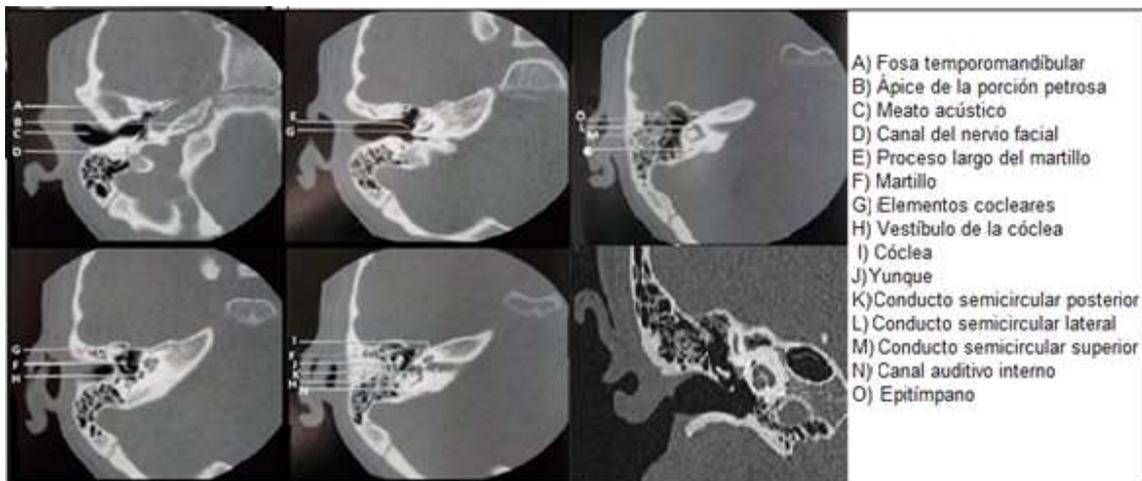


Figura 17. Serie de seis cortes axiales de la región del oído

Inicialmente se ubicaron las estructuras que componen el oído externo (Figura 17). Posteriormente se establecieron las mediciones del conducto auditivo externo, como se muestra a continuación:

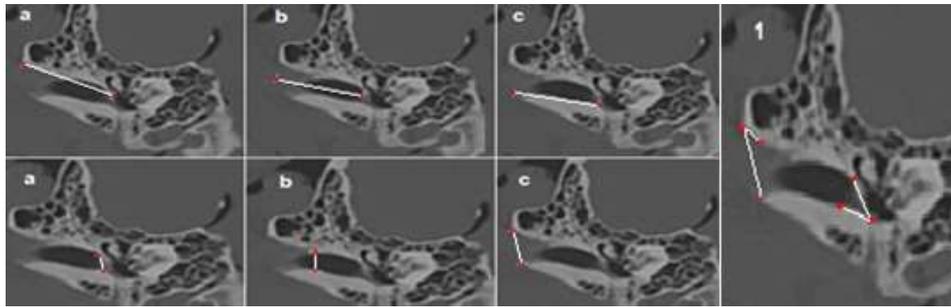


Figura 18. Longitud (superior a,b,c), ancho (inferior a,b,c) y ángulos (1) del CAE.

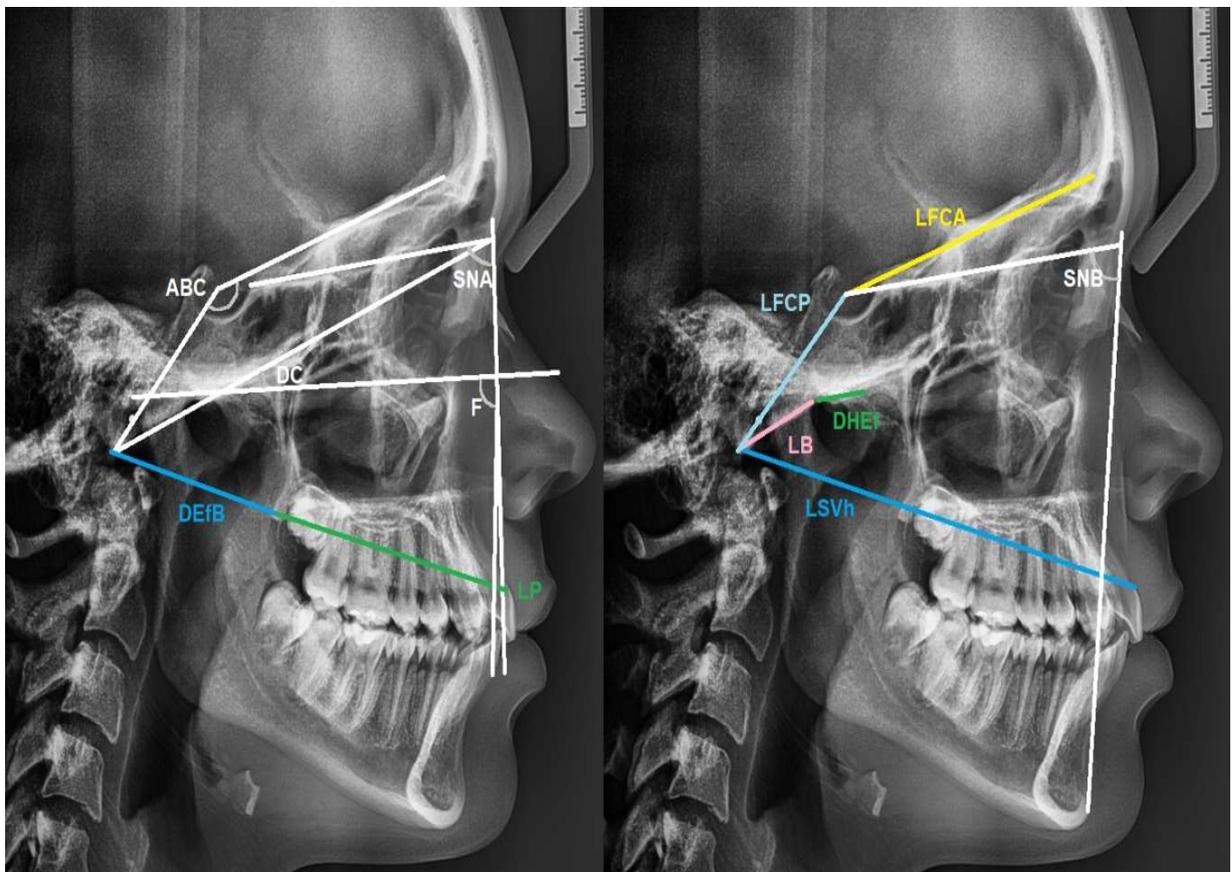


Figura 19. Cefalometría realizada en corte sagital (2D)

Tabla 9. Medidas tomadas en las TACs de cráneo

Medidas	Abreviatura	Definición
Longitud		
Superior CAE	LCAEs	Del receso superior al extremo distal del hueso temporal
Media CAE	LCAEm	Del centro del meato auditivo al centro de la membrana timpánica
Inferior CAE	LCAEi	Del surco timpánico al extremo distal del hueso timpánico
Ancho proximal CAE	ACAEP	Entre las inserciones de la membrana timpánica
Ancho medio CAE	ACAEm	Vertical en el punto medio de la longitud
Ancho distal CAE	ACAEd	Del extremo del peñasco temporal al hueso timpánico
Basion	LB	De Eb a Ba
Total del basicráneo	LBt	Total de LFCA más LFCAp
Fosa craneal anterior	LFCA	De S a Fc
Fosa craneal posterior	LFCAp	De S a Ba
Segmento vocal horizontal	LSVh	De Pr a Ba
Palatina	LP	De Pr a Ef
Estafilion-Basion	DEfB	Distancia lineal de Ef a Ba
Hormion-Esfenobasion	DHEf	Distancia lineal de H a Eb
Neurocráneo	LN	Distancia lineal de N a Op
Ancho neurocraneal	AN	Distancia lineal entre E
Altura neurocraneal	HN	Distancia lineal de Ba a V
Facial	LF	Distancia lineal de Pr a H
Ancho facial	AF	Distancia lineal de entre Z
Altura facial	HF	Distancia lineal de N a Pr
Ótica	LOT	Distancia lineal del margen posteroinferior del hueso timpánico al punto medio interno del petroso
Ancho ótico	AOT	Distancia lineal de punto más anterior al más posterior del meato auditivo externo
Altura ótica	HOT	Distancia lineal de Au a Po
Ángulos		
Base craneal	ABC	Entre los planos de Ba-S y S-Fc
Deflexión craneal	DC	De la intersección de los planos N-Ba con Frankfurt
Del Plano SN y el Punto Subespinal	SNA	De la intersección de los planos S-N con N-Pr
Del Plano SN y el Punto Suprameatal	SNB	De la intersección de los planos S-N con N-Id
Facial	AnF	De la intersección de los planos Frankfurt con N-Pg
Porción petrosa	APP	Entre el plano trasverso de la superficie petrosa posterior y el plano S-Fc
Membrana timpánica	AnT	Entre el plano del receso superior al surco timpánico con el CAE en su porción timpánica
Ancho distal CAE	Aad	Del extremo distal del hueso timpánico al temporal y la prolongación sobre CAE

Meato auditivo	AnMA	Del punto orbital medio, al punto medio del meato auditivo a la tuberosidad maxilar
Áreas		
Del meato auditivo	AMA	Suma de pixeles representando el meato auditivo
Del foramen hipogloso	AH	Suma de pixeles representando el foramen hipogloso
Del foramen yugular	AY	Suma de pixeles representando el foramen yugular
Índices		
Volumétrico neural	IVN	Raíz cúbica de la longitud por ancho y altura del neurocráneo
Volumétrico facial	IVF	Raíz cúbica de la longitud por ancho y altura del vicerocráneo
Volumétrico ótico	IVO	Raíz cúbica de la longitud por ancho y altura óticas
Neurofacial	INF	IVN entre IVF
Tamaño craneal	TCG	IVN más IVF
Retropalatino	IRP	LP entre DEtB

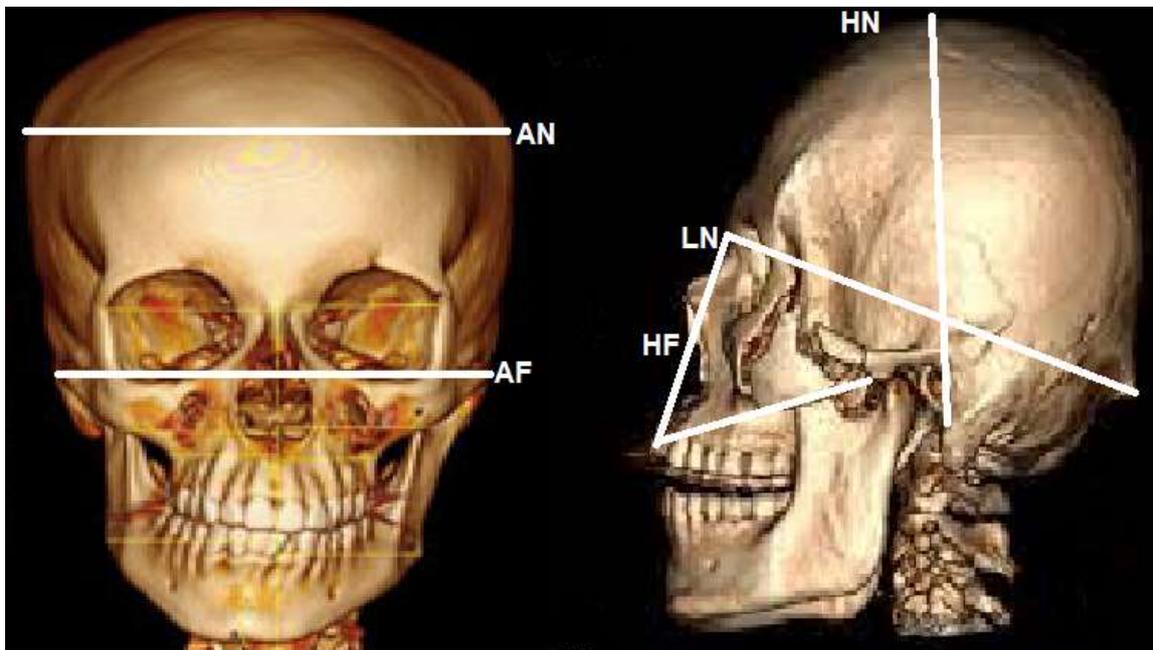


Figura 20. Craneometría en imagen 3D.

5.3 Análisis métrico

Los valores osteométricos mínimos y máximos se concentraron en una base de datos, para obtener la media aritmética y la desviación estándar por especie, para cada una de las 35 medidas, separándolas en tres grupos: 1) estructuras

relacionadas a la base del cráneo y la fonación (cuadro 6); 2) estructuras relacionadas con la audición y el oído (cuadro 7); y los ángulos e índices que dan cuenta de la forma y estructura general del cráneo (cuadro 9). Posteriormente se sometieron a una prueba de normalidad y homogeneidad de varianzas.

Basado en los criterios de Martínez y Arsuaga (2009), se obtuvieron cinco índices:

- 1) Tamaño craneal general (TCG):

$$TCG = \text{Índice volumétrico neural (IVN)} + \text{Índice volumétrico facial (IVF)}$$

$$IVN = \sqrt[3]{LN * AN * HN}$$

$$IVF = \sqrt[3]{LF * AF * HF}$$

- 2) Índice neurofacial (INF):

$$INF = \frac{\text{Índice volumétrico neural}}{\text{Índice volumétrico facial}}$$

- 3) Índice de encefalización relativa (IER):

$$IER = \sqrt[3]{\frac{IVN}{LBt}}$$

- 4) Índice retropalatino (IRP):

$$IRP = \frac{\text{Longitud palatina (LP)}}{\text{Distancia de estafilion a basión (DEfB)}}$$

- 5) Índice volumétrico ótico (IVO):

$$IVO = \sqrt[3]{LOT * AOT * HOT}$$

La comparación de individuos con tamaño corporal distinto requirió de medidas análogas, minimizando el error intra-observador, aplicando la prueba de comparación de medidas repetidas y posteriormente se realizó un análisis MANOVA para relacionar varias variables de respuesta y un conjunto común de predictores.

Posteriormente se realizó otro MANOVA para analizar las diferencias entre programas (OsiriX en 2D, OsiriX en 3D, Meshlab e ImageJ), evidenciando una diferencia en las mediciones de LB, ABC, APP, AMA y AnMa.

Por último, se obtuvieron coeficientes de covarianza y de correlación lineal (Pearson) y se realizó un análisis de componentes principales (ACP), para describir conjuntos de datos y describir modelos predictivos. Todos los análisis se realizaron con SPSS (v. 21) y PAST (v. 4.03).

6. RESULTADOS

Para evaluar las diferencias entre los valores craneométricos obtenidos mediante los diferentes softwares se realizó una prueba *T* para muestras independientes, que comparó las medidas obtenidas en cada programa. No hubo una diferencia significativa entre ellos ($P \leq 0.05$). Por lo tanto, se eligió el programa OsiriX para generar los resultados de este proyecto.

Inicialmente se generaron estadísticas descriptivas y se prosiguió a realizar un análisis de componentes principales (ACP) englobando todas las medidas. Posteriormente se hicieron tres análisis más, dividiendo las medidas por módulo, el primero de ellos para las variables que engloban el aparato fonador (12 variables), el segundo del oído (11 variables) y el tercero para el cráneo en general (12 variables). En los tres análisis, se excluyeron los fósiles a excepción de Sts5. Sin embargo, los datos faltantes fueron sustituidos automáticamente por el algoritmo del software *PAST (Paleontological Statistics)*, para poder proyectar un modelo predictivo.

6.1 Morfología del oído medio

Australopithecus africanus mostró un conducto auditivo con una longitud superior de 1.86 cm, un meato externo ancho (1.5 cm), que disminuyó conforme se acercaba a la membrana timpánica. El área del meato externo, fue de un promedio de 60.87 mm² y el ángulo de la membrana timpánica fue agudo con 50.32°, al igual que el ángulo distal del meato de 31.45°.

También presentó un índice volumétrico ótico de 1.23, con una longitud ótica de 1.88, un ancho de 0.91 cm y una altura de 1.09 cm.

Por su parte el género *Homo*, incluyendo a las especies *steinheimensis*, *erectus* y *sapiens*, no fue homogéneo en cuanto a la agrupación. Por una parte, el ancho distal del CAE de *H. erectus* y *sapiens* fue similar, de 2.44 y 2.23 centímetros respectivamente, y el de ambos más ancho que *H. steinheimensis* por 1.3 cm, con

un valor total de 0.98 cm. Teniendo, *H. steinheimensis*, el CAE más angosto de las tres especies, lo cual puede deberse a una obstrucción de la visualización de la estructura por sedimento acumulado, en los cortes tomográficos.

Tabla 10. Medidas del módulo ótico

		LCAEs	LCAEm	LCAEi	ACAEd	ACAEm	ACAEP	AMA	AnT	Aad	LOT	AOT	HOT	IVO
<i>A. africanus</i> (n=2)		1.8 6	1.4 8	1.3 3	1.5	0.9 3	0.5 3	60.8 7	50.3 2	31.4 5	1.8 8	0.9 1	1.0 9	1.2 3
<i>H. steinheimensis</i> (n=1)		1.3	1.1 2	1.0 2	0.9 8	0.5 7	0.1 8	42.7 2	55.5 7	7.78	2.6 5	0.6 1	0.8 3	1.1
<i>H. erectus</i> (n=1)		3.6 9	3.3 6	3.5	2.4 4	0.8 8	0.9 4	47.8 7
<i>H. sapiens</i> (n=13)*	\bar{x}	2.0 9	1.8 1	2.0 3	2.2 3	0.8 9	0.3 7	52.8 3	58.7 2	17.3 3	2.0 7	0.7 4	0.9 2	1.1 4
	S	0.4 6	0.5 9	0.8 8	0.6 3	0.2 2	0.1 9	13.7 6	26.7 5	7.6	0.2 1	0.1 4	0.2	0.1 1
<i>Pan troglodytes</i> (n=6)	\bar{x}	2.6 6	2.4 8	2.3 2	1.3 2	0.5 6	0.4 3	54.5 2	50.9 1	26.5 8	3.2 4	0.7 3	1.0 2	1.3 4
	S	0.3	0.1 3	0.1 7	0.2 9	0.0 9	0.2 2	28.5 8	3.7	5.24	0.4 3	0.1 2	0.1 6	0.1 2
<i>G. gorilla</i> (n=5)	\bar{x}	3.4 4	3.3 8	3.4 5	1.5 1	1.4 2	0.6 6	49.1 4	54.9 6	34.8	4.6 6	0.7 1	1.1 1	1.5 3
	S	0.3 5	0.2 9	0.3 1	0.9 1	1.6 1	0.4	18.2 4	0.97	10.7 1	0.6 8	0.1 7	0.1 7	0.1 4
<i>Pongo abelii</i> (n=2)	\bar{x}	3.1 2	2.7 5	2.5 1	1.2 3	0.4 7	0.3 4	85.6 9	39.8 8	27.2 8	4.2 9	0.9 9	1.0 6	1.6 4
	S	1.2 1	1.0 5	0.8 8	0.0 4	0.0 3	0.0 8	12.6 6	3.56	8.01	1.1	0.4 1	0.0 1	0.3 7
<i>P.o pygmaeus</i> (n=2)	\bar{x}	3.4 5	2.9	2.7 3	1.6 9	0.3 4	0.3 3	78.1 8	50.5 2	19.0 5	3.6	0.7 8	0.9 8	1.4
	S	0.7	0.3 8	0.1 2	0.8 8	0.2 5	0.0 3	19.7 9	6.59	1.84	0.6 1	0.1 6	0.3 4	0.3 4
<i>M. mulatta</i> (n=6)	\bar{x}	1.4 3	1.2 2	1.0 7	0.7	0.3	0.3 5	17.8 9	55.1 9	25.5	2.3 1	0.4 6	0.6 4	0.8 7
	S	0.1 4	0.2	0.2 5	0.1 7	0.0 9	0.3 4	9.95	8.38	10.4 3	0.3 1	0.1	0.0 9	0.0 8

Abreviaturas correspondientes a LCAEs,m,i como la longitud del canal auditivo superior, media e inferior, ACAEd,m,p ancho del conducto auditivo externo distal, medio y proximal, AMA área del meato auditivo, AnT ángulo de la membrana timpánica, Aad ángulo del ancho distal del meato auditivo, LOT longitud ótica, AOT ancho ótico, HOT altura ótica e IVO índice volumétrico ótico.

*La muestra para esta especie en el caso de IVO solo fue de 11 individuos.

Por su parte la longitud mayor del CAE, también se diferencia en las tres especies, yendo de mayor a menor con *Homo steinheimensis* (1.3 cm), *H. sapiens* (2.09 cm) y *H. erectus* (3.69 cm).

Esta diferenciación también se observó en el área del meato externo con una diferencia de 5.5 mm² entre *H. steinheimensis* (42.72 mm²) y *H. erectus* (47.87), mientras que entre *H. sapiens* (52.83 mm²) y *H. erectus* la diferencia fue de 4.96 mm².

El índice ótico con un valor de 1.1 fue igual en *H. steinheimensis* y *H. sapiens*. La diferenciación se evidenció en menor medida en el ángulo timpánico, siendo mayor por 3.15°, en humanos modernos con una diferenciación mayor en el ángulo distal del meato de 9.55°, con valor de 7.78° y 17.33° respectivamente.

Respecto a los primates no humanos, en el género *Pan* se presentó una longitud de CAE de 2.66 cm, un ancho máximo de 1.32 cm, un área del meato de 54.52 mm², un ángulo timpánico de 50.91° y un ángulo del meato distal de 26.56°.

En el género *Gorilla* la longitud y el ancho fueron de 3.44 y 1.51 cm respectivamente. El ancho medio se equiparó al distal, debido al valor elevado del individuo GGm24. El AMA fue menor con 49.14 mm² y tuvo altos en los ángulos de la membrana timpánica y el ancho distal de 54.96 y 34.8°.

En el género de *Pongo* se observó una diferenciación entre las especies, con *P. abelii* presentando una AnT (39.88) y un conducto auditivo menor, en longitud (3.12cm) y ancho (1.23 cm), pero mayor en su área (85.69 mm²), ángulo del ancho distal (27.28°) e IVO (1.64), en relación a *pygmaeus* (AnT:78.18, LCAEs:3.45, ACAEd:1.69, AMA:78.18, Aad:19.05 e IVO:1.4).

El género *Macaca* obtuvo valores menores, acordes a su tamaño corporal. Su conducto auditivo fue de 1.43 cm de longitud y de 0.7 cm de ancho, un área de 17.89 mm², AnT de 55.19° y Aad de 25.5°. Su índice volumétrico ótico fue de 0.87, menor a los demás especímenes, que en promedio contaron con un índice de 1.3.

Al comparar los seis géneros, se sintetizaron tres medidas de longitud y tres de ancho del conducto auditivo externo. Se observó que la longitud superior fue más larga que la inferior (que es la menor de todas), entre 0.06-0.72 cm. A excepción del género *Gorilla*, donde la longitud inferior fue de 3.45 cm, seguida de la superior y por último la media de 3.38 cm. En *Homo sapiens* y *H. erectus* la longitud mayor fue la superior, seguida de la inferior y de la media.

De igual manera se observó que *A. africanus* y *H. steinheimensis* presentaron una longitud menor a *H. sapiens*, destacando *H. steinheimensis* con una media de 1.3 cm, menor que la de *M. mulatta* de 1.43 cm.

Homo erectus tuvo una longitud del CAE de 3.69 cm mayor a los grandes simios (El menor con *Pan troglodytes* de 2.66 y el mayor de 3.45 cm, de *Pongo pigmaeus*); mientras los humanos modernos (2.09 cm) se encuentran intermedios entre los promedios de fósiles (2.28 cm) y los simios (3.16 cm).

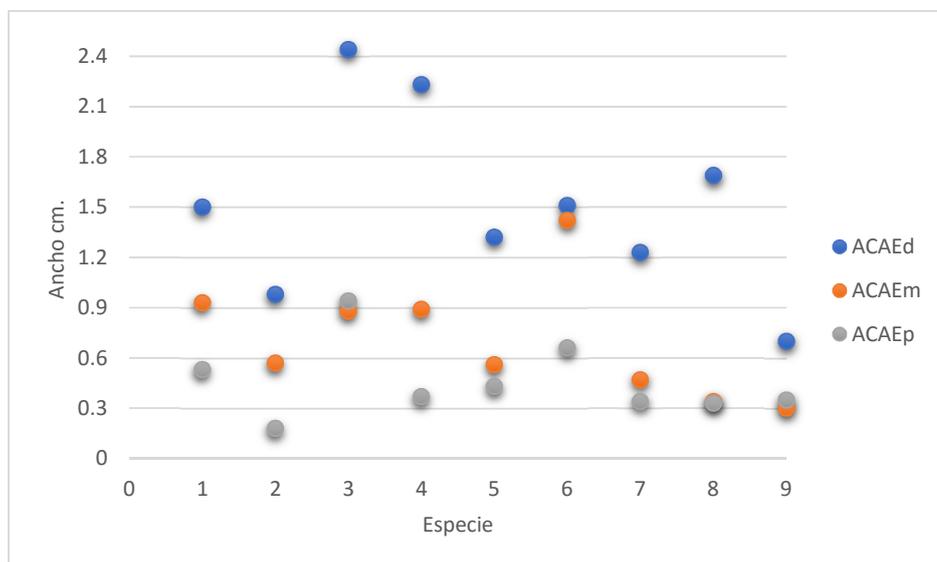


Figura 21. Gráfica de dispersión del ancho del meato auditivo externo

Las especies están representadas numéricamente en el eje X: 1) *A. africanus*, 2) *H. steinheimensis*, 3) *H. erectus*, 4) *H. sapiens*, 5) *Pan troglodytes*, 6) *G. gorilla*, 7) *Pongo abelii*, 8) *P. pygmaeus* y 9) *M. mulatta*

De igual manera se multiplicó la longitud del CAE por 1.5 cm, de acuerdo con el modelo planteado por Quam y sus colaboradores (2017) para representar la parte del cartílago, *Homo sapiens* estuvo dentro del promedio esperado.

Se observó un dimorfismo sexual de manera general en la LCAE, siendo más corto en las hembras, lo cual fue más evidente en el género *Pongo*, que presentó una longitud promedio menor que las hembras de gorilas y chimpancés, cuando los machos superan a los mismos.

En cuanto al ancho del conducto auditivo, se observó una tendencia de ancho distal mayor, que va disminuyendo conforme se acerca a la membrana timpánica, cabe resaltar la estrecha similitud de ancho medio y proximal en algunas especies como *Homo erectus*, *Pan troglodytes*, *Pongo abelii*, *P. pygmaeus* y *M. macaca*. Esta tendencia sigue en *A. africanus*, *H. steinheimensis* y *sapiens*, sin embargo, se observó una separación más notable entre el ancho medio y distal.

El área del meato externo preservó una relación con el tamaño corporal a excepción de los gorilas con un área menor a chimpancés y humanos, y *A. africanus*. Mientras *H. erectus* y *steinheimensis* tuvieron un área menor que los humanos actuales.

Esta área presentó una variabilidad muy grande entre especies, con un rango que va de 36.22 mm², en el extremo inferior, a 78.02 mm², en el superior, a excepción de los macacos que tienen su límite inferior en 21,78 mm².

En cuanto *Macaca* destacó el ángulo del ancho distal del conducto por su amplitud con relación a su tamaño corporal, que en el género *H. sapiens* fue más reducido. El ángulo de la membrana timpánica presentó peculiaridades en los géneros de *Macaca*, *Gorilla* y *Homo*, ya que este fue más amplio en comparación al área del meato externo, aunque no presentó una correlación significativa.

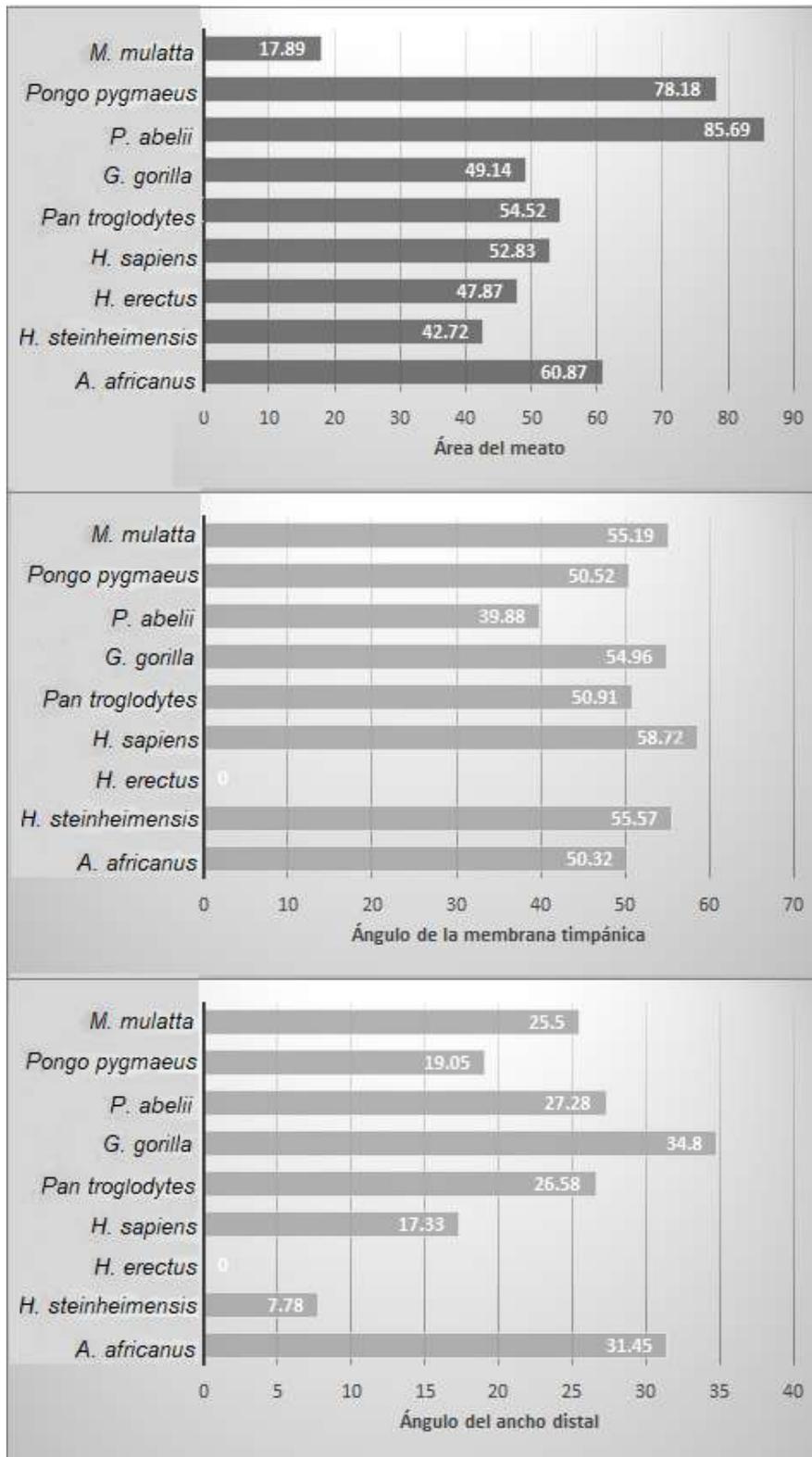


Figura 22. Gráficas de barras del área y ángulos del oído

En cuanto al índice volumétrico ótico (IVO) se agruparon *Homo sapiens* y *steinheimensis*, *A. africanus* fue intermedio entre este grupo y los grandes simios.

Para el ACP del oído, se utilizaron las medidas LCAEs, LCAEm, LCAEi, ACAEd, ACAEm, ACAEp, AMA, AnT, Aad, AnMa e IVO, obteniendo una varianza de 81.27% de la varianza, se explica con el primer componente el 41.59% representado por la longitud media del canal auditivo (LCAEm), el segundo con el ancho distal del CAE (ACAEd) de 15.60%. Con una varianza de 14.09% el tercer componente es el ángulo del ancho distal del meato (Aad) y el cuarto es el ángulo de la membrana timpánica (AnT) con 9.99%.

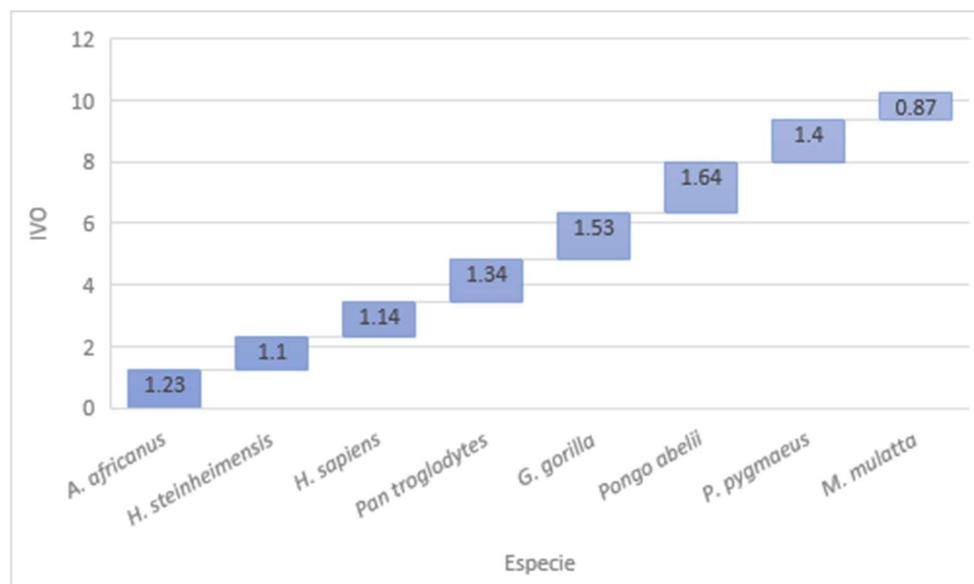


Figura 23. Gráfica del índice volumétrico ótico

Nuevamente se observa un agrupamiento por especies, con *A. africanus* en el rango más angosto y largo que presenta *H. sapiens*, mientras que *H. steinheimensis* está en el rango de las longitudes menores.

Destaca el caso de *H. erectus* que posiciona en el cuadrante superior derecho al contar con un ancho y largo del CAE mayor que cualquier *H. sapiens*. De igual manera dos HSAM (HCTm y HTPm), quedan fuera del grupo al presentar

CAE mayores en aproximadamente un centímetro, acercándose a un gorila (Ggm24). Respecto a orangutanes, las hembras se agrupan junto a chimpancés; mientras los machos se desvían al presentar un CAE más angosto (PAm513) o más ancho (PPm605).

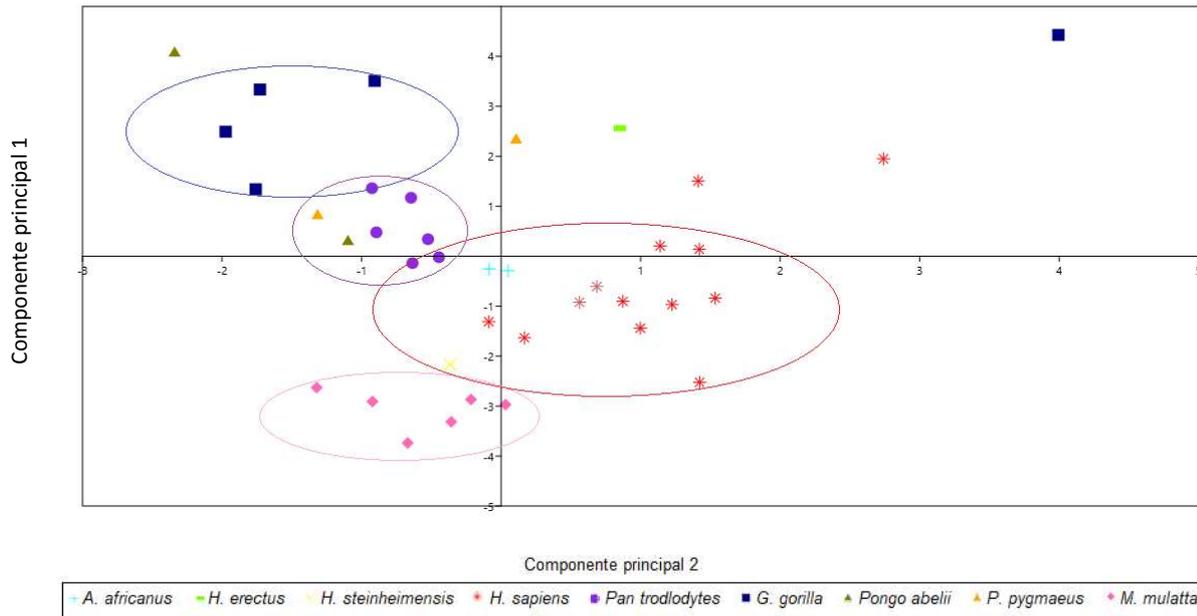


Figura 24. Análisis de Componentes Principales del oído: componente 1 y 2

6.2 Morfología del basicráneo

Tabla 11. Medidas basicraneales

		Distancia estafilion- basion	Distancia hormion- esfenobasion	Longitud basicráneo	Área canal hipogloso**	Área foramen yugular**
<i>Australopithecus africanus</i> (n=2)		5.87	1.72	9.55	2	16
<i>Homo steinheimensis</i> (n=1)		5.43	1.47	10.59	5	-
<i>Homo sapiens</i> (n=13)*	\bar{x}	4.51	1.93	10.9	12	61
	S	0.41	0.31	1.21	0.07	0.32
<i>Pan troglodytes</i> (n=6)	\bar{x}	6.98	2.35	10.92	8	31
	S	0.7	0.20	0.54	0.05	0.13
<i>Gorilla gorilla</i> (n=5)	\bar{x}	8.63	2.51	12.96	13	41
	S	1.67	0.45	0.74	0.03	0.11
<i>Pongo abelii</i> (n=2)	\bar{x}	7.8	2.17	11.1	4	45
	S	2.1	0.18	2.38	0.03	0.1
<i>Pongo pygmaeus</i> (n=2)	\bar{x}	7.86	2.02	10.47	7	40
	S	0.95	0.79	0.58	0.03	0
<i>Macaca mulatta</i> (n=6)	\bar{x}	3.41	1.07	6.63	3	16
	S	0.12	0.22	0.42	0.01	0.08

*La n vario de acuerdo con las medida, DEtB=5, DHEf=6, LP=8, ArH=6 Y ArY=4

** Medidas representadas en mm².

La longitud de Estafilion a Basion (DEtB) y de Vómer y a Occipital (DHEf), en *A. africanus* fueron de 5.87 y 1.2 cm, respectivamente. La longitud total del basicráneo fue de 9.55 cm y el área de los forámenes yugular e hipogloso fueron de 2 mm² y 16 mm².

En el género *Homo*, DEtB se diferencia por 0.92 cm entre *H. steinheimensis* (5.43) y *H. sapiens* (4.51). La diferencia en cuanto a DHEf es menor con 0.46 cm, el primero con 1.47 y el segundo con 1.93 cm.

La longitud de la base en ambos casos se encontró dentro de los 10 cm. La mayor diferencia se apreció en el área del hipogloso siendo en *H. sapiens* (12 mm²)

más del doble que en *H. steinheimensis* (5 mm²). El área del foramen yugular no se pudo comparar, ya que solo se obtuvo la medida de 61 mm² para HSAM.

Las mediciones del género *Pan*, mostraron una longitud de Estafilion a Basion de 6.98 cm, de Hormion a Esfenobasion de 2.35, una longitud total de 10.92 cm, el área de hipogloso de 8 mm² y del yugular en 31 mm².

Estas medidas engloban a las del género *Pongo* con un promedio de 7.86 de DEtB, 2.09 de DHEf, longitud total de 10.78 cm, y áreas de 5.5 mm² del foramen hipogloso y 42.5 mm² del yugular.

El género *Gorilla* obtuvo las medidas mayores y *Macaca* las menores, destacando la LBt de 12.96 cm y 6.63 cm, respectivamente.

De acuerdo con las mediciones de DEtB y DHEf, se forman tres agrupaciones: 1) *A. africanus*, *H. steinheimensis*²⁵ y *H. sapiens*, con una variación de 4.51-5.87 cm y 1.47-1.93 cm respectivamente a las medidas, 2) grandes simios con una variación de 6.68-8.63 cm y 2.35-2.51 cm y 3) Macacos con valores de 3.41 y 1.07 cm Cabe resaltar que los HSAM entran dentro de los rangos inferiores de chimpancés (DEtB: 5.76 y DHEf: 2.15) y orangutanes (DEtB: 6.31 y DHEf: 1.46).

La base del cráneo (LBt) en HSAM, presentó una variabilidad desde 9.16 hasta 12.58 cm, englobando los rangos de grandes simios a excepción de la media de *Gorilla* que es de 12.96 cm. Sin embargo, cuatro de los gorilas se situaron en los 12 cm y uno de ellos tuvo una longitud de 12.22 cm, lo que afectó la media.

Comparados con los HSAM, la LBt de *Pongo abelii* fue de nueve décimas más larga y la de *P. pygmaeus* fue menor por 43 décimas. Los especímenes fósiles presentaron una media menor, dentro del rango inferior de *H. sapiens*, con diferencia de 0.5 - 1.0 cm.

La fosa craneal anterior presentó la mayor diferencia de la LBt, teniendo una influencia en la longitud total de 55% en todas las especies, siendo más evidente en

²⁵ Respecto a la medida DHEf se agrupa con el rango superior presente en *Macaca* (1.48 cm)

H. steiheimensis seguido de *P. troglodytes* y más reducido con 56.24% en *H. sapiens*.

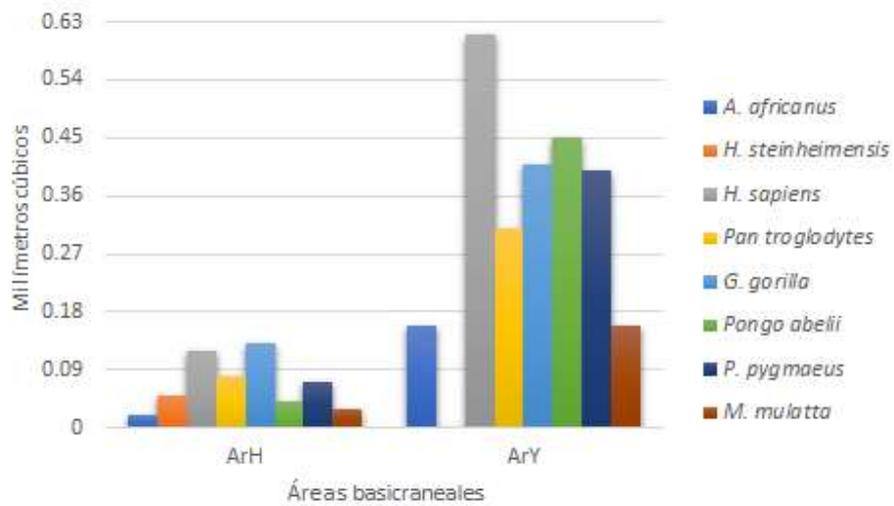
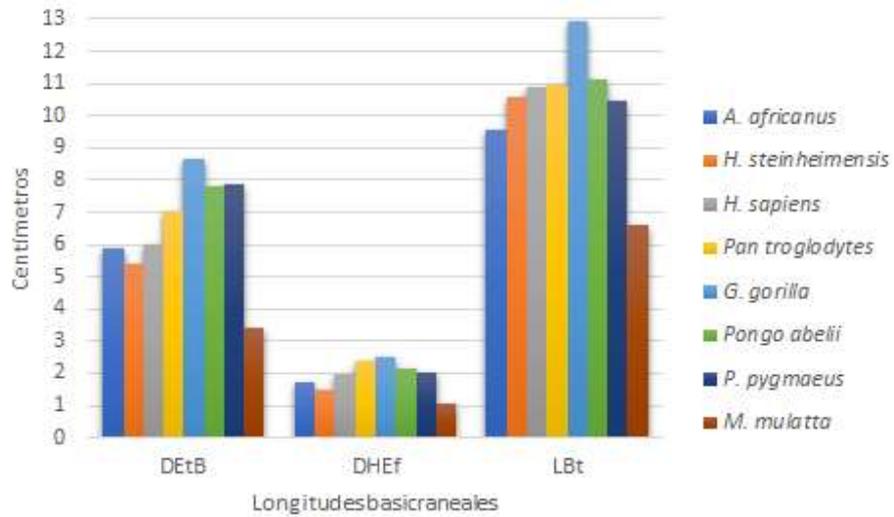


Figura 25. Gráficas de medidas basicraneales

Las áreas del foramen yugular e hipogloso fueron mayores en los humanos, que en grandes simios. El foramen hipogloso muestra una variabilidad de 6-21 mm² en *H. sapiens* englobando el rango de los grandes simios, y mostrando valores mayores que macacos (3 mm²), *H. steiheimensis* (5 mm²) y *A. africanus* (2 mm²),

último individuo que muestra un área muy pequeña, agrupada con el género *Macaca*, lo que puede deberse a la acumulación de sedimento en este foramen.

Respecto al foramen yugular, los humanos tuvieron una variabilidad mayor de 107.21-34.78 mm². La media de *A. africanus* y *M. mulatta* fue igual con 16 mm², ambos entraron en el rango inferior de *P. troglodytes* (17.81 mm²).

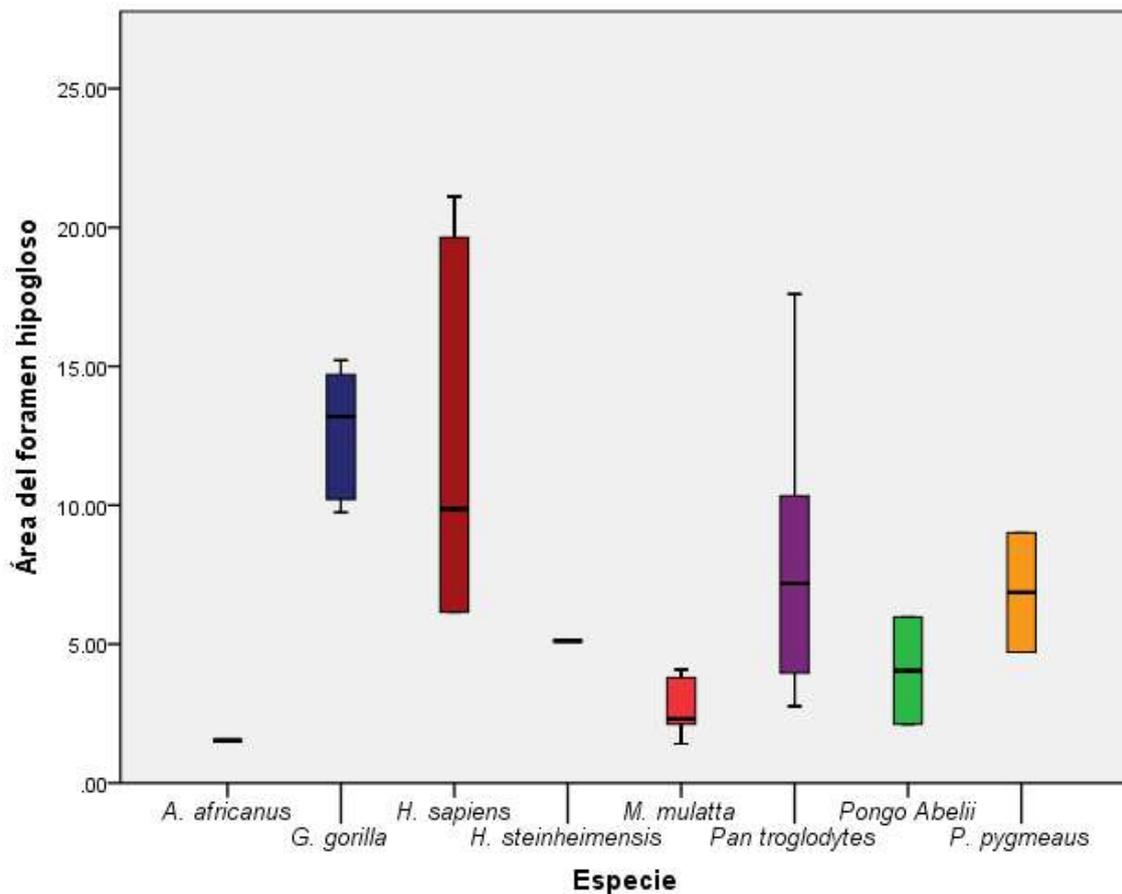


Figura 26. Diagrama de cajas del área del foramen hipogloso

Este foramen presenta dos formas, completa y dividida, en los mamíferos. En este caso se obtuvo un porcentaje de 66.66% forámenes no divididos, de todos los individuos, sin contar especímenes fósiles. Con un 37.5% representado por hembras y el 29.16% restante por machos.

Tabla 12. Presencia/ausencia de división en el foramen yugular.

	No dividido		Dividido	
	Hembra	Macho	Hembra	Macho
<i>A. africanus</i> (n=1/1i)	No observable		1*	
<i>H. steinheimensis</i> (n=1)	No observable		No observable	
<i>H. erectus</i> (n=1)	No observable		No observable	
<i>H. sapiens</i> (n=6/6/1i)	2	n/o	No observable	
<i>Pan troglodytes</i> (n=3/3)	1	2	2	1
<i>G. gorilla</i> (n=2/3)	1	2	1	1
<i>Pongo abelii</i> (n=1/1)	1	1	0	0
<i>P. pygmaeus</i> (n=1/1)	1	0	0	1
<i>M. mulatta</i> (n=3/3)	3	2	0	1
Total	9	7	4	4

* El espécimen de visualización corresponde a Sts5. i representa individuos sin sexo identificado

6.3 Morfología de la cavidad bucal

Tabla 13. Medidas basicraneales

		Segmento horizontal	vocal	Longitud palatina	Índice retropalatino
<i>Australopithecus africanus</i> (n=2)		11.98		5.81*	0.99
<i>Homo steinheimensis</i> (n=1)		-		5.33	0.98
<i>Homo sapiens</i> (n=13)**	\bar{x}	9.36		4.97	1.04
	S	0.77		0.76	0.13
<i>Pan troglodytes</i> (n=6)	\bar{x}	15.48		8.38	1.21
	S	0.89		0.40	0.12
<i>Gorilla gorilla</i> (n=5)	\bar{x}	18.39		10.5	1.26
	S	1.03		1.46	0.33
<i>Pongo abelii</i> (n=2)	\bar{x}	17.56		10.28	1.35
	S	3.33		1.41	0.18
<i>Pongo pygmaeus</i> (n=2)	\bar{x}	17.05		9.2	1.18
	S	1.29		0.23	0.11
<i>Macaca mulatta</i> (n=6)	\bar{x}	8.28		4.88	1.43
	S	0.49		0.44	0.14

*Para la longitud palatina se promediaron las medidas de dos fósiles (Sts5 y Sts71), las demás medidas corresponden únicamente al individuo Sts5.

** n vario de acuerdo con la medida, LSVh y IRP=5 y LP=11

El segmento vocal horizontal midió 11.98 cm en el género *Australopithecus*, mientras que su longitud palatina fue de 5.81 cm y el índice retro-palatino de 0.99. En el caso del género *Homo* solo se tienen los datos de *sapiens* de la LSVh de 9.36 cm, mientras que para este y *H. steinheimensis* se tienen los valores de 4.97 y 5.33 centímetros de LP respectivamente y un índice de 1.04 y 0.98.

Respecto a los géneros *Pan*, *Gorilla* y *Pongo*, el segmento vocal vario de 15.48-18.39 cm La longitud palatina vario menos con un rango de 8.38-10.5 cm y el IRP en todos los casos fue mayor de 1, con un rango de 1.18-1.35.

En *Macaca* la LSVh fue de 8.28 cm, la LP de 4.88, cercano a la media de *Homo* de 5.15 cm, y el índice de 1.43, mostrando el mayor IRP.

De manera general, la distancia entre prosthion y basion (LSVh), difirió entre humanos y grandes simios, teniendo estos últimos valores superiores entre 4-10 cm. Los fósiles de *A. africanus* presentan un segmento vocal mayor por 2.62 cm que la muestra de HSAM, colocándose en un punto intermedio con los grandes simios.

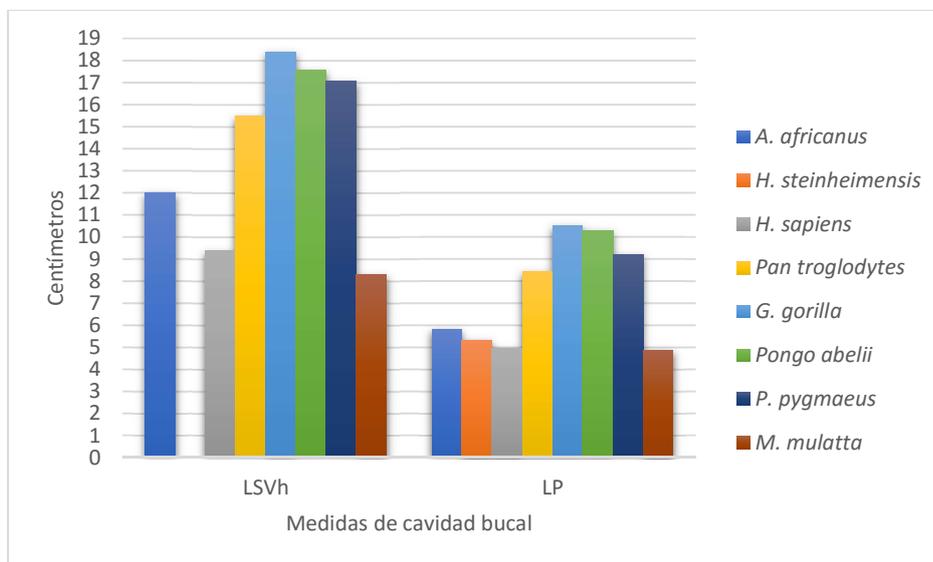


Figura 27. Medidas de la cavidad bucal

La longitud palatina creó dos agrupaciones, la primera engloba los géneros *Australopithecus*, *Homo* y *Macaca*, con valores de 4.88-5.81 cm; mientras la segunda abarca los grandes simios con valores entre 8.38 y 10.5 cm. Respecto al segundo grupo cabe resaltar que el género *Pongo* es menor al de *Gorilla*, por 0.76 cm y el de *Pan* por 2.12 cm respecto al último.

En cuanto al índice retro-palatino se agrupan los géneros de *Australopithecus* y *Homo* con un promedio de 1, es decir con relación básicamente del mismo tamaño entre el paladar y el espacio retro-palatino. En el caso de los géneros de primates no humanos se presentaron valores mayores a 1, entre 1.18 y 1.43, es decir con un paladar de mayor longitud.

El género de *Macaca* tuvo el índice mayor (1.43) debido su marcado prognatismo. En cuanto al género de *Pongo* destaca un valor igual al de *Gorilla* (1.26). Sin embargo, la especie de *P. abelii* de manera particular, mostro un valor inferior (1.18) a los géneros de *Pan* (1.21) y *Gorilla*.

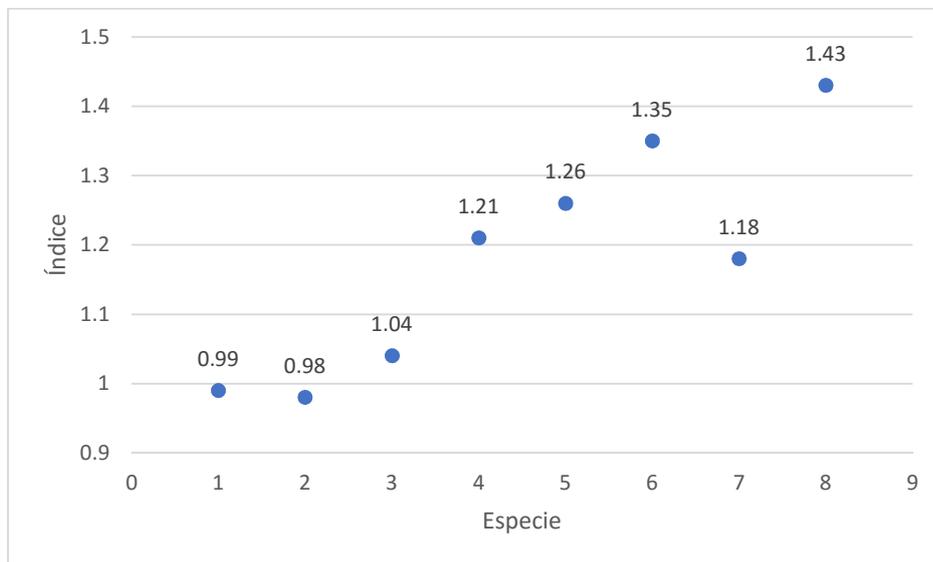


Figura 28. Índice retro-palatino

Las especies están representadas numéricamente en el eje X: 1) *A. africanus*, 2) *H. steinheimensis*, 3) *H. sapiens*, 4) *Pan troglodytes*, 5) *G. gorilla*, 6) *Pongo abelii*, 7) *P. pygmaeus* y 8) *M. mulatta*

Posteriormente se realizó un ACP de las estructuras anatómicas para la fonación se analizaron las medidas, en conjunto del basicraneo y la cavidad bucal: LB, LBt, LFCA, LFCP, LP, LSVh, DEtB, DHEf, ABC, IRP, ArH y ArY. Obteniendo una varianza del 88.97% con los primeros cuatro componentes. El primer componente explico el 55.06% representado por la longitud total del basicráneo (LBt), el segundo fue de 20.59% con el ángulo de la base craneal (ABC), el tercero se define por el área del foramen yugular (ArY) con una varianza de 7.11%, y el último componente con 6.21% de varianza representa el índice retropalatino (IRP).

Para este componente se agruparon del lado derecho los individuos con una flexión menor del cráneo y en la parte superior aquellos que tienen una base craneal mayor. De manera general se agruparon por especie, a excepción de los orangutanes que se distribuyen entre chimpancés y gorilas. En el centro se agruparon especímenes que no contaban con medidas, como *A. africanus* (STs71), *H. erectus* (OH19), HSA (LH18) y HSAM (HSMf, HSMm).

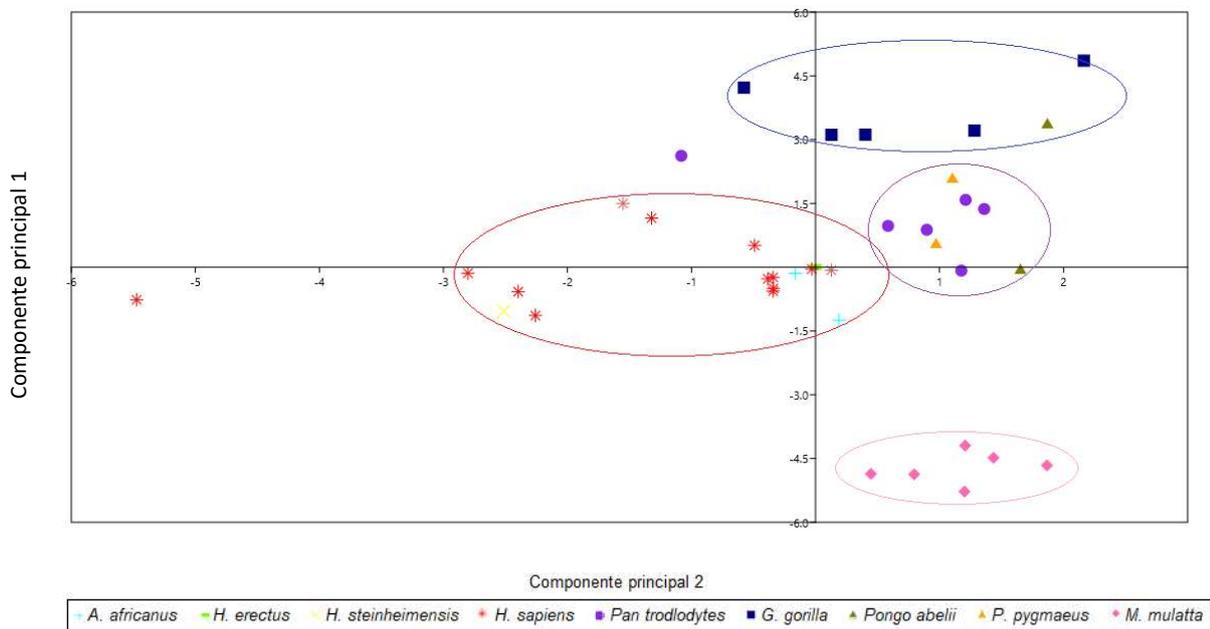


Figura 29. Análisis de Componentes Principales de la base del cráneo: componente 1 y 2

Dos individuos no se agruparon y mostraron una desviación grande, un *H. sapiens* (HTPm) y un *P. troglodytes* (PTm147), lo que se puede explicar debido a que el primero muestra un paladar un centímetro debajo de la media, aunque su ABC si corresponde al grupo de *H. sapiens*, mientras que el segundo es un centímetro mayor a la media.

6.4 Integración modular

La deflexión craneal (DC), tuvo una variación de 15° entre especies, con un ángulo más cerrado para *A. africanus* y más abierto para *P. abelii*. En el caso de los ángulos faciales, SNA se presentó como un ángulo agudo en los HSAM y en *H. steinheimensis* (siendo el de este último un ángulo más cerrado) mientras los grandes simios y macacos fueron obtusos.

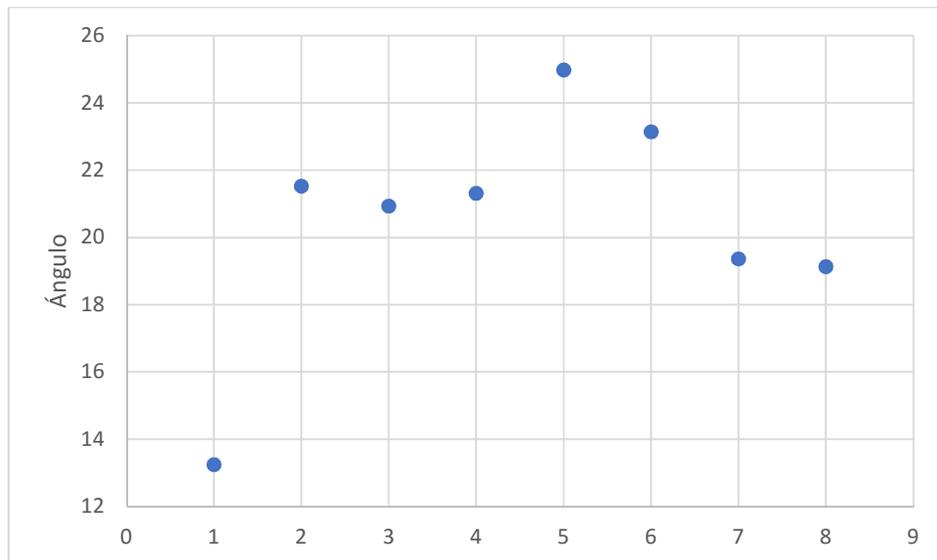


Figura 30. Gráfica de ángulo de deflexión craneal

Las especies están representadas numéricamente en el eje X: 1) *A. africanus*, 2) *H. steinheimensis*, 3) *H. sapiens*, 4) *Pan troglodytes*, 5) *G. gorilla*, 6) *Pongo abelii*, 7) *P. pygmaeus* y 8) *M. mulatta*

El ángulo SNB presentó similitudes entre humanos y macacos, separándose de los grandes simios que presentaron valores mayores. El ángulo facial (AnF), se vio disminuido drásticamente en macacos, mientras los humanos se acercaron a los valores de grandes simios.

En cuanto al ángulo del meato auditivo (AnMA), *H. steihemensis*, *H. sapiens* y *P. troglodytes* se agrupan, mientras en el rango superior se agrupa *G. gorilla* y *P. abelii*, y en el extremo inferior *M. mulata* y *P. pygmaeus*.

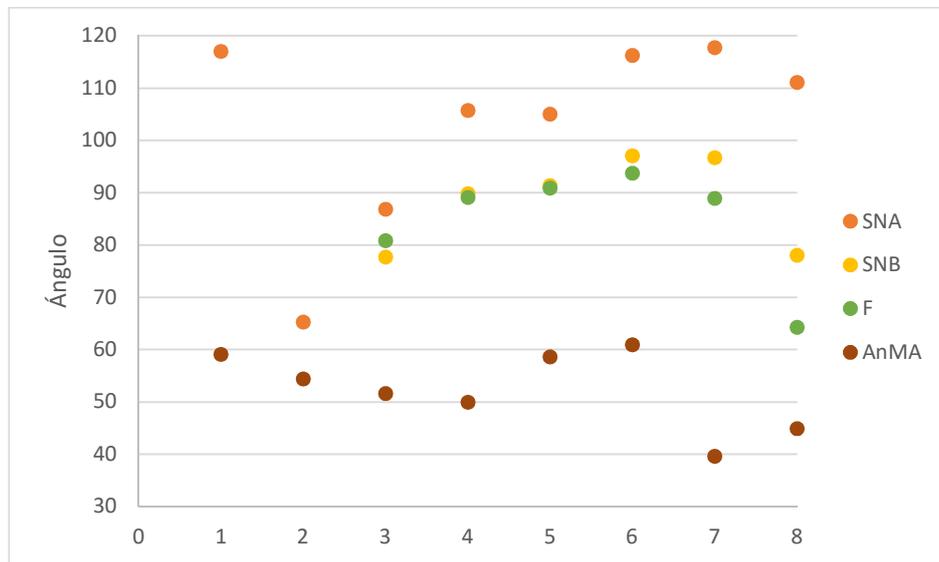


Figura 31. Gráfica de ángulos de composición craneal

Las especies están representadas numéricamente en el eje X: 1) *A. africanus*, 2) *H. steiheimensis*, 3) *H. sapiens*, 4) *Pan troglodytes*, 5) *G. gorilla*, 6) *Pongo abelii*, 7) *P. pygmaeus* y 8) *M. mulatta*

Tabla 14. Medidas craneales

		CBA	APP	DC	SNA	SNB	F	AnM A	INF	TCG	IER
<i>Australopithecus africanus</i> (n=2)		149.7 9	135.5 2	13.2 4	116.9 9	-	-	59.04	1.1 7	20.5 3	1.0 5
<i>Homo steinheimensis</i> (n=1)		147.3 9	130.8 1	21.5 2	65.25	-	-	54.37	-	-	1.0 8
<i>Homo erectus</i> (n=1)		-	136.5 8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Homo sapiens</i> (n=13)	\bar{x}	139.3	124.1 1	20.9 3	86.81	77.6 6	80.7 9	51.56 *	1.8	23.8 9	1.1 4
	S	9.38	3.28	10.4 8	9.83	11.3 7	9.12	8.23	0.1 8	1.66	0.0 4
<i>Pan troglodytes</i> (n=6)	\bar{x}	154.0 6	134.3 9	21.3 1	105.6 7	89.7 5	89.0 6	49.91	1.0 5	21.8 8	1.0 1
	S	2.12	1.4	3.07	6.42	6.17	2.76	9.96	0.0 9	0.68	0.0 2
<i>Gorilla gorilla</i> (n=5)	\bar{x}	154.1 2	137.7 3	24.9 8	104.9 6	91.3 5	90.8 2	58.6	0.9	28.0 1	1
	S	5.82	3.61	6.17	10.03	8.73	1.33	6.72	0.1 7	2.66	0.0 2
<i>Pongo abelii</i> (n=2)	\bar{x}	160.1 1	145.5 9	23.1 4	116.2 3	97	93.6 7	60.92	2.0 1	34.8 1	1.2 5
	S	19.47	0.44	8.56	7.5	.	.	0.58	1.5 6	12.7 5	0.3 8
<i>Pongo pygmaeus</i> (n=2)	\bar{x}	169.7 8	130.9	19.3 6	117.7 1	96.6 6	88.9	39.6	0.8 9	21.7 2	1
	S	3.24	9.14	5.86	4.57	9.2	12.4 7	29.19	.	.	.
<i>Macaca mulatta</i> (n=6)	\bar{x}	155.1 2	141.9 2	19.1 3	111.0 7	78.0 2	64.2 5	44.88	1.0 7	12.4 1	0.9 9
	S	2.61	7.41	0.89	3.75	10.4 6	9.5	9.42	0.0 4	0.35	0.0 1

El índice neuro facial (INF) expresa las variaciones de forma en términos de relación entre el contenido craneal y la cara. Un cráneo con INF=2.0, indica que el neurocráneo es dos veces mayor que la cara.

El INF fue mayor en *H. sapiens* y *Pongo abelii* (1.8 y 2.01 respectivamente), indicando un neurocráneo, aproximadamente dos veces mayor a la proporción del

rostro. En cuanto al IRE, estas dos especies también presentaron los valores más altos (1.14 y 1.25), lo que reafirmo la presencia de una mayor encefalización.

Por otra parte, el INF fue menor en *G. gorilla* (0.9) y *P. pygmaeus* (0.89), mostrando un prognatismo facial mayor; mientras en el índice relativo de encefalización se apreció una diferenciación entre primates no humanos (1.05) y los homininos (1.09).

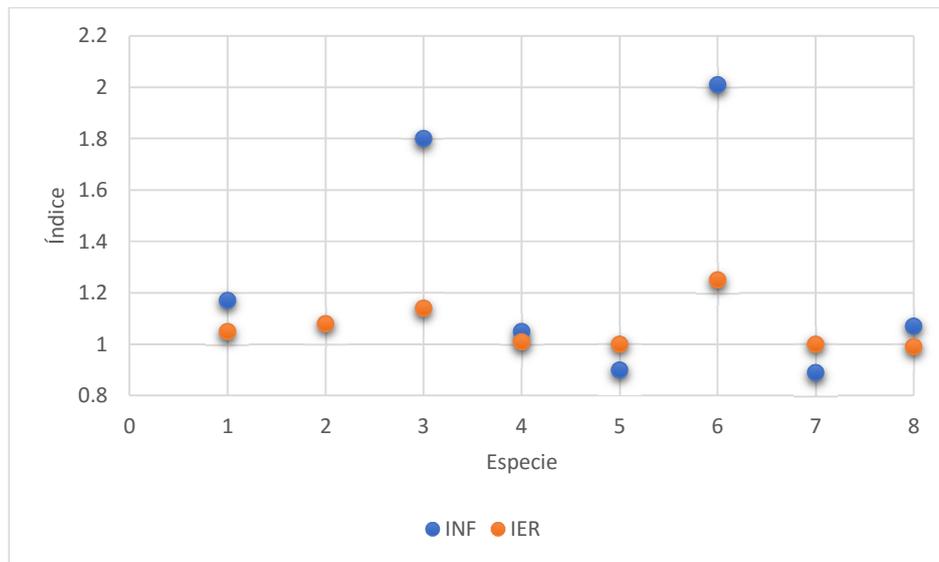


Figura 32. Gráfica de índices craneales

Las especies están representadas numéricamente en el eje X: 1) *A. africanus*, 2) *H. steinheimensis*, 3) *H. sapiens*, 4) *Pan troglodytes*, 5) *G. gorilla*, 6) *Pongo abelii*, 7) *P. pygmaeus* y 8) *M. mulatta*

6.5 Correlación craneal

Al analizar todas las medidas entre todos los géneros, se observaron correlaciones significativas, que hablan sobre la integración de los módulos craneales. Por una parte, el IVO exhibió una correlación positiva con el área del meato (AMA) ($r=0.52$, $P\leq 0.001$), así como con el índice volumétrico facial (IVF) ($r=0.756$ $P\leq 0.001$) y el tamaño craneal general (TCG) ($r=0.638$, $P\leq 0.001$).

También se obtuvieron correlaciones significativas entre el ángulo de la base craneal (ABC) con la longitud del tracto vocal (LSVh), el ángulo de la porción petrosa (APP) y el índice de encefalización relativo (IER). El IRE (que da un reflejo del tamaño relativo del cerebro), mostró una correlación negativa con ABC ($r=-.440$, $P\leq 0.01$), pero sin relación con APP. Destacando una base, en los seres humanos modernos, más flexionada en un ángulo agudo a lo largo de la línea media.

Tabla 15. Correlaciones simples de ABC

		LSVh	APP	IER
ABC	<i>r</i>	0.456	0.643	-0.44
	<i>P</i>	0.017	0	0.019
	N	27	30	28

De igual manera se pudo corroborar que la flexión de la base del cráneo contribuye en los humanos al descenso de la laringe, al obtener una correlación positiva entre LSVh y ABC ($r=0.45$, $P\leq 0.01$).

En el ACP del cráneo se obtuvo una varianza explicada del 83.76%, con las variables ABC, APP, DC, SNA, SNB, F, INF, TCG e IER. El componente uno explica el 33.31% con el ángulo de la base del cráneo (ABC), el segundo representa el ángulo facial SNB con 23.62%, el ángulo facial (F) es el tercer componente con una varianza de 17.20% y por último con 9.63% la deflexión craneal (DC).

El cuadrante superior, ocupado por HSAM, mostró una distinción al presentar una mayor flexión del cráneo y respecto a SNB se presenta una división entre grandes simios y macacos, al tener los primeros un mayor grado de prognatismo mandibular. *A. africanus* se sitúa en el rango inferior de grandes simios, mientras *H. steinheimensis* se acerca a *H. sapiens*, incluso se agrupa con algunos individuos como HSMm, Hmf y HTPm.

El gorila GGm317 destacó debido a que se agrupa con HSAM y del orangután Paf1343 que se coloca en el cuadrante superior derecho, presentando un ABC parecido a *H. sapiens* y un prognatismo superior a los demás simios. En el caso de los individuos desviados de HSAM y macacos, se debe a la falta de mandíbula, para la toma del ángulo SNB.

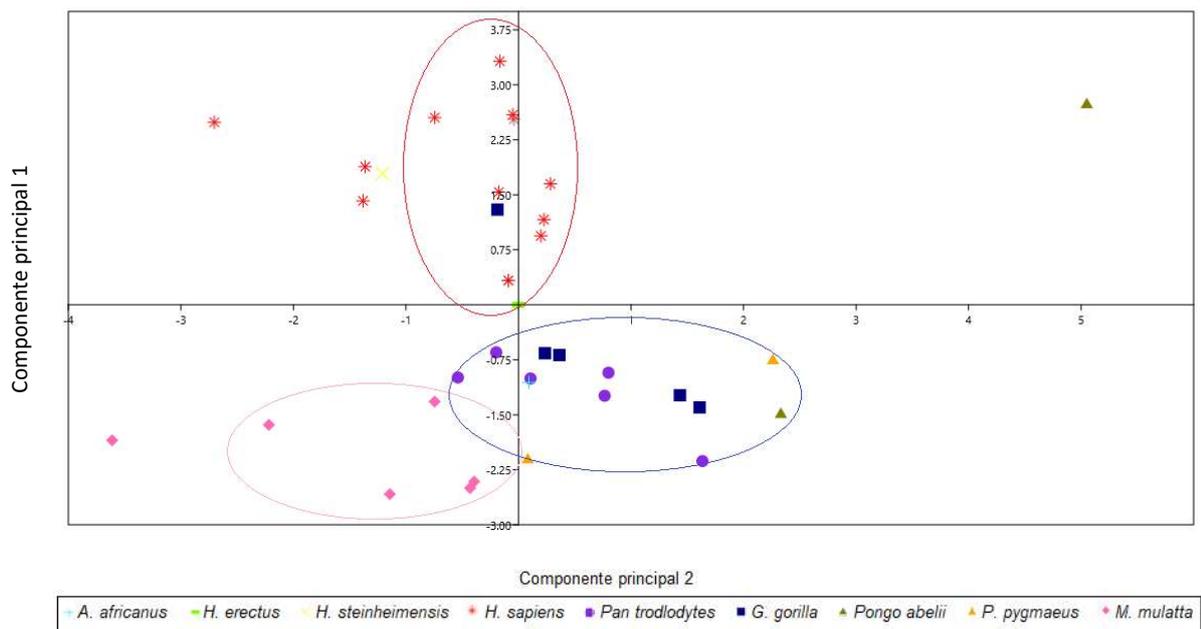


Figura 33. Análisis de Componentes Principales del cráneo: componente 1 y 2

Al realizar un único ACP con las 72 variables, incluidas las tomadas con diferentes softwares, se obtuvo que la varianza explicada de 67.7%. El primer componente explicó el 41.32% y representó la longitud total del basicráneo (LBt). El

segundo componente fue de 15.55% con el ángulo SNA, el tercero explicó una varianza de 6.11% con el INF y el cuarto representó el índice retropalatino (IRP) con una varianza de 4.72%.

Sin embargo, para fines representativos el análisis final se realizó únicamente con las medidas obtenidas a partir del 2D en OsiriX, eliminando aquellas relacionadas con el cráneo (23 medidas), ya que dieron resultados enfocados al tamaño, que pueden modificar la tendencia de los datos en el análisis de los otros componentes, debido a su relación directa con el tamaño de los individuos. De este ACP los primeros cuatro componentes representan el 72.81% de la varianza. Sin embargo, la significancia de la varianza se distribuye hasta el treceavo componente, la gráfica siguiente muestra este fenómeno, así como las medidas que representan cada componente.

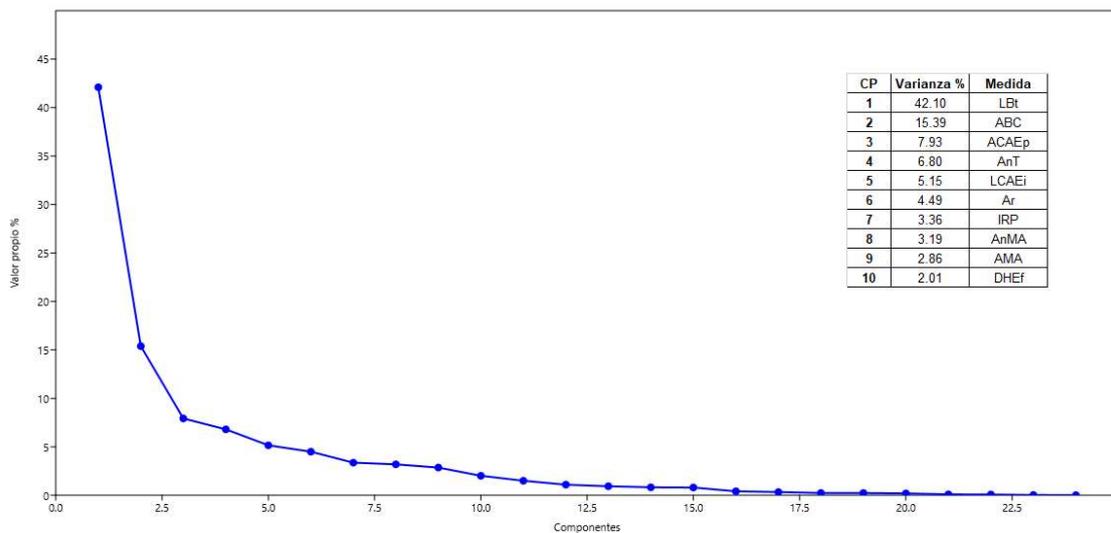


Figura 34. Gráfico de sedimentación de los componentes principales

En la gráfica 14 se observa la distinción de cuadrantes yendo de inferior a superior para mostrar el aumento de la base del cráneo y de izquierda a derecha mostrando una mayor flexión de la base del cráneo a una menor.

En este caso se distingue el humano HTPm por la falta de LBT, el gorila GGm24 y el chimpancé PTm147 al tener un ABC menor al esperado para su especie y los orangutanes de Sumatra mostrando una mayor separación, posiblemente debido a su dimorfismo sexual.

Al comparar el CP1 o longitud del basicráneo y el CP3 o ancho proximal del CAE, podemos ver una variabilidad mayor en *H. sapiens* respecto a ACAEp, con una tendencia a reducir el canal auditivo en la parte de contacto con la membrana timpánica, mostrando que tanto orangutanes, gorilas y chimpancés, se encuentran dentro del rango superior de los HSAM y los macacos tienden a tener un conducto más ancho.

Los individuos fuera del rango son el gorila GGm24, presumiblemente debido a una mala preservación del conducto, y *H. erectus* que junto a *H. sapiens* que presentan un ancho casi del doble en comparación a la media de *H. sapiens*.

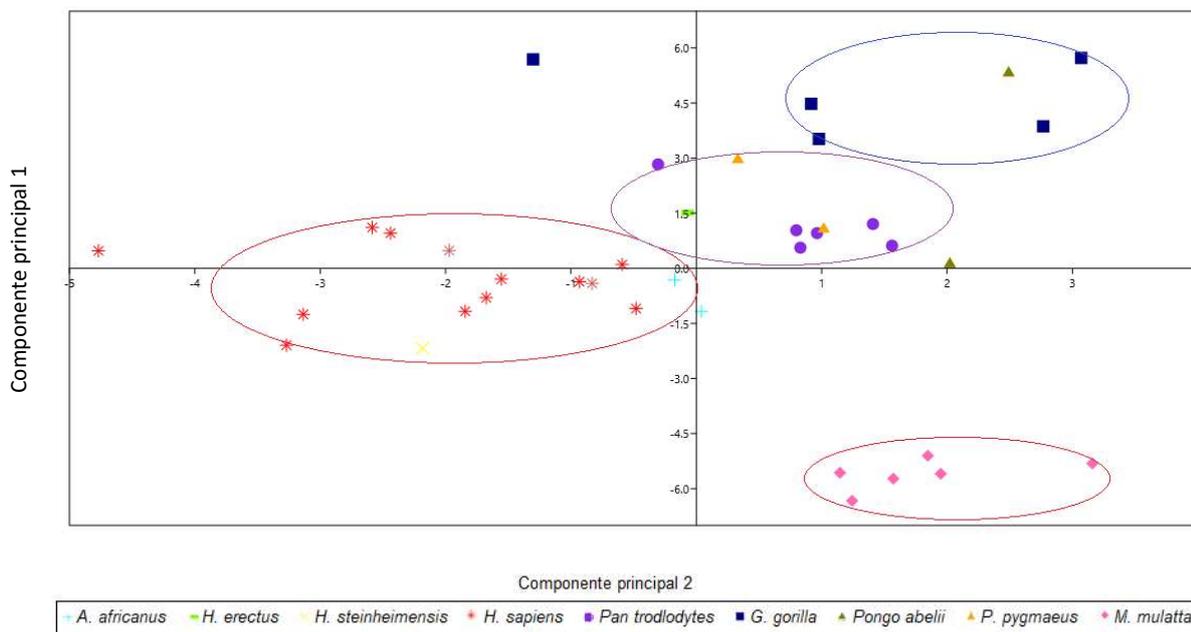


Figura 35. Análisis de Componentes Principales general: componente 1 y 2

De acuerdo con los datos obtenidos de los componentes principales de manera general al analizar la base del cráneo, el oído y el cráneo por separado, se conforman grupos por especie, a excepción de los orangutanes que en esta muestra se representan con individuos de un tamaño corporal menor a lo esperado, agrupándose entre los gorilas y chimpancés.

Por último, se realizó una correlación simple de *Spearman* entre los primeros dos componentes principales del conjunto de medidas relacionadas al aparato fonador, la audición y el cráneo. Estas correlaciones se expresan por un número real que va de -1 a 1, existiendo una correlación fuerte y directa si la covarianza es positiva, los cuales determinan la dependencia que existen entre variables, del oído y los módulos del cráneo correspondientes.

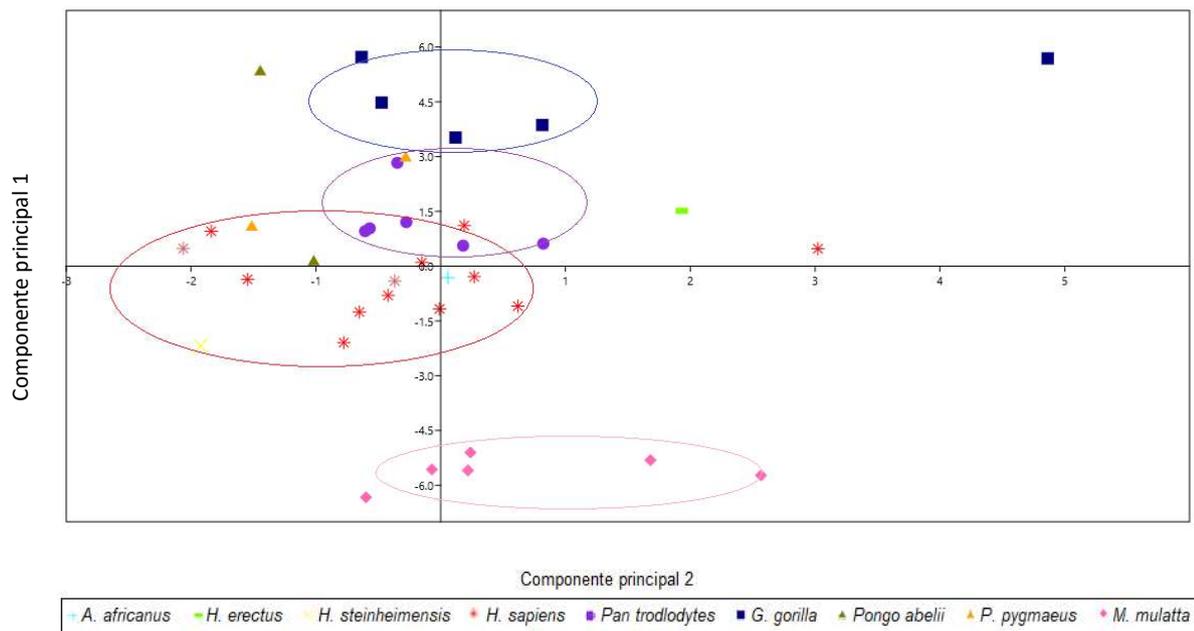


Figura 36. Análisis de Componentes Principales general: componente 1 y 3

Obteniendo correlaciones significativas y positivas entre el CP1 de fonación (LBt) con CP1 del oído (LCAEm); mientras que el CP2 de fonación (ABC) tiene una

correlación negativa con los dos componentes principales del oído, la longitud media del CAE y el ancho distal del CAE (ACAEd).

En cuanto a la relación de los componentes relacionados a la fonación y el cráneo se tiene correlación positiva del primer componente (SNA) del cráneo con el CP2 (ABC). También existen, una correlación positiva del CP2, relacionado a la fonación (ABC), con el CP2 del cráneo (TCG) y una negativa con el CP1(SNA).

La relación entre cráneo y oído se representa con correlaciones positivas entre LCAEm (CP1) y el TCG (CP2), así como de ACAEd (CP2) con SNA (CP1).

Tabla 16. Correlaciones entre componentes principales

		CP1 oído	CP2 oído	CP1 cráneo	CP2 cráneo
CP1 fonación	<i>r</i>	0.819	-0.054	0.194	0.519
	<i>P</i>	0	0.747	0.243	0.001
	N	38	38	38	38
CP2 fonación	<i>r</i>	0.087	-0.567	-0.695	0.442
	<i>P</i>	0.604	0	0	0.005
	N	38	38	38	38
CP1 oído	<i>r</i>	1	0	0.019	0.497
	<i>P</i>		1	0.908	0.002
	N	38	38	38	38
CP2 oído	<i>r</i>	0	1	0.554	-0.244
	<i>P</i>	1	0	0	0.14
	N	38	38	38	38

7. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En relación con el establecimiento de las capacidades fonadoras de las especies fósiles, existe un consenso en aceptar que la morfología y dimensiones de la base del cráneo de los homínidos no humanos son incompatibles con la existencia de un aparato fonador tipo humano y si con uno similar al de los chimpancés (Laitman, 1985; Martínez, 2009).

Dentro de este estudio, se obtuvieron las medidas esperadas respecto al tamaño de cada especie, exceptuando en algunos casos a los orangutanes. De igual manera hay una correspondencia dentro del rango de varianza reportado en la literatura, por lo menos en ser humano y chimpancé, de los cuales se tiene registro.

En los estudios de las vías aéreas superiores de los mamíferos, se consideran dos segmentos, el horizontal o cavidad oral y el vertical o faringe, que en personas adultas tienen una longitud similar, relacionado con la producción de lenguaje oral. Sin embargo, se ha descubierto que el descenso de la laringe no es exclusivo de los humanos, sino que está presente en chimpancés y otros mamíferos no primates, por lo cual en realidad está relacionada con otras funciones biológicas.

En el caso de la longitud del segmento vocal horizontal de los fósiles homínidos, otros estudios (Lieberman & Crelin, 1971; Martínez, 2009) indican que se encuentra dentro del rango de chimpancés lo cual se ha relacionado con un patrón de incapacidad para producir eficazmente la fonación actual, relacionada específicamente con la pronunciación de las vocales /a/, /i/, y /u/.

Dicho patrón no es observado en esta investigación, ya que en el caso de *Australopithecus africanus* la longitud del tracto vocal superior horizontal (LTVSh) es intermedia entre *Homo sapiens* y *Pan troglodytes*, sin caer dentro del rango de ninguna especie, lo cual se puede deber al tamaño de las muestras. De igual manera debemos destacar que en caso de *H. sapiens* entra en los rangos de

Macaca mulatta, lo que nos hablaría de la importante reducción de la cavidad oral en los humanos, dentro del grupo Hominini.

La distancia DHEf concuerda con otras investigaciones (Laitman, 1985; Martínez, 2009; Martínez, et al., 2013), colocando a *A. africanus* dentro del rango humano; mientras *Homo steinheimensis* muestra un valor menor fuera de este rango, lo que puede deberse a la muestra conformada por un solo individuo y a su estado de conservación.

De acuerdo con la hipótesis de Lieberman y Crelin (1971), el IRP en infantes humanos y grandes simios, se constituye a partir de un paladar más corto en proporción a longitud del espacio retrofaríngeo. Patrón presente en esta investigación, dando una diferenciación entre *H. sapiens* y grandes simios; sin embargo, no se obtiene un valor intermedio de *A. africanus* y *H. steinheimensis*, pero se cae en el rango de los HSAM.

Estos cambios de las vías aéreas superiores se relacionan con la restructuración de la base del cráneo, siendo características únicas de los seres humanos dentro del grupo de los primates. Teniendo una longitud diferenciada, pero con las características generales de los mamíferos, con una fosa craneal anterior más grande que la posterior, pero en una proporción menor a los demás primates, en concordancia con los resultados de Spoor (1997).

Respecto al ángulo de la base craneal, diversos estudios prenatales (Jeffery & Spoor, 2002; Jeffrey, 2005) explican la existencia de una relación ontogenética con las vías aéreas superiores ($r=0.46$, $P\leq 0.001$). Conforme la cavidad orofaríngea crece respecto a la nasofaríngea, la línea media de la base del cráneo se retroflexiona entre el segundo y tercer mes de gestación. Estos estudios muestran una diferencia con aquellos posnatales donde el ángulo se flexiona.

Moss y colaboradores (1968) explican esta diferencia, debido a que las vías aéreas superiores son influenciadas por el crecimiento de la lengua y el acomodo de la posición del hioides, los cuales en el periodo embrionario y fetal son

determinado por el tránsito del líquido amniótico²⁶ (García Pastor, 2018). El paso de una respiración “líquida” a una “gaseosa”, con el nacimiento implica una respiración nasal, circunstancia que crea una presión negativa entre el paladar duro y la lengua durante la inspiración.

Por otra parte, algunas investigaciones (Camargo-Prada, et al., 2017; Quevedo-Peña, et al., 2017; Sardi, 2017) exponen el cambio de las vías aéreas superiores como un efecto de la flexión de ABC; mientras Lieberman (1991) considera que la mandíbula tiene una mayor influencia. Para esta investigación se pudo contrastar una correlación entre ABC y LTVh (cavidad oral) obteniendo correlación pequeña pero significativa.

Esta relación entre las vías aéreas y el ángulo de la base, se contrastó con la relación el índice de encefalización relativo (IER). De acuerdo con la hipótesis de *spacial-packing*, que implica el crecimiento del cerebro como el factor principal para la modificación de ABC, al crecer el Basio-Occipital y moverse antero-inferiormente el foramen magnum, la base se desvía ventralmente y el hueso petroso se reorienta coronalmente, para poder acomodar un cerebro relativamente mayor.

Esto implicaría que ABC se relaciona con el ángulo de la porción petrosa (APP) y ambos a su vez con IER. En este caso se encuentra una relación positiva entre ABC y APP, estos no muestran correlación con IER, concluyendo que el verdadero factor de correlación es el tamaño de la bóveda craneal y no el cerebro directamente (Jeffery & Spoor, 2002).

Respecto ABC, la muestra se encuentra dentro de la variación de la norma en cada grupo, a excepción de Macaca que se encuentra por debajo de la norma de 173°, aunque debemos tener en cuenta que el registro corresponde a *M. fascicularis* (Jackson, et al., 1999). El Basio-Occipital de los humanos tiene una orientación más inclinada relativa a la base craneal anterior, mostrando un grado mayor de flexión, mientras la pirámide petrosa está orientada más coronalmente. Lo que en consecuencia muestra una fosa craneal posterior más amplia y profunda a

²⁶ Oligohidramnios

comparación de otros primates. Estos resultados evidencian una disposición menor para la faringe, cuando el ángulo es más cerrado.

Las últimas dos estructuras de la base del cráneo analizadas son el foramen yugular y el hipogloso. El área del foramen yugular en humanos modernos, coincide con los reportes de Wysocki (2002) de entre 51 a 59 mm²., sin embargo, se ve una diferencia en los macacos, de casi el doble de tamaño mayor de la muestra de esta investigación, con el reporte de 7.1 a 7.8 mm².

De manera general ambos forámenes son mayores en *Homo sapiens*, lo que supone un desarrollo diferenciado importante, recayendo en su importancia como canales que contienen el par craneal IX, X y XII, para inervar lengua, hioides, paladar, membrana timpánica y el oído medio (Chávez-Barba, et al., 2011; Benítez, 2003; Rodríguez-García, et al., 2004; Rivera, 2015; Katsuta, et al., 1997; Wysocki, 2002).

Dicha discrepancia puede deberse a las composiciones morfológicas básicas que presenta el foramen, ya sea dividido o no dividido, ya que cuando se presentan una división el área es más difícil de calcular. En los humanos el porcentaje de división es del 10% en hombres y del 11% en mujeres, con un porcentaje similar presentado en macacos (Wysocki, 2002). En el presente estudio la minoría de los ejemplares presentan un foramen dividido, en concordancia con los estudios, pero se debe tener en cuenta que el caso de *H. sapiens* la muestra es muy reducida, debido al estado de conservación.

Respecto a la capacidad auditiva Rosowski (1994), evidencia que el oído externo y medio tienen una gran influencia en la forma del audiograma, debido a su función selectiva de frecuencia. Otros parámetros que influyen en las frecuencias percibidas por mamíferos terrestres son: 1) el tamaño corporal, 2) distancia entre las orejas, 3) tamaño de la oreja, 4) rigidez de la oreja y 5) la longitud del CAE.

Los mamíferos más grandes son sensibles a frecuencias por debajo de 10 kHz, mientras los más pequeños perciben sonidos superiores a 10 kHz. Relación inversa con la distancia entre las orejas, pares cercanos perciben frecuencias

mayores y orejas de menor dimensión están enfocadas a percibir frecuencias menores (Heffner & Masterton, 1970).

Los mamíferos pequeños tienden a tener orejas más rígidas, entre mayor composición cartilaginosa tenga el oído medio, este se deforma con los movimientos de masticación y de la cabeza, lo que causa sensibilidad pobre a los sonidos de baja frecuencia. Por encima de 2 kHz las estructuras más pequeñas dentro del conducto del oído, como la membrana timpánica y los huesecillos, desempeñan un papel importante en la determinación de la rigidez total. Los límites de audición de alta frecuencia se correlacionan inversamente con las dimensiones de la membrana timpánica y los huesecillos, entre mayor sea su área perciben mejores sonidos de bajas frecuencias²⁷. (Masterton, Heffner, and Ravizza 1969; Aitkin and Johnstone 1972; Gates et al. 1974).

En el caso del CAE, uno con longitud promedio de 3 cm, como el del ser humano, capta ondas de sonido de entre 44 y 17 cm de longitud, equivalente a frecuencias entre 0,8 y 2 kHz.

Dichas reglas de tamaño predicen que los mamíferos con canales auditivos anchos y cortos tendrán poca audición en frecuencias bajas y los canales angostos captan de mejor manera los sonidos de baja frecuencia (Heffner y Heffner 1990). Al conjugar ambos factores de longitud y amplitud los CAE se aglomeran en 3 grupos, el primero incluyendo los géneros *Homo* y *A. africanus*, el con macacos, chimpancés y orangutanes y el tercero los gorilas.

De igual manera se debe tener en cuenta que existe una variación de las frecuencias audibles, entre los individuos de una misma especie, con una diferenciación sexual. Reportando, por lo general, las mayores variaciones a frecuencias altas en mamíferos (Heffner & Masterton, 1970), marcando diferencias individuales en el aparato conductor del oído medio o en la elasticidad de la membrana basilar, esta última también relacionada con cambios en la edad. Este dimorfismo es muy marcado en la muestra de orangutanes de esta investigación.

²⁷ Un ejemplo se da con los animales del desierto que presentan una membrana timpánica hipertrofiada.

En cuanto a los ángulos de la membrana timpánica y del ancho distal, no se encontró con una referencia previa, por lo tanto, los análisis arrojados en esta investigación no tienen una comparación directa, pero muestran un ángulo más amplio en la membrana de *H. sapiens*, distinguiéndose de los demás grupos. El ángulo del ancho distal muestra en valores más pequeños en *H. sapiens* y *H. steinheimensis*, seguidos de un grupo de los grandes simios, donde destaca el mismo rango en macacos y por último los valores más amplios los tiene *A. africanus*.

El último rasgo analizado del oído es el índice volumétrico ótico que muestra la cavidad auditiva como una matriz funcional integrada como un módulo relacionado con el crecimiento facial y el craneal.

Respecto a los ángulos faciales, la deflexión craneal muestra displasias basales y esqueléticas, indicando un crecimiento de la mandíbula entre mayor sea el ángulo, como en el caso de *G. gorilla*, *P. abeliii* y *M. mulatta* (este último con relación a su tamaño corporal y teniendo un ángulo similar al de los humanos).

Por su parte *H. steinheimensis* está dentro del rango humano, pero *A. africanus* presentan un ángulo menor. De igual manera el ángulo de SNA nos habla de prognatismo en la maxilar y se relaciona con el desarrollo mayor del bulbo olfatorio, viendo una agrupación de los grandes simios con macaca y una reducción considerable en el grupo homo.

Respecto al prognatismo de la mandíbula SNB indica una relación cercana entre *Macaca* y *Homo*, que a su vez tienen una agrupación secundaria con grandes simios. Estas agrupaciones se mantienen en la profundidad facial, dada por el ángulo F, con excepción de *Macaca* que se separa de los humanos, mostrando un patrón más dolicocefálico.

Bromage (1992) indica que la alineación de las orbitas y la maxila respecto al meato auditivo externo sugiere que sus trayectorias ontogenéticas son isométricos, modelados para que las funciones de alimentación, vista y auditivas estén colocadas juntas de manera óptima, aunque otra alternativa de esta relación podrá ser para el balance de la cabeza en la locomoción.

El AnMa los *A. africanus* (excepto *sts71*) entran en el rango de los chimpancés, humanos y otros mamíferos (Bromage, 1992), lo que evidencia un rasgo primitivo. Esta variación puede deberse a factores como la altura facial posterior, que indican un cambio temporal tal vez relacionado con la posición de la laringe y faringe en Homos tempranos y *Sts71* que se encuentran en el rango superior de los chimpancés, y posteriormente la condición primitiva de mamíferos reapareció en *H. sapiens*.

Respecto a los componentes principales, se obtuvieron los datos esperados al formar tres grupos: 1) macacos, 2) grandes simios y 3) el género *Homo* con *A. africanus*. La relación entre componentes no cuenta con datos previos.

De acuerdo con los resultados obtenidos, se acepta la hipótesis nula, confirmando la existencia de una correlación de manera general entre el oído, la base del cráneo y la cavidad bucal. Lo que muestra que se trata de rasgos adaptativos, que en conjunto podrían formar un templete que dio paso al desarrollo del lenguaje articulado. Sin embargo, faltan analizar otros factores relevantes como la masticación.

De manera general se observa una agrupación de HSAM, HSA, *Australopithecus africanus* y *Homo steinheimensis*, con los dos últimos en los rangos más alejados; *Homo erectus* se separa lo que puede deberse a que no cuenta con la base de su cráneo. Los grandes simios se agrupan, algunos individuos de gorilas se alejan lo que se debe a las condiciones de la muestra y los más diversos resultar ser los orangutanes, que se acercan a chimpancé y humanos.

Al agrupar estos datos con los obtenidos de las estructuras anatómicas del oído y cráneo, las diferencias se hacen perceptibles. Con la evidencia disponible *A. africanus* y *H. erectus*, se agrupan entre chimpancés y humanos, o en los rangos de mayor variabilidad del grupo *Homo*, por lo cual sus rasgos en conjunto permiten inferir que no tenían todas las adaptaciones relacionadas con el lenguaje hablado y, por tanto, se infiere que carecieron de él.

En el caso de *H. steinheimensis* este se agrupa en los rangos inferiores de HSAM y HSA, de lo que se infiere la existencia de estructuras anatómicas relacionadas con la fonación y la audición como las nuestras, dando la posibilidad de un habla doble articulada. Aunque debemos considerar la relación cercana con los macacos.

El caso de los orangutanes se puede explicar la cercanía al género *Homo*, tanto como los chimpancés, debido a una ontogenia convergente evolutivamente, respecto a la retención de rasgos juveniles (neotenia) (Caponi, 2007; Contreras, 2016). Dicha neotenia cumple un rol en la capacidad de pensar con el cuerpo o cognición corporal, que consiste en el cambio de rasgos o mecanismos determinado, que posteriormente se reutilizaran con nuevos propósitos y funciones (Gallese, 2016).

De igual manera se debe considerar el impacto de las primeras experiencias, por medio de los estímulos sensoriales y la complejidad de los estímulos sociales; por ejemplo, el lazo entre madre y cría (Contreras, 2016); ya que los orangutanes tienen un periodo de crianza de 7 años aproximadamente, además de su estructura social de fusión-fisión requiere una compleja cognición para poder comunicarse (Galdikas, 1983).

Otros aspectos que tomar en cuenta serían la dispersión del sonido en un ambiente selvático, como el ecosistema de los orangutanes y la presencia de las bridas faciales que tienen una función importante en su comunicación.

Existe una correlación entre los módulos craneales de audición y fonación, lo que nos habla de una posible adaptación en conjunto, que puede deberse a múltiples factores como el cambio de postura o de alimentación, entre otro. La propuesta de esta investigación asocia la correlación como una adaptación para la emisión y percepción del lenguaje doble articulado en los humanos.

Tomando en cuenta el proceso evolutivo del oído está fuertemente influenciado por los huesos relacionados a la masticación (Vallejo, et al., 2007), por tanto, a la dieta, condiciones ambientales y factores epigénéticos, puede ser un

factor que desvié los resultados de una asociación directa con el habla, discusión que se retomara en las conclusiones y por lo cual se hace necesario el análisis en conjunto de ambos módulos.

Cabe resaltar que los ejemplares fósiles y algunos humanos modernos, presentan daño importante en el basicráneo, lo que impidió una medición complemente fiable.

Para ampliar la comprensión de la correlación entre aparato fonador y el oído, se recomienda el uso de morfometría geométrica, para entender de una mejor manera la forma del cráneo y su relación en conjunto. La ampliación de la muestra también brindaría más información, lo que permitiría evaluar la diversidad intraespecífica, el dimorfismo sexual y los factores ecológicos y de comportamiento de cada especie. Por lo que se sugiere un mayor estudio del comportamiento de socialización y en las vocalizaciones emitidas.

Así como tener un control de la posición para realizar las tomografías de los ejemplares y de igual manera un control de los factores técnicos, como el grosor del corte, el intervalo de estos y voxels, para presentar una muestra homogénea.

Dichas sugerencias, aunadas a la presente investigación son importantes para el desarrollo de futuras investigaciones paleoantropológicas, ya que permiten la reconstrucción hipotética de la vocalización y forma de comunicación, así como ciertos patrones de comportamiento y la relación de estos con las estructuras anatómica

8. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, B., 2007. *Origen y evolución de la facultad del lenguaje desde una perspectiva dinámica (Tesis de Grado)*, Santiago: s.n.
- Alvord, L. & Farmer, B., 1997. Anatomy and orientation of the human external ear. *Journal of the American Academy of audiology*, 8(6), pp. 383-390.
- Andrés, L. s., 2004. Sobre la evolución del mecanismo de la audición. *Revista de acústica*, 36(1), pp. 11-18.
- Aponte Gutiérrez, C., 2003. Evolución de la voz desde el nacimiento hasta la senectud. *Acta de otorrinolaringología y cirugía de cabeza y cuello*, 31(2), pp. 1-7.
- Araújo, B. y otros, 2015. Anatomía radiológica del oído medio. *Revista médica sanitas*, 18(4), pp. 230-235.
- Arensburg, B., Harell, M. & Nathan, H., 1981. The human middle ear ossicles: morphometry, and taxonomic implications. *Journal of Human Evolution*, Volumen 10, pp. 199-205.
- Arensburg, B. y otros, 1990. A reappraisal of the anatomical basis for speech in Middle Palaeolithic hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, Volumen 83, pp. 137-146.
- Arensburg, B. y otros, 1989. A middle Paleolithic human hyoid bone. *Nature*, pp. 758-760.
- Barbeito-Andrés, J., Sardi, M. & Pucciarelli, H., 2012. Matrices funcionales e integración morfológica. Un estudio ontogénico de la bóveda y el maxilar. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 14(1), pp. 79-87.
- Bastir, M., Rosas, A., Lieberman, D. & Higgins, P., 2008. Middle cranial fossa anatomy and the origin of Modern Humans. *The anatomical record*, Volumen 291, pp. 130-140.
- Beaudet, A., 2017. The emergence of language in the hominin lineage: perspectives from fossil endocast. *Frontiers in human neuroscience*, Volumen 11, pp. 1-4.
- Behar, I., Cronholm, J. & Loeb, M., 1995. Auditory sensitivity of the Rhesus monkey. *Journal of comparative and physiological psychology*, 59(3), pp. 426-428.
- Benítez Burraco, A., 2009. La evolución del lenguaje: algunos parámetros relevantes. *VERBA*, Volumen 36, pp. 155-194.
- Benítez, A., 2003. ¿Evidencias fósiles del origen del lenguaje?. *Revista Interlingüística*, Volumen 14, pp. 129-140.
- Benítez, A., 2006. Caracterización neuroatómica y neurofisiológica del lenguaje humano. *Revista española de lingüística*, 35(2), pp. 461-494.

- Berko Gleason, J., 2010. El desarrollo del lenguaje, una revisión y una vista preliminar. En: *El desarrollo del lenguaje*. s.l.:s.n.
- Berovides, V., 2008. Lenguaje simbólico. En: *¿Qué nos hace ser humanos?*. La Habana: Científico-Técnica.
- Bickerton, D., 1990. La paradoja de la continuidad. En: *Lenguaje y especies*. Madrid: Alianza Universidad, pp. 23-43.
- Boë, L.-J., Heim, J.-L., Honda, K. & Maeda, S., 2002. The potential Neandertal vowel space was as large as that of modern humans. *Journal of Phonetics*, Issue 30, pp. 465-484.
- Bromage, T., 1992. The ontogeny of Pan troglodytes craniofacial architectural relationship and implicatons for early hominids. *Journal of human evolution*, 23(3), pp. 235-251.
- Brown, C. & Wasar, P., 1984. Hearing and communication in blue monkeys (*cercopithecus mitis*). *Animal Behaviour*, Volumen 32, pp. 66-75.
- Bruner, E., 2010. The evolution of the Parietal cortical areas in the human genus: between structure and cognition. En: D. Broadfield, M. Yuan, K. Schick & N. Toth, edits. *The human brain evolving: paleoneurological studies in honor of Ralph L. Holloway*. Indiana: Stone Age Institute Publication Series, pp. 83-96.
- Bruner, E., 2012. La evolución cerebral de los homínidos. *Investigación y ciencia*, febrero. pp. 68-76.
- Burdukiewicz, J. M., 2014. The origin of symbolic behavior of Middle Palaeolithic humans: Recent controversies. *QuateraryInternational*, pp. 398-405.
- Buxó Rey, M. J., 1991. Características generales del comportamiento cognitivo-lingüístico de la mujer. En: *Antropología de la mujer: cognición, lengua e ideología cultural*. Madrid: Anthropos, pp. 13-63.
- Cakir, S. & Noyan, O. F., 2002. Middle eastern origin model for Homo sapienes (Moderns & Neanderthales), language and modern behaviour. *International journal of anthropology*, 17(2), pp. 201-208.
- Camargo-Prada, D., Oloya Gamboa, E. & Torres Murillo, E., 2017. Teoría del crecimiento craneofacial: una revisión de literatura. *UstaSalud*, pp. 78-88.
- Campbell, N., 1978. Multivariate analysis in biological anthropology: some further considerations. *Journal of Human Evolution*, Volumen 7, pp. 197-203.
- Campillo-Valero, D. & Garcia-Guixé, E., 2005. Origen y evolución del lenguaje. *Revista de neurología*, Volumen 41, pp. 5-10.
- Caponi, G., 2007. The return of ontogeny: conflicting ideasl of natural order in recent evolutiionary biology. *Scitiae studia*, 5(1), pp. 9-34.
- Carlson, B., 2014. *Human embryology and developmental biology*. Quinta ed. s.l.:SAUNDERS.

- Caro, J. & San Martí, J., 2006. Anatomía y fisiología del oído. *Pontificia Universidad Católica de Chile*, pp. 1-23.
- Carricondo, F. J., 2000. *El receptor auditivo de la rata adulta y en desarrollo. Estudio electrofisiológico de lesiones neurotóxicas y ototóxicas (Tesis doctoral)*, Madrid: s.n.
- Castillo-Cerón, J. M. & Goyenechea, I., 2007. Conceptos básicos en sistemática filogenética: los deuterostomados como ejemplo. En: *La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*. CDMX: Amalgama Arte Editorial, pp. 145-158.
- Castro, L. & Toro, M., 2002. La evolución del lenguaje. *Diálogos filosóficos*, Issue 53, pp. 275-290.
- Cerda-Molina, A. L., Mondragón-Ceballos, R. & Díaz-Sánchez, V., 2000. Comunicación química en primates. *Salud mental*, diciembre, 23(6), pp. 25-32.
- Chance, M. & Mead, A., 1953. Social behavior and primate evolution. *Symposia of the society for experimental biology evolution*, Volumen 7, pp. 395-439.
- Chávez-Barba, Ó. y otros, 2011. Anatomía de los nervios craneales con resonancia magnética de 3.0 Tesla: una revisión práctica para clínicos. *Gaceta Médica de México*, Volumen 147, pp. 526-537.
- Chávez, L., 2012. *Determinación de dimorfismo sexual a partir de los huesos del oído: estudio en un cementerio contemporáneo de la comunidad Venustiano Carranza (San Pedro), Zimapán, Hidalgo (1910-2009) (Tesis licenciatura)*, Ciudad de México: s.n.
- Cheverud, J., Rutledge, J. & Atchley, W., 1983. Quantitative genetics of development: genetic correlations among age-specific trait values and the evolution of ontogeny. *Evolution*, 37(5), pp. 895-905.
- Cignoni, P. y otros, 2008. MeshLab: an open-source mesh processing tool. En: *Eurographics Italian Chapter Conference*. s.l.:Scarano, V.; De Chiara, R.; Erra, U., pp. 129-136.
- Coleman, M. & Ross, C., 2004. Primate auditory diversity and its influence on hearing performance. *The anatomical record part A*, Volumen 281, pp. 1123-1137.
- Contreras, I., 2016. Neotenia y epigenética: la generación Z en la universidad. *Boletín del Centro de Investigación de la Creatividad UCAL*, Issue 1, pp. 3-8.
- Cordón, F., 1981. Tercer episodio de la transformación de un mono en el hombre: el proceso de origen del primer hombre con el surgimiento de la palabra. En: *La naturaleza del hombre a la luz de su origen biológico*. Barcelona: Anthropos, pp. 89-127.
- Corruccini, R., 1973. Size and shape in similarity coefficients based on metric characters. *Amercal Journal of Physical Anthropology*, Volumen 38, pp. 743-754.
- D'Anastasio, R. W. S. T. C. M. L. C. D. D. y otros, 2013. Micro-Biomechanics of the Kebara 2 Hyoid and its implications for speech in Neanderthals. *PLoS ONE*, 8(12), pp. 1-7.

- De Juan Beltrán, J., Virós Porcuna, B. & Orús Dotú, C., 2015. Bases anatómicas del oído y el hueso temporal. En: *Libro virtual de formación en otorrinolaringología*. Barcelona: SEORL, pp. 1-27.
- Del Rio Lugo, N. A., 1989. *El desarrollo del lenguaje en la interacción social (Tesis de Maestría)*, Distrito Federal: s.n.
- Digwall, W. O., 1977. The evolution of human communication system.. En: H. Whitaker & H. Whitaker, edits. *Studies in neurolinguistic*. New York: Academic Press, pp. 1-96.
- Dixon, A., Hoyte, D. & Olli, R., 2017. *Fundamentals of Craniofacial Growth*. s.l.:CRC Press.
- Dominy, N., Ross, C. & Smith, T., 2004. Evolution of the special senses in primates: past, present, and future. *The anatomical record*, Issue 281, pp. 1078-1082.
- Donald Harris, J., 1943. The auditory acuity of pre-adolescent monkeys. *Communication No. 55 from the Laboratory of Physical Psychology*, pp. 255-265.
- Dressino, V. & Lamas, S., 2003. Teoría craneana funcional de Cornelis Jakob Van der Klaauw: una teoría sobre adaptación morfológica.. *Episteme*, Issue 16, pp. 99-110.
- Dunn, M. & Zion, C., 1978. *Anatomía dental y de cabeza y cuello*. Distrito Federal: Interamericana.
- Elder, J., 1934. Auditory acuity of the chimpanzee. *School of Yale University*, pp. 157-183.
- Elder, J., 1935. The upper limit of hearing in chimpanzee. *American Physiological Society*, pp. 109-115.
- Enrique, S., Vega, R., Chavéz, H. & Ortega, A., 2003. *Fisiología de la audición: la cóclea*. [En línea] Available at: <http://www.fisio.buap.mx/online/-COCLEA%202003%20Formateado%20b.htm>
- Fant, G., 1960. General Theory. En: *Acoustic theory of speech production*. Mouton: The Hague, pp. 15-26.
- Fitch, T., de Boer, B., Mathur, N. & Ghazanfar, A., 2016. Monkey vocal tracts are speech-ready. *Science advance*, Volumen 2, pp. 1-7.
- Flores, A. S., 2017. *Evaluación cefalométrica de la longitud e inclinación de la base craneal anterior en pacientes con diferente relación esquelética (Tesis de licenciatura)*, Lima: s.n.
- Galdikas, B., 1983. The orangutan long call and snag crashing at Tanjung Puting Reserve. *Primates*, 24(3), pp. 371-384.
- Gallese, V., 2016. Neoteny and social cognition: a neuroscientific perspective on embodiment. En: Durt, Fuchs & Tewes, edits. *Embodiment, enaction and culture*. s.l.:MIT Press, pp. 1-30.
- García Pastor, C. C., 2018. *Postura craneocervicomandibular en pacientes respiradores bucales y respiradores nasales (Tesis de especialidad)*, Lima: s.n.

- Gil -Carcedo, E. y otros, 2002. Modelo computarizado 3-D para el estudio de la biomecánica del oído medio con el método de los elementos finitos (MEF). *Acta de Otorrinolaringología Española*, pp. 527-537.
- Gil-Carcedo, E., Ortega, C., Vallejo, L. A. & Gil-Carcedo, L. M., 2002. ¿Por qué oímos los sonidos? Fisiología de la audición. *Seminario médico*, 54(2), pp. 73-88.
- Gil-Carcedo, L., 2011. *Otología*. Tercera ed. Madrid: Paramericana.
- Gil-Loyzaga, P. & Pujol, R., 2005. Fisiología del receptor y la vía auditiva. En: *Fisiología humana*. s.l.:McGraw-Hill, pp. 217-228.
- González, A. y otros, 2008. The arrival of humans on the Yucatan Peninsula: evidence from submerged caves in the state of Quintana Roo, Mexico. *Current research in the pleistocene*, Volumen 25, pp. 1-23.
- González, A. y otros, 2013. The first Human settlers on the Yucatan Peninsula: evidence from drowned cave in the state of Quintana Roo. *Paleoamerican odyssey*, Volumen 1, pp. 323-337.
- Groves, C., 2016. Primates (Taxonomy). En: M. Bezanon, E. MacKinnon, C. Riley & K. Campbell, eds. *Encyclopedia of primatology*. Sydney: John Wiley & Sons,, pp. 1-9.
- Hallgrímsson, B., Willmore, K., Dorval, C. & Cooper, D., 2004. Craniofacial variability and modularity in macaques and mice. *Journal of experimental zoology*, pp. 207-225.
- Hauser, M., 1998. Functional referents and acoustic similarity: field playback experiments with rhesus monkeys. *Animal behavior*, Volumen 55, pp. 1647-1658.
- Heffner, H. & Masterton, B., 1970. Hearing in primitive primates: slow loris (*nycticebus coucang*) and potto (*perodicticus potto*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71(2), pp. 175-182.
- Heffner, H., Ravizza, R. & Masterton, B., 1969. Hearing in primitive mammals, IV: Bushbaby. *The Journal of Auditory Research*, pp. 19-23.
- Heffner, R., 2004. Primates hearing from a mammalian perspective. *The anatomical record part A*, Volumen 281, pp. 1111-1122.
- Heffner, R. & Heffner, H., 1990. Vestigial hearing in a fossorial mammal, the pocket gopher (*Geomys bursarius*). *Hearing research*, 46(3), pp. 239-252.
- Heffner, R., Koay, G. & Heffner, H., 2001. Audiograms of five species of rodents: implications for the evolution of hearing and the perception of pitch. *Hearing research*, Volumen 157, pp. 138-152.
- Hemilä, S., Nummela, S. & Reuter, T., 1995. What middle ear parameters tell about impedance matching and high. *Hearing research*, Volumen 85, pp. 31-44.
- Heron, I., 1923. Measurements and observations upon the human auditory ossicles. *American Journal of Physical Anthropology*, 6(1), pp. 11-26.

- Hofer, M., 2007. Anatomía torácica. En: *Radiología del tórax: atlas de aprendizaje sistemático*. España: Panamericana, pp. 7-22.
- Holloway, R., 2010. Human brain endocast, Taung, and the LB1 hobbit brain. En: B. Douglas, M. Yuan, K. Schick & N. Toth, eds. *The human brain evolving: paleoneurological studies in Honor of Ralph L. Holloway*. s.l.:Stone Age Institute, pp. 53-58.
- Holloway, R., Sherwood, C., Hof, P. & Rilling, J., 2009. Evolution of the Brain, in Humans: paleoneurology. En: H. N. W. U. Binder M.D., ed. *Encyclopedia of Neuroscience*. Berlin: Springer, pp. 1326-1338.
- Homma, K., Du, Y., Shimizu, Y. & Puria, S., 2009. Ossicular resonance modes of the human middle ear for bone and air conduction. *Acoustical Society of America*, pp. 968-979.
- Huang, G., Rosowski, J., Flandermeyer, D. & Lynch, T., 1997. The middle ear of lion: comparison of structure and function to domestic cat. *Journal of Acoustical Society of America*, 101(3), pp. 1532-1549.
- Huang, G., Rosowski, J., Ravicz, M. & Peake, W., 2002. Mammalian ear specializations in arid habitats: structural and functional evidence from sand cat (*Felis margarita*). *Journal of Comparative Physiology*, Volumen 188, pp. 663-681.
- Humphrey, N., 1976. The social function of intellect. En: Bateson & Hinde, eds. *Growing points in ethology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 303-3017.
- Igoa, J. M., 2010. Lenguaje humano y comunicación animal. En: R. Pellón, ed. *Cognición comparada*. Madrid: UNED, pp. 1-39.
- Infante Contreras, C., 2009. *Fundamentos para la evaluación del crecimiento, desarrollo y función craneofacial*. Bogota: Universidad Nacional de Colombia.
- Instituto Nacional de Bioingeniería e Imágenes Biomédicas, 2013. *NIH*. [En línea] Available at: <https://www.nibib.nih.gov/espanol/temas-cientificos/tomograf%C3%ADa-computarizada-tc> [Último acceso: 2019].
- Jackson, L., Heffner, R. & Henry, H., 1999. Free-field audiogram of the Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Acoustical Society of America*, 106(5), pp. 3017-3023.
- Jeffery, N. & Spoor, F., 2002. Brain size and the human cranial base: a prenatal perspective. *American journal of physical anthropology*, Volumen 118, pp. 324-340.
- Jeffrey, N., 2005. Cranial base angulation and growth of the human fetal pharynx. *The anatomical record part A*, Volumen 284, pp. 491-499.
- Katsuta, T., Rhoton, A. & Matsushima, T., 1997. The jugular foamen: microsurgical anatomy and operative approaches. *Neurosurgery*, 41(1), pp. 149-202.
- Klingenberg, C. P., 2008. Morphological Integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Issue 39, pp. 115-132.

- Kojima, S., 1990. Comparison of auditory functions in the chimpanzee and human. *Folia Primatol*, pp. 62-71.
- Kumin, L., 2017. El habla de los niños con síndrome de Down. *Revista Virtual Síndrome de Down*, Issue 195.
- Lagunas, Z., 2000. *Manual de osteología antropológica*. Primera ed. D.F.: INAH.
- Laitman, J., 1985. El origen del lenguaje articulado. *Mudo Científico*, 6(6), pp. 1182-1191.
- Lashley, K. S., 1951. The problem of serial order in behavior. En: L. A. Jeffress, ed. *Cerebral mechanisms in behavior*. New York: Wiley, pp. 112-147.
- Lieberman, D. E., 2011. *The evolution of the human head*. London: Berknap Harvard.
- Lieberman, D., McBratney, B. & Krovitz, G., 2002. The evolution and development of cranial form in Homo sapiens. *PNAS*, 99(3), pp. 1134-1139.
- Lieberman, D. & McCarthy, R., 1998. The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzee and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *Journal of Human Evolution*, pp. 487-517.
- Lieberman, P., 1991. *Uniquely human. The evolution of speech, thought, and selfless behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lieberman, P., 2007. The evolution of human speech its anatomical and neural bases. *Current Anthropology*, febrero, 48(1), pp. 39-66.
- Lieberman, P. & Crelin, E., 1971. On the speech of Neanderthal man. *Linguistic inquiry*, 2(2), pp. 203-222.
- López, C. y otros, 2009. Valoración de los nervios craneales con resonancia magnética 3 T y tomografía computada multicorte. *Revista Sanid Milit Mex*, 63(6), pp. 259-270.
- Maier, W. & Ruf, I., 2016. Evolution of the mammalian middle ear: a historical review. *Journal of Anatomy*, Issue 228, pp. 270-283.
- Mallo, M. L. y otros, 2010. Estudio del oído con TC Multidetector de 64 canales. *Global outreach radiology*, 74(4), pp. 15-22.
- Manley, G. & Sienknecht, U., 2013. The evolution and development of middle ears in land vertebrates. En: S. P. e. al., ed. *The Middle Ear: Science, Otolaryngology, and Technology*. New York: Springer, pp. 7-30.
- Martínez, F., 2009. Embriología del macizo facial. *Labor dental*, pp. 72-76.
- Martínez, I. & A. J. L., 2009. El origen del lenguaje: la evidencia paleontológica. *MUNIBE Antropología-Arkeología*, Issue 60, pp. 5-16.
- Martínez, I., 2004. Sonidos en el viento. *Ars Medica. Revista de Humanidades*, Issue 2, pp. 299-301.

- Martínez, I. & Arsuaga, J. L., 2009. El origen del lenguaje: la evidencia paleontológica. *MUNIBE Antropología-Arkeología*, Issue 60, pp. 5-16.
- Martínez, I. y otros, 2008. Auditory capacities of human fossils: A new approach to the origin of speech. *The Journal of the Acoustical Society of America*, pp. 4179-4184.
- Martínez, I. y otros, 2004. Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. *PNAS*, 101(27), pp. 9976-9981.
- Martínez, I. y otros, 2013. Communicative capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. *Quaternary International*, pp. 94-101.
- Martín, M., 2006. Aspectos lingüísticos en las vocalizaciones de los primates. *Anuario de Psicología*, 37(1), pp. 121-139.
- Masterton, B., Heffner, H. & Ravizza, R., 1969. The evolution of human hearing. *Journal of the Acoustical Society of America*, Volumen 45, pp. 966-985.
- Mazón, M. y otros, 2016. Radiología del oído externo indicaciones, anatomía normal y procesos patológicos. *Rdiología*, 58(3), pp. 189-198.
- Meg, J., Wang, Y. & Li, C., 2011. Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodont. *Nature*, 14 abril. pp. 181-185.
- Meike, 2002. *Craniofacial Development, Growth and Evolution*. 1st. primera ed. Bressingham: Bateson Publishing.
- Merino, J. & Muñoz-Repiso, L., 2013. La percepción acústica: física de la audición. *Revista de ciencias*, pp. 19-26.
- Meruane, M., Smok, C. & Rojas, M., 2012. Desarrollo de cara y cuello en vertebrados. *International Journal of Morphology*, 30(4), pp. 1373-1388.
- Moggi-Cecchi, J. & Collard, M., 2002. A fossil stapes from Sterkfontein, South Africa, and the hearing capabilities of early hominids. *Journal of Human Evolution*, pp. 259-265.
- Mondragón Ceballos, R., 2002. La inteligencia maquiavélica de los primates y la evolución del cerebro social. *Salud mental*, 25(5), pp. 29-39.
- Mondragón-Ceballos, R., 2002. La inteligencia maquiavélica de los primates y la evolución del cerebro social. *Salud mental*, 25(5), pp. 29-39.
- Moss, M., 1972. Twenty years of functional cranial analysis. *American Journal of Orthodontia*, 61(5), pp. 479-485.
- Moss, M., Bromberg, B., Song, I. & Eisenman, G., 1968. The passive role of nasal septal cartilage in mid-facial growth. *Plastic and Reconstructive Surgery*, 41(6), pp. 536-542.
- Moss, M. & Salentijn, L., 1969. Functional matrices in facial growth. *American Journal of Orthodontics*, 55(6), pp. 566-577.

- Napoli, J., Williamson, T., Shelley, S. & Brussatte, S., 2017. A digital endocranial cast of the early paleocene (Puercan) "Archaic" mammal *Onychodectes tisonensis* (Eutheria: taeniodonta). *Journal mammal evolution*, pp. 1-17.
- Navarro, J., 2011. Neuronas espejo y el aprendizaje en anestecia. *Revista de la Facultad de medicina*, Volumen 59, pp. 339-351.
- Navarro, M., 2003. Adquisición del lenguaje. El principio de la comunicación. *Revista de filología y su didáctica*, Issue 26, pp. 321-347.
- Neux, D., 2016. Morphological integration of the cranium in Homo, Pan, and Hylobates and the evolution of hominoid facial structures: Neaux. *American journal of physical anthropology*, pp. 1-15.
- Neux, D. y otros, 2018. Basicranium and face: assessing the impact of morphological integration on primate evolution. *Journal of human evolution*, Volumen 118, pp. 43-55.
- Nevell, L. & Wood, B., 2008. Cranial base evolution within the hominin clade. *Journal of anatomy*, Volumen 212, pp. 455-468.
- Nummela, S., 1995. Scaling of the mammalian middle ear. *Hearing research*, pp. 18-30.
- Nummela, S., 2017. The Primate Peripheral Auditory System. En: R. Quam, M. Ramsier, R. Fay & A. Popper, edits. *Primates hearing and communication*. Finlandia: Springer, pp. 13-45.
- Ocampo, I., Aguilar, M. & Sánchez, F., 2013. Cambios en la posición de las estructuras esqueléticas del complejo cráneo-cervical posterior a una cirugía ortognática. *Revista odontológica mexicana*, 17(4), pp. 210-220.
- Onchi, Y., 1949. A study of the mechanism of the middle ear. *Journal of the acoustical society of America*, julio, 21(4), pp. 404-410.
- Onchi, Y., 1961. Mechanum of the middle ear. *The journal of the acoustical society of America*, Junio, 33(6), pp. 794-805.
- Otaño, R., Otaño Laffitte, G. & Fernández Ysla, R., 2009. Crecimiento y desarrollo craneo facial. *Ciencias Médicas*, pp. 1-32.
- Pachajoa, H. & Moreno, F., 2015. Células de la cresta neural: evolución, bases embrionarias y desarrollo cráneo-facial. Revisión sistemática de la literatura. *Revista de estomatología*, 23(2), pp. 45-56.
- Packer, D. & Sarmiento, E., 1984. External and middle ear characteristic of primates, wth reference to Tarsier-anthropoid affinities. *American Museu Novitates*, Issue 2787, pp. 1-23.
- Parada, C., 2009. Evolución y desarrollo facial: perspectiva molecular. *Universidad de odontología*, 28(61), pp. 75-85.
- Paredes Duarte, J. & Varo Varo, C., 2007. Lenguaje y cerebro: conexiones entre neurolingüística y psocolingüística. En: *Lingüística clínica y neuropsicología cognitiva*. Valencia: s.n., pp. 108-119.

- Peake, W. & Rosowski, J., 1991. Impedance matching, optimum velocity, and ideal middle ears. *Hearing research*, pp. 1-6.
- Pérez Mantero, J. L., 2003. ¿Qué sabemos del origen del lenguaje?. *Estudios interlingüísticos*, Volumen 1, pp. 103-119.
- Pérez-Jurado, L., 2005. Genética y lenguaje. *Revista de neurología*, 41(1), pp. 47-50.
- Pfefferle, E. & Fischer, J., 2007. Do age and sex related variations reliably reflect body size in non-human primate vocalizations? a review. *Primates*, pp. 253-267.
- Popelca, G. & Hunter, L., 2013. Diagnostic measurements and imaging technologies for the middle ear. En: S. Puria, R. Fay & A. Popper, edits. *The middle ear: science, otosurgery, and technology*. New York: Springer, pp. 211-251.
- Pucciarelli, H., Ramirez, F., Muñe, M. & Sardi, M., 2006. Variation of functional cranial components in six Anthropeida species. *Zoology*, Volumen 109, pp. 231-243.
- Puente Ferreras, A. & Rusell, G., 2006. ¿Somos los únicos que hablamos?. En: *Los orígenes del lenguaje*. Barcelona: Alianza Editorial, pp. 61-91.
- Püschel, T., 2014. Modularidad e integración morfológica en cráneos humanos: un enfoque morfométrico geométrico. *International Journal of Morphology*, 32(1), pp. 299-304.
- Quam, R. y otros, 2013. Early hominin auditory ossicles from South Africa. *PNAS*, 110(22), pp. 8847-8851.
- Quam, R., Martínez, I. & Arsuaga, J. L., 2013. Reassessment of the La Ferrassie 3 Neandertal ossicular chain. *Journal of Human Evolution*, 64(4), pp. 250-262.
- Quam, R. y otros, 2012. Studying audition in fossil hominins: a new approach to the evolution of language?. En: M. Jakson, ed. *Psychology of language*. New York: Nova Science Publisher, pp. 1-37.
- Quam, R., Martínez, I., Rosa, M. & Arsuaga, J. L., 2017. Evolution of hearing and language in fossil Hominins. En: R. Quam, M. Ramsier, R. Fay & A. Popper, edits. *Primates hearing and communication*. s.l.:s.n., pp. 201-231.
- Quam, R. y otros, 2015. Early hominid auditory capacities. *Science Advancement* , pp. 1-12.
- Quam, R., Ramsier, M., Fay, R. & Popper, A., 2017. *Primate hearing and communication*. Switzeland: Springer.
- Quevedo-Peña, M., Hernández-Andara, Zambrano, E. & Domingos, V., 2017. Evaluación de las vías aéreas superiores a través de trazados cefalométricos. *Revista de odontologia da Universidade Cidade de Sao Paulo*, 29(3), pp. 276-288.
- Rauschecker, J. & Scott, S., 2009. Maps and streams in the auditory cortex: nonhuman. *Nature neuroscience*, 12(6), pp. 718-725.

- Ravicz, M., Tao, J. & Rosowski, J., 2014. Sound pressure distribution within natural and artificial human ear canals: forward stimulation. *Journal of acoustical society of America*, Volumen 136, pp. 3132-3146.
- Reed, k., Fleagle, J. & Leakey, R. edits., 2013. *The paleobiology of Australopithecus*. s.l.:Springer.
- Rightmire, G., 1979. Cranial remains of Homo erectus from beds II and IV, Olduvai Gorge, Tanzania. *American Journal of Physical Anthropology*, 51(1), pp. 99-115.
- Riley, E., 2013. Contemporary primatology in anthropology: beyond the epistemological abyss. *American anthropologist*, 115(3), pp. 411-422.
- Riolo, M., Moyers, R., McNamara, J. & Hunter, S., 1974. *An atlas of craniofacial growth: cephalometric standards from the university school growth study*. Michigan: The University of Michigan.
- Rivera Arrizabalaga, Á., 1998. Arqueología del lenguaje en el proceso evolutivo del género Homo. *Espacio, tiempo y forma, serie I, prehistoria y arqueología*, pp. 13-43.
- Rivera, G., 2015. Consideraciones anatómicas y clínicas del nervio hipogloso: revisión de la literatura. *Univ. Méd.*, 56(3), pp. 323-340.
- Rodríguez-García, P., Rodríguez-Pupo, L. & Rodríguez-García, D., 2004. Técnicas clínicas para el examen físico neurológico. Organización general, nervios craneales y nervios raquídeos periféricos. *Revista de neurología*, 39(8), pp. 757-766.
- Romanski, L. & Averbeck, B., 2009. The primate cortical auditory system and neural representation of conspecific vocalizations. *Annual review of neuroscience*, Volumen 32, pp. 315-346.
- Rosowski, J., 1994. Outer and middle ears. En: *Comparative hearing: mammals*. Springer Handbook of auditory research. New York (New York): Springer, pp. 172-247.
- Rosowski, J., 1996. Models of external and middle-ear function. En: H. Hawkins, T. McMullen, A. Popper & R. Fay, edits. *Springer Handbook of Auditory Research*. s.l.:Springer, pp. 15-61.
- Rosowski, J. & Graybeal, A., 1991. What did Morganucodon hear?. *Zoological Journal of the Linnean Society*, Volumen 101, pp. 131-168.
- Rosset, A., Spadola, L. & Ratib, O., 2004. OsiriX: an open-source software for navigating in multidimensional DICOM images. *Journal of digital imaging*, Volumen 17, pp. 205-216.
- Rossi, M. & Labella, T., 2014. Audición y lenguaje. El niño sordo. En: *Libro virtual de formación en otorrinolaringología*. Madrid: SEORL PCF.
- Ruiz, A., Canseco, J. & Cuairán, V., 2011. Relación entre la deflexión de la base del cráneo y la clase ósea. *Revista Odontológica Mexicana*, 15(4), pp. 214-218.
- Rumbaugh, D., Savage-Rumbaugh, S., King, J. & Tagliabue, J., 2010. The Foundations of. En: *The human brain evolving: Paleoneurological Studies in Honor of Ralph L. Holloway*. s.l.:Stone Age Institute, pp. 284-292.

- Sánchez, E., Pérez, J. & Gil-Carcedo, E., 2015. Fisiología auditiva. En: *Libro virtual de formación en otorrinolaringología*. Madrid: SEORL, pp. 1-17.
- Sardi, M., 2017. El método craneofuncional. En: *De como cruzar fronteras en la ciencia. Homenaje a Héctor M. Pucciarelli*. Primera ed. San Carlos Briloché: CONICET, pp. 125-141.
- Schneider, C., Rasband, W. & Eliceiri, K., 2012. NIH image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, Volumen 9, pp. 671-675.
- Semenoff, W. & Young, F., 1964. Comparison of the auditory acuity of man and monkey. *Journal of comparative and physiological psychology*, 57(1), pp. 89-93.
- Siguan, M., 1996. Simios parlantes. Otra perspectiva. *Anuario de Psicología*, pp. 25-38.
- Siori, M. S. & Masali, M., 1983. Multivariate analysis of the ear bones of primates in taxonomic and evolutionary surveys. *Journal of Human Evolution*, Volumen 12, pp. 563-571.
- Siori, M. S. & Masali, M., 1995. Morphometrics of human auditory ossicles from Antinoe Necropolis (Egypt). *International Journal of Anthropology*, 10(1), pp. 29-36.
- Sommers, M., Moody, D., Prosen, C. & Stebbins, W., 1992. Formant frequency discrimination by Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Journal Acoustical Society of America*, 91(6), pp. 3499-3510.
- Soto, E., Vega, R., Chavéz, H. & Ortega, A., 2003. *Fisiología de la audición: la cóclea..* [En línea] Available at: <http://www.fisio.buap.mx/online/-COCLEA%202003%20Formateado%20b.htm>
- Sour Tovar, F. & Quiroz Barroso, S. A., 2010. Registro fósil y evolución de homínidos. *Ciencias*, Issue 97, pp. 58-71.
- Spoor, F., 1997. Basicranial architecture and relative brain size of Sts 5 (*Australopithecus africanus*) and other Plio-Pleistocene hominids. *South African journal of science*, Volumen 93, pp. 182-186.
- Stalling, D., Westerhoff, M. & Hege, H.-C., 2005. Amira: a highly interactive System for visual data analysis. En: C. Hansen & C. Johnson, edits. *The visualization handbook*. s.l.:Elsevier, pp. 749-767.
- Stebbins, W., 1973. Hearing of Old World Monkeys 8. *American Journal of Physical Anthropology*, Volumen 38, pp. 357-364.
- Stepp, C. & Voss, S., 2005. Acoustic of the human middle-ear air space. *Acoustical Society of America*, pp. 861-871.
- Stokstand, E., 2003. Peering into ancient ears. *Science*, Volumen 302, pp. 770-771.
- Strait, D. & Grine, F., 2004. Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa. *Journal of human evolution*, Volumen 47, pp. 399-452.

- Stuhlman, O. J., 1937. The Nonlinear Transmission Characteristics of the Auditory Ossicles. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 9(119), pp. 119-128.
- Suárez, S., 2003. *Imagenología en ortopedia cráneo-facial (tesina)*, Distrito Federal: s.n.
- Swadesh, M., 1966. Origen y evolución del lenguaje humano. En: *El lenguaje y la vida humana*. México: FCE, pp. 9-54.
- Swartz, J., 1983. High-Resolution computed tomography of the middle ear and mastoid. *Radiology*, Issue 148, pp. 449-454.
- Tobias, P., 2003. Orígenes evolutivos de la lengua hablada. En: R. Gutiérrez Lombardo, J. Martínez Contreras & J. L. Vera Cortés, eds. *Naturaleza y Diversidad Humana. Estudios evolucionistas*. D.F.: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano, pp. 285-307.
- Trivers, R., 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly review of biology*, Volumen 46, pp. 35-57.
- Vallejo, L. Á. y otros, 2007. Del oído medio de las aves (*Struthio camelus*). Datos para la fisiología de la transmisión en sistemas de un único osículo en la cadena. *Acta Otorrinolaringol Esp.*, 58(6), pp. 246-251.
- Van der Klaauw, C., 1945. Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. *Arch. Neerlan Zool.*, Volumen 8.
- Vázquez Nolasco, M. J., 2016. *Anatomía del sistema nervioso*. [En línea] Available at: <https://sites.google.com/site/anatomiadelsn/huesos-del-craneo> [Último acceso: Noviembre 2020].
- Velasco, M. & Honorio, M., 2020. *Hablar y pensar, tareas culturales. Temas de antropología lingüística y antropología cognitiva*. Primera ed. España: UNED.
- Voss, S., Rosowski, J., Merchant, S. & Peake, W., 2000. Acoustic response of the human middle ear. *Hearing research*, Issue 150, pp. 43-69.
- Wagner, G., 1984. On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion: evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of mathematical biology*, Issue 21, pp. 77-95.
- Wagner, G., 1990. A comparative study of morphological integration in *Apis mellifera* (Insecta, Hymenoptera). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch*, Issue 28, pp. 48-61.
- Weber, G. & Bookstein, F., 2011. *Virtual anthropology: a new interdisciplinary field of science*. s.l.:Springer.
- White, T., Black, M. & Folkens, P., 2012. *Human osteology*. s.l.:Elsevier.
- White, T., Johanson, D. & Kimbel, W., 1983. *Australopithecus africanus*. *New interpretations of Ape and Human ancestry*, 8(29), pp. 721-780.

Modularidad craneal, relación entre el cráneo y el oído: un acercamiento al origen del lenguaje
López- Balderas, S.

Wilkins, W. & Wakefield, J., 1995. Brain evolution and neurolinguistic preconditions. *Behavioral and brain sciences*, 18(1), pp. 161-226.

Wysocki, J., 2002. Morphology of the temporal canal ad postglenoid foramen with reference to the size of the jugular foramen in man and selected species of animals. *Folia Morphology*, 61(4), pp. 199-208.

9. ANEXOS

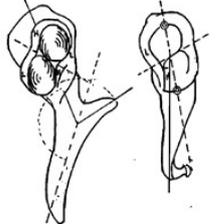
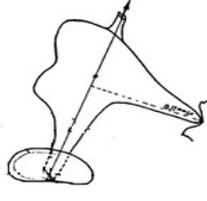
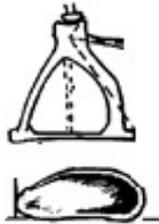
Anexo I: Características de la muestra de TAC

Sujeto	FOV	Resolución	Grosor	Intervalo	Cortes	Kernell (FC)	C. axial	C. sagital	C. coronal
Mari	256.25	500*500	1	0.5	463	21	322	270	236
Pendensa	256.25	500*500	0.5	0.5	273	21	264	264	190
Apple	197.81	386*386	1	0.5	535	30	177	270	302
Akira	285	556*556	0.5	0.2	811	21	349	278	338
5376	149.76	292*292	1	0.2	1100	31	800	283	323
Tonny	210	410*410	1	0.5	427	21	98	112	115
Sakura	256.25	500*500	1	0.5	533	21	85/176	288	288
Oki	320	625*625	0.5	0.3	768	30	328	256	315
Bindungll	300	586*586	2	0.3	1001	21	345	264	190
7219	195.937	382*382	1	0.5	533	31	349	277	262
Willie	390	761*761	2	0.5	545	31	286	261	285
Satsuki	206.25	402*402	0.5	0.3	444	81	386	241	257
10446	163.12	318*318	1	1	251	30	223	120	199
Doudou	379.68	741*741	3	1.5	192	30	134	251	254
Baran	320	625*625	0.5	0.3	1443	21	289	193	196
3027	125.85	245*245	0.5	0.2	332	81	358	244	240
1478	118.12	230*230	0.5	0.2	325	81	366	249	236
2205	132.18	258*258	0.5	0.2	347	81	354	255	277
2200	125.15	244*244	0.5	0.2	408	81	373	245	230
1715	127.96	250*250	0.5	0.2	680	21	485	255	213
1682	132.18	258*258	0.5	0.2	396	81	380	263	232
Sts 5	200	512*512	1	-	130		198	161	138
Sts71	-	512*512	1	-	138	-	-	-	-
OH9	239	512*512	1	-	130	-	-	-	-
Steinheim	-	512*512	1	-	197	-	-	-	-
LH18	-	512*512	1	-	134	-	-	-	-
Mladec1	-	512*512	1	-	224	-	-	-	-
Peñon	-	500*500	1	0.5	350	-	320	274	342
Santa María f	-	500*500	1	0.5	380	-	322	293	296
Cueva Texcal f	-	500*500	1	0.5	385	-	276	209	329
Las Palmas	-	500*500	1	0.5	300	-	264	277	165
Texcoco	-	500*500	1	0.5	350	-	342	267	330
Santa María m	-	500*500	1	0.5	380	-	272	281	307

Modularidad craneal, relación entre el cráneo y el oído: un acercamiento al origen del lenguaje
 López- Balderas, S.

Cueva Texcal m	-	500*500	1	0.5	300	-	315	288	298
Metro Balderas	-	500*500	1	0.5	380	-	353	236	324
Tepexpan	-	500*500	1	0.5	280	-	238	186	204
Mar	-	500*500	1	0.5	378	-	312	278	289

Anexo II: Medidas promedio de los huesos de la cadena osicular en H. sapiens

	Longitud total	Diámetro mediolateral	Diámetro anteroposterior	Long. proceso lateral/rama posterior	Long. manubrio / rama anterior	Peso total
	8.16 mm 7.50 mm	2.52 mm 2.27 mm (cabeza)	1.87 mm (cabeza)	0.63. mm	4.6 mm 4.42 mm	23.4 mg
	6 mm 5.78 mm (de punta a punta de cada rama)	2.02 mm	3.7 mm	5.2	4.7	26.4 mg
	3.4 mm 3.35 mm (cabeza a base)	2.3 mm (de rama a rama)	2.9 mm (base) 2.75 mm	-	-	-