


**Programa de Doctorado en Evolución Humana, Paleoecología
del Cuaternario y Técnicas Geofísicas Aplicadas en la
Investigación.**



**ESTUDIO COMPARATIVO DE LAS CAVIDADES DEL OÍDO
EXTERNO, MEDIO E INTERNO Y ESTABLECIMIENTO DE LA
POTENCIA SONORA EN HOMÍNIDOS**

**Tesis Doctoral presentada por:
MERCEDES CONDE VALVERDE**

Directores:

Dr. Ignacio Martínez Mendizábal
Departamento de Ciencias de la Vida
Facultad de Ciencias
Universidad de Alcalá

Dr. Rolf M. Quam
Department of Anthropology
Binghamton University (SUNY)



**Programa de Doctorado en Evolución Humana, Paleoecología
del Cuaternario y Técnicas Geofísicas Aplicadas en la
Investigación.**

**ESTUDIO COMPARATIVO DE LAS CAVIDADES DEL OÍDO
EXTERNO, MEDIO E INTERNO Y ESTABLECIMIENTO DE LA
POTENCIA SONORA EN HOMÍNIDOS.**

Tesis Doctoral presentada por:

MERCEDES CONDE VALVERDE

Directores:

Dr. Ignacio Martínez Mendizábal
Departamento de Ciencias de la Vida
Facultad de Ciencias
Universidad de Alcalá

Dr. Rolf M. Quam
Department of Anthropology
Binghamton University (SUNY)

Alcalá de Henares 2020



Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores Ignacio Martínez y Rolf Quam por su confianza, su apoyo constante y por todo lo que me han enseñado. A lo largo de estos años se han convertido en amigos entrañables y en unos auténticos socios.

Sin la gran generosidad de Manuel Rosa esta tesis no sería la misma. Muchas gracias por todo ese tiempo calculando y recalculando potencias sonoras y anchos de bandas y, muy especialmente, por el cariño y el apoyo constante.

Juan Luis Arsuaga me ha honrado con su confianza desde el principio, tanto por encomendarme el estudio de los oídos de los fósiles de la Sima de los Huesos y el del ejemplar Aroeira 3, como por su apoyo constante, especialmente en los momentos más difíciles.

Elena Santos se ha convertido en una amiga y compañera muy querida a lo largo de este tiempo. Le debo muchas horas de ayuda con el software y en la edición de esta tesis. Su cariño es impagable.

Carlos Lorenzo ha estado ahí cuando le he necesitado, me ha enseñado algunos buenos trucos del oficio y, sobre todo, siempre me ha ofrecido su cariño y alegría.

Alex Vélez ha sido y es un excelente compañero, tanto en Binghamton como en Alcalá. Sé que puedo contar siempre con su ayuda y amistad sincera.

Todo es mucho más fácil cuando se tiene la suerte de trabajar en un ambiente y con unos compañeros como los del Departamento de Ciencias de la Vida de la Universidad de Alcalá. Soy muy afortunada de contar con la amistad de Mujer Cielo (Ángeles Sánchez) y de Mujer Trueno (Luisa Díaz), sin ellas todo sería mucho más triste y aburrido.

Ana Gracia siempre me ha brindado su cariño y conocimiento. Muchas gracias, Ana, por esos cigarrones llenos de buen rollo.

Quiero agradecer especialmente al Equipo de la Sima de los Huesos su extraordinario trabajo a lo largo de más de 35 años, gracias al cual he tenido el privilegio de estudiar los fósiles que ellos y ellas han encontrado. Espero que esta tesis esté a su altura.

También quiero expresar mi agradecimiento al Equipo de Excavación de Aroeira, sin cuyo excelente trabajo no habría tenido la fortuna de estudiar el fósil Aroeira 3.

La colaboración de Carol Martínez y Julio Marchamalo ha resultado de gran importancia para la elaboración de dos de los artículos de esta tesis. ¡Muchas gracias, chicos!

Todo mi cariño para la “banda” del Carlos III por hacerme sentir siempre parte del equipo. Juan Luis, Elena, Maicu, Mila, Ana, Nohe, Adri, Jaime, Marian, Nuria, muchas gracias por todo.

Y también todo mi cariño para la pandilla de Burgos: Rebeca, Laura y José Miguel. Muchas gracias Carre por no dejarme sola en el proceloso mar de las burocracias.

Sin la complicidad y la generosidad de Juan Abarca todo habría sido más difícil. Muchas gracias, Juan, por compartir nuestro sueño.

La Fundación Atapuerca ha estado a mi lado cuando más lo necesitaba. Muchas gracias a tod@s.

Muchas gracias a Marina Campuzano (Hada Marina), Maite del Val y Jesús López-Linares por vuestra impagable ayuda y cariño.

He tenido la suerte de formar parte del Equipo del Río durante ocho estupendos años llenos de amistad y de paleontología. Muchas gracias a tod@s y especialmente a ti, Gloria.

No sé qué hubiera hecho en los momentos difíciles sin vuestro cariño y apoyo mis queridos Antroporandos: Noemí, Felipe, Rocio y Antonio.

Raúl, Raquel, Mario, Vero, Sandra, Gema, Carlos, Kike y Cristina, muchas gracias por estar siempre ahí, aunque yo a veces no lo esté.

Quiero agradecer al Departamento de Colecciones de la Estación Biológica de Doñana en Sevilla por permitirme acceder a sus colecciones y escanear los ejemplares de gorilas de esta tesis. También estoy en deuda con el personal del Departamento de Antropología de la Universidad de Binghamton por acogerme durante mi estancia predoctoral.

A José Ignacio y a Vanesa por regalarme a Sergio.

A mis abuelos, por animarme siempre a hacer lo que me gustaba.

He dejado para el final a mi querida tribu: Blanca, Manuel, Irene y Marina. Ya sabéis que soy de Valladolid y también que soy Conde, pero un día es un día: sois lo mejor que me ha pasado en la vida. Muchísimas gracias por todo, todo, todo...

PD. ¡Ah, sí! Y también a Cloe, al Hijo del Mal y a Tapón.

Índice	
Resumen	1
Abstract	3
1. Introducción	6
1.1. Estudio del oído interno (laberinto y cóclea):	12
1.1.1 Estudio comparativo del oído interno del fósil Aroeira 3.	12
1.1.2. Estudio comparativo las cócleas de la Sima de los Huesos.	12
1.2. Estudio del oído externo y medio (anatomía comparada y patrones auditivos):	13
1.2.1. Revisión de la patología auditiva del Cráneo 4 de la Sima de los Huesos..	13
1.2.2. Estudio comparado de la anatomía del oído externo y medio (OEM) en la	
subfamilia Homininae.....	14
1.2.3. Estudio comparado de las capacidades auditivas en la subfamilia	
Homininae y su relación con la evolución del OEM.....	15
2. Artículos publicados.....	19
2.1. Primer artículo.....	19
2.2. Segundo artículo.....	33
2.3. Tercer artículo.....	50
3. Material y Métodos.....	63
3.1. Material	63
3.2. Métodos	66
3.2.1. Escaneado de tomografía computarizada y reconstrucción 3D.....	66
3.2.2. Medidas	68
3.2.3. Alometría acústica	72
3.2.4. Transmisión de la potencia sonora y establecimiento del ancho de banda	
ocupado.....	74
3.2.5. Pruebas y análisis estadísticos	75
4. Resultados.....	78
4.1. Análisis univariante	78
4.1.1. Longitud del conducto auditivo externo (LEAC _C).....	79
4.1.2. Área de la sección del conducto auditivo externo (AEAC).....	81

4.1.3. Área de la membrana timpánica (ATM).....	82
4.1.4. Ángulo entre el conducto auditivo externo y el tímpano (ANCAET).....	84
4.1.5. Longitud del eje de la cavidad timpánica (LECT)	86
4.1.6. Ángulo del eje de la cavidad timpánica y el plano del tímpano (ANET)	88
4.1.7. Ángulo del eje de la cavidad timpánica y el plano de la ventana oval (ANEVO).....	89
4.1.8. Área de la ventana oval (AVO).....	91
4.1.9. Volumen de la cavidad timpánica (VMEC)	93
4.1.10. Volumen del antro mastoideo (VAD)	95
4.1.11. Longitud del antro mastoideo (LAD).....	96
4.1.12. Radio de entrada del antro mastoideo (RAD _E)	98
4.1.13. Radio de salida del antro mastoideo (RAD _S).....	99
4.1.14. Volumen de las celdas mastoideas (VMA)	101
4.2. Análisis de componentes principales.....	103
4.3. Transmisión de la Potencia Sonora	108
4.4. Longitud del ancho de banda ocupado (LABO)	114
5. Discusión	120
5.1. Análisis de alometría de las estructuras del oído externo y medio (OEM)	120
5.1.1. Tamaño general del oído externo y medio	120
5.1.1.1. Tamaño relativo del oído externo	122
5.1.1.2. Tamaño relativo de la cavidad timpánica.....	124
5.1.1.3. Tamaño relativo del antro mastoideo.....	126
5.1.2. Análisis de alometría en las variables del oído externo	129
5.1.2.1. Longitud relativa del conducto auditivo externo	130
5.1.2.2. Tamaño relativo del radio del área de la sección del conducto auditivo externo.....	131
5.1.2.3. Tamaño relativo del radio del área de la membrana timpánica.....	133
5.1.3. Análisis de alometría en las variables de la cavidad timpánica	135
5.1.3.1. Longitud relativa del eje de la cavidad timpánica.....	135
5.1.3.2. Tamaño relativo del radio del área de la ventana oval.....	137

5.1.3.3. Tamaño relativo del radio del volumen de la cavidad timpánica	138
5.1.4. Análisis de alometría en las variables del antro mastoideo	140
5.1.4.1. Longitud relativa del antro mastoideo	140
5.1.4.2. Tamaño relativo del radio de entrada del antro mastoideo	141
5.1.4.3. Tamaño relativo del radio de salida del antro mastoideo	142
5.1.4. Patrones evolutivos del oído externo y medio: integración y modularidad.	145
5.2. Longitud del ancho de banda ocupado (LABO)	146
5.2.1. Relación entre la variación de la LABO y la evolución de las estructuras anatómicas del oído externo y medio.....	147
5.2.2. Relación entre la variación de la LABO, la sociabilidad y el número de vocalizaciones en gorilas y chimpancés	150
6. Conclusiones	153
Conclusions	157
7. Bibliografía.....	162
Anexos	172

Resumen

Esta tesis se ha realizado atendiendo a dos objetivos principales: completar el estudio de las cavidades del oído de los fósiles del yacimiento de la Sima de los Huesos (SH) y extender el estudio de las cavidades del oído externo y medio al conjunto de la subfamilia Homininae. Para ello, se han realizado las reconstrucciones tridimensionales de las cavidades del oído, a partir de varios miles de imágenes tomográficas, de 21 ejemplares de *Gorilla gorilla*, 9 de SH y 7 de *Homo neanderthalensis*.

En relación con el primer objetivo, se han realizado tres trabajos que han sido publicados en la revista *Journal of Human Evolution*. En el primero de ellos (Conde-Valverde et al., 2018), se ha llevado a cabo el estudio comparado de los canales semicirculares del fósil mesopleistoceno Aroeira 3 (Cueva de Almonda, Aroeira, Portugal) con los ejemplares de SH. El principal resultado de este estudio ha sido el establecimiento de que, pese a su proximidad geográfica y temporal, el fósil de Aroeira 3 presenta una morfología más primitiva que la de los fósiles de SH, que ya presentan rasgos de tipo neandertal. En nuestra opinión, este resultado concuerda con un modelo demográfico de aislamiento de las poblaciones humanas de la península ibérica durante el MIS 12.

El segundo trabajo publicado (Conde-Valverde et al., 2019a) consiste en un detallado estudio comparativo de las cócleas de SH con muestras de *Pan troglodytes*, *Homo sapiens* y *H. neanderthalensis*. También se han incluido datos de otras especies de homínidos, como *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus*, y de homínidos obtenidos de la bibliografía. Los resultados del trabajo indican que las cócleas de SH muestran un patrón evolutivo en mosaico con rasgos primitivos, compartidos con *P. troglodytes*, junto con otros derivados del género *Homo*, compartidos con *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. También se ha propuesto la existencia de homoplasias entre la cóclea de los neandertales y la de nuestra especie en aquellos rasgos compartidos por ambas especies en los que los fósiles de SH presentan el estado primitivo. La inferencia realizada sobre los límites de la audición de los fósiles de SH, a partir del valor de su volumen coclear, indican que su límite superior estaba algo desplazado hacia frecuencias más altas, en comparación con los correspondientes a *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*.

El estudio de las capacidades auditivas del Cráneo 4 de SH constituye el tercer trabajo publicado de esta tesis (Conde-Valverde et al., 2019b). Este ejemplar presenta exostosis bilateral de sus conductos auditivos externos y había sido diagnosticado de

sordera. Se trataba del caso más antiguo conocido de sordera en la evolución humana. En este estudio, se han realizado los modelos tridimensionales de las cavidades del oído externo y medio de este ejemplar y se ha calculado la transmisión de la potencia sonora en ambos oídos. Los resultados obtenidos se han comparado con los correspondientes al resto de ejemplares de la muestra de SH, así como con un modelo teórico del Cráneo 4 sin patología. Los resultados del trabajo muestran claramente que el individuo representado por el Cráneo 4 no vio afectada su audición por las exostosis de sus conductos auditivos externos, por lo que el diagnóstico de sordera ha sido refutado.

Las investigaciones efectuadas en relación con el segundo objetivo constituyen la sección inédita de esta tesis. En ella, se ha realizado el estudio comparado de la anatomía del oído externo y medio de ejemplares de *G. gorilla*, *P. troglodytes*, los fósiles de SH, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. Como resultado del estudio se han caracterizado los oídos externo y medio de las diferentes especies y se ha realizado una propuesta de rasgos con valor para el diagnóstico taxonómico. También se ha realizado el análisis de alometrías de las distintas estructuras del oído en la subfamilia Homininae y se han propuesto rasgos con valor para el análisis filogenético.

Por otra parte, se han establecido los valores de transmisión de la potencia sonora y del ancho de banda ocupado en *G. gorilla*, lo que supone los primeros datos conocidos sobre los patrones auditivos de esta especie. También se han calculado dichos parámetros en seis nuevos ejemplares de SH, lo que ha permitido caracterizar con más precisión los patrones auditivos de esta población. Además, se han relacionado las variaciones en la longitud del ancho de banda ocupado con los cambios en las proporciones de las diferentes estructuras del oído externo y medio en la subfamilia Homininae y se ha propuesto un modelo sobre la secuencia de cambios de dichos parámetros en la evolución de la subfamilia. Finalmente, se ha sometido a contrastación la hipótesis según la cual, en la subfamilia Homininae, el valor de la longitud del ancho de banda ocupado de una especie está directamente relacionado con su complejidad social y el número y diversidad de las vocalizaciones de dicha especie.

Abstract

This thesis has been done according to two main objectives: to complete the study of the ear cavities of the fossils of the Sima de los Huesos site (SH), and to extend the study of the external and middle ear cavities to the whole Homininae subfamily. For this, three-dimensional reconstructions of the ear cavities were made from several thousands of tomographic images, of 21 specimens of *Gorilla gorilla*, 9 of SH, and 7 of *Homo neanderthalensis*.

In relation to the first objective, three works have been carried out that have been published in the Journal of Human Evolution. The first (Conde-Valverde et al., 2018), was a comparative study of the semicircular canals of the Aroeira 3 Mesopleistocene fossil (Cueva de Almonda, Aroeira, Portugal) with the SH specimens. The main result of this study has established that, despite its geographical and temporal proximity, the Aroeira 3 fossil has a more primitive morphology than that of the SH fossils, which already have Neanderthal features. In our opinion, this result is consistent with a demographic model of isolation of human populations of the Iberian Peninsula during Marine Isotopic Stage MIS 12.

The second published work (Conde-Valverde et al., 2019a) consists of a detailed comparative study of the cochlea of SH individuals with samples of *Pan troglodytes*, *Homo sapiens* and *H. neanderthalensis*. It also includes data from other hominin species, such as *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*, obtained from literature. The results of the work indicate that the cochleae of the SH sample show a mosaic evolutionary pattern, featuring primitive traits shared with *P. troglodytes*, together with other derived traits shared with *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*. Also proposed is the existence of homoplasies between the cochlea of the Neanderthals and that of our species in those traits shared by both species, but in which the SH fossils present the primitive state. The inferences made on the limits of the hearing of the fossils of SH, from the value of their cochlear volume, indicate that their upper limit was somewhat displaced towards higher frequencies, in comparison to those of *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*.

The third published work of this thesis is the study of the auditory capabilities of Cranium 4 of SH (Conde-Valverde et al., 2019b). This specimen presented bilateral exostosis of both external auditory canals and it had been diagnosed with deafness. It was the oldest known case of deafness in human evolution. In this study, three-dimensional models of the outer and middle ear cavities of this specimen have been made, and the sound power transmission in both ears has been calculated. The results

have been compared with those corresponding to the rest of the specimens of the SH sample, as well as with a theoretical model of Cranium 4 without pathology. The results of the work clearly show that the hearing of the individual represented by Cranium 4 was not affected by the exostosis of his external auditory canals, thus the diagnosis of deafness has been refuted.

The studies carried out in relation to the second objective constitute the unpublished section of this thesis. This features a comparative study of the anatomy of the outer and middle ear of specimens of *G. gorilla*, *P. troglodytes*, SH fossils, *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*. As a result of the study, the external and middle ears of the different species have been characterized and a proposal of features of taxonomically diagnostic value has been made. The analysis of allometries of different ear structures in the subfamily Homininae has also been performed and features of phylogenetic analytical value have been proposed.

Moreover, the values of the sound power transmission and those of the bandwidth occupied in *G. gorilla* have been established. These are the first known data on the auditory patterns of this species. These parameters have also been calculated in six new SH specimens, which has allowed us to more accurately characterize the auditory patterns of this population. In addition, variations in the length of the occupied bandwidth have been related to changes in the proportions of the different structures of the outer and middle ear in the subfamily Homininae, and a model of the sequence of changes of these parameters in the evolution of the subfamily has been proposed. Finally, this study also tests the hypothesis that, in the subfamily Homininae, the value of the length of the occupied bandwidth of a species is directly related to the social complexity and also to the number and diversity of the vocalizations of that species.

Capítulo 1

Introducción.

1. Introducción

En las últimas décadas, gracias a la aplicación de la Tomografía Computarizada (TC) y el procesado de imágenes 3D, el estudio de las estructuras internas del oído ha recibido una atención creciente en el campo de la evolución humana. El estudio comparado de las distintas regiones que componen el órgano del oído ha aportado una importante información sobre las dos funciones sensoriales en las que participa, el equilibrio y la audición, y también sobre la taxonomía y las relaciones filogenéticas de los homínidos (subtribu Hominina, Shoshani et al., 1996).

Clásicamente, el oído se divide en tres regiones (Fig. 1.1): oído interno, oído medio y oído externo. Comenzando por la primera, el oído interno puede dividirse a su vez en dos órganos conectados anatómicamente. Por una parte, el conjunto formado por los tres canales semicirculares, que forman el laberinto óseo y perciben los movimientos de la cabeza en las tres direcciones del espacio, y, por otro lado, la cóclea, que alberga al órgano de Corti que es el responsable de la percepción de los diferentes sonidos.

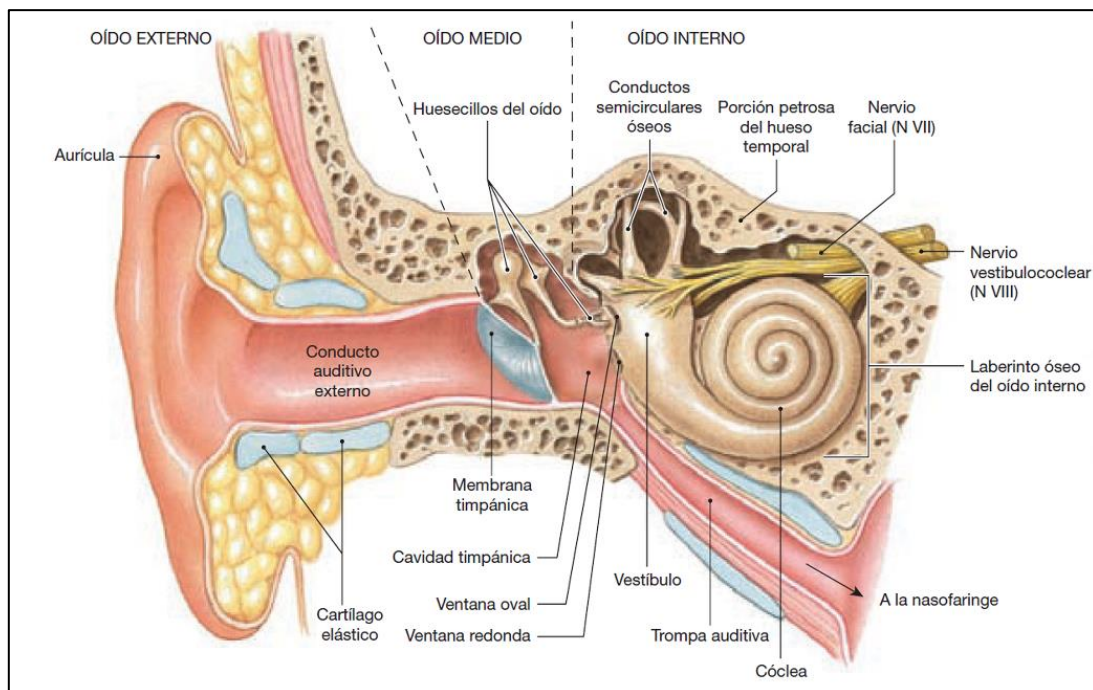


Figura 1. 1. Anatomía del oído de un humano (extraído de Martini et al., 2009; pp. 480).

El oído medio tiene la función de transmitir la energía sonora desde el oído externo hasta el oído interno y actúa como un ajustador de impedancias, atenuando la pérdida de energía sonora que se produciría si dicha energía pasara directamente desde el medio aéreo hasta la endolinfa que rellena las cavidades del oído interno (Nummela,

2017). El oído medio está constituido por la cavidad timpánica en cuyo interior se encuentra la cadena de huesecillos (martillo, yunque y estribo). La cavidad timpánica se continúa con la neumatización mastoidea a través del antro mastoideo, cuya entrada hacia la cavidad timpánica recibe el nombre de *aditus ad antrum*. Finalmente, la membrana timpánica conecta el oído medio con el oído externo, formado por el conducto auditivo externo y el pabellón auditivo externo.

El laberinto óseo es la parte del oído interno sobre la que se han realizado más estudios, que han aportado importantes datos para el conocimiento de la taxonomía y filogenia del género *Homo* (Spoor, 1993; Hublin et al., 1996; Gilbert et al., 2008; Glantz et al., 2008; Bouchneb y Crevecoeur, 2009; Gunz et al., 2013; Ponce de León y Zollikofer, 2010; Guipert et al., 2011; Ponce de León y Zollikofer, 2013; Hill et al., 2014; Wu et al., 2014; Gómez-Olivencia et al., 2015; Quam et al., 2016; Li et al., 2017). De manera general, estos estudios han demostrado que los canales semicirculares son similares en la humanidad actual y en los ejemplares del Pleistoceno inferior de África y Asia, sugiriendo que la morfología del laberinto óseo es fundamentalmente primitiva en nuestra especie. Por otra parte, los canales semicirculares de los neandertales se separan de dicho patrón común y presentan una morfología propia y derivada (Spoor, 1993; Hublin et al., 1996; Spoor et al., 2003). Este patrón neandertal se caracteriza por presentar una reducción de los canales semicirculares anterior y posterior, tanto en términos absolutos como relativos, mientras que el canal lateral ha experimentado un incremento en sus dimensiones. Así mismo, los neandertales presentan una posición relativamente baja del canal posterior, en relación con el plano del canal lateral. Particularmente interesante en este contexto es el hecho de que las dimensiones absolutas y relativas de los canales semicirculares de los fósiles de la Sima de los Huesos (SH) presenten afinidades con el patrón de los neandertales (Quam et al., 2016), especialmente en el mayor tamaño del canal lateral. Sin embargo, en la muestra de SH no se presenta (excepto en un ejemplar) la baja posición relativa del canal posterior.

También ha sido posible relacionar aspectos relevantes de las habilidades locomotoras de las especies de primates actuales y de homínidos fósiles mediante el estudio del laberinto óseo (Spoor et al., 1994, 2007; Spoor y Zonneveld, 1998; Rook et al., 2004; Lebrun et al., 2010; Braga et al., 2013), aunque los resultados obtenidos para los representantes del género *Homo*, especialmente los neandertales, son poco concluyentes.

Contrastando con todo esto, se han realizado menos estudios dedicados específicamente a la cóclea de los homínidos actuales y fósiles, pese a su importante papel en la percepción de los sonidos. La audición de una especie de mamífero depende fundamentalmente del filtrado acústico que tiene lugar en el oído externo y medio (Rosowski, 1994) y también de la fisiología de la cóclea (Ruggero y Temchin, 2002). La capacidad de la cóclea para percibir la energía en las distintas frecuencias y transmitir la señal al cerebro depende principalmente de la estructura de la membrana basilar y de la fisiología de las células ciliadas que forman parte del órgano de Corti (Echteler et al., 1994; Ruggero y Temchin, 2002; Dallos, 2008; Vater y Kössl, 2011; Ekdale, 2016), que son aspectos que desafortunadamente no fosilizan. Sin embargo, se han realizado estudios que señalan que es posible reconstruir aspectos importantes de la audición en especies fósiles de mamíferos a partir de variables de la morfología externa de la cóclea.

Así, Coleman y Colbert (2010) propusieron usar la longitud del borde externo de la espira de la cóclea como un buen indicador de la longitud de la membrana basilar, que está, a su vez, muy correlacionada negativamente con los límites superior e inferior de la audición en muchos grupos de mamíferos, incluyendo los primates (West, 1985; Echteler et al., 1994; Vater y Kössl, 2011; Coleman and Colbert, 2010). Por otra parte, Kirk y Gosselin-Ildari (2009) encontraron que el volumen coclear también está correlacionado negativamente con ambos límites, superior e inferior, en la audición de los primates. Es decir, que al igual que ocurre con la longitud de la membrana basilar, al aumentar el volumen coclear el rango de frecuencias audibles se desplaza hacia valores inferiores. Además, estos autores también encontraron que el volumen coclear no presenta correlación ni con la frecuencia mejor audible ni con el rango total de frecuencias audibles (Kirk and Gosselin-Ildari, 2009).

Además de la longitud y el volumen coclear, que están estrechamente relacionadas con el tamaño corporal, se han propuesto otras dos variables cocleares relacionadas con la audición que no dependen del tamaño del cuerpo. En primer lugar, West (1985) encontró que el número de vueltas de la espira está positivamente correlacionado con el rango de las frecuencias audibles. Sin embargo, Manoussaki et al. (2008) argumentaron que dicha correlación se debía a un error en los cálculos de West (1985) y que, una vez corregidos, no existe dicha correlación. La otra variable independiente del tamaño corporal es la proporción entre los radios de curvatura de las partes basal y apical de la espira, que se ha propuesto que está fuertemente

correlacionada en muchos mamíferos (incluidos los humanos) con el límite de la audición de las bajas frecuencias (Manoussaki et al. 2008).

Por otra parte, aunque la cóclea también contiene valiosa información de índole taxonómica y filogenética, se conocen muy pocos datos sobre la evolución de la cóclea en el género *Homo*, puesto que los estudios realizados hasta la fecha (Braga et al. 2015; Quam et al., 2016; Beals et al., 2016; Beaudet et al., 2019) solo incluyen un número limitado de variables y de ejemplares.

El oído externo y medio (OEM) de los homínidos fósiles han recibido atención en relación con su importante misión en la transmisión de la potencia sonora hasta el oído interno (Rosowski, 1994) y su valor para la determinación de las capacidades auditivas de las especies estudiadas. Los estudios pioneros en este campo fueron realizados por Masali et al., (1991, 1992), quienes establecieron la frecuencia mejor audible en los neandertales a partir de las dimensiones del conducto auditivo externo y de los huesecillos del oído. Por su parte, Moggi-Cecchi y Collard (2002) también realizaron inferencias sobre las capacidades auditivas de *Australopithecus africanus* a partir de las dimensiones de la planta del estribo. Sin embargo, estos estudios adolecían de contar con pocas de las variables anatómicas involucradas en la audición y sus conclusiones solo pueden tenerse como tentativas.

Posteriormente a esos trabajos, Martínez et al. (2004) emplearon la reconstrucción digital de las estructuras internas del oído, obtenidas a partir de cientos de imágenes tomográficas, para medir las dimensiones de todas las estructuras implicadas en la transmisión de la potencia sonora a lo largo del oído externo y medio. A partir de estos datos, aplicaron un modelo biofísico, desarrollado en el campo de la ingeniería de las telecomunicaciones, para determinar la potencia de llegada a la cóclea de cada una de las frecuencias hasta 5 kHz y establecer el filtrado acústico experimentado por los sonidos, a su paso por el oído externo y el oído medio. Esta metodología fue aplicada a tres ejemplares de SH, un chimpancé y un humano moderno, encontrando que los patrones de filtrado acústico de humanos y chimpancés estaban muy correlacionados con los audiogramas empíricos conocidos para ambas especies. Los resultados obtenidos para los fósiles de SH mostraban un patrón auditivo muy parecido al de los humanos modernos y diferente del de los chimpancés.

En trabajos posteriores (Martínez et al., 2008, 2013), se identificó un parámetro auditivo muy relacionado con la eficiencia de la comunicación oral (Shannon, 1948): la longitud del segmento de frecuencias de mayor sensibilidad auditiva, o longitud del

ancho de banda ocupado (LABO). Aunque los atributos fundamentales de la conducta lingüística (especialmente, la recursión) no fosilizan, y no pueden ser reconstruidos a partir de la evidencia de los registros fósil y arqueológico (Hauser et al., 2002), sí lo hacen las estructuras anatómicas en las que se basa su funcionamiento. El lenguaje oral humano puede ser descrito como un sistema de comunicación altamente eficiente, pues permite la transmisión rápida de una gran cantidad de información con una tasa de error muy baja. Para ello, es preciso que las estructuras anatómicas subyacentes se ajusten a los requerimientos fundamentales establecidos en la Teoría Matemática de la Comunicación (Shannon, 1948).

Según dicha teoría, la capacidad de un canal de comunicación continuo (como es el caso del lenguaje oral), entendida como la cota superior de la cantidad de datos que pueden ser transmitidos por unidad de tiempo a través de dicho canal, es directamente proporcional al valor del ancho de banda del canal y también depende de la relación entre las potencias de señal y de ruido. En el caso del lenguaje oral humano el canal de comunicación está formado por el aire en el que se propaga la onda acústica, y por el OEM, a cuyo través pasa la energía sonora desde el exterior hasta la cóclea (Martínez et al., 2008). En consecuencia, el valor del ancho de banda del OEM determina de manera directa la magnitud del flujo de información de nuestro sistema de comunicación oral. Desde esta perspectiva, audición y eficiencia de la comunicación oral están estrechamente relacionadas.

En este contexto, los resultados de Martínez et al. (2013), que muestran que los humanos presentan una LABO claramente mayor que el de los chimpancés, mientras que el correspondiente a los fósiles de SH es más parecido al de *H. sapiens* que al de *Pan troglodytes*, fueron relacionados con la posible presencia de lenguaje oral en los humanos de SH.

Posteriormente, esta metodología fue aplicada por Quam et al. (2015) a ejemplares de *Au. africanus* y *Paranthropus robustus*, ampliándose la muestra de comparación hasta once chimpancés y diez humanos modernos. Los resultados de esta investigación indicaron que los australopitecos y los parántropos estudiados presentan una LABO similar al de los chimpancés, aunque su límite inferior muestra un ligero desplazamiento hacia frecuencias superiores. Este desplazamiento del límite inferior del ABO también está presente en la muestra de SH y en *H. sapiens*, lo que sugiere la existencia de un rasgo común derivado de los homínidos en su patrón auditivo.

Estos estudios (Martínez et al., 2004, 2008, 2013; Quam et al., 2015) han sido ampliamente reconocidos en cuanto a la bondad del método para reconstruir los patrones auditivos en los ejemplares fósiles (de Boer, 2010; Johansson, 2013; Hauser et al., 2014; Stoessel et al., 2016; Tattersall, 2016; Fitch, 2017; Klein, 2017), aunque también es cierto que una parte importante de los especialistas se han mostrado escépticos respecto de la relación entre las capacidades auditivas establecidas en los fósiles y la presencia de lenguaje oral en dichas especies (de Boer, 2010; Hauser et al., 2014; Tattersall, 2016; Fitch, 2017). La base de este razonable escepticismo estriba en la opinión de que podría no existir una relación directa entre la magnitud de la LABO y la eficiencia de la comunicación vocal en nuestro grupo biológico y que, por tanto, la presencia en los ejemplares de SH de una LABO más parecida a la de los humanos modernos que a la de los chimpancés pudiera tratarse, simplemente, de una preadaptación.

En este contexto, nos propusimos como objetivo de la presente tesis el contribuir al mejor conocimiento de la anatomía, fisiología y evolución de las diferentes estructuras del oído en el grupo natural (subfamilia Homininae, Shoshani et al., 1996) formado por los gorilas (*Gorilla gorilla*), chimpancés (*P. troglodytes*) y humanos (género *Homo*), con especial atención a los fósiles de SH. Para ello, ha sido necesario tomografiar y realizar la reconstrucción tridimensional informática de una amplia colección de gorilas de ambos sexos, pues apenas se conocen datos de sus oídos. Tampoco se tiene información sobre la audición de esta especie, por lo que los datos ofrecidos en este trabajo son los primeros conocidos sobre su patrón auditivo. Además, los gorilas presentan el mayor tamaño corporal del clado y un fuerte dimorfismo sexual, por lo que resultan de gran interés para estudiar la relación entre los patrones auditivos con la variación del tamaño corporal en nuestro grupo biológico.

Además de los gorilas, también se tomografiaron y procesaron nuevos ejemplares muy completos de SH que no habían sido incluidos en los estudios anteriores. Ha sido posible obtener los modelos tridimensionales de la cóclea en diez ejemplares de SH y del OEM en seis, por lo que la muestra disponible de ejemplares para el estudio de la transmisión de la potencia sonora en SH se ha elevado de tres a nueve ejemplares, respecto de trabajos anteriores (Martínez et al., 2013; Quam et al., 2015). También ha sido posible acceder a las tomografías de los oídos internos de siete ejemplares de neandertales “clásicos” y las correspondientes al OEM de la Quina H5. Finalmente, hemos tenido la oportunidad de disponer de las tomografías del oído interno del cráneo humano mesopleistoceno Aroeira 3, procedente del yacimiento de Aroeira

(Portugal). De todos ellos, se han realizado los correspondientes procesados informáticos para obtener los modelos tridimensionales de las cavidades de sus oídos.

Con esta nueva información, junto con aquella disponible en la literatura científica, nos planteamos los siguientes objetivos:

1.1. Estudio del oído interno (laberinto y cóclea):

1.1.1 Estudio comparativo del oído interno del fósil Aroeira 3.

Para ello, empleamos la metodología diseñada por Spoor (1993), y empleada por Quam et al. (2016) para el estudio de los fósiles de SH, y partimos de la propuesta de rasgos con significado taxonómico de Quam et al. (2016). Nuestro objetivo principal era establecer si en Aroeira 3 se encontraban los rasgos de tipo neandertal presentes en la muestra de SH, dada la proximidad temporal y geográfica de ambos yacimientos. Este trabajo constituye el primer artículo publicado de la presente tesis:

Conde-Valverde, M., Quam, R., Martínez, I., Arsuaga, J. L., Daura, J., Sanz, M., y Zilhão, J., 2018. The bony labyrinth in the Aroeira 3 Middle Pleistocene cranium. *Journal of Human Evolution* 124, 105-116.

<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.08.003>

1.1.2. Estudio comparativo las cócleas de la Sima de los Huesos.

Aunque el estudio de Quam et al. (2016) identifica un carácter de la cóclea como posible rasgo derivado de la muestra de SH, lo cierto es que en su trabajo solo se contemplan dos variables cocleares. Por esa razón, nos pareció necesario ampliar el estudio de esta región anatómica, incluyendo otras variables descritas en la bibliografía previa y relacionadas con las capacidades auditivas, así como algunas variables inéditas. Para ello, se diseñó un protocolo exhaustivo para la medición de dichas variables y su comparación entre las diferentes muestras. Con dicho protocolo se midieron diez ejemplares de SH, siete fósiles neandertales, diez ejemplares de *P. troglodytes* y diez de *H. sapiens* y se compararon con datos de homínidos fósiles y primates procedentes de la bibliografía. El objetivo principal del trabajo era el de detectar rasgos cocleares con valor taxonómico y filogenético, proponer estados de los caracteres y determinar si la cóclea de los fósiles de SH presentaban, como en el laberinto óseo, rasgos de tipo neandertal. Adicionalmente, también se perseguía

establecer el rango de audición de la muestra de SH a partir de las variables cocleares empleadas.

Este trabajo constituye el segundo artículo de la presente tesis:

Conde-Valverde, M., Martínez, I., Quam, R. M., Bonmatí, A., Lorenzo, C., Velez, A. D., Martínez-Calvo, C., Arsuaga, J. L., 2019. The evolution of the cochlea in the genus *Homo*: the evidence of the Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 136, 102641.

<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102641>

1.2. Estudio del oído externo y medio (anatomía comparada y patrones auditivos):

1.2.1. Revisión de la patología auditiva del Cráneo 4 de la Sima de los Huesos.

El Cráneo 4 (Cr.4) de SH es especialmente conocido en la literatura científica del campo de la paleopatología por haberse descrito en él un caso de exostosis bilateral del conducto auditivo externo que le habría ocasionado un grado severo de sordera (Pérez et al., 1997). Este hecho, ha llevado a que el Cr.4 sea considerado como el primer sordo conocido de la historia (Trinkaus y Villotte, 2017; Trinkaus y Wu, 2017). El estudio de la patología y el subsiguiente diagnóstico de la sordera del Cr.4 se realizaron en base a una única tomografía y no se pudo realizar un estudio tridimensional de la patología debido a que, en aquel en un momento, no se disponía de las actuales herramientas tomográficas e informáticas. Sin embargo, hoy día sí que es posible realizar múltiples tomografías seriadas de gran resolución y obtener modelos tridimensionales del conducto auditivo externo. Por otra parte, también se ha desarrollado una metodología, basada en un modelo biofísico, que permite cuantificar la transmisión de la potencia sonora a través del oído externo y medio a partir de medidas de sus estructuras anatómicas (Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015). Por ello, y dada la trascendencia del diagnóstico de sordera del Cr.4 en el campo de la paleopatología, nos propusimos como objetivos el realizar la reconstrucción tridimensional de la región patológica para establecer su anatomía real, tomar las correspondientes medidas y emplear el modelo biofísico para establecer la pérdida real de audición debida a la patología. Para ello, se hizo necesario modificar el propio modelo biofísico para atender a las alteraciones anatómicas ocasionadas por la exostosis en el conducto auditivo externo del Cr.4.

Este trabajo, constituye el tercer artículo de la presente tesis:

Conde-Valverde, M., Rosa, M., Martínez, I., Marchamalo, J., Pantoja-Pérez A., Quam, R., Lorenzo, C., Gracia-Téllez, A., García-Fernández, a., Arsuaga, J.L., Rivera-Rodríguez, T., 2019. A revision of the conductive hearing loss in Cranium 4 from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 135, 102663.

<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102663>

1.2.2. Estudio comparado de la anatomía del oído externo y medio (OEM) en la subfamilia Homininae.

Este trabajo forma parte de la investigación inédita que se presenta en la tesis. Hasta la fecha, la mayoría de los trabajos sobre el OEM se han centrado en la reconstrucción de las capacidades auditivas de las especies fósiles (Masali et al., 1991, 1992; Moggi-Cecchi y Collard 2002; Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015) sin profundizar en el estudio comparado de dichas estructuras en las diferentes especies contempladas en cada trabajo. Como excepción a esta regla, Stoessel et al. (2016) realizaron el estudio comparado de algunas estructuras del oído medio en gorilas, chimpancés, neandertales y humanos modernos, empleando para ello tres variables no relacionadas con la audición: la longitud del eje timpánico (desde el centro de la ventana oval hasta el centro del tímpano) y los ángulos entre dicho eje y los planos de la ventana oval y del tímpano, respectivamente. Para nuestro estudio comparado hemos empleado las tres variables definidas por Stoessel et al. (2016), las 10 variables relacionadas con la audición definidas por Martínez et al. (2004, 2013), y empleadas por Quam et al. (2015), y una variable inédita, definida en este trabajo: el ángulo formado entre el eje longitudinal del conducto auditivo externo y la membrana timpánica. Para realizar este trabajo, además de emplear los valores publicados para las variables consideradas por Stoessel et al. (2016), Martínez et al., (2013) y Quam et al. (2015), hemos realizado y medido los modelos tridimensionales del OEM de veintiún gorilas, once chimpancés, diez humanos modernos, un neandertal (La Quina H5) y nueve ejemplares de SH.

Para ello, se han realizado los correspondientes análisis univariantes y de componentes principales para describir las diferencias métricas del OEM en los Homininae (*G. gorilla*, *P. troglodytes*, *Au. africanus*, *P. robustus*, SH, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*). También se ha llevado a cabo el estudio de las alometrías en cada región del OEM, con el objetivo de proponer una hipótesis sobre la

secuencia de cambios experimentados en las proporciones del OEM a lo largo de la evolución de la subfamilia Homininae, en general, y de la tribu Hominini (Shoshani et al., 1996) y de la subtribu Hominina, en particular.

1.2.3. Estudio comparado de las capacidades auditivas en la subfamilia Homininae y su relación con la evolución del OEM.

Este apartado también forma parte de la investigación inédita que se presenta en la tesis. En la literatura científica actual solo existen datos empíricos sobre la audición de nuestra especie y la de los chimpancés dentro de la subfamilia Homininae (ver Quam et al., (2017) para una revisión exhaustiva de este tema). También se han realizado trabajos dedicados a establecer la transmisión de la potencia sonora a través del oído externo y medio, hasta 5 kHz, a partir de datos esqueléticos en *P. troglodytes*, *H. sapiens*, *Au. africanus*, *P. robustus* y los fósiles de SH (Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015). Esta línea de investigación abre la posibilidad de aplicar la misma metodología a material esquelético de especies de primates de las que no hay datos empíricos sobre su audición y así obtener información relevante sobre sus patrones auditivos. En este contexto, el caso de los gorilas es especialmente interesante, pues son los únicos miembros de la subfamilia Homininae de los que no se dispone de información sobre su audición (Heffner, 2004; Coleman, 2009), debido a la extrema dificultad de realizar audiometrías en condiciones experimentales a estos animales.

Para abordar el estudio de los patrones auditivos de los gorilas, tomografiamos los huesos temporales de veintiún ejemplares de ambos sexos y realizamos las reconstrucciones tridimensionales de las cavidades de sus OEM. A partir de estos modelos tridimensionales fue posible obtener las correspondientes medidas de las variables anatómicas involucradas en la transmisión de la potencia sonora en los ejemplares de gorila. Estos datos constituyen los únicos conocidos hasta la fecha sobre las capacidades auditivas de esta especie hasta 5 kHz. El límite del estudio en 5 kHz se debe a que, aunque la audición de todas las especies estudiadas en este trabajo se extiende más allá de los 5 kHz, los sonidos empleados por todas ellas para la comunicación intraespecífica se encuentran por debajo de ese límite (ver Quam et al., (2017) para una revisión exhaustiva de este tema).

A parte del obvio interés de conocer las capacidades auditivas de los gorilas para abordar el estudio de su comunicación vocal intraespecífica, este conocimiento también es de especial relevancia para comprender la evolución de la comunicación

vocal intraespecífica en el clado de los Homininae. Esto es así, en primer lugar, debido a la estrecha relación existente entre bioacústica y tamaño corporal (Fitch, 2000). En efecto, el tamaño de las estructuras involucradas en la emisión y percepción de los sonidos ejerce una importante influencia en las frecuencias de dichos sonidos. De manera general, las estructuras más grandes (es decir, las más largas, de mayor sección y volumen o más pesadas) resuenan mejor en frecuencias bajas, mientras que las más pequeñas lo hacen mejor en las frecuencias más altas. A su vez, las estructuras anatómicas relacionadas suelen estar estrechamente correlacionadas con el tamaño corporal general del organismo y es frecuente que los organismos de mayor tamaño corporal emitan y perciban preferentemente en frecuencias más bajas que los de menor tamaño (Fitch, 2000). Esta relación entre el tamaño corporal y la bioacústica de las especies ha sido descrita por Fitch (2000) como el estudio de la alometría acústica, y resulta un aspecto de gran interés del que nos ocupamos en este trabajo.

Cuando hablamos de tamaño, nos referimos a dos conceptos relacionados pero diferentes. Por una parte, el tamaño corporal total del animal y, por la otra, al tamaño específico del órgano en estudio; en este caso, los tres componentes del OEM: el oído externo, la cavidad timpánica y el antro mastoideo. Por ello, estudiaremos en primer lugar si las diferencias de tamaño de las distintos componentes del OEM pueden explicarse directamente por las diferencias en el tamaño corporal de las especies. Si ese no fuera el caso, analizaremos entonces la variación del tamaño de cada una de las regiones del OEM en cada especie e intentaremos establecer su relación con las diferencias en la LABO en cada una de ellas.

Este factor estructural es el primero que debe ser contemplado al abordar el estudio del significado biológico de la bioacústica de una especie, pues si las frecuencias emitidas o percibidas con mayor sensibilidad son las esperadas para el tamaño corporal del ejemplar, no es necesario recurrir a explicaciones adaptativas. Por el contrario, si dichas frecuencias no son las esperadas para el tamaño corporal del individuo, por haberse producido un desfase entre dicho tamaño corporal y el de las estructuras anatómicas encargadas de la emisión y recepción de los sonidos, es posible entonces plantear la hipótesis de que se trata de una adaptación de dichas estructuras anatómicas a la comunicación intraespecífica. En este contexto, el establecimiento de la transmisión de la potencia sonora de los gorilas, con su gran tamaño corporal y su marcado dimorfismo sexual, adquiere un gran valor para el estudio de la evolución de la bioacústica y de la comunicación intraespecífica en los Homininae.

En este contexto, nos proponemos contribuir a la resolución del debate sobre la relación entre el valor de la LABO en una especie y la eficiencia de su comunicación vocal. La investigación que proponemos se fundamenta en la idea de que, en los primates, existe una relación directa entre la eficiencia de su comunicación vocal y su grado de complejidad social. Esta hipótesis se ha establecido y documentado a partir del estudio de la relación entre vocalizaciones y complejidad social en distintas especies de aves y mamíferos (Freeberg et al., 2012) y, específicamente, en primates no humanos (McComb y Semple, 2005; Bouchet et al., 2013), pero nunca ha sido relacionada con los patrones auditivos de las correspondientes especies.

Así, nuestra hipótesis de partida extiende esa idea al campo de la audición, proponiendo que la relación entre comunicación y complejidad social se expresa también en la extensión de la LABO. En otros términos: nos proponemos contrastar la idea de que, **en el clado formado por gorilas, chimpancés y humanos, la mayor complejidad social de una especie requiere una comunicación vocal más rica y diversa en señales acústicas fácilmente distinguibles, lo que también implica la existencia de una mayor LABO en su audición.**

De acuerdo con los estudios previos sobre los gorilas (de ambas especies, aunque en este estudio solo contemplamos a *G. gorilla*), éstos forman grupos notablemente más pequeños que los de *P. troglodytes* y en cuyo seno los individuos interactúan menos y emiten un repertorio más limitado de vocalizaciones (McComb y Semple, 2005). A partir de estos datos, nuestra hipótesis de partida predice que los gorilas deben presentar una LABO de su OEM menor que la de los chimpancés y que, además, esta diferencia no puede explicarse exclusivamente por un factor estructural o de alometría acústica. Si dicha predicción resulta verificada, será razonable proponer, en el seno de los Homíninae, la existencia de una relación directa entre la complejidad social de una especie y la magnitud de su LABO. A su vez, esta situación permitiría emplear el valor de la LABO de las especies fósiles de dicha subfamilia como una aproximación razonable a su complejidad social.

Capítulo 2

Artículos publicados.

2. Artículos publicados.

2.1. Primer artículo.

Mercedes Conde-Valverde, Rolf M. Quam, Ignacio Martínez, Juan-Luis Arsuaga, Joan Daura, Montserrat Sanz, João Zilhão (2018). The bony labyrinth in the Aroeira 3 Middle Pleistocene cranium. *Journal of Human Evolution* 124, 105-116.

Resumen

El fósil Aroeira 3 es un cráneo parcial procedente de la Grotta da Aroeira, perteneciente al karst de Almonda, en el municipio de Aroeira (Portugal). Este fósil fue descubierto, junto con abundante industria de tipo achelense, en la denominada Unidad 2 del yacimiento, que está datada por técnicas radiométricas entre hace 389000 y 436000 años (Daura et al., 2017, 2018). Aunque el estado de conservación del cráneo no permite estudiar en profundidad algunas de las regiones con más información taxonómica, el primer estudio del fósil pudo mostrar la existencia en Aroeira 3 de una combinación de rasgos primitivos junto con otros de tipo neandertal (tubérculo postglenoideo desarrollado y región glabellar prominente) que es similar a la mostrada por otros fósiles del Pleistoceno medio, como los de los yacimientos de la Sima de los Huesos (SH), Bilzingsleben y Steinheim (Daura et al., 2017).

Afortunadamente, el hueso temporal derecho de Aroeira 3 está bien conservado, incluyendo su región petrosa, lo que ofrece la oportunidad de estudiar la morfología de las estructuras de su oído interno: los canales semicirculares y la cóclea. Recientes estudios sobre esta región anatómica han demostrado su utilidad para el conocimiento de la taxonomía y filogenia de los homínidos (Spoor 1993; Spoor et al., 2003; Quam et al., 2016; Ponce de León et al., 2018). En esta línea, Quam et al. (2016) estudiaron la morfología del oído interno de 14 fósiles de SH empleando para ello la metodología propuesta por Spoor (1993) y Spoor et al. (2003). Como resultado de su trabajo, encontraron que los fósiles de SH presentaban una serie de rasgos de tipo neandertal en las dimensiones absolutas y las proporciones de sus canales semicirculares y también encontraron un rasgo propio de esta población en las proporciones de la vuelta basal de la cóclea.

En este contexto, este trabajo tiene como objetivo el estudio comparado del oído interno de Aroeira 3 con diferentes muestras, pleistocenas y actuales, del género *Homo*. La comparación entre Aroeira 3 y la muestra de SH es de especial interés, dada la proximidad geográfica y temporal de dichos fósiles. Esta cercanía hacía esperable, como hipótesis de partida, que Aroeira 3 presentara los mismos rasgos de

tipo neandertal hallados por Quam et al. (2016) en los canales semicirculares de SH y, también, el mismo rasgo derivado en las proporciones de la vuelta basal de la cóclea.

Para llevar a cabo el estudio fue necesario realizar 601 microtomografías del hueso temporal derecho de Aroeira 3 y procesar informáticamente (con el programa MIMICS) dichas imágenes. En aquellas regiones que no estaban rellenas de sedimento se realizó la reconstrucción virtual mediante el procedimiento de segmentación semi-automática, siguiendo el protocolo HMH (siglas de *Half Maximum Height Thresholding Protocol*). En aquellas regiones del fósil rellenas de sedimento se empleó la segmentación manual para realizar la reconstrucción. Una vez obtenida la reconstrucción 3D del oído interno de Aroeira 3, se tomaron las medidas lineales y angulares definidas por Spoor (1993) y Spoor et al. (2003) y se procedió al estudio comparativo, uni y multivariante, con los ejemplares y muestras incluidos en el estudio.

Los resultados obtenidos mostraron que Aroeira 3 presenta una morfología de los canales semicirculares similar a la de las muestras de *H. sapiens* (actuales y fósiles), así como a la de los primeros representantes de *Homo*; esta morfología se considera la primitiva de nuestro género. Por otra parte, es interesante destacar la ausencia en los canales semicirculares de Aroeira 3 de los rasgos de tipo neandertal presentes en la muestra de SH. Finalmente, las proporciones de la vuelta basal de la cóclea de Aroeira 3 resultaron ser similares a las de los ejemplares de SH, compartiendo con ellos este rasgo aparentemente derivado.

Dada la proximidad geográfica y temporal de Aroeira 3 y los fósiles de SH, estos resultados se interpretaron desde una perspectiva filogeográfica, proponiendo una hipótesis sobre la historia demográfica de las poblaciones ibéricas en el Pleistoceno medio. Así, la presencia en Aroeira 3 y en SH de unas proporciones similares de la vuelta basal de la cóclea (y también de un proceso postglenoideo desarrollado y de una región glabelar prominente) se interpretó como evidencia de su posible pertenencia a un antiguo paleodeme ibérico en una época de condiciones climáticas que favorecieran la expansión de las poblaciones y los fenómenos de hibridación entre ellas, posiblemente durante el estado isotópico MIS 13. A continuación, un cambio en las condiciones ambientales, probablemente durante el frío estadio isotópico MIS 12, condujo al retraimiento demográfico y al aislamiento de las poblaciones en la península ibérica. Durante este periodo de aislamiento, la población de SH derivó las proporciones de sus canales semicirculares, dando lugar a la morfología que más tarde sería la propia de los neandertales, mientras que Aroeira 3 mantuvo la morfología primitiva de sus canales semicirculares.



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Human Evolution

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jhevol

The bony labyrinth in the Aroeira 3 Middle Pleistocene cranium

Mercedes Conde-Valverde ^{a,*}, Rolf Quam ^{a,b,c,d}, Ignacio Martínez ^{a,c},
Juan-Luis Arsuaga ^{a,c,e}, Joan Daura ^f, Montserrat Sanz ^{c,e}, João Zilhão ^{g,h,i}^a Grupo de Investigación en Bioacústica Evolutiva y Paleoantropología, Área de Antropología Física, Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain^b Department of Anthropology, Binghamton University (SUNY), Binghamton, NY 13902-6000, USA^c Centro Mixto (UCM-ISCI) de Evolución y Comportamiento Humanos, Av. Monforte de Lemos 5, 28029 Madrid, Spain^d Division of Anthropology, American Museum of Natural History, Central Park West-79th St., New York, NY 10024, USA^e Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain^f Grup de Recerca del Quaternari (GRQ)-SERP, Departament d'Història i Arqueologia, C/ Montalegre 6-8, 08007 Barcelona, Spain^g UNIAHQ-Centro de Arqueologia da Universidade de Lisboa, Faculdade de Letras, Universidade de Lisboa, Alameda da Universidades, 1600-214 Lisbon, Portugal^h Departament d'Història i Arqueologia, Universitat de Barcelona, 08007 Barcelona, Spainⁱ Institució Catalana de Recerca i Estudis Avançats (ICREA), Passeig Lluís Companys 23, 08010 Barcelona, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 25 April 2018

Accepted 13 August 2018

Available online 7 September 2018

Keywords:

Evolution
Inner ear
Temporal bone
Neandertal
Atapuerca
Iberian Peninsula

ABSTRACT

The discovery of a partial cranium at the site of Aroeira (Portugal) dating to 389–436 ka augments the current sample of Middle Pleistocene European crania and makes this specimen penecontemporaneous with the fossils from the geographically close Atapuerca Sima de los Huesos (SH) and Arago sites. A recent study of the cranium documented a unique combination of primitive and derived features. The Aroeira 3 cranium preserves the right temporal bone, including the petrosal portion. Virtual reconstruction of the bony labyrinth from μ CT scans provides an opportunity to examine its morphology. A series of standard linear and angular measures of the semicircular canals and cochlea in Aroeira 3 were compared with other fossil hominins and recent humans. Our analysis has revealed the absence of derived Neandertal features in Aroeira 3. In particular, the specimen lacks both the derived canal proportions and the low position of the posterior canal, two of the most diagnostic features of the Neandertal bony labyrinth, and Aroeira 3 is more primitive in these features than the Atapuerca (SH) sample. One potentially derived feature (low shape index of the cochlear basal turn) is shared between Aroeira 3 and the Atapuerca (SH) hominins, but is absent in Neandertals. The results of our study provide new insights into Middle Pleistocene population dynamics close to the origin of the Neandertal clade. In particular, the contrasting inner ear morphology between Aroeira 3 and the Atapuerca (SH) hominins suggests a degree of demographic isolation, despite the close geographic proximity and similar age of these two sites.

© 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The European Middle Pleistocene is one of the most contentious periods in paleoanthropology, especially in terms of the evolutionary relationships between the fossils found in Africa and Europe. This situation is partly due to the fact that the Middle Pleistocene hominin record has long suffered from poor chronological control for key specimens, and the contrasting morphologies

observed in these fossils have clouded our understanding of the evolutionary process during this period.

Some authors prefer to group some European Middle Pleistocene fossils (e.g., Petralona, Mauer, Arago) with those from Africa (e.g., Kabwe, Bodo) into a single widespread, variable species, most often referred to as *Homo heidelbergensis* (Rightmire, 2008; Tattersall, 2011; Stringer, 2012). Focusing on the European fossil record, the recent analysis of the large sample of fossils from the Atapuerca (SH) site has revealed the presence of two main groups of fossils in the European Middle Pleistocene (Arsuaga et al., 2014).

On the one hand, there is a series of fossils, including Mauer, Arago, Ceprano and Mala Balanica, that lack clear Neandertal

* Corresponding author.

E-mail address: mercedes.conde@edu.uah.es (M. Conde-Valverde).

derived traits (Roksandic et al., 2011; de Lumley, 2015; Manzi, 2016), and which could reasonably be included in *H. heidelbergensis*. On the other hand, there is a series of fossils such as those from the sites of Atapuerca (SH), Swanscombe, Steinheim and Reilingen that show some clearly derived Neandertal features in their anatomy (Dean et al., 1998; Stringer and Hublin, 1999; Arsuaga et al., 2014) and, in the case of the Atapuerca (SH) hominins, in their nuclear DNA (Meyer et al., 2016). This anatomical and genetic evidence indicates that this latter group belongs to the same clade as the Neandertals of the Late Pleistocene.

Nevertheless, the full suite of Neandertal features only emerges towards the end of the Middle Pleistocene, perhaps around 200 ka (Hublin, 2009). The Atapuerca (SH) hypodigm, and by extension these other European Middle Pleistocene specimens, is sufficiently different from the Late Pleistocene Neandertals to be separated at least as different paleodemes (Martínez and Arsuaga, 1997; Tattersall, 2011; Arsuaga et al., 2014). Whether this difference is on the specific or subspecific level is currently an open question (Arsuaga et al., 2014). Regardless of the precise taxonomic allocation of these fossils, the existence of these two morphological groupings in the European Middle Pleistocene, one with a more primitive morphology and one with more clear affinities with the Neandertals, is recognized by many researchers (Tattersall, 2011; Stringer, 2012; Arsuaga et al., 2014; Manzi, 2016).

In this context, the recent discovery of a partial cranium from the Middle Pleistocene site of the Gruta da Aroeira (Portugal) is particularly relevant since it augments the still small non-SH European Middle Pleistocene sample (Daura et al., 2017). The Gruta da Aroeira is one of a series of Pleistocene archaeological and paleontological sites located in the Almonda karst system (Torres Novas). The Aroeira site was previously excavated between 1997 and 2002 and was designated as “Galerias Pesadas” (Marks et al., 2002a,b), while the more recent phase of fieldwork was resumed in 2013. The Aroeira site has yielded abundant archaeological materials, including Acheulean handaxes and three human fossils (Aroeira 1–3). Aroeira 1 and 2 are represented by isolated teeth (Trinkaus et al., 2003), while Aroeira 3 is a partial cranium (Daura et al., 2017). Three stratigraphic units have been identified at the Aroeira site, and the cranium was found in Unit 2 encased in very hard breccia. In addition, several hundred stone tools were recovered from this same unit (Daura et al., 2018), along with fragmentary and some burnt faunal remains. The age of the cranium was estimated relying on several radiometric dating techniques and likely falls between 389 and 436 ka, making Aroeira 3 one of the best dated crania from the European Middle Pleistocene and approximately contemporaneous with the Atapuerca (SH) sample (Daura et al., 2017).

In a recent study of the Aroeira 3 cranium, Daura et al. (2017) showed that it presents a unique combination of primitive and derived features among European Middle Pleistocene fossils. Based on the morphology of the glabellar and mastoid regions, as well as the presence of a well-developed postglenoid process, these authors concluded that Aroeira 3 was similar to the fossils from the Atapuerca (SH) site, Bilzingsleben and Steinheim. On the other hand, Daura et al. (2017) also indicated that the current evidence from the European Middle Pleistocene fossil hominin record is difficult to reconcile with a linear evolutionary model, and they suggested the existence of complex population dynamics, including population replacement, isolation and hybridization.

Although the Aroeira 3 cranium is incomplete, the right temporal bone, including the petrosal portion, is intact, providing the opportunity to examine its bony labyrinth morphology. Variation in bony labyrinth morphology among modern human populations has recently been shown to reflect population history below the species level (Ponce de León et al., 2018). In fossil hominins, the bony

labyrinth has been shown to contain phylogenetic information, and species-specific differences have been reported previously (Spoor, 1993; Spoor et al., 2003). In particular, Neandertals show several derived features in the bony labyrinth, including the relative canal proportions, a low position of the posterior canal, and distinct angular relationships of the lateral canal with the surrounding petrosal bone elements. While this suite of features occurs at high frequencies in Neandertals, some of the individual features can occasionally be found in other groups as well. In particular, fossils from two sites in China (Xujiayao and Xuchang) resemble Neandertals in the low position of the posterior canal and the canal proportions (Wu et al., 2014; Li et al., 2017). In the case of Xuchang, the additional presence of a suprainiac fossa in the occipital bone led Li et al. (2017) to suggest some degree of gene flow from Neandertal populations.

A recent study of the bony labyrinth in the Atapuerca (SH) hominins has provided insights into the emergence of these derived features during the course of evolution of the Neandertal clade (Quam et al., 2016). The Atapuerca (SH) hominins already show the derived canal proportions of Neandertals (Quam et al., 2016). While a few individuals do show a low placement of the posterior canal, most of the sample does not, differing from Neandertals in this regard. In addition, the Atapuerca (SH) hominins show a low shape index of the cochlear basal turn, due to a shortened cochlear height, and this may represent a derived feature in this sample. Limited data for other non-SH European Middle Pleistocene specimens suggest that these individuals largely show the derived canal proportions and lack a low placed posterior canal (except for Reilingen; Spoor et al., 2003; Quam et al., 2016). Thus, changes in the canal proportions apparently preceded the appearance of the low placement of the posterior canal in Neandertal evolution. Given their close geographic proximity and similar chronology, comparison of the Aroeira 3 and Atapuerca (SH) bony labyrinth may provide insights into hominin evolution at or near the origin of the Neandertal clade.

2. Materials and methods

2.1. Comparative samples

The bony labyrinth in Aroeira 3 is compared with a large sample of Pleistocene and recent humans (Table 1). Comparison with the Atapuerca SH sample is of particular interest, given the close similarity in chronology and geographic location between the SH site and Aroeira. Several additional European Middle Pleistocene individuals, as well as a sample of Neandertals, help to elucidate the phylogenetic affinities of Aroeira 3. In addition, the limited data for Early and Middle Pleistocene individuals from Africa and Asia are also included to provide information on earlier members of the genus *Homo*. Some authors prefer to separate these African and Asian specimens into two distinct species (*Homo ergaster*, in the case of Africa, and *Homo erectus*, in the case of Asia; Wood, 1991; Tattersall, 2007), while others prefer to recognize all these fossils as representing a single geographically widespread species (*H. erectus*; Rightmire, 1990; Antón, 2003). We have grouped these fossils together into a single sample of *H. ergaster/H. erectus*, since previous studies have suggested that a broadly similar bony labyrinth morphology, interpreted as reflecting the primitive condition for the genus *Homo*, characterizes all of these fossils (Spoor et al., 2003; Gilbert et al., 2008; Quam et al., 2016). Two sites in China, Xujiayao and Xuchang, have yielded fossils whose taxonomic affinities are currently unclear, but for which data on the bony labyrinth are available (Wu et al., 2014; Li et al., 2017). Finally, samples of fossil and recent *Homo sapiens* were also included in the comparative analyses.

Table 1
Fossil and recent hominin samples used in the present study.

Sample	n	Specimen	Source
<i>H. erectus/H. ergaster</i>	7	Swartkrans (SK 847), Olduvai Gorge (OH 9), Sangiran 2, 4, Daka, ^a Lantian, Hexian	Spoor (1993), Gilbert et al. (2008), Wu et al. (2014)
Atapuerca (SH)	14	Cranium 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 17, AT-1907	Quam et al. (2016)
Middle Pleistocene Europe Neandertals	4	Abri Suard, Reilingen, Steinheim, Biache-Saint-Vaast 2	Spoor et al. (2003), Guipert et al. (2011)
	27	Arcy-sur-Cure, Dederiyeh, Gibraltar 1, 2, La Chapelle, La Ferrassie 1, 2,3, 8, La Quina 5, H27, Le Moustier 1, Pech de l'Azé, Petit Puymoyen 5, Spy 1, 2, Tabun 1, Obi-Rakhmat (OR-1) Krapina 38.1, 38.12, 38.13, 39.1, 39.4, 39.8, 39.13, 39.18, 39.20	Hublin et al. (1996), Spoor et al. (2003), Glantz et al. (2008), Hill et al. (2014), Gómez-Olivencia et al. (2015)
Xujiayao	1	Xujiayao 15	Wu et al. (2014)
Xuchang	2	Xuchang 1, 2	Li et al. (2017)
Fossil <i>H. sapiens</i>	11	Liujiang 1, Qafzeh 6, Skhul 5, Pester a cu Oase 2, Pester a Muierii, Nazlet Khater 2, Abri Pataud 1, Abri Pataud 3, Cro Magnon 1, Laugerie Basse 1, Lagar Velho, Cioclovina	Spoor et al. (2002, 2003), Bouchneb and Crevecoeur (2009), Ponce de Leon and Zollikofer (2010, 2013), Wu et al. (2014), Uhl et al. (2016)
Recent <i>H. sapiens</i>	26	Cementerio San José (n = 7), Sepulveda (n = 8), AMNH (n = 4), NESPOS (n = 7)	Quam et al. (2016)
Aroeira	1	Aroeira 3	Present study

Abbreviations: AMNH = American Museum of Natural History; NESPOS = Neanderthal Studies Professional Online Service.

^a Daka measurements refer to the high resolution data set in Gilbert et al. (2008).

2.2. Measurement protocol

We followed previously established protocols for the bony labyrinth measurements (Spoor, 1993; Spoor et al., 2003). A series of linear distances, angular relationships and indices (Fig. 1) were measured and calculated from a microCT scan of Aroeira 3. Measurements were taken with Mimics® v.17 (Materialise, Leuven,

Belgium), which allows for simultaneous 2D views of the individual CT scans in the sagittal, coronal and transverse planes, as well as the resulting 3D model. The diameters of the canals and cochlear basal turn were taken at the midpoint of the lumen and used to calculate the corresponding radii and shape indices and canal proportions. The angular measures were taken relative to the plane of the lateral canal and projected onto the sagittal plane. Finally, the sagittal

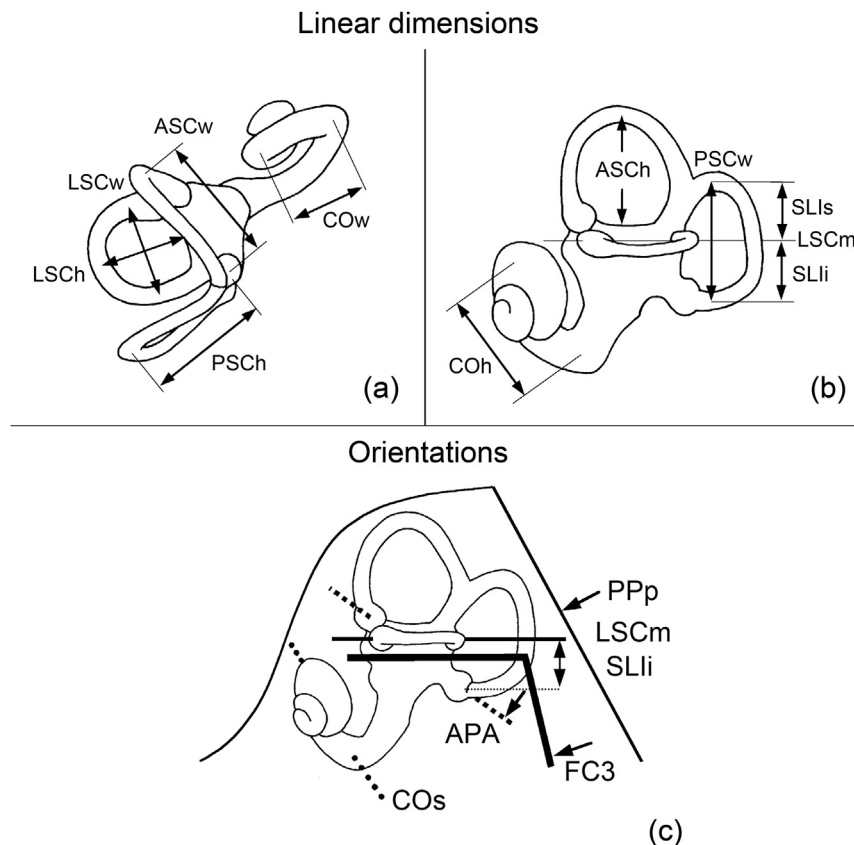


Figure 1. Superior (a) and lateral (b) aspects of a left human labyrinth, and lateral aspect (c) with the petrosal contour included showing the measurements and orientations used in the study. Abbreviations: APA = ampullar line; ASCh = height of the anterior semicircular canal; ASCw = width of the anterior semicircular canal; COh = height of the basal turn of the cochlea; COs = basal turn of the cochlea in the sagittal plane; COw = width of the basal turn of the cochlea; FC3 = third part of the facial canal in the sagittal plane; LSCh = height of the lateral semicircular canal; LSCm = arc of the lateral semicircular canal at its greatest width in the sagittal plane; LSCw = width of the lateral semicircular canal; Ppp = posterior petrosal surface in the sagittal plane at the level of the common crus; PSCh = height of the posterior semicircular canal; PSCw = width of the posterior semicircular canal; SLi = sagittal labyrinthine index, calculated from the width of the posterior canal above (SLIs) and below (SLli) the plane of the lateral canal. Definitions of the measurements and orientations are in Spoor et al. (2003). Figure modified from Spoor et al. (2003).

labyrinthine index (SLI) was calculated to quantify the position of the posterior canal relative to the plane of the lateral canal.

2.3. Statistical analysis

In addition to descriptive statistics for all of the metric variables, principal components analysis (PCA) and discriminant function analysis (DFA) were carried out using the Statistica v.10 software package (StatSoft, 2010). Since the radii of the three canals and cochlear basal turn are direct measures of size, the geometric mean of these four variables was calculated. We found no statistical correlation ($p < 0.05$) between the geometric mean and any of the remaining variables, indicating no allometric effects. Thus, the radii of the canals and cochlea were omitted from the PCA, and only those variables that reflect the shape and spatial relationships of the semicircular canals and cochlea were included: shape indices of the canals (ASC h/w, PSC h/w, LSC h/w) and cochlea (CO h/w), the sagittal labyrinthine index (SLI), the proportion of each canal (ASC% R, PSC%R, LSC%R) and the angular measures (LSCm < APA, LSCm < FC3, LSCm < Ppp, Cos < LSCm). The PCA was carried out on the correlation matrix of the included variables. The PCA was performed on a subset of the entire sample due to missing data in the literature.

The DFA was performed using cross-validation and including the same variables as the PCA (i.e., radii of the canals and cochlea were omitted) to statistically identify the most likely group membership for the Aroeira 3 specimen. DFA was carried out on the *H. ergaster/H. erectus*, Atapuerca (SH), Neandertals and recent *H. sapiens* samples. Aroeira 3, along with the non-SH European Middle Pleistocene specimens, fossil *H. sapiens* and Xujiayao 15 were not included in the calculation of the DFA. Rather, these specimens were treated as ‘unknown’ individuals, whose group membership was predicted based on the discriminant function and assuming that these unknown cases belong to one of the groups defined a priori. The DFA assumed equal prior probabilities of group membership since the differences in sample size are not reflective of an underlying difference in population size (Kachigan, 1991).

2.4. CT scanning

MicroCT scanning of the Aroeira 3 temporal bone was carried out at the Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) in Burgos, Spain using a GE Phoenix v/tome/x

microCT scanner. A total of 601 slices were obtained as a 2024×2024 matrix and 8 bit gray-scale and saved in TIFF format. Scanning parameters were the following: isometric voxel size = 0.039 mm, field of view (FOV) = 78.92 mm, voltage = 130 kV, and current = 500 μ A. Virtual reconstruction of the bony labyrinth was made using the Mimics[®] software program. For those areas of the bony labyrinth that were free from matrix, we performed a semiautomatic segmentation relying on the half maximum height (HMH) thresholding protocol. The limit between bone and air was calculated as the mean of the maximum and minimum gray scale values along a profile line that crosses the bone and air boundary. Manual segmentation was necessary in those areas where the fossil was filled with sediment and semiautomatic procedures could not be applied.

3. Results

3.1. Semicircular canals

The virtual reconstruction of Aroeira 3 (Fig. 2; Supplementary Online Material (SOM) File S1) shows the size and orientations of the semicircular canals and cochlea. In both absolute (ASC-R) and relative (ASC%R) size, the anterior canal in Aroeira 3 falls within one SD of the mean in most of the comparative samples, except for the SH hominins (Table 2). While the absolute size of the anterior canal in Aroeira 3 falls towards the very upper end of the variation in the Atapuerca (SH) hominins and other European Middle Pleistocene specimens, the relative size of the canal is very similar to the means in these samples (Fig. 3). The low value for the shape index (ASC h/w) in Aroeira 3 falls within the range of variation in only the fossil *H. sapiens* and *H. ergaster/H. erectus* samples, and is mainly attributable to Aroeira 3 having a wider canal.

The absolute (PSC-R) and relative (PSC%R) sizes of the posterior canal in Aroeira 3 fall outside the range of variation in the Atapuerca (SH) hominins and other European Middle Pleistocene specimens, but are within one SD of the mean in the remaining comparative samples (Table 2; Fig. 3). The shape index (PSC h/w) is within one SD of the means in all the comparative samples but falls closest to the Atapuerca (SH) and Neandertal sample means.

The absolute size (LSC-R) of the lateral canal is within one SD of the means in all of the comparative groups, but the relative size (LSC%R) in Aroeira 3 is at the lower end of the Neandertal and Atapuerca (SH) ranges of variation and outside the values in other

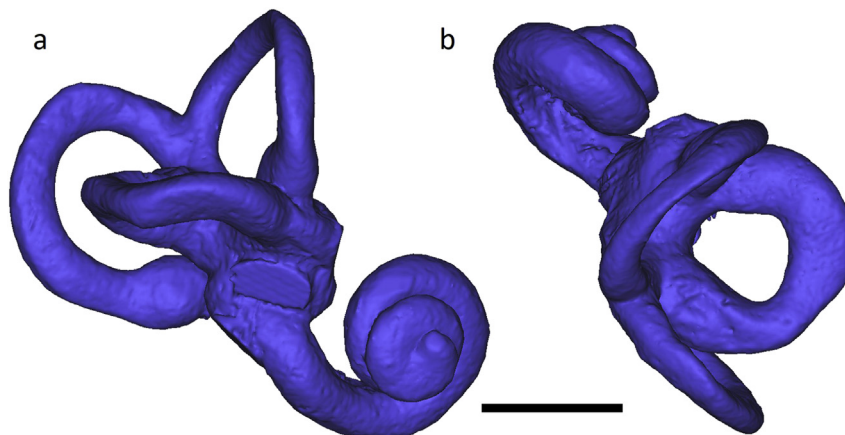


Figure 2. Lateral (a) and superior (b) views of the 3D virtual reconstruction of the Aroeira 3 bony labyrinth. The lateral view is aligned according to the plane of the lateral semicircular canal, while the superior view is aligned perpendicular to the plane of the lateral semicircular canal. Scale bar = 5 mm.

Table 2
Size and shape of the semicircular canals and sagittal labyrinthine index (SLI) in the comparative sample and Aroeira 3.

	Radii of curvature (mm)			Relative size (%)			Shape indices			SLI
	ASC-R			PSC-R			LSC-R			
	ASC-R	PSC-R	LSC-R	ASC%	PSC%	LSC%	ASC h/w	PSC h/w	LSC h/w	
Aroeira 3	3.2	3	2.5	36.5	34.6	28.9	79.7	98.2	92.7	47.0
<i>H. ergaster/H. erectus</i> mean ± SD	3.1 ± 0.2	2.9 ± 0.3	2.3 ± 0.3	37.4 ± 0.9	34.9 ± 2.1	27.8 ± 2.6	85.3 ± 11.5	104.9 ± 7.6	83.1 ± 10.6	49.2 ± 6.7
<i>H. ergaster/H. erectus</i> range (n)	2.8–3.5 (7)	2.5–3.3 (7)	2.0–2.9 (7)	36.5–39.2 (7)	32.5–38.8 (7)	23.5–30.6 (7)	69.7–104.9 (7)	95.4–114.6 (7)	62.5–92.6 (7)	41.4–61.0 (7)
Middle Pleistocene Europe mean ± SD	3.0 ± 0.1	2.7 ± 0.0	2.5 ± 0.1	36.3 ± 0.7	33.3 ± 1.0	30.4 ± 0.9	94.3 ± 3.3	110.9 ± 15.2	89.8 ± 5.7	50.3 ± 10.0
Middle Pleistocene Europe range (n)	2.8–3.1 (4)	2.7–2.7 (4)	2.3–2.6 (4)	35.4–36.9 (4)	32.1–34.2 (4)	29.1–31.0 (4)	90.0–98.0 (4)	96.0–132.0 (4)	84.0–97.1 (4)	40.0–60.0 (3)
Atapuerca (SH) mean ± SD	2.9 ± 0.2	2.6 ± 0.1	2.5 ± 0.2	36.4 ± 1.1	32.9 ± 0.8	30.7 ± 1.1	96.1 ± 5.6	100.9 ± 6.0	95.9 ± 6.3	49.2 ± 7.1
Atapuerca (SH) range (n)	2.7–3.3 (14)	2.4–2.9 (14)	2.3–2.7 (14)	34.3–38.0 (14)	31.5–34.3 (14)	28.9–32.8 (14)	87.2–107.2 (14)	88.4–111.0 (14)	85.0–105.7 (14)	36.1–60.9 (14)
Neandertals mean ± SD	3.0 ± 0.2	2.8 ± 0.2	2.6 ± 0.2	35.9 ± 1.3	33.7 ± 1.6	30.4 ± 1.3	92.7 ± 5.6	101.9 ± 7.8	92.0 ± 5.8	63.4 ± 5.7
Neandertals range (n)	2.7–3.4 (26)	2.2–3.4 (25)	2.3–2.9 (26)	33.8–39.0 (25)	28.6–35.8 (25)	28.0–32.5 (25)	84.0–103.0 (25)	87.0–115.0 (24)	83.0–105.0 (25)	53.0–76.0 (25)
Fossil <i>H. sapiens</i> mean ± SD	3.3 ± 0.2	3.0 ± 0.3	2.5 ± 0.2	37.5 ± 1.2	33.7 ± 1.7	28.9 ± 1.3	86.3 ± 8.8	103.4 ± 10.9	91.7 ± 6.1	45.7 ± 7.5
Fossil <i>H. sapiens</i> range (n)	3.0–3.6 (11)	2.5–3.3 (10)	2.2–2.8 (11)	36.0–39.5 (10)	30.6–35.9 (10)	27.2–31.8 (10)	72.0–98.4 (9)	88.0–118.0 (9)	82.0–104.3 (10)	33.0–55.1 (11)
Recent <i>H. sapiens</i> mean ± SD	3.1 ± 0.2	3.1 ± 0.3	2.3 ± 0.2	36.5 ± 1.2	36.3 ± 1.3	27.2 ± 1.6	89.2 ± 5.0	103.2 ± 5.9	93.8 ± 8.0	50.6 ± 5.4
Recent <i>H. sapiens</i> range (n)	2.5–3.6 (26)	2.4–3.6 (26)	1.9–2.7 (26)	34.2–39.0 (26)	33.5–38.6 (26)	25.0–30.5 (26)	80.3–97.3 (26)	92.4–116.3 (26)	78.1–108.0 (26)	38.9–61.1 (26)

Measurement abbreviations as in Figure 1.

European Middle Pleistocene specimens (Table 2; Fig. 3). Thus, Aroeira 3 does not show the relative enlargement of the lateral canal seen in specimens from the Neandertal clade (Spoor et al., 2003; Quam et al., 2016). The shape index of the lateral canal (LSC h/w) in Aroeira 3 is within one SD of the mean in most of the comparative samples, but falls just outside the range of variation in the *H. ergaster/H. erectus* sample. Interestingly, this is the only variable that was found to show a statistical difference between the *H. ergaster/H. erectus* sample and recent *H. sapiens* (Quam et al., 2016), and Aroeira 3 resembles recent humans in this feature.

Considering the relative proportions of all three canals (Fig. 3), all of the samples are characterized by a predominance of the anterior canal, followed by the posterior canal, with the lateral canal being the relatively smallest (Table 2). Some variability is present in individual specimens, with Xuchang 2, two Neandertals and 38.5% of the modern human sample showing a relatively larger posterior canal compared with the anterior. Neandertals are characterized by a relatively smaller posterior canal and relatively larger lateral canal when compared with *H. sapiens*, a condition also present in the Atapuerca (SH) hominins. Indeed, the relative sizes of the posterior and lateral canals in both the Atapuerca (SH) sample and Neandertals have been shown to be significantly different from *H. ergaster/H. erectus* and recent humans (Quam et al., 2016). These apparently derived canal proportions seen in Neandertals are also found in other European Middle Pleistocene fossils and the Chinese specimen Xujiayao 15. The canal proportions in Aroeira 3 are most similar to those in the *H. ergaster/H. erectus* sample as well as fossil *H. sapiens* (Fig. 3), indicating that this individual does not show the derived canal proportions seen in European specimens of the Neandertal clade.

3.2. Relative position of the posterior canal

The value for the sagittal labyrinthine index (SLI) in Aroeira 3 (47.0) falls within one SD of the mean in all of the comparative samples, except for Neandertals (Table 2). Previously, the SLI in Neandertals has been shown to differ statistically from the *H. ergaster/H. erectus*, Atapuerca (SH) and recent *H. sapiens* samples (Quam et al., 2016). The SLI in Aroeira 3 falls outside of the Neandertal range of variation (Fig. 4), indicating that the posterior canal in Aroeira 3 is not located in a low position relative to the lateral canal plane. The value in Aroeira 3 is, however, very close to that predicted (47.9) based on the size of its posterior canal (Spoor et al., 2003).

3.3. Basal turn of the cochlea

The radius of the cochlear basal turn (CO-R) in Aroeira 3 is within one SD of the mean values in all of the comparative samples (Table 3), which do not differ statistically from one another (Quam et al., 2016). In contrast, the shape index of the cochlear basal turn (CO h/w) is very low in Aroeira 3, falling outside the lower limit of the range of variation in all of the fossil comparative samples, except the Atapuerca (SH) hominins (Table 3, Fig. 4). Aroeira 3 is close to the Atapuerca (SH) mean, which has been shown to be significantly different from that of the Neandertals (Quam et al., 2016), and a low value appears to be a derived feature in the Atapuerca (SH) cochlea. Nevertheless, several fossil and recent individuals fall within the Atapuerca (SH) range of variation. Among other European Middle Pleistocene specimens, a low value is also seen in Reilingen, but among the recent *H. sapiens*, only a single individual shows a value smaller than in Aroeira 3.

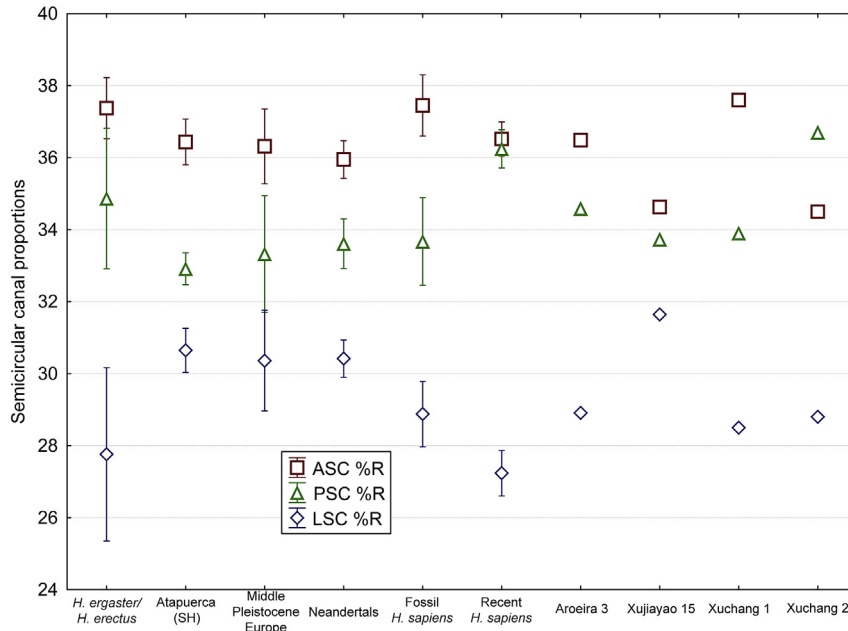


Figure 3. Box and whisker plot showing the relative proportions of the semicircular canals in Aroeira 3 compared with fossil and recent members of the genus *Homo*. Abbreviations: ASC%R = relative size of the anterior semicircular canal; LSC%R = relative size of the lateral semicircular canal; PSC%R = relative size of the posterior semicircular canal.

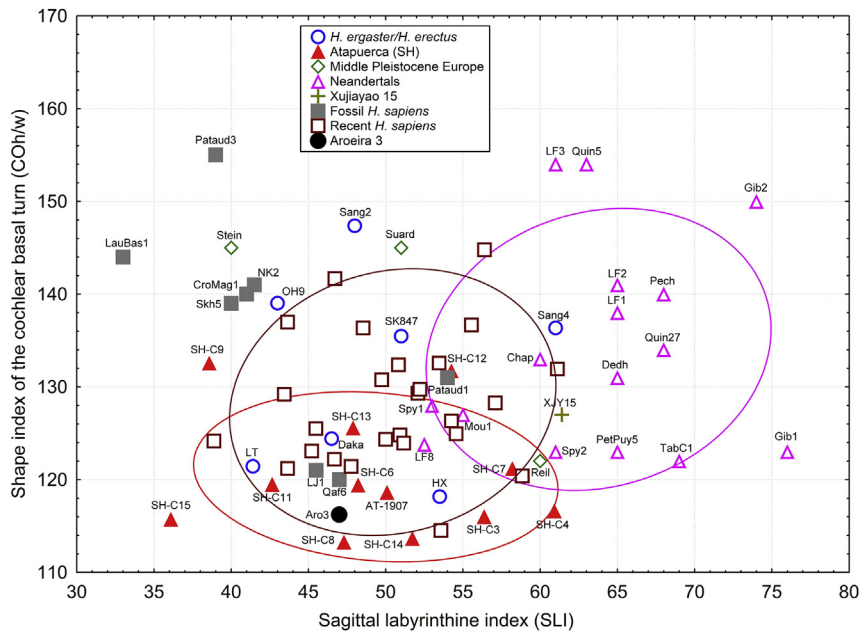


Figure 4. Scatterplot of the shape index of the cochlear basal turn (CO h/w) vs. the sagittal labyrinthine index (SLI). The 95% confidence ellipses are shown for recent *H. sapiens*, Neandertals and the Atapuerca (SH) sample and the individuals fossil specimens included in the analysis are labeled.

3.4. Angular measurements

The inclination of the ampullar line (LSCm < APA) in Aroeira 3 is within one SD of the mean in all of the comparative samples, except the Neandertals, which show considerably higher values, reflecting a more steeply inclined ampullar line (Table 4). The angle formed between the third part of the facial canal and the plane of the lateral canal (LSCm < FC3) in Aroeira 3 falls outside the lower limit of the range of variation in Neandertals and non-SH European Middle Pleistocene specimens (Table 4). While Aroeira 3 is just within the Atapuerca (SH) range of variation, it is within one SD of the fossil

and recent *H. sapiens* means. A previous study found these two angles in Neandertals to differ significantly from *H. ergaster/H. erectus*, Atapuerca (SH) and recent humans (Quam et al., 2016). The angle formed between the posterior surface of the petrous pyramid and the lateral canal (LSCm < PpP) in Aroeira falls within one SD from the means in all the comparative samples (Table 4). Higher values for these three angles are associated with a low position of the posterior canal (i.e., high SLI; Spoor et al., 2003). Finally, the angle of the cochlear basal turn (Cos < LSCm) is very high in Aroeira 3, falling within the upper limit of the range of variation in only *H. ergaster/H. erectus* and Neandertals (Table 4).

Table 3
Size and shape of the cochlear basal turn in comparative sample and Aroeira 3.

	CO-R	CO h/w
Aroeira 3	2.3	116.2
<i>H. ergaster/H. erectus</i> mean ± SD	2.3 ± 0.3	131.8 ± 10.6
<i>H. ergaster/H. erectus</i> range (n)	1.8–2.6 (7)	118.2–147.4 (7)
Middle Pleistocene Europe mean ± SD	2.2 ± 0.1	137.3 ± 13.3
Middle Pleistocene Europe range (n)	2.1–2.3 (3)	122.0–145.0 (3)
Atapuerca (SH) mean ± SD	2.2 ± 0.1	120.3 ± 6.5
Atapuerca (SH) range (n)	2.1–2.5 (12)	113.3–132.6 (12)
Neandertals mean ± SD	2.3 ± 0.2	134.7 ± 11.2
Neandertals range (n)	2.0–2.5 (15)	122.0–154.0 (15)
Fossil <i>H. sapiens</i> mean ± SD	2.4 ± 0.2	136.4 ± 11.8
Fossil <i>H. sapiens</i> range (n)	2.2–2.7 (8)	120.0–155.0 (8)
Recent <i>H. sapiens</i> mean ± SD	2.3 ± 0.2	128.4 ± 7
Recent <i>H. sapiens</i> range (n)	2.0–2.6 (26)	114.5–144.8 (26)

Measurement abbreviations as in Figure 1.

Table 4
Angular measures of the lateral canal in comparative sample and Aroeira 3.

	Angles (degrees)			
	LSCm < APA	LSCm < FC3	LSCm < PpP	Cos < LSCm
Aroeira 3	37.6	71.4	64.5	67.7
<i>H. ergaster/H. erectus</i> mean ± SD	36.7 ± 5.1	74.7 ± 3.1	64.7 ± 7.3	57.0 ± 7.3
<i>H. ergaster/H. erectus</i> range (n)	32.1–45.0 (6)	71.0–78.0 (6)	56.0–73.0 (6)	48.9–68.0 (6)
Middle Pleistocene Europe mean ± SD	37.1 ± 3.9	83.7 ± 9.1	61.7 ± 6.8	48.2 ± 5.6
Middle Pleistocene Europe range (n)	33.0–40.0 (3)	74.0–92.0 (3)	54.0–67.0 (3)	43.0–54.0 (3)
Atapuerca (SH) mean ± SD	35.4 ± 4.6	77.2 ± 6.8	63.7 ± 4.3	53.4 ± 7.6
Atapuerca (SH) range (n)	28.2–42.0 (12)	68.0–90.0 (13)	59.0–71.0 (10)	36.6–61.4 (12)
Neandertals mean ± SD	46.7 ± 4.7	91.1 ± 8.4	69.0 ± 6.7	58.7 ± 6.3
Neandertals range (n)	40.0–53.0 (15)	81.0–104.0 (9)	61.0–82.0 (10)	46.0–68.0 (15)
Fossil <i>H. sapiens</i> mean ± SD	34.5 ± 4.3	77.1 ± 8.4	60.3 ± 10.5	56.9 ± 2.9
Fossil <i>H. sapiens</i> range (n)	29.0–42.0 (7)	63.5–86.0 (6)	51.0–80.0 (7)	52.0–60.0 (7)
Recent <i>H. sapiens</i> mean ± SD	36.3 ± 4.0	70.7 ± 6.7	59.4 ± 6.5	55.9 ± 5.5
Recent <i>H. sapiens</i> range (n)	29.1–42.6 (26)	58.7–83.3 (26)	44.8–69.9 (25)	41.2–65.6 (26)

Measurement abbreviations as in Figure 1.

Table 5
Results of the principal components analysis based on the correlation matrix of bony labyrinth variables that reflect the shape and spatial relationships of the semicircular canals and cochlea.

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
% total variance	28.4	16.7	12.6	10.6	9.4
Eigenvalue	3.41	2.00	1.51	1.27	1.13
ASC h/w	-0.481542	0.440856	0.572088	0.201549	0.030245
PSC h/w	-0.032134	0.027810	0.562913	-0.520423	-0.112149
LSC h/w	-0.076625	0.508065	0.664643	0.147307	-0.053889
CO h/w	0.044469	-0.233804	0.092889	-0.712067	-0.295331
SLI	-0.810384	-0.324910	0.180250	0.114298	0.009780
ASC%R	0.377727	-0.036779	0.095610	0.407157	-0.792404
PSC%R	0.432630	-0.707525	0.340929	-0.073637	0.288522
LSC%R	-0.597915	0.633553	-0.351332	-0.177782	0.220108
LSCm < PpP	-0.635520	-0.162961	-0.278061	-0.044889	-0.462351
LSCm < FC3	-0.808651	-0.034451	-0.101930	-0.200889	-0.178689
LSCm < APA	-0.751969	-0.454455	0.204995	0.023454	0.056127
COs < LSCm	-0.449476	-0.500247	0.027196	0.413073	0.138249

Measurement abbreviations as in Figure 1.

3.5. Principal components analysis

A PCA was carried out based on the shape indices of the canals and cochlea, the sagittal labyrinthine index, the proportion of each canal and the angular measures. The first five principal components showed eigenvalues >1.0, indicating they explain more variation than any single variable in isolation, and together explain a total of 77.7% of the variance (Table 5). The first two principal components capture 45.1% of the variance and reflect the main taxonomic differences between samples.

The first principal component (PC1) explains 28.4% of the variance, with the SLI and three of the angular measures (LSCm < PpP, LSCm < FC3, LSCm < APA) showing the strongest (negative) correlations with PC1 (Table 5). Thus, individuals with lower values along PC1 tend to have a low placement of the posterior canal and higher angles between the lateral canal plane and other structures (Fig. 5). There is a good separation along PC1 between Neandertals, which cluster towards lower values, and modern humans, which show higher values. The Atapuerca (SH) sample falls somewhat in-between these two groups. Aroeira 3 falls outside the Neandertal and Atapuerca (SH) confidence ellipses, and clearly within the modern human range of variation along PC1.

The second principal component (PC2) explains 16.7% of the variance, and the proportions of the posterior and lateral canals show the strongest negative and positive correlations, respectively,

with PC2 (Table 5). Thus, individuals with high values along PC2 tend to show larger lateral canals and smaller posterior canals (Fig. 5). Along PC2, the Neandertals and modern humans show considerable overlap, while the Atapuerca (SH) sample shows higher values. The similar distribution of Neandertals and modern humans along PC2 cannot be explained only by the two variables showing the strongest correlations, since the Neandertals should fall towards higher values than modern humans given the differences in the canal proportions between these two groups. Nevertheless, their position along PC2 is also clearly influenced by the SLI

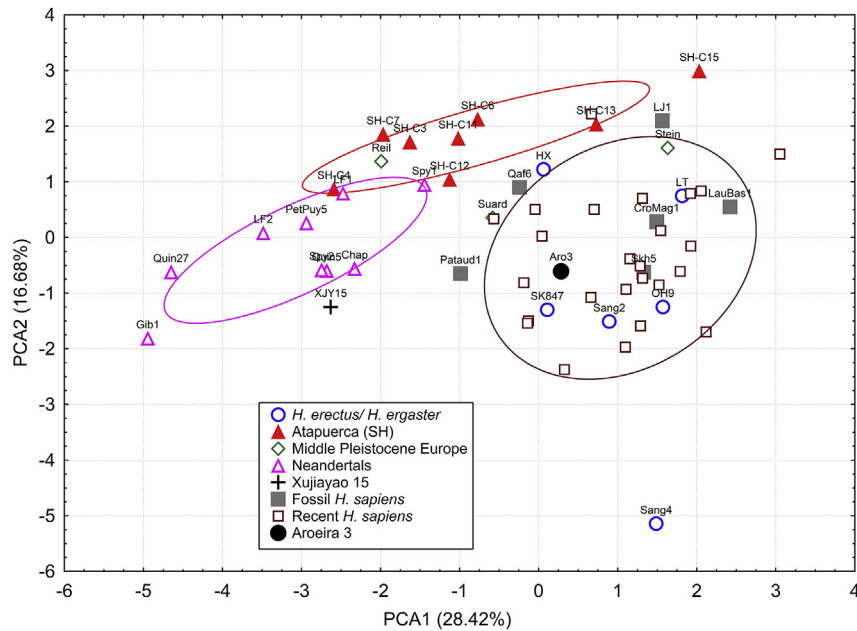


Figure 5. Results of the principal components analysis based on the correlation matrix of bony labyrinth variables that reflect the shape and spatial relationships of the semicircular canals and cochlea. The first two principal components (PC2 vs. PC1) are shown, as well as the 95% confidence ellipses for recent *H. sapiens*, Neandertals and the Atapuerca (SH) sample. The individual fossil specimens included in the analysis are labeled. Aroeira 3 clearly falls within the recent *H. sapiens* range of variation and outside of the Neandertal and Atapuerca (SH) confidence ellipses. Note also that nearly all the *H. ergaster/H. erectus* individuals fall within the recent *H. sapiens* confidence ellipse, suggesting the recent human bony labyrinth is largely primitive for the genus *Homo*.

and LSCm < APA, whose negative correlations with PC2, while lower (Table 5), compensate for the higher values of the Neandertals in the previous two variables, pushing them towards lower values along PC2. The elevated position of the Atapuerca (SH) individuals can be explained because they have similar canal proportions as the Neandertals, but unlike the Neandertals, they do not have high values in the SLI or the LSCm < APA. The position of Aroeira 3 along PC2 is within the range of variation of modern humans and Neandertals and outside the Atapuerca (SH) range of variation.

The remaining three principal components (PC3–PC5) explain an additional 32.6% of the variance (Table 5), but there is considerable overlap between all of the groups along all three PCs (SOM Figs. S1–S3).

The *H. ergaster/H. erectus* specimens, as well as the fossil specimens of *H. sapiens*, generally fall within, or very close to, the recent human 95% confidence ellipse, with the sole exception of Sangiran 4 (Fig. 5). This is also the case for two of the non-SH European Middle Pleistocene specimens (Steinheim and Abri Suard), while the third specimen (Reilingen) falls within the Atapuerca (SH) hominin confidence ellipse. Xujia Yao 15 falls very close to the Neandertal confidence ellipse, reflecting the Neandertal-like bony labyrinth morphology previously reported in this specimen (Wu et al., 2014). In sum, the results of the PCA separate the Neandertals, Atapuerca (SH) hominins and modern humans and clearly show that Aroeira 3 is included within the range of variation of modern humans.

3.6. Discriminant function analysis

DFA was carried out based on the same variables as the PCA (i.e., the shape indices of the canals and cochlea, the sagittal labyrinthine index, the proportion of each canal and the angular measures). Overall, the DFA correctly classified 87.5% of the individuals to their group (Table 6). All of the Atapuerca (SH) individuals (100%)

were correctly classified, followed by the recent *H. sapiens* (88%), *H. ergaster/H. erectus* (83.3%) and the Neandertals (77.8%). The posterior probabilities for the correctly classified individuals were generally high (>90%), although the probabilities range as low as 50.2% for one of the Atapuerca (SH) individuals (Cranium 12). Among the individual variables, several contribute most strongly to the discriminant function, including: LSCm < FC3, LSCm < FC3, SLI and LSCm < APA. Notably, all of these variables also show the strongest correlations with PC1 or PC2 in the PCA.

Aroeira 3 is classified nearly equally with both recent *H. sapiens* (47.2%) and *H. ergaster/H. erectus* (46.1%; Table 6), reflecting the similarity in bony labyrinth dimensions in these two groups. Although the posterior probabilities are not high for either classification, when combined, this suggests there is only a 6.5% chance of being classified with either the Atapuerca (SH) hominins or Neandertals. Among the other non-SH European Middle Pleistocene specimens, Reilingen is classified with the Atapuerca (SH) hominins, while Abri Suard is classified with Neandertals, both with high posterior probabilities. The classification of Steinheim is less clear, since this specimen is classified with *H. ergaster/H. erectus* and the Atapuerca (SH) hominins with nearly equal, but low, posterior probabilities. Finally, Xujia Yao 15 was classified with Neandertals, while a majority of the fossil *H. sapiens* individuals were classified with either recent *H. sapiens* or *H. ergaster/H. erectus* (Table 6).

4. Discussion

The results of the PCA revealed that most of the *H. ergaster/H. erectus* fossils fall within the *H. sapiens* range of variation, suggesting this likely represents the primitive condition for the genus *Homo*, as proposed in previous studies (Spoor et al., 2003; Quam et al., 2016). In contrast, potentially derived features in the Neandertal labyrinth include relatively large and small lateral and posterior canals, respectively, a relatively low position of the posterior

Table 6

Results of the discriminant function analysis based on bony labyrinth variables that reflect the shape and spatial relationships of the semicircular canals and cochlea.

Group (n)	% correctly classified ^a	<i>H. ergaster</i> / <i>H. erectus</i>	Atapuerca (SH)	Neandertals	Recent <i>H. sapiens</i>
<i>H. ergaster</i> / <i>H. erectus</i> (6)	83.3	5	1	0	0
Atapuerca (SH) (8)	100.0	0	8	0	0
Neandertals (9)	77.8	0	2	7	0
Recent <i>H. sapiens</i> (25)	88.0	2	1	0	22
Total (48)	87.5	7	12	7	22

Specimen	Classification	Posterior probabilities			
Aroeira 3	Recent <i>H. sapiens</i>	0.463	0.065	0.000	0.472
Abri Suard	Neandertals	0.001	0.017	0.982	0.000
Reilingen	Atapuerca (SH)	0.009	0.988	0.002	0.001
Steinheim	<i>H. ergaster</i> / <i>H. erectus</i>	0.363	0.334	0.019	0.284
Xujiayao 15	Neandertals	0.002	0.098	0.899	0.000
Liujiang 1	Atapuerca (SH)	0.160	0.823	0.000	0.017
Qafzeh 6	Atapuerca (SH)	0.076	0.918	0.000	0.006
Skhul 5	<i>H. ergaster</i> / <i>H. erectus</i>	0.981	0.001	0.001	0.018
Abri Pataud 1	<i>H. ergaster</i> / <i>H. erectus</i>	0.959	0.020	0.000	0.020
Cro Magnon 1	<i>H. ergaster</i> / <i>H. erectus</i>	0.891	0.010	0.000	0.099
Laugerie Basse 1	Recent <i>H. sapiens</i>	0.096	0.010	0.000	0.894

^a Assumes equal prior probabilities of group membership.

canal and differences in the angular relationships between the lateral canal plane and several structures of the temporal bone (Spoor et al., 2003). The PCA shows Aroeira 3 falling with fossil and recent *H. sapiens* individuals and outside the confidence ellipses for Neandertals and the Atapuerca (SH) hominins, and the DFA classified Aroeira 3 fairly evenly with recent *H. sapiens* and *H. ergaster*/*H. erectus*. Thus, the present study of the bony labyrinth in Aroeira 3 suggests that this individual was characterized by a morphology that is largely primitive for the genus *Homo*.

Regarding the derived features in the Neandertal bony labyrinth, the relatively large lateral canal has been argued to reflect their large body mass (Spoor et al., 2003), and the observed mean size of the lateral canal in Neandertals is similar to that predicted from their body mass and agility (Spoor et al., 2007). The remaining derived features in Neandertals have been argued to reflect a hyperrotation of the cranial base associated with large brain size and a platycephalic brain shape (Spoor et al., 2003). This suggestion is consistent with the difference in allometric trends in encephalization that have been reported to characterize modern humans and Neandertals (Bruner et al., 2003). More recently, the bony labyrinth morphology in *H. sapiens* has been shown to covary with the surrounding cranial base (Gunz et al., 2013). In particular, individuals with wider cranial bases, particularly the posterior cranial fossa, were shown to have relatively smaller and low-placed posterior canals. Thus, the distinctive Neandertal morphology may be partly related to the combination of absolutely large body and brain size and an archaic brain shape and pattern of expansion. However, differences in the bony labyrinth morphology between Neandertals and modern humans cannot be fully explained by this pattern of covariation (Gunz et al., 2013), suggesting the possibility of some functional differences and indicating that variation in the bony labyrinth does retain a phylogenetic signal.

The Atapuerca (SH) hominins are the earliest fossils to show clearly derived Neandertal features in the cranium (Arsuaga et al., 1997) and temporal bone (Martínez and Arsuaga, 1997), and are considered broadly ancestral to the more recent Neandertals (Arsuaga et al., 2014). Analysis of the Atapuerca (SH) bony labyrinth revealed that the derived canal proportions seen in Neandertals are already present at this early stage (Quam et al., 2016), and this is one of the first Neandertal features to appear close to the origin of the Neandertal clade.

In contrast, the posterior canal in the Atapuerca (SH) hominins is not in a low position relative to the lateral canal, differing

from the Neandertals in this regard. The limited data available for other European Middle Pleistocene fossils indicate that these individuals also show the derived canal proportions seen in the Atapuerca (SH) hominins and Neandertals. In terms of the relative position of the posterior canal, only the specimen from Reilingen shows a low-placed posterior canal. The chronology for Reilingen is uncertain and may range from MIS 9 to MIS 11, making it slightly younger than the Iberian fossils from Atapuerca (SH) and Aroeira, to MIS 5e, near the beginning of the Late Pleistocene and contemporaneous with Neandertals (Ziegler and Dean, 1998). Thus, changes in canal proportions seem to have preceded the shift in the relative position of the posterior canal (i.e., high SLI), which may be related to further increases in absolute brain size.

The correlation between absolute brain size and bony labyrinth morphology is not straightforward, since even some relatively small-brained Neandertal individuals show a derived bony labyrinth. Within the Atapuerca (SH) sample, there is no clear correlation between bony labyrinth dimensions and brain size, since larger-brained individuals are not more Neandertal-like in their bony labyrinth. Nevertheless, this pattern of covariation may partially explain the presence of derived Neandertal features in the bony labyrinths of several Late Pleistocene crania from China, some of which have very large cranial capacities (>1700 mm³) and wide cranial bases (Li et al., 2017). The brain size in Aroeira 3 is difficult to estimate precisely, due to its incomplete state of preservation, but has been suggested to fall between 1200 and 1400 mm³, similar to the range of variation in the Atapuerca (SH) sample (Daura et al., 2017). Thus, the bony labyrinth differences between the Atapuerca (SH) hominins and Aroeira 3 are not attributable to differences in brain size.

The bony labyrinth in Aroeira 3 shows neither the derived canal proportions nor low placement of the posterior canal seen in Neandertals. In these features, the Aroeira 3 individual is largely primitive for the genus *Homo* and less derived towards the Neandertal condition than the Atapuerca (SH) sample and most other European Middle Pleistocene specimens. Nevertheless, one potentially derived feature is shared between Aroeira 3 and the Atapuerca (SH) sample: the shape index of the cochlear basal turn is low, reflecting a relative shortening of the height of the basal turn. While low values for this index can also be found in some *H. ergaster*/*H. erectus* individuals, the value for this index in Aroeira 3 falls outside of the range of variation in all of the fossil

comparative samples, except for Atapuerca (SH), and is only higher than one individual from our recent *H. sapiens* sample.

4.1. Cranial, temporal bone and labyrinthine morphology

The finding of a largely primitive bony labyrinth in Aroeira 3 can be considered in light of the morphology of the cranium and temporal bone (Daura et al., 2017). Based on the morphology of the supraorbital torus, particularly the better preserved glabellar region, Aroeira 3 was argued to resemble the Atapuerca (SH), Steinheim and Petralona specimens. In addition, the supraorbital arches, while abraded in Aroeira 3, were said to show a rounded anterior surface, again resembling these same fossils. In both these aspects of the supraorbital torus morphology, Aroeira 3 differs from the Arago and Ceprano fossils. Unfortunately, since these last two fossils lack a temporal bone, no information on their bony labyrinth morphology is available.

Like the bony labyrinth, the petromastoid region of the temporal bone in Neandertals is also characterized by a suite of derived features (Martínez and Arsuaga, 1997; Dean et al., 1998), including: (1) a mastoid process that shows little projection below the cranial base and whose apex is directed medially; (2) the presence of an anterior mastoid tubercle on the anterolateral face of the mastoid process; (3) the presence of a well-developed juxtamastoid eminence; (4) the base of the styloid process is medially placed with respect to the stylomastoid foramen and the digastric groove; and (5) the anterior portion of the digastric groove is separated from the stylomastoid foramen by a bony bridge. In addition, the glenoid fossa in Neandertals also shows a derived morphology, with a well-developed postglenoid process posteriorly and, more importantly, a flattened articular eminence anteriorly (Martínez and Arsuaga, 1997).

The mastoid region in the Atapuerca (SH) sample is largely primitive in showing large, projecting mastoid processes, an uninterrupted digastric groove that is aligned with the base of the styloid process, and absence of the anterior mastoid tubercle. The Aroeira 3 temporal bone also shows a largely primitive (i.e., non-Neandertal) mastoid region (Daura et al., 2017), similar to the Atapuerca (SH) hominins and other European Middle Pleistocene fossils. While the mastoid process in Aroeira 3 is small, it is well individualized from the occipitomastoid region and projects posteriorly without any medial inclination of the apex. Similarly small (non-projecting) mastoid processes can be found in Atapuerca (SH) Crania 7 and 12 (both considered adults), Reilingen and Steinheim (Martínez and Arsuaga, 1997; Dean et al., 1998).

Regarding the glenoid fossa, Aroeira 3 shows a well-developed and triangular postglenoid process posteriorly. Although the apex of the process is damaged in Aroeira 3, its minimum mediolateral (29 mm) and superoinferior (13 mm) dimensions are similar to values seen in the Atapuerca (SH) sample, and these latter hominins show the largest postglenoid processes in the genus *Homo* (Martínez and Arsuaga, 1997; Martínez et al., 2008). A well-developed postglenoid process is characteristic of both European Middle Pleistocene fossils and Neandertals (Martínez and Arsuaga, 1997; Arsuaga et al., 2014). However, the shape of the process in Neandertals can vary between triangular (e.g., Krapina) and more trapezoidal, with a truncated triangular apex (e.g., La Quina H5, La Ferrassie 1 and La Chapelle-aux-Saints 1; Vallois, 1969; Heim, 1974).

Aroeira 3 does not show a flattened articular eminence (Daura et al., 2017), differing from the Atapuerca (SH) fossils and other European Middle Pleistocene specimens where this feature can be observed, as well as Neandertals (Martínez and Arsuaga, 1997; Martínez et al., 2008; Arsuaga et al., 2014). Importantly, this is one of the earliest derived Neandertal features seen in the fossil record, the presence of this morphology being tied to the

emergence of a masticatory specialization near the origin of the Neandertal clade (Arsuaga et al., 2014). Thus, the absence of this feature in Aroeira 3 indicates a more primitive morphology. Nevertheless, the articular eminence in Aroeira 3 is similar to one of the Atapuerca (SH) individuals (temporal bone AT-84, associated with Atapuerca [SH] Cranium 12).

Aroeira 3 overall combines a primitive bony labyrinth and temporal bone anatomy, with the sole possible exception of the well-developed postglenoid process. In contrast, the Atapuerca (SH) hominins and most other European Middle Pleistocene specimens share a derived glenoid cavity morphology with Neandertals, together with a bony labyrinth that also shows some Neandertal derived features. Thus, it may be tempting to view the derived canal proportions as related to the emergence of the derived glenoid fossa morphology, although the basis for such a link is unclear. Nevertheless, the AT-84 specimen combines a glenoid fossa morphology similar to that seen in Aroeira 3, but still shows the derived canal proportions of Neandertals.

4.2. Evolutionary implications

The implications of the bony labyrinth morphology in Aroeira 3 can be considered within current ideas about the evolutionary process during the Middle Pleistocene in Europe. The 'Neandertal accretion model' posits a gradual emergence of Neandertal features during the course of the Middle Pleistocene, with increasingly Neandertal-derived populations appearing through time (Dean et al., 1998; Hublin, 1998, 2009; Arsuaga et al., 1997, 2014). Nevertheless, it has proven difficult to arrange the Middle Pleistocene specimens into a chronological sequence that reveals a consistent pattern to the emergence of Neandertal features. Rather, some specimens that appear more derived toward Neandertals, such as the Atapuerca (SH) hominins, are older than others that lack clear Neandertal features, such as Ceprano (Manzi et al., 2010; Arsuaga et al., 2014). While the Neandertal accretion model is compatible with either an anagenetic or cladogenetic evolutionary pattern, the morphological variability in the European fossil record has led to recognition that a linear evolutionary model is not compatible with the fossil evidence, and that there is likely more than one lineage represented during the European Middle Pleistocene (Tattersall, 2011; Stringer, 2012; Arsuaga et al., 2014; Manzi, 2016).

An alternative approach underlines the importance of population dynamics below the species rank (paleodemes sensu Howell, 1999) and the effects of environmental changes and geography (Hublin, 1998, 2009; Dennell et al., 2011; Bermúdez de Castro and Martínón-Torres, 2013). In contrast to habitat-tracking models, which posit large-scale north-south population migrations based on changing climatic conditions, these approaches rely on population expansion and contraction and frequent extinctions of local groups as a result of climatic deterioration. Models such as these, based on demographic factors, share many elements with the standard allopatric speciation model and are underpinned by a sound theoretical basis (Coyne and Orr, 2004). Indeed, speciation during hominin evolution, including the European Middle Pleistocene, is often explicitly modeled as allopatric (Tattersall, 1992, 2011).

In particular, the model proposed by Dennell et al. (2011) for Middle Pleistocene Europe posits more or less stable populations and continuous human occupation in the southern portion of Europe, including the Iberian Peninsula. During warmer Marine Isotope Stages (MIS), representing milder climatic conditions, the paleodeme size increases and the geographic range expands into more northern latitudes. During more adverse conditions, represented by colder isotope stages, these northern populations reduce in size and fracture into isolated local populations that are often

demographically unstable and frequently disappear completely. Those that do survive are largely restricted to refugium areas, whose location and extension vary in function of the geography of each region, and in which isolating mechanisms, including genetic drift and founder effects, can be most important. Thus, this isolation can lead to the extinction of many of these local populations as well as to the appearance of endemic, derived (autapomorphic) features and the fixation of particular combinations of features by genetic drift.

According to the aforementioned model, when the climatic conditions improve and return to being favorable during the warm isotopic stages, the isolated local populations expand demographically and geographically again, including from the more stable southern regions. This situation favors the contact and hybridization between surviving populations and gives rise to new paleodemes with new combinations of features (Dennell et al., 2011). This model can explain the morphological diversity that is documented in the European Middle Pleistocene and the existence of roughly contemporaneous fossils with different combinations of primitive and derived features, such as is the case of the Arago and Atapuerca (SH) fossil samples (Arsuaga et al., 2014; Bermúdez de Castro et al., 2018).

While these models generally apply to populations occupying more northerly latitudes, where climatic fluctuations can be expected to be more extreme, similar demographic processes may have also characterized the southern regions of Europe, including the Iberian Peninsula, during particularly cold isotope stages. The present study has revealed that the bony labyrinth morphology in Aroeira 3 is more primitive than in the Atapuerca (SH) hominins, indicating an important degree of demographic isolation between these roughly coeval Iberian populations. At the same time, Aroeira 3 shares an apparently derived feature, the shape of the cochlear basal turn, with the Atapuerca (SH) fossils, suggesting the existence of an earlier Iberian paleodeme, from which both populations inherited this feature.

It is important to point out that both sites are dated around the MIS 12/MIS 11 transition. MIS 12 is one of the coldest and least favorable periods for European Middle Pleistocene populations (MacDonald et al., 2012), while MIS 11 is considered a particularly warm and favorable period, comparable with the environmental conditions in the Holocene (Hublin, 2009). In this context, it is reasonable to suggest that Aroeira 3 and the Atapuerca (SH) hominins derive from a wider paleodeme that inhabited the Iberian Peninsula during MIS 13, a warm period favorable for population expansion. Later, the worsening conditions during MIS 12, combined with the geographic and topographic variation of the Iberian Peninsula, would have precipitated the fragmentation of the original Iberian paleodeme into small isolated populations that preserved features in common from the original paleodeme, such as the shape of the cochlear basal turn, or the morphology of the glabellar region and the well-developed postglenoid process in the cranium.

The derived cochlear shape would have been subsequently lost during the Middle Pleistocene, since it is generally absent in Neandertals. The disappearance of this feature may plausibly be linked to these same processes of population expansion and fragmentation during alternating warm and cold periods at some point after the time of the Atapuerca (SH) hominins. Among other European Middle Pleistocene crania, the derived cochlear shape is present only in Reilingen.

Models based on demographic factors, such as that of Dennell et al. (2011), have the advantage of proposing concrete evolutionary hypotheses to explain the distribution of features in different fossils. Based on the distribution of features observed in Aroeira 3 and the Atapuerca (SH) population, we predict the

existence of a paleodeme in the Iberian Peninsula during MIS 13 that would have been characterized, at least, by the presence of a prominent glabellar region, a well-developed postglenoid process and a low shape index of the cochlear basal turn. Both Aroeira 3 and the Atapuerca (SH) hominins would have inherited these features from this earlier paleodeme. Future discoveries of fossils at different sites from this region and time period will make it possible either to confirm or reject the hypotheses proposed here.

5. Conclusions

The study of the bony labyrinth in the Middle Pleistocene Aroeira 3 cranium has revealed the absence of Neandertal-derived features. This specimen therefore contrasts with other European Middle Pleistocene fossils, including the roughly contemporaneous Atapuerca (SH) hominins. Instead, Aroeira 3 shows a largely primitive bony labyrinth, more similar to earlier members of the genus *Homo*. The cranial anatomy and bony labyrinth morphology provide new insights into the population dynamics in Middle Pleistocene Europe, suggesting a degree of demographic isolation even among geographically and chronologically close populations.

Acknowledgments

The authors thank the associate editor and the two anonymous reviewers for their insightful and constructive comments on improving the manuscript. This research has been supported by the Ministerio de Economía y Competitividad of the Spanish Government (Projects 2017SGR-00011, HAR2017-86509 and CGL2015-65387-C3-2-P [MINECO/FEDER]). Fieldwork at the Gruta da Aroeira was funded by the Câmara Municipal de Torres Novas and Fundação para a Ciência e Tecnologia with logistical support by Fábrica de Papel A Renova. M.C.V. has been supported by a predoctoral grant from the Fundación Atapuerca, R.M.Q. by Programa 'Ginés de los Ríos' (Universidad de Alcalá), J.D. by a Ramón y Cajal grant (RYC-2015-17667), and M.S. by a Juan de la Cierva postdoctoral grant (FJCI-2014-21386). This paper is the result of research performed by the Evolutionary Bioacoustics Group at the Universidad de Alcalá (Spain).

Supplementary Online Material

Supplementary online material related to this article can be found at <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.08.003>.

References

- Antón, S., 2003. Natural history of *Homo erectus*. *Yearbook of Physical Anthropology* 46, 126–170.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33, 219–281.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W., Quam, R., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J., Carretero, J., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martín-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C., Rodríguez, L., Ortega, A., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344, 1358–1363.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martín-Torres, M., 2013. A new model for the evolution of the human Pleistocene populations of Europe. *Quaternary International* 295, 102–112.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martín-Torres, M., de Pinillos, M.M., García-Campos, C., Modesto-Mata, M., Martín-Francis, L., Arsuaga, J.L., 2018. Metric and morphological comparison between the Arago (France) and Atapuerca-Sima de los Huesos (Spain) dental samples, and the origin of Neanderthals. *Quaternary Science Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.04.003>.
- Bouchneb, L., Crevecoeur, I., 2009. The inner ear of Nazlet Khater 2 (Upper Paleolithic, Egypt). *Journal of Human Evolution* 56, 257–262.

- Bruner, E., Manzi, G., Arsuaga, J., 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neandertal and modern lineages. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 100, 15335–15340.
- Coyne, J.A., Orr, H.A., 2004. Speciation. Sinauer, Sunderland.
- Daura, J., Sanz, M., Arsuaga, J.L., Hoffmann, D.L., Quam, R.M., Ortega, M.C., Santos, E., Gómez, S., Rubio, A., Villaescusa, L., Souto, P., Mauricio, J., Rodrigues, F., Ferreira, A., Godinho, P., Trinkaus, E., Zilhão, J., 2017. New Middle Pleistocene hominin cranium from Gruta da Aroeira (Portugal). Proceedings of the National Academy of Sciences USA 114, 3397–3402.
- Daura, J., Sanz, M., Deschamps, M., Matias, H., Igreja, M., Villaescusa, L., Gómez, S., Rubio, A., Souto, P., Rodrigues, F., Zilhão, J., 2018. The 400,000 year-old Acheulean assemblage associated with the Aroeira-3 human cranium (Gruta da Aroeira, Almonda karst system, Portugal). Comptes Rendus Palevol. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2018.03.003>.
- Dean, D., Hublin, J., Holloway, R., Ziegler, R., 1998. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. Journal of Human Evolution 34, 485–508.
- de Lumley, M.A., 2015. L'homme de Tautavel. Un *Homo erectus* européen évolué. *Homo erectus tautavelensis*. L'Anthropologie (Paris) 119, 303–348.
- Dennell, R.W., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., 2011. Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe. Quaternary Science Reviews 30, 1511–1524.
- Gilbert, W., Holloway, R., Kubo, D., Kono, R., Suwa, G., 2008. Tomographic analysis of the Daka calvaria. In: Gilbert, W., Asfaw, B. (Eds.), *Homo erectus*. Pleistocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia. University of California Press, Berkeley, pp. 329–348.
- Glantz, M., Viola, B., Wrinn, P., Chikisheva, T., Derevianko, A., Krivosheva, A., Islamov, U., Suleimanov, R., Ritzmann, T., 2008. New hominin remains from Uzbekistan. Journal of Human Evolution 55, 223–237.
- Gómez-Olivencia, A., Crevecoeur, I., Balzeau, A., 2015. La Ferrassie 8 Neandertal child reloaded: new remains and re-assessment of the original collection. Journal of Human Evolution 82, 107–126.
- Guibert, G., de Lumley, M.-A., Tuffreau, A., Mafart, B., 2011. A late Middle Pleistocene hominid: Biache-Saint-Vaast 2, north France. Comptes Rendus Palevol 10, 21–33.
- Gunz, P., Stoessel, A., Neubauer, S., Kuhrig, M., Hoyka, M., Hublin, J.-J., Spoor, F., 2013. Morphological integration of the bony labyrinth and the cranial base in modern humans and Neandertals. Proceedings of the European Society for the Study of Human Evolution 5, 104.
- Heim, J.L., 1974. Les Hommes fossiles de la Ferrassie (Dordogne) et le problème de la définition des Neandertaliens classiques. L'Anthropologie 78, 321–377.
- Hill, C.A., Radović, J., Frayer, D.W., 2014. Brief communication: Investigation of the semicircular canal variation in the Krapina Neandertals. American Journal of Physical Anthropology 154, 302–306.
- Howell, F.C., 1999. Paleo-demes, species clades, and extinctions in the Pleistocene hominin record. Journal of Anthropological Research 55, 191–243.
- Hublin, J.J., 1998. Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In: Akazawa, T., Aoki, K., Bar-Yosef, O. (Eds.), Neandertals and Modern Humans in Western Asia. Plenum Press, New York, pp. 295–310.
- Hublin, J.J., 2009. The origin of Neandertals. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 106, 16022–16027.
- Hublin, J.J., Spoor, F., Braun, M., Zonneveld, F., Condemi, S., 1996. A late Neandertal associated with Upper Paleolithic artefacts. Nature 381, 224–226.
- Kachigan, S., 1991. Multivariate Statistical Analysis. A Conceptual Introduction, 2nd ed. Radius Press, New York.
- Li, Z.-Y., Wu, X.-J., Zhou, L.-P., Liu, W., Gao, X., Nian, X.-M., Trinkaus, E., 2017. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. Science 355, 969–972.
- MacDonald, K., Martínón-Torres, M., Dennell, R.W., Bermúdez de Castro, J.M., 2012. Discontinuity in the record for hominin occupation in south-western Europe: implications for occupation of the middle latitudes of Europe. Quaternary International 271, 84–97.
- Manzi, G., 2016. Humans of the Middle Pleistocene: the controversial calvarium from Ceprano (Italy) and its significance for the origin and variability of *Homo heidelbergensis*. Quaternary International 411, 254–261.
- Manzi, G., Magri, D., Milli, S., Palombo, M., Margari, V., Celiberti, V., Barbieri, M., Barbieri, M., Melis, R., Rubini, M., Ruffo, M., Saracino, B., Tzedakis, P., Zarattini, A., Biddittu, I., 2010. The new chronology of the Ceprano calvarium (Italy). Journal of Human Evolution 59, 580–585.
- Marks, A.E., Brugal, J.P., Chabai, V.P., Monigal, K., Goldberg, P., Hockett, B., Peman, E., Elorza, M., Malloll, C., 2002a. Le gisement Pléistocène moyen de Galeria Pesada (Estrémadura, Portugal): premiers résultats. Paléo 14, 77–100.
- Marks, A.E., Monigal, K., Chabai, V.P., Brugal, J.P., Goldberg, P., Hockett, B., Peman, E., Elorza, M., Malloll, C., 2002b. Excavations at the Middle Pleistocene Cave site of Galeria Pesada, Portuguese Estremadura: 1997–1999. O Arqueólogo Português 20, 7–38.
- Martínez, I., Arsuaga, J.L., 1997. The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. Journal of Human Evolution 33, 283–318.
- Martínez, I., Quam, R., Arsuaga, J.L., 2008. Evolutionary trends in the temporal bone in the Neandertal lineage: a comparative study between the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) and Krapina samples. In: Monge, J., Mann, A., Frayer, D.W., Radović, J. (Eds.), New Insights on the Krapina Neandertals: 100 Years after Gorjanović-Kramberger. Croatian Natural History Museum, Zagreb, pp. 75–83.
- Meyer, M., Arsuaga, J.L., de Filippo, C., Nagel, S., Aximu-Petri, A., Nickel, B., Martínez, I., Gracia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. Nature 531, 504–507.
- Ponce de León, M., Zollikofer, C., 2010. The labyrinthine morphology. In: Doboş, A., Soficaru, A., Trinkaus, E. (Eds.), The Prehistory and Paleontology of the Peştera Muierii, Romania. Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, pp. 96–97.
- Ponce de León, M., Zollikofer, C., 2013. The internal cranial morphology of Oase 2. In: Trinkaus, E., Constantin, S., Zilhão, J. (Eds.), Life and Death at the Peştera cu Oase. A Setting for Modern Human Emergence in Europe. Oxford University Press, New York, pp. 332–347.
- Ponce de León, M.S., Koesbardiati, T., Weissmann, J.D., Milella, M., Reyna-Blanco, C.S., Suwa, G., Kondo, O., Malaspina, A.-S., White, T.D., Zollikofer, C.P., 2018. Human bony labyrinth is an indicator of population history and dispersal from Africa. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 115, 4128–4133.
- Quam, R., Lorenzo, C., Martínez, I., Gracia-Téllez, A., Arsuaga, J.L., 2016. The bony labyrinth of the middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain). Journal of Human Evolution 90, 1–15.
- Rightmire, G.P., 1990. The Evolution of *Homo erectus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rightmire, G.P., 2008. *Homo* in the Middle Pleistocene: hypodigms, variation, and species recognition. Evolutionary Anthropology 17, 8–21.
- Roksandic, M., Mihailović, D., Mercier, N., Dimitrijević, V., Morley, M., Rakočević, Z., Mihailović, B., Guibert, P., Babb, J., 2011. A human mandible (BH-1) from the Pleistocene deposits of Mala Balanica cave (Sićevo Gorge, Niš, Serbia). Journal of Human Evolution 61, 186–196.
- Spoor, F., 1993. The comparative morphology and phylogeny of the human bony labyrinth. Ph.D. Dissertation, Utrecht University.
- Spoor, F., Esteves, F., Tecelão Silva, F., Pacheco Dias, R., 2002. The bony labyrinth of Lagar Velho 1. In: Zilhão, J., Trinkaus, E. (Eds.), Portrait of the Artist as a Child. The Gravettian Human Skeleton from the Abrigo do Lagar Velho and its Archaeological Context, Trabalhos de Arqueologia, vol. 22, pp. 287–292.
- Spoor, F., Hublin, J., Braun, M., Zonneveld, F., 2003. The bony labyrinth of Neandertals. Journal of Human Evolution 44, 141–165.
- Spoor, F., Garland, T., Krovitz, G., Ryan, T.M., Silcox, M.T., Walker, A., 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 104, 10808–10812.
- StatSoft, 2010. Statistica 10.0. StatSoft, Tulsa.
- Stringer, C., 2012. The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews 21, 101–107.
- Stringer, C., Hublin, J., 1999. New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. Journal of Human Evolution 37, 873–877.
- Tattersall, I., 1992. Species concepts and species identification in human evolution. Journal of Human Evolution 22, 341–349.
- Tattersall, I., 2007. *Homo ergaster* and its contemporaries. In: Henke, W., Tattersall, I. (Eds.), Handbook of Paleoanthropology. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, pp. 1633–1653.
- Tattersall, I., 2011. Before the Neanderthals: hominid evolution in Middle Pleistocene Europe. In: Condemi, S., Weniger, G.C. (Eds.), Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe. Springer, Dordrecht, pp. 47–53.
- Trinkaus, E., Marks, A., Brugal, J., Bailey, S., Rink, W., Richter, D., 2003. Later Middle Pleistocene human remains from the Almonda Karstic system, Torres Novas, Portugal. Journal of Human Evolution 45, 219–226.
- Uhl, A., Reyes-Centeno, H., Grigorescu, D., Kranjčević, E.F., Harvati, K., 2016. Inner ear morphology of the Cioclovina early modern European calvaria from Romania. American Journal of Physical Anthropology 160, 62–70.
- Vallois, H.V., 1969. Le temporal néandertalien H 27 de La Quina. Étude anthropologique. L'Anthropologie 5–6, 365–400.
- Wood, B., 1991. Koobi Fora Research Project, Vol. 4. In: Hominid Cranial Remains. Clarendon Press, Oxford.
- Wu, X.J., Crevecoeur, I., Liu, W., Xing, S., Trinkaus, E., 2014. Temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 111, 10509–10513.
- Ziegler, R., Dean, D., 1998. Mammalian fauna and biostratigraphy of the pre-Neandertal site of Reilingen, Germany. Journal of Human Evolution 34, 469–484.

2.2. Segundo artículo.

Mercedes Conde-Valverde, Ignacio Martínez, Rolf M. Quam, Alejandro Bonmatí, Carlos Lorenzo, Alex D. Velez, Carolina Martínez-Calvo, Juan Luis Arsuaga (2019). The cochlea of the Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain): New insights into cochlear evolution in the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution* 136, 102641.

Resumen.

La cóclea es el estuche óseo que contiene las estructuras encargadas de percibir los sonidos, principalmente el órgano de Corti. En el caso de los mamíferos placentados y de los marsupiales, su forma es similar a la concha de un caracol y aunque en el organismo vivo el interior de la cóclea está dividido en tres cavidades o rampas (vestibular, media y timpánica) en los fósiles esta división desaparece y solo se conserva una única cavidad por la unión de las otras tres. La cóclea ha recibido atención en la literatura científica tanto por su valor para el establecimiento de la taxonomía y la filogenia de los homínidos (Braga et al., 2013, 2015, 2017; Beals et al., 2016; Beaudet et al., 2019), como por su interés para inferir el rango de audición de las especies de primates actuales (Kirk y Gosselin-Ildari, 2009; Coleman y Colbert, 2010; Coleman y Boyer, 2012) y de homínidos fósiles (Braga et al., 2015; Beals et al., 2016).

El estudio de las cócleas de la muestra de la Sima de los Huesos (SH) únicamente había sido abordado preliminarmente en Quam et al. (2016) en el contexto de estudios específicos sobre los canales semicirculares. Por ello, nos propusimos llevar a cabo en profundidad el estudio comparado de las cócleas de los individuos de SH. Con ese objetivo, realizamos las reconstrucciones tridimensionales, a partir de imágenes tomográficas, de 10 ejemplares de *Pan troglodytes*, 10 de *Homo sapiens*, 10 de SH y 7 de *Homo neanderthalensis*, cronológicamente posteriores a la muestra de Krapina. Las reconstrucciones virtuales se realizaron mediante el procedimiento de segmentación semi-automática, siguiendo el protocolo HMH (siglas de *Half Maximum Height Thresholding Protocol*). También se emplearon datos bibliográficos de treinta especies de primates y de homínidos fósiles de las especies *Australopithecus africanus*, *Paranthropus robustus* y *H. neanderthalensis* (pertenecientes a la muestra de Krapina).

En el trabajo se emplearon trece variables (lineales, angulares, de superficie y volumétricas), de las que siete eran nuevas. Para ello se elaboró un detallado protocolo de medida, incluyendo la definición de cuatro planos inéditos, para la correcta orientación de la cóclea durante la toma de las medidas. Con dichas variables

se llevaron a cabo los correspondientes análisis comparativos univariantes, un análisis de componentes principales y también se investigaron las relaciones de alometría entre el volumen y la longitud coclear con el tamaño corporal en la familia Hominidae, dentro del conjunto de los Primates. Por otra parte, también se realizó una estimación de los límites superior e inferior de la audición en los ejemplares de SH a partir de su volumen coclear.

Los resultados de este trabajo permitieron realizar una propuesta de rasgos con valor taxonómico y filogenético, incluyendo una hipótesis sobre la polaridad de los estados de los diferentes caracteres y la secuencia de cambios experimentados por la cóclea a lo largo de la evolución del género *Homo*. Así, las cócleas de SH presentan rasgos primitivos compartidos con *P. troglodytes* (como son su relativamente larga vuelta basal, el tamaño pequeño del área y la forma redondeada de la sección transversal de su vuelta basal, el pequeño volumen y su bajo espesor), junto con otros compartidos con los humanos modernos y los neandertales (como es la mayor longitud de su espira, y la reducción proporcional en la longitud de su tercera vuelta). La presencia de rasgos derivados compartidos entre *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*, en los que los fósiles de SH muestran la condición primitiva, indica la existencia de una homoplasia en esos caracteres entre los neandertales y nuestra especie (tales como el mayor volumen coclear, el mayor tamaño del área y la forma ovalada de la sección transversal de su vuelta basal, y el mayor espesor de la espira).

El pequeño volumen coclear de los fósiles de SH sugiere que su límite superior de audición estaba ligeramente desplazado hacia altas frecuencias respecto de la audición de *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. Este resultado indica que neandertales y humanos modernos experimentaron, en paralelo, un cambio en el límite superior de su audición, que se retrasó levemente hacia frecuencias inferiores.

Finalmente, la comparación de los resultados de este estudio con los realizados con anterioridad en la muestra de SH sobre los canales semicirculares (Quam et al., 2016) y las cavidades del oído externo y medio (Martínez et al., 2004, 2013), indica que la evolución de las diferentes regiones del oído en el género *Homo* tuvo lugar de manera independiente, sugiriendo un patrón evolutivo en mosaico.



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Human Evolution

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jhevol

The cochlea of the Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain): New insights into cochlear evolution in the genus *Homo*

Mercedes Conde-Valverde ^{a, *}, Ignacio Martínez ^{a, b}, Rolf M. Quam ^{a, b, c, d},
Alejandro Bonmatí ^b, Carlos Lorenzo ^{e, f}, Alex D. Velez ^c, Carolina Martínez-Calvo ^a,
Juan Luis Arsuaga ^{b, g}

^a Cátedra de Otoacústica Evolutiva y Paleoantropología (HM Hospitales-Universidad de Alcalá), Área de Antropología Física, Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain

^b Centro Mixto (UCM-ISCI) de Evolución y Comportamiento Humanos, Av. Monforte de Lemos 5, 28029 Madrid, Spain

^c Department of Anthropology, Binghamton University (SUNY), Binghamton, NY 13902-6000, USA

^d Division of Anthropology, American Museum of Natural History, Central Park West-79th St., New York, NY 10024, USA

^e Àrea de Prehistòria, Departament d'Història i Història de l'Art, Universitat Rovira i Virgili, Av. Catalunya 35, 43002 Tarragona, Spain

^f Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social, Campus Sescelades URV, Zona Educacional 4, 43007 Tarragona, Spain

^g Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 11 March 2019

Accepted 16 July 2019

Available online xxx

Keywords:

Inner ear
Middle Pleistocene
Neandertals
Audition
Mosaic evolution

ABSTRACT

The cochlea contains taxonomic and phylogenetic information and its morphology is related with hearing abilities among fossil hominins. Data for the genus *Homo* is presently limited to early *Homo* and the early Neandertals from Krapina. The present study of the middle Pleistocene hominins from the Sima de los Huesos (SH) provides new evidence on cochlear evolution in the genus *Homo*. We compared the absolute length, proportional lengths of each turn, number of turns, size and shape of the cross-section of the basal turn, volume, curvature gradient, and thickness of the cochlea between extant *Pan troglodytes*, extant *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* and the SH hominins. The SH hominins resemble *P. troglodytes* in the proportionally long basal turn, the small size and round shape of the cross-section of the basal turn, the small cochlear volume and the low cochlear thickness. The SH hominins resemble Neandertals and *H. sapiens* in their long cochlear length and in the proportionally short third turn. *Homo neanderthalensis* and *H. sapiens* share several features, not present in the SH hominins, and that likely represent homoplasies: a larger volume, larger size and oval shape of the cross-section of the basal turn and higher cochlear thickness. Later Neandertals show a derived proportionally shorter apical turn. Changes in cochlear volume in *Homo* cannot be fully explained by variation in body mass or cochlear length but are more directly related to changes in the cross-sectional area of the basal turn. Based on previous studies of the outer and middle ear in SH hominins, changes in the outer and middle ear preceded changes in the inner ear, and the cochlea and semicircular canals seem to have evolved independently in the Neandertal clade. Finally, the small cochlear volume in the SH hominins suggests a slightly higher upper limit of hearing compared with modern humans.

© 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

In the last two decades, the study of the internal structures of the ear has received growing attention in the field of human evolution facilitated by the application of computed tomography (CT) and the development of 3D imaging techniques. Numerous studies

of the semicircular canals have provided important data for understanding hominin taxonomy, phylogeny, and dispersal patterns (Spoor, 1993; Hublin et al., 1996; Spoor et al., 2003; Braga et al., 2013; Wu et al., 2014; Quam et al., 2016; Li et al., 2017; Conde-Valverde et al., 2018; Ponce de León et al., 2018; Beaudet et al., 2019) as well as hominin locomotor abilities (Spoor et al., 1994, 2007; Spoor and Zonneveld, 1998; Spoor, 2003). In contrast, the cochlea in fossil hominins has received less attention, with data often being limited to the dimensions of the cochlear basal turn (Spoor, 1993; Spoor et al., 1994, 2003; Hublin et al., 1996; Quam

* Corresponding author.

E-mail address: mercedes.conde@fgua.es (M. Conde-Valverde).

et al., 2016; Conde-Valverde et al., 2018). Nevertheless, recent studies have revived interest in the cochlea in human evolution by exploring new variables, including the volume, length and curvature gradient (Braga et al., 2013, 2015, 2017; Beals et al., 2016; Beaudet et al., 2019).

Beaudet et al. (2019) studied early hominin cochlear evolution and found that early members of the genus *Homo* differ from both *Australopithecus* and *Paranthropus* in the cochlear length, the number of turns, and the curvature gradient of the basal and apical turns, suggesting a difference in hearing capacities. On the other hand, Braga et al. (2015) found that the cochlea in the genus *Homo* is disproportionately long compared to early hominins, and this was argued to be a derived feature of the genus *Homo*. Beals et al. (2016) carried out a comparative study of the cochlea in extant hominines (gorilla, chimpanzees and modern humans) and *Homo neanderthalensis* from the site of Krapina. They found larger cochlear volumes in *Homo sapiens* and *H. neanderthalensis* than those in gorillas and chimpanzees.

The increase in cochlear length found by Braga et al. (2015) in *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* over time might be related to the increase in cochlear volume in these taxa reported by Beals et al. (2016). At the same time, both the cochlear volume and length have been argued to be strongly related to body mass (Kirk and Gosselin-Ildari, 2009; Coleman and Boyer, 2012; Braga et al., 2015), and it is reasonable to hypothesize that changes in these variables could reflect variation in body mass in the genus *Homo*. Nevertheless, data for the cochlea in the genus *Homo* are mainly limited to two Early Pleistocene individuals (SK 847 and SK 27), the *H. neanderthalensis* sample from Krapina, and recent *H. sapiens*, while no data are currently available for hominins that fall between early members of the genus and its Late Pleistocene representatives.

In this context, the large sample of Middle Pleistocene hominin fossils from Sima de los Huesos (SH) is particularly relevant. The morphological evidence (Arsuaga et al., 2014) as well as ancient DNA studies (Meyer et al., 2016) demonstrate a close phylogenetic relationship between the SH hominins and Neandertals, and the taxonomic status of the SH hominins is currently a matter of debate. Some authors (e.g., Stringer, 2012) have favored the attribution of the SH fossils to *H. neanderthalensis*, but others argue that the morphological and genetic differences justify separating the two samples at the species rank within the Neandertal clade (Arsuaga et al., 1997, 2014).

A previous study of the bony labyrinth of the SH fossils (Quam et al., 2016) found that the relative proportions of the semi-circular canals were derived and similar to those of Neandertals, while the shape index of the cochlear basal turn was low, differing from Neandertals and representing a potentially derived feature. Nevertheless, that study presented only limited data for the cochlea, and did not include other important variables that have been shown to be informative in terms of phylogeny, taxonomy and functional aspects (Braga et al., 2013, 2015, 2017; Beals et al., 2016; Beaudet et al., 2019). The present study reports new quantitative data documenting the length, number of turns, volume, and curvature gradient, and introduces several new variables that capture previously unreported aspects of cochlear morphology. This extended study of the SH cochlea provides an opportunity to test our previous conclusion (Quam et al., 2016) that the cochlea in the SH hominins, unlike the semicircular canals, does not show any derived Neandertal features.

In addition to taxonomic aspects of cochlear variation, previous studies have shown that it is possible to reconstruct some aspects of the hearing system in fossil taxa from the external dimensions and morphology of the cochlea (Fleischer, 1976; West, 1985; Echterler et al., 1994; Mannousaki et al., 2008). In particular, two

variables included in the present study, the cochlear length and volume, have been argued to be related to hearing abilities (Kirk and Gosselin-Ildari, 2009; Coleman and Colbert, 2010; Coleman and Boyer, 2012). The increased cochlear length in the genus *Homo* was related with an increase in low frequency sensitivity (Braga et al., 2015). At the same time, Beals et al. (2016) concluded that Neandertals had a similar hearing range as modern humans based on the similarly large cochlear volumes in both species. Measuring these variables in the SH hominins, may allow us to draw some potential inferences in hearing capacities in the SH hominins and Neandertals.

2. Materials and methods

2.1. Sima de los Huesos hominins

The SH site is located deep inside the Cueva Mayor karst system in the Sierra de Atapuerca, more than half a kilometer from the entrance to the cave system. Since the first human fossil was found in 1976, more than 6900 fossil specimens have been recovered from the site during controlled excavations. The SH sample corresponds to a minimum of 28 individuals of both sexes and includes both immature individuals and adults (Bermúdez de Castro et al., 2004). The human fossils are firmly dated by several radiometric techniques, including U-series, optically stimulated luminescence, electron spin resonance, and biostratigraphy to slightly older than 430 ka (Arsuaga et al., 2014). The SH collection includes 17 individual crania, many of which preserve the temporal bone (Martínez and Arsuaga, 1997; Martínez et al., 2006; Arsuaga et al., 2014). The SH cochlear sample in the present study is comprised of six adults (Cr. 4, 8, 12, 13, 15, and AT-643) and four adolescent individuals (Cr. 3, Cr. 7, AT-421, and AT-1907, Table 1; Arsuaga et al., 2014). Since the inner ear is ossified and has reached adult size at birth (Scheuer and Black, 2000), the inclusion of immature individuals is justified.

2.2. Comparative samples

The cochlea was studied in a total of 27 individuals representing extant *Pan troglodytes*, recent *H. sapiens*, and Neandertals (Table 1). The sample of *P. troglodytes* comprises ten adult individuals representing both sexes. We have also considered relevant published data on additional extant hominids when available to aid in establishing the phylogenetic polarity of the traits under study. In the absence of additional published data for some variables, we have assumed that *P. troglodytes* reflects the primitive condition for hominins (Pilbeam and Young, 2004.).

The recent *H. sapiens* sample includes ten adult medieval Spanish individuals (Table 1). The sample sizes in the extant taxa are similar to those used in previous studies (Braga et al., 2015; Beals et al., 2016; Beaudet et al., 2019) and results in all the groups under study having approximately the same number of individuals for statistical analysis. To ensure that this sample size

Table 1
Specimens used in the present study.

Sample	n	Specimens
<i>Pan troglodytes</i>	10	Estación Biológica Doñana (Seville, Spain)
<i>Homo sapiens</i>	10	Cementerio San José (Burgos, Spain; n = 9), Sepúlveda (Segovia, Spain; n = 1)
Atapuerca-SH	10	Cranium 3, 4, 7, 8, 12, 13, 15, AT-421, AT-643, AT-1907
Neandertals	7	La Chapelle-aux-Saints1, La Quina H5, La Ferrassie 1, 2, 8 (France), Kebara 1, Amud 1 (Israel)

does not significantly underestimate the variability in extant taxa, we have compared our results with those of previous authors, including the large sample of *H. sapiens* published by Pietsch et al. (2017)—see the comparison with previous studies in subsection 4.1.

The Neandertal sample includes six adults and La Ferrassie 8, attributed to an individual 23 months old at death (Heim, 1982; Gómez-Olivencia et al., 2015, Table 1). These specimens come from France and Israel and are all dated to Marine Isotopic Stage 4–3 (Schwarcz et al., 1989; Rink et al., 2001; Rendu et al., 2014; Guérin et al., 2015; Frouin et al., 2017), generally from 70 to 40 ka. In addition, we have also relied on published data for the cochlear length and volume in the Krapina Neandertals (Braga et al., 2015; Beals et al., 2016), which are dated to ca. 130 ka (Rink et al., 1995). We reserve the term *H. neanderthalensis* to refer to the Neandertal sample analyzed in this paper as well as the Krapina fossils. Within *H. neanderthalensis*, we refer to our sample as post-Krapina Neandertals (pK-Neandertals), throughout the text.

2.3. CT scanning and virtual reconstruction

The individuals in the present study were CT-scanned at different institutions, with pixel size ranging from 0.026 to 0.146 mm (Supplementary Online Material [SOM] Table S1). A previous study has shown that volumetric measurements in modern human teeth were not significantly different when using scanning resolutions ranging from 0.041 to 0.200 mm (Maret et al., 2012). Nevertheless, since the methodology of Maret et al. (2012) was not identical to that used in the present study, we have compared our results in extant taxa with those published previously using μ CT to ensure that the different scanning resolutions in the present study have not influenced the results (see subsection 4.1).

We followed the protocols defined by Kirk and Gosselin-Ildari (2009) to separate the cochlea from the vestibule relying on the bony structures of the scala media and scala tympani to locate the base of the cochlea. The beginning of the scala media was identified based on the first appearance of the basilar gap in the CT slices while the beginning of the scala tympani was identified as the first appearance of the round window in the CT slices.

All the virtual reconstructions of the cochleae were done using the Mimics v.18 (Materialise, Leuven, Belgium) software relying on the semiautomatic segmentation protocol established by Kirk and Gosselin-Ildari (2009). Due to varying densities of the cortical bone in the petrous bone, a high threshold (HT) was established at the boundary of the cochlear lumen and the dense cortical bone surrounding the basal turn, while a low threshold (LT) was established at the modiolus, where the bone is less dense. Subsequently, a high-adjusted threshold (HAT) was established as the average of the HT and LT. Both HT and LT were established relying on the half-maximum-height (HMH) thresholding protocol. The cochlear volume for the *P. troglodytes*, *H. sapiens* and SH samples, as well as the La Chapelle-aux-Saints and Kebara 1 Neandertals, was calculated in Mimics v. 18 as the average of the volumes generated from the virtual reconstructions using the LT and HAT threshold values. For La Ferrassie 1, 2, 8, La Quina H5 and Amud 1 the volume was estimated solely using the HAT threshold value since sediment remains inside the cochlea and manual segmentation was necessary in certain areas. All linear measurements were carried out on the virtual reconstructions relying on the HAT threshold value.

2.4. Measurement protocol

In addition to cochlear variables used in previous studies, here we have defined several new variables, including the proportional lengths of the spiral turns, the area and shape index of the cross-

section of the basal turn, and the cochlear thickness. These variables are not directly related to auditory capabilities but are useful for describing the morphological variability of the cochlea between taxa.

We have established and defined five landmarks on the cochlea to assist in measuring the cochlear length, the diameter of the basal turn, and the cochlear thickness (Table 2; Figs. 1 and 2). In addition, we have defined four reference planes to establish the orientation of the cochlea, the number of spiral turns, the length and radius of each spiral turn and the cross-sectional area and shape index of the basal turn (Table 2; Figs. 1 and 2).

Cochlear length and proportional lengths of the spiral turns The total length of the cochlea (CL; Table 2) was measured along the external edge of the scala tympani from the round window niche to the apex following the protocol established by Coleman and Colbert (2010) and subsequently used in other studies (Braga et al., 2015; Beals et al., 2016; Beaudet et al., 2019). The length of the cochlea along the outer edge can be considered as a proxy for the basilar membrane length since these two measurements show a strong correlation (Kawano et al., 1996). In addition to the total length, we have measured the absolute lengths of each cochlear turn (L1, L2, L3; Table 2; Fig. 2a–c; SOM Table S2) to calculate the proportional lengths of each turn as a percentage of the total length (%L1, %L2, %L3; Table 2). These proportional lengths are used to establish the different contribution of each spiral turn to the total length of the cochlea in the different taxa.

Number of spiral turns The number of spiral turns (NT; Table 2) is a standard parameter reported in numerous studies of the cochlea (West, 1985; Coleman and Colbert, 2010; Braga et al., 2015; Beals et al., 2016; Beaudet et al., 2019). This is normally established by counting the number of turns of the cochlear spiral based on a standard reference plane. The final (apical) turn is often incomplete, and some studies have quantified the incomplete last turn in $\frac{1}{4}$ turns (West, 1985; Beals et al., 2016) or in $\frac{1}{8}$ turns (Coleman and Colbert, 2010). In contrast, Braga et al. (2015) and Beaudet et al. (2019) measured the angle corresponding to the tip (apex) of the cochlea relative to the reference plane and expressed it as a decimal fraction of a complete turn. In the present study, we have followed a methodology similar to that of Braga et al. (2015). To establish the NT, we have measured the angle of the third turn (A3; Table 2; Fig. 2d; SOM Table S2), or apical turn, between planes II and IV and divided this by 360° . This value was then added to the number of complete turns.

Cochlear volume, cross-sectional area and shape index of the basal turn The volume of the cochlea (VOL; Table 2) was measured following the protocols established by Kirk and Gosselin-Ildari (2009) and subsequently used by Beals et al. (2016). In addition to the cochlear volume, we measured the cross-sectional area of the basal turn (ABT; Table 2; Fig. 2e) to establish its relationship with the cochlear volume. The virtual reconstruction of the cochlear basal turn was cut along plane III and a screenshot was captured of the cross-section, including a reference scale, in Mimics and subsequently exported to Adobe Photoshop CS5 where ABT was directly measured. We also measured the two largest perpendicular diameters of the cross-section of the basal turn, corresponding to the section height and width (Sh, Sw; Fig. 2e; SOM Table S2) in order to calculate the shape index (Sw/Sh).

Curvature gradient of the cochlea The curvature gradient (R1/R3; Table 2) is a measure of the tightness of the coiling of the cochlear spiral. It has been defined previously by Manoussaki et al. (2008) as the ratio between the radii of the basal and the apical turns and has been used in previous studies (Braga et al., 2015; Pietsch et al., 2017; Beaudet et al., 2019). In the present study, we followed a different procedure than what was described by Manoussaki et al. (2008) and Pietsch et al. (2017) to measure the radii of curvature of the

Table 2
Landmarks, reference planes and metric variables used in the present study.

Landmark	Definition
Landmark 1	Most lateral point of the round window (Fig. 1a, b)
Landmark 2	Maximum distance from landmark 1 along the external edge of the basal turn (Fig. 1a)
Landmark 3	Midpoint of the basal turn lumen placed on the external edge of the basal turn along the line that joins landmarks 1 and 2 (Fig. 1a)
Landmark 4	Centerpoint of the cochlea (Fig. 1a, b)
Landmark 5	Apex of the cochlea (Fig. 1b)
Reference Planes	
Plane I	Formed by landmarks 1, 2 and 3 (Fig. 1a)
Plane II	Passes through landmarks 1 and 4 and perpendicular to plane I (Fig. 1b)
Plane III	Passes through landmark 4 and perpendicular to planes I and II (Fig. 1a, b)
Plane IV	Passes through landmarks 4 and 5 and perpendicular to plane I (Fig. 1b)
Variables	
CL	Cochlear length (mm)
L1	Length of the 1st (basal) turn (mm)
L2	Length of the 2nd turn (mm)
L3	Length of the 3rd (apical) turn (mm)
%L1	Proportional length of the 1st (basal) turn
%L2	Proportional length of the 2nd turn
%L3	Proportional length of the 3rd (apical) turn
A3	Angle of the 3rd (apical) turn (degrees)
NT	Number of turns
ABT	Area of the 1st (basal) turn (mm ²)
Sh	Cross-section height (mm)
Sw	Cross-section width (mm)
Sw/Sh	Shape index of the cross-section
VOL	Cochlear volume (mm ³)
R1w	Width of the 1st (basal) turn (mm)
R1h	Height of the 1st (basal) turn (mm)
R1	Radius of the 1st (basal) turn (mm)
R2w	Width of the 2nd turn (mm)
R2h	Height of the 2nd turn (mm)
R2	Radius of the 2nd turn (mm)
R3	Radius of the 3rd (apical) turn (mm)
R1/R3	Curvature gradient between 1st and 3rd turn
CTh	Cochlear thickness (mm)

anatomical turns of the cochlea to establish R1/R3. Although our methodology to measure the basal and apical turns differs slightly from that of Braga et al. (2015), the results for the R1/R3 are comparable (see subsection 4.1 below). As in the case of Braga et al. (2015), our results for R1/R3 are clearly different in *H. sapiens* from those of Manoussaki et al. (2008) and Pietsch et al. (2017).

The radii of the first and second turns (R1, R2; Table 2; SOM Table S2) were calculated as half of the average diameters of each turn (R1w, R1h, R2w, R2h; Table 2; Fig. 2a, b), similar to the methodology used by Spoor (1993) to calculate the radii of curvature of the semicircular canals and cochlear basal turn. For the incomplete third turn, the radius (R3; Table 2; Fig. 2c; SOM Table S2) was measured as the distance from the center of the cochlea (landmark 4) to the external edge of the cochlea at its first quarter turn, along plane III.

Cochlear thickness The thickness of the cochlea (CTh; Table 2) has been measured as the minimum distance between the center of the cochlea (landmark 4) and plane I. This measure is similar to, but not the same as, the cochlear height variable measured by Pietsch et al. (2017).

Body mass estimation Data on the mean body mass for the SH sample (69 kg), Neandertals (72 kg) and *H. sapiens* (62 kg) were taken from Arsuaga et al. (2015). To estimate the BM in *P. troglodytes* (45 kg) we have calculated the pooled-sex mean for the three subspecies from data presented in Smith and Jungers (1997).

To study the relationship between CL and BM we have calculated a regression equation based on the data for 10 extant haplorrhine species provided by Coleman and Boyer (2012) and for 20 extant catarrhine species provided by Braga et al. (2015; SOM Table S2). Additionally, since we found no significant differences for the CL means in *P. troglodytes* ($p = 0.121$) and *H. sapiens* ($p = 0.167$) between our study and that of Braga et al. (2015), we have combined the specimens from both studies to calculate the mean values for CL in these two species (SOM Table S3).

Similarly, to study the relationship between VOL and BM, we have calculated a regression equation based on the sample means from the present study with the data for 31 extant primate species provided by Kirk and Gosselin-Ildari (2009) and gorillas (*Gorilla gorilla*) provided by Beals et al. (2016), see SOM Table S4.

2.5. Statistical analyses

To test for statistical differences between sample medians we applied the non-parametric Mann-Whitney U-test. We also carried out an analysis of covariance (ANCOVA) to test for differences in the patterns of variation in the samples between VOL and CL, on the one hand, and VOL and ABT, on the other. In addition, a principal components analyses (PCA) was carried out on the correlation matrix of the variables, using the raw values of ten variables (CL, L1, L3, VOL, Sh, Sw, R1, R3, CTh and NT). All

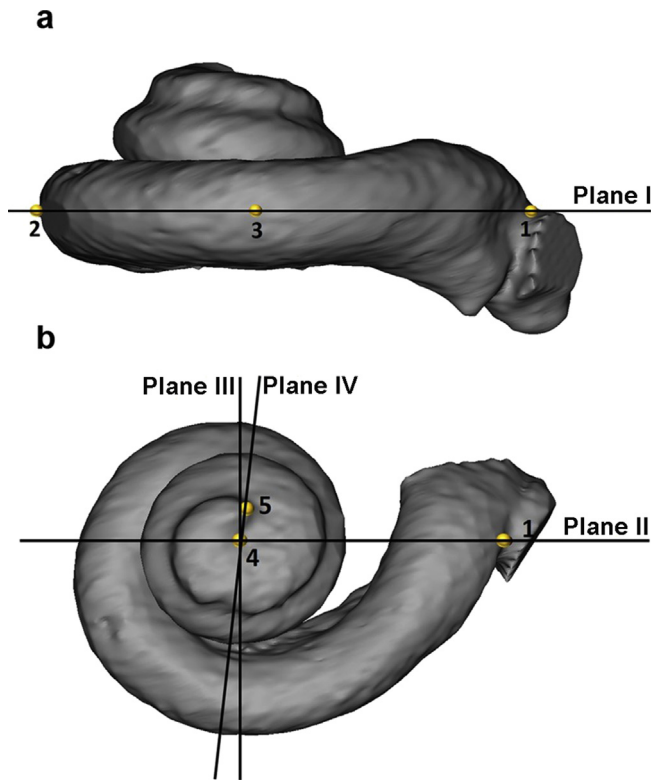


Figure 1. Landmarks and standard planes established in this study for measuring the cochlea, as seen in inferior (a) and lateral (b) views. See Table 2 for definitions of the landmarks and planes.

statistical analyses were carried out using the Statistica v.10 software package (StatSoft, 2010).

3. Results

The virtual reconstructions of the cochleae in the SH and Neandertal samples in the present study, along with one individual of *P. troglodytes* and *H. sapiens*, are presented in Figure 3.

3.1. Univariate analysis

Cochlear length The mean values in cochlear length (CL) are similar in all the samples and there are no significant differences between any of them (Table 3). Although the CL did not differ between any of the samples in the present study, when body mass (BM) is taken into consideration, some interesting patterns emerge.

We found a strong positive correlation ($r = 0.7563$; $p < 0.001$) between CL and BM across primates (SOM Table S3), similar to that reported by Coleman and Boyer (2012; $r = 0.832$; $p < 0.001$). When plotting log CL against log BM (Fig. 4; SOM Table S3), *Pongo pygmaeus*, *G. gorilla* and *Pan paniscus* show CL that fall within, or at the limit of, the confidence interval of the primate regression line, indicating that the CL in these three taxa is well-predicted for primates of their BM (Fig. 4b). In contrast, *P. troglodytes* has a CL which is longer than that expected for a primate of its BM, while *H. sapiens* falls well above the upper limit of the confidence interval, indicating that their cochleae are clearly longer than expected for primate of their BM.

The cochlear length in *Paranthropus* and *Australopithecus* falls within the confidence interval (Fig. 4b), indicating a CL that is well-predicted by their BM. Regarding the samples of the genus *Homo*, the SH sample is located at the upper limit of the confidence

interval of the primate regression line. The Krapina sample published by Braga et al. (2015) is also close to the upper limit of the confidence interval, while the Krapina sample published by Beals et al. (2016) falls below the regression line but still within the confidence interval (Fig. 4b).¹ This difference in the results makes it difficult to evaluate the situation in Krapina. Finally, the pK-Neandertal sample falls well above the upper limit of the confidence interval, indicating cochleae that are clearly longer than expected for their BM.

Proportional cochlear lengths In the proportional length of the first turn (%L1; Table 3; Fig. 5), *P. troglodytes* shows the lowest values, being significantly different from that in *H. sapiens*. The SH sample does not show significant differences with *P. troglodytes* or with *H. sapiens*, although it is close to the limit of significance with *P. troglodytes*. The pK-Neandertals show the highest mean value but only differ significantly from *P. troglodytes*, while the comparisons with *H. sapiens* and SH are near the limit of significance. The proportional length of the second turn (%L2) is similar in all the samples, although *P. troglodytes* were significantly shorter than both the SH sample and pK-Neandertals. Finally, the proportional length of the third turn (%L3) is significantly longer in *P. troglodytes* than in all of the genus *Homo* samples. Within the genus *Homo*, the pK-Neandertals stand out in showing the shortest proportional length of the third turn, significantly shorter than in *H. sapiens* and at the limit of significance compared with the SH sample (Table 3; Fig. 5).

Number of spiral turns *P. troglodytes* shows a significantly higher value for NT than *H. sapiens* (Table 3). The NT in the SH sample is significantly lower than in *P. troglodytes* but similar to *H. sapiens*. The mean NT in Neandertals is significantly lower than *P. troglodytes*, *H. sapiens* and close to the limit of significance compared with the SH sample (Table 3).

Cross-sectional area and shape index of the basal turn The mean value for cross-sectional area (ABT) in *P. troglodytes* is significantly smaller than in *H. sapiens*, while the ABT in the SH hominins is similar to that in *P. troglodytes* and significantly smaller than in *H. sapiens* (Table 3). pK-Neandertals show a mean value for ABT that is similar to *H. sapiens* and greater than SH. It is interesting to note that when La Ferrassie 8, which is very small, is removed from the pK-Neandertal sample, the mean for ABT in pK-Neandertals is significantly different from the SH sample ($p = 0.023$).

The shape of the cross-section of the basal turn approximates an ellipse and can be described by the cross-sectional shape index (Sw/Sh). *Pan troglodytes* show significantly higher values than *H. sapiens* (Table 3). The SH sample resembles *P. troglodytes* and its mean is significantly higher than *H. sapiens*, while the pK-Neandertal mean is similar to that of *H. sapiens* and significantly lower than those of *P. troglodytes* and SH. These results indicate a more circular cross-section in *P. troglodytes* and SH sample and a more oval cross-section in pK-Neandertals and *H. sapiens*, due to the larger section height in the latter two samples (SOM Table S2).

Cochlear volume The volume of the cochlea (VOL) in *P. troglodytes* is significantly smaller than that of *H. sapiens* (Table 3). The VOL in the SH sample is very similar to that of *P. troglodytes*, and significantly smaller than that of *H. sapiens*. VOL in pK-Neandertals show very similar values to *H. sapiens* and significantly higher than *P. troglodytes* and SH.

We found a strong positive correlation between VOL and BM ($r = 0.8362$; $p < 0.001$; SOM Table S4), very similar to that

¹ We studied the two Krapina samples separately because the range for the cochlear length in the sample reported by Beals et al. (2016) does not overlap with that reported by Braga et al. (2015) for two specimens. Thus, we think it is more prudent not to combine the specimens from the two studies into a single Krapina sample.

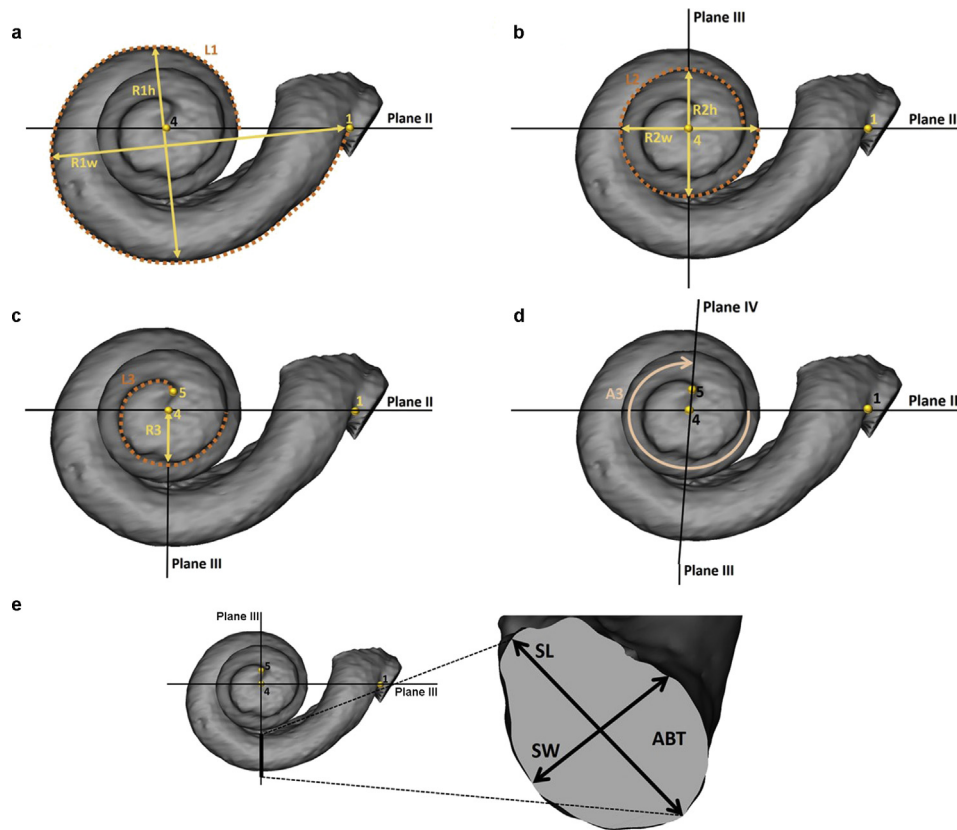


Figure 2. Cochlear measurements used in the present study: a) length (L1), height (R1h), and width (R1w) of the first (basal) turn; b) length (L2), height (R2h), and width (R2w) of the second turn; c) length (L3) and radius (R3) of the third (apical) turn; d) angle of the third (apical) turn (A3); e) cross-sectional area (ABT), cross-sectional length (SL), and width (SW) of the basal turn. See Table 2 for measurement definitions.

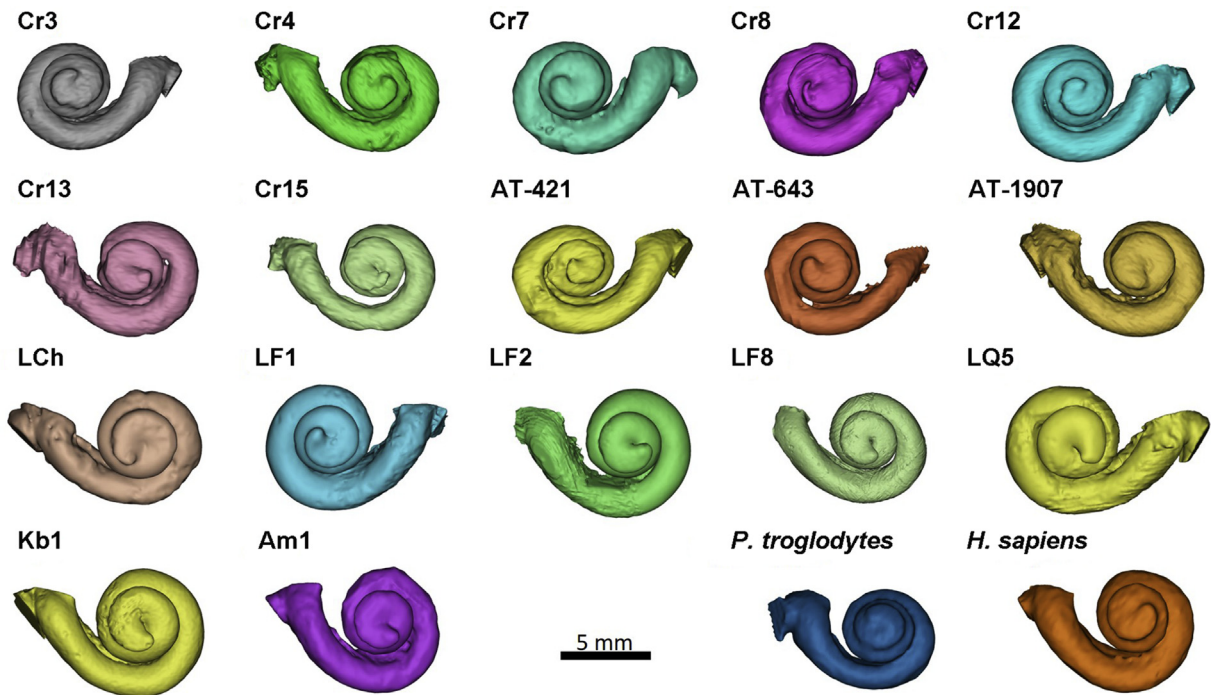


Figure 3. Lateral view of the virtual reconstructions of the individual SH sample and Neandertal cochleae as well as one chimpanzee and one recent *H. sapiens* individual. Top two rows include the SH individuals, while the bottom two rows include the Neandertal individuals and one representative individual each of *P. troglodytes* and *H. sapiens*. Abbreviations: LCh = La Chapelle aux Saints; LF1 = La Ferrassie 1; LF2 = La Ferrassie 2; LF8 = La Ferrassie 8; LQ5 = La Quina H5; Kb1 = Kebara 1; Am1 = Amud 1.

Table 3
Data for cochlear variables in the Atapuerca (SH) hominins and comparative samples.

	CL (mm)	%L1	%L2	%L3	NT	ABT (mm ²)	Sw/Sh	VOL (mm ³)	R1/R3	CTh (mm)
Atapuerca-SH										
Cr.3	39.9	52.8	30.6	16.5	2.76	2.8	0.71	54.5	2.6	2.3
Cr.4	42.1	55.0	30.9	14.1	2.49	3.0	0.74	61.6	2.5	2.3
Cr.7	41.1	55.0	32.1	12.9	2.50	3.4	0.72	71.6	2.7	2.0
Cr.8	39.5	55.8	30.8	13.5	2.51	3.2	0.74	63.2	2.2	1.7
Cr.12	41.0	54.1	30.8	15.2	2.81	3.3	0.73	68.0	2.8	2.4
Cr.13	40.6	58.2	30.6	11.3	2.44	3.6	0.79	69.2	2.6	1.9
Cr.15	35.3	58.0	30.9	11.0	2.41	1.9	0.81	44.9	2.8	1.9
AT-421	39.1	58.2	30.2	11.7	2.53	3.3	0.71	52.6	2.8	2.2
AT-643	38.6	54.6	30.7	14.8	2.55	2.9	0.73	49.5	2.3	1.9
AT-1907	36.9	59.8	32.2	8.0	2.25	3.7	0.78	68.0	3.0	1.7
Atapuerca-SH mean ± SD	39.4 ± 2.1	56.1 ± 2.3	31.0 ± 0.7	12.9 ± 2.5	2.53 ± 0.16	3.1 ± 0.5	0.74 ± 0.04	60.3 ± 9.3	2.6 ± 0.3	2.0 ± 0.3
Atapuerca-SH range (n)	35.3–42.1 (7)	52.6–59.9 (10)	30.2–32.2 (10)	8.0–16.5 (10)	2.25–2.81 (10)	1.9–3.7 (10)	0.71–0.81 (10)	44.9–71.6 (10)	2.2–3.0 (10)	1.7–2.4 (10)
Neandertals										
La Chapelle-aux-Saints	38.1	60.2	34.5	5.3	2.18	3.8	0.68	76.9	1.9	2.3
La Ferrassie 1	45.0	55.3	29.7	15.0	2.59	4.0	0.65	82.8	2.2	2.8
La Ferrassie 2	42.8	58.0	29.7	12.3	2.50	3.4	0.68	79.8	2.6	2.5
La Ferrassie 8	36.3	59.5	31.3	9.2	2.31	2.7	0.74	54.7	2.5	1.7
La Quina H5	43.3	61.9	32.9	5.2	2.34	4.4	0.72	102.0	3.5	2.6
Kebara 1	42.5	57.3	33.2	9.5	2.31	3.9	0.66	83.4	2.4	2.0
Amud 1	39.8	59.4	31.2	9.4	2.36	3.2	0.67	70.3	2.7	2.2
Neandertals mean ± SD	41.1 ± 3.2	58.8 ± 2.2	31.8 ± 1.8	9.4 ± 3.5	2.37 ± 0.14	3.6 ± 0.6	0.68 ± 0.03	78.5 ± 14.3	2.6 ± 0.5	2.3 ± 0.4
Neandertals range (n)	36.3–45.0 (10)	55.3–61.9 (7)	29.7–34.5 (7)	5.2–15.1 (7)	2.18–2.59 (7)	2.7–4.4 (7)	0.65–0.74 (7)	54.7–102.0 (7)	1.9–3.5 (7)	1.7–2.8 (7)
<i>P. troglodytes</i>										
<i>P. troglodytes</i> mean ± SD	40.3 ± 3.3	54.0 ± 2.0	30.0 ± 0.6	16.0 ± 2.0	2.80 ± 0.10	2.9 ± 0.4	0.78 ± 0.08	59.8 ± 10.3	3.0 ± 0.4	1.9 ± 0.2
<i>P. troglodytes</i> range (n)	33.7–44.2 (10)	49.4–56.0 (10)	28.9–30.8 (10)	13.5–20.5 (10)	2.62–2.93 (10)	2.3–3.5 (10)	0.66–0.95 (10)	47.5–83.1 (10)	2.6–3.6 (10)	1.6–2.1 (10)
<i>H. sapiens</i>										
<i>H. sapiens</i> mean ± SD	41.3 ± 2.9	56.9 ± 1.8	30.4 ± 1.3	12.7 ± 2.3	2.55 ± 0.16	3.6 ± 0.5	0.69 ± 0.04	73.3 ± 10.0	2.5 ± 0.3	2.4 ± 0.3
<i>H. sapiens</i> range (n)	36.9–45.9 (10)	54.4–60.3 (10)	28.3–32.1 (10)	9.7–15.5 (10)	2.33–2.87 (10)	2.7–4.3 (10)	0.64–0.77 (10)	60.8–91.9 (10)	2.3–3.1 (10)	2.1–3.0 (10)
Mann Whitney-U ^a										
<i>P. troglodytes</i> vs. <i>H. sapiens</i>	0.650	0.002	0.450	0.005	0.002	0.005	0.013	0.010	0.008	<0.001
<i>P. troglodytes</i> vs. SH	0.226	0.070	0.002	0.008	0.001	0.199	0.406	0.650	0.023	0.151
<i>P. troglodytes</i> vs. Neandertals	0.626	0.002	0.040	0.002	0.001	0.019	0.015	0.010	0.032	0.022
SH vs. <i>H. sapiens</i>	0.131	0.290	0.496	0.880	0.850	0.028	0.008	0.023	0.364	0.021
SH vs. Neandertals	0.205	0.051	0.283	0.051	0.071	0.097	0.008	0.006	0.435	0.118
<i>H. sapiens</i> vs. Neandertals	0.845	0.079	0.143	0.032	0.028	0.696	0.922	0.329	0.845	0.696

^a $p < 0.05$ in bold.

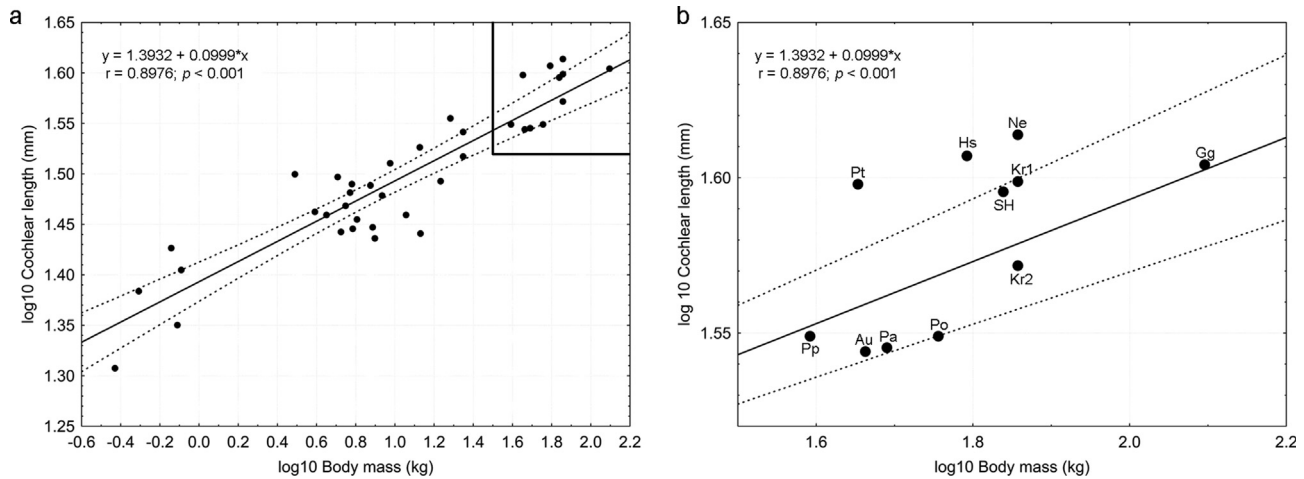


Figure 4. a) Scatterplot of species-specific mean values for cochlear length vs. body mass in 31 species of primates, *H. sapiens* and fossil hominins (SOM Table S3). b) Detail of the upper portion of the regression line including extant hominoid taxa and fossil hominins. The 95% confidence interval of the regression lines are indicated. Abbreviations: Pt = *P. troglodytes*; Pp = *P. paniscus*; Gg = *G. gorilla*; Po = *Po. pygmaeus*; Hs = *H. sapiens*; Au = *Australopithecus*; Pa = *Paranthropus*; SH = SH hominins; Ne = Neandertals; Kr1 = Krapina (Braga et al., 2015; n = 2); Kr2 = Krapina (Beals et al., 2016; n = 9).

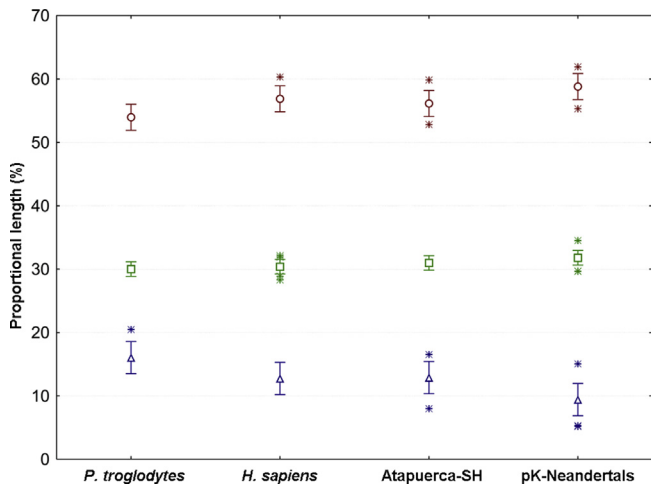


Figure 5. Box-and-whisker plot showing the proportional lengths of each cochlear turn. First (basal) turn (%L1) circle, second turn (%L2) square and third (apical) turn (%L3) in triangle. Symbols represent the mean for each sample, while the lines represent ± 1 SD, the stars represent outliers.

reported by Kirk and Gosselin-Ildari (2009; $r = 0.849$; $p < 0.001$). When log VOL is plotted against log BM (Fig. 6a; SOM Table S4), *P. troglodytes* and *G. gorilla* fall within the confidence interval of the primate regression line (Fig. 6b). In contrast, *H. sapiens* falls well above the confidence limits of the primate regression line (Fig. 6b), indicating a large VOL for their BM. On the other hand, the SH sample is similar to *P. troglodytes* and *G. gorilla* in falling very close to the regression line, indicating their VOL is well-predicted by their BM. Finally, the Krapina and pK-Neandertal samples resemble *H. sapiens* and fall well above the confidence limits of the primate regression line (Fig. 6b), indicating a large VOL for their BM.

In general, the cochlea can be described as a coiled cone, whose volume depends on both the total length and the cross-sectional area. In fact, VOL shows a strong significant correlation with both CL (0.6809; $p < 0.001$) and ABT (ABT; $r = 0.8756$; $p < 0.001$). For this reason, it is interesting to study the relationship between these two variables and VOL.

When log VOL is plotted against log CL (Fig. 7), there are no significant differences between the slopes of the regression lines of the four samples ($F = 0.216$; $p = 0.885$; SOM Table S5). The analysis of covariance (ANCOVA) reveals that *P. troglodytes* and *H. sapiens* present significant differences between their adjusted means ($F = 14.74$; $p = 0.001$; SOM Table S5), indicating different intercepts for their regression lines. On the other hand, the adjusted mean of SH is not significantly different from that of *P. troglodytes* ($F = 0.624$; $p = 0.440$) but is significantly different from that of *H. sapiens* ($F = 5.37$; $p = 0.033$). At the same time, the pK-Neandertal adjusted mean is significantly different from that of *P. troglodytes* ($F = 18.12$; $p < 0.001$) and SH ($F = 7.53$; $p = 0.016$), but is similar to that of *H. sapiens* ($F = 1.78$; $p = 0.203$). These results indicate that the regression lines of *P. troglodytes* and the SH hominins do not differ from one another but do differ from those of *H. sapiens* and pK-Neandertals. These two latter samples do not differ from one another. This suggests that *P. troglodytes* and SH show smaller values for VOL than *H. sapiens* and pK-Neandertals regardless of the CL, and that there is not a single pattern of covariation between CL and VOL in the genus *Homo*.

When log VOL is plotted against log ABT (Fig. 8), there are no significant differences between the slopes of the regression lines of the four samples ($F = 0.561$; $p = 0.645$) and the ANCOVA results do not show significant differences between the adjusted means of the samples ($F = 2.52$; $p = 0.076$). This indicates the existence of a single pattern of covariation in all the samples and that changes in the cochlear volume largely correspond to changes in the ABT.

Curvature gradient of the cochlea The index relating the curvature of the first and third turns (R1/R3) is significantly larger in *P. troglodytes* than in any of the *Homo* samples, which do not differ from one another (Table 3). This index does not appear to be related to any of the other variables, except for a weak correlation with NT ($r = 0.3812$; $p = 0.020$).

Cochlear thickness *P. troglodytes* show significantly smaller values for the cochlear thickness (CTh) compared with *H. sapiens* (Table 3). The mean value for the SH sample does not differ significantly from that of *P. troglodytes* and is only significantly different from that of modern humans. Although the pK-Neandertals do not show a significant difference from SH, the SH mean is closer to chimpanzees than to *Homo* samples.

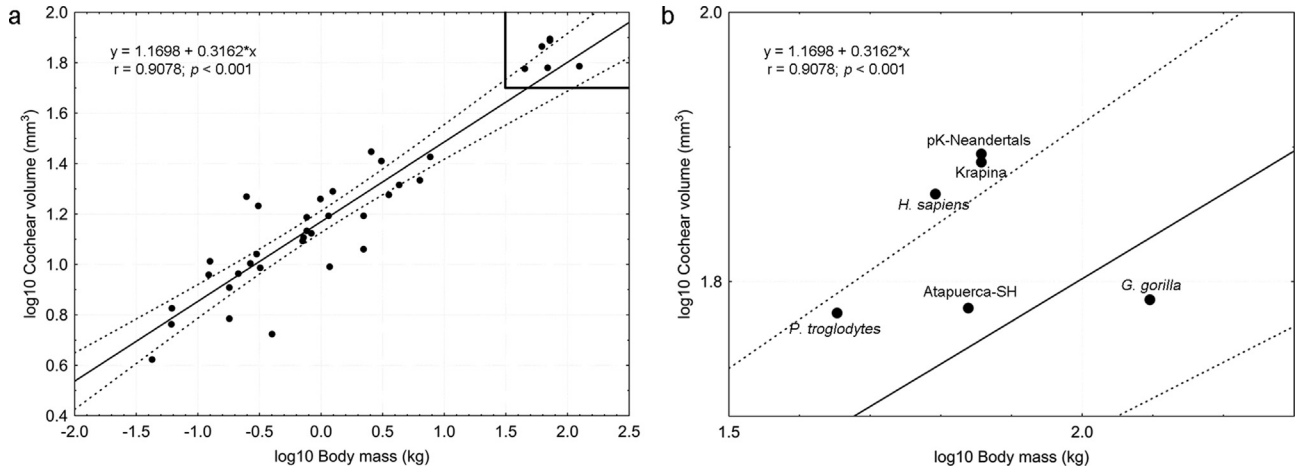


Figure 6. a) Scatterplot of species-specific mean values for cochlear volume vs. body mass in 33 species of primates, *H. sapiens* and fossil hominins (SOM Table S4). b) Detail of the upper portion of the regression line including extant hominoid taxa and fossil hominins. The 95% confidence interval of the regression lines are indicated.

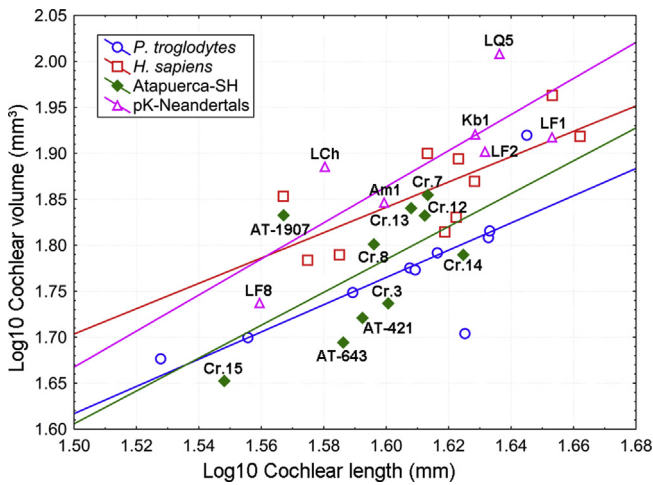


Figure 7. Scatterplot of volume (VOL) vs. length (CL) of the cochlea. The species-specific regression lines are included. Abbreviations as in Figure 3.

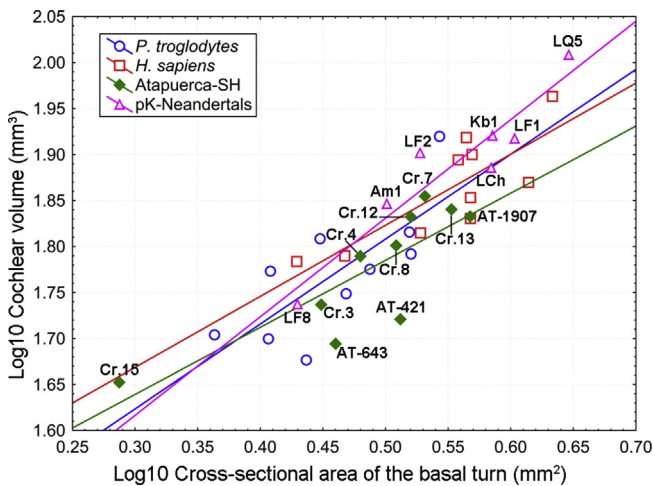


Figure 8. Scatterplot of the volume (VOL) of the cochlea vs. the cross-sectional area of the basal turn (ABT). The species-specific regression lines are included. Abbreviations as in Figure 3.

3.2. Principal components analysis

A PCA carried out on the raw cochlear variables (excluding L2 and R2, since they did not differ significantly between any of the groups; SOM Table S2) yielded two components with eigenvalues >1.0 (Table 4; Fig. 9). Most variables, except NT and L3, show negative loadings along PC1, which seems to largely reflect size differences. Thus, specimens which show high negative values along PC1 generally show larger dimensions of the cochlea. *P. troglodytes* falls toward the positive side of PC1, reflecting their smaller cochleae, while *H. sapiens* and pK-Neandertals fall toward the negative end of PC1, reflecting the larger size of their cochleae (Fig. 9). The SH fossils fall somewhat between *P. troglodytes* and the other two genus *Homo* samples, reflecting the intermediate dimensions of their cochleae.

Along PC2, only NT and L3 show strong (negative) loadings (Table 4). Thus, individuals with high negative values along PC2 generally have a higher number of turns and longer third turns. *P. troglodytes* shows the lowest values along PC2, while the three *Homo* samples show higher values, with pK-Neandertals showing the highest values (Fig. 9).

Table 4

Results of the principal components analysis based on the correlation matrix of raw variables. Factor loadings (bolded when >0.7) of the two first principal components (PC) are reported for all the variables.

	PC1	PC2
% total variance	53.70	24.44
Eigenvalue	5.369588	2.443644
CL	-0.726005	-0.645813
L1	-0.927567	-0.140949
L3	0.125563	-0.933175
NT	0.268237	-0.934984
Sh	-0.872897	0.256059
Sw	-0.769116	-0.040933
VOL	-0.951413	-0.016938
R1	-0.938022	0.031128
R3	-0.476036	0.383611
CTh	-0.727487	-0.214563

Abbreviations: CL = cochlear length; L1 = length of the 1st turn; L3 = length of the 3rd turn; NT = number of turns; Sh = cross-section height; Sw = cross-section width; VOL = cochlear volume; R1 = radius of the 1st turn; R3 = radius of the 3rd turn; CTh = cochlear thickness.

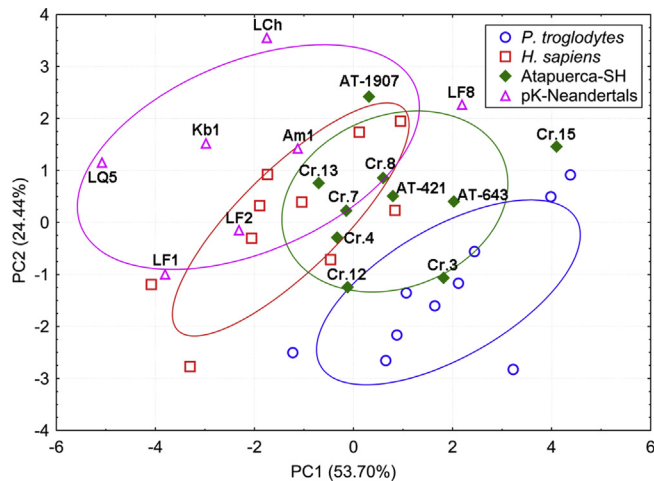


Figure 9. Results of the principal components analysis (PCA) based on raw variables as depicted by a bivariate plot of the second (PC2) vs. the first (PC1) principal components. The 95% confidence ellipses and the individual fossil specimens are also indicated. Abbreviations as in Figure 3.

3.3. Estimation of auditory capacities

Coleman and Boyer (2012) reported a significant correlation ($r = 0.96$) between CL and auditory sensitivity at 250 Hz across a sample of primates. The regression equation provided by Coleman and Boyer (2012) CL may be used to predict an aspect of low frequency hearing in the fossil samples in the present study. All the taxa studied showed similar overall CL (Table 3), and the decibel (dB) threshold estimates for all the samples (Table 5) are very low, implying a very good sensitivity to low frequency sounds. However, the estimates for *P. troglodytes* and *H. sapiens* are more than 30 dB below the empirically determined auditory sensitivity at this frequency for both taxa based on audiograms (Table 5). We would note that the primate sample on which this relationship was established (Coleman and Colbert, 2010) did not include any large-bodied species, and the inconsistent results for chimpanzees and humans indicate that the regression line cannot simply be extrapolated to larger bodied primates. Thus, we think it is not possible to calculate any reasonable value of auditory sensitivity at 250 Hz for the SH hominins and Neandertal samples from their CL values.

Kirk and Gosselin-Ildari (2009) reported a strong negative correlation between the VOL and the upper and lower limits of hearing

across primates, but no correlation with the best hearing frequency. Relying on the regression equations provided by Kirk and Gosselin-Ildari (2009), we have estimated the high and low frequency limits of hearing in the samples in the present study based on the VOL (Table 5). Our estimate for the upper limit of hearing (high frequency cutoff) in *P. troglodytes* is underestimated by about 9–14% compared with published values based on audiogram data (Heffner, 2004; Table 5). There is no published estimate of the low frequency cutoff in *P. troglodytes*, but the value estimated from the VOL is very close to that estimated in humans. The estimate for the high frequency cutoff in *H. sapiens* is overestimated by about 28%, while the estimated low frequency cutoff is close to the empirical value based on the audiogram data reported by Heffner (2004; Table 5). Some variations are present in human hearing abilities, and the human audible hearing range is generally considered to reach frequencies up to around 20 kHz (Owren et al., 1988; Rosowski, 1994). In this light, the estimated cutoffs in our *H. sapiens* sample are closer to the empirical values. The cochlear estimates based on VOL suggest an audible hearing range that is slightly displaced at the upper end towards higher frequencies in chimpanzees, compared with humans. This is consistent with the higher high frequency cutoff reported in chimpanzee audiograms (Elder, 1934, 1935; Farrer and Prim, 1965; Kojima, 1990; Coleman, 2009).

The high frequency cutoff estimated based on VOL for the SH hominins is very similar to that of *P. troglodytes*, while the estimates for Neandertals, including the Krapina sample, are slightly lower and more similar to modern humans (Table 5). The low frequency cutoff estimates are similar in all taxa in the present study. Thus, the cochlear estimates suggest a slight downward shift at the upper end of the audible hearing range in Neandertals and *H. sapiens*.

4. Discussion

4.1. Comparison with previous studies

To ensure that our results are compatible with those of previous studies, despite the small sample size of the extant taxa and different scanning resolutions used in the present study, we have compared the values for cochlear length and volume with those published previously by different authors relying on μ CT scans (Table 6).

The mean value, standard deviation and range of variation for the cochlear length (CL) in our sample of *H. sapiens* are similar to those of the large sample published by Pietsch et al. (2017),

Table 5
Known and estimated hearing parameters based on cochlear dimensions.

Taxon	SPL@250Hz ^a (dB)	Low frequency limit (60 dB) (Hz)	High frequency limit (60 dB) (kHz)	Source
Audiogram				
<i>Pan troglodytes</i>	24.0		27.0	Coleman (2009)
			28.5	Heffner (2004)
<i>Homo sapiens</i>	17.0	31.0	17.6	Sivian and White (1933)
				Heffner (2004)
Cochlear Length				Coleman and Boyer (2012) ^b
<i>Pan troglodytes</i>	-14.7 ± 8.0			Present study
<i>Homo sapiens</i>	-17.0 ± 7.2			Present study
Cochlear Volume				Kirk and Gosselin-Ildari (2009) ^b
<i>Pan troglodytes</i> (n = 10)		31.9 ± 3.1	24.7 ± 1.6	Present study
Atapuerca-SH (n = 10)		31.7 ± 3.2	24.6 ± 1.6	Present study
Neandertals (n = 7)		27.0 ± 3.3	22.2 ± 1.7	Present study
Krapina (n = 9)		26.9 ± 1.4	22.1 ± 0.8	Present study calculated with data from Beals (2012)
<i>Homo sapiens</i> (n = 10)		28.0 ± 2.3	22.7 ± 1.2	Present study

^a SPL@250 Hz = sound pressure level at 250 Hz. Lower values indicate greater auditory sensitivity.

^b Source of regression equation for estimating hearing parameters.

Table 6
Comparison of the cochlear variables in the present study with those published previously that relied on μ CT scans.

Group	CL (mm)	VOL (mm ³)	R1/R3	NT	Source
	mean \pm SD (n)	mean \pm SD (n)	mean \pm SD (n)	mean \pm SD (n)	
<i>Homo sapiens</i>	41.3 \pm 3.0 (10)	73.3 \pm 10.0 (10)	2.5 \pm 0.3 (10)	2.5 \pm 0.2 (10)	Present study Pietsch et al. (2017) Beaudet et al. (2019) Beals et al. (2016) Braga et al. (2015) Kirk and Gosselin-Ildari (2009)
	40.9 \pm 2.0 (138) ^a			2.7 \pm 0.1 (138) ^b	
	41 (10) ^c	2.8 (10) ^e			
	36.6 \pm 1.2 (10)	80.0 \pm 7.9 (10)	2.6 (10) ^d	2.4 (10)	
	40.1 \pm 2.0 (22)		2.7 \pm 0.3 (22)	2.7 \pm 0.1 (22)	
<i>Pan troglodytes</i>		80.2 (1)			Present study Beaudet et al. (2019) Beals et al. (2016) Braga et al. (2015) Kirk and Gosselin-Ildari (2009)
	40.3 \pm 3.3 (10)	59.8 \pm 10.3 (10)	3.0 \pm 0.4 (10)	2.8 \pm 0.1 (10)	
	39.2 (10) ^c		2.6 (10) ^d	3.0 (10) ^e	
	35.9 \pm 1.4 (5)	56.0 \pm 9.3 (5)		3.0 (5)	
	38.8 \pm 1.7 (9)		3.1 \pm 0.2 (9)	2.9 \pm 0.1 (9)	
	56.5 (1)				

Abbreviations: CL = cochlear length; VOL = cochlear volume; R1/R3 = curvature gradient; NT = number of turns.

^a Range = 36–46 mm.

^b Calculated from the angular length by dividing the total angular length by 360°.

^c Beaudet et al. (2019) did not report the SD, but included the range of values: *H. sapiens* = 37.2–46.8; *P. troglodytes* = 37.8–40.9.

^d Beaudet et al. (2019) did not report the SD, but included the range of values: *H. sapiens* = 2.1–3.4; *P. troglodytes* = 2.3–2.8.

^e Beaudet et al. (2019) did not report the SD, but included the range of values: *H. sapiens* = 2.6–3.3; *P. troglodytes* = 2.8–3.2.

Table 7
Summary of metric differences between samples.^a

Taxon	CL	%L1	%L3	NT	ABT	Sw/Sh	VOL	R1/R3	CTh
<i>Pan troglodytes</i>	Long	Short	Long	High	Small	Rounded	Small	High	Low
Early hominins ^b	Short	?	?	Low	?	?	?	Low	?
Atapuerca-SH	Long	Short	Short	Low	Small	Rounded	Small	Low	Low
Neandertals	Long	Long	Very short	Very low	Large	Oval-shaped	Large	Low	High
Recent <i>Homo sapiens</i>	Long	Long	Short	Low	Large	Oval-shaped	Large	Low	High

^a Inferred derived features in bold. This assumes *P. troglodytes* shows the primitive condition in all features except CL, where the primitive condition (i.e., short) would be that present in *P. paniscus* (see text).

^b 'Early hominins' refers the genera *Australopithecus* and *Paranthropus*.

indicating that our sample could be reasonably considered to approximate the range of modern human variation. In addition, our results for CL in both *H. sapiens* and *P. troglodytes* are similar to those published by Braga et al. (2015) and Beaudet et al. (2019), but higher than those reported by Beals et al. (2016) in both taxa (Table 6). Finally, regarding the cochlear volume (VOL), the mean values in the present study for *H. sapiens* and *P. troglodytes* (Table 6) are comparable to previously published values by Kirk and Gosselin-Ildari (2009) and Beals et al. (2016). The generally good agreement between our results and those of other authors indicates that, despite the differences in sample size and scan resolution, the data in the present study are comparable with those in previous studies.

4.2. Evolution of the hominin cochlea

The results of the present study make it possible to outline the main aspects of cochlear variation across the samples (Table 7).

Cochlear length *Pan troglodytes* and *H. sapiens* show a long cochlea for their BM, while *P. paniscus*, *G. gorilla* and *Po. pygmaeus* are close to the values predicted for their BM (Fig. 4). The most parsimonious interpretation of these results is that a CL that is well-predicted by BM may represent the primitive condition among extant hominids, meanwhile the relatively long cochlea in *P. troglodytes* and *H. sapiens* is likely derived. In this context, the relatively long CL shared by *P. troglodytes* and *H. sapiens* seems likely to be a homoplasy.

Regarding the fossil hominin taxa, the CL in *Australopithecus* and *Paranthropus* are well-predicted for their estimated BM and, thus, show the primitive condition for hominids. While BM in early

members of the genus *Homo* is difficult to estimate, the absolutely short CL in SK 27 and SK 847 (Braga et al., 2015; Beaudet et al., 2019) suggests their cochleae are unlikely to be relatively long, reflecting the primitive condition. The SH hominins show a relative increase in the CL, and pK-Neandertals share the derived relatively long CL with *H. sapiens* and SH.

Proportional cochlear lengths Compared to *H. sapiens*, *P. troglodytes* combines a proportionally short first turn (%L1) with a proportionally long third turn (%L3) of the cochlea. In the absence of comparative data for these variables in other hominids, including early hominins, we assume that the condition in *P. troglodytes* could be considered as primitive, while that in *H. sapiens* is derived. The SH hominins resemble *P. troglodytes* in the primitive shorter %L1 and *H. sapiens* in the derived shorter %L3. pK-Neandertals share with modern humans the derived pattern in the longer %L1 and further differ from them in their very short %L3, which could be an autapomorphy in *H. neanderthalensis*.

Number of turns *P. troglodytes* presents higher values for NT than *H. sapiens*. The data published by Braga et al. (2015) also show that *P. troglodytes*, *P. paniscus* and *G. gorilla* have mean values that are greater than *H. sapiens*. In our opinion, the higher NT could be considered as the primitive condition, with *H. sapiens* showing a derived condition with respect to *Pan* and *Gorilla*. The data from Braga et al. (2015) and Beaudet et al. (2019) show that *Australopithecus*, *Paranthropus* and early *Homo* (SK 27 and SK 847) share low values of NT with *H. sapiens*.

The SH hominins also show low values of NT, again similar to those of *H. sapiens*. The NT in the Krapina sample (Beals et al., 2016) does not significantly differ from the SH sample and is higher than the pK-Neandertal sample. Interestingly, the pK-Neandertal sample

has the lowest values for NT, being significantly lower than *H. sapiens* and Krapina. Thus, the very low NT in pK-Neandertals seems to be an autapomorphic condition, and this is suggestive evidence of cochlear evolution within *H. neanderthalensis* from Krapina to later Neandertals.

Size and shape of the cross-sectional area of the basal turn The ABT is smaller and rounder in *P. troglodytes* but larger and more oval in modern humans. In the absence of comparative data in other extant hominids, we assume that the condition seen in *P. troglodytes* represents the primitive state, while that in *H. sapiens* is derived. The SH hominins resemble *P. troglodytes* in their smaller and rounded ABT, while pK-Neandertals present a larger and more oval ABT, similar to those of *H. sapiens*. Our results indicate that the changes in shape and size of the ABT occurred after the time of the SH hominins. Given that the SH population is generally considered to represent the earliest members of the Neandertal clade (Arsuaga et al., 2014; Meyer et al., 2016), this likely represents a case of homoplasy between *H. sapiens* and Neandertals.

Cochlear volume Our analysis of the relationship between body mass (BM) and cochlear volume (VOL) has revealed that *P. troglodytes* and *G. gorilla* fall within the confidence interval for primates (Fig. 6), while *H. sapiens* is above the upper limit of the confidence interval. Thus, a VOL that is consistent with BM can be considered the primitive condition for the hominine clade (African apes and humans).

The SH hominins present a VOL that corresponds to their BM, while both Krapina and pK-Neandertals samples have a larger VOL than predicted by their BM (Fig. 6). Based on this limited data, the condition in the SH hominins would seem to represent a primitive feature, while the relatively large VOL in *H. neanderthalensis* and *H. sapiens* would be derived. As in the case of ABT, our results indicate that the increase in the VOL seen in *H. neanderthalensis* and *H. sapiens* occurred after the time of SH and constitutes a case of homoplasy.

Changes in the cochlear volume could plausibly be associated with increases in brain size, and cochlear volume has been linked with brain volume in early primates (Armstrong et al., 2011). The brain size in the SH hominins is much larger than that in chimpanzees, and the SH mean brain size falls within the range of variation in *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* (Arsuaga et al., 2014; Poza-Rey et al., 2019). However, the cochlear volume is similar to that in chimpanzees. Thus, there does not seem to be a clear relationship between brain size and cochlear volume in hominin evolution.

Cochlear curvature gradient *Pan troglodytes* shows a significantly higher value for the curvature gradient (R1/R3) than *H. sapiens* (Table 3). The data for the other extant hominids (Braga et al., 2015) show them to have higher values for R1/R3 than in *H. sapiens*. This suggests that *H. sapiens* is characterized by a derived character state compared with *P. troglodytes*. Lower values, similar to *H. sapiens*, are reported for the early hominin taxa *Australopithecus* and *Paranthropus* as well as the early *Homo* specimens SK 847 and SK 27 (Braga et al., 2015; Beaudet et al., 2019). The SH hominins and pK-Neandertals also show low curvature gradients close to that of *H. sapiens*, suggesting a reduced curvature gradient is a hominin feature. Nevertheless, some caution is warranted regarding this suggestion, since the position of the facial nerve has been suggested to influence the curvature gradient in the modern human cochlea. In particular, a closer spatial relationship between the facial nerve and the cochlea has been argued to slightly reduce the radius of the basal turn (R1), and there is a large degree of variation in R1/R3 in modern humans (Pietsch

et al., 2017). Moreover, Braga et al. (2015) found no differences in this variable between *H. sapiens* and other mammalian species.

Cochlear thickness Our results show that *P. troglodytes* has lower values for the cochlear thickness (CTh) than does *H. sapiens* (Table 3), which we assume represents the primitive condition in the absence of additional comparative data for extant hominids. The SH hominins shared the primitive condition with *P. troglodytes*, while pK-Neandertals show the derived condition seen in *H. sapiens*. This situation suggests that an increase in CTh in the Neandertal clade occurred after the time of the SH hominins and represents a homoplasy between *H. sapiens* and Neandertals.

4.3. Integration, modularity and mosaic evolution in the hominin ear

Morphological integration and modularity are related concepts that are receiving growing attention in human evolutionary studies (Polanski and Franciscus, 2006; Bastir, 2008; Bastir and Rosas, 2009; Grabowski et al., 2011; Gómez-Robles and Polly, 2012; Arlegi et al., 2018). Morphological integration refers to sets of traits that show a strong degree of covariation, while modularity refers to a relative degree of independence of different sets of traits, named modules, strongly integrated internally but relatively independent among each other (Klingenberg, 2008). Evolutionary change is influenced by modularity and integration in two different ways. While integration limits the capacity of the different modules to evolve independently, constraining evolutionary change (Klingenberg, 2005), modularity allows for the modules to evolve independently, and at different evolutionary rates, giving rise to a mosaic evolutionary pattern (Bastir, 2008). In fact, a mosaic evolutionary model has been proposed for the SH population based on the craniodental evidence (Arsuaga et al., 2014).

Within the mammalian hearing organ, the outer and middle ear collect and transmit the sound energy from the environment and deliver it to the inner ear, where the cochlea converts this mechanical energy to an electrical signal perceived by the brain. Thus, there appear to be two clear functional units, one for sound transmission (outer and middle ear) and the other for perception (cochlea). Given this, it would be interesting to explore whether these two functional units constitute a single module which evolves together, or whether, on the contrary, they represent two distinct modules that evolve independently.

Previous studies of the outer and middle ear in the SH hominins have shown that their morphology was very similar to that of *H. sapiens* and largely different from that of *P. troglodytes* (Martínez et al., 2004, 2013; Quam, 2006; Quam et al., 2015, 2017). The present study has shown that the SH hominins resemble *P. troglodytes* in the cochlear volume, size and shape of the cross-section of the basal turn, and the proportional length of the first turn. Thus, the SH evidence shows changes in the outer and middle ear preceded changes in these cochlear variables and indicates different evolutionary rates in these two functional modules.

Within the Neandertal clade, the bony labyrinth in *H. neanderthalensis* shows a derived pattern of semicircular canal proportions and a relatively low placement of the posterior canal (Spor et al., 2003), together with a large cochlear volume (VOL). The SH hominins already show the derived semicircular canal proportions, but do not show the low-placed posterior canal (Quam et al., 2016) and have a small VOL. The presence of some derived Neandertal features in the SH semicircular canals, but not in the cochlea, indicates that evolutionary change in the semicircular canals preceded that in the cochlea in the Neandertal clade. Within

H. neanderthalensis, our results have shown that the cochlea in pK-Neandertals has a derived pattern of proportions (a short $\%L3$, together with a low NT) that is not present in Krapina. Since the semicircular canals in the Krapina sample show similar proportions and a low placement of the posterior canal as in the pK-Neandertal sample (Hill et al., 2014), this indicates that the cochlea has undergone evolutionary change in later Neandertals. Thus, the cochlea and semicircular canals, which have largely separate physiological roles, seem to have evolved independently in the Neandertal clade.

In sum, our results indicate a mosaic evolutionary pattern for different functional parts of the ear (outer and middle ear, cochlea and semicircular canals) in the genus *Homo* and support the idea that these represent functional modules that evolve at different rates.

4.4. Auditory capabilities

The estimated auditory capacities based on VOL suggest that the SH hominins may have had a slightly higher upper limit of hearing compared with *H. sapiens*. Within primates, humans have the lowest high frequency cutoff of any species tested to date (Heffner, 2004), and this represents a derived aspect of their audiogram that may not have been fully present in the SH hominins (Quam et al., 2017). The larger cochlear volume in Neandertals may indicate a lower high frequency cutoff, closer to that of *H. sapiens*. Thus, changes in the cochlear volume are suggestive evidence of a slight difference in hearing abilities within the Neandertal clade, and the lowered high-frequency cutoff in Neandertals and *H. sapiens* would represent a homoplasy.

These inferences for hearing abilities based on cochlear dimensions complement the results of other studies examining the anatomy of the ear region and audition in fossil hominins. In particular, the analysis of the sound power transmission through the outer and middle ear in the SH hominins showed them to have similar hearing abilities as in *H. sapiens* and different from chimpanzees up to 5 kHz (Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015, 2017). The main difference from humans was a slightly narrower band of maximum sensitivity in the SH hominins. Thus, the SH hominins differ from modern humans in two aspects of their hearing pattern: a slightly narrower band of maximum sensitivity in the midrange frequencies (1–5 kHz) and a slightly higher upper limit of the audible frequency range. Both of these aspects would appear to be primitive features of the hearing abilities in the SH hominins. On the other hand, Stoessel et al. (2016) found similar functional properties, and inferred similar hearing abilities, in the middle ear and ear ossicles of Neandertals and modern humans.

Drawing more precise inferences on hearing abilities from cochlear morphology in fossil taxa will require additional data for both cochlear dimensions and hearing abilities on a considerably larger sample of primate species. The widespread application of CT scanning in the study of fossil and recent taxa is encouraging in this regard. However, the lack of data on primate hearing is a particular hindrance, since only two behavioral audiograms of primate species have been published in the last 20 years (Jackson et al., 1999; Osmanski and Wang, 2011). Until more robust datasets are available, future studies should approach the question of predicting auditory capacities in fossil taxa from cochlear morphology with appropriate caution.

5. Conclusion

The cochlea in the SH individuals shows some features shared with *P. troglodytes*, which we consider as primitive traits, including: small cochlear volume, small size and circular shape of

the cross-section of the basal turn and the proportionally short length of the basal turn. At the same time, the SH hominins share some cochlear features with *H. sapiens* and Neandertals, including a longer cochlear length and a proportionally shorter apical turn, that could be derived traits for the genus *Homo*. The evidence from the SH sample suggests that increase in cochlear volume, size of the cross-sectional basal turn and thickness of the cochlea, as well as the oval shaped cross-sectional basal turn, seen in *H. sapiens* and *H. neanderthalensis*, evolved independently in each species. This increase in cochlear volume in *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* is not only due to changes in the body mass and the cochlear length, but, rather, to an increase in the cross-sectional area of the basal turn.

The present study has also documented an apparently derived pattern of cochlear proportions, with a proportionally very short apical turn, in later Neandertals. This change in cochlear proportions is absent in the SH sample and occurred after the time of Krapina, indicating cochlear evolution within *H. neanderthalensis*.

The results of the present study suggest that the ear evolved in a mosaic pattern in the genus *Homo* and that the outer and middle ear, the cochlea and semicircular canals largely evolved independently. Finally, the similar cochlear volume in the SH hominins and *P. troglodytes* is consistent with a slightly higher upper limit of hearing compared with *H. sapiens*, and this represents a primitive feature in the SH hearing pattern. Further studies of additional extant and fossil hominids will make it possible to confirm or revise the conclusions presented here.

Acknowledgements

We wish to thank our fellow excavators in the Sima de los Huesos site for their valuable work in the field: A. Gracia, N. García, N. Sala and A. Aranburu. Rebeca García provided useful comments on the statistical portion of this study. The authors thank the associate editor and the two anonymous reviewers for their insightful and constructive comments on improving the manuscript. The authors also wish to thank the following individuals and institutions for providing access to fossils and specimens housed in their care: A. Balzeau (Musée de l'Homme, France), I. Hershkovitz and J. Abramov (Tel Aviv University, Israel), Departamento de Colecciones de la Estación Biológica de Doñana (Sevilla, Spain). CT scanning of the SH fossils was carried out at the Laboratorio de la Evolución Humana (Burgos, Spain) by Rebeca García and Laura Rodríguez (Project No. BU005A09). Financial support for this study was provided by the Ministerio de Economía y Competitividad of the Spanish Government (CGL2015-65387-C3-2-P) and Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (PGC2018-093925-B-C33). M.C.V. and A.B. have received predoctoral grants from the Fundación Atapuerca and R.Q. has been supported by Programa "Ginés de los Ríos" (Universidad de Alcalá). This paper is the result of research performed by the Evolutionary Bioacoustics Group at the Universidad de Alcalá (Spain).

Supplementary Online Material

Supplementary online material to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102641>.

References

- Arlegi, M., Gómez-Robles, A., Gómez-Olivencia, A., 2018. Morphological integration in the gorilla, chimpanzee, and human neck. *American Journal of Physical Anthropology* 166, 408–416.
- Armstrong, S.D., Bloch, J.I., Houde, P., Silcox, M.T., 2011. Cochlear labyrinth volume in euarchontoglires: implications for the evolution of hearing in Primates. *The Anatomical Record* 294, 263–266.

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33, 219–281.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W., Quam, R., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J., Carretero, J., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martínón-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C., Rodríguez, L., Ortega, A., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344, 1358–1363.
- Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-González, R., Bonmatí, A., Quam, R., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112, 11524–11529.
- Bastir, M., 2008. A systems-model for the morphological analysis of integration and modularity in human craniofacial evolution. *Journal of Anthropological Science* 86, 37–58.
- Bastir, M., Rosas, A., 2009. Mosaic evolution of the basicranium in *Homo* and its relation to modular development. *Evolutionary Biology* 36, 57–70.
- Beals, M.E., 2012. The cochlear labyrinth of Krapina Neandertals. Master's Thesis, University of Kansas.
- Beals, M.E., Frayer, D.W., Radović, J., Hill, C.A., 2016. Cochlear labyrinth volume in Krapina Neandertals. *Journal of Human Evolution* 90, 176–182.
- Beaudet, A., Clarke, R.J., Bruxelles, L., Carlson, K.J., Crompton, R., de Beer, F., Dhaene, J., Heaton, J.L., Jakata, K., Jashashvili, T., Kuman, K., McClymont, J., Pickering, T.R., Stratford, D., 2019. The bony labyrinth of StW 573 ("Little Foot"): Implications for early hominin evolution and paleobiology. *Journal of Human Evolution* 127, 67–80.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Lozano, M., Sarmiento, S., Muela, A., 2004. Paleodemography of the Atapuerca: Sima de los Huesos hominin sample: A revision and new approaches to the paleodemography of the European Middle Pleistocene population. *Journal of Anthropological Research* 60, 5–26.
- Braga, J., Thackeray, J.F., Dumoncel, J., Descouens, D., Bruxelles, L., Loubes, J.M., Kahn, J.L., Stambanoni, M., Bam, L., Hoffman, J., de Beer, F., Spoor, F., 2013. A new partial temporal bone of a juvenile hominin from the site of Kromdraai B (South Africa). *Journal of Human Evolution* 65, 447–456.
- Braga, J., Loubes, J.M., Descouens, D., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Kahn, J.L., de Beer, F., Riberon, A., Hoffman, K., Balaresque, P., Gilissen, E., 2015. Disproportionate cochlear length in genus *Homo* shows a high phylogenetic signal during apes' hearing evolution. *PLoS One* 10, e0127780.
- Braga, J., Bouvier, P., Dherbey, J.R., Balaresque, P., Rissler, L., Loubes, J.M., Dumoncel, J., Duployer, B., Tenailleau, C., 2017. Echoes from the past: New insights into the early hominin cochlea from a phylo-morphometric approach. *Comptes Rendus Palevol* 16, 508–520.
- Coleman, M.N., 2009. What do primates hear? A meta-analysis of all known non-human primate behavioral audiograms. *International Journal of Primatology* 30, 55–91.
- Coleman, M.N., Boyer, D.M., 2012. Inner ear evolution in primates through the Cenozoic: implications for the evolution of hearing. *The Anatomical Record* 295, 615–631.
- Coleman, M.N., Colbert, M.W., 2010. Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *Journal of Morphology* 27, 511–532.
- Conde-Valverde, M., Quam, R., Martínez, I., Arsuaga, J.L., Daura, J., Sanz, M., Zilhão, J., 2018. The bony labyrinth in the Aroeira 3 Middle Pleistocene cranium. *Journal of Human Evolution* 124, 105–116.
- Echteler, S.M., Fay, R.R., Popper, A.N., 1994. Structure of the mammalian cochlea. In: Fay, R.R., Popper, A.N. (Eds.), *Comparative Hearing: Mammals*. Springer-Verlag, New York, pp. 134–171.
- Elder, J.H., 1934. Auditory acuity of the chimpanzee. *Journal of Comparative Psychology* 17, 157–183.
- Elder, J.H., 1935. The upper limit of hearing in chimpanzee. *The American Journal of Physiology* 112, 109–115.
- Farrer, D., Prim, M., 1965. A preliminary report on auditory frequency threshold comparisons of humans and pre-adolescent chimpanzees. 6571st Aeromedical Research Laboratory, Holloman Air Force Base, New Mexico. Technical Report No. 65-6.
- Fleischer, G., 1976. Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure. *Journal of Paleontology* 50, 133–152.
- Frouin, M., Lahaye, C., Valladas, H., Higham, T., Debénath, A., Delagnes, A., Mercier, N., 2017. Dating the middle Paleolithic deposits of La Quina Amont (Charente, France) using luminescence methods. *Journal of Human Evolution* 109, 30–45.
- Gómez-Olivencia, A., Crevecoeur, I., Balzeau, A., 2015. La Ferrassie 8 Neandertal child reloaded: New remains and re-assessment of the original collection. *Journal of Human Evolution* 82, 107–126.
- Gómez-Robles, A., Polly, P.D., 2012. Morphological integration in the hominin dentition: Evolutionary, developmental, and functional factors. *Evolution* 66, 1024–1043.
- Grabowski, M.W., Polk, J.D., Roseman, C.C., 2011. Divergent patterns of integration and reduced constraint in the human hip and the origins of bipedalism. *Evolution* 65, 1336–1356.
- Guérin, G., Frouin, M., Talamo, S., Aldeias, V., Bruxelles, L., Chiotti, L., Dibble, H.L., Goldberg, P., Hublin, J.J., Jain, M., 2015. A multi-method luminescence dating of the Palaeolithic sequence of La Ferrassie based on new excavations adjacent to the La Ferrassie 1 and 2 skeletons. *Journal of Archaeological Science* 58, 147–166.
- Heffner, R.S., 2004. Primate hearing from a mammalian perspective. *The Anatomical Record* 281, 1111–1122.
- Heim, J.L., 1982. *Les Enfants Neanderthaliens de la Ferrassie*. Masson, Paris.
- Hill, C.A., Radović, J., Frayer, D.W., 2014. Brief communication: Investigation of the semicircular canal variation in the Krapina Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology* 154, 302–306.
- Hublin, J.-J., Spoor, F., Braun, M., Zonneveld, F., Condemi, S., 1996. A late Neanderthal associated with Upper Paleolithic artefacts. *Nature* 381, 224–226.
- Jackson, L.S., Heffner, R.S., Heffner, H.E., 1999. Free-field audiogram of the Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *The Journal of the Acoustical Society of America* 106, 3017–3023.
- Kawano, A., Seldon, H.L., Clark, G.M., 1996. Computer-aided three-dimensional reconstruction in human cochlear maps: measurement of the lengths of organ of Corti, outer wall, inner wall, and Rosenthal's canal. *Annals of Otolaryngology and Laryngology* 105, 701–709.
- Kirk, E.C., Gosselin-Ildari, A.D., 2009. Cochlear labyrinth volume and hearing abilities in primates. *The Anatomical Record* 292, 765–776.
- Klingenberg, C.P., 2005. Developmental constraints, modules, and evolvability. In: Hallgrímsson, B., Hall, B.K. (Eds.), *Variation*. Academic Press, San Diego, pp. 219–247.
- Klingenberg, C.P., 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 115–132.
- Kojima, S., 1990. Comparison of auditory functions in the chimpanzee and human. *Folia Primatologica* 55, 62–72.
- Li, Z.-Y., Wu, X.-J., Zhou, L.-P., Liu, W., Gao, X., Nian, X.-M., Trinkaus, E., 2017. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. *Science* 355, 969–972.
- Manoussaki, D., Chadwick, R.S., Ketten, D.R., Arruda, J., Dimitriadis, E.K., O'Malley, J.T., 2008. The influence of cochlear shape on low-frequency hearing. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 6162–6166.
- Maret, D., Telmon, N., Peters, O.A., Lepage, B., Treil, J., Inglesse, J.M., Peyre, A., Kahn, J.L., Sixou, M., 2012. Effect of voxel size on the accuracy of 3D reconstructions with cone beam CT. *Dentomaxillofacial Radiology* 41, 649–655.
- Martínez, I., Arsuaga, J.L., 1997. The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. *Journal of Human Evolution* 33, 283–318.
- Martínez, I., Rosa, M., Arsuaga, J.L., Jarabo, P., Quam, R.M., Lorenzo, C., Gracia, A., Carretero, J.M., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2004. Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101, 9976–9981.
- Martínez, I., Quam, R.M., Arsuaga, J.L., 2006. Evolutionary trends in the temporal bone in the Neandertal lineage: a comparative study between the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) and Krapina samples. *Periodicum Biologorum* 108, 309–317.
- Martínez, I., Rosa, M., Quam, R.M., Jarabo, P., Lorenzo, C., Bonmatí, A., Gómez-Olivencia, A., Gracia, A., Arsuaga, J.L., 2013. Communicative capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. *Quaternary International* 295, 94–101.
- Meyer, M., Arsuaga, J.L., de Filippo, C., Nagel, S., Aximu-Petri, A., Nickel, B., Martínez, I., Gracia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Viola, B., Kelso, J., Prüfer, K., Pääbo, S., 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature* 531, 504–507.
- Osmanski, M.S., Wang, X., 2011. Measurement of absolute auditory thresholds in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Hearing Research* 277, 127–133.
- Owren, M., Hopp, S., Sinnott, J., Petersen, M., 1988. Absolute auditory thresholds in three Old World Monkey species (*Cercopithecus aethiops*, *C. neglectus*, *Macaca fuscata*) and humans (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology* 102, 99–107.
- Pietsch, M., Dávila, L.A., Erfurt, P., Avci, E., Lenarz, T., Kral, A., 2017. Spiral form of the human cochlea results from spatial constraints. *Scientific Reports* 7, 7500.
- Pilbeam, D., Young, N., 2004. Hominoid evolution: synthesizing disparate data. *Comptes Rendus Palevol* 3, 305–321.
- Polanski, J.M., Franciscus, R.G., 2006. Patterns of craniofacial integration in extant *Homo*, *Pan*, and *Gorilla*. *American Journal of Physical Anthropology* 131, 38–49.
- Ponce de León, M.S., Koesbardiati, T., Weissmann, J.D., Milella, M., Reyna-Blanco, C.S., Suwa, G., Kondo, O., Malaspina, A.-S., White, T.D., Zollikofer, C.P., 2018. Human bony labyrinth is an indicator of population history and dispersal from Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 115, 4128–4133.
- Poza-Rey, E.M., Gómez-Robles, A., Arsuaga, J.L., 2019. Brain size and organization in the Middle Pleistocene hominins from Sima de los Huesos. Inferences from endocranial variation. *Journal of Human Evolution* 129, 67–90.
- Quam, R.M., 2006. Temporal bone anatomy and the evolution of acoustic capacities in fossil humans. PhD Dissertation, Binghamton University, State University of New York.
- Quam, R.M., Martínez, I., Rosa, M., Bonmatí, A., Lorenzo, C., de Ruiter, D.J., Mogggi-Cecchi, J., Conde-Valverde, M., Jarabo, P., Menter, C.G., Thackeray, J.F., Arsuaga, J.L., 2015. Early hominin auditory capacities. *Science Advances* 1, e1500355.
- Quam, R.M., Lorenzo, C., Martínez, I., Gracia-Téllez, A., Arsuaga, J.L., 2016. The bony labyrinth of the middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 90, 1–15.

- Quam, R.M., Martínez, I., Rosa, M., Arsuaga, J.L., 2017. Evolution of hearing and language in fossil hominins. In: Quam, R.M., Ramsier, M., Popper, A., Fay, R. (Eds.), *Primate Hearing and Communication*. Springer International, Cham, pp. 201–231.
- Rendu, W., Beauval, C., Crevecoeur, I., Bayle, P., Balzeau, A., Bismuth, T., Bourguignon, L., Delfour, G., Faivre, J.-P., Lacrampe-Cuyaubère, F., 2014. Evidence supporting an intentional Neandertal burial at La Chapelle-aux-Saints. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111, 81–86.
- Rink, W., Schwarcz, H., Lee, H., Rees-Jones, J., Rabinovich, R., Hovers, E., 2001. Electron spin resonance (ESR) and thermal ionization mass spectrometric (TIMS) $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ dating of teeth in Middle Paleolithic layers at Amud Cave, Israel. *Geoarchaeology: An International Journal* 16, 701–717.
- Rink, W., Schwarcz, H., Smith, F.H., Radovic, J., 1995. ESR ages for Krapina hominids. *Nature* 378, 24.
- Rosowski, J.J., 1994. Outer and middle ears. In: Fay, R.R., Popper, A.N. (Eds.), *Comparative Hearing: Mammals*. Springer, New York, pp. 172–247.
- Scheuer, L., Black, S., 2000. *Developmental Juvenile Osteology*. Academic Press, San Diego.
- Schwarcz, H., Buhay, W., Grün, R., Valladas, H., Tchernov, E., Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B., 1989. ESR dating of the Neandertal site, Kebara Cave, Israel. *Journal of Archaeological Science* 16, 653–659.
- Sivian, L.J., White, S.D., 1933. On minimum audible sound fields. *The Journal of the Acoustical Society of America* 4, 288–321.
- Smith, R.J., Jungers, W.L., 1997. Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution* 32, 523–559.
- Spoor, F., 1993. The comparative morphology and phylogeny of the human bony labyrinth. Ph.D. Dissertation, Utrecht University.
- Spoor, F., 2003. The semicircular canal system and locomotor behaviour, with special reference to hominin evolution. *Courier-Forschungsinstitut Senckenberg* 243, 93–104.
- Spoor, F., Zonneveld, F., 1998. Comparative review of the human bony labyrinth. *American Journal of Physical Anthropology* 107, 211–251.
- Spoor, F., Wood, B., Zonneveld, F., 1994. Implications of early hominid labyrinthine morphology for the evolution of human bipedal locomotion. *Nature* 369, 645–648.
- Spoor, F., Hublin, J., Braun, M., Zonneveld, F., 2003. The bony labyrinth of Neandertals. *Journal of Human Evolution* 44, 141–165.
- Spoor, F., Garland, T., Krovitz, G., Ryan, T.M., Silcox, M.T., Walker, A., 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 10808–10812.
- StatSoft, 2010. *Statistica 10.0*. StatSoft, Tulsa.
- Stoessel, A., David, R., Gunz, P., Schmidt, T., Spoor, F., Hublin, J.J., 2016. Morphology and function of Neandertal and modern human ear ossicles. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 113, 11489–11494.
- Stringer, C., 2012. The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evolutionary Anthropology* 21, 101–107.
- West, C.D., 1985. The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. *The Journal of the Acoustical Society of America* 77, 1091–1101.
- Wu, X.J., Crevecoeur, I., Liu, W., Xing, S., Trinkaus, E., 2014. Temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111, 10509–10513.

2.3. Tercer artículo.

Mercedes Conde-Valverde, Manuel Rosa, Ignacio Martínez, Julio Marchamalo, Ana Pantoja-Pérez, Rolf M. Quam, Carlos Lorenzo, Ana Gracia-Téllez, Alfredo García-Fernández, Juan Luis Arsuaga, Teresa Rivera-Rodríguez (2019). A revision of the conductive hearing loss in Cranium 4 from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 135, 102663.

Resumen.

Entre las patologías presentes en los cráneos de la Sima de los Huesos (SH) destaca la exostosis de ambos conductos auditivos externos del Cráneo 4 (Pérez et al., 1997). Esta patología consiste en un crecimiento anómalo del hueso timpánico que estrecha la sección de dicho conducto, pudiendo llegar, en el caso extremo, a obliterarlo completamente. Además, el estrechamiento del canal auditivo también puede provocar infecciones recurrentes debidas a la acumulación de cerumen y otros detritus. En los casos más severos, la exostosis del conducto auditivo externo (ECAE) puede acarrear la sordera del individuo. A partir del estudio de una única tomografía, realizada en el plano axial de uno de los conductos auditivos del Cráneo 4, se llegó a la conclusión de que dicho individuo padeció de sordera (Pérez et al., 1997).

Las ECAE no son infrecuentes en el registro fósil del género *Homo* y, en los estudios sobre esta patología, el Cráneo 4 es tenido en la literatura científica como el caso más antiguo conocido de sordera. Así, las comparaciones realizadas entre la ECAE del Cráneo 4 y otros fósiles humanos han llevado a algunos autores a atribuir pérdidas de la audición a algunos ejemplares fósiles (Trinkaus y Villotte, 2017; Trinkaus y Wu, 2017). Sin embargo, dichas comparaciones se limitan al aspecto externo de la lesión, sin incluir estudios radiográficos. Por otra parte, como ya se ha comentado, el diagnóstico de la sordera del Cráneo 4 estaba basado en una única tomografía realizada con un escáner médico de baja resolución.

Esta situación motivó la elaboración de este trabajo, con el objetivo de aplicar al estudio de la patología del Cráneo 4 los avances técnicos y metodológicos realizados desde 1997. En primer lugar, ahora es posible realizar tomografías con mucha mayor resolución que las obtenidas entonces. Por otra parte, también es posible procesar informáticamente los centenares de tomografías resultantes para obtener un modelo tridimensional virtual de las cavidades del oído y, finalmente, se cuenta con un modelo físico que permite obtener la transmisión de la potencia sonora a partir del procesado de los valores de variables anatómicas que pueden ser medidas en los modelos virtuales.

Para realizar este estudio se realizaron los modelos virtuales de ambos oídos del Cráneo 4 mediante el procedimiento de segmentación semi-automática, siguiendo el protocolo HMH (siglas de *Half Maximum Height Thresholding Protocol*). Puesto que las ECAE del Cráneo 4 han afectado a las secciones de ambos conductos auditivos externos, alterando el valor de sus áreas en una zona relativamente extensa, fue preciso modificar el modelo físico para ajustarlo a la nueva forma de los conductos auditivos. Con este propósito se midió el área de la sección de ambos conductos cada 0.2 mm, empezando desde la ranura timpánica. El estudio de la variación del área de dichas secciones permitió establecer la nueva geometría de los conductos auditivos del Cráneo 4. En ambos casos, se había pasado de ser un cilindro de sección constante a un cuerpo geométrico más complejo, que incluía, en la región afectada por la patología, una parte con forma de cuerno exponencial y un cilindro de sección menor.

Una vez modificado el modelo físico, de acuerdo con los cambios producidos por la patología, se calculó la transmisión de la potencia sonora en ambos oídos y se comparó con la de otros ejemplares sanos de la muestra. También se obtuvieron los valores de la transmisión de la potencia sonora que habrían tenido los oídos del Cráneo 4 en ausencia de patología. Los resultados obtenidos mostraron que la transmisión de la potencia sonora de ambos oídos del Cráneo 4 es comparable con la del resto de ejemplares de la muestra y que no hay apenas diferencia entre los valores obtenidos para el Cráneo 4 patológico y para el modelo del Cráneo 4 sin patología.

La conclusión obvia a la que llevan estos resultados es que las ECAE del Cráneo 4 no habían alterado su audición y que, en consecuencia, el individuo no sufrió sordera. Este resultado tiene un gran impacto para los estudios sobre las ECAE de aquellos fósiles humanos para los que se ha realizado un diagnóstico de sordera a partir de la comparación de sus lesiones con las del Cráneo 4, puesto que dichos diagnósticos han sido refutados por nuestro trabajo. Por otra parte, nuestros resultados también muestran que, para estudiar el grado de afectación de la audición de un ejemplar fósil a partir del estudio de sus ECAE, es preciso realizar un estudio exhaustivo con una metodología similar a la presentada en este trabajo.



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Human Evolution

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jhevol

A revision of the conductive hearing loss in Cranium 4 from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Burgos, Spain)

Mercedes Conde-Valverde ^{a,*}, Manuel Rosa ^{a,b}, Ignacio Martínez ^{a,c}, Julio Marchamalo ^a, Ana Pantoja-Pérez ^c, Rolf Quam ^{a,c,d,e}, Carlos Lorenzo ^{f,g}, Ana Gracia-Téllez ^{c,h}, Alfredo García-Fernández ^{a,i,j}, Juan Luis Arsuaga ^{a,c,k}, Teresa Rivera-Rodríguez ^{a,l,m,n}

^a Cátedra de Otoacústica Evolutiva y Paleoantropología (Hospitales Madrid-Universidad de Alcalá), Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, Campus Universitario, Ctra. Madrid-Barcelona km 33,600, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain

^b Departamento de Teoría de la Señal y Comunicaciones, Escuela Politécnica Superior, Universidad de Alcalá, Campus Universitario, 28805 Alcalá de Henares, Spain

^c Centro Mixto (UCM-ISCI) de Evolución y Comportamiento Humanos, Av. Monforte de Lemos 5, 28029 Madrid, Spain

^d Department of Anthropology, Binghamton University (SUNY) Binghamton, NY 13902-6000, USA

^e Division of Anthropology, American Museum of Natural History, Central Park West-79th St., New York, NY 10024, USA

^f Àrea de Prehistòria, Departament d'Història i Història de l'Art, Universitat Rovira i Virgili, Av. Catalunya 35, 43002 Tarragona, Spain

^g Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, Campus Sescelades URV, Zona Educacional 4, 43007 Tarragona, Spain

^h Àrea de Paleontologia, Departamento de Geografía y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Alcalá, Campus Universitario, Ctra. Madrid-Barcelona km 33,600, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain

ⁱ Departamento de Ciencias Médicas Clínicas, Facultad de Medicina, Universidad CEU San Pablo, Urbanización Montepríncipe, 28925 Alcorcón, Madrid, Spain

^j Hospital Universitario HM Puerta del Sur, Avda. de Carlos V 70, 28938 Móstoles, Madrid, Spain

^k Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain

^l Servicio de Otorrinolaringología, Hospital Universitario Príncipe de Asturias, Ctra. Alcalá-Meco s/n, 28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain

^m Departamento de Cirugía, Ciencias Morfológicas y Sociales, Facultad de Medicina, Universidad de Alcalá, Campus Universitario, Ctra. Madrid-Barcelona km 33,600, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain

ⁿ Centro de Investigación Biomédica en Red en enfermedades raras (Ciberer), Instituto de Salud Carlos III (ISCI), Monforte de Lemos, 3-5, 28029, Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 13 May 2019

Accepted 13 August 2019

Available online 11 September 2019

Keywords:

Atapuerca

External auditory exostoses

Stenosis

Deafness

Audition

Hominin

ABSTRACT

Pathological conditions have been previously documented in the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins from northern Spain, and several of these have clear behavioral implications. Within this fossil assemblage, Cranium 4 shows bilateral external auditory exostoses which have been preliminarily interpreted as causing a significant hearing loss in this individual. If confirmed, this would be the oldest recorded case of deafness in human history and could have important implications for the antiquity of this condition, as well as social interactions. To further investigate this case, the current study presents 3D reconstructions of the entire outer and middle ear, based on computed tomography scans of both temporal bones in Cranium 4. We established the degree of stenosis in both external auditory canals, showing that in both cases the degree of stenosis is less than 52% of the original cross-sectional area of each canal. Based on clinical studies in living humans, the buildup of wax due to the degree of stenosis in Cranium 4 is unlikely to have caused frequent external ear infections. In addition, we estimated the pattern of sound power transmission up to 5 kHz in both ears relying on a comprehensive model developed in the bioengineering literature and which has been applied previously to the Sima de los Huesos hominins. The model was modified to account for the peculiar shape of the pathological external ear canals in Cranium 4. The results show that this pathology had little to no influence on the sound power transmission in this individual. Thus, we conclude that the exostoses present in both ears of Cranium 4 did not significantly affect their hearing.

© 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

* Corresponding author.

E-mail address: mercedes.conde@fgua.es (M. Conde-Valverde).

1. Introduction

The site of the Sima de los Huesos (SH) in the Sierra de Atapuerca (northern Spain) has yielded a large collection of Middle Pleistocene hominin remains. In addition to taxonomic and evolutionary questions relevant to understand the course of human evolution in the Middle Pleistocene of Europe (Arsuaga et al., 2014, 2015), this collection has yielded multiple examples of pathological individuals (Pérez et al., 1997; Bonmatí et al., 2010; Gracia et al., 2009, 2010, 2012).

The study of pathological conditions in fossil skeletons can reveal insights into the health status, malnutrition, disease prevalence and trauma among fossil populations (Lovell, 1997; Wilbur et al., 2008). In addition, paleopathological studies can, on occasion, offer insights into more ephemeral aspects of human existence, including quality of life, cooperative relationships, social care/dependence, and compassion (Buikstra et al., 2010; Tilley and Oxenham, 2011; Coqueugniot et al., 2014).

Among the SH fossils, several examples of paleopathology have been previously reported, with clear behavioral implications. Cranium 14 represents an adolescent individual showing a clear case of craniosynostosis, resulting in cranial and cerebral asymmetries and likely some degree of cognitive impairment (Gracia et al., 2009, 2010). The survival of this individual into adolescence has been interpreted as evidence of social care in the past. Similarly, Cranium 5 represents an older adult individual showing pronounced orofacial lesions, including periapical abscesses and periostitis, which have been posited as the likely cause of death in this individual (Gracia et al., 2012). This condition would have been associated with some degree of pain and probably difficulties in mastication, again implying some degree of social care. Another old adult individual is represented by a nearly complete pelvis (Pelvis 1) and lumbar spine exhibiting several deformities, including spondylolisthesis and Bastrup disease (Bonmatí et al., 2010). These conditions had postural consequences and would have resulted in impaired movement. Finally, Cranium 17 shows two perimortem traumatic injuries on the frontal bone that have been interpreted as evidence of lethal interpersonal violence (Sala et al., 2015).

In addition to the well-documented conditions in these individuals, Cranium 4 (SH Cr. 4) was initially diagnosed as suffering from hyperostosis (bone spurs) in the external auditory canal (EAC) of both ears (Pérez et al., 1997). These bilaterally symmetrical hyperostoses consist of an extensive growth of the tympanic bone that projects inside the EAC, considerably narrowing its cross-section. Two different pathologies can lead to hyperostosis of the EAC: exostoses and osteomas. Exostosis is defined as bilateral and symmetrical bone regrowth affecting exclusively the bony portion of the EAC (Michaels, 2006) and is usually found on the medial end of the posterior wall of the EAC. An osteoma is usually not bilateral, has a pedicular appearance and affects only a small area in the lateral end of EAC (Sheehy, 1958; Rhys-Evans and Cameron, 2017). Relying on these criteria the bilateral pathology of the EAC of SH Cr.4 was diagnosed as exostoses (Pérez et al., 1997).

Since severe exostosis can lead to infections of the ear due to the accumulation of cerumen (Kennedy, 1986) and can be associated with variable levels of hearing loss (Whitaker et al., 1998; Cooper et al., 2010; Walling and Dickson, 2012), it has been proposed that SH Cr.4 had some type of hearing loss in both ears (Pérez et al., 1997). This individual has been considered to represent the first documented case of deafness in human evolutionary history (Trinkaus and Villotte, 2017). In living humans, hearing loss has clear social consequences since it is associated with delays in language acquisition, increased behavior problems, and psychological stress (Calderon and Greenberg, 2003; Stevenson et al., 2010).

The presence of external auditory exostoses is known in other human fossils of the Middle and Late Pleistocene, including *Homo neanderthalensis* and *Homo sapiens* (Trinkaus and Villotte, 2017; Trinkaus and Wu, 2017). The in-depth study of the external auditory exostoses present in both external auditory canals of the Shanidar 1 Neandertal specimen has led to the proposition that this individual was "effectively deaf in his right ear, and likely had at least partial CHL [conductive hearing loss] in the left ear" (Trinkaus and Villotte, 2017: 4). Additionally, in their exhaustive study on the presence of external auditory exostoses in eastern Asian Middle Pleistocene archaic *Homo*, Trinkaus and Wu (2017) proposed that both individuals from Xuchang (Xuchang 1 and 2) would have suffered CHL, although to a lesser extent in Xuchang 1. The presence of CHL in the SH Cr.4, Shanidar 1 and the two individuals from Xuchang has been presented as an argument in favor of social care in Middle and Late Pleistocene populations (Trinkaus and Villotte, 2017; Trinkaus and Wu, 2017).

The initial diagnosis of stenosis (narrowing) in SH Cr.4 was based on the visual inspection of the EAC and a single tomographic image of the left canal showing that it was almost fully occluded (Pérez et al., 1997). To further evaluate this preliminary suggestion, we have virtually reconstructed the outer and middle ears in SH Cr. 4 from high-resolution computed tomography (CT) scans and precisely measured the degree of stenosis along the entire length of the EAC in both ears. Subsequently, we have reconstructed the sound power transmission through the outer and middle ear in the SH hominins (Cr.3, Cr.4, Cr.5, Cr.7, Cr. 8, Cr.13, Cr.15, AT-1907) relying on a model that has been previously developed for the study of fossil hominins (Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015, 2017). Sound power transmission through the outer and middle ear is strongly correlated with auditory sensitivity up to at least 5 kHz, and this approach accurately predicted the auditory capacities in humans and chimpanzees and has also been applied to fossil hominin individuals (Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015, 2017). Relying on this method, we have established the pattern of sound power transmission through the right and left outer and middle ears in SH Cr.4 to evaluate the degree of CHL in this individual.

This method for estimating the sound power transmission relies on modeling the EAC as a cylinder. Since the EAC in SH Cr.4 has been altered by the presence of external auditory exostoses, it was necessary to modify the cylindrical model of the EAC to account for its peculiar form in SH Cr.4. To understand the influence of the external auditory exostoses on the hearing abilities in this individual, we have also reconstructed a theoretical non-pathological version of SH Cr.4 based on comparative measurements from other normal specimens in the SH sample. Finally, the results of both the pathological and non-pathological versions of the SH Cr.4 individual were compared with seven additional non-pathological individuals from the same site to see whether the hearing pattern(s) in SH Cr.4 differ from the rest of the sample. This represents a unique opportunity in paleontological research to compare a single, pathological individual with a sample of healthy individuals from the same biological population.

2. Materials and methods

The SH site is located in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) and has yielded the largest collection of Middle Pleistocene human fossils known (Arsuaga et al., 2014, 2015). From 1984 to 2018, more than 6900 human fossils have been recovered, corresponding to at least 28 individuals representing both females and males and ages of death between 11 and 50 years (Bermúdez de Castro et al., 2004; Bonmatí et al., 2010). The age of the SH site is firmly established at just over 430 ka by isotopic and biochronological methods (Arsuaga

et al., 2014). For the comparative study of SH Cr.4, seven non-pathological individuals from the same site have been used (Table 1). Since the EAC reaches adult size by the age of 9 years in modern humans (Wright, 1997), the inclusion of three adolescent individuals in the study is justified.

SH Cr.4 is one of the most complete crania from the SH site and was recovered during the 1992 field season (Arsuaga et al., 1993). This adult specimen preserves a complete neurocranium and is attributed to a male individual based on its generally large dimensions and brain size and the thickness of its cranial bones (Arsuaga et al., 1993, 1997, 2001). It preserves both right and left EAC, the right malleus (AT-5166) and the right (AT-6812) and left (AT-5499) incus were also recovered from the tympanic cavities in this cranium.

2.1. CT scanning and 3D reconstruction

All the CT scanning was carried out with a YXLON Y.CT Compact scanner at the University of Burgos (Table 1). Virtual reconstructions and metric data collection were performed using Mimics© v.18 (Materialise, Leuven, Belgium) software following the standard procedure established in previous works (Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015). The boundary between the temporal bone and the air-filled cavities has been established relying on the half maximum height thresholding protocol (Spoor et al., 1993; Spoor and Zonneveld, 1995; Coleman and Colbert, 2007) and was calculated as the average between the threshold for the EAC and that of the mastoid air cells. It is well-known that differences in spatial resolution of CT scans, as well as thresholding protocols can affect landmark placement and volumetric measurements in 3D reconstructions (Kim et al., 2012; Kubicka et al., 2016; Belgin et al., 2019). Nevertheless, the volume measurements included in the model have a very low influence on the final results, and large errors (>50% difference) in measurement would be necessary to alter the sound power transmission results in the SH crania (Supplementary Online Material [SOM] Text S1; SOM Table S1).

Most of the measures necessary for estimating the sound power transmission were taken on the 3D models using Mimics© (Fig. 1; Table 2). These measurements are physiologically relevant for hearing, and include measurements, the volumes of the tympanic cavity and mastoid air cells (Fig. 1a), size of the EAC (Fig. 1b,c), the tympanic membrane (Fig. 1c) and the aditus (Fig. 1d), and some measurements of the ear ossicles (Fig. 1d). However, the areas of the entry and exit of the aditus ($A_{AD(entrance)}$ and $A_{AD(exit)}$; Table 2; Fig. 1d) and the area of the cross-section of the EAC (A_{EAC} ; Table 2; Fig. 1c) were measured in 2D images with Photoshop© CS5.

2.2. Reconstruction of the EAC in SH Cr.4

The EAC is comprised of two anatomical structures. On the one hand, the bony external auditory canal (bony EAC), or meatus

acusticus externus osseus (Gray, 1913), is formed by the squamous portion of the temporal bone in its upper half and by the tympanic bone in its lower half. Lateral to the bony EAC is the cartilaginous external auditory canal (cartilaginous EAC), or meatus acusticus externus cartilagineus (Gray, 1913). Both structures are responsible for transmitting sounds from the outside environment to the tympanic membrane. Since only the bony EAC is preserved in fossils, it is necessary to reconstruct the cartilaginous EAC dimensions (i.e., length and cross-sectional area) from the bony EAC measurements to study the transmission of sound through the outer ear in fossil specimens (Table 2).

The length of the bony EAC (L_{bEAC} ; Fig. 1b; Table 2) is measured from the most posterosuperior point of the tympanic groove medially to the most anterior point of the suprasmatal spine laterally. To estimate the total length of the EAC ($L_{EACcomplete}$; Table 2), including the bony and cartilaginous portions, the length of the bony portion (L_{bEAC}) is multiplied by 1.5 following Masali et al. (1991). The cross-sectional area of the EAC (A_{EAC} ; Table 2) is constant, resembling a cylinder whose cross-sectional area can be measured at the posterosuperior point of the insertion of the tympanic membrane (Martínez et al., 2004, Fig. 2; Table 2).

In the case of SH Cr. 4, the exostosis has affected the bony EAC cross-section in the posterosuperior region, at the insertion site of the tympanic membrane, in both ears (Fig. 3), causing a partial stenosis that reduces the A_{EAC} value. Given this situation, we have chosen to use the mean value for A_{EAC} based on seven healthy individuals from the SH site ($A_{EAC-SH} = 39.4 \text{ mm}^2$) as the most prudent approach to the original value of A_{EAC} for SH Cr.4.

As mentioned previously, in a non-pathological individual the value of the bony A_{EAC} is equivalent to the value of the cartilaginous A_{EAC} , but in the case of SH Cr.4 it is necessary to establish to what extent the exostosis affected the cross-sectional area (CSA) along the length of the bony EAC. In this perspective, we compare the CSA in CT slices of the bony EAC in SH Cr.4 measured every 0.2 mm with the A_{EAC-SH} . When CSA is less than A_{EAC-SH} (i.e., $CSA < A_{EAC-SH}$), that section can be considered to be affected by the pathology and the CSA value of that section will be used as the real value for the A_{EAC} . In those regions in which the CSA values are greater than, or equal to, A_{EAC-SH} (i.e., $CSA \geq A_{EAC-SH}$), they will be considered unaffected by the pathology and the value of A_{EAC-SH} will be used as real A_{EAC} values. In this way, it is possible to reconstruct the cross-sectional area of the cartilaginous EAC value of each section along the length of the bony EAC.

2.3. Estimating the sound power transmission in SH Cr.4

To calculate the sound power transmission in SH Cr.4, we followed the procedure described in Martínez et al. (2004, 2013) and Quam et al. (2015; see SOM Text S2), where the auditory structures are modeled as simple geometric bodies in which the sound power transmission is known. The EAC can be modeled as a cylinder, the

Table 1
SH sample and CT scanning parameters.

Specimen	Side	Age at death	Number of slices	Slice increment (mm)	Pixel size (mm)	Image size (pixels)	Field of view (mm)	Voltage (kV)	Current (mA)
Cr.3	Left	Adolescent	303	0.2	0.033	2048	67.53	160.00	4.00
Cr.4	Right	Adult	332	0.2	0.033	2048	67.53	160.00	4.00
Cr.4	Left	Adult	307	0.2	0.033	2048	67.53	160.00	4.00
Cr.5	Left	Adult	330	0.2	0.029	2048	59.91	170.00	3.75
Cr.7	Left	Adolescent	230	0.2	0.073	2048	149.9	170.00	3.75
Cr.8	Left	Adult	285	0.2	0.035	2048	71.21	160.00	4.00
Cr.13	Right	Adult	347	0.2	0.033	2048	67.53	170.00	3.75
Cr.15	Right	Adult	351	0.2	0.033	2048	67.53	160.00	4.00
AT-1907	Right	Adolescent	260	0.2	0.037	2048	75.01	160.00	4.00

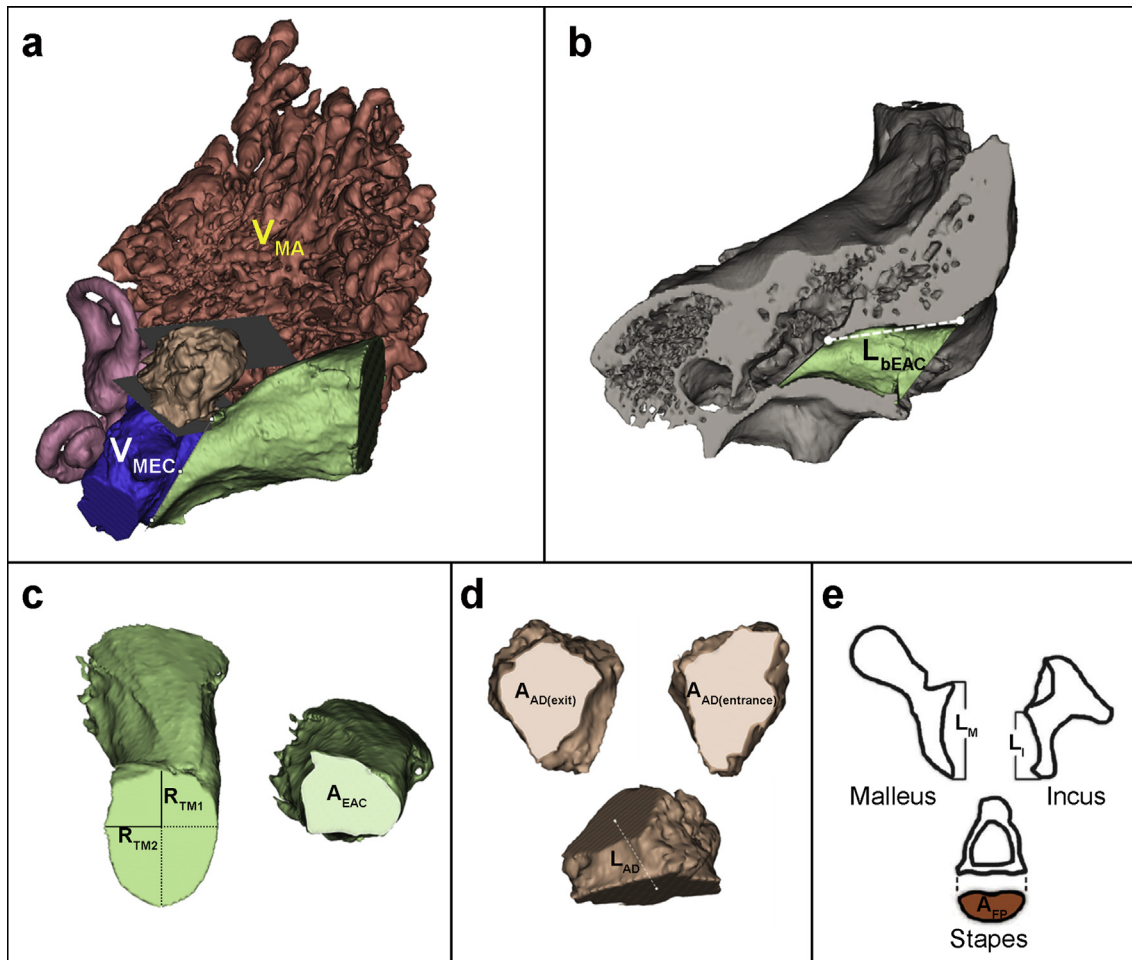


Figure 1. 3D model of the temporal bone SH Cr.7 (AT-804) showing the definitions of the anatomical variables used to estimate the sound power transmission through the outer and middle ear. a) Complete 3D model of the ear structures. b) 3D model of the temporal bone and external auditory canal (EAC) showing the measurement of the length of the bony EAC. c) 3D model of the EAC showing measurement of the size of the tympanic membrane and cross-section of the EAC. d) 3D model of the aditus ad antrum showing definition of the aditus entrance and exit measurements. e) Measurements of the auditory ossicles. Abbreviations: V_{MA} = volume of mastoids cells; V_{MEC} = volume of the middle ear cavity; L_{bEAC} = length of the bony EAC; R_{TM1} = half of the greater diameter of the tympanic membrane; R_{TM2} = half of the lesser diameter of the tympanic membrane; A_{EAC} = area of the cross-section of the EAC; $A_{AD(exit)}$ = area of the exit of the aditus to the mastoid antrum; $A_{AD(entrance)}$ = area of the entrance to the aditus from the middle ear cavity; L_{AD} = length of the aditus; L_M = functional length of the malleus; L_I = functional length of the incus; A_{FP} = area of the stapes footplate. See Table 2 for measurement definitions.

concha as a horn, and the tympanic membrane as a thin membrane. The circuit analogy of these simple geometric structures, such as a tube and a horn, is a two-port network, known as a quadripole. The auditory system of the outer and middle ear is then modeled as a cascade of two-port networks from the lateral edge of the external ear canal to the cochlea, in which the transmission value of the entire set is equal to the product of the transmission of each of the two-port networks included in the model (Rosowski, 1991, 1996; Quam et al., 2015).

The EAC has a strong influence on the sound power transmission results (Martínez et al., 2004; SOM Table S1), so its modeling is especially important in the establishment of the sound power transmission in SH Cr.4. To ensure the reliability of our results, we provide an analysis of the intraobserver and interobserver measurement error and the effects on the sound power transmission curves in the SOM (SOM Text S3; SOM Tables S2 and S3; SOM Figs. S1 and S2). Typically, the cartilaginous EAC is modeled as a cylinder whose length is $L_{EACcomplete}$ and the cross-sectional area is A_{EAC} (Fig. 2; Table 2). However, in SH Cr. 4, 2D CT images of several cuts along the length of the canal show that the respective sections are clearly deformed (Fig. 4), and therefore the simple cylinder model does not reflect its true form.

The non-pathological region of the EAC ($CSA \geq A_{EAC-SH}$) can be modeled as a cylinder whose length corresponds to the length of the non-pathological segment of the EAC and whose A_{EAC} corresponds to the mean value in the SH sample (A_{EAC-SH}). In the pathological region of the EAC, it is necessary to establish the changes of form experienced by the EAC to determine if the pathological region can still be modeled by one or more geometric bodies. With all this, the EAC can be modeled as the married association of the quadripole corresponding to the healthy region (cylinder) and those corresponding to the different geometric bodies in which the pathological region can be modeled.

To assess the effect of the pathology in SH Cr.4, the values of the sound power transmission obtained are compared with those in a theoretically non-pathological SH Cr.4 individual. For this we have modeled its EAC as a cylinder of length $L_{EACcomplete}$ (Table 2) and whose cross-sectional area is equal to A_{EAC-SH} . Similarly, the sound power transmission in the pathological and theoretically non-pathological SH Cr.4 individuals were compared with the sound power transmission results for the non-pathological SH individuals to see how both versions of SH Cr.4 compare with the rest of the sample.

Table 2
Measurements used to calculate the sound power transmission through the outer and middle ears.^a

Measurement (unit)	Definition	Figure
V_{MEC} (mm ³)	Volume of the middle ear cavity, limited by the plane that coincides with the tympanic sulcus and by the entrance plane to the aditus ad antrum	Figure 1a
V_{MA} (mm ³)	Combined volume of the mastoid antrum and the mastoid air cells connected to it	Figure 1a
L_{bEAC} (mm)	Length of the bony external auditory canal measured from the most posterosuperior point of the tympanic sulcus to the most anterior point of the spina suprameatum	Figure 1b
$L_{EACcomplete}$ (mm)	Length of the complete cartilaginous external auditory canal (EAC). To include the exclusively cartilaginous lateral portion of the EAC we have calculated it by multiplying the length of the bony EAC by a factor of 1.5, following Masali et al. (1991)	
A_{EAC} (mm ²)	Area of the cross-section of the EAC. Measured at the most posterosuperior point of the tympanic sulcus and perpendicular to the axis between the central point of the tympanic membrane and the central point of the external acoustic meatus	Figure 1c
R_{TM1} (mm)	Half of the greater diameter of the tympanic membrane, measured in the tympanic sulcus	Figure 1c
R_{TM2} (mm)	Half the lesser diameter of the tympanic membrane, measured in the tympanic sulcus perpendicular to the R_{TM1}	Figure 1c
A_{TM} (mm ²)	Tympanic membrane area calculated as an ellipse of radii R_{TM1} and R_{TM2}	
$A_{AD(entrance)}$ (mm ²)	Area of the entrance to the aditus ad antrum entrance from the middle ear cavity	Figure 1d
$A_{AD(exit)}$ (mm ²)	Area of the exit of the aditus ad antrum to the mastoid antrum	Figure 1d
L_{AD} (mm)	Length of aditus ad antrum. Measured from the central point of the aditus ad antrum entrance to the central point of the aditus ad antrum exit	Figure 1d
$M_M + M_I$ (mg)	Combined mass of the malleus and incus	
L_M (mm)	Functional length of the malleus measured as the maximum length between the tip of the lateral process and the tip of the manubrium	Figure 1e
L_I (mm)	Functional length of the incus, measured as the length between the most anteroinferior point of the articular facet and the tip of the long process with the bone oriented in the axis of rotation	Figure 1e
L_M/L_I	Ratio between the functional lengths of the malleus and the incus (middle ear lever ratio)	
M_S (mg)	Mass of the stapes	
A_{FP} (mm ²)	Area of the stapes footplate	Figure 1e

Abbreviations: V_{MEC} = volume of the middle ear cavity; V_{MA} = volume of mastoids cells; L_{bEAC} = length of the bony EAC; $L_{EACcomplete}$ = complete length of the EAC; A_{EAC} = area of the cross-section of the EAC; R_{TM1} = half of the greater diameter of the tympanic membrane; R_{TM2} = half of the lesser diameter of the tympanic membrane; A_{TM} = area of the tympanic membrane; $A_{AD(entrance)}$ = area of the entrance to the aditus from the middle ear cavity; $A_{AD(exit)}$ = area of the exit of the aditus to the mastoid antrum; L_{AD} = length of the aditus; M_M = mass of the malleus; M_I = mass of the incus; L_M = functional length of the malleus; L_I = functional length of the incus; M_S = mass of the stapes; A_{FP} = area of the stapes footplate.

^a Previously published in Martínez et al. (2004, 2013) and Quam et al. (2015).

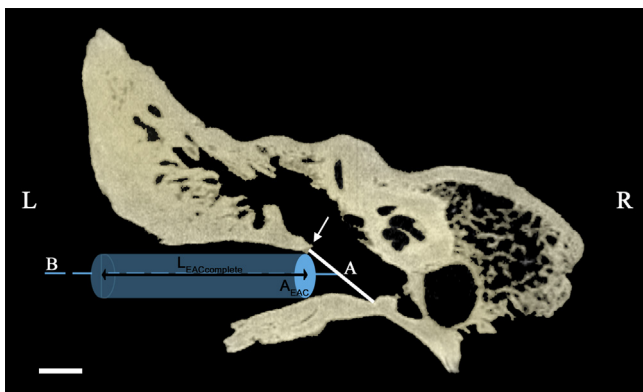


Figure 2. Coronal slice of the temporal bone of SH Cr.7 (AT-804) showing the cylindrical model of a non-pathological external auditory canal (EAC): A = plane of the tympanic membrane; B = axis of the EAC from the center of the tympanic membrane to the center of the external acoustic meatus. In normal ears, the cartilaginous EAC is typically modeled as a cylinder and extends laterally beyond the bony EAC. White arrow = posterosuperior point of the insertion of the tympanic membrane. Complete length of the EAC ($L_{EACcomplete}$) and the cross-sectional area of the EAC (A_{EAC}) as defined in Table 2. Abbreviations: L = left side; R = right side. Scale bar = 5 mm.

3. Results

Table 3 provides the values for the anatomical variables measured in SH Cr.4 and the summary statistics for the non-pathological SH sample. Figure 5 shows the CSA values of SH Cr.4 measured every 0.2 mm from the most posterosuperior point of the tympanic membrane insertion in both ears. In the right ear, the region affected by the exostosis ($CSA < A_{EAC-SH}$) extends 9.2 mm from the tympanic membrane, and two different segments are recognizable. The first segment (C_{right} in Fig. 5) has a length of 4.4 mm and a fairly constant CSA. The lateral endpoint of this

segment was delimited at the point where the CSA is larger than the CSA value measured in the first slice closest to the tympanic membrane. This segment can be modeled as a cylinder with an A_{EAC} equal to the average CSA of all the slices in this segment (19.9 mm²) and a length of 4.4 mm (sector C_{right} in Fig. 6). A second segment has a length of 4.8 mm (H_{right} in Fig. 5) extends laterally and the value of CSA increases continuously. The lateral endpoint of this segment was delimited by the last slice where the CSA value falls below the A_{EAC-SH} . This segment can be modeled as a horn whose length is 4.8 mm and whose entrance and exit areas are 21.2 mm² and 38.3 mm², respectively (sector H_{right} in Fig. 6). The non-pathological third segment ($CSA \geq A_{EAC-SH}$) is modeled as a cylinder with a length of 19.7 mm and a cross-sectional area equal to A_{EAC-SH} (right non-pathological region in Fig. 6).

In the left ear, the region affected by exostosis ($CSA < A_{EAC-SH}$) has a length of 7.2 mm from the tympanic membrane, and two different segments are recognizable. The first segment (C_{left} in Fig. 5) has a length of 1.2 mm and a fairly constant CSA. The lateral endpoint of this segment was delimited at the point where the CSA is larger than the value measured in the first slice closest to the tympanic membrane. This segment can be modeled as a cylinder with an A_{EAC} equal to the average CSA of all the slices in this segment (21.5 mm²) and a length of 1.2 mm (sector C_{left} in Fig. 6). A second segment has a length of 6.0 mm (H_{left} in Fig. 5) extends laterally and the value of CSA increases continuously. The lateral endpoint of this segment was delimited by the last slice where the CSA falls below A_{EAC-SH} . This segment can be modeled as a horn whose length is 6 mm and whose entrance and exit areas are 22.8 mm² and 37.8 mm², respectively (sector H_{left} in Fig. 6). The non-pathological third segment ($CSA \geq A_{EAC-SH}$) is modeled as a cylinder with a length of 19.6 mm and an A_{EAC} equal to the mean value in the SH sample (left non-pathological region in Fig. 6).

For comparative purposes, the left and right EAC in SH Cr.4 have also been modeled as if they were healthy. Both EAC were modeled

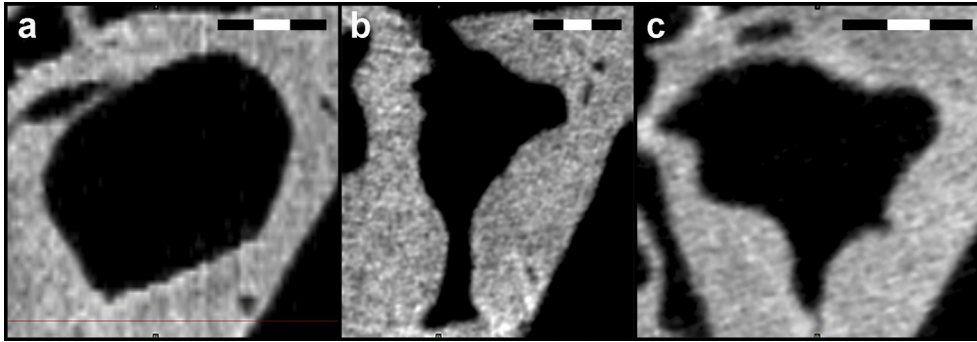


Figure 3. Comparison of the CT images showing the cross-sectional area of the bony EAC at the posterosuperior insertion point of the tympanic membrane (A_{EAC}) in a non-pathological, normal individual (a) and that in SH Cr.4 (b, c) showing stenosis: a) SH Cr.7; b) SH Cr.4, left; c) SH Cr.4, right. Scale bar = 1 mm.

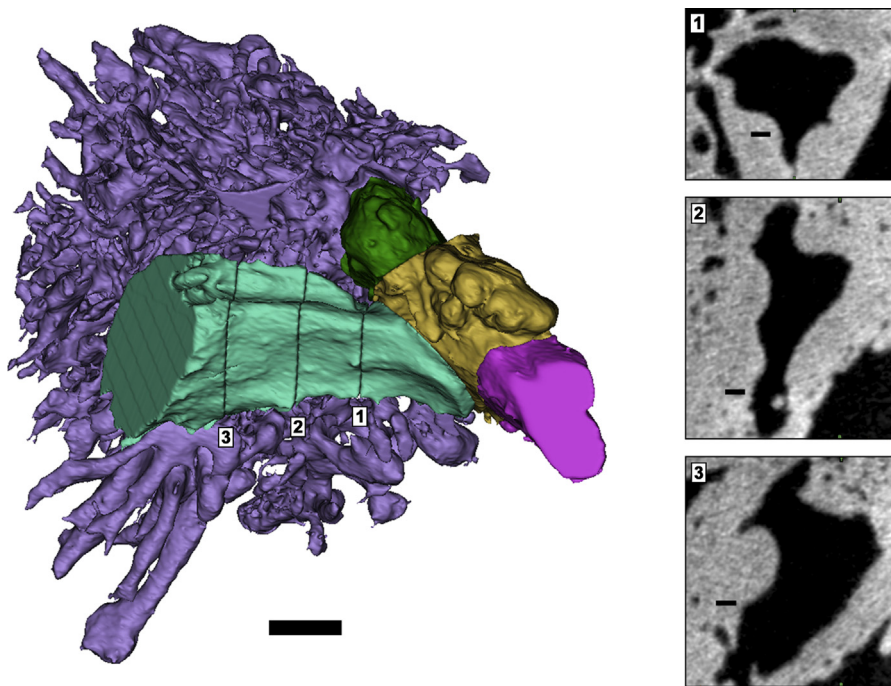


Figure 4. 3D reconstruction of the outer and middle ear structures in the right ear of SH Cr.4 showing the mastoid air cells (purple), aditus ad antrum (green), tympanic cavity (yellow), Eustachian tube (pink) and EAC (blue). Three slices along the length of the EAC (insets 1, 2, 3) show the variation in the cross-section. Point 1 corresponds to the posterosuperior insertion of the tympanic membrane. Point 2 is placed 4.4 mm lateral of Point 1. Point 3 is placed 4.8 mm lateral of Point 2, and represents the lateral limit of the pathological section of the EAC. Scale bars = 5 mm (main figure) and 1 mm (insets). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

Table 3
Measurements used in the estimation of the sound power transmission for SH Cr.4 and the descriptive statistics for the SH sample.

	V_{MA} cm ³	V_{MEC} cm ³	$L_{EACcomplete}$ mm	A_{EAC} mm ²	A_{TM} mm ²	$R_{AD(entrance)}$ mm	$R_{AD(exit)}$ mm	L_{AD} mm	$M_M + M_I$ mg	L_M/L_I	M_S mg	A_{FP} mm ²
SH Cr. 4 right	4.2	0.7	28.9	39.4 ^a	69.3	3.5	2.8	4.8	52.7 ^b	1.2 ^b	1.2	2.6
SH Cr. 4 left	3.7	0.9	26.8	39.4 ^a	75.8	3.8	2.8	4.8	52.7 ^b	1.2 ^b	1.2	2.6
SH reference sample (n = 7)												
Mean	3.8	0.6	26.0	39.4	73.0	3.3	2.9	5.2	52.7 ^b	1.2 ^b	1.2	2.6
SD	2.5	0.1	2.1	13.1	4.6	0.2	0.2	0.9				0.4
Minimum	1.0	0.5	22.6	22.8	66.5	3.1	2.6	3.9				2.1
Maximum	8.8	0.7	28.5	62.2	79.2	3.6	3.3	6.6				3.1

Abbreviations: V_{MA} = volume of mastoid cells; V_{MEC} = volume of the middle ear cavity; $L_{EACcomplete}$ = complete length of the external auditory canal (EAC); A_{EAC} = area of the cross-section of the EAC; A_{TM} = area of the tympanic membrane; $R_{AD(entrance)}$ = radii of the area of the aditus at the entrance from the tympanic cavity; $R_{AD(exit)}$ = radii of the exit of the aditus to the mastoid antrum; L_{AD} = length of the aditus; $M_M + M_I$ = combined mass of the malleus and incus; L_M/L_I = middle ear lever ratio; M_S = mass of the stapes; A_{FP} = area of the stapes footplate.

^a This value is equivalent to the mean of the SH reference sample and is considered to represent the non-pathological EAC in SH Cr.4.

^b Quam et al. (2015).

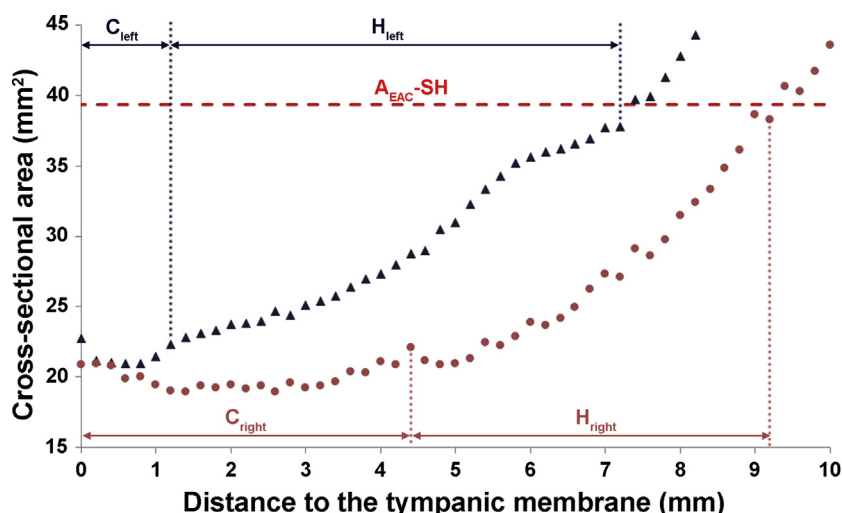


Figure 5. Cross-sectional area (CSA) of the pathological segment of the bony external auditory canal (EAC) in SH Cr.4. CT Slices are separated by 0.2 mm starting from the most posterosuperior point of the tympanic membrane insertion. The values of the left ear (triangles) and the right ear (circles) are represented. The dashed line represents the mean area of the EAC (A_{EAC}) value for the non-pathological SH sample (i.e., A_{EAC-SH}). All sections below that line are affected by exostosis and all sections above that line are considered non-pathological. The C_{left} and C_{right} regions correspond to those sections whose CSA is approximately constant and are modeled as a cylinder. The H_{left} and H_{right} regions correspond to those sections whose CSA values increase continuously with distance from the tympanic membrane and are modeled as a horn.

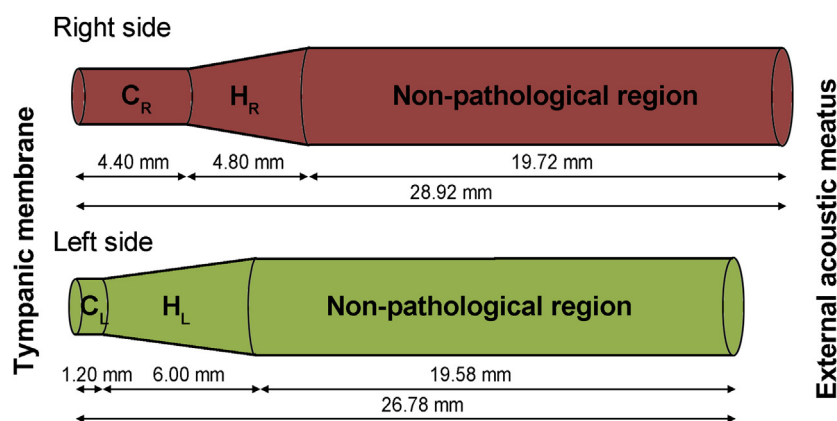


Figure 6. Graphic representation of the model of the external auditory canal (EAC) in both ears of SH Cr.4 based on simple geometric shapes. Abbreviations: C_R = right segment modeled as a cylinder; H_R = right segment modeled as a horn; C_L = left segment modeled as a cylinder; H_L = left segment modeled as a horn.

as cylinders whose cross-sectional areas are equal to A_{EAC-SH} (39.4 mm^2) and whose lengths correspond to the respective values for $L_{EACcomplete}$ (28.9 mm in the right ear and 26.8 mm in the left ear; Table 3). We then estimated the pattern of sound power transmission through the outer and middle ear between 0 and 5 kHz in both cartilaginous EAC (pathological and healthy) in the right and left ears of SH Cr.4 (Table 4; Fig. 7). We have also modeled

the sound power transmission in seven additional non-pathological individuals from the same site.

The sound power transmission values for SH Cr.4 in both pathological ears are close to the mean and within the range of variation in the non-pathological SH sample, over nearly the entire frequency range under study (Fig. 7; Table 4). Both pathological ears show a sound power transmission value slightly below the range of the

Table 4

Sound power transmission values (dB)^a at the entrance to the cochlea for SH Cr.4 and the descriptive statistics for the SH sample.

	Frequency (kHz)							
	0.125	0.25	0.5	1.0	2.0	3.0	4.0	5.0
Specimen/Sample								
Cr.4 right pathological	-11.4	-4.9	2.3	13.2	10.5	10.6	2.9	-7.6
Cr.4 right normal	-11.4	-4.9	2.2	13.0	11.6	10.5	2.3	-7.1
Cr.4 left pathological	-11.7	-5.1	2.0	13.3	9.9	9.4	3.5	-8.3
Cr.4 left normal	-11.7	-5.1	2.0	13.1	10.3	9.6	4.0	-7.5
SH reference sample ($n = 7$)								
Mean	-12.1	-5.5	1.7	12.8	10.3	9.2	3.5	-4.8
Minimum	-14.5	-7.9	-0.4	11.3	8.8	7.6	-2.8	-6.9
Maximum	-10.9	-4.3	3.2	14.5	11.5	10.8	7.3	-3.4

^a The reference value at the entrance to the outer ear is $P_0 = 10^{-18} \text{ W}$.

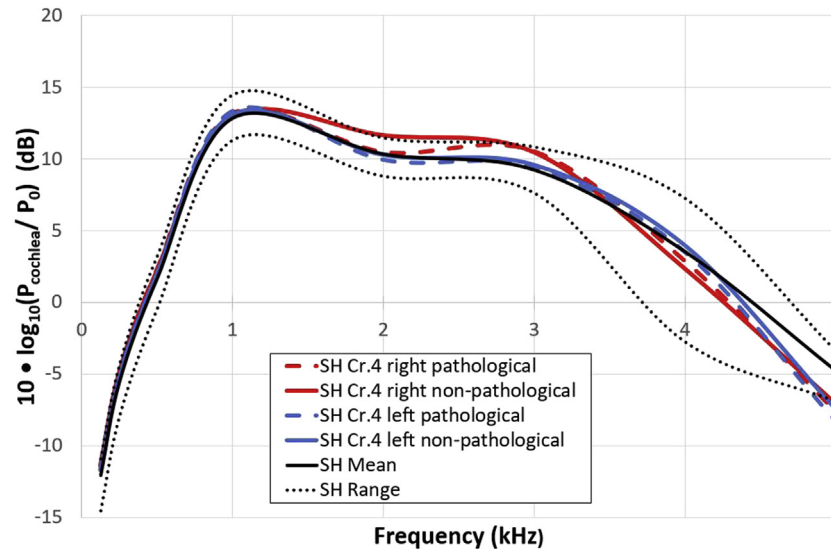


Figure 7. Graphic representation of the pattern of sound power transmission in both ears (pathological and normal) of SH Cr.4 and in seven additional non-pathological individuals from the same site. P_0 is a threshold value of sound power, equal to 10^{-18} W. P_{cochlea} refers to the sound power at the entrance to the cochlea for an incident plane wave intensity of 10^{-12} W/m².

other non-pathological SH individuals only at 5 kHz (0.7 dB in the right ear and 1.4 dB in the left ear). On the other hand, when comparing the sound power transmission values in SH Cr.4 for both the pathological and non-pathological reconstructions, no notable differences are observed. Only at 2 kHz does the right ear, in which the region affected by the pathology is somewhat longer, show a slightly lower value (1.1 dB) of sound power transmission than in the normal reconstruction. Thus, it can be concluded that the exostoses did not significantly affect the hearing of the SH Cr.4 individual, neither when compared with the rest of SH sample nor when compared with the non-pathological version of itself.

Finally, the degree of stenosis of the EAC due to exostosis in SH Cr.4 has been quantified at the maximum point of occlusion of the EAC (i.e., minimum CSA), yielding values of 51.9% blockage in the right ear and 46.8% blockage in the left ear.

4. Discussion and conclusions

Auditory exostosis is a well-known pathology of the external ear in current clinical cases that is usually associated with a genetic predisposition (Steinbock, 1976; Hurst et al., 2004) or prolonged exposure to cold water (Kennedy, 1986; Wong et al., 1999; Wang et al., 2005; Cooper et al., 2010). In the case of SH Cr.4, given that similar pathologies are not found in the other SH individuals and that it is difficult to account for conditions that would imply a continuous exposure to cold water, Pérez et al. (1997) suggested that the most likely hypothesis for the origin of this pathology was an infectious process that stimulated an underlying genetic predisposition.

Several studies have classified the degree of stenosis of the EAC based on otoscopic inspection (Crowe et al., 2010; Attlmayr and Smith, 2015). Our results in SH Cr.4 allow us to classify the exostosis of both ears as grade 2 according to the classification of Crowe et al. (2010) and moderate stenosis according to that of Attlmayr and Smith (2015). Other cases of exostoses are known in the bony EAC of Pleistocene *Homo* fossils, including the Shanidar 1 Neanderthal specimen and the Asian archaic *Homo* individuals Xuchang 1 and 2 and Xujiayao 15 (Trinkaus and Villotte, 2017; Trinkaus and Wu, 2017). Following the classification of Crowe et al. (2010), the authors have classified the exostoses of Xujiayao 15 and Xuchang 1

as grade 1 and grade 2, respectively, while Shanidar 1 and Xuchang 2 were considered as grade 3. Therefore, the exostosis present in the SH Cr.4 is more pronounced than that of Xujiayao 15, equivalent to that of Xuchang 1 and less pronounced than those of Shanidar 1 and Xuchang 2.

Most cases of exostosis are asymptomatic, and only when there is a severe stenosis of the EAC does one suffer hearing loss, recurrent external ear infections and a sense of ears being 'plugged' (Lennon et al., 2016). At the same time, in cases of EAC exostosis that are associated with conductive hearing loss, this is not usually caused by the stenosis itself, but, rather, is a consequence of the accumulation of detritus and wax that can cause external ear infections (Kennedy, 1986; Whitaker et al., 1998) and that can produce a hearing loss of up to 50 dB (Graham, 1979). These accumulations, and the associated infections, usually appear in clinical cases with a level of occlusion of the EAC which is greater than 80% and are very uncommon in patients with an occlusion of less than 60% (Whitaker et al., 1998). In SH Cr.4 the occlusion of the bony EAC is 51.9% in the right ear and 46.8% in the left ear, which makes it very unlikely that wax accumulations would occur leading to recurrent severe external ear infections that could cause important hearing losses. In summary, the results of our study indicate that the level of stenosis caused by the exostosis of both bony EAC of SH Cr.4 would not have produced an appreciable decrease in the sound power transmission through the outer and middle ear. At the same time, the level of stenosis of the bony EAC of SH Cr.4 is not severe enough to expect recurrent infections produced by the accumulation of wax and detritus. Therefore, it is reasonable to conclude that the SH Cr.4 individual did not suffer conductive hearing loss as a consequence of the exostosis in their EAC. This result can be extended to other fossils in which a degree of stenosis less than or equal to that of SH Cr.4 has been reported, such as the cases of Xujiayao 15 and Xuchang 1 (Trinkaus and Wu, 2017). In the cases of Shanidar 1 and Xuchang 2, with a degree of stenosis greater than that of SH Cr.4 (Trinkaus and Villotte, 2017; Trinkaus and Wu, 2017), the possibility remains that they suffered a loss of hearing as a result of the exostoses in their EAC. Virtual study of the EAC in these individuals, following similar procedures as those outlined here, would allow for confirmation of this suggestion.

Acknowledgments

The authors thank N. García, A. Aranburu and N. Sala for their valuable work at the Sima de los Huesos site. We also wish to thank P.J. Pérez for her pioneering work on the paleopathology of the Sima de los Huesos hominins. CT scanning of the SH fossils was carried out at the Laboratorio de la Evolución Humana (Burgos, Spain) by Rebeca García and Laura Rodríguez (Project No. BU005A09). The authors thank the associate editor and the three anonymous reviewers for their insightful and constructive comments on improving the manuscript. Financial support for this study was provided by the Ministerio de Economía y Competitividad of the Spanish Government (CGL2015-65387-C3-2-P), Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (PGC2018-093925-B-C33) and Universidad de Alcalá (CCG2016/EXP-036). M.C.V. and A.P.P. have received predoctoral grants from the Fundación Atapuerca. R.Q. has been supported by the Programa “Ginés de los Ríos” (Universidad de Alcalá). C.L. received financial support from the research project AGAUR 2017 SGR 1040. This paper forms part of the research carried out by the Evolutionary Bioacoustics Group at the Universidad de Alcalá (Spain).

Supplementary Online Material

Supplementary online material to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102663>.

References

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M., Carbonell, E., 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362, 534–537.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33, 219–281.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., 2001. Analyse phylogénétique des Hominidés de la Sierra de Atapuerca (Sima de los Huesos et Gran Dolina TD-6): L'évidence crânienne. *L'Anthropologie* 105, 161–178.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W., Quam, R., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J., Carretero, J., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martín-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C., Rodríguez, L., Ortega, A., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344, 1358–1363.
- Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-González, R., Bonmatí, A., Quam, R., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112, 11524–11529.
- Attkin, B., Smith, I.M., 2015. Prevalence of “surfer’s ear” in Cornish surfers. *The Journal of Laryngology & Otology* 129, 440–444.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martín-Torres, M., Lozano, M., Sarmiento, S., Muela, A., 2004. Paleodemography of the Atapuerca: Sima de los Huesos Hominin sample: A revision and new approaches to the paleodemography of the European Middle Pleistocene population. *Journal of Anthropological Research* 60, 5–26.
- Belgin, C.A., Serindere, G., Orhan, K., 2019. Accuracy and reliability of enamel and dentin thickness measurements on micro-computed tomography and digital periapical radiographs. *Journal of Forensic Radiology and Imaging*. <https://doi.org/10.1016/j.jofri.2019.05.006>.
- Bonmatí, A., Gómez-Olivencia, A., Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., Gracia, A., Martínez, I., Lorenzo, C., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Middle Pleistocene lower back and pelvis from an aged human individual from the Sima de los Huesos site, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 18386–18391.
- Buikstra, J.E., 2010. Paleopathology: a contemporary perspective. In: Larson, C.S. (Ed.), *Companion to Biological Anthropology*. Wiley-Blackwell, Chichester, pp. 395–411.
- Calderon, R., Greenberg, M., 2003. Social and emotional development of deaf children. In: Marschark, M., Spencer, P.E. (Eds.), *Oxford Handbook of Deaf Studies, Language, and Education*. Oxford University Press, New York, pp. 177–189.
- Coleman, M.N., Colbert, M.W., 2007. Technical note: CT thresholding protocols for taking measurements on three-dimensional models. *American Journal of Physical Anthropology* 133, 723–725.
- Cooper, A., Tong, R., Neil, R., Owens, D., Tomkinson, A., 2010. External auditory canal exostoses in white water kayakers. *British Journal of Sports Medicine* 44, 144–147.
- Coqueugniot, H., Dutour, O., Arensburg, B., Duda, H., Vandermeersch, B., Tillier, A.M., 2014. Earliest cranio-encephalic trauma from the Levantine Middle Palaeolithic: 3D reappraisal of the Qafzeh 11 skull, consequences of pediatric brain damage on individual life condition and social care. *PLoS One* 9, e102822.
- Crowe, F., Sperduti, A., O’Connell, T.C., Craig, O.E., Kirsanow, K., Germoni, P., Macchiarelli, R., Garnsey, P., Bondioli, L., 2010. Water-related occupations and diet in two Roman coastal communities (Italy, first to third century AD): Correlation between stable carbon and nitrogen isotope values and auricular exostosis prevalence. *American Journal of Physical Anthropology* 142, 355–366.
- Gracia, A., Arsuaga, J.L., Martínez, I., Lorenzo, C., Carretero, J.M., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2009. Craniosynostosis in the Middle Pleistocene human Cranium 14 from the Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106, 6573–6578.
- Gracia, A., Martínez-Lage, J.F., Arsuaga, J.L., Martínez, I., Lorenzo, C., Pérez-Espejo, M.A., 2010. The earliest evidence of true lambdoid craniosynostosis: the case of “Benjamina”, a *Homo heidelbergensis* child. *Child’s Nervous System* 26, 723–727.
- Gracia, A., Arsuaga, J.L., Martínez, I., Martín-Francis, L., Martín-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Bonmatí, A., Lira, J., 2012. Orofacial pathology in *Homo heidelbergensis*: The case of Skull 5 from the Sima de los Huesos site (Atapuerca, Spain). *Quaternary International* 295, 83–93.
- Graham, M.D., 1979. Osteomas and exostoses of the external auditory canal: A clinical, histopathologic and scanning electron microscopic study. *Annals of Otolaryngology and Laryngology* 88, 566–572.
- Gray, H., 1913. *Anatomy Descriptive and Applied*. Lea & Febiger, Philadelphia and New York.
- Hurst, W., Bailey, M., Hurst, B., 2004. Prevalence of external auditory canal exostoses in Australian surfboard riders. *The Journal of Laryngology & Otology* 118, 348–351.
- Kennedy, G.E., 1986. The relationship between auditory exostoses and cold water: a latitudinal analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 71, 401–415.
- Kim, G., Jung, H.J., Lee, H.J., Lee, J.S., Koo, S., Chang, S.H., 2012. Accuracy and reliability of length measurements on three-dimensional computed tomography using open-source OsiriX software. *Journal of Digital Imaging* 25, 486–491.
- Kubicka, A.M., Stefaniak, J., Lubiatowski, P., Dlugosz, J., Dziańach, M., Redman, M., Piontek, J., Romanowski, L., 2016. Reliability of measurements performed on two dimensional and three dimensional computed tomography in glenoid assessment for instability. *International Orthopaedics* 40, 2581–2588.
- Lennon, P., Murphy, C., Fennessy, B., Hughes, J.P., 2016. Auditory canal exostoses in Irish surfers. *Irish Journal of Medical Science* 185, 183–187.
- Lovell, N.C., 1997. Trauma analysis in paleopathology. *American Journal of Physical Anthropology* 104, 139–170.
- Martínez, I., Rosa, M., Arsuaga, J.L., Jarabo, P., Quam, R., Lorenzo, C., Gracia, A., Carretero, J.M., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2004. Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101, 9976–9981.
- Martínez, I., Rosa, M., Quam, R., Jarabo, P., Lorenzo, C., Bonmatí, A., Gómez-Olivencia, A., Gracia, A., Arsuaga, J.L., 2013. Communicative capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. *Quaternary International* 295, 94–101.
- Masali, M., Maffei, M., Borgognini Tarli, S., 1991. Application of a morphometric model for the reconstruction of some functional characteristics of the external and middle ear in Circeo 1. In: Piperno, M., Scichilone, G. (Eds.), *The Circeo 1 Neandertal Skull: Studies and Documentation*. Instituto Poligrafico e Zecca Dello Stato, Rome, pp. 321–338.
- Michaels, L., 2006. Ear and temporal bone. In: Cardesa, A., Sloomweg, P.J. (Eds.), *Pathology of the Head and Neck*. Springer Verlag, Berlin, pp. 234–260.
- Pérez, P.J., Gracia, A., Martínez, I., Arsuaga, J.L., 1997. Paleopathological evidence of the cranial remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Description and preliminary inferences*. *Journal of Human Evolution* 33, 409–421.
- Quam, R., Martínez, I., Rosa, M., Bonmatí, A., Lorenzo, C., de Ruiter, D.J., Moggi-Cecchi, J., Conde-Valverde, M., Jarabo, P., Menter, C.G., Thackeray, J.F., Arsuaga, J.L., 2015. Early hominin auditory capacities. *Science Advances* 1, e1500355.
- Quam, R., Martínez, I., Rosa, M., Arsuaga, J.L., 2017. Evolution of hearing and language in fossil hominins. In: Quam, R., Ramsier, M.A., Fay, R., Popper, A. (Eds.), *Primate Hearing and Communication*. Springer International, Cham, pp. 201–231.
- Rhys-Evans, P.H., Cameron, M., 2017. Aural exostoses (surfer’s ear) provide vital fossil evidence of an aquatic phase in Man’s early evolution. *The Annals of the Royal College of Surgeons of England* 99, 594–601.
- Rosowski, J., 1991. The effects of external and middle ear filtering on auditory threshold and noise-induced hearing loss. *The Journal of the Acoustical Society of America* 90, 124–135.
- Rosowski, J., 1996. Models of external and middle-ear function. In: Hawkins, H., McMullen, T., Popper, A., Fay, R. (Eds.), *Auditory Computation*. Springer, New York, pp. 15–61.
- Sala, N., Arsuaga, J.L., Pantoja-Pérez, A., Pablos, A., Martínez, I., Quam, R.M., Gómez-Olivencia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Lethal interpersonal violence in the Middle Pleistocene. *PLoS One* 10, e0126589.

- Sheehy, J.L., 1958. Osteoma of the external auditory canal. *The Laryngoscope* 68, 1667–1673.
- Steinbock, R.T., 1976. *Paleopathological Diagnosis and Interpretation: Bone Diseases in Ancient Human Populations*. Charles C Thomas Pub Limited, Springfield.
- Stevenson, J., McCann, D., Watkin, P., Worsfold, S., Kennedy, C., 2010. The relationship between language development and behaviour problems in children with hearing loss. *Journal of Child Psychology and Psychiatry* 51, 77–83.
- Spoor, F., Zonneveld, F., 1995. Morphometry of the primate bony labyrinth: a new method based on high-resolution computed tomography. *Journal of Anatomy* 186, 271–286.
- Spoor, F., Zonneveld, F., Macho, G.A., 1993. Linear measurements of cortical bone and dental enamel by computed tomography: applications and problems. *American Journal of Physical Anthropology* 91, 469–484.
- Tilley, L., Oxenham, M.F., 2011. Survival against the odds: Modeling the social implications of care provision to seriously disabled individuals. *International Journal of Paleopathology* 1, 35–42.
- Trinkaus, E., Villotte, S., 2017. External auditory exostoses and hearing loss in the Shanidar 1 Neandertal. *PLoS One* 12, e0186684.
- Trinkaus, E., Wu, X.J., 2017. External auditory exostoses in the Xuchang and Xujiayao human remains: Patterns and implications among eastern Eurasian Middle and Late Pleistocene crania. *PLoS One* 12, e0189390.
- Walling, A.D., Dickson, G.M., 2012. Hearing loss in older adults. *American Family Physician* 85, 1150–1156.
- Wang, M.C., Liu, C.Y., Shiao, A.S., Wang, T., 2005. Ear problems in swimmers. *Journal of the Chinese Medical Association* 68, 347–352.
- Whitaker, S.R., Cordier, A., Kosjakov, S., Charbonneau, R., 1998. Treatment of external auditory canal exostoses. *The Laryngoscope* 108, 195–199.
- Wilbur, A.K., Farnbach, A.W., Knudson, K.J., Buikstra, J.E., 2008. Diet, tuberculosis, and the paleopathological record. *Current Anthropology* 49, 963–991.
- Wright, C.G., 1997. Development of the human external ear. *Journal American Academy of Audiology* 8, 379–382.
- Wong, B.J., Cervantes, W., Doyle, K.J., Karamzadeh, A.M., Boys, P., Brauel, G., Mushtaq, E., 1999. Prevalence of external auditory canal exostoses in surfers. *Archives of Otolaryngology—Head & Neck Surgery* 125, 969–972.

Capítulo 3

Material y Métodos.

3. Material y Métodos

Aunque todos los aspectos referidos a los materiales y los métodos empleados en este trabajo se explican y detallan en este apartado, nos ha parecido oportuno volver a tratar alguna de estas cuestiones al comienzo de determinadas secciones con el objetivo de facilitar el seguimiento del trabajo.

3.1. Material

Para la realización de esta tesis hemos empleado tres muestras de especies actuales (*G. gorilla*, *P. troglodytes* y *H. sapiens*) y cuatro muestras de homínidos fósiles (*Au. africanus*, *P. robustus*, fósiles de SH y *H. neanderthalensis*).

La muestra de *G. gorilla* consta de 21 individuos adultos, de los que con 11 corresponden a hembras y 10 a machos. Los ejemplares proceden de distintas instituciones: 15 individuos (8 hembras y 7 machos) de la Estación Biológica de Doñana (Sevilla), 2 individuos (1 macho y 1 hembra) de la Universidad Complutense de Madrid, y 4 individuos (2 hembras y 2 machos) de la colección Hamann-Todd del Museo de Historia Natural de Cleveland (Estados Unidos). En los análisis realizados, se han usado medidas tomadas sobre las reconstrucciones digitales de ejemplares originales y también se han empleado datos procedentes de la bibliografía. En algunos casos, ha sido posible contar con las imágenes tomográficas del oído externo, medio e interno, lo que nos ha permitido realizar los modelos digitales 3D y obtener en ellos la totalidad de las variables contempladas en este estudio. Adicionalmente, hemos ampliado la muestra de valores de *G. gorilla* para cinco variables del oído medio con los valores de Stoessel et al (2016): área de la membrana timpánica, longitud del eje de la cavidad timpánica, ángulo entre el eje timpánico y el plano de la membrana timpánica, ángulo entre el eje timpánico y el plano de la ventana oval, y el área de la ventana oval (ver apartado de 3.2.2. Medidas).

Los 11 individuos adultos de *P. troglodytes* incluidos en este trabajo también proceden de diferentes instituciones: 4 individuos de la Estación Biológica de Doñana, 5 individuos son de la colección Hamann-Todd, un individuo proviene del Centro de Rescate de Primates Rainfer y otro ejemplar de la Universidad Complutense de Madrid. Por su parte, la muestra de *H. sapiens* incluye 10 individuos medievales adultos, 9 de ellos procedentes del Cementerio de San José (Burgos) y 1 de Sepúlveda (Segovia).

En el caso de las muestras de *P. troglodytes* y *H. sapiens*, hemos optado por emplear los valores previamente publicados en Quam et al. (2015), excepto en el caso de las áreas de la sección del conducto auditivo externo y de la ventana oval, respectivamente, por haber modificado el protocolo de medida de Quam et al. (2015). Además, hemos medido en ambas muestras cuatro variables del oído medio que no están contempladas en Quam et al. (2015): ángulo entre el conducto auditivo externo y la membrana timpánica, longitud del eje timpánico, ángulo entre el eje timpánico y el plano de la ventana oval, ángulo entre el eje timpánico y el plano de la membrana timpánica (ver apartado 3.2.2. Medidas). Además, para estas tres últimas variables hemos ampliado la muestra empleando los valores individuales ofrecidos por Stoessel et al. (2016), así como para el área de la membrana timpánica y el área de la ventana oval (ver apartado 3.2.2. Medidas), en ejemplares de ambas especies.

La muestra de SH merece una atención especial en este trabajo. Como es bien conocido, el yacimiento se encuentra al pie de una sima vertical enclavada en una de las galerías de la Cueva Mayor de Atapuerca (Arsuaga et al., 1997a). El yacimiento está datado en alrededor de 430000 años (Arsuaga et al., 2014) y contiene los esqueletos completos de al menos 28 individuos (Arsuaga et al., 1997a), acumulados allí de manera deliberada por otros humanos (Arsuaga et al., 1990; Sala et al., 2015). Los fósiles de SH, presentan rasgos compartidos con las poblaciones neandertales junto con otros caracteres primitivos (Arsuaga et al., 1993, 1997b, 2014; Martínez y Arsuaga, 1997). Esta evidencia, junto con los datos obtenidos del estudio del ADN nuclear fósil recuperado en alguno de los fósiles humanos (Meyer et al., 2016), indica un claro parentesco evolutivo de la población de SH con *H. neanderthalensis*. En trabajos previos, se han publicado las reconstrucciones y estudios comparativos de los canales semicirculares (Quam et al., 2016) y las cócleas (Conde-Valverde et al., 2019a). También se han realizado y medido las reconstrucciones digitales de las cavidades del OEM para el establecimiento de la transmisión de la potencia sonora en cinco ejemplares de SH (Martínez et al. 2004, 2013; Quam et al., 2015), de los que solo tres estaban completos: el Cráneo 3 (Cr.3), el Cráneo 5 (Cr.5) y el ejemplar aislado AT-1907. Para este trabajo, hemos reconstruido y medido de nuevo las cavidades del OEM de esos tres ejemplares por disponer de nuevas tomografías de mayor resolución. Además, también se ha realizado la reconstrucción y toma de medidas de las cavidades del OEM de seis ejemplares nuevos: Cráneo 4 (Cr.4), Cráneo 7 (Cr.7), Cráneo 8 (Cr.8), Cráneo 13 (Cr.13), Cráneo 15 (Cr.15) y Cráneo 16 (Cr.16). Todas las variables empleadas en este trabajo han sido tomadas sobre las reconstrucciones digitales de los ejemplares originales.

Finalmente, también se han usado datos de la bibliografía de las especies *Au. africanus* y *P. robustus* (Quam et al., 2015) y de *H. neanderthalensis* (Stoessel et al., 2016), aunque también ha sido posible realizar la reconstrucción y obtener las medidas del OEM del ejemplar neandertal La Quina H5.

En la Tabla 3.1 se ofrece la información sobre la procedencia de las diferentes muestras y ejemplares empleados en este trabajo, así como un resumen del origen de los valores empleados en cada caso.

Tabla 3.1. Muestras empleadas en este trabajo.

Muestra	Procedencia de los ejemplares medidos en este trabajo	Procedencia de los datos empleados
<i>G. gorilla</i>	Estación Biológica de Doñana (Sevilla; n = 15) Universidad Complutense de Madrid (n = 2) Colección Hamann-Todd del Museo de Historia Natural de Cleveland (Estados Unidos; n = 4)	Este trabajo (n=21)
		Stoessel et al. (2016; n = 6) ^a
<i>P. troglodytes</i>	Estación Biológica de Doñana (Sevilla; n = 4) Universidad Complutense de Madrid (n = 1) Colección Hamann-Todd del Museo de Historia Natural de Cleveland (Estados Unidos; n = 5) Centro de Rescate de primates Rainfer (Madrid; n = 1)	Este trabajo (n = 11) ^b
		Quam et al. (2015; n = 11) Stoessel et al. (2016; n = 7) ^a
<i>H. sapiens</i>	Cementerio San José (Burgos; n = 9) Sepúlveda (Segovia; n = 1)	Este trabajo (n = 10) ^b
		Quam et al. (2015; n = 10) Stoessel et al. (2016; n = 52) ^a
<i>Au. africanus</i>		Quam et al. (2015)
<i>P. robustus</i>		Quam et al. (2015)
Sima de los Huesos	Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos; n = 9)	Este trabajo (n = 9)
<i>H. neanderthalensis</i>	La Quina H5 (Francia)	Este trabajo (n = 1)
		Stoessel et al. (2016; n = 9) ^a

^a Los valores empleados corresponden a las siguientes variables: área de la membrana timpánica, longitud del eje de la cavidad timpánica, ángulo entre el eje la cavidad timpánica y el plano de la membrana timpánica, ángulo entre el eje la cavidad timpánica y el plano de la ventana oval, y el área de la ventana oval (ver apartado 3.2.2. Medidas para la definición de estas variables).

^b Variables medidas: ángulo entre el conducto auditivo externo y la membrana timpánica, área de la sección del conducto auditivo externo, longitud del eje de la cavidad timpánica, ángulo entre el eje de la cavidad timpánica y el plano de la ventana oval, ángulo entre el eje de la cavidad timpánica y el plano de la membrana timpánica y área de la ventana oval (ver apartado 3.2.2. Medidas para la definición de estas variables).

3.2. Métodos

3.2.1. Escaneado de tomografía computarizada y reconstrucción 3D

Las TC de los ejemplares de *G. gorilla* y de *P. troglodytes* de las colecciones de la Estación Biológica de Doñana y de la Universidad Complutense de Madrid, así como los especímenes de *H. sapiens* y de la muestra de SH se hicieron en un escáner modelo XYLON Y.CT Compact ubicado en la Universidad de Burgos. Por su parte, los 5 chimpancés y los 4 gorilas de la colección Hamann-Todd se realizaron en un Siemens/Definition medical CT scanner que se encuentra en el University Hospital's Case Medical Center en Cleveland (Ohio, Estado Unidos). Finalmente, la Quina H5 se escaneó en un Phoenix x|ray v|tome|x L 240-180 μ CT scanner del Musée de l'Homme de París (Francia).

Los huesos temporales de la muestra de *G. gorilla* se tomografiaron con un campo de visión (FOV, por sus siglas en inglés, Field Of View) de 69.3 mm a 187.48mm, con una corriente de entre 3.75 mA y 4 mA y un voltaje de entre 160 kV y 170 kV. El tamaño de píxel varía, en los distintos casos, entre 0.07 mm y 0.16 mm y la distancia entre los cortes en todos los individuos es de 0.2 mm, obteniéndose una batería de entre 125 y 380 imágenes de 2048x2048 píxeles en los escaneados en el dispositivo de la Universidad de Burgos y de 512x512 píxeles en los tomografiados en el de Cleveland (Anexo 1).

Para los huesos temporales de la muestra de *P. troglodytes* se empleó un campo de visión de entre 50 mm y 148.26 mm, con un voltaje de 170 kV y con una corriente de 3.75 mA. El tamaño de píxel es de entre 0.08 mm y 0.15 mm y la distancia entre las imágenes tomográficas es de 0.2 mm en todos los individuos. De este modo se obtuvieron entre 201 y 278 cortes por individuo, de 1024x1024 píxeles en los escaneados en la Universidad de Burgos y de 512x512 píxeles en los escaneados en Cleveland (Anexo 1).

La muestra de *H. sapiens* se tomografió con un campo de visión de entre 111.10 mm y 148.27 mm, a una intensidad de 170 kV y con una corriente de 3.75 mA en todos los individuos del Cementerio San José. Para el individuo de Sepúlveda el voltaje fue de 160 kV y la corriente de 4.00 mA. El tamaño de píxel varía entre 0.11 mm y 0.15 mm y la distancia entre cortes fue siempre de 0.2 mm. Por cada individuo se obtuvieron entre 262 y 422 imágenes de 1024x1024 píxeles (Anexo 1).

La muestra de SH se escaneó con un campo de visión de entre 67.53 mm y 87.31 mm, con un voltaje de entre 160 kV y 180 kV y con una corriente entre 1.6 mA y 4.00mA. El rango del tamaño de píxel va desde 0.03 mm a 0.09 mm, y la distancia entre cortes es de 0.2 mm, con excepción del Cr.16 en la que la distancia es de 0.18 mm. Por individuo se obtuvieron entre 230 y 398 cortes de 2048 x 2048 píxeles (Anexo 1).

El individuo neandertal La Quina H5 fue escaneado con un campo de visión de 87.57 mm, con un voltaje de 110 kV y una corriente de 0.56 mA. El tamaño del vóxel isométrico fue de 0.062 mm, obteniéndose 756 imágenes de 1787 x 1099 píxeles (Anexo 1)

Las reconstrucciones tridimensionales (Anexo 2), así como la toma de las medidas, de las cavidades del OEM de cada individuo se realizaron empleado el software Mimics©. En primer lugar, se estableció el valor umbral de densidad que permite delimitar el hueso (valor máximo) del aire que rellena de las cavidades (valor mínimo) siguiendo el protocolo "*Half Maximum Height (HMH) thresholding*" (Coleman and Colbert, 2007). Dicho valor umbral entre el hueso y el aire se calculó como el promedio del valor máximo y del mínimo de la escala de grises, en dos perfiles trazados atravesando el hueso: uno de los perfiles se trazó en el conducto auditivo externo y el otro en las celdillas mastoideas, debido a la diferente densidad del hueso en las diferentes zonas del hueso temporal.

Una vez establecido dicho valor umbral, se procedió al proceso de segmentación de las cavidades de aire, que consiste en la identificación, delimitación y extracción de cada cavidad del oído. El proceso de segmentación se realiza mediante capas independientes de las imágenes de TC, llamadas máscaras, que se pueden manipular una vez establecidos el valor umbral. Para las estructuras del OEM la segmentación se hizo de manera semiautomática; es decir, rellenando corte a corte en una máscara el rango de grises de las imágenes que estén por debajo del valor umbral establecido, que corresponde al valor del aire. Para la zona de las celdillas mastoideas, el proceso se hizo combinando el relleno de la cavidad de manera automática con la delimitación del hueso de manera manual.

Una vez rellenas todas las cavidades del OEM, la separación de las distintas estructuras del oído se realizó mediante planos para delimitar las distintas cavidades. Así, se empleó un plano situado en la zona de inserción de la membrana timpánica para delimitar el conducto auditivo externo de la cavidad timpánica. Por otro lado, se

empleó un plano para separar la cavidad timpánica de la trompa de Eustaquio, otro plano para separar la cavidad timpánica de la entrada del antro mastoideo, y otros dos que corresponden a las ventanas oval y redonda, respectivamente. Por último, se empleó otro plano para separar el antro mastoideo de las celdillas mastoideas. Este plano también se empleó para delimitar la parte de las celdillas mastoideas que se han tenido en cuenta para el establecimiento de la potencia sonora: todas aquellas celdillas conectadas directamente con el antro mastoideo y situadas por detrás de dicho plano.

Una vez segmentadas las diferentes máscaras correspondientes a cada cavidad del OEM se procedió a calcular el modelo tridimensional (3D) de dichas cavidades. En este proceso los cortes de cada máscara se fusionan para generar un objeto virtual en tres dimensiones. El cálculo del objeto 3D se realizó por medio del método de interpolación por contorno, que proporciona buenos ajustes a la máscara original en el caso de formas anatómicas, y sin aplicar reducción ni suavizado.

3.2.2. Medidas

La mayor parte de las medidas tomadas para el establecimiento de la transmisión de la potencia sonora y para el estudio de la anatomía comparada se tomaron sobre el modelo 3D con Mimics ©, a excepción de las áreas de entrada y salida del antro mastoideo, el área del conducto auditivo externo y el área de la ventana oval que se midieron con Photoshop © v.5 en las imágenes 2D de las correspondientes secciones.

Las definiciones de cada una de dichas medidas, así como las correspondientes fuentes bibliográficas se presentan en la Tabla 3.2 y se ilustran en la Figura 3.1 (variables definidas en Martínez et al. (2004, 2013) y Quam et al. (2015)) y la Figura 3.2 (ángulo entre el plano de la membrana timpánica y el eje longitudinal del conducto auditivo externo, definido en este trabajo).

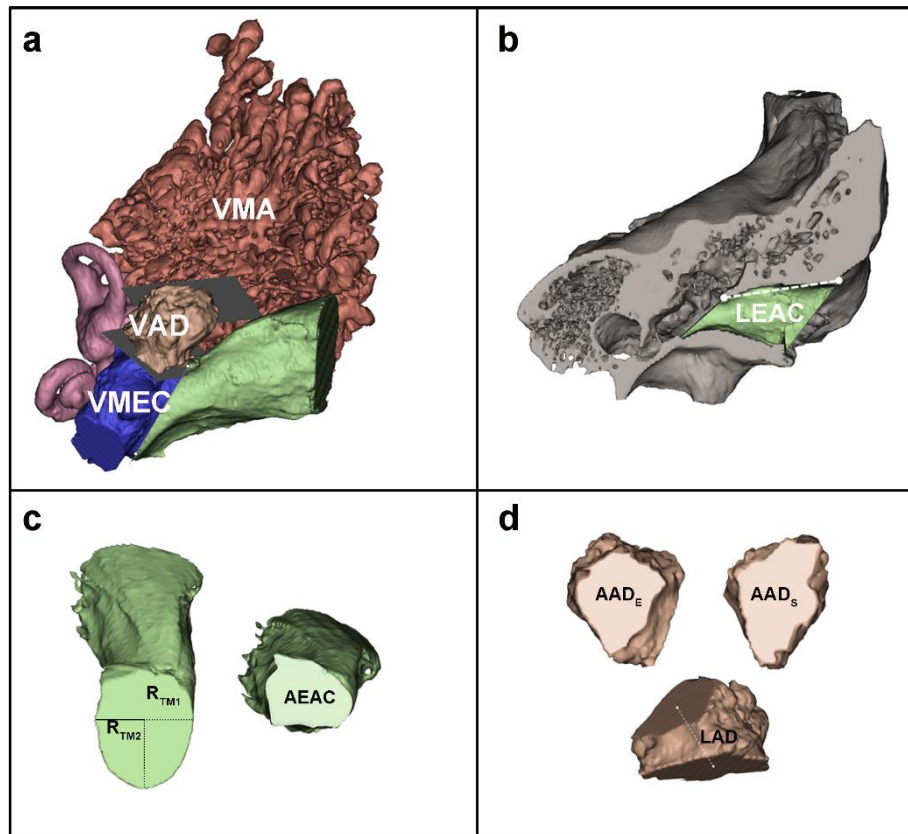


Figura 3. 2. Modelo 3D de las cavidades del oído del hueso temporal del individuo de SH Cr.7, con las variables anatómicas necesarias para la transmisión de la potencia sonora del oído externo y medio. a. Modelo completo de las estructuras del oído. En verde el conducto auditivo externo, en azul la cavidad timpánica, en beige el antro mastoideo, en rojo las celdillas mastoideas y en rosa el oído interno. VMEC = Volumen de la cavidad timpánica, VAD = Volumen del antro mastoideo, VMA = Volumen de las celdillas mastoideas desde el plano de salida del antro mastoideo. b. Modelo 3D del hueso temporal y del canal auditivo externo. LEAC = Longitud del conducto auditivo externo medido. c. modelo 3D del conducto auditivo externo mostrando la membrana timpánica y la sección del conducto. R_{TM1} = mitad del diámetro mayor de la membrana timpánica, R_{TM2} = mitad del diámetro mayor perpendicular al R_{TM1} , AEAC = área de la sección del conducto auditivo externo. d. Modelo 3D del antro mastoideo. AAD_E = área de entrada del antro mastoideo, AAD_S = área de salida del antro mastoideo, LAD = longitud del antro mastoideo. Modificada de Conde-Valverde et al. (2019b).

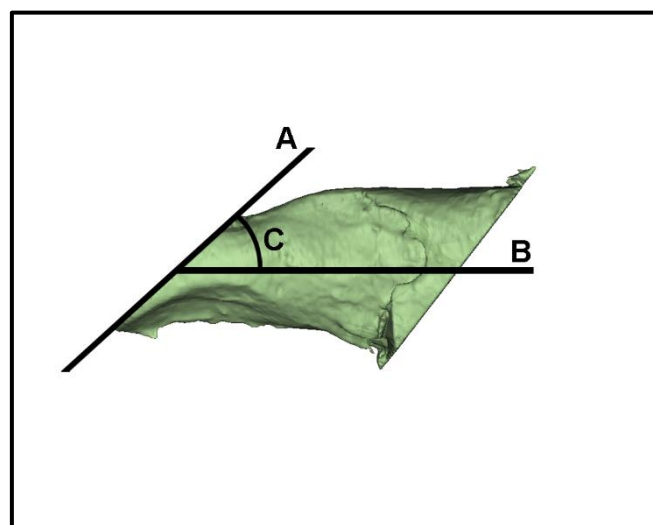


Figura 3. 3. Ángulo entre el eje longitudinal del conducto auditivo externo y el tímpano. A: plano del tímpano, B: eje longitudinal del conducto auditivo externo, C: ángulo formado entre A y B.

Tabla 3.2. Variables empleadas en este estudio.

Medida (unidad)	Definición	Figura	Fuente
LEAC (mm)	Longitud del conducto auditivo externo óseo (EAC). Medida entre el punto superior más lateral de la membrana timpánica y el punto más postero-superior del poro acústico externo.	Fig.1b	Martínez et al. (2004, 2013); Quam et al. (2015)
LEAC_c (mm)	Longitud del conducto auditivo externo cartilaginoso. Para incluir la porción cartilaginosa del EAC lo hemos calculado multiplicando por un factor de 1.5 la variable LEAC siguiendo a Masali et al. (1991)		Martínez et al. (2004, 2013); Quam et al. (2015)
AEAC (mm²)	Área de la sección transversal del EAC. Medida en el punto más supero-lateral de la ranura timpánica y tomada perpendicularmente a un eje entre el punto central de la membrana timpánica y el punto central del poro auditivo.	Fig. 1c	Conde-Valverde et al. (2019b)
R_{TM1} (mm)	Mitad del diámetro mayor de la membrana timpánica, medido en la inserción de dicha membrana sobre el hueso (Surco timpánico).	Fig. 1c	Martínez et al. (2004, 2013); Quam et al. (2015)
R_{TM2} (mm)	Mitad del diámetro mayor de la membrana timpánica, medido perpendicular al R _{TM1} .	Fig. 1c	Martínez et al. (2004, 2013); Quam et al. (2015)
ATM (mm²)	Área de la membrana timpánica calculada como una elipse de radios R _{TM1} y R _{TM2} .		Martínez et al. (2004, 2013); Quam et al. (2015)
ANCAET (grados)	Ángulo formado por el eje longitudinal del CAE con el plano del tímpano.	Fig. 2	
LECT (mm)	Longitud del eje de la cavidad timpánica, medido desde el centro de la membrana timpánica hasta el centro de la ventana oval.		Stoessel et al. (2016)
ANET (grados)	Ángulo entre el eje de la cavidad timpánica y el plano del tímpano.		Stoessel et al. (2016)
ANEVO (grados)	Ángulo entre el eje de la cavidad timpánica y el plano de la ventana oval.		Stoessel et al. (2016)
AVO (mm²)	Área de la ventana oval.		

VMEC (mm³)	Volumen de la cavidad del oído medio, limitada por el plano que coincide con el surco timpánico y por el plano de entrada al antro mastoideo.	Fig. 1a	Martínez et al. (2004, 2013); Quam et al. (2015)
VAD (mm³)	Volumen del antro mastoideo, limitado por el plano de entrada y el de salida del antro mastoideo.	Fig. 1a	Martínez et al. (2004, 2013); Quam et al. (2015)
LAD (mm)	Longitud del antro mastoideo. Medida desde el punto central de la sección de la entrada del antro mastoideo, desde la cavidad timpánica, hasta el punto central de la sección de salida del antro mastoideo hacia las celdillas mastoideas.	Fig. 1d	Martínez et al. (2004, 2013); Quam et al. (2015)
AAD_E (mm²)	Área de la sección de la entrada del antro mastoideo desde la cavidad timpánica.	Fig. 1d	Quam et al. (2015)
RAD_E (mm)	Radio de entrada del antro mastoideo, calculado como el radio de un círculo de área AAD _E .		
AAD_s (mm²)	Área de la sección de la salida del antro mastoideo hacia las celdillas mastoideas.	Fig. 1d	Quam et al. (2015)
RAD_s (mm)	Radio de entrada del antro mastoideo, calculado como el radio de un círculo de área AAD _s .		(Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015)
VMA (mm³)	Volumen conjunto del antro mastoideo y de las celdillas mastoideas directamente conectadas a éste.	Fig. 1a	(Martínez et al., 2004, 2013; Quam et al., 2015)

3.2.3. Alometría acústica

Como ya se ha comentado, la variación del tamaño corporal influye directamente en la bioacústica de las especies, tanto en la emisión como en la percepción de los sonidos. A esta relación entre tamaño y bioacústica, Fitch (2000) la denominó alometría acústica. Para llevar a cabo el estudio de la alometría acústica en las diferentes muestras estudiadas, hemos tenido en cuenta tanto el tamaño corporal como el tamaño total del OEM, así como de las partes que lo componen (oído externo, cavidad timpánica y antro mastoideo).

Para el estudio de la influencia del tamaño corporal sobre la audición de las distintas muestras se han contemplado los siguientes valores de peso corporal: *G. gorilla*, 124.7 kg y *P. troglodytes*, 45 kg (Braga et al., 2015); *H. sapiens*, 62 kg (Arsuaga et al., 2015); *Au. africanus*, 46 kg y *P. robustus*, 49 kg (Jungers, 1988); SH, 69 kg y *H. neanderthalensis*, 72 kg (Arsuaga et al., 2015).

Por otra parte, para el estudio de la influencia del tamaño de las estructuras del OEM sobre la audición en las distintas muestras hemos empleado la media geométrica de las variables implicadas. Con ello, seguimos el criterio de Mossimann (1970), Arsuaga y Carretero (1994) y Martínez (1995) de que la media geométrica de las variables usadas para describir una estructura es la mejor expresión del tamaño de dicha estructura. Para el cálculo de las correspondientes medias geométricas, las medidas de superficies y volúmenes se han transformado en variables lineales (expresadas en mm). Así, se ha calculado la variable radio del EAC (REAC) como el radio de un círculo cuyo área es AEAC, para el radio de la ATM (RATM) se ha calculado el radio de un círculo de área ATM, para el radio del AVO (RAVO) se ha calculado el valor del radio de un círculo de área AVO y para calcular el radio del VMEC (RVMEC) se ha obtenido el valor del radio de una esfera cuyo volumen es VMEC.

De este modo, se han realizado las medias geométricas de cada individuo para el conjunto del OEM empleando las variables: $LEAC_C$, REAC, RATM, LECT, RAVO, RVMEC, LAD, RAD_E y RAD_S . También se han calculado las medias geométricas correspondientes para las regiones que componen el OEM: oído externo ($LEAC_C$, REAC, RATM), cavidad timpánica (LECT, RAVO, RVMEC) y antro mastoideo (LAD, RAD_E y RAD_S).

En los individuos de SH que carecían de alguna variable (como es el caso del AEAC del Cr.4, ya que la patología le afecta a esa región; y del LECT y del AVO del Cr.5, ya que este ejemplar está roto en la zona de la ventana oval) se han completado usando

el promedio de los otros 8 individuos de SH para conseguir el mayor número de ejemplares posibles para el estudio.

Hemos seguido la distinción realizada por Cock (1996) en tres tipos de alometrías. En primer lugar, la denominada alometría ontogenética, que da cuenta de las variaciones de forma que se producen entre los individuos de la misma especie debido al crecimiento a lo largo del desarrollo. En segundo lugar, la alometría estática, que es la debida a las variaciones de tamaño presentes entre los individuos de una misma especie y estado de desarrollo equivalente. Finalmente, la alometría filogenética es la que tiene lugar debido a las diferencias de tamaño existentes entre los individuos, en un mismo estado de desarrollo, de diferentes especies estrechamente emparentadas. En este trabajo solo contemplamos el estudio de las alometrías estática y filogenética dado que todos los ejemplares de las especies actuales son adultos y solo se incluyen ejemplares inmaduros en la muestra de Neandertales y en la muestra de SH. En concreto, los ejemplares de *H. neanderthalensis* Pech de l'Azé y Le Moustier 1 han sido atribuidos a un individuo infantil de unos dos años (Coqueugniot y Hublin, 2007) y a un ejemplar adolescente de unos quince años (Stringer et al., 1984), respectivamente. En el caso de SH, los ejemplares Cr.3, Cr.7 y AT-1907 han sido atribuidos a individuos adolescentes (Arsuaga et al., 2014).

La mayoría de las estructuras estudiadas en este trabajo ya presentan su tamaño definitivo al nacimiento, con las excepciones de la región mastoidea, que no alcanza sus dimensiones definitivas hasta el final del crecimiento (Hill y Richtsmeier, 2008), y del conducto auditivo externo que no termina su crecimiento hasta los 9 años (Wright, 1997). Para este trabajo no se han incluido los valores de los ejemplares de Pech de l'Azé ni de Le Moustier 1 para las variables de la región mastoidea ni del conducto auditivo externo. En el caso de los fósiles Cr.3, Cr. 7 y AT-1907 de SH sus edades de muerte estimadas son superiores a la del fin del crecimiento del conducto auditivo externo y están próximas al final del crecimiento de la región mastoidea, por lo que parece razonable incluirlos en el estudio.

Hemos partido del establecimiento de las alometrías estáticas de cada muestra, entendidas como las rectas de regresión que relacionan cada variable con la correspondiente media geométrica, para establecer después las posibles alometrías filogenéticas. Para ello, hemos empleado el análisis de ANCOVA (ver sección de 3.2.5. Pruebas y análisis estadísticos) para determinar cuándo dos, o más, rectas de alometría estática pueden corresponder a una única recta de alometría filogenética.

3.2.4. Transmisión de la potencia sonora y establecimiento del ancho de banda ocupado.

El uso de circuitos eléctricos para modelar la transmisión de la potencia sonora a través del OEM es una práctica muy extendida en la investigación (Zwislocki, 1962; Rosowski, 1996; Voss et al., 2000). A pesar de que los resultados de este tipo de estudios no son verdaderos audiogramas, está ampliamente reconocido que hay una fuerte correlación entre la transmisión del sonido a través del OEM y la sensibilidad acústica a diferentes frecuencias (Relkin, 1988; Rosowski, 1991). Este estudio se basa en una versión modificada (Martínez et al., 2013; Quam et al., 2015) del modelo publicado por Rosowski (1996) para cuantificar la transmisión de la potencia sonora a través del OEM. El modelo incorpora 29 variables anatómicas relacionadas con el tamaño de la cabeza y las dimensiones y propiedades físicas de las estructuras del OEM.

Aunque el modelo físico fue diseñado a partir de estudios realizados en humanos modernos, Martínez et al. (2004) probaron que la modelización de la audición de chimpancés reproduce fielmente los resultados empíricos obtenidos a partir de audiogramas. A partir de estos resultados parece razonable que el método pueda ampliarse a la reconstrucción de las capacidades auditivas de los gorilas. No obstante, es de gran interés comprobar si los resultados obtenidos al aplicar el modelo físico a los gorilas concuerdan con los datos publicados sobre las frecuencias en las que emiten sus vocalizaciones.

Es importante comentar que para poder aplicar el modelo físico es preciso contar con los valores de variables correspondientes a los huesecillos del oído medio, que quedan fuera de este trabajo. Por ello, para la obtención de los valores de la transmisión de la potencia sonora en *G. gorilla* hemos empleado los valores publicados en Quam et al. (2014).

A partir de los valores de la transmisión de la potencia sonora es posible calcular el ancho de banda ocupado en cada ejemplar. El ancho de banda ocupado refleja la banda de frecuencias de mayor sensibilidad auditiva y se define como el rango de frecuencias que concentra más del 90% de la potencia sonora que llega al oído interno (Martínez et al. 2008, 2013). En este trabajo, empleamos tres variables para describir y comparar la variación del ancho de banda ocupado en las diferentes muestras: el valor de la frecuencia que marca el límite inferior de dicho ancho de banda, el de la frecuencia que marca el límite superior y la longitud del ancho de banda ocupado, abreviada como LABO y calculada como la diferencia entre su límite superior e inferior.

Finalmente, es importante señalar que la realización de los cálculos necesarios para la obtención de los valores de transmisión de la potencia sonora y de los límites inferior y superior del ancho de banda ocupado de los ejemplares estudiados han sido realizados por el Profesor Manuel Rosa del Dpto. de Teoría de la Señal y Comunicaciones de la Universidad de Alcalá.

3.2.5. Pruebas y análisis estadísticos

Como paso previo a cualquier otro análisis estadístico se ha verificado que los valores de las variables estudiadas se ajustan a una distribución normal. Para ello, se han realizado las correspondientes pruebas de Saphiro-Wilk's. Tal y como se detalla al comienzo de las correspondientes secciones del apartado de Resultados, se ha optado por realizar la prueba de la t de Student, en lugar de la U de Mann-Whitney, para la comparación de las medias de las diferentes muestras, incluso en los pocos casos que las variables arrojaron un valor significativo en la prueba de Saphiro-Wilk's. Con esta decisión se ha tratado de hacer comparables los resultados de las correspondientes pruebas entre las distintas variables, puesto que los resultados de la prueba t de Student y la de la U de Mann-Whitney no son directamente comparables por ser la primera prueba más robusta que la segunda, especialmente para bajos valores muestrales como es el caso (Sawilowsky, 2005). En cualquier caso, en todas las ocasiones en las que se ha decidido emplear la prueba t de Student en lugar de la U de Mann-Whitney se ha comprobado que los resultados, en términos de significación, eran los mismos en ambos casos.

Se ha efectuado un análisis de componentes principales empleando el método basado en la matriz de correlación para evitar el efecto de la heterogeneidad de las magnitudes de las variables empleadas (Sokal y Rohlf, 1979). En el análisis de las posibles alometrías, se han calculado todas las rectas de regresión empleando el método de mínimos cuadrados y se ha utilizado el análisis de ANCOVA para comparar las pendientes y puntos de corte (establecidos a partir de la prueba de comparación de medias) de las diferentes rectas. Cuando al comparar las rectas de regresión de dos, o más, muestras el resultado del análisis de ANCOVA no ha resultado significativo, se ha calculado una nueva recta de regresión común a las muestras correspondientes. En el caso contrario, cuando el resultado del análisis de ANCOVA ha sido significativo, se han mantenido sin agrupar las rectas de regresión de cada muestra. En algunas ocasiones, el valor de un ejemplar concreto de alguna de las muestras ha resultado determinante sobre el nivel de significación del análisis de ANCOVA. En estos casos, se ha discutido la oportunidad de eliminar dicho ejemplar del análisis y se han ofrecido

los resultados de los análisis realizados (con y sin el ejemplar en cuestión) en el correspondiente Anexo para que sea posible valorar la decisión tomada en cada caso.

La correlación entre las variables anatómicas y la longitud del ancho de banda se ha calculado empleando el coeficiente de correlación de Pearson. Todos los cálculos estadísticos se han realizado empleando el programa STATISTICA, excepto los análisis de ANCOVA para los que se ha utilizado el programa PAST. Los cálculos de las medias geométricas se han realizado con el programa EXCEL. Finalmente, en todas las pruebas realizadas, el nivel de significación elegido ha sido $p < 0,05$.

Capítulo 4
Resultados.

4. Resultados

4.1. Análisis univariante

Tal como se ha comentado en el apartado 3.2.5. Pruebas y análisis estadísticos, se ha realizado la prueba de normalidad Shapiro-Wilk's para todas las variables en todas las muestras (Tabla 4.1). Los resultados obtenidos muestran que todas las variables presentan distribución normal excepto en cinco casos: la variable VAD para la muestra total de gorilas, VMA para los gorilas machos, las variables ANET y LECT (esta última en el límite de significación) en SH y LAD para la muestra de humanos modernos. En los cinco casos hemos realizado las pruebas U de Mann-Whitney y t de Student, para todas las comparaciones entre muestras, sin que haya diferencias en los resultados obtenidos en cuanto a la significación de la prueba. Por ello, hemos decidido emplear siempre la prueba t de Student con el propósito de que los resultados obtenidos fueran comparables entre si.

Tabla 4.1. Resultados de la prueba Shapiro Wilk's en las diferentes muestras.

	LEAC _c	AEAC	ATM	ANCAET	LECT	ANET	ANEVO
<i>G. gorilla</i>	0.427	0.869	0.838	0.341	0.085	0.943	0.480
<i>G. gorilla hembra</i>	0.070	0.802	0.583	0.349	0.068	0.852	0.445
<i>G. gorilla macho</i>	0.143	0.381	0.900	0.088	0.801	0.998	0.890
<i>P. troglodytes</i>	0.067	0.305	0.167	0.839	0.930	0.364	0.317
<i>H. sapiens</i>	0.830	0.435	0.920	0.082	0.461	0.499	0.186
Sima de los Huesos	0.771	0.822	0.907	0.065	0.047	0.026	0.767
<i>H. neanderthalensis</i>	-	-	0.393	-	0.385	0.784	0.122
	AVO	VMEC	VAD	LAD	RAD _E	RAD _S	VMA
<i>G. gorilla</i>	0.146	0.737	0.005	0.954	0.077	0.083	0.121
<i>G. gorilla hembra</i>	0.072	0.495	0.331	0.391	0.555	0.195	0.319
<i>G. gorilla macho</i>	0.754	0.295	0.210	0.680	0.343	0.167	0.035
<i>P. troglodytes</i>	0.064	0.242	0.951	0.399	0.990	0.476	0.510
<i>H. sapiens</i>	0.862	0.740	0.201	0.005	0.440	0.667	0.920
Sima de los Huesos	0.683	0.796	0.729	0.756	0.868	0.910	0.113
<i>H. neanderthalensis</i>	0.964	-	-	-	-	-	-

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

En el caso de las variables ATM, LECT, ANET, ANEVO y AVO se han realizado pruebas t de Student entre los datos de Stoessel et al. (2016) y nuestros valores para las muestras de *G. gorilla*, *P. troglodytes* y *H. sapiens* (Tabla 4. 2). De las 15 pruebas realizadas, en 12 de ellas las diferencias entre las muestras no resultaron

significativas. Esta concordancia entre los resultados de Stoessel et al. (2016) y los del presente estudio, permite juntar las respectivas muestras para cada variable y así obtener un tamaño muestral mayor.

Tabla 4.2. Valores de la p de las pruebas t de Student entre las muestras de Stoessel et al. (2016) y los valores de este trabajo.

	ATM	LECT	ANET	ANEVO	AVO
<i>G. gorilla</i> ^a	0.703	0.043	0.101	0.169	0.375
<i>P. troglodytes</i> ^b	0.776	0.910	0.980	0.366	0.190
<i>H. sapiens</i> ^c	0.056	0.656	0.001	0.017	0.519

^a Stoessel et al. (2016) $n = 6$; presente estudio $n = 21$.

^b Stoessel et al. (2016) $n = 7$; presente estudio $n = 11$.

^c Stoessel et al. (2016) $n = 52$; presente estudio $n = 10$.

El efecto del dimorfismo sexual sobre las variables estudiadas es de especial interés a la hora de valorar los resultados. Hasta la fecha, no hay trabajos publicados sobre el efecto del dimorfismo sexual en las variables estudiadas y la oportunidad de disponer de 11 hembras y 10 machos de *G. gorilla* permite abordar esta cuestión en esta especie, la de mayor dimorfismo sexual entre los homínidos junto con *Pongo pygmaeus*.

4.1.1. Longitud del conducto auditivo externo (LEAC_C)

En la Tabla 4.3 pueden encontrarse los valores de los parámetros estadísticos básicos de las muestras en estudio y en la Tabla 4.4 se ofrecen los resultados de las pruebas t de Student para la comparación entre las medias de las respectivas muestras. Por su parte, en la Figura 4.1 se muestra la distribución de los valores de las muestras junto con los valores individuales de *Au. africanus*, *P. robustus* tomados de Quam et al. (2015) y del ejemplar de *H. neanderthalensis*, La Quina H5 medido para este estudio.

Tabla 4.3. Parámetros estadísticos de la longitud del conducto auditivo externo en las diferentes muestras. Medidas en mm.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^b	<i>H. sapiens</i> ^b	SH
Media \pm d. t.	46.85 \pm 6.75	37.88 \pm 2.57	21.00 \pm 1.98	26.33 \pm 2.07
Rango (n)	37.56–62.42 (21)	34.20–40.80 (11)	17.70–23.76 (10)	22.61–28.92 (9)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Quam et al. (2015).

Tabla 4.4. Resultados de la prueba t de Student de la longitud del conducto auditivo externo entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-4.65	<0.001
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	4.22	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	11.77	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	8.86	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	16.74	<0.001
<i>P. troglodytes vs SH</i>	10.89	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-5.72	<0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Comenzando por las especies actuales, los gorilas macho presentan un conducto auditivo externo significativamente más largo que las hembras, presentando todos los machos valores superiores al de la media conjunta. Esta situación hace que el rango de los gorilas sea el más extenso de todas las muestras contempladas. A su vez, el promedio conjunto de los gorilas es el mayor de las muestras contempladas, presentando diferencias significativas con todas ellas. Por su parte, los chimpancés presentan cierto solapamiento con el rango de los gorilas, coincidiendo su valor promedio con el extremo inferior de este. El valor promedio de los chimpancés es significativamente superior al de los humanos modernos sin que haya solapamientos entre sus rangos.

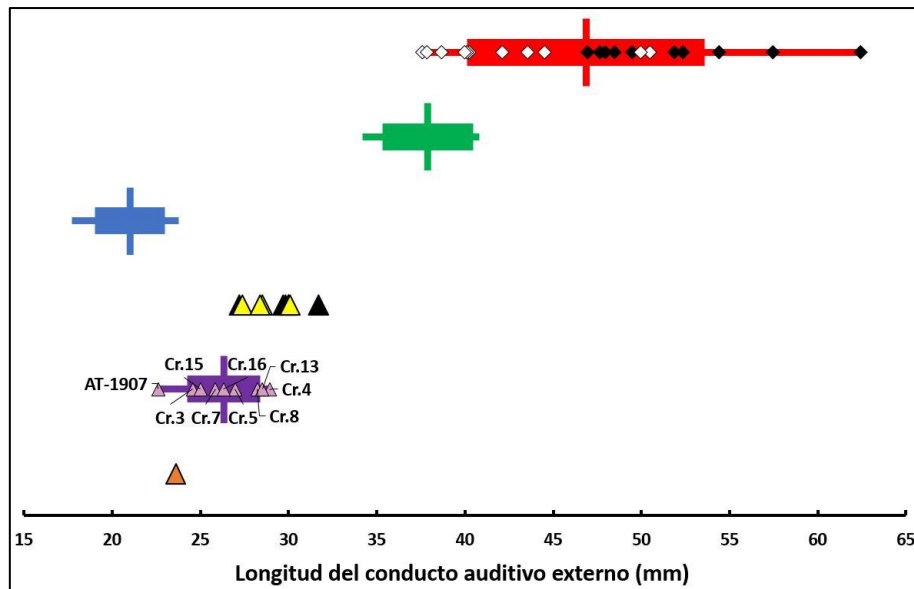


Figura 4.4. Longitud del conducto auditivo externo (mm) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, triángulos amarillos *Au. africanus*, triángulos negros *P. robustus*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, la barra gruesa indica ± 1 d.t. y la barra fina el rango. Datos de *Au. africanus* y *P. robustus* de Quam et al. (2015).

Los valores de los ejemplares de *P. robustus* y *Au. africanus* son muy similares entre sí e intermedios entre los de los chimpancés y los de los humanos modernos, sin que se solapen con ninguno de los dos rangos. Por su parte, la muestra de SH ofrece valores muy similares a los de parántropos y australopitecos y su valor promedio es significativamente superior al de los humanos modernos. Finalmente, el valor del ejemplar neandertal de La Quina H5 (23.52 mm) se encuentra en la zona de intersección de los rangos de los humanos modernos y de la muestra de SH.

4.1.2. Área de la sección del conducto auditivo externo (AEAC)

En la Tabla 4.5 se encuentran los parámetros estadísticos básicos del AEAC para las muestras de estudio y en la Tabla 4.6 se muestran los resultados de la prueba t de Student entre las medias de las diferentes muestras. En la Figura 4.2 se representan las distribuciones de las distintas muestras, junto con los datos de *P. robustus* y *Au. africanus* (Quam et al., 2015) y el individuo neandertal La Quina H5.

Tabla 4.5. Parámetros estadísticos del área de la sección del conducto auditivo externo en las diferentes muestras. Medidas en mm².

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i>	<i>H. sapiens</i>	SH
Media ± d. t.	31.45 ± 8.14	21.71 ± 3.91	37.10 ± 6.91	39.35 ± 12.13
Rango (n)	13.41–49.86 (21)	15.53–26.44 (11)	29.05–51.04 (10)	22.79–62.24 (8)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

Tabla 4.6. Resultados de la prueba t de Student del área de la sección del conducto auditivo externo entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	0.65	0.524
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	3.73	0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-1.89	0.069
<i>G. gorilla vs SH</i>	-2.04	0.052
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-6.36	<0.001
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-4.55	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-0.49	0.627

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

No hay diferencias significativas entre las medias de las hembras y de los machos de gorila y los ejemplares de ambos sexos se encuentran intercalados a lo largo del rango de la especie que es, junto con el de SH, el más extenso de todas las muestras, e incluye los rangos de chimpancés y humanos modernos. Sin embargo, el promedio de los gorilas es significativamente superior al de los chimpancés, pero no al de los

humanos modernos. Los chimpancés presentan valores significativamente más bajos que los de los humanos modernos, sin que haya solapamiento entre sus rangos. Por su parte, y aunque no existan diferencias significativas entre sus medias, el rango de los humanos modernos se solapa con la mitad superior del rango de los gorilas.

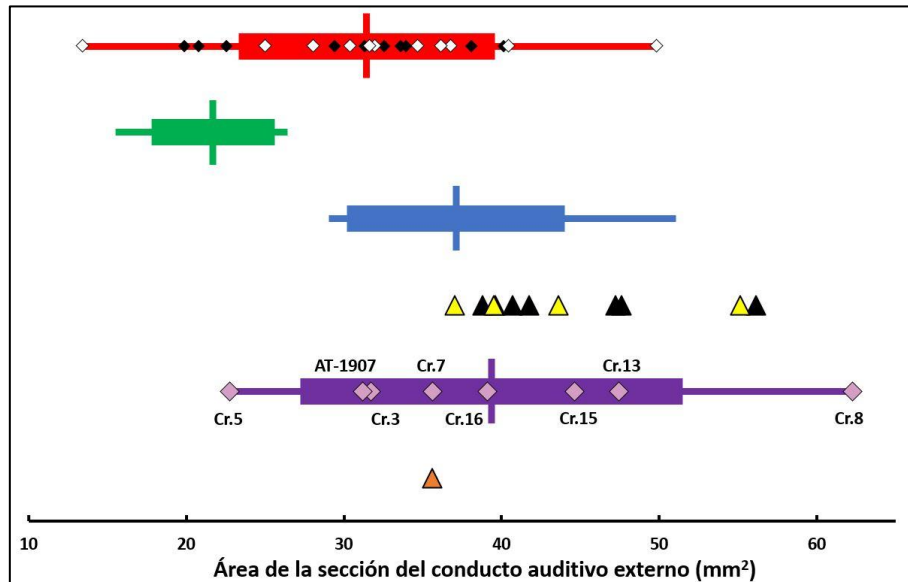


Figura 4.5. Área de la sección del conducto auditivo externo (mm^2) en las diferentes muestras En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, triángulos amarillos *Au. africanus*, triángulos negros *P. robustus*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango. Datos de *Au. africanus* y *P. robustus* de Quam et al. (2015).

Los ejemplares de *P. robustus* y de *Au. africanus* ofrecen valores similares entre si que se sitúan en la mitad superior del rango de los gorilas y de los humanos modernos. La muestra de SH solo presenta diferencias significativas con el promedio de los chimpancés y su rango abarca tanto a los ejemplares de parántropos y australopitecos como a los de *H. sapiens*. Por último, el ejemplar La Quina H5 presenta un valor muy similar al promedio de los humanos modernos y de SH.

4.1.3. Área de la membrana timpánica (ATM)

En la Tabla 4.7 se muestran los parámetros estadísticos básicos del ATM para las diferentes muestras y en la Tabla 4.8 se presentan los resultados de las pruebas t de Student entre las distintas muestras. En la Figura 4.3 se ofrece la distribución de los valores de las diferentes muestras, así como los datos de *P. robustus* y *Au. africanus* (Quam et al., 2015).

Tabla 4.7. Parámetros estadísticos del área de la membrana timpánica en las diferentes muestras. Medidas en mm².

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^b	<i>H. sapiens</i> ^b	SH	<i>H. neanderthalensis</i> ^c
Media ± d. t.	109.58 ± 11.31	82.50 ± 7.34	68.83 ± 6.83	72.37 ± 4.20	73.84 ± 7.14
Rango (n)	88.09–133.24 (27)	70.96–102.80 (18)	51.61–84.37 (62)	66.55–79.17 (9)	64.71–85.72 (10)

^a Valores de este estudio junto con los de Stoessel et al. (2016). Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores de Quam et al. (2015) junto con los de Stoessel et al. (2016)

^c Valores de Stoessel et al. (2016)

Tabla 4.8. Resultados de la prueba t de Student del área de la membrana timpánica entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-1.83	0.079
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	8.96	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	20.98	<0.001
<i>G. gorilla vs H. neanderthalensis</i>	9.29	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	9.58	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-7.35	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. neanderthalensis</i>	-3.02	0.006
<i>P. troglodytes vs SH</i>	3.82	0.001
<i>H. neanderthalensis vs H. sapiens</i>	2.14	0.036
<i>SH vs H. sapiens</i>	-1.51	0.137
<i>SH vs H. neanderthalensis</i>	0.54	0.598

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Los valores de los machos de gorila aparecen intercalados con los de las hembras y no hay diferencias significativas entre ambos promedios. El promedio conjunto de los gorilas es significativamente mayor que el del resto de las muestras, y existe un cierto solapamiento con la mitad superior del rango de los chimpancés. A su vez el promedio de *P. troglodytes* es significativamente mayor al de *H. sapiens*, y también existe un solapamiento parcial de sus rangos.

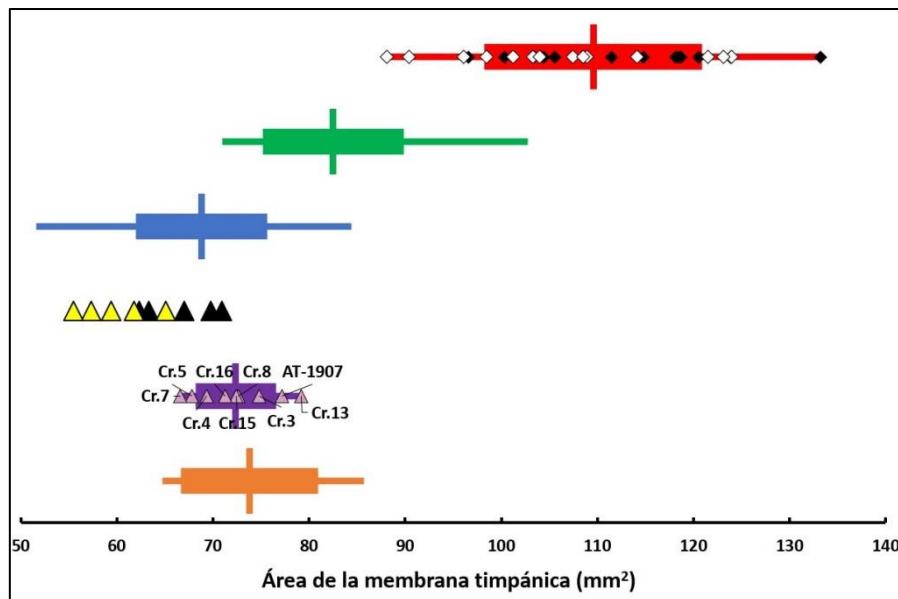


Figura 4.6. Área de la membrana timpánica (mm²) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, triángulos amarillos *Au. africanus*, triángulos negros *P. robustus*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango. Datos de *Au. africanus* y *P. robustus* de Quam et al. (2015).

Los valores de *P. robustus* y *Au. africanus* son muy similares entre sí, aunque la mayoría de los parántropos presentan valores ligeramente superiores a los de los australopitecos, y se encuentran fuera del rango de los chimpancés y dentro del rango de los humanos modernos. Las muestras de SH y de *H. neanderthalensis* presentan rangos y promedios muy similares, sin que haya diferencias significativas entre ellos. Los rangos de ambas muestras están a su vez incluidos en los de *H. sapiens*, pero mientras que el promedio de SH no difiere significativamente del correspondiente al de los humanos modernos, entre este y el de los neandertales si hay una diferencia significativa, aunque con un valor de *p* cercano al límite de significación.

4.1.4. Ángulo entre el conducto auditivo externo y el tímpano (ANCAET)

Los valores de los parámetros estadísticos básicos de las diferentes muestras se ofrecen en la Tabla 4.9 y los resultados de las pruebas t de Student para las distintas muestras se encuentran en la Tabla 4.10. La distribución de los valores de las diferentes muestras, así como el del ejemplar neandertal La Quina H5, medido para este estudio, se presentan en la Figura 4.4.

Tabla 4.9. Parámetros estadísticos del ángulo entre el conducto auditivo externo y el tímpano en las diferentes muestras. Medidas en grados.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i>	<i>H. sapiens</i>	SH
Media \pm d. t.	62.60 \pm 4.24	62.01 \pm 6.15	44.79 \pm 7.49	48.16 \pm 7.75
Rango (n)	56.05–70.09 (21)	49.02–71.51 (11)	34.77–53.11 (10)	30.14–56.69 (9)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

Tabla 4.10. Resultados de la prueba t de Student del ángulo entre el conducto auditivo externo y el tímpano entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-0.35	0.727
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	0.32	0.753
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	8.49	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	6.61	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	5.78	<0.001
<i>P. troglodytes vs SH</i>	4.46	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-0.97	0.346

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Las hembras de gorila no presentan diferencias significativas con los machos en esta variable, intercalándose los individuos de ambos sexos a lo largo del rango de la especie que, a su vez, está incluido dentro del rango de los chimpancés. Los promedios de ambas especies son muy similares sin que haya diferencias significativas entre ambos. El promedio de los humanos es similar al publicado para las poblaciones modernas en Alvord y Farmer (1997) y es significativamente menor que el de los chimpancés y el de los gorilas, solapándose su rango con el de los chimpancés, pero no con el de los gorilas.

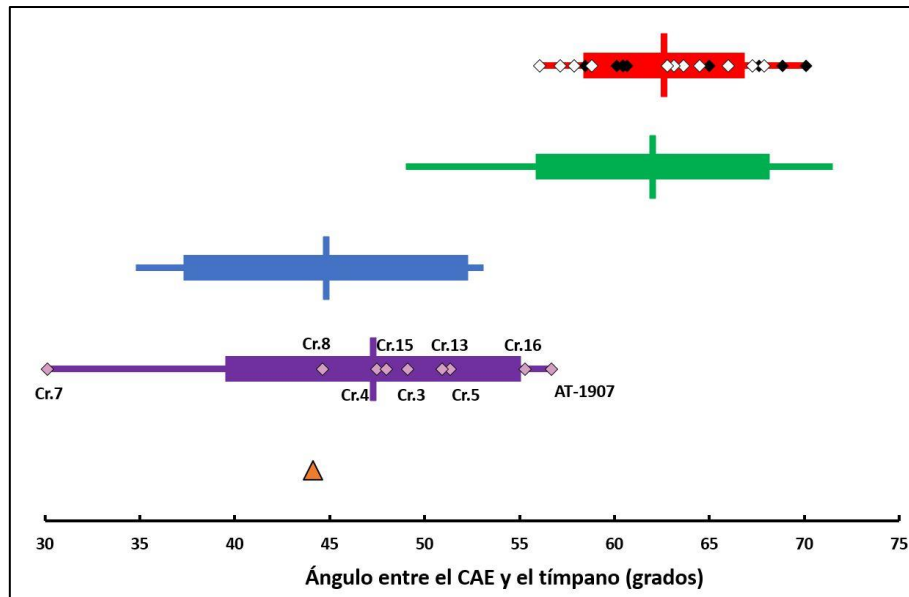


Figura 4.7. Ángulo entre el conducto auditivo externo y el tímpano (grados) en las distintas muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango.

El promedio de la muestra de SH es significativamente inferior al de chimpancés y al de gorilas y no presenta diferencias significativas con el promedio de *H. sapiens*, siendo el rango muy similar al de este último. Por su parte, el individuo neandertal La Quina H5 presenta un valor muy similar al promedio humano.

4.1.5. Longitud del eje de la cavidad timpánica (LECT)

En la Tabla 4.11 se ofrecen los resultados de los parámetros estadísticos básicos en las distintas muestras. Los resultados de la prueba t de Student pueden encontrarse en la Tabla 4.12, mientras que la representación gráfica de la distribución de valores de las diferentes muestras se encuentra en la Figura 4.5.

Tabla 4.11. Parámetros estadísticos de la longitud del eje de la cavidad timpánica en las diferentes muestras. Medidas en mm.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^a	<i>H. sapiens</i> ^a	SH	<i>H. neanderthalensis</i> ^b
Media \pm d. t.	5.43 \pm 0.43	5.29 \pm 0.28	6.30 \pm 0.48	6.67 \pm 0.44	6.58 \pm 0.29
Rango (n)	4.47–6.02 (27)	4.79–5.96 (18)	5.23–7.65 (62)	5.72–7.04 (8)	6.19–7.01 (10)

^a Muestra compuesta por los valores ofrecidos por Stoessel et al. (2016) y los ejemplares medidos en este trabajo (Tabla 3.1). Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Stoessel et al. (2016).

Tabla 4.12. Resultados de la prueba t de Student de la longitud del eje de la cavidad timpánica entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-0.16	0.85
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	1.18	0.25
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-7.17	<0.001
<i>G. gorilla vs H. neanderthalensis</i>	-7.84	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	-8.15	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-8.55	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. neanderthalensis</i>	-11.42	<0.001
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-9.65	<0.001
<i>H. neanderthalensis vs H. sapiens</i>	1.81	0.075
<i>SH vs H. sapiens</i>	-2.08	0.041
<i>SH vs H. neanderthalensis</i>	-0.51	0.618

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Los gorilas, que no presentan diferencias significativas entre hembras y machos, y los chimpancés presentan los valores más bajos de todas las muestras. Sus rangos de variación son muy similares y no hay diferencias significativas entre sus promedios. Por su parte, los humanos modernos presentan un promedio significativamente superior a los de gorilas y chimpancés, lo que concuerda con los resultados de Stoessel et al. (2016). Su rango de variación es el más amplio de todas las muestras, solapándose su mitad inferior tanto con el rango de chimpancés como con el de gorilas.

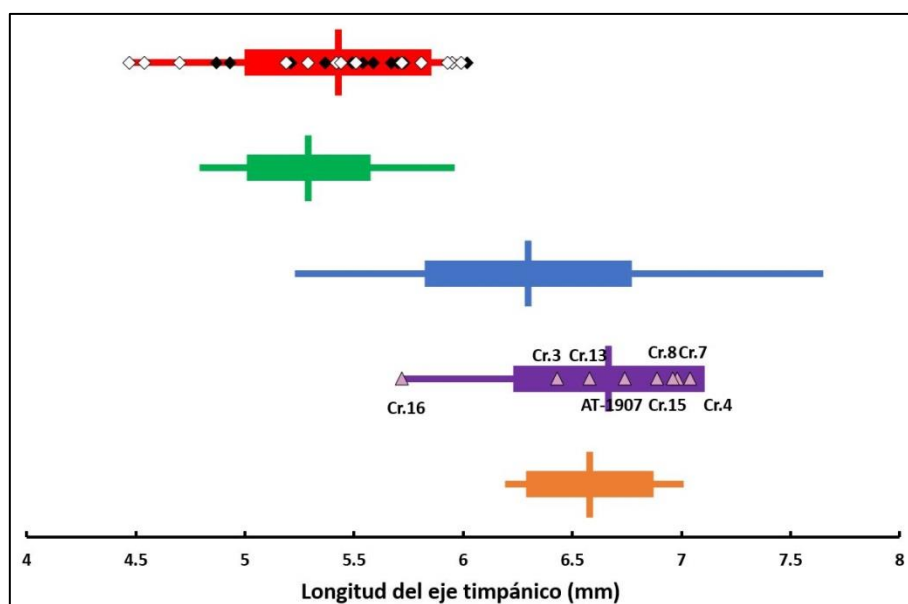


Figura 4.8. Longitud del eje de la cavidad timpánica (mm) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, en morado SH y en naranja *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango.

Los humanos de SH presentan el menor rango de variación de todas las muestras y su promedio es significativamente mayor que el de los humanos modernos. El promedio de los neandertales ofrece un valor intermedio entre los de *H. sapiens* y SH y no presenta diferencias significativas con ambas muestras.

4.1.6. Ángulo del eje de la cavidad timpánica y el plano del tímpano (ANET)

En la Tabla 4.13 se ofrecen los parámetros estadísticos básicos de las muestras estudiadas y en la Tabla 4.14 se presentan los resultados de la prueba t de Student para las distintas muestras. En la Figura 4.6 se representan las distribuciones de los valores de las diferentes muestras de estudio.

Tabla 4.13. Parámetros estadísticos del ángulo del eje de la cavidad timpánica y el plano del tímpano en las diferentes muestras. Medidas en grados.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^a	<i>H. sapiens</i> ^a	SH	<i>H. neanderthalensis</i> ^b
Media ± d. t.	66.45 ± 6.28	64.25 ± 3.97	77.53 ± 5.67	66.27 ± 3.32	68.38 ± 3.93
Rango (n)	54.20–81.00 (27)	55.11–69.86 (18)	62.72–89.00 (62)	62.82–71.66 (8)	62.78–75.00 (10)

^a Muestra compuesta por los valores ofrecidos por Stoessel et al. (2016) y los ejemplares medidos en este trabajo (Tabla 3.1). Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Stoessel et al. (2016).

Tabla 4.14. Resultados de la prueba t de Student del ángulo del eje de la cavidad timpánica y el plano del tímpano entre las distintas muestras

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-1.6620	0.109
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	1.3156	0.195
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-8.2077	<0.001
<i>G. gorilla vs H. neanderthalensis</i>	-0.9034	0.373
<i>G. gorilla vs SH</i>	0.0788	0.938
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-9.2808	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. neanderthalensis</i>	-2.6428	0.014
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-1.2486	0.224
<i>H. neanderthalensis vs H. sapiens</i>	-4.9073	<0.001
SH vs <i>H. sapiens</i>	5.4806	<0.001
SH vs <i>H. neanderthalensis</i>	1.2121	0.243

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

No existen diferencias significativas entre los machos y las hembras de gorila, los cuales se distribuyen de manera homogénea por todo el rango de la especie. El promedio de la especie no presenta diferencias significativas con el de los chimpancés, aunque el rango de los chimpancés está en la parte inferior de el de los gorilas. El promedio de los humanos modernos es significativamente superior al de todas las muestras aunque presentan un rango de variación muy grande que se solapa con la parte superior de los rangos de chimpancés y gorilas.

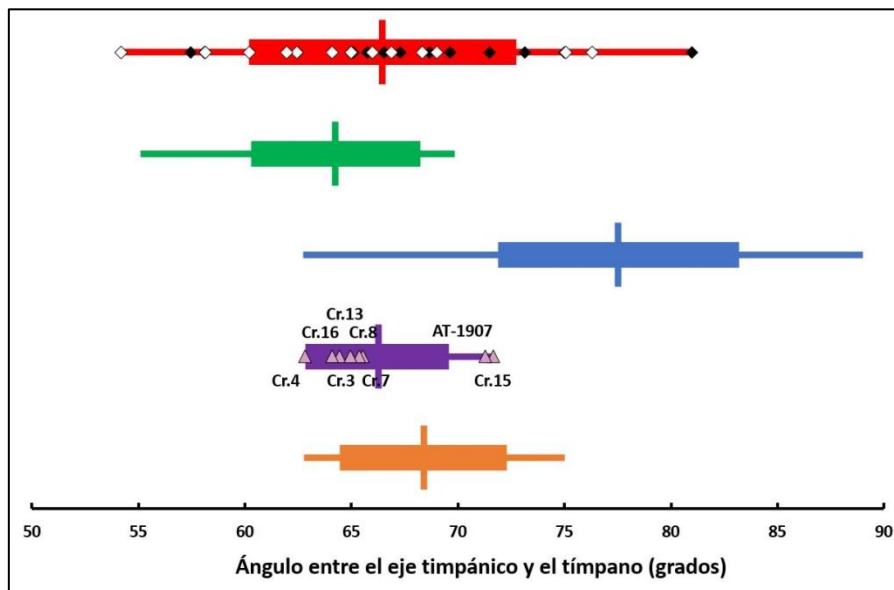


Figura 4.9. Ángulo entre el eje de la cavidad timpánica y el plano del tímpano (grados) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos; en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, en morado SH y en naranja *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango.

La muestra de SH y neandertales son muy similares en promedio y rango y no muestran diferencias significativas entre ellas. Mientras que el promedio de la muestra de SH solo presenta diferencias significativas con el de los humanos, los neandertales también muestran diferencias significativas con los chimpancés, aunque no con los gorilas.

4.1.7. Ángulo del eje de la cavidad timpánica y el plano de la ventana oval (ANEVO)

Para las diferentes muestras estudiadas, los parámetros estadísticos básicos se muestran en la Tabla 4.15 y los resultados de las pruebas t de Student se encuentran

en la Tabla 4.16. En la Figura 4.7 se representa la distribución de los valores de las distintas muestras.

Tabla 4.15. Parámetros estadísticos del ángulo del eje de la cavidad timpánica y el plano de la ventana oval en las diferentes muestras. Medidas en grados.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^a	<i>H. sapiens</i> ^a	SH	<i>H. neanderthalensis</i> ^b
Media \pm d. t.	59.60 \pm 7.12	55.09 \pm 5.88	69.01 \pm 6.37	58.06 \pm 5.66	49.28 \pm 3.64
Rango (n)	43.11–72.00 (27)	45.48–64.23 (18)	55.00–80.00 (62)	49.96–66.97 (8)	41.00–53.00 (10)

^a Muestra compuesta por los valores ofrecidos por Stoessel et al. (2016) y los ejemplares medidos en este trabajo (Tabla 3.1). Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Stoessel et al. (2016).

Tabla 4.16. Resultados de la prueba t de Student del ángulo del eje de la cavidad timpánica y el plano de la ventana oval entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-2.0080	0.056
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	2.2286	0.031
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-6.1797	<0.001
<i>G. gorilla vs H. neanderthalensis</i>	4.3521	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	0.5629	0.577
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	0.3294	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. neanderthalensis</i>	2.8254	0.009
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-1.2001	0.242
<i>H. neanderthalensis vs H. sapiens</i>	-9.5103	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	4.6293	<0.001
<i>SH vs H. neanderthalensis</i>	-3.9940	0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

No hay diferencias significativas entre machos y hembras de gorilas, que se distribuyen de manera intercalada por todo el rango. El promedio de la especie es significativamente superior al de chimpancés, aunque su rango de variación abarca al de los chimpancés. Los humanos modernos presentan valores significativamente mayores que los de los chimpancés y que los de los gorilas, aunque su rango se solapa con la mitad superior del rango de ambas especies.

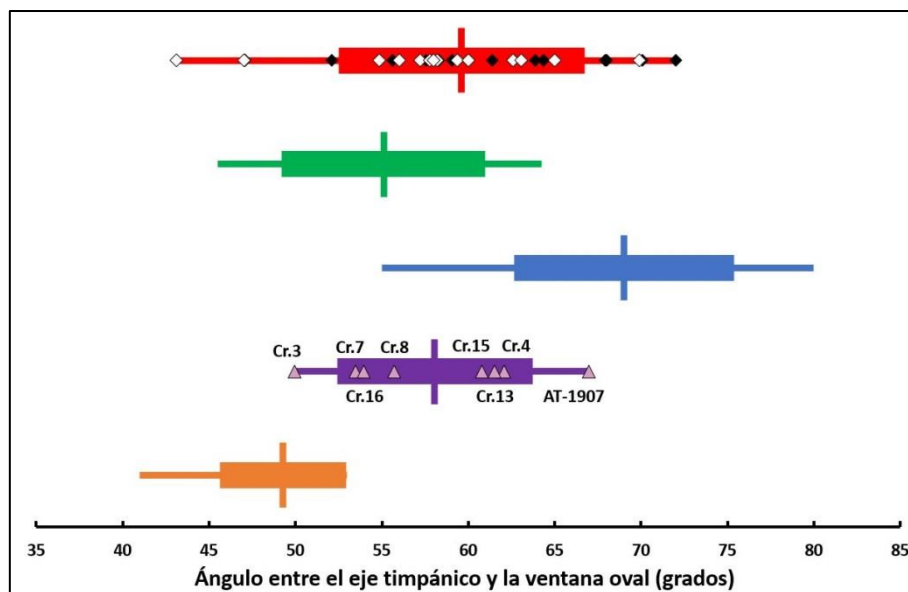


Figura 4.10. Ángulo entre el eje de la cavidad timpánica y el plano de la ventana oval (grados) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, en morado SH y en naranja *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango.

La muestra de SH presenta un valor promedio significativamente inferior al de humanos modernos, sin mostrar diferencias significativas ni con chimpancés ni con gorilas. Su rango de variación es muy similar al de los chimpancés y se solapa con la parte inferior del de los humanos modernos. El promedio de los neandertales es significativamente inferior al de todas las muestras estudiadas y su rango se solapa con la parte inferior de los rangos de gorilas, chimpancés y de SH.

4.1.8. Área de la ventana oval (AVO)

En la Tabla 4.17 se muestran los parámetros estadísticos básicos para todas las muestras, y en la Tabla 4.18 se ofrecen los resultados de la prueba t de Student para las distintas muestras. La distribución de valores de las diferentes muestras se encuentra en la Figura 4.8.

Tabla 4.17. Parámetros estadísticos del área de la ventana oval en las diferentes muestras. Medidas en mm².

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^a	<i>H. sapiens</i> ^a	SH	<i>H. neanderthalensis</i> ^b
Media \pm d. t.	3.50 \pm 0.57	2.82 \pm 0.53	3.45 \pm 0.47	3.05 \pm 0.55	3.11 \pm 0.42
Rango (n)	2.68–4.48 (27)	1.61–3.54 (18)	2.46–4.68 (62)	2.34–3.94 (8)	2.36–3.79 (13)

^a Muestra compuesta por los valores ofrecidos por Stoessel et al. (2016) y los ejemplares medidos en este trabajo (Tabla 3.1). Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Stoessel et al. (2016).

Tabla 4.18. Resultados de la prueba t de Student del área de la ventana oval entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-1.9851	0.058
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	4.0412	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	0.4928	0.623
<i>G. gorilla vs H. neanderthalensis</i>	2.1965	0.0342
<i>G. gorilla vs SH</i>	1.9920	0.055
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-4.8460	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. neanderthalensis</i>	-1.6454	0.111
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-0.8023	0.322
<i>H. neanderthalensis vs H. sapiens</i>	-2.3765	0.020
<i>SH vs H. sapiens</i>	2.2115	0.030
<i>SH vs H. neanderthalensis</i>	0.2956	0.771

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Los gorilas no presentan diferencias significativas en los valores promedios de machos y de hembras, pero el conjunto de la especie si muestra diferencias significativas con el promedio de los chimpancés. La mitad superior del rango de variación de los chimpancés solapa con la mitad inferior de los rangos de los gorilas y de los humanos. Los valores promedio de los humanos modernos son significativamente superiores a los de los chimpancés, pero no muestran diferencias significativas con los valores promedio de los gorilas. Además, el rango de variación de humanos y de gorilas es similar. Estos resultados son similares a los encontrados por Stoessel et al. (2016).

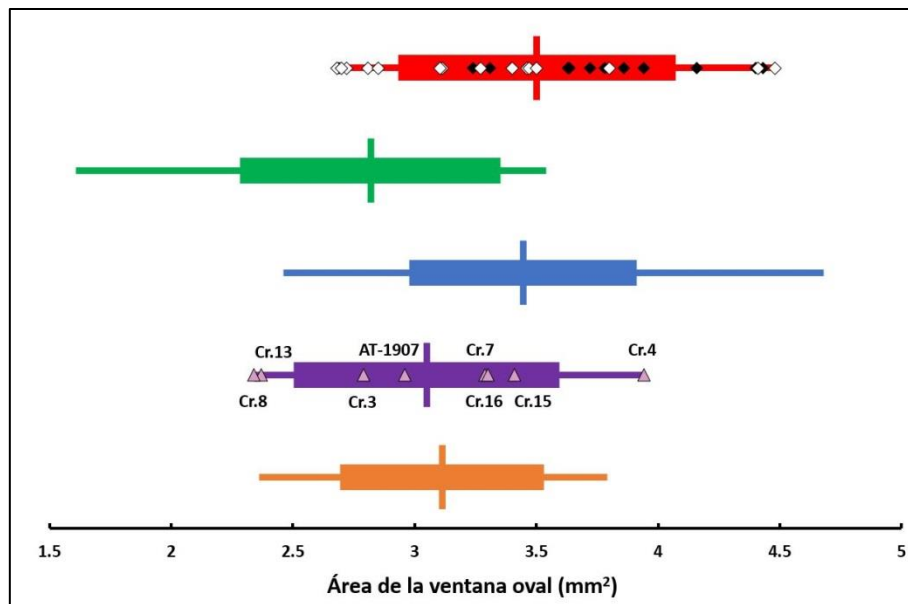


Figura 4.11. Área de la ventana oval (mm^2) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, en morado SH y en naranja *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango.

Las muestras de SH y de neandertales son muy similares entre sí, tanto en promedio como en rango, sin mostrar diferencias significativas entre ellas. Los promedios de ambas muestras son similares a la de los chimpancés y son significativamente inferiores a los de los humanos modernos y a los de los gorilas, aunque la diferencia del promedio de SH con el de los gorilas se encuentra en el límite de significación.

4.1.9. Volumen de la cavidad timpánica (VMEC)

En la Tabla 4.19 se muestran los parámetros estadísticos básicos para las diferentes muestras y en la Tabla 4.20 se encuentran los resultados de las pruebas t de Student para las distintas muestras. La distribución de valores por muestras se puede encontrar en la Figura 4.9, junto con los datos de *Au. africanus*, *P. robustus* (Quam et al., 2015) y el individuo neandertal La Quina H5.

Tabla 4.19. Parámetros estadísticos del volumen de la cavidad timpánica de las diferentes muestras. Medidas en mm^3 .

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^b	<i>H. sapiens</i> ^b	SH
Media \pm d. t.	0.61 \pm 0.09	0.42 \pm 0.11	0.46 \pm 0.09	0.61 \pm 0.09
Rango (n)	0.42–0.76 (21)	0.26–0.62 (11)	0.33–0.62 (10)	0.45–0.72 (9)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Quam et al. (2015).

Tabla 4.20. Resultados de la prueba t de Student del volumen de la cavidad timpánica entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-1.4218	0.171
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	4.9066	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	4.1172	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	0.0050	0.996
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-0.8408	0.411
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-3.9493	0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-3.5479	0.003

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Los gorilas no muestran diferencias significativas entre hembras y machos, distribuyéndose ambos sexos de manera homogénea en todo el rango de variación. El promedio de la especie es significativamente mayor que el de los chimpancés, aunque la mitad inferior de su rango se solapa con la mitad superior del de los chimpancés. El promedio de los humanos modernos es significativamente menor que el de los gorilas, pero no presenta diferencias con los chimpancés, presentando además un rango de variación muy similar a estos.

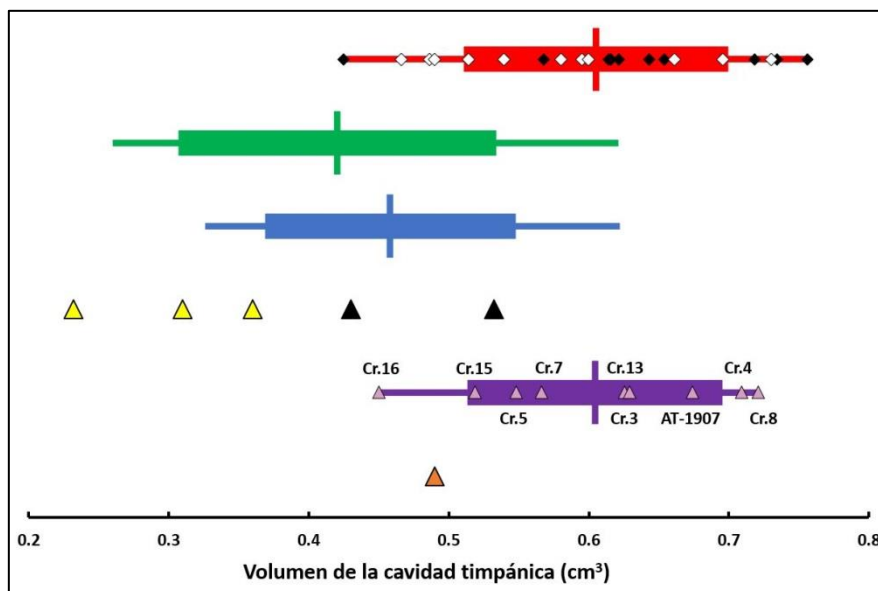


Figura 12. Volumen de la cavidad timpánica (cm³) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, triángulos amarillos *Au. africanus*, triángulos negros *P. robustus*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango. Datos de *Au. africanus* y *P. robustus* de Quam et al. (2015).

Los *Au. africanus* presentan valores pequeños estando en la parte inferior del rango de variación de chimpancés, y solo un individuo entraría en el rango de los humanos. Por su parte, los *P. robustus* presentan valores mayores que los de los australopitecos, estando dentro del rango tanto de chimpancés como de humanos. La muestra de SH presenta un valor promedio significativamente superior al de humanos y al de chimpancés, aunque la parte inferior de su rango de variación solapa con el superior de ambas especies. A su vez, tanto el rango como el promedio de SH es muy similar al de gorilas no presentando diferencias significativas. El individuo neandertal La Quina H5 presenta un valor muy similar al promedio de los humanos modernos y por debajo del rango de la muestra de SH.

4.1.10. Volumen del antro mastoideo (VAD)

Los valores de los parámetros estadísticos básicos de las muestras estudiadas pueden verse en la Tabla 4.21, los resultados de la prueba t de Student para todas las muestras se encuentran en la Tabla 4.22 y la distribución de los valores de las distintas muestras, así como los datos de *Au. africanus*, *P. robustus* (Quam et al., 2015) y el individuo neandertal La Quina H5 pueden encontrarse en la Figura 4.10.

Tabla 4.21. Parámetros estadísticos del volumen del antro mastoideo de las diferentes muestras. Medidas en mm³.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i>	<i>H. sapiens</i>	SH
Media ± d. t.	0.11 ± 0.03	0.12 ± 0.02	0.12 ± 0.02	0.20 ± 0.03
Rango (n)	0.07–0.21 (21)	0.09–0.16 (11)	0.09–0.17 (10)	0.15–0.25 (9)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

Tabla 4.22. Resultados de la prueba t de Student del volumen del antro mastoideo entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-0.7997	0.434
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	-0.9926	0.329
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-0.4666	0.644
<i>G. gorilla vs SH</i>	-7.0360	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	0.5254	0.605
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-5.8645	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-6.2804	<0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Los gorilas hembra no muestran diferencias significativas con los machos y los ejemplares de ambos sexos están distribuidos homogéneamente a lo largo de todo el rango de la especie. El rango de los gorilas incluye los rangos de variación de chimpancés y de humanos, y no hay diferencias significativas entre los promedios de las tres especies.

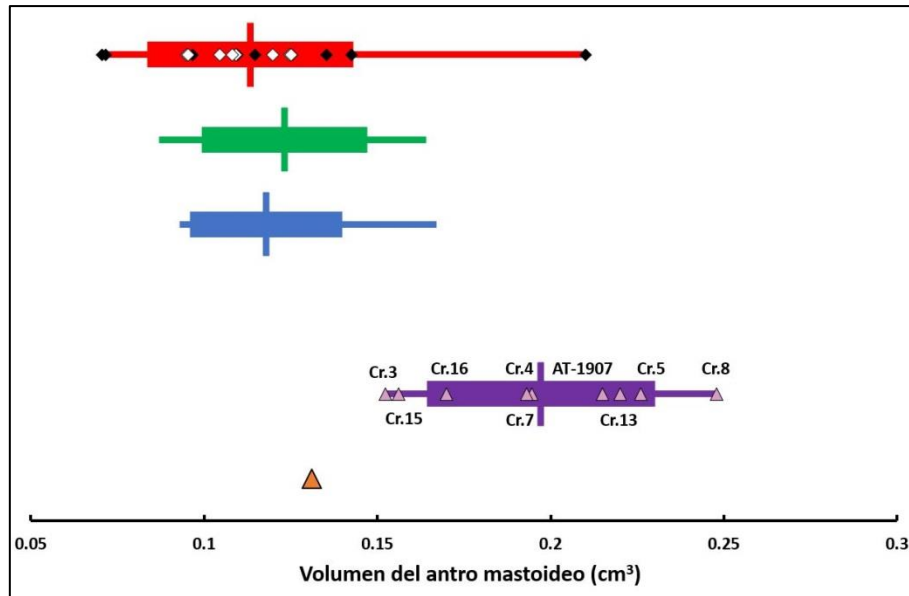


Figura 4.13. Volumen del antro mastoideo (cm³) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango.

La muestra de SH presenta los valores más elevados de todas las estudiadas siendo su promedio significativamente superior a los de las demás muestras. El individuo neandertal La Quina H5 presenta un valor próximo a los promedios de chimpancés y humanos y está fuera del rango de la muestra de SH.

4.1.11. Longitud del antro mastoideo (LAD)

En la Tabla 4.23 pueden encontrarse los valores de los parámetros estadísticos básicos de las muestras en estudio y en la Tabla 4.24 se ofrecen los resultados de los test de Student para la comparación entre las medias de las respectivas muestras. Por su parte, en la Figura 4.11 se muestra la distribución de los valores de las muestras junto con los valores individuales de *Au. africanus*, *P. robustus* tomados de Quam et al. (2015) y del ejemplar de *H. neanderthalensis*, La Quina H5 medido para este estudio.

Tabla 4.23. Parámetros estadísticos de la longitud del antro mastoideo de las diferentes muestras. Medidas en mm.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^b	<i>H. sapiens</i> ^b	SH
Media \pm d. t.	4.01 \pm 0.51	5.37 \pm 0.77	4.44 \pm 0.70	5.24 \pm 0.83
Rango (n)	3.13–5.07 (21)	3.63–6.45 (11)	3.70–6.25 (10)	3.88–6.58 (9)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Quam et al. (2015).

Tabla 4.24. Resultados de la prueba t de Student de la longitud del antro mastoideo entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-0.3835	0.706
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	-6.0371	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-1.9281	0.064
<i>G. gorilla vs SH</i>	-5.0129	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	2.9099	0.009
<i>P. troglodytes vs SH</i>	0.3621	0.722
<i>SH vs H. sapiens</i>	-2.2959	0.035

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

No hay diferencias significativas entre los promedios de ambos sexos de la muestra de gorila. El promedio de esta especie es significativamente menor que el de los chimpancés y existe una amplia zona de solapamiento entre los rangos de ambas especies. No hay diferencias significativas entre el promedio de los gorilas y el de los humanos modernos. El promedio de *H. sapiens* es significativamente inferior al de *P. troglodytes* aunque los rangos de ambas especies se solapan en toda su extensión.

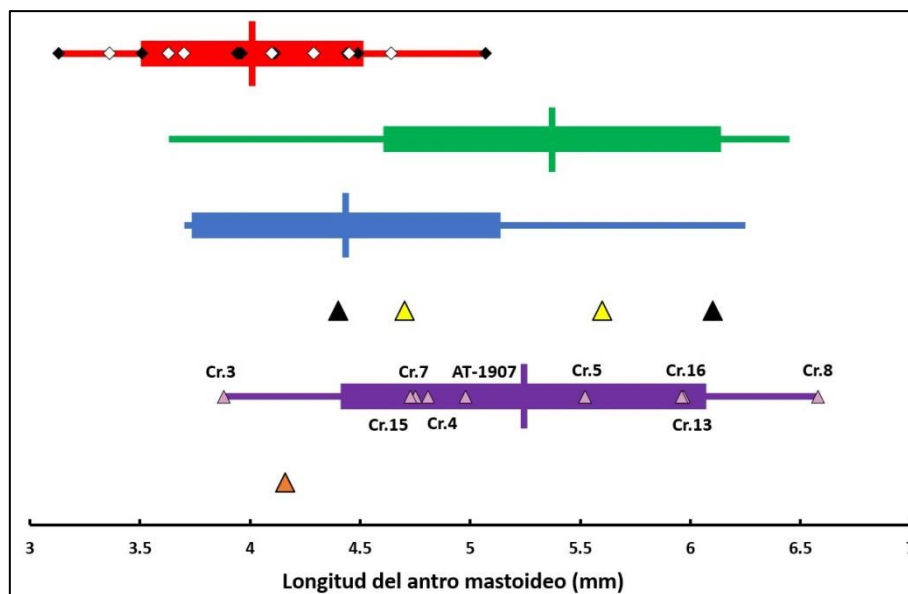


Figura 4.14. Longitud del antro mastoideo (mm) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, triángulos amarillos *Au. africanus*, triángulos negros *P. robustus*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango. Datos de *Au. africanus* y *P. robustus* de Quam et al. (2015).

Los *Au. africanus* y los *P. robustus* presentan valores similares entre si y dentro del rango de variación humano y del de los chimpancés. El promedio y el rango de la muestra de SH es muy parecido al de los chimpancés pero significativamente mayor que el de los gorilas y el correspondiente a los humanos modernos. El individuo neandertal La Quina H5 presenta un valor dentro del rango de variación tanto de los humanos modernos como de la muestra de SH.

4.1.12. Radio de entrada del antro mastoideo (RAD_E)

Los valores de los parámetros estadísticos básicos de las diferentes muestras se ofrecen en la Tabla 4.25 y los resultados de las pruebas t de Student para las distintas muestras se encuentran en la Tabla 4.26. La distribución de los valores de las diferentes muestras, los datos de *Au. africanus* y *P. robustus* (Quam et al., 2015) así como el del ejemplar neandertal La Quina H5, medido para este estudio, se presentan en la Figura 4.12.

Tabla 4.25. Parámetros estadísticos del radio de entrada del antro mastoideo de las diferentes muestras. Medidas en mm.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^b	<i>H. sapiens</i> ^b	SH
Media ± d. t.	2.92 ± 0.26	2.77 ± 0.25	2.96 ± 0.13	3.33 ± 0.16
Rango (n)	2.58–3.68 (21)	2.34–3.27 (11)	2.80–3.21 (10)	3.11–3.59 (9)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Quam et al. (2015).

Tabla 4.26. Resultados de la prueba t de Student del radio de entrada del antro mastoideo entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-1.0784	0.294
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	1.5889	0.123
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-0.3995	0.693
<i>G. gorilla vs SH</i>	-4.3240	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-2.0986	0.050
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-5.7123	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-5.5530	<0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Los ejemplares de ambos sexos de gorila están intercalados a lo largo de todo el rango de la especie y entre sus promedios no existen diferencias significativas. El

promedio de los gorilas no presenta diferencias significativas con los de los chimpancés ni con los de los humanos modernos, y su rango abarca al de las otras dos especies. Tampoco hay diferencias significativas entre los promedios de *H. sapiens* y de *P. troglodytes*.

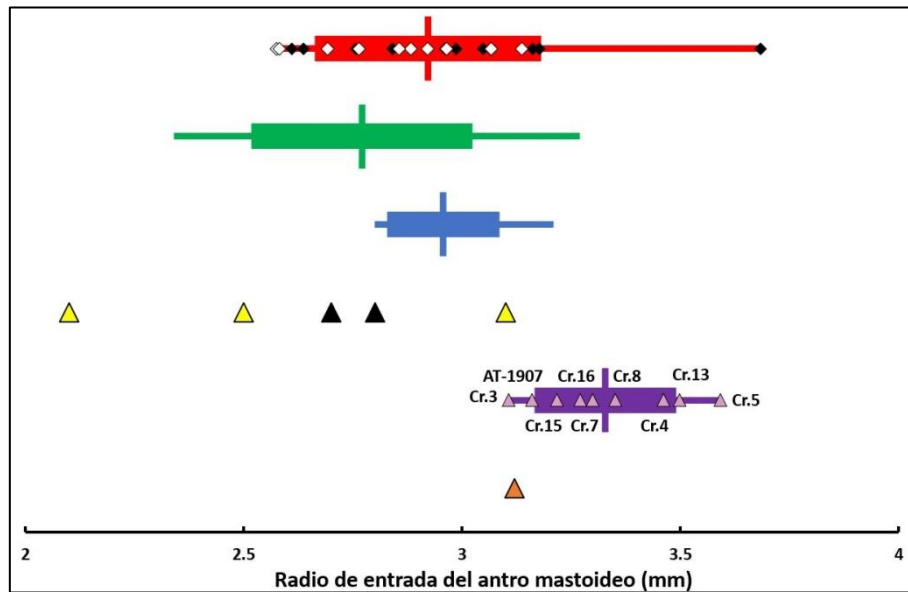


Figura 4.15. Radio de entrada del antro mastoideo (mm) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, triángulos amarillos *Au. africanus*, triángulos negros *P. robustus*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango. Datos de *Au. africanus* y *P. robustus* de Quam et al. (2015).

Los *Au. africanus* y los *P. robustus* presentan valores similares entre sí que se sitúan dentro de los rangos de gorilas y chimpancés, aunque el ejemplar STW 98 ofrece un valor especialmente bajo muy alejado del límite inferior del rango de los chimpancés. La muestra de SH destaca por sus elevados valores, y su promedio es significativamente superior al del resto de las muestras. El valor de La Quina H5 se sitúa en la zona de solapamiento de la muestra de SH con la de los humanos modernos.

4.1.13. Radio de salida del antro mastoideo (RAD_S)

En la Tabla 4.27 se muestran los parámetros estadísticos básicos para las diferentes muestras y en la Tabla 4.28 se encuentran los resultados de las pruebas t de Student para las distintas muestras. La distribución de valores por muestras se puede

encontrar en la Figura 4.13, junto con los datos de *Au. africanus*, *P. robustus* (Quam et al., 2015) y el individuo neandertal La Quina H5, medido para este estudio.

Tabla 4.27. Parámetros estadísticos del radio de salida del antro mastoideo de las diferentes muestras.
Medidas en mm.

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^b	<i>H. sapiens</i> ^b	SH
Media ± d. t.	2.45 ± 0.22	1.97 ± 0.33	2.42 ± 0.24	2.87 ± 0.26
Rango (n)	2.18–3.06 (21)	1.46–2.40 (11)	2.01–2.73 (10)	2.49–3.25 (9)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Quam et al. (2015).

Tabla 4.28. Resultados de la prueba t de Student del radio de salida del antro mastoideo entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-3.6234	0.002
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	4.9513	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	0.3637	0.719
<i>G. gorilla vs SH</i>	-4.5571	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-3.5290	0.002
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-6.6773	<0.001
SH vs <i>H. sapiens</i>	-3.9212	<0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

El promedio de los gorilas hembra es significativamente menor que el de los machos. A su vez, el promedio de la especie es significativamente superior al de los chimpancés y la mayoría de las hembras de gorila, situadas en la mitad inferior del rango de variación, solapan con el rango de los chimpancés. Los gorilas tienen un valor promedio que no presenta diferencias significativas con el de los humanos modernos y los rangos de ambas especies se solapan. Por su parte, los humanos presentan un valor promedio significativamente superior del de los chimpancés.

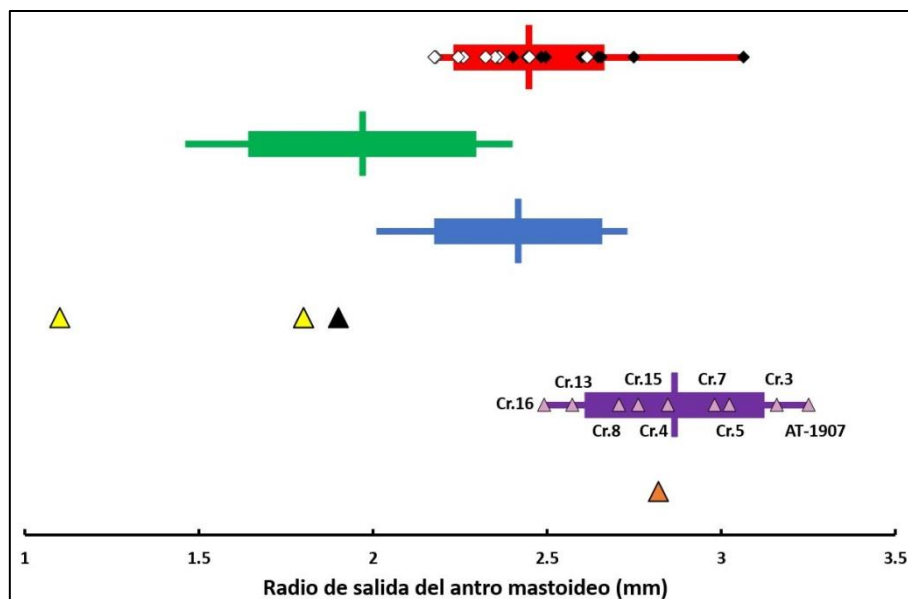


Figura 4.16. Radio de salida del antro mastoideo (mm) en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, triángulos amarillos *Au. africanus*, triángulos negros *P. robustus*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango. Datos de *Au. africanus* y *P. robustus* de Quam et al. (2015).

Los *Au. africanus* y los *P. robustus* presentan valores similares que se encuentran en la mitad inferior del rango de los chimpancés y de nuevo, el ejemplar STW 98 muestra un valor muy bajo y alejado del límite inferior de la muestra de chimpancés. La muestra de SH presenta un valor promedio significativamente superior a todas las muestras estudiadas y su rango se solapa con la mitad superior del de los gorilas y del de los humanos modernos. La Quina H5 presenta un valor próximo al promedio de SH y por encima del límite superior del rango de los humanos modernos.

4.1.14. Volumen de las celdas mastoideas (VMA)

En la Tabla 4.29 se encuentran los parámetros estadísticos básicos del AEAC para las muestras de estudio y en la Tabla 4.30 se muestran los resultados de la prueba t de Student entre las medias de las diferentes muestras. En la Figura 4.14 se representan las distribuciones de las distintas muestras, junto con los datos de *P. robustus* y *Au. africanus* (Quam et al., 2015) y el individuo neandertal La Quina H5.

Tabla 4.29. Parámetros estadísticos del volumen de las celdas mastoideas de las diferentes muestras. Medidas en mm^3 .

	<i>G. gorilla</i> ^a	<i>P. troglodytes</i> ^b	<i>H. sapiens</i> ^b	SH
Media \pm d. t.	27.88 \pm 9.85	8.89 \pm 4.73	4.43 \pm 2.27	3.867 \pm 2.19
Rango (n)	11.34–52.28 (21)	2.25–18.73 (11)	0.52–8.02 (10)	0.98–8.78 (9)

^a Datos conjuntos de machos y hembras de la especie.

^b Valores tomados de Quam et al. (2015).

Tabla 4.30. Resultados de la prueba t de Student del volumen de las celdas mastoideas entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-5.2706	<0.001
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	6.0092	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	7.3739	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	-7.1687	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	2.7056	0.014
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-2.9258	0.009
<i>SH vs H. sapiens</i>	-0.5433	0.594

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Existen diferencias significativas entre los promedios de machos y hembras de gorila, situándose la mayor parte de las hembras en la mitad inferior del rango de variación de la muestra y la mayoría de los machos en la mitad superior. Los gorilas presentan los valores más altos de todas las muestras, siendo su promedio significativamente superior al resto. La mitad superior del rango de los chimpancés solapa con la zona del rango de los gorilas en el que se encuentran las hembras de valores menores. El promedio de los chimpancés es significativamente superior al de los humanos modernos, cuyo rango se solapa con la mitad inferior del de los chimpancés.

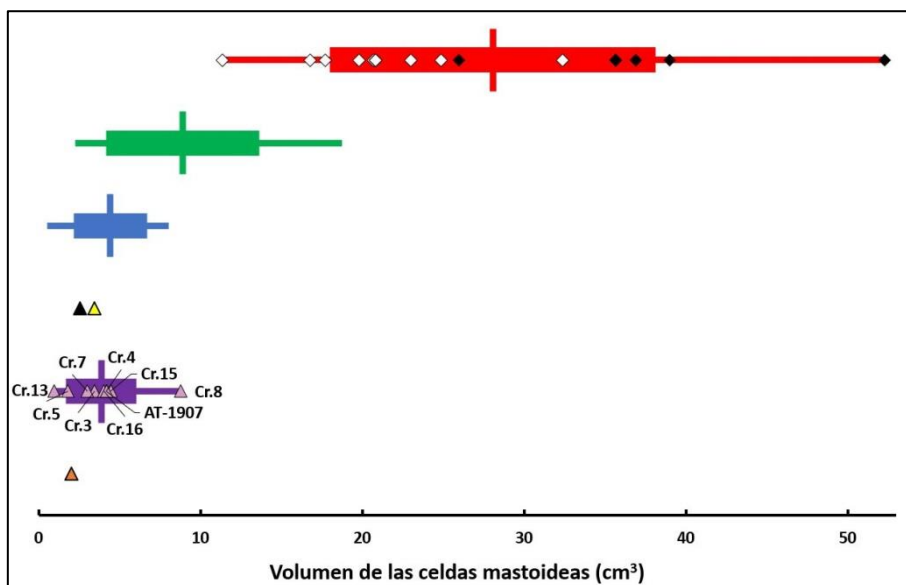


Figura 4.17. Volumen de las celdas mastoideas (cm^3) en las diferentes muestras. . En rojo *G. gorilla*, siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos, en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, triángulos amarillos *Au. africanus*, triángulos negros *P. robustus*, en morado SH y en naranja el individuo La Quina H5 de *H. neanderthalensis*. Las líneas verticales indican la media, las barras gruesas indican ± 1 d.t. y las barras finas el rango. Datos de *Au. africanus* y *P. robustus* de Quam et al. (2015).

Los dos únicos ejemplares de *Au. africanus* y *P. robustus* ofrecen valores muy similares entre sí y próximos al promedio de los humanos modernos. Por su parte, el promedio y el rango de SH y de los humanos modernos son muy parecidos entre sí, sin que existan diferencias significativas entre los promedios de ambas muestras. Por último, La Quina H5 presenta un valor muy similar al promedio de SH.

4.2. Análisis de componentes principales

Se ha llevado a cabo un análisis de componentes principales (ACP) con las variables contempladas en el apartado de análisis univariante. En la Tabla 4.31 se muestran los autovalores, el porcentaje de la varianza explicada por cada factor y los valores de las cargas de cada variable con los respectivos factores. Aunque se han obtenido cuatro factores con autovalores superiores a 1, solo los tres primeros sirven para diferenciar las muestras.

Tabla 4.31. Autovalores, porcentaje de la varianza explicada y factores de carga para cada factor extraído en el ACP.

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Autovalor	4.69	2.99	2.00	1.17
% Varianza	33.52	21.36	14.28	8.36

LEAC_c	0.885	0.287	0.131	-0.112
AEAC	-0.517	0.518	-0.222	0.306
ATM	0.786	0.512	0.096	-0.002
ANCAET	0.820	-0.066	0.306	-0.196
LECT	-0.839	0.275	-0.091	0.126
ANET	-0.390	-0.019	-0.495	-0.623
ANEVO	-0.254	0.296	-0.471	-0.539
AVO	0.124	0.442	-0.473	0.433
VMEC	0.091	0.867	0.198	-0.031
VAD	-0.598	0.311	0.663	-0.094
LAD	-0.357	-0.326	0.681	-0.071
RAD_E	-0.511	0.507	0.425	-0.257
RAD_S	-0.365	0.693	0.080	0.050
VMA	0.725	0.568	-0.025	-0.154

En negrita, las principales cargas de cada factor.

El primer factor, que explica un tercio de la varianza total, es bipolar por lo que no está directamente relacionado con el tamaño de las estructuras estudiadas. Las principales variables asociadas a este factor con cargas positivas son la LEAC_c, el ATM, el ANCAET y el VMA, mientras que solo una variable presenta carga negativa elevada, la

LECT. De este modo, para presentar valores bajos en el primer factor, es necesario tener un eje de la cavidad timpánica (LECT) largo, un conducto auditivo externo (LEAC_C) corto, un área de la membrana timpánica (ATM) pequeña, un ángulo cerrado entre el conducto auditivo externo y el tímpano (ANCAET), y un volumen de la mastoides (VMA) pequeño.

El segundo factor también es bipolar, aunque predominan las cargas positivas. Las variables cuyas cargas presentan valores más altos son el VMEC y el RAD_S, seguidas del AEAC, el ATM, el RAD_E y el VMA. Los ejemplares con valores altos en este factor son aquellos que presentan un volumen de la cavidad timpánica (VMEC) grande, ambos radios del antro mastoideo (RAD_S y RAD_E) largos, un área del conducto auditivo externo (AEAC) amplia, un área de la membrana timpánica (ATM) elevada, y un volumen de la mastoides (VMA) grande.

En el tercer factor solo hay dos variables con cargas positivas mayores de 0.5 (VAD y LAD). Mientras que las cargas negativas más altas (ANET, ANEVO y AVO) presentan valores ligeramente inferiores a -0.5. De este modo, los especímenes con valores altos en este factor presentan principalmente un antro mastoideo voluminoso (VAD) y largo (LAD), y, secundariamente, ángulos entre el eje de la cavidad timpánica con el tímpano (ANET) y con la ventana oval (ANEVO) cerrados y un área de la ventana oval (AVO) pequeña.

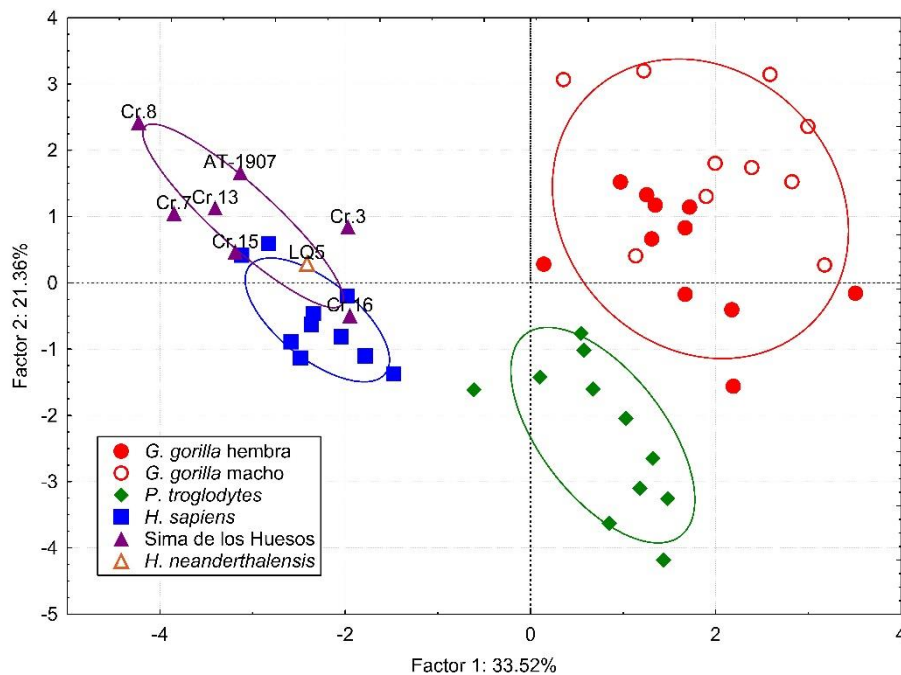


Figura 4.18. Representación de los dos primeros factores del ACP. Elipses de equiprobabilidad al 95 %. Línea roja continua: muestra conjunta de *G. gorilla*; línea verde: *P. troglodytes*; línea azul: *H. sapiens*; línea morada: muestra de SH.

En la Figura 4.15 se representan los valores individuales y las elipses de equiprobabilidad de las muestras estudiadas respecto de los dos primeros factores del ACP. En el factor 1 se aprecia una neta separación entre los grandes simios africanos, con valores positivos, y las muestras del género *Homo*, con valores negativos. La situación de humanos modernos y de los fósiles de SH se debe fundamentalmente a presentar, en relación con los gorilas y chimpancés, un eje de la cavidad timpánica (LECT) más largo, un conducto auditivo externo (LEAC_C) más corto, un área de la membrana timpánica (ATM) más pequeña, un ángulo más cerrado entre el conducto auditivo externo y el tímpano (ANCAET), y un volumen de la mastoides (VMA) más pequeño.

En el factor 2 (Fig. 4.15) no se aprecian diferencias entre el conjunto de los grandes simios y el de los representantes del género *Homo*. Sin embargo, si se observa que la muestra de gorilas, que presentan en su mayoría valores positivos (excepto cuatro ejemplares), se separa de la de los chimpancés, quienes tienen valores negativos. En el caso de las muestras del género *Homo*, los individuos de SH, con valores positivos, se separan de los humanos modernos, en su mayoría con valores negativos. Así, los ejemplares que se sitúan en los valores positivos (gorilas y SH) presentan los volúmenes grandes de la cavidad timpánica (VMEC) y de las celdas mastoideas (VMA), ambos radios del antro mastoideo (RAD_S y RAD_E) son largos, y las áreas del conducto auditivo externo (AEAC) y de la membrana timpánica (ATM) son amplias.

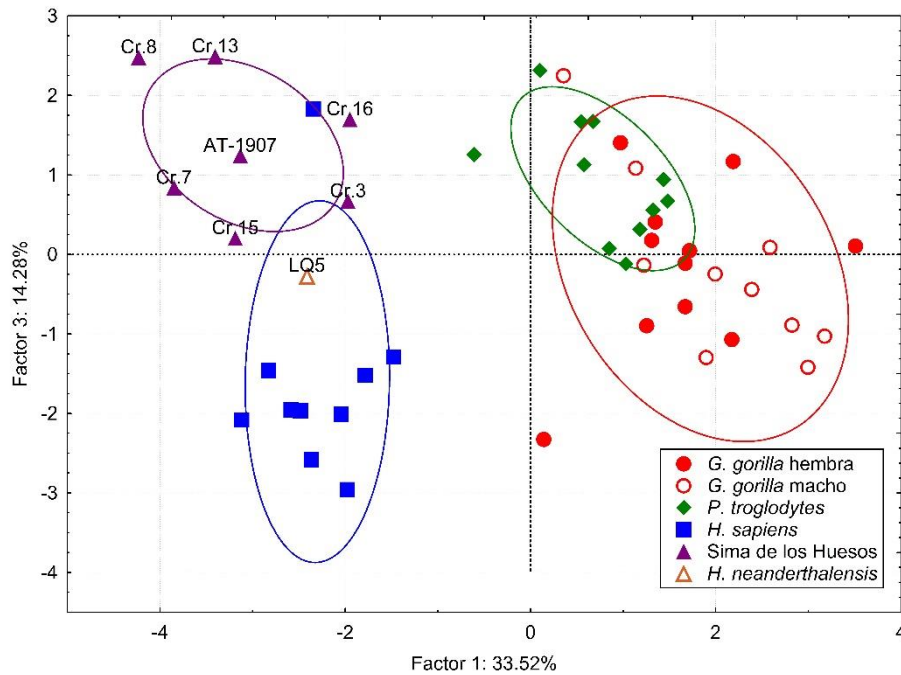


Figura 4.19. Representación del tercer y primer factores del ACP. Elipses de equiprobabilidad al 95 %. Línea roja continua: muestra conjunta de *G. gorilla*; línea verde: *P. troglodytes*; línea azul: *H. sapiens*; línea morada: muestra de SH.

En cuanto al factor 3 (Fig. 4.16), no se aprecia separación entre los gorilas y los chimpancés, estando la mayor parte de estos últimos incluidos en la elipse de equiprobabilidad de los gorilas. En lo que respecta a las muestras del género *Homo*, los individuos de la SH presentan en su mayoría valores positivos, mientras que los humanos modernos tienen todos valores negativos a excepción de un individuo. La posición de los fósiles de SH se debe a que presentan valores elevados tanto para la longitud como para el volumen del antro mastoideo (LAD y VAD) a la vez que sus ángulos entre el eje de la cavidad timpánica con el tímpano (ANET) y con la ventana oval (ANEVO) son más cerrados y el área de su ventana oval (AVO) es menor que la de *H. sapiens*.

En la Tabla 4.32 se ofrece un resumen de los resultados de los análisis univariantes y del PCA para cada una de las variables en todas las muestras estudiadas.

Tabla 4.32. Resumen de las variables estudiadas en este trabajo

	LEAC _c	AEAC	ATM	ANCAET	LECT	ANET	ANEVO	AVO	VMEC	VAD	LAD	RAD _E	RAD _S	VMA
<i>G. gorilla</i>	Muy largo	Grande	Muy grande	Abierto	Corto	Cerrado	Intermedio	Grande	Grande	Pequeño	Corto	Pequeño	Intermedio	Grande
<i>P. troglodytes</i>	Largo	Pequeño	Grande	Abierto	Corto	Cerrado	Intermedio	Pequeña	Pequeño	Pequeño	Largo	Pequeño	Pequeño	Intermedio
<i>H. sapiens</i>	Muy corto	Grande	Pequeña	Cerrado	Largo	Abierto	Abierto	Grande	Pequeño	Pequeño	Corto	Pequeño	Intermedio	Pequeño
Parántropos	Corto	Grande	Pequeña	-	-	-	-	-	Pequeño	-	Largo	Pequeño	Pequeño	Pequeño
Australopitecos	Corto	Grande	Pequeña	-	-	-	-	-	Pequeño	-	Largo	Pequeño	Pequeño	Pequeño
SH	Corto	Grande	Pequeña	Cerrado	Más largo	Cerrado	Intermedio	Pequeña	Grande	Grande	Largo	Grande	Grande	Pequeño
<i>H. neanderthalensis</i>	Corto ^a	Grande ^a	Pequeña	Cerrado ^a	Largo	Cerrado	Cerrado	Pequeña	Pequeño ^a	Pequeño ^a	Corto ^a	?	Grande ^a	Pequeño ^a

^a El estado de los neandertales es una propuesta preliminar y se ha establecido con un único ejemplar (La Quina H5).

4.3. Transmisión de la Potencia Sonora

En la Tabla 4.33 se encuentran los resultados de la prueba de normalidad Shapiro-Wilk's realizada para los valores de transmisión de la potencia sonora en todas las frecuencias contempladas. Los resultados obtenidos muestran que la mayoría de los casos presentan distribución normal, aunque es llamativo el hecho de que en *H. sapiens* los valores entre 0.125 kHz y 1 kHz muestran diferencias significativas con la distribución normal. Este hecho se explica por la existencia de un ejemplar que puede considerarse como un individuo con valores extremos para esas frecuencias (CSJ 20); de hecho, cuando se elimina este ejemplar del análisis los resultados de *H. sapiens* dejan de ser significativos en las frecuencias mencionadas. En cualquier caso, hemos realizado las pruebas U de Mann-Whitney y t de Student entre los diferentes grupos para las frecuencias en las que los resultados de la prueba de Shapiro-Wilk's son significativas, sin que haya diferencias en los resultados obtenidos, en cuanto a significación, de las dos pruebas. Por ello, hemos decidido emplear siempre la prueba t de Student para que los resultados obtenidos sean comparables entre sí.

Tabla 4.33. Resultados de la prueba Shapiro Wilk's para la transmisión de la potencia sonora en las diferentes muestras.

	0.125 kHz	0.25 kHz	0.5 kHz	1 kHz	1.5 kHz	2 kHz
<i>G. gorilla</i>	0.907	0.953	0.522	0.090	0.914	0.073
<i>G. gorilla hembra</i>	0.743	0.918	0.678	0.338	0.639	0.358
<i>G. gorilla macho</i>	0.972	0.922	0.406	0.014	0.949	0.041
<i>P. troglodytes</i>	0.662	0.632	0.664	0.791	0.746	0.712
<i>H. sapiens</i>	0.002	0.002	0.001	0.002	0.369	0.337
SH	0.053	0.090	0.725	0.774	0.904	0.684
	2.5 kHz	3 kHz	3.5 kHz	4 kHz	4.5 kHz	5 kHz
<i>G. gorilla</i>	0.668	0.472	0.727	0.244	0.259	0.218
<i>G. gorilla hembra</i>	0.322	0.871	0.492	0.248	0.912	0.030
<i>G. gorilla macho</i>	0.245	0.564	0.088	0.460	0.202	0.090
<i>P. troglodytes</i>	0.677	0.382	0.215	0.224	0.672	0.100
<i>H. sapiens</i>	0.687	0.712	0.518	0.514	0.904	0.392
SH	0.763	0.134	0.571	0.501	0.013	0.158

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Los valores correspondientes a las medias, desviaciones típicas y rangos para las muestras estudiadas en todas las frecuencias se ofrecen en la Tabla 4.34 y los resultados de las pruebas t de Student para comparar las correspondientes medias se encuentran en la Tabla 4.35.

Tabla 4.34. Parámetros estadísticos de la transmisión de la potencia sonora en las diferentes frecuencias para todos los grupos estudiados.

kHz	Gorilas Hembra				Gorilas Macho				Gorilas Especie			
	Media	D. t.	Min	Max	Media	D. t.	Min	Max	Media	D. t.	Min	Max
0.125	-11.12	0.74	-12.23	-9.98	-11.10	0.46	-11.74	-10.35	-11.12	0.63	-12.23	-9.98
0.25	-3.99	0.78	-5.18	-2.57	-3.78	0.53	-4.46	-2.92	-3.91	0.69	-5.18	-2.57
0.5	5.20	1.40	3.23	8.26	5.97	1.28	4.52	8.05	5.50	1.37	3.23	8.26
1	12.28	2.51	7.05	15.25	10.92	2.17	7.51	12.75	11.75	2.41	7.05	15.25
1.5	8.16	2.21	4.19	11.53	8.36	1.62	5.80	10.50	8.24	1.95	4.19	11.53
2	8.83	2.79	3.32	14.68	7.99	1.42	5.57	9.15	8.50	2.34	3.32	14.68
2.5	6.21	2.20	1.47	8.71	4.67	0.87	3.74	5.84	5.61	1.93	1.47	8.71
3	1.79	1.98	-2.27	5.04	-0.34	0.45	-1.05	0.32	0.96	1.87	-2.27	5.04
3.5	-3.64	1.97	-7.24	-0.83	-4.91	0.51	-5.75	-4.47	-4.13	1.67	-7.24	-0.83
4	-8.22	2.01	-11.47	-5.80	-7.39	1.55	-9.40	-5.57	-7.89	1.84	-11.47	-5.57
4.5	-11.09	3.36	-17.24	-4.62	-6.06	4.80	-10.56	2.10	-9.14	4.60	-17.24	2.10
5	-10.37	5.81	-15.88	3.97	-4.57	4.09	-7.86	2.85	-8.11	5.85	-15.88	3.97
kHz	Chimpancés				<i>H. sapiens</i>				Sima de los Huesos			
	Media	D. t.	Min	Max	Media	D. t.	Min	Max	Media	D. t.	Min	Max
0.125	-11.08	0.99	-13.17	-9.72	-11.96	1.75	-16.56	-10.56	-11.97	1.14	-14.54	-10.90
0.25	-4.02	0.99	-6.05	-2.54	-5.47	1.72	-9.99	-4.16	-5.43	1.12	-7.93	-4.31
0.5	4.97	1.21	3.05	7.15	1.40	1.73	-3.16	2.71	1.73	1.09	-0.44	3.23
1	11.83	1.67	9.09	14.46	10.89	1.74	6.32	12.29	12.77	0.98	11.30	14.46
1.5	6.86	1.06	5.26	9.03	8.13	0.45	7.31	8.67	8.98	0.58	8.00	9.77
2	7.89	1.39	5.51	9.85	9.11	0.80	7.59	10.02	10.46	0.94	8.78	11.64
2.5	7.60	1.69	5.03	10.02	9.15	1.36	6.53	10.84	10.41	1.11	8.28	11.93
3	5.61	1.36	2.97	7.20	8.83	1.92	5.16	11.24	9.47	1.22	7.62	10.83
3.5	-0.14	2.58	-3.75	3.12	8.69	2.27	4.29	11.44	7.56	1.34	4.78	9.21
4	-7.37	4.63	-15.89	-2.50	7.91	1.96	4.49	10.30	3.49	2.99	-2.76	7.26
4.5	-10.70	5.33	-22.21	-3.22	4.39	3.50	-2.11	10.49	-1.93	4.22	-12.16	2.10
5	-10.74	6.06	-17.53	-1.22	-1.67	5.81	-11.61	5.25	-5.39	1.74	-7.87	-3.38

Tabla 4.35. Resultados de la prueba t de Student para la comparación entre las medias de la transmisión de la potencia sonora en las diferentes frecuencias para todos los grupos estudiados.

	0.125 kHz	0.25 kHz	0.5 kHz	1 kHz	1.5 kHz	2 kHz
<i>G. gorilla</i> hembra vs. macho	0.956	0.551	0.262	0.258	0.841	0.476
<i>G. gorilla</i> vs. <i>P. troglodytes</i>	0.910	0.717	0.299	0.929	0.041	0.441
<i>G. gorilla</i> vs. <i>H. sapiens</i>	0.075	0.002	<0.001	0.331	0.866	0.438
<i>G. gorilla</i> vs. SH	0.018	<0.001	<0.001	0.237	0.281	0.025
<i>P. troglodytes</i> vs. <i>H. sapiens</i>	0.169	0.027	<0.001	0.223	0.002	0.025
<i>P. troglodytes</i> vs. SH	0.079	0.008	<0.001	0.152	<0.001	<0.001
<i>H. sapiens</i> vs. SH	0.991	0.951	0.628	0.011	0.002	0.004
	2.5 kHz	3 kHz	3.5 kHz	4 kHz	4.5 kHz	5 kHz
<i>G. gorilla</i> hembra vs. macho	0.100	0.014	0.119	0.369	0.018	0.036
<i>G. gorilla</i> vs. <i>P. troglodytes</i>	0.009	<0.001	<0.001	0.670	0.410	0.258
<i>G. gorilla</i> vs. <i>H. sapiens</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.009
<i>G. gorilla</i> vs. SH	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.001	0.186
<i>P. troglodytes</i> vs. <i>H. sapiens</i>	0.0323	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.002
<i>P. troglodytes</i> vs. SH	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.001	0.020
<i>H. sapiens</i> vs. SH	0.043	0.400	0.212	0.001	0.002	0.083

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

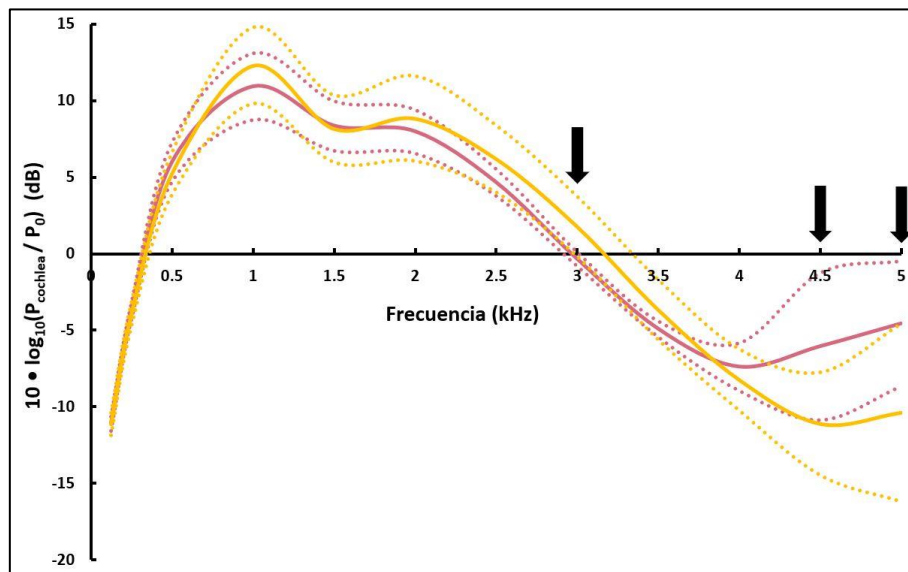


Figura 4.20: Curvas de transmisión de la potencia sonora en *G. gorilla*. En amarillo las hembras y en rosa los machos de la especie. Las líneas continuas corresponden a la media y las líneas de puntos a ± 1 d.t. Las flechas negras marcan las frecuencias en las que hay diferencias significativas entre ambos sexos.

En la Figura 4.17 se representan las curvas de transmisión de la potencia sonora de ambos sexos de la especie *G. gorilla*. Es interesante señalar que nuestros resultados son compatibles con los sonogramas publicados sobre las vocalizaciones de los gorilas en libertad (Salmi et al., 2013, 2014; Salmi y Doran-Sheehy, 2014; Hedwig et

al., 2014, 2015; Luef et al., 2016). Así, mientras que dichos sonogramas muestran que una parte importante de la energía de las vocalizaciones de los gorilas se encuentra entre 0.25 kHz y 2 kHz, nuestros resultados muestran que hay ganancia en la transmisión de la potencia sonora a lo largo de la casi totalidad de dicho intervalo de frecuencias.

Los valores de machos y hembras son muy similares a lo largo del intervalo de frecuencias estudiadas, sin que haya diferencias significativas entre las medias de los gorilas macho y hembras en la mayoría de las frecuencias (Tabla 4.35), con la excepción de 3 kHz (en la que las hembras ofrecen un valor significativamente mayor que el de los machos) y de 4.5 kHz y 5 kHz (en donde los machos ofrecen valores significativamente mayores que los de las hembras).

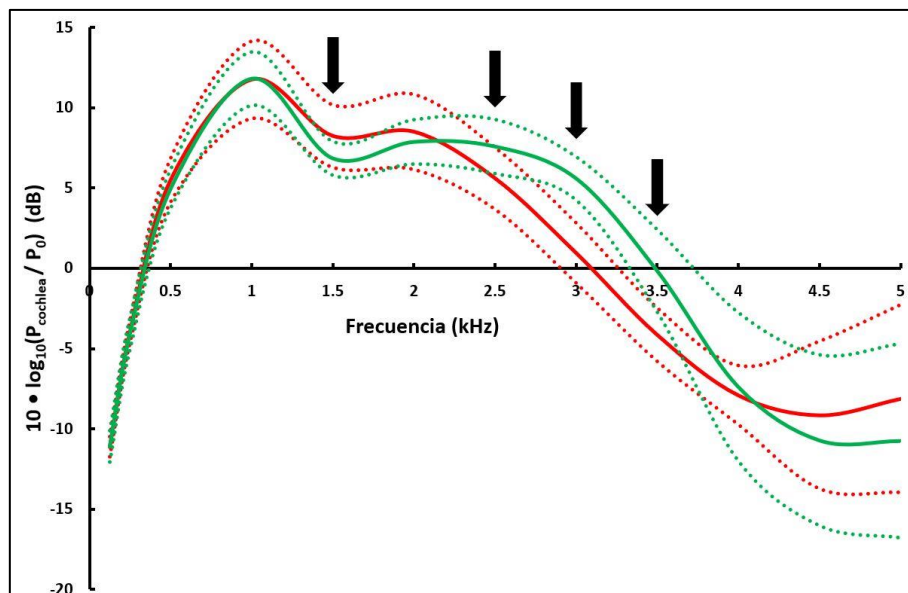


Figura 4.21. Curvas de transmisión de la potencia sonora en *G. gorilla* y *P. troglodytes*. En rojo *G. gorilla* y en verde *P. troglodytes*. Las líneas continuas corresponden a la media y las líneas de puntos a ± 1 d.t. Las flechas negras marcan las frecuencias en las que hay diferencias significativas entre ambas especies.

Cuando se comparan las curvas de transmisión de la potencia de las especies *G. gorilla* y *P. troglodytes* (Fig. 4.18) no se encuentran diferencias significativas (Tabla 4.35) en las frecuencias por debajo de 1.5 kHz ni por encima de 3.5 kHz, aunque sí que hay diferencias significativas en 1.5 kHz (con los gorilas ofreciendo un valor significativamente superior al de los chimpancés) y entre 2.5 kHz y 3.5 kHz (en donde los chimpancés muestran valores significativamente superiores).

Por su parte, al comparar la curva de transmisión de la potencia de *H. sapiens* con las de *G. gorilla* y *P. troglodytes* se aprecian importantes diferencias entre humanos y ambas especies de grandes simios (Fig. 4.19). En primer lugar, es importante señalar que la transmisión de la potencia sonora decae en torno a 2 kHz en los gorilas y en 2.5 kHz en los chimpancés, mientras que en el caso de los humanos modernos los valores de la transmisión de la potencia sonora se mantienen elevados hasta 4 kHz. Al comparar las medias de *H. sapiens* con los de *G. gorilla*, obtenemos diferencias significativas en todas las frecuencias excepto en 125 Hz y entre 1 kHz y 2 kHz (Tabla 4.35). Así, en 250 Hz y 500 Hz los gorilas muestran un valor significativamente superior al de los humanos, mientras que se da la situación inversa a partir de 2.5 kHz.

Al realizar la comparación de los valores promedio entre chimpancés y humanos (Tabla 4.35), no se encuentran diferencias significativas únicamente en 125 Hz y en 1 kHz. Como ocurría en el caso de los gorilas, en 250 Hz y 500 Hz los chimpancés muestran un valor significativamente superior al de los humanos, mientras que los humanos presentan valores significativamente superiores a partir de 1.5 kHz.

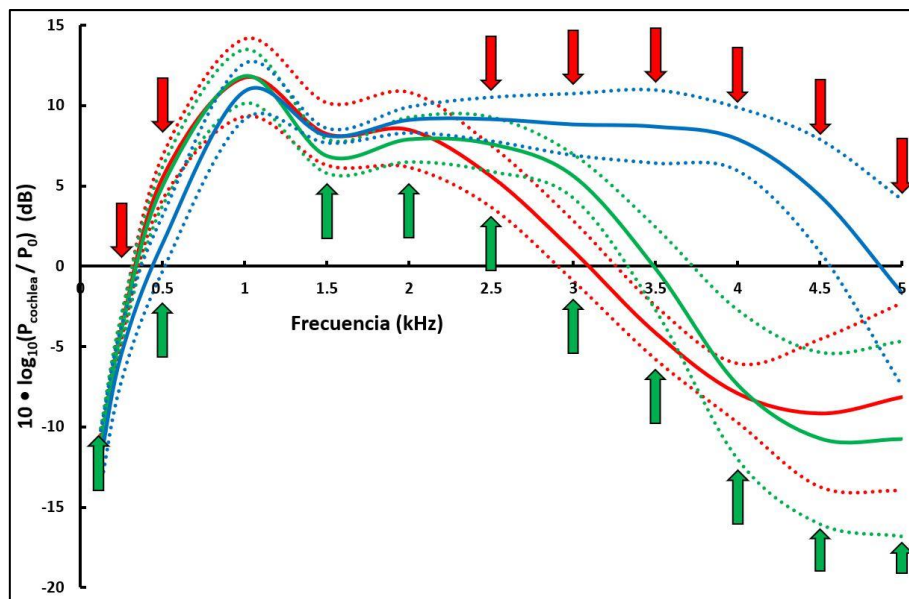


Figura 4.22. Curvas de transmisión de la potencia sonora en *G. gorilla*, *P. troglodytes* y *H. sapiens*. En rojo *G. gorilla*, en verde *P. troglodytes* y en azul *H. sapiens*. Las líneas continuas corresponden a la media y las líneas de puntos a ± 1 d.t. Las flechas marcan las frecuencias en las que hay diferencias significativas entre humanos y gorilas (rojas) y entre humanos y chimpancés (verdes).

En la Figura 4.20 se muestran las curvas de transmisión de la potencia sonora de *G. gorilla*, *P. troglodytes* y los homínidos de SH. En frecuencias inferiores a 1 kHz los

valores de transmisión de la potencia sonora de la muestra de SH son inferiores a los de gorila y chimpancés, siendo significativas las diferencias en 125 Hz, 250 Hz y 500 Hz, en el caso de los gorilas, y en 250 Hz y 500 Hz, en el caso de los chimpancés (Tabla 4.35). A partir de 1 kHz, los valores de la transmisión de la potencia sonora de SH son superiores a los de ambas especies de grandes simios. En el caso de los gorilas, las diferencias son significativas desde 2.5 kHz hasta 4.5 kHz, mientras las diferencias con los chimpancés son significativas a partir de 1.5 kHz (Tabla 4.35).

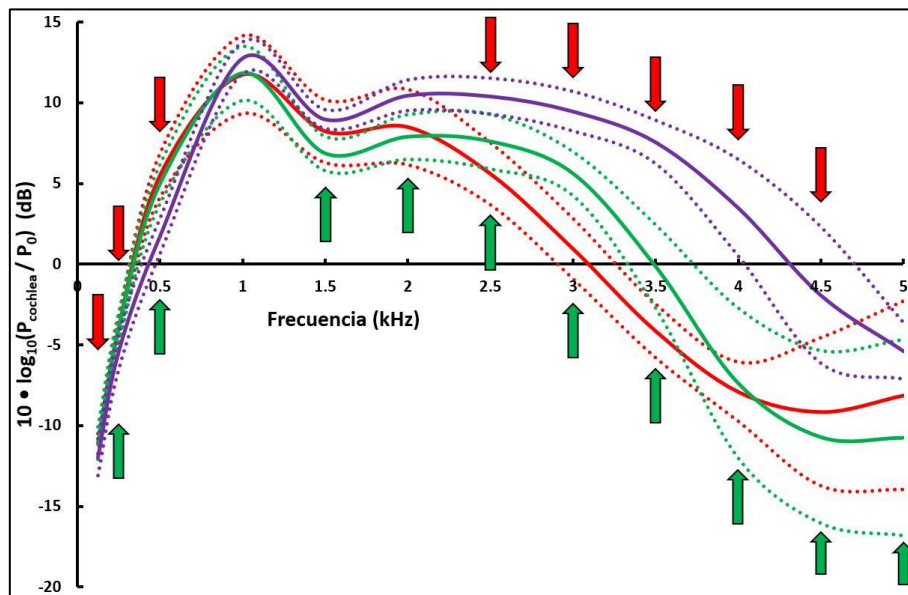


Figura 4.23. Curvas de transmisión de la potencia sonora en *G. gorilla*, *P. troglodytes* y los homínidos de la Sima de los Huesos. En rojo *G. gorilla*, en verde *P. troglodytes* y en morado la muestra de la Sima de los huesos. Las líneas continuas corresponden a la media y las líneas de puntos a ± 1 d.t. Las flechas marcan las frecuencias en las que hay diferencias significativas entre los humanos de SH y gorilas (rojas) y entre los humanos de SH y chimpancés (verdes).

La curva de transmisión de la potencia sonora de los homínidos de SH es más parecida a la de los humanos modernos que a la de los gorilas y a la de los chimpancés (Fig. 4.21). La muestra de SH presenta valores superiores a la de los humanos modernos entre 500 Hz y 3 kHz, mostrando diferencias significativas en 1 kHz, 1.5 kHz, 2 kHz y 2.5kHz (Tabla 4.35). A partir de 3 kHz los valores de SH son inferiores a los de los humanos modernos, encontrando diferencias significativas en 4 kHz y 4.5 kHz. Finalmente, el patrón de transmisión de la potencia sonora del ejemplar neandertal La Quina H5 es más parecido al de la muestra de *H. sapiens* que al correspondiente a la muestra de SH, especialmente en 4 kHz y 4.5 kHz, donde los valores de La Quina H5 están a más de una desviación típica del promedio de SH y a menos de una desviación típica del promedio humano (Fig. 4.21).

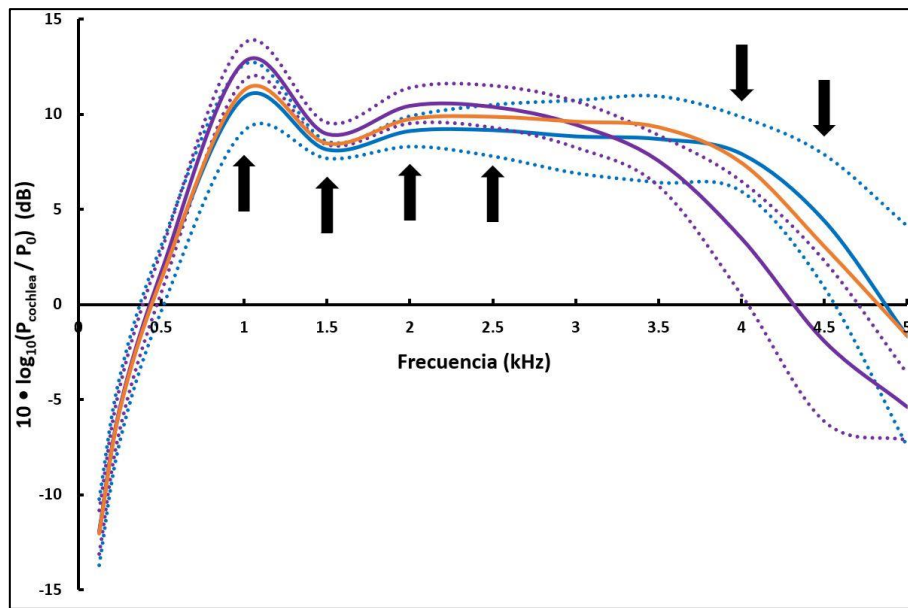


Figura 4.24: Curvas de transmisión de la potencia sonora en *H. sapiens* y los homínidos de la Sima de los Huesos. En azul *H. sapiens* y en morado la muestra de la Sima de los Huesos. Las líneas continuas corresponden a la media y las líneas de puntos a ± 1 d.t. Las flechas marcan las frecuencias en las que hay diferencias significativas entre las dos muestras.

Tomados en conjunto, los resultados anteriores muestran que las curvas de transmisión de la potencia sonora de los grandes simios africanos son más parecidas entre sí que a cualquiera de las dos muestras de *Homo*, que, a su vez, también muestran patrones similares de transmisión de la potencia sonora.

4.4. Longitud del ancho de banda ocupado (LABO)

En la Tabla 4.36 se muestran los resultados de la prueba Shapiro Wilk's para la LABO, así como para sus límites inferior y superior en las muestras estudiadas. Únicamente en el caso de la LABO de la especie *G. gorilla* se ha obtenido que la distribución de los valores es significativamente distinta de la distribución normal. Hemos comprobado que los resultados de la prueba t de Student y la prueba U de Mann-Whitney en las comparaciones de *G. gorilla* con las demás muestras para esa variable son similares en términos de significación, y por ello hemos optado por realizar únicamente la prueba t de Student con el propósito de que todos los resultados sean comparables.

Tabla 4.36. Resultados de la prueba Shapiro Wilk's para la longitud del ancho de banda ocupado (LABO) y sus límite inferior y superior en las diferentes muestras.

	LABO	Límite inferior	Límite superior
<i>G. gorilla</i>	0.028	0.709	0.264
<i>G. gorilla hembra</i>	0.325	0.260	0.995
<i>G. gorilla macho</i>	0.111	0.251	0.973
<i>P. troglodytes</i>	0.399	0.415	0.053
<i>H. sapiens</i>	0.319	0.277	0.560
SH	0.946	0.089	0.971

En la Tabla 4.37 se ofrecen los valores de los promedios, las desviaciones típicas y los rangos de la LABO, así como de sus límites inferior y superior, y en la Tabla 4.38 se muestran los resultados de la prueba t de Student entre las diferentes muestras. Por otra parte, en la Figura 4.22 se presentan la distribución de los valores del LABO.

Aunque el valor promedio de la LABO de las hembras de gorila es mayor que el correspondiente al de los machos, la diferencia no es estadísticamente significativa (Tabla 4.38) y los ejemplares de ambos sexos aparecen intercalados a lo largo del rango de la especie (Fig. 4.22). Tampoco hay diferencias significativas entre ambos sexos en los valores de los límites inferior y superior de la LABO.

Tabla 4.37. Estadísticos descriptivos de la longitud del ancho de banda ocupado (LABO) y de sus límites inferior y superior para todas las muestras estudiadas y el valor individual del espécimen de *H. neanderthalensis* La Quina H5. Medido en kHz.

		LABO	Límite inferior	Límite superior
<i>G. gorilla hembra</i>	Media \pm d.t.	2114.55 \pm 257.76	0.53 \pm 0.08	2.64 \pm 0.22
	Rango (n)	1715-2715 (11)	0.34-0.63 (11)	2.25- 3.05 (11)
<i>G. gorilla macho</i>	Media \pm d.t.	2022.86 \pm 86.64	0.48 \pm 0.05	2.50 \pm 0.06
	Rango (n)	1945.00-2175.00 (7)	0.40-0.53 (7)	2.42-2.59 (7)
<i>G. gorilla</i>	Media \pm d.t.	2078.89 \pm 209.40	0.51 \pm 0.07	2.59 \pm 0.18
	Rango (n)	1715.00-2715.00 (18)	0.34-0.63 (18)	2.25-3.05 (18)
<i>P. troglodytes</i>	Media \pm d.t.	2488.64 \pm 113.07	0.53 \pm 0.05	3.01 \pm 0.11
	Rango (n)	2275.00-2670.00 (11)	0.44-0.62 (11)	2.77-3.13 (11)
<i>H. sapiens</i>	Media \pm d.t.	3503.00 \pm 402.98	0.81 \pm 0.09	4.32 \pm 0.37
	Rango (n)	2980.00-4340.00 (10)	0.66-1.01 (10)	3.82-5.00 (10)
SH	Media \pm d.t.	2837.22 \pm 269.60	0.77 \pm 0.05	3.60 \pm 0.25
	Rango (n)	2445.00-3285.00 (9)	0.66-0.82 (9)	3.23-4.01 (9)
La Quina H5		3210.00	0.82	4.03

El valor del ancho de banda de la muestra conjunta de *G. gorilla* es significativamente menor que el de *P. troglodytes* y apenas hay solapamiento entre sus rangos. Aunque los límites superiores de ambas especies son significativamente distintos, es interesante destacar que no ocurre lo mismo con los límites inferiores (Tabla 4.37, 4.38; Fig. 4.22); es decir, que los chimpancés presentan un ancho de banda extendido hacia frecuencias más altas comparado con el de los gorilas, sin que haya un desplazamiento del conjunto de su ancho de banda.

Tabla 4.38. Resultados de la prueba t de Student del valor de la longitud del ancho de banda ocupado y de sus límites inferior y superior entre las distintas muestras.

	LABO	Límite inferior	Límite superior
<i>G. gorilla</i> hembra vs. macho	0.381	0.145	0.104
<i>G. gorilla</i> vs. <i>P. troglodytes</i>	<0.001	0.505	<0.001
<i>G. gorilla</i> vs. <i>H. sapiens</i>	<0.001	<0.001	<0.001
<i>G. gorilla</i> vs. SH	<0.001	<0.001	<0.001
<i>P. troglodytes</i> vs. <i>H. sapiens</i>	<0.001	<0.001	<0.001
<i>P. troglodytes</i> vs. SH	0.001	<0.001	<0.001
<i>H. sapiens</i> vs. SH	0.001	0.218	<0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

La LABO de *H. sapiens* es significativamente superior tanto al de *G. gorilla* como al de *P. troglodytes*, sin que haya solapamiento entre sus rangos. Así mismo, tanto el límite inferior como el límite superior de los humanos modernos son significativamente superiores a los correspondientes de gorilas y de chimpancés (Tabla 4.37, 4.38; Fig. 4.22). Estos datos indican que no solo ha habido una ampliación de la LABO humana, sino que, además, el conjunto de la LABO se ha desplazado hacia frecuencias más altas.

En el caso de SH es importante comenzar destacando que los valores de la LABO de tres de los nuevos ejemplares presentados en este trabajo (Cr.4, Cr.8 y Cr.13) ofrecen valores claramente menores que los del resto de la muestra. Por otra parte, la nueva reconstrucción de las cavidades del oído del Cr.5, realizada a partir de nuevas tomografías con mayor resolución, han dado lugar a un valor de LABO que es más bajo que el previamente publicado en Quam et al. (2015) para dicho ejemplar. Como consecuencia de todo ello, el nuevo valor promedio de LABO de SH (2.83 kHz, Tabla 4.37) es ahora menor que el previamente publicado (3.18 kHz) en Quam et al. (2015).

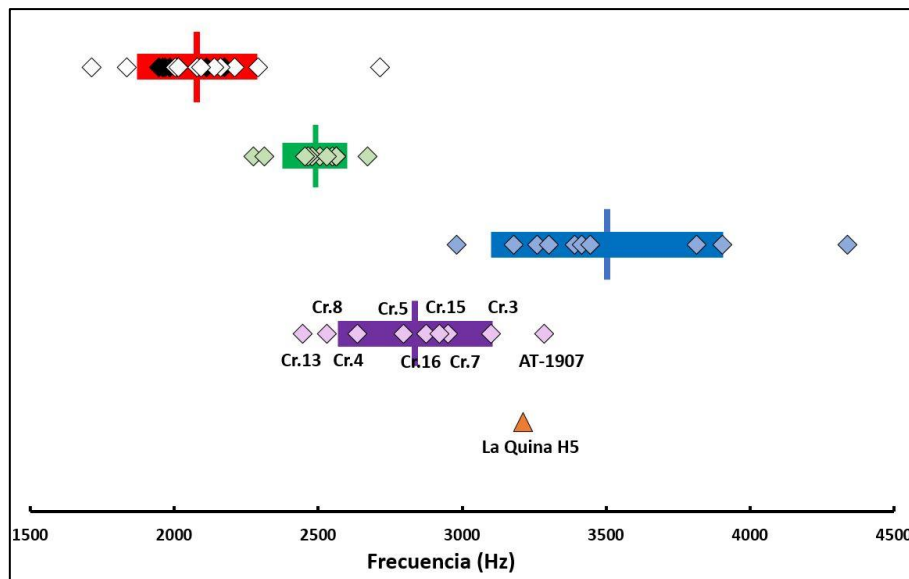


Figura 4.25: Valor de la longitud del ancho de banda ocupado en las diferentes muestras. En rojo *G. gorilla* (siendo los rombos blancos las hembras y los rombos negros los machos), en verde *P. troglodytes*, en azul *H. sapiens*, en morado SH y en naranja el individuo neandertal La Quina H5. Las líneas verticales indican la media, las barras horizontales indican ± 1 d.t. y los rombos representan los valores individuales de cada muestra.

El nuevo promedio de SH presenta diferencias significativas con las medias de *G. gorilla*, *P. troglodytes* y *H. sapiens* (Tabla 4.37; Fig. 4.22) y es prácticamente equidistante de los promedios de estas dos últimas especies, solapándose su rango con los correspondientes a ambas muestras. Interesantemente, el límite inferior de la LABO de SH es significativamente superior al de *G. gorilla* y *P. troglodytes*, y no presenta diferencias significativas con el de *H. sapiens* (Tabla 4.38), lo que indica que, como en el caso de los actuales humanos, el conjunto de la LABO de SH se ha desplazado hacia frecuencias más elevadas.

Finalmente, el ejemplar neandertal La Quina H5 presenta un valor de LABO elevado (Tabla 4.37) que se encuentra cerca del límite superior del rango de SH y a menos de una desviación típica del promedio de la muestra de *H. sapiens* (Fig. 4.22). El valor del límite inferior (Tabla 4.37) de La Quina H5 es claramente mayor que los correspondientes a las muestras de *G. gorilla* y de *P. troglodytes*, pero muy similar a los de las muestras de *H. sapiens* y SH.

En resumen, los resultados anteriores muestran una clara diferencia entre los valores de LABO de los grandes simios africanos, por un lado, y el de *H. sapiens*, por el otro, siendo el de este último significativamente mayor que los de los primeros. Por su parte, la LABO de los fósiles de SH ofrece un valor intermedio entre *P. troglodytes* y *H.*

sapiens, mientras que el valor de LABO del único ejemplar neandertal estudiado está más próximo a la media de *H. sapiens* que a la de SH. Es interesante destacar que las LABO de gorilas y chimpancés presentan un límite inferior similar entre ellos y significativamente inferior al de los representantes del género *Homo*, cuyos límites inferiores de la LABO son similares entre sí.

Capítulo 5
Discusión.

5. Discusión

5.1. Análisis de alometría de las estructuras del oído externo y medio (OEM)

Para valorar correctamente los resultados alcanzados en el apartado anterior, es preciso relacionarlos con el tamaño corporal, con el tamaño del OEM en su conjunto y con el de las distintas regiones anatómicas del OEM. Puesto que no disponemos de los valores individuales de tamaño corporal de los ejemplares estudiados, su relación con las distintas variables solo puede abordarse de una manera tentativa, a partir de los tamaños corporales promedio publicados por diferentes autores: *G. gorilla*, 124.7 kg y *P. troglodytes*, 45 kg (Braga et al., 2015); *H. sapiens*, 62 kg (Arsuaga et al., 2015); *Au. africanus*, 46 kg y *P. robustus*, 49 kg (Jungers, 1988); SH, 69 kg y *H. neanderthalensis*, 72 kg (Arsuaga et al., 2015).

5.1.1. Tamaño general del oído externo y medio

Como aproximación al tamaño general del OEM hemos calculado la media geométrica de cada ejemplar con nueve variables lineales: LEAC_C, radio del EAC (REAC), radio del ATM (RATM), LECT, radio del AVO (RAVO), radio del VMCEC (RVMEC), LAD, RAD_E y RAD_S. Por otra parte, también hemos calculado para cada ejemplar las medias geométricas de las tres regiones anatómicas estudiadas: oído externo (LEAC_C, REAC, RATM), cavidad timpánica (LECT, RAVO, RVMEC) y antro mastoideo (LAD, RAD_E y RAD_S).

En la Tabla 5.1 se ofrecen los valores de los promedios, desviaciones típicas, rangos y número de ejemplares estudiados en cada muestra, así como los valores de *p* de la prueba de Shapiro-Wilk para contrastar la normalidad de media geométrica total en las diferentes muestras.

Tabla 5.1. Parámetros estadísticos de la media geométrica total en las diferentes muestras y los valores de *p* para la prueba de Shapiro-Wilk.

	<i>G. gorilla</i>	<i>P. troglodytes</i>	<i>H. sapiens</i>	SH
Media \pm d. t.	4.47 \pm 0.20	4.09 \pm 0.19	4.08 \pm 0.10	4.49 \pm 0.17
Rango (<i>n</i>)	4.03–4.80 (21)	3.75–4.37 (11)	3.98–4.28 (10)	4.28–4.84 (9)
Valor <i>p</i> del test Shapiro-Wilk	0.867	0.824	0.204	0.351

Tal como muestran los resultados de la prueba t de Student ofrecidos en la Tabla 5.2, el promedio de la media geométrica de los gorilas macho es significativamente superior al de las hembras. El promedio del conjunto de la muestra de gorilas también es significativamente mayor que los correspondientes a *P. troglodytes* y *H. sapiens*, que son similares entre ellos. La muestra de SH presenta un promedio que es similar al de los gorilas y significativamente superior a los correspondientes a chimpancés y humanos modernos. Estos resultados indican que no existe una estrecha relación entre el tamaño corporal y el tamaño general del OEM en las distintas muestras, puesto que, aunque los tamaños corporales de gorilas y SH, por un lado, y humanos modernos y chimpancés, por el otro, son claramente diferentes, las medias geométricas totales de sus OEM ofrecen valores similares.

Tabla 5.2. Resultados de la prueba t de Student de la media geométrica total del OEM entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-3.11	0.006
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	5.17	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	5.70	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	-0.25	0.805
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	0.04	0.968
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-4.87	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-6.41	<0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

A partir de los resultados anteriores es razonable proponer que el tamaño total del OEM de *P. troglodytes* y *H. sapiens* es el estado primitivo para la tribu Hominini y que el patrón de SH es derivado dentro de este clado. Por otra parte, no es posible establecer si el tamaño general del OEM de los gorilas es el estado primitivo para la subfamilia Homininae o si, por el contrario, el estado primitivo es el menor tamaño del OEM común a chimpancés y humanos modernos. Es interesante destacar que, aún en el caso de que se demostrase que el mayor tamaño general del OEM característico de los gorilas fuera el estado primitivo de los Homininae, el gran tamaño del OEM de SH seguiría siendo derivado en el seno de los Hominini y constituiría una homoplasia con el de los gorilas.

5.1.1.1. Tamaño relativo del oído externo

Los parámetros estadísticos de la media geométrica del oído externo se presentan en la Tabla 5.3, y los resultados de la prueba t de Student entre las diferentes muestras se encuentran en la Tabla 5.4.

Tabla 5.3. Parámetros estadísticos de la media geométrica del oído externo en las diferentes muestras y los valores de p para la prueba de Shapiro-Wilk.

	<i>G. gorilla</i>	<i>P. troglodytes</i>	<i>H. sapiens</i>	SH
Media \pm d. t.	9.50 \pm 0.67	7.95 \pm 0.34	6.87 \pm 0.22	7.61 \pm 0.51
Rango (n)	7.59–10.69 (21)	7.48–8.59 (11)	6.52–7.10 (10)	6.96–8.45 (9)
Valor p del test Shapiro-Wilk	0.320	0.806	0.105	0.763

Los resultados de la Tabla 5.4 indican la existencia de dimorfismo sexual entre los gorilas, siendo el promedio de los machos significativamente superior al de las hembras. El promedio de la muestra conjunta de gorilas es significativamente mayor que el del resto de las muestras estudiadas. Por su parte, la muestra de chimpancés ofrece un promedio significativamente superior al de *H. sapiens* y similar al de SH. Finalmente, el promedio de los humanos modernos es significativamente menor que el del resto de las muestras. Tampoco en este caso existe una relación directa entre el tamaño corporal y el tamaño del oído externo en las diferentes muestras, puesto que, a pesar de su menor tamaño corporal, los chimpancés presentan un tamaño de oído externo similar al de SH y superior al de *H. sapiens*.

Tabla 5.4. Resultados de la prueba t de Student de la media geométrica del oído externo entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-2.33	0.031
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	7.11	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	6.87	<0.001
<i>G. gorilla vs SH</i>	7.56	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	8.59	<0.001
<i>P. troglodytes vs SH</i>	1.86	0.080
SH vs <i>H. sapiens</i>	-4.19	0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

En la Figura 5.1 se ofrecen los valores de la media geométrica del oído externo frente a la media geométrica del OEM. Los análisis de ANCOVA realizados (Anexo 3.1)

indican que la recta de regresión de la muestra de humanos modernos y la de SH pueden corresponder a una única recta común. Por otro lado, el análisis de ANCOVA muestra diferencias significativas entre las rectas de regresión correspondientes a los gorilas y los chimpancés, y de ambas con la recta común de humanos modernos y SH. De este modo, la alometría estática de humanos modernos y SH puede reunirse en una única recta de alometría filogenética, mientras que las rectas de alometría estática de los grandes simios africanos permanecen independientes (Fig. 5.1).

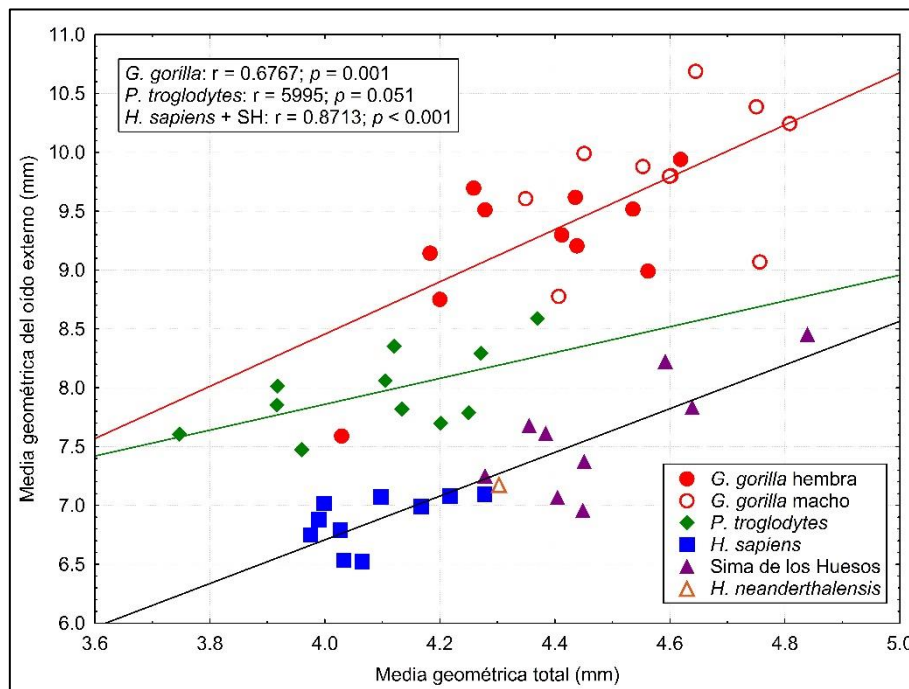


Figura 5.26. Representación de la media geométrica del oído externo frente a la media geométrica total del oído. La línea roja corresponde a la recta de regresión de la muestra de *G. gorilla*, la línea verde corresponde a la recta de regresión de *P. troglodytes*, y la línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de *H. sapiens* y la muestra de SH. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5.

Estos resultados muestran que, en comparación con el tamaño total del OEM, el oído externo de los chimpancés es proporcionalmente más pequeño que el de los gorilas. Del mismo modo, el oído externo de humanos modernos y de SH es proporcionalmente menor, respecto del tamaño total del OEM, que el de los chimpancés, aunque los valores de SH y *P. troglodytes* sean similares en términos absolutos. Por otro lado, la diferencia de tamaño entre el oído externo de *H. sapiens* y el de SH es el que corresponde a su diferencia de tamaño total del OEM, puesto que ambas muestras presentan un patrón de alometría filogenética común. El valor de la media geométrica del oído externo del ejemplar neandertal La Quina H5, es el esperado para el patrón de alometría filogenética común de *H. sapiens* y SH.

Finalmente, la existencia de un patrón de alometría diferente para cada género impide pronunciarse sobre cuál puede ser el estado primitivo del clado.

5.1.1.2. Tamaño relativo de la cavidad timpánica

En la Tabla 5.5 se encuentran los parámetros estadísticos correspondientes a la media geométrica de la cavidad timpánica de las cuatro muestras estudiadas, y en la Tabla 5.6 se encuentran los resultados de la prueba t de Student entre las muestras.

Tabla 5.5. Parámetros estadísticos de la media geométrica de la cavidad timpánica en las diferentes muestras y los valores de p para la prueba de Shapiro-Wilk.

	<i>G. gorilla</i>	<i>P. troglodytes</i>	<i>H. sapiens</i>	SH
Media \pm d. t.	3.09 \pm 0.17	2.81 \pm 0.15	3.15 \pm 0.15	3.25 \pm 0.16
Rango (n)	2.74–3.34 (21)	2.54–3.04 (11)	2.91–3.44 (10)	3.03–3.52 (9)
Valor p del test Shapiro-Wilk	0.247	0.549	0.665	0.850

Tabla 5.6. Resultados de la prueba t de Student de la media geométrica de la cavidad timpánica entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-1.49	0.153
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	4.65	<0.001
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-1.00	0.326
<i>G. gorilla vs SH</i>	-2.40	0.023
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	-5.21	<0.001
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-6.39	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-1.33	0.201

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Al comparar los valores promedio entre las hembras y los machos de *G. gorilla* no se encuentran diferencias significativas, por lo que no se aprecia dimorfismo sexual en el tamaño de la cavidad timpánica de esta especie. El promedio de la muestra conjunta de gorilas es significativamente superior al de *P. troglodytes*, similar al de *H. sapiens* y significativamente inferior al de SH. El promedio de *P. troglodytes* es significativamente inferior al de *H. sapiens* y al de SH, mientras que los promedios de estas dos últimas muestras son similares. Nuevamente, el tamaño de la cavidad timpánica no parece estar relacionada con el tamaño corporal, dado que, a pesar de la disparidad en el

tamaño corporal, los gorilas presentan una cavidad timpánica significativamente menor que los fósiles de SH y similar a la de los humanos modernos.

En la Figura 5.2 se representan los valores de la media geométrica de la cavidad timpánica frente a los de la media geométrica total del OEM.

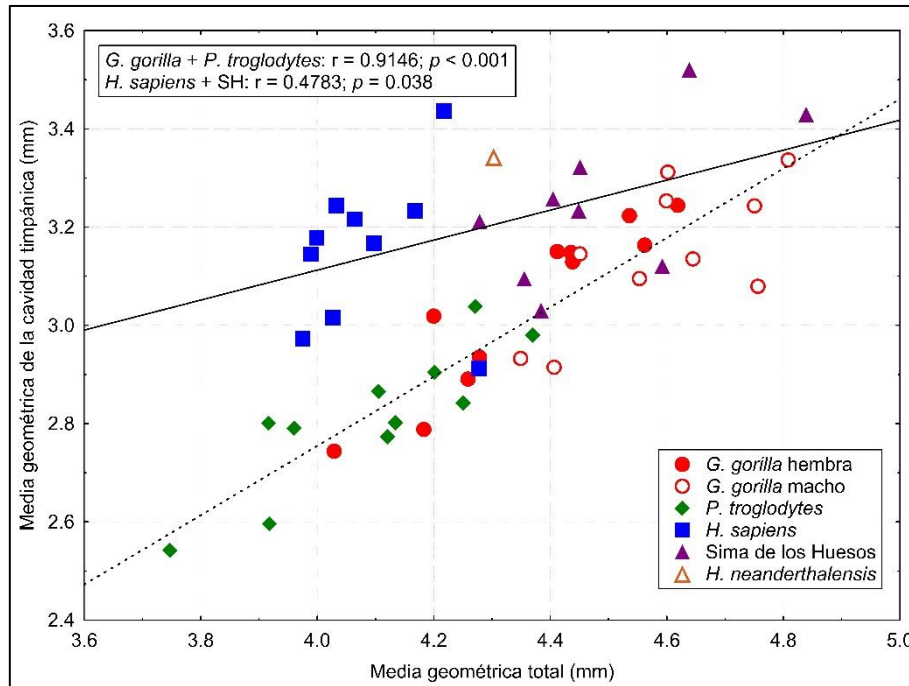


Figura 5.27. Representación de la media geométrica de la cavidad timpánica frente a la media geométrica total del OEM. La línea negra discontinua corresponde a la recta de regresión conjunta de la muestra de *G. gorilla* y de *P. troglodytes*, y la línea negra continua corresponde a la recta de regresión conjunta de *H. sapiens* y la muestra de SH. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5.

Al realizar los correspondientes análisis de ANCOVA (Anexo 3.2), hemos encontrado que las rectas de regresión de los simios africanos pueden reunirse en una única recta de alometría filogenética común (Fig. 5.2). Así, la diferencia de tamaño entre la cavidad timpánica de *P. troglodytes* y de *G. gorilla* pueden explicarse por las diferencias en el tamaño total del OEM de cada muestra en el seno de un mismo patrón de alometría filogenética. Por otra parte, los análisis de ANCOVA también indican la posibilidad de reunir en una única recta de alometría filogenética común la muestra de humanos modernos y la de SH (Fig. 5.2), por lo que sus diferencias de tamaño en la cavidad timpánica también se explican por la variación del tamaño general del OEM.

Para valores bajos del tamaño total del OEM, como es el caso de los chimpancés y de los humanos modernos, los simios africanos presentan una cavidad timpánica proporcionalmente más pequeña que la de los humanos (Fig. 5.2). Sin embargo, para valores altos del tamaño total del OEM, como es el caso de los gorilas y de SH, ambas

rectas de alometría se cruzan por lo que ambas muestras presentan un tamaño de la cavidad timpánica que es el esperado para el tamaño total de sus OEM (Fig. 5.2). El único ejemplar neandertal contemplado se sitúa cerca de la recta de regresión común de los humanos modernos y de SH.

Al incluir a dos géneros (*Gorilla* y *Pan*), la recta de alometría filogenética de los grandes simios africanos puede considerarse como el estado primitivo para la subfamilia, mientras que la correspondiente a las muestras del género *Homo* representaría el estado derivado. En este contexto, la similitud entre los valores absolutos del tamaño de la cavidad timpánica de los gorilas y SH representaría una homoplasia.

5.1.1.3. Tamaño relativo del antro mastoideo

En la Tabla 5.7 se muestran los parámetros estadísticos de la media geométrica del antro mastoideo, así como las medias, las desviaciones típicas y el rango de las cuatro muestras estudiadas. También se ofrecen los valores de p de la prueba Shapiro-Wilk de normalidad. Los resultados de la comparación entre medias de las muestras con la prueba t de Student se presentan en la Tabla 5.8.

Tabla 5.7. Parámetros estadísticos de la media geométrica del antro mastoideo en las diferentes muestras y los valores de p para la prueba de Shapiro-Wilk.

	<i>G. gorilla</i>	<i>P. troglodytes</i>	<i>H. sapiens</i>	SH
Media \pm d. t.	3.01 \pm 0.17	3.06 \pm 0.24	3.09 \pm 0.12	3.67 \pm 0.18
Rango (n)	2.76–3.35 (20)	2.72–3.47 (11)	2.87–3.20 (9)	3.36–3.91 (9)
Valor p del test Shapiro-Wilk	0.394	0.827	0.152	0.787

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

No se encuentran diferencias significativas entre los valores promedio de la media geométrica del antro mastoideo entre las muestras de machos y hembras de *G. gorilla*, por lo que no se aprecia dimorfismo sexual en esta especie para esta variable (Tabla 5.8). Tampoco se encuentran diferencias significativas entre la muestra de gorilas y las

de los chimpancés y los humanos modernos, pero la muestra de gorilas presenta un promedio significativamente menor que el correspondiente a SH. Tampoco hay diferencias significativas entre los promedios de chimpancés y humanos modernos, aunque ambas muestras presentan una media geométrica del antro mastoideo significativamente inferior a la de SH. Estos resultados indican claramente la ausencia de relación entre el tamaño del antro mastoideo y el tamaño corporal.

Tabla 5.8. Resultados de la prueba t de Student de la media geométrica del antro mastoideo entre las distintas muestras.

	t	p
<i>G. gorilla macho vs G. gorilla hembra</i>	-1.32	0.204
<i>G. gorilla vs P. troglodytes</i>	-0.65	0.519
<i>G. gorilla vs H. sapiens</i>	-1.11	0.275
<i>G. gorilla vs SH</i>	-9.21	<0.001
<i>P. troglodytes vs H. sapiens</i>	0.26	0.797
<i>P. troglodytes vs SH</i>	-6.26	<0.001
<i>SH vs H. sapiens</i>	-8.04	<0.001

En negrita los valores que se consideran significativos ($p < 0.05$).

Los análisis de ANCOVA realizados para explorar la relación entre el tamaño total del OEM y el tamaño del antro mastoideo (Anexo 3.3) muestran que es posible reunir las rectas de regresión de la alometría estática de *P. troglodytes* y *H. sapiens* en una recta de alometría filogenética común (Fig. 5.3). Por otro lado, estos mismos análisis indican que las rectas de alometría estática de los gorilas y de SH no pueden agruparse con la de ninguna otra muestra y por ello se representan independientemente en la Figura 5.3.

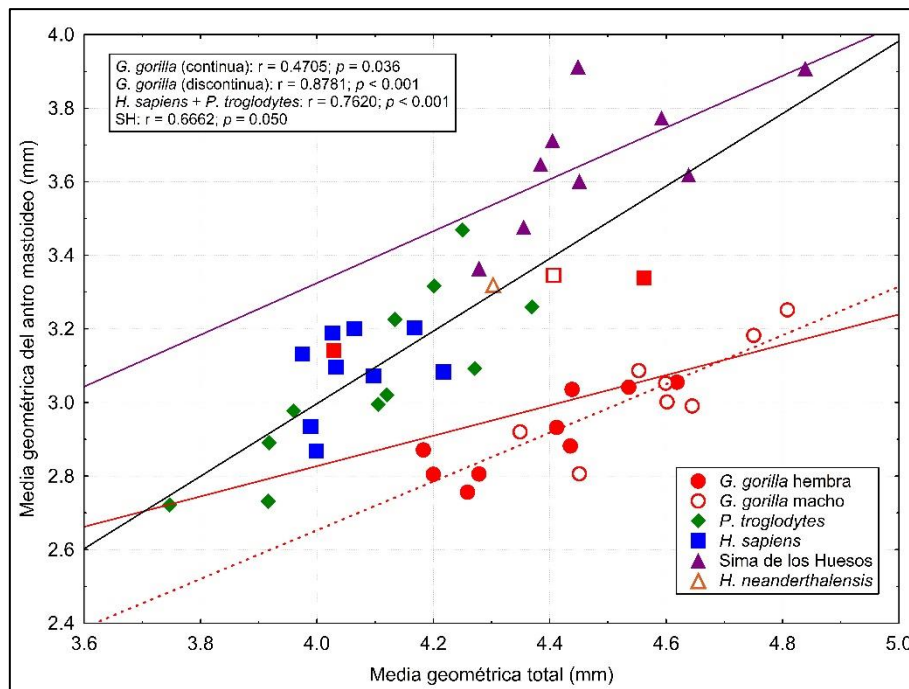


Figura 5.28. Representación de la media geométrica del antro mastoideo frente a la media geométrica total del OEM. La línea roja continua corresponde a la recta de regresión de toda la muestra de *G. gorilla*, la línea roja discontinua corresponde a la recta de regresión de la muestra de *G. gorilla* con excepción de los 4 individuos que muestran valores alejados del resto de la muestra y representados con cuadrados, la línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de *P. troglodytes*, *H. sapiens* y la línea morada corresponde a la recta de regresión de la muestra de SH. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5.

En la Figura 5.3 se presentan dos rectas de alometría estática para la muestra de *G. gorilla*. Una de ellas (línea roja continua) incluye a toda la muestra, mientras que la otra (línea roja discontinua) excluye tres individuos cuyos valores están alejados de los del resto de la muestra. El patrón de alometría estática de los gorilas determina que el tamaño de su antro mastoideo sea proporcionalmente menor al del resto de las muestras para cualquier valor de tamaño total del OEM. Por su parte, el patrón de SH se caracteriza por presentar antros mastoideos proporcionalmente más grandes, respecto del tamaño total del OEM, que los del resto de las muestras. Tanto chimpancés como humanos modernos muestran antros mastoideos que presentan la misma proporción respecto del tamaño total del OEM. Finalmente, el individuo neandertal La Quina H5 ofrece un valor de antro mastoideo que es el esperado para su tamaño total del OEM según el patrón de alometría filogenética común a chimpancés y humanos modernos.

A partir de los resultados anteriores es razonable proponer que el patrón de alometría filogenética común a *P. troglodytes* y *H. sapiens* es el primitivo para la tribu Hominini y que el patrón de SH es derivado dentro de este clado. Por otra parte, no es posible establecer si el patrón de los gorilas es el estado primitivo para el conjunto de la

subfamilia Homininae o, si, por el contrario, dicho estado primitivo es el patrón común de chimpancés y humanos modernos.

En la Tabla 5.9 se ofrece un resumen de la discusión de la variación del tamaño absoluto y proporcional de las diferentes regiones del OEM. En dicha tabla también se ofrece una propuesta de polaridad de estados para aquellas variables en la que esto es posible. Con la excepción del tamaño general del OEM, la propuesta de polaridad sólo se ha realizado para las variables proporcionales, en las que ha sido posible estudiar los patrones de alometría filogenética y distinguir los casos de homoplasia. Los datos no permiten establecer la polaridad de estados para el conjunto de la subfamilia Homininae en la mayoría de las variables, puesto que hay, en cada caso, distintas posibilidades que son igualmente razonables. Solamente en el caso del tamaño relativo de la cavidad timpánica ha sido posible proponer que el estado presente en los representantes del género *Homo* es el derivado dentro de la subfamilia. En dos ocasiones ha sido posible establecer un estado derivado dentro de la tribu Hominini, y en ambos casos dichos estados derivados están presentes en la muestra de SH.

Tabla 5.9. Resumen del análisis de la variación del tamaño absoluto y relativo de las distintas partes del oído.

	Tamaño total del OEM	Tamaño absoluto del oído externo	Tamaño relativo del oído externo	Tamaño absoluto de la cavidad timpánica	Tamaño relativo de la cavidad timpánica	Tamaño absoluto del antro mastoideo	Tamaño relativo del antro mastoideo
<i>G. gorilla</i>	Grande	Grande	Grande	Intermedio	Pequeño	Pequeño	Pequeño
<i>P. troglodytes</i>	Pequeño	Intermedio	Intermedio	Pequeño	Pequeño	Pequeño	Intermedio
<i>H. sapiens</i>	Pequeño	Pequeño	Pequeño	Grande	Grande^b	Pequeño	Intermedio
SH	Grande^a	Intermedio	Pequeño	Grande	Grande^b	Grande	Grande^a

^a Estado del carácter considerado derivado dentro de la Tribu Hominini.

^b Estado del carácter considerado derivado dentro de la subfamilia Homininae.

5.1.2. Análisis de alometría en las variables del oído externo

En este apartado se comparan los valores de las variables del oído externo (LEACc, RAEAC y RATM) frente a la media geométrica de dicha región, con el propósito de establecer patrones de alometría filogenética común entre las distintas muestras y compararlos con los resultados del análisis univariante.

5.1.2.1. Longitud relativa del conducto auditivo externo

Los análisis de ANCOVA realizados para las variables LEAC_C y media geométrica del oído externo (Anexo 3.4), indican que la recta de alometría estática de *G. gorilla* y *P. troglodytes* pueden unirse en una única recta de alometría filogenética común (Fig. 5.4). Por su parte, dichos análisis indican que el patrón de alometría estática de la muestra de *H. sapiens* y el de la muestra de SH no pueden agruparse en una única recta de regresión común. Sin embargo, si se retira del análisis al Cr.5 de SH (triángulo morado vacío de la Figura 5.4) el análisis de ANCOVA muestra que los patrones de alometría estática de ambas muestras del género *Homo* pueden reunirse en una única recta de regresión. A nuestro juicio, esta segunda opción refleja mejor la distribución de valores del conjunto de ambas muestras y por ello, es la que se ha representado.

Los resultados del análisis univariante muestran que las diferencias en la longitud del conducto auditivo externo no pueden relacionarse directamente con la variación de tamaño corporal, puesto que los chimpancés presentan valores significativamente superiores a los de humanos modernos y SH a pesar de su menor tamaño corporal (Tabla 4.4).

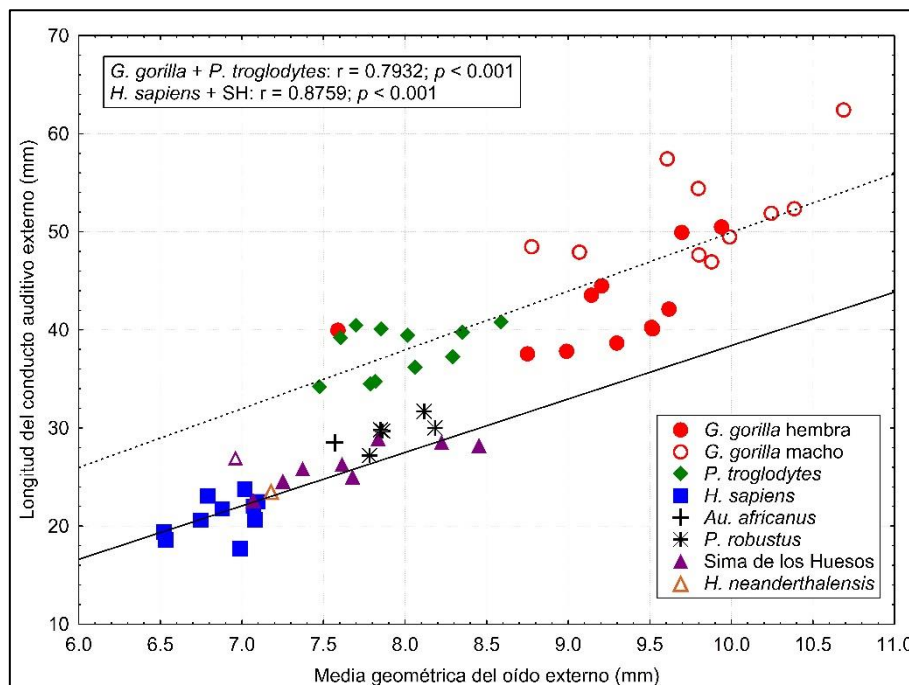


Figura 5.29. Representación de la longitud del conducto auditivo externo (LEAC_C) frente a la media geométrica del oído externo. La línea negra discontinua corresponde a la recta de regresión conjunta de la muestra de *G. gorilla* y de *P. troglodytes*, y la línea negra continua corresponde a la recta de regresión conjunta de *H. sapiens* y la muestra de SH. El triángulo morado vacío corresponde al Cr.5 de SH, que no se ha tenido en cuenta en los análisis de ANCOVA. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5. Los valores originales de *Au. Africanus* y *P. robustus* tomados de Quam et al. (2015).

En la Figura 5.4 se muestran los dos patrones de alometría filogenética establecidos a partir del análisis de ANCOVA, uno para *G. gorilla* y *P. troglodytes*, y otro para *H. sapiens* y SH. De acuerdo con dichos patrones, los grandes simios africanos presentan conductos auditivos externos proporcionalmente mayores, respecto del tamaño de su oído externo, que los de los representantes del género *Homo*. Las diferencias en la $LEAC_C$ entre chimpancés y gorilas pueden explicarse por las diferencias en el tamaño general del oído externo en el seno del mismo patrón de alometría filogenética. Del mismo modo, la diferencia en la $LEAC_C$ entre humanos modernos y la muestra de SH está relacionada con la variación en el tamaño general del oído externo dentro de un mismo patrón de alometría filogenética. La hipótesis más sencilla es la de considerar que el patrón de gorilas y chimpancés es el primitivo para la subfamilia Homininae.

Tanto el ejemplar de *Au. africanus* como los de *P. robustus* muestran valores del $LEAC_C$ muy próximos a los esperados para sus medias geométricas del oído externo a partir del patrón de alometría común a *H. sapiens* y SH, lo que apunta a que dicho patrón es común a toda la subtribu Hominina. Es interesante destacar que las diferencias de $LEAC_C$ en los homínidos no parecen directamente relacionadas con la variación del tamaño corporal, puesto que los australopitecos y parántropos ofrecen valores similares de $LEAC_C$ que los de SH, aunque sus tamaños corporales son muy diferentes. Por su parte, el ejemplar neandertal La Quina H5 ofrece un valor de $LEAC_C$ muy próximo a su valor esperado según el patrón de alometría de *H. sapiens* y SH. Dentro de la subtribu Hominina es razonable proponer que la mayor longitud relativa del conducto auditivo externo presente en australopitecos, parántropos y SH es el estado primitivo, mientras que la menor longitud relativa de dicho conducto en *H. sapiens* puede considerarse el estado derivado.

5.1.2.2. Tamaño relativo del radio del área de la sección del conducto auditivo externo

En la Figura 5.5 se muestran los valores de la variable RAEAC frente a la media geométrica del oído externo. Así mismo, en dicha figura se han representado las rectas de regresión correspondientes a los patrones de alometría establecidos a partir de los análisis de ANCOVA (Anexo 3.5). Dichos análisis indican que la recta de

alometría estática de *G. gorilla* y *P. troglodytes* pueden unirse en una única recta de alometría filogenética común, mientras que el patrón de alometría estática de la muestra de *H. sapiens* y el de la muestra de SH no pueden agruparse en una única recta de regresión común y por ello se representan por separado.

Los resultados del análisis univariante (Tabla 4.6) indican que la diferencia existente en el área de la sección del conducto auditivo externo (AEAC) de los grandes simios puede estar relacionada con la variación de tamaño corporal, con los gorilas presentando áreas significativamente mayores que las de los chimpancés. El patrón de alometría filogenética establecido para los grandes simios determina que estos presenten conductos auditivos externos proporcionalmente más estrechos, respecto del tamaño de su oído externo, que los correspondientes a los de los humanos modernos y a los de SH (Fig. 5.5). A su vez, el patrón alométrico de los humanos modernos determina la presencia de un conducto auditivo externo proporcionalmente más ancho que el de la muestra de SH. En nuestra opinión, la hipótesis más sencilla es la de considerar que el patrón de gorilas y chimpancés es el primitivo para la subfamilia Homininae.

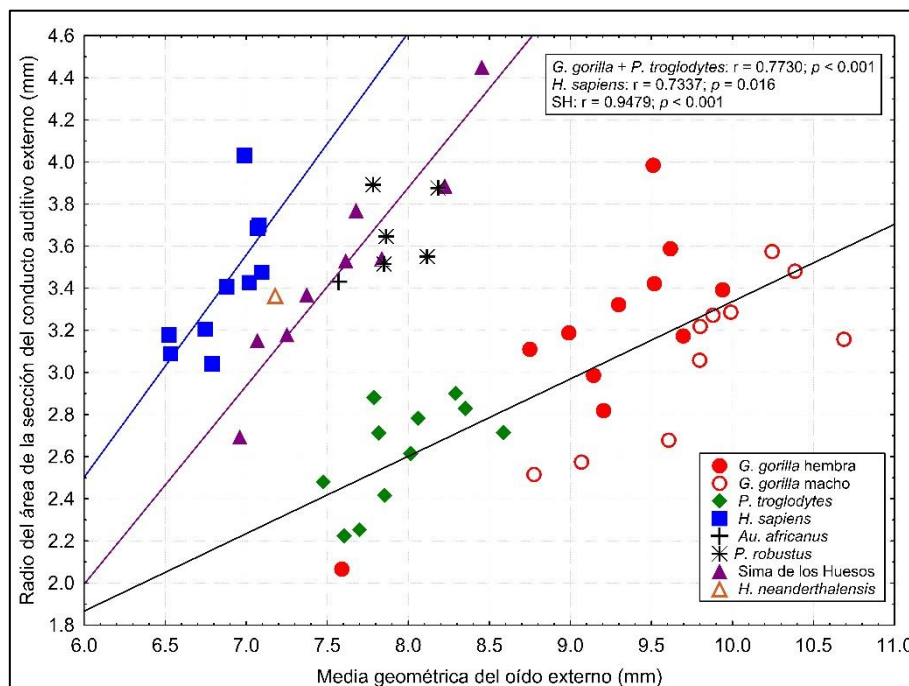


Figura 5.30. Representación del radio del área de la sección del conducto auditivo externo (RAEAC) frente a la media geométrica del oído externo. La línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de la muestra de *G. gorilla* y de *P. troglodytes*, la línea azul corresponde a la recta de regresión de *H. sapiens* y la línea morada corresponde a la recta de regresión de la muestra de SH. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5. Los valores originales de *Au. Africanus* y *P. robustus* tomados de Quam et al. (2015).

Tanto el ejemplar de *Au. africanus* como los de *P. robustus* muestran valores del RAEAC muy próximos a los esperados para sus medias geométricas del oído externo

a partir del patrón de alometría de SH, lo que apunta a que dicho patrón es común a toda la subtribu Hominina, a partir del cual *H. sapiens* derivó a un conducto auditivo externo relativamente más ancho. Por su parte, el ejemplar neandertal La Quina H5 ofrece un valor de RAEAC similar a los esperados tanto desde el patrón de alometría de *H. sapiens* como desde el correspondiente a SH.

5.1.2.3. Tamaño relativo del radio del área de la membrana timpánica

En la Figura 5.6 se ofrece la representación de los valores del radio del área de la membrana timpánica (RATM) frente a la media geométrica del oído externo, así como las rectas de regresión de los patrones de alometría establecidos a partir de los análisis de ANCOVA (Anexo 3.6). Dichos análisis han mostrado la posibilidad de reunir en un patrón de alometría filogenética común los patrones de alometría estática de las muestras de humanos modernos y de SH. Por su parte, los patrones correspondientes a los gorilas y chimpancés no pueden unirse entre sí, ni al de ninguna de las otras muestras, por lo que se representan independientemente (Fig. 5.6).

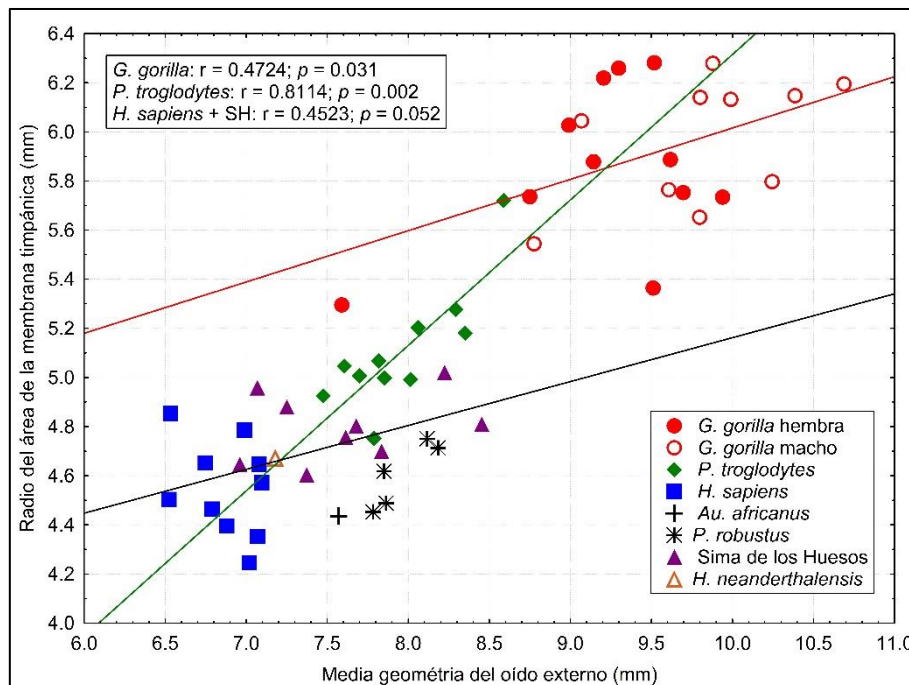


Figura 5.31. Representación del radio del área de la membrana timpánica (RATM) frente a la media geométrica del oído externo. La línea roja corresponde a la recta de regresión de la muestra de *G. gorilla*, la línea verde corresponde a la recta de regresión de *P. troglodytes*, la línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de *H. sapiens* y de la muestra de SH. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5. Los valores originales de *Au. Africanus* y *P. robustus* tomados de Quam et al. (2015).

Los resultados encontrados para esta variable en el análisis univariante (Tabla 4.8) sugieren que las diferencias entre las muestras no pueden ser explicadas directamente por variaciones en el tamaño corporal, puesto que los chimpancés presentan membranas timpánicas más grandes que las de *H. sapiens* y SH, a pesar de su menor tamaño corporal.

Los resultados del análisis de ANCOVA señalan que la membrana timpánica de los chimpancés es proporcionalmente más pequeña que la de los gorilas, pero proporcionalmente mayor que las de *H. sapiens* y SH, que a su vez comparten un patrón de alometría filogenética común. La existencia de un patrón de alometría estática independiente para cada género impide pronunciarse sobre cuál de ellos es el patrón primitivo para los Homininae.

Tanto el ejemplar de *Au. africanus* como los de *P. robustus* ofrecen valores más cercanos a los esperados desde el patrón común de *H. sapiens* y SH que a los correspondientes al patrón de *P. troglodytes*. Por su parte, La Quina H5 también presenta un valor que es igual al esperado desde el patrón de alometría filogenética común de humanos modernos y SH. Estos resultados apuntan a que el patrón de alometría filogenético de humanos modernos y SH es el común a la subtribu Hominina.

Tomados en su conjunto, los resultados de los análisis de alometría de las distintas variables del oído externo pueden integrarse en una única propuesta que contempla la existencia de un patrón general de alometría para los grandes simios africanos y otro para los homíninos. Chimpancés y gorilas comparten el patrón alométrico en cuanto a la longitud y el área de la sección del conducto auditivo externo, aunque presentando los chimpancés valores absolutos menores en esas variables. Por su parte, los chimpancés se separan de los gorilas en el tamaño relativo del área de la membrana timpánica, presentando un tamaño proporcionalmente menor. El oído externo de los homíninos es más pequeño en términos generales que el de los grandes simios africanos, debido al acortamiento del conducto auditivo externo y a la reducción en el área de la membrana timpánica. Sin embargo, los homíninos presentan al mismo tiempo un ensanchamiento de la sección del conducto auditivo externo, lo que determina la aparición de un patrón alométrico específico para el oído externo. Dentro de este patrón *H. sapiens* se caracteriza por la mayor reducción en la longitud en el conducto auditivo externo y en el área de la membrana timpánica, a la vez que mantiene el valor absoluto de la sección del conducto (que, de este modo, se hace proporcionalmente mayor).

Si como parece, por ser la propuesta más parsimoniosa, los gorilas presentan el estado primitivo, en cuanto a las proporciones del oído externo, puede establecerse que los chimpancés han derivado de ese patrón por una reducción relativa del área de la membrana timpánica. Por su parte, los homínidos han variado las proporciones de los elementos del oído externo dando lugar a un patrón de alometría propio, con conductos auditivos más cortos y anchos y membranas timpánicas más pequeñas. Finalmente, *H. sapiens* presenta el oído externo más pequeño de todas las muestras debido a la reducción de la longitud del conducto auditivo externo y a la reducción del área de la membrana timpánica.

5.1.3. Análisis de alometría en las variables de la cavidad timpánica

En este apartado se comparan las variables de la cavidad timpánica (LECT, radio del AVO y radio del VMEC) contra la media geométrica de dicha cavidad, para establecer patrones de alometría filogenética común entre las distintas muestras.

5.1.3.1. Longitud relativa del eje de la cavidad timpánica

Los resultados de los análisis de ANCOVA para las variables LECT y media geométrica de la cavidad timpánica (Anexo 3.7) muestran que las rectas de alometría estática de *G. gorilla* y *P. troglodytes* no pueden reunirse con las de ninguna otra muestra y por ello se representan independientemente en la Figura 5.7. Por otro lado, el resultado del análisis de ANCOVA realizado para comparar las rectas de regresión de *H. sapiens* y SH indican que ambas muestras no pueden reunirse, aunque el valor de p para la comparación de medias se encuentra en el límite de significación ($p = 0.045$; Anexo 3.7). De hecho, cuando se retira del análisis al Cr.15 de SH (triángulo morado vacío de la Figura 5.7) el nuevo análisis de ANCOVA muestra que los patrones de alometría estática de ambas muestras del género *Homo* si pueden reunirse en una única recta de regresión. A nuestro juicio, esta segunda opción refleja mejor la distribución de valores del conjunto de ambas muestras y por ello, es la recta de regresión que se ha representado (Fig. 5.7).

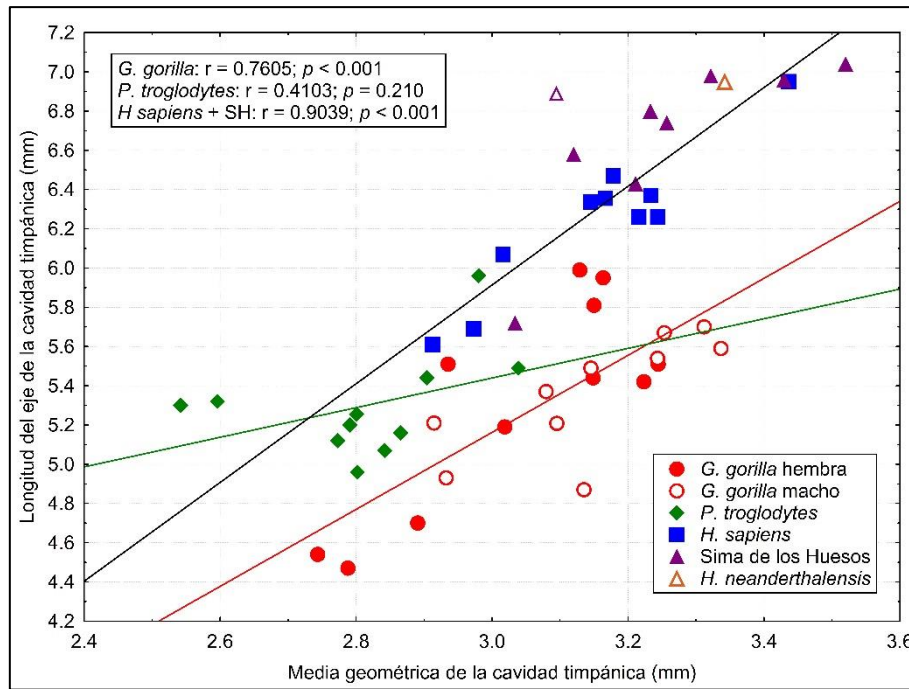


Figura 5.32. Representación del eje de la cavidad timpánica (LECT) frente a la media geométrica de la cavidad timpánica. La línea roja corresponde a la recta de regresión de la muestra de *G. gorilla*, la línea verde corresponde a la recta de regresión de *P. troglodytes* y la línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de *H. sapiens* y de la muestra de SH. El triángulo morado vacío corresponde al Cr.16 de SH, que no se ha tenido en cuenta en los análisis de ANCOVA. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5.

Los resultados del análisis univariante para esta variable (Tabla 4.12) muestran que las diferencias entre las distintas muestras son independientes de la variación del tamaño corporal, puesto que gorilas y chimpancés muestran valores equivalentes e inferiores a los de *H. sapiens* y SH.

Por su parte, los análisis de ANCOVA indican que los patrones de alometría estática de *G. gorilla* y *P. troglodytes* difieren entre sí, y que los chimpancés presentan un eje de la cavidad timpánica proporcionalmente más largo, respecto al tamaño general de dicha cavidad, que los gorilas. Por otro lado, el patrón de alometría común de humanos modernos y SH determina la existencia de ejes de la cavidad timpánica proporcionalmente más largos que los de los grandes simios africanos. Por su parte, el individuo neandertal La Quina H5 presenta una longitud del eje de la cavidad timpánica que se corresponde con el esperado para el patrón alométrico de humanos modernos y SH. No es posible determinar cuál es el patrón primitivo alométrico de los Homininae, debido a que cada género presenta un patrón diferente.

5.1.3.2. Tamaño relativo del radio del área de la ventana oval

En la Figura 5.8 se representan los valores del RAVO frente a la media geométrica de la cavidad timpánica. Los análisis de ANCOVA (Anexo 3.8) muestran que es posible reunir en una única recta de alometría filogenética común a *G. gorilla*, *P. troglodytes* y *H. sapiens*, mientras que la muestra de SH presenta un patrón alométrico independiente (Fig. 5.8).

Los resultados del análisis univariante (Tabla 4.18) no muestran una relación directa entre la variación del área de la ventana oval (AVO) y del tamaño corporal en las distintas muestras, puesto que los gorilas presentan valores similares a humanos modernos y SH a pesar de su mayor tamaño corporal.

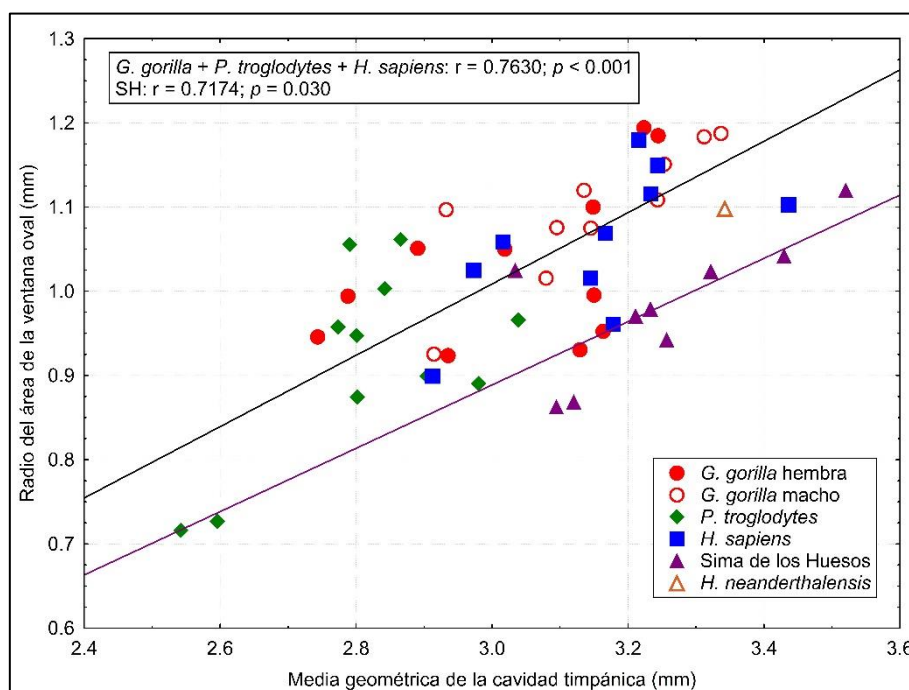


Figura 5.33. Representación del radio de la ventana oval (RAVO) frente a la media geométrica de la cavidad timpánica. La línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de la muestra de *G. gorilla*, de *P. troglodytes* y de *H. sapiens* y la línea morada corresponde a la recta de regresión de la muestra de SH. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5.

Por su parte, los análisis de ANCOVA indican la existencia de un patrón de alometría filogenética común para el conjunto de las muestras excepto SH, que presentan valores de RAVO proporcionalmente menores, respecto al tamaño de la cavidad timpánica, que el resto de las muestras. La hipótesis más sencilla es la de proponer

que el patrón de alometría filogenética común a gorilas, chimpancés y humanos modernos constituye el estado primitivo del carácter para los Homíninae, mientras que el patrón exclusivo de SH parece ser derivado. El ejemplar neandertal La Quina H5 presenta un valor compatible tanto con el patrón alométrico común, como con el de SH.

5.1.3.3. Tamaño relativo del radio del volumen de la cavidad timpánica

Los resultados de los análisis de ANCOVA para las variables RVMEC y la media geométrica de la cavidad timpánica (Anexo 3.9) muestran que las rectas de regresión de *G. gorilla* y *P. troglodytes* pueden reunirse en una única recta de alometría filogenética común (Fig. 5.9). Por otro lado, los resultados del análisis de ANCOVA realizado para comparar dicha recta de alometría común con la recta de regresión de SH indican que ambas muestras no pueden reunirse, aunque el valor de p para la comparación de medias se encuentra en el límite de significación ($p = 0.049$; Anexo 3.9). Cuando se retira del análisis al Cr.16 de SH (triángulo morado vacío de la Figura 5.9) el nuevo análisis de ANCOVA muestra que *G. gorilla*, *P. troglodytes* y SH si pueden agruparse en un mismo patrón de alometría filogenética. En nuestra opinión, esta opción refleja mejor la distribución de valores del conjunto de las tres muestras y, por ello, es la recta de regresión que se ha representado en la Figura 5.9. Al comparar los parámetros de esta recta común con los correspondientes a la recta de *H. sapiens* (Anexo 3.9), el análisis de ANCOVA indica que no es posible reunir ambas rectas en un único patrón, por lo que, en la Figura 5.9 hemos representado la recta de alometría estática de *H. sapiens* de manera independiente.

Los resultados del análisis univariante (Tabla 4.20) no muestran una relación directa entre la variación del volumen de la cavidad timpánica (VMEC) y del tamaño corporal en las distintas muestras, ya que, pese a la disparidad de tamaños corporales, no hay diferencias significativas en esta variable entre gorilas y SH, por una parte, ni entre chimpancés y humanos modernos, por la otra.

Por otro lado, los análisis de ANCOVA realizados indican la existencia de un patrón de alometría filogenética común para el conjunto de la muestra excepto *H. sapiens*. Nuestra especie presenta un patrón alométrico propio, que determina la presencia de volúmenes de la cavidad timpánica proporcionalmente menores que los del resto de las muestras. En nuestra opinión, la hipótesis más sencilla es la de considerar que el patrón de alometría filogenética común presente en los grandes simios africanos y en

SH representa el estado primitivo de la subfamilia Homininae. Interesantemente, el ejemplar neandertal La Quina H5 presenta un valor en esta variable que está muy próximo al valor esperado a partir del patrón alométrico de *H. sapiens*, lo que, dada la presencia del estado primitivo en la muestra de SH, sugiere la existencia de una homoplasia entre nuestra especie y *H. neanderthalensis*.

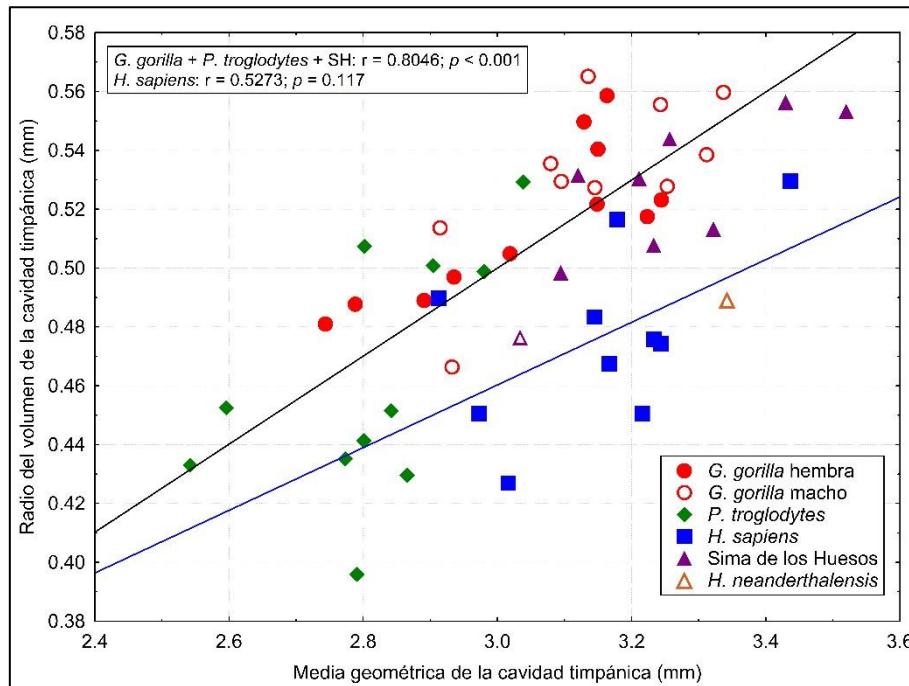


Figura 5.34. Representación del radio del volumen de la cavidad timpánica (RVMEC) frente a la media geométrica de la cavidad timpánica. La línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de la muestra de *G. gorilla*, *P. troglodytes* y la muestra de SH y la línea azul corresponde a la recta de regresión de *H. sapiens*. El triángulo morado vacío corresponde al Cr.16 de SH, que no se ha tenido en cuenta en los análisis de ANCOVA. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5.

Los resultados de los análisis de alometría de las distintas variables de la cavidad timpánica permiten realizar una propuesta conjunta sobre la evolución de esta región anatómica en la subfamilia Homininae. En nuestra opinión, la hipótesis más parsimoniosa indica que los grandes simios africanos presentan las proporciones primitivas en las variables de la cavidad timpánica. A partir de dicha condición, el género *Homo* habría derivado un eje de la cavidad timpánica más largo que el de los grandes simios africanos, tanto en términos absolutos como relativos al tamaño general de dicha cavidad. Dentro del género *Homo*, la muestra de SH presenta un estado derivado en cuanto al pequeño tamaño relativo del área de su ventana oval, mientras que *H. sapiens* presenta como rasgo derivado el menor tamaño relativo del volumen de su cavidad timpánica.

5.1.4. Análisis de alometría en las variables del antro mastoideo

En este apartado se comparan los valores de las variables del antro mastoideo (LAD, RAD_E y RAD_S) frente a la media geométrica de dicha región, con el propósito de establecer patrones de alometría filogenética común entre las distintas muestras y compararlos con los resultados del análisis univariante.

5.1.4.1. Longitud relativa del antro mastoideo

En la Figura 5.10 se muestran los valores de la variable LAD frente a la media geométrica del antro mastoideo. También se han representado las rectas de regresión correspondientes a los patrones de alometría establecidos a partir de los análisis de ANCOVA (Anexo 3.10), que indican que la recta de alometría estática de *G. gorilla*, la de los fósiles de SH y la de *H. sapiens* pueden reunirse en una única recta de alometría filogenética común, mientras que el patrón de alometría estática de la muestra de *P. troglodytes* no puede agruparse en dicha recta de alometría filogenética común y se representa por separado (Fig. 5.10).

Los resultados del análisis univariante (Tabla 4.24) indican que la diferencia existente en el LAD de los grandes simios no parece estar relacionada con la variación de tamaño corporal, puesto que los chimpancés presentan valores significativamente superiores a los de los gorilas y a los de los humanos modernos, que a su vez muestran valores similares en esta variable.

El patrón de alometría estática de *P. troglodytes* determina que sus antros mastoideos sean proporcionalmente más largos que los correspondientes a gorilas, humanos modernos y SH. Los dos ejemplares estudiados de *Au. africanus* y uno de los de *P. robustus* muestran valores del LAD cercanos a los esperados a partir del patrón de alometría de *P. troglodytes*, mientras que el segundo de los fósiles de *P. robustus* muestra un valor intermedio entre los valores esperados desde ambos patrones de alometría (Fig. 5.10). Por su parte, el ejemplar La Quina H5 ofrece un valor esperado próximo al esperado desde el patrón de alometría común a gorilas, humanos y SH

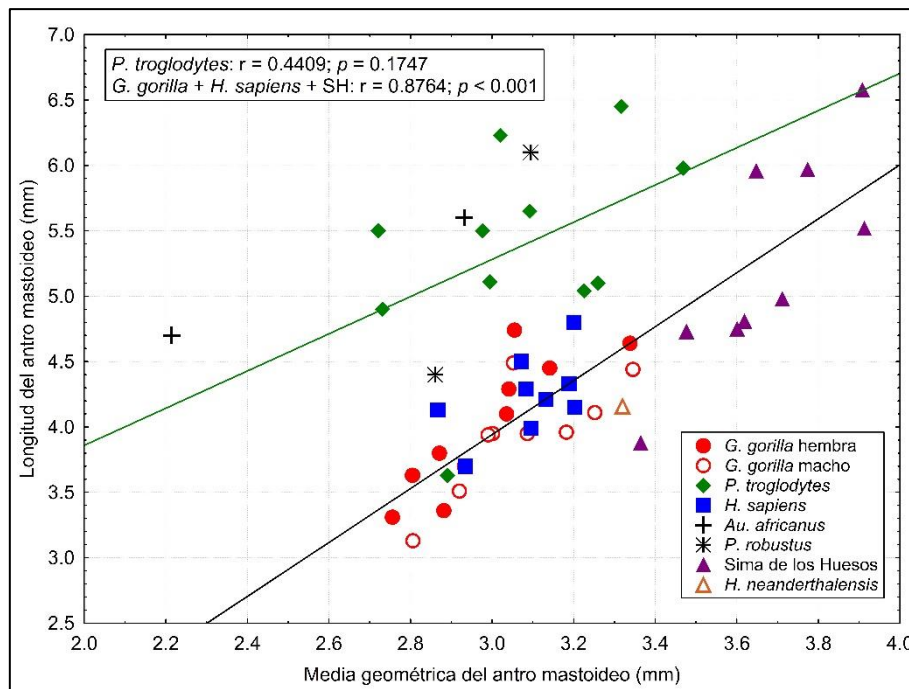


Figura 5.35. Representación de la longitud del antro mastoideo (LAD) frente a la media geométrica del antro mastoideo. La línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de la muestra de *G. gorilla*, *H. sapiens* y la muestra de SH y la línea verde corresponde a la recta de regresión de *P. troglodytes*. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5. Los valores originales de *Au. africanus* y *P. robustus* tomados de Quam et al. (2015).

.A nuestro juicio, esta situación permite proponer que el patrón de alometría de los chimpancés, que parece estar compartido por *Au. africanus* y *P. robustus*, constituye el estado primitivo para la tribu Hominina, a partir del cual el género *Homo* habría derivado antros mastoideos proporcionalmente más cortos. Esta propuesta implica asumir que la coincidencia entre el patrón de alometría del género *Homo* (humanos modernos y SH) y el correspondiente a *G. gorilla* representa una homoplasia.

5.1.4.2. Tamaño relativo del radio de entrada del antro mastoideo

En la Figura 5.11 se muestran los valores de la variable RAD_E frente a la media geométrica del antro mastoideo, junto con las rectas de regresión correspondientes a los patrones de alometría establecidos a partir de los análisis de ANCOVA (Anexo 3.11). Los resultados de dichos análisis indican que los patrones de alometría estática de las cuatro muestras estudiadas pueden reunirse en una única recta de alometría filogenética común.

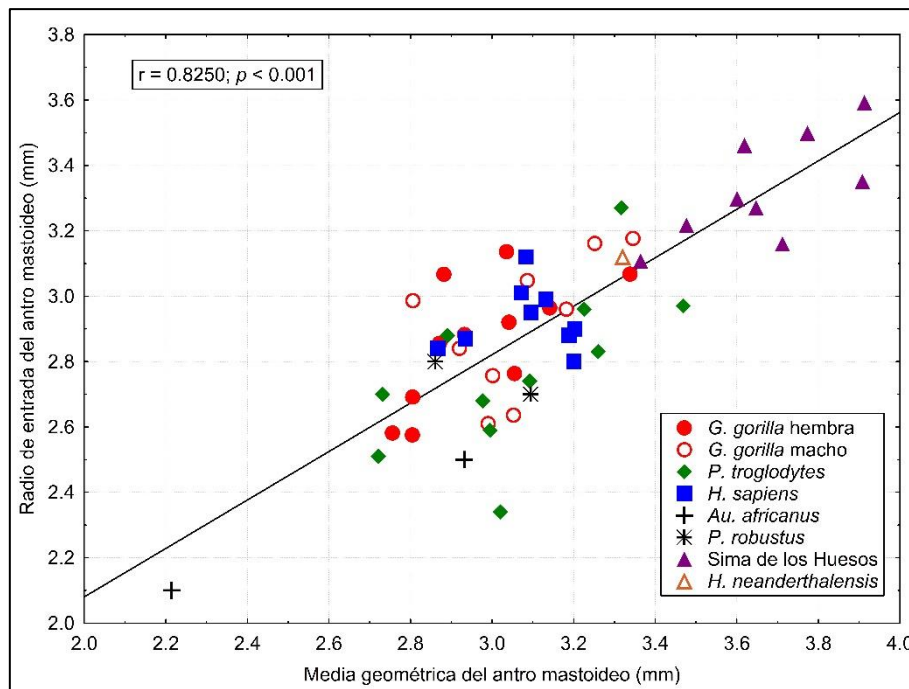


Figura 5.36. Representación del radio del área de entrada del antro mastoideo (RAD_E) frente a la media geométrica del antro mastoideo. La línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de todas las muestras. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5. Los valores originales de *Au. africanus* y *P. robustus* tomados de Quam et al. (2015).

Los resultados del análisis univariante (Tabla 4.26) indican que únicamente los fósiles de SH presentan diferencias significativas con el resto de las muestras, que no pueden explicarse por la variación en el tamaño corporal.

Tanto los ejemplares estudiados de *Au. africanus* como los de *P. robustus* y el ejemplar neandertal La Quina H5 presentan valores cercanos a los esperados de acuerdo con el patrón de alometría filogenética común. En este contexto, la diferencia en los valores absolutos del radio de entrada del antro mastoideo entre SH y el resto de las muestras puede ser explicada por la variación en el tamaño general del antro mastoideo, dentro de un mismo patrón de alometría filogenética común.

5.1.4.3. Tamaño relativo del radio de salida del antro mastoideo

En la Figura 5.12 se muestran los valores de la variable RAD_S frente a la media geométrica del antro mastoideo junto con las rectas de regresión correspondientes a los patrones de alometría establecidos a partir de los análisis de ANCOVA (Anexo 3.12). Los resultados de dicho análisis muestran que no es posible reunir la recta de regresión de alometría estática de *P. troglodytes* con la de ninguna otra muestra. Por otra parte, las rectas de regresión de *G. gorilla* y de *H. sapiens* pueden reunirse en una

única recta de alometría filogenética común. El resultado del análisis de ANCOVA realizado para comparar la recta común de gorilas y humanos modernos con la correspondiente a SH, indica que ambas rectas son diferentes, aunque el valor de p ($p = 0.034$) está cerca del límite de significación. Si se elimina del análisis el valor del Cr.3 de SH (triángulo vacío morado de la Figura 5.12), el nuevo análisis de ANCOVA indica que gorilas, humanos modernos y la muestra de SH pueden reunirse en una única recta de alometría filogenética común (Anexo 3.12). En nuestra opinión, esta situación es la que mejor refleja la distribución de los valores de las tres muestras y por ello es la que hemos representado en la Figura 5.12.

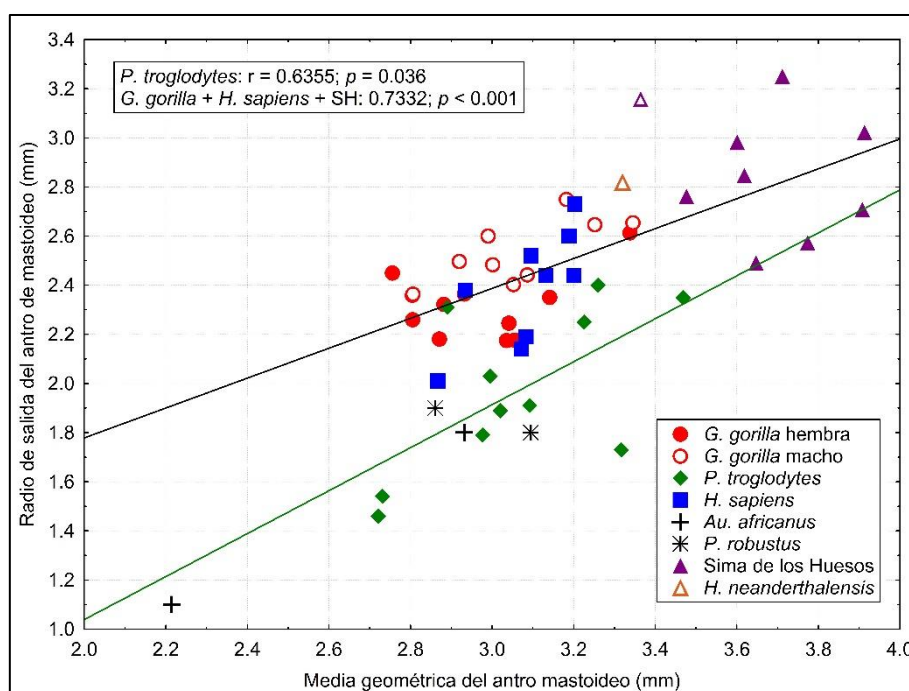


Figura 5.37. Representación del área de salida del antro mastoideo (RAD_s) frente a la media geométrica del antro mastoideo. La línea negra corresponde a la recta de regresión conjunta de la muestra de *G. gorilla*, *H. sapiens* y la muestra de SH y la línea verde corresponde a la recta de regresión de *P. troglodytes*. El triángulo morado vacío corresponde al Cr.3 de SH, que no se ha tenido en cuenta en los análisis de ANCOVA. El ejemplar de *H. neanderthalensis* es La Quina H5. Los valores originales de *Au. africanus* y *P. robustus* tomados de Quam et al. (2015).

Los resultados del análisis univariante (Tabla 4.28) no muestran una relación directa entre la variación de los valores del RAD_s con el tamaño corporal en las diferentes muestras. Así, a pesar de las diferencias en el tamaño corporal, gorilas y humanos modernos presentan promedios similares, mientras que la muestra de SH ofrece un promedio significativamente mayor que los del resto de las muestras.

El patrón de alometría estática establecido para *P. troglodytes* (Fig. 5.12) determina que el área de salida de sus antros mastoideos sea proporcionalmente más pequeña que las del resto de las muestras. Por su parte, los ejemplares estudiados de *Au. africanus* y de *P. robustus* muestran valores del RAD_S cercanos a los esperados a partir del patrón de alometría de *P. troglodytes*, mientras que el ejemplar La Quina H5 ofrece un valor cercano al esperado desde el patrón de alometría filogenética común a gorilas, humanos y SH.

A nuestro juicio, estos resultados indican que el patrón de alometría estática de los chimpancés, que parece estar compartido por *Au. africanus* y *P. robustus*, constituye el estado primitivo para la tribu Hominina, a partir del cual el género *Homo* habría derivado antros mastoideos con áreas de salida proporcionalmente más grandes. Como sucedía en el caso de la longitud del antro mastoideo, esta propuesta implica asumir que la coincidencia entre el patrón de alometría del género *Homo* (humanos modernos, SH y, posiblemente, neandertales) y el correspondiente a *G. gorilla* representa una homoplasia.

Aceptando, como ocurría con el oído externo, que los gorilas presentan el patrón primitivo de alometría en las variables del antro mastoideo, es posible proponer una hipótesis de secuencia de cambios en la evolución del antro mastoideo en la subfamilia Homininae. Mientras que toda la subfamilia presenta el mismo patrón de alometría filogenética en el radio de entrada del antro mastoideo, la longitud del antro mastoideo se habría hecho proporcionalmente grande y el radio de salida relativamente pequeño en la tribu Hominina. Posteriormente, en el género *Homo* se habría reducido la longitud relativa del antro mastoideo y habría experimentado un aumento proporcional del radio de salida del antro mastoideo. En estos dos últimos caracteres, los gorilas y los representantes del género *Homo* presentarían sendas homoplasias.

Finalmente, en la Figura 5.13 se presenta un esquema en forma de cladograma que resume las conclusiones del apartado 5.1. Análisis del tamaño.

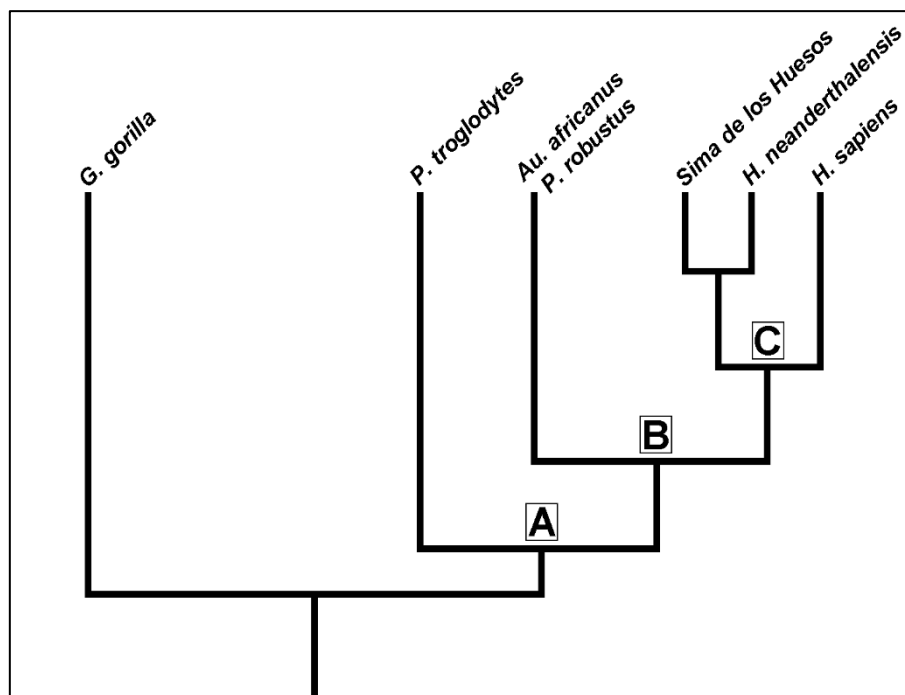


Figura 5.38. Cladograma de la subfamilia Homininae mostrando los principales cambios en las proporciones del oído.

A Cambios en las proporciones de las dimensiones del oído externo y medio de la tribu Hominini: disminución en el tamaño relativo del área de la membrana timpánica (ATM), aumento proporcional de la longitud del antro mastoideo (LAD), reducción relativa en el radio de salida del antro mastoideo (RADs).

B Cambios en las proporciones de las dimensiones del oído externo y medio de la subtribu Hominina: disminución en la longitud relativa del conducto auditivo externo (LEAC_c), aumento proporcional del área de la sección del conducto auditivo externo (AEAC).

C Cambios en las proporciones de las dimensiones del oído externo y medio en el género *Homo*: aumento del tamaño general de la cavidad timpánica, aumento relativo de la longitud del eje de la cavidad timpánica (LECT), disminución proporcional de la longitud del antro mastoideo (LAD; homoplasia con *G. gorilla*), aumento proporcional del área de salida del antro mastoideo (RADs; homoplasia con *G. gorilla*).

Rasgos derivados de la muestra de SH: aumento del tamaño general del oído externo y medio (OEM; homoplasia con *G. gorilla*), aumento relativo del tamaño general del antro mastoideo (especialmente de su longitud), disminución proporcional del área de la ventana oval.

Rasgos derivados de la muestra de *H. sapiens*: mayor disminución de la longitud relativa del conducto auditivo externo (LEAC_c), mayor reducción proporcional del área de la membrana timpánica (ATM), incremento proporcional del área del conducto auditivo externo (AEAC), disminución relativa del volumen de la cavidad timpánica (VMEC).

5.1.4. Patrones evolutivos del oído externo y medio: integración y modularidad.

En los últimos años, ha cobrado una importancia creciente el papel de la integración y la modularidad para el establecimiento de patrones evolutivos en la evolución humana (Polanski y Franciscus, 2006; Bastir, 2008; Bastir y Rosas, 2009; Grabowski et al., 2011; Gómez-Robles y Polly, 2012; Arlegi et al., 2018). El concepto de integración se refiere a conjuntos de rasgos que muestran un fuerte grado de covarianza, mientras que el de modularidad hace referencia a conjuntos de rasgos, denominados módulos,

que presentan una fuerte integración interna pero que son relativamente independientes entre sí (Klingenberg, 2008).

Desde esta perspectiva, el cambio evolutivo está influenciado por la modularidad y la integración de dos maneras diferentes. Por una parte, la integración limita la capacidad de los diferentes módulos para evolucionar de forma independiente, lo que restringe el cambio evolutivo (Klingenberg, 2005), mientras que, por otro lado, la modularidad permite que los módulos evolucionen de forma independiente y a diferentes velocidades evolutivas. Esta diferente tasa de evolución de los distintos módulos favorece la aparición de un patrón evolutivo en mosaico (Bastir, 2008). Así, en el caso de los fósiles de SH, se ha propuesto un modelo evolutivo en mosaico para la evolución del cráneo, con el esplanocráneo evolucionando de manera independiente al neurocráneo (Arsuaga et al., 2014). Este modelo evolutivo ha sido posteriormente propuesto para la evolución del linaje de *H. sapiens* (Hublin et al., 2017).

En esta línea, en uno de los artículos publicados que componen esta tesis (Conde-Valverde et al., 2019a) propusimos un modelo en mosaico para la evolución del oído, según el cual el laberinto, la cóclea y el conjunto del oído externo y medio se modificaron con diferentes ritmos a lo largo de la evolución de los Hominini. En este contexto es especialmente interesante el hecho de que la variación en el tamaño de las tres regiones del oído externo y medio no muestre relación con las diferencias en el tamaño corporal de las distintas muestras, lo que coincide con los resultados de Nummela (2017) para la cóclea de los primates y sugiere un cierto grado de independencia en la evolución del oído externo, la cavidad timpánica y el antro mastoideo. Más aún, el análisis pormenorizado de la variación de las distintas estructuras que componen cada una de las tres regiones ha mostrado un alto grado de independencia entre ellas y la existencia de diferentes combinaciones de estados primitivos y derivados en cada una de las regiones en las distintas muestras. Por todo ello, nos parece razonable proponer que las diferentes estructuras del oído externo y medio no presentan integración morfológica y sí una gran plasticidad y potencialidad evolutiva.

5.2. Longitud del ancho de banda ocupado (LABO)

En este apartado nos ocupamos en primer lugar de la relación entre la variación de la LABO con la evolución de las estructuras anatómicas del oído externo y medio en la

subfamilia Homininae. Por otra parte, también se estudia la relación entre la variación de la LABO, la sociabilidad y el número de vocalizaciones en gorilas y chimpancés.

5.2.1. Relación entre la variación de la LABO y la evolución de las estructuras anatómicas del oído externo y medio

En la Figura 5.14 se muestra los episodios de aumento de la LABO en el cladograma de la subfamilia Homininae, junto con los principales cambios en las proporciones de las estructuras del oído. Es razonable pensar que existe una relación entre los cambios en las proporciones de las estructuras del oído con los aumentos de la LABO en la subfamilia Homininae y para abordar el estudio de dicha relación se han calculado los coeficientes de correlación de Pearson (Tabla 5.10) entre la LABO y las distintas variables anatómicas. Dichas correlaciones se han calculado teniendo en cuenta el nodo en el que se produce cada aumento de la LABO. Así, para contextualizar el incremento de la LABO ocurrido en la tribu Hominini (1 en la Figura 5.14) se ha calculado la correlación para el conjunto de las muestras. En el caso del aumento de la LABO experimentada por el género *Homo* (2 en la Figura 5.14) se ha calculado la correlación en la tribu Hominini. Finalmente, para estudiar el aumento de la LABO en *H. sapiens* (3 en la Figura 5.14) se ha empleado la correlación calculada para el género *Homo*.

Tabla 5.10. Correlaciones entre la longitud del ancho de banda ocupado y las variables anatómicas

	LEAC _c	AEAC	ATM	AVO	VMEC	LAD	RAD _E	RAD _S
Homininae	r = -0.91	r = 0.16	r = -0.77	r = 0.09	r = -0.37	r = 0.09	r = 0.17	r = 0.22
	p < 0.001	p = 0.291	p < 0.001	p = 0.561	p = 0.011	p = 0.536	p = 0.260	p = 0.130
Hominini	r = -0.87	r = 0.34	r = -0.58	r = 0.65	r = 0.01	r = -0.56	r = 0.17	r = 0.43
	p < 0.001	p = 0.075	p = 0.001	p < 0.001	p = 0.946	p = 0.002	p = 0.396	p = 0.023
Homo	r = -0.94	r = -0.46	r = -0.13	r = 0.70	r = -0.53	r = -0.59	r = -0.72	r = -0.11
	p < 0.001	p = 0.066	p = 0.622	p = 0.002	p = 0.027	p = 0.013	p = 0.001	p = 0.673

La correlación de Homininae se ha calculado empleando las muestras de *G. gorilla*, *P. troglodytes*, SH y *H. sapiens*. La correlación de Hominini se ha calculado empleando las muestras de *P. troglodytes*, SH y *H. sapiens*. La correlación de *Homo* se ha calculado empleando las muestras de *H. sapiens* y SH. En negrita las correlaciones cuya $p < 0.05$.

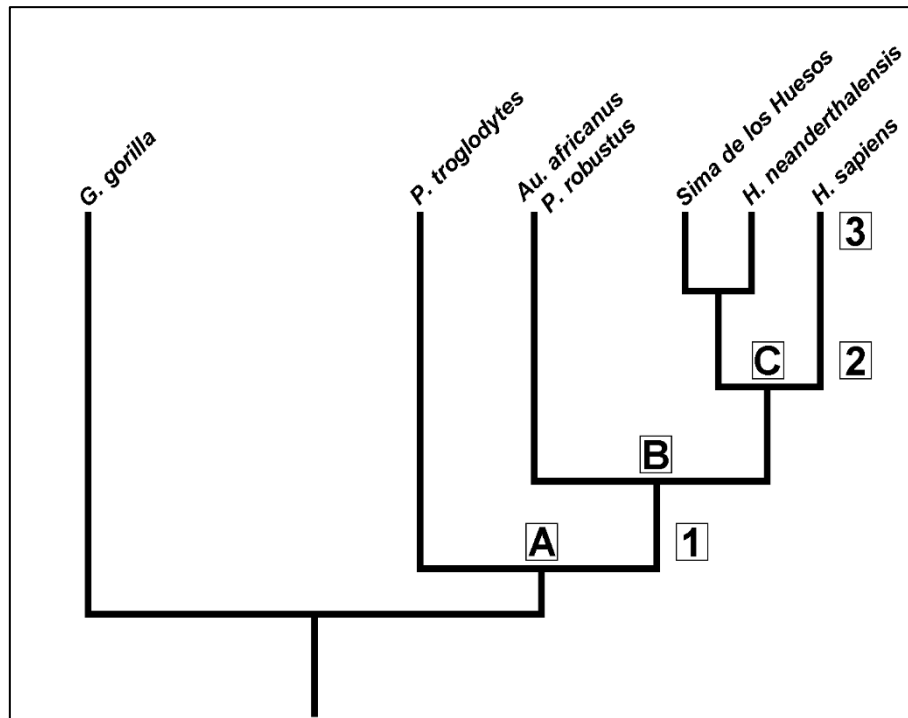


Figura 5.39. Cladograma de la subfamilia Homininae mostrando los principales cambios en las proporciones del oído y los incrementos de la longitud del ancho de banda ocupado (LABO). A, B y C como en Figura 5.13. 1: aumento de LABO en la tribu Hominini; 2: aumento de LABO en el género *Homo*; 3: aumento de LABO en *H. sapiens*.

Con respecto de los gorilas, la tribu Hominini presenta un incremento en el valor de LABO, indicado con **1** en la Figura 5.14. Este incremento está presente en los chimpancés, *Au. africanus*, *P. robustus*, humanos modernos y la muestra de SH. Como se ha visto en el apartado anterior, el oído externo y medio de los homininos se diferencia del de los gorilas por presentar una disminución en el tamaño relativo del área de la membrana timpánica, un aumento proporcional de la longitud del antro mastoideo y una reducción relativa en el radio de salida del antro mastoideo (**A**, en la Figura 5.13).

Como puede apreciarse en la Tabla 5.10, el área de la membrana timpánica es la única de las tres estructuras mencionadas que presenta una correlación significativa con la LABO (en los Homininae). Dicha correlación tiene un valor elevado y negativo, por lo que la reducción proporcional del área de la membrana timpánica ocurrida en los Hominini está claramente relacionada con el aumento de la LABO.

El siguiente aumento de la LABO se produce en el género *Homo*, respecto del resto de los Hominini (**2** en la Figura 5.14). El OEM del género *Homo* se diferencia por un aumento del tamaño general de la cavidad timpánica, un aumento relativo de la longitud del eje de la cavidad timpánica, la disminución proporcional de la longitud del

antro mastoideo y el aumento proporcional del área de salida del antro mastoideo (**C**, en la Figura 5.13).

De estas variables, únicamente están significativamente correlacionadas (en los Hominini) con la LABO la longitud y el área de salida del antro mastoideo. En el caso de la longitud del antro mastoideo, la correlación es negativa, mientras que el área de salida presenta una correlación positiva, por lo que la reducción proporcional de la longitud del antro mastoideo y el aumento relativo del radio de salida del antro están directamente relacionados con el aumento de la LABO en el género *Homo*.

El último aumento de la LABO ocurre en *H. sapiens* (**3** en la Figura 5.14). Nuestra especie se distingue de la muestra de SH por presentar una disminución de la longitud relativa del conducto auditivo externo, una reducción proporcional del área de la membrana timpánica, el incremento proporcional del área del conducto auditivo externo y la disminución relativa del volumen de la cavidad timpánica (**Rasgos derivados de la muestra de *H. sapiens*** en la Figura 5.13).

De las cuatro variables mencionadas, únicamente la longitud del conducto auditivo externo y el volumen de la cavidad timpánica presentan una correlación significativa con la LABO. En ambos casos, la correlación es negativa, aunque es sensiblemente mayor la correspondiente con la longitud del conducto auditivo externo. De este modo, la reducción proporcional de ambas estructuras está directamente relacionado con el aumento de la LABO en *H. sapiens*.

Es interesante destacar que en el caso de la muestra de SH, tres de los nuevos cráneos incluidos en este estudio, cuyos valores de LABO son los más bajos de la muestra, ofrecen los valores más altos en la LEAC_C (Cr. 4, Cr. 8 y Cr. 13). Dada la alta correlación negativa existente entre ambas variables en el género *Homo*, es razonable proponer que el menor valor de LABO obtenido en este estudio para la muestra de SH puede explicarse como un caso de alometría acústica dentro de *Homo*; es decir que los cráneos 4, 8 y 13 de SH presentan los valores de LABO esperados, dentro del género, para su gran LEAC_C.

El estudio de la relación entre los aumentos de la LABO y la variación de las proporciones de las estructuras anatómicas del oído externo y medio en la subfamilia Homininae puede resumirse como sigue. En primer lugar, la reducción relativa del área de la membrana timpánica ocurrida en la tribu Hominini está relacionada con el aumento del LABO respecto de los gorilas. Por otra parte, el aumento de la LABO en el género *Homo* puede relacionarse con la reducción proporcional de la longitud del

antro mastoideo y con el aumento relativo del radio de salida del antro mastoideo. Dentro del género *Homo*, el valor de la LABO está directamente relacionado con la reducción proporcional del volumen de la cavidad timpánica y de la longitud del conducto auditivo externo. Esta relación alométrica de la LABO con la longitud del conducto auditivo externo está claramente asociada a la diferencia entre los valores de la LABO de los fósiles de SH y *H. sapiens*. Finalmente, esta notable plasticidad evolutiva y funcional, que permite que se produzcan incrementos en la LABO mediante combinaciones distintas de modificaciones anatómicas, es el resultado esperado de la ausencia de integración de las estructuras del oído externo y medio.

5.2.2. Relación entre la variación de la LABO, la sociabilidad y el número de vocalizaciones en gorilas y chimpancés

Como se ha comentado en el apartado 1. Introducción, uno de los objetivos de esta tesis es contribuir a solucionar el debate sobre la relación entre la LABO y el grado de eficiencia en la comunicación vocal intraespecífica en la subfamilia Homininae. Martínez et al. (2013) y Quam et al. (2015) propusieron que el aumento de la LABO en los individuos de SH respecto de *P. troglodytes*, *Au. africanus* y *P. robustus*, estaba directamente relacionado con un aumento en la eficiencia de su comunicación vocal intraespecífica. Sin embargo, como ya hemos comentado, otros autores han puesto en duda dicha relación (Fitch, 2017; Hauser et al., 2014; Tattersall, 2016).

Si la idea de Martínez et al. (2013) y Quam et al. (2015) es correcta, es predecible que la relación entre la LABO y la eficiencia de la comunicación vocal también exista en el conjunto de la subfamilia Homininae. En este contexto, cabe esperar que, en el seno de la subfamilia, la mayor complejidad social de una especie esté acompañada de una comunicación vocal más rica y diversa en señales acústicas fácilmente distinguibles y de una mayor LABO en su audición.

Esta afirmación puede ser contrastada comparando las LABO de gorilas y chimpancés. Dado que los primeros presentan una menor complejidad social y número de vocalizaciones que los segundos (McComb y Semple, 2005) es esperable que su LABO también sea menor. De no ser así, la hipótesis de Martínez et al. (2013) y Quam et al. (2015) solo sería aplicable a la tribu Hominina.

Nuestros resultados muestran que la LABO de *G. gorilla* es significativamente menor que la de *P. troglodytes*, de acuerdo con lo previsto por la hipótesis de Martínez et al. (2013) y Quam et al. (2015). Es importante destacar que nuestros resultados también indican que dicha diferencia de la LABO no está directamente relacionada con la variación de tamaño corporal entre ambas especies, ni con una variación alométrica en el tamaño de las estructuras que constituyen el OEM, por lo que las diferencias entre la LABO de gorilas y chimpancés no se explican como un caso de alometría acústica (en el sentido de Fitch, 2000). De hecho, nuestros resultados muestran la existencia de una relación entre la mayor LABO de los chimpancés y la disminución relativa del área de la membrana timpánica, respecto del tamaño del oído externo, en esta especie.

De este modo, tomando en conjunto los resultados de los análisis sobre la variación de las proporciones del OEM y de la LABO, es posible proponer una hipótesis sobre la evolución del OEM y la LABO en la subfamilia Homininae. En nuestra opinión, los gorilas representan el modelo primitivo de la subfamilia. Esta idea se basa en el hecho de que los hominini muestran el mayor grado de sociabilidad y diversidad de vocalizaciones dentro del conjunto de la familia Hominidae, por lo que parece razonable proponer también que su mayor sociabilidad y riqueza de vocalizaciones constituyan el estado derivado dentro de la familia. En este contexto, nuestra propuesta es que la tribu Hominini experimentó en su evolución un aumento en la complejidad social y en la diversidad de sus vocalizaciones que fue acompañado por un aumento de su LABO, relacionado con una reducción relativa del área de su membrana timpánica. En nuestra opinión, se produjo un nuevo aumento de la complejidad social y de la comunicación vocal en el género *Homo*, que experimentó un incremento de su LABO asociado a la reducción proporcional de la longitud del antro mastoideo y al aumento relativo del radio de salida de dicho antro mastoideo. Finalmente, el mayor LABO de *H. sapiens* respecto de la muestra de SH puede contemplarse, a nuestro juicio, como indicativo de una mayor complejidad social y comunicación vocal intraespecífica en nuestra especie.

Capítulo 6
Conclusiones.

6. Conclusiones

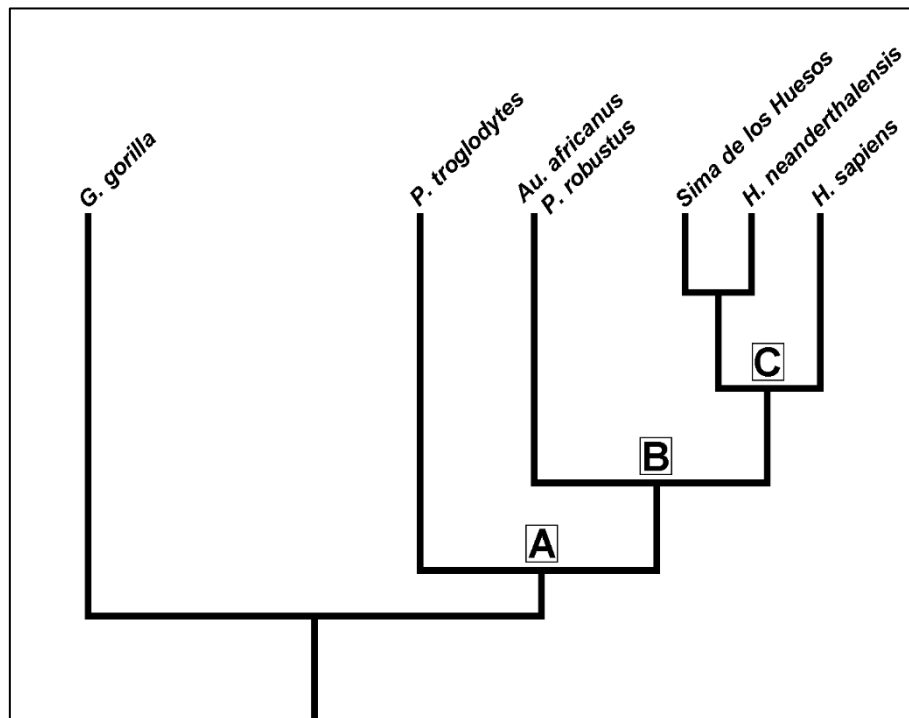
- I. El estudio comparado de los canales semicirculares de la muestra de la Sima de los Huesos y del fósil de Aroeira 3 muestra que los fósiles burgaleses presentan rasgos de tipo neandertal ausentes en el fósil portugués, sugiriendo la fragmentación y el aislamiento de las poblaciones ibéricas durante el MIS 12.
- II. Se ha elaborado un protocolo nuevo para la orientación y toma de medidas de la cóclea y se han definido siete variables nuevas.
- III. La cóclea de los fósiles de la Sima de los Huesos presenta un patrón en mosaico, con rasgos primitivos compartidos con *Pan troglodytes* junto con otros rasgos derivados compartidos con *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis*.
- IV. Algunos rasgos derivados compartidos de la cóclea de *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* constituyen un caso de homoplasia, pues los fósiles de la Sima de los Huesos presentan la condición primitiva.
- V. El límite superior de la audición de los individuos de la Sima los Huesos, inferido a partir de su volumen coclear, está ligeramente desplazado hacia frecuencias superiores, en comparación con los correspondientes a *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*.
- VI. Las únicas estructuras del oído externo y medio que presentan dimorfismo sexual en *Gorilla gorilla* son el conducto auditivo externo y las celdillas mastoideas.

- VII. Se ha realizado una propuesta de caracteres del oído externo y medio con valor para el diagnóstico taxonómico en la subfamilia Homininae. Dicha propuesta está resumida en la siguiente tabla.

	LEAC _c	AEAC	ATM	ANCAET	LECT	ANET	ANEVO
<i>G. gorilla</i>	Muy largo	Grande	Muy grande	Abierto	Corto	Cerrado	Intermedio
<i>P. troglodytes</i>	Largo	Pequeño	Grande	Abierto	Corto	Cerrado	Intermedio
<i>H. sapiens</i>	Muy corto	Grande	Pequeña	Cerrado	Largo	Abierto	Abierto
Parántropos	Corto	Grande	Pequeña	-	-	-	-
Australopitecos	Corto	Grande	Pequeña	-	-	-	-
SH	Corto	Grande	Pequeña	Cerrado	Más largo	Cerrado	Intermedio
<i>H. neanderthalensis</i>	Corto	Grande	Pequeña	Cerrado	Largo	Cerrado	Cerrado
	AVO	VMEC	VAD	LAD	RAD _E	RAD _S	VMA
<i>G. gorilla</i>	Grande	Grande	Pequeño	Corto	Pequeño	Intermedio	Grande
<i>P. troglodytes</i>	Pequeña	Pequeño	Pequeño	Largo	Pequeño	Pequeño	Intermedio
<i>H. sapiens</i>	Grande	Pequeño	Pequeño	Corto	Pequeño	Intermedio	Pequeño
Parántropos	-	Pequeño	-	Largo	Pequeño	Pequeño	Pequeño
Australopitecos	-	Pequeño	-	Largo	Pequeño	Pequeño	Pequeño
SH	Pequeña	Grande	Grande	Largo	Grande	Grande	Pequeño
<i>H. neanderthalensis</i>	Pequeña	Pequeño	Pequeño	Corto	?	Grande	Pequeño

- VIII. Los patrones de audición de ambos sexos de gorila son básicamente similares.
- IX. La longitud del ancho de banda ocupado de *G. gorilla* es significativamente menor que la de *P. troglodytes*, y los límites inferiores de dicho ancho de banda en ambas especies son similares.
- X. El límite inferior del ancho de banda en el género *Homo* está desplazado hacia frecuencias superiores, lo que constituye un estado derivado dentro de la subtribu Hominina.
- XI. Al ampliar la muestra de individuos de la Sima de los Huesos en los que la longitud del ancho de banda puede ser establecido, el promedio de la muestra para esta variable se ha reducido respecto a estudios anteriores. Esta reducción puede explicarse como un caso de alometría acústica dentro del género *Homo* relacionada con el mayor tamaño del conducto auditivo externo en la muestra de la Sima de los Huesos.

- XII. El estudio de las alometrías de las estructuras que componen el oído externo y medio ha permitido proponer una serie de caracteres con valor para el análisis filogenético y también una hipótesis sobre el orden de cambios en las proporciones de las estructuras del oído externo y medio en la subfamilia Homininae. Dichas propuestas están resumidas en la siguiente figura:



A Cambios en las proporciones de las dimensiones del oído externo y medio de la tribu Hominini: disminución en el tamaño relativo del área de la membrana timpánica (ATM), aumento proporcional de la longitud del antro mastoideo (LAD), reducción relativa en el radio de salida del antro mastoideo (RAD_s).

B Cambios en las proporciones de las dimensiones del oído externo y medio de la subtribu Hominina: disminución en la longitud relativa del conducto auditivo externo (LEAC_c), aumento proporcional del área de la sección del conducto auditivo externo (AEAC).

C Cambios en las proporciones de las dimensiones del oído externo y medio en el género *Homo*: aumento del tamaño general de la cavidad timpánica, aumento relativo de la longitud del eje de la cavidad timpánica (LECT), disminución proporcional de la longitud del antro mastoideo (LAD; homoplasia con *G. gorilla*), aumento proporcional del área de salida del antro mastoideo (RAD_s; homoplasia con *G. gorilla*).

Rasgos derivados de la muestra de SH: aumento del tamaño general del oído externo y medio (OEM; homoplasia con *G. gorilla*), aumento relativo del tamaño general del antro mastoideo (especialmente de su longitud), disminución proporcional del área de la ventana oval.

Rasgos derivados de la muestra de *H. sapiens*: mayor disminución de la longitud relativa del conducto auditivo externo (LEAC_c), mayor reducción proporcional del área de la membrana timpánica (ATM), incremento proporcional del área del conducto auditivo externo (AEAC), disminución relativa del volumen de la cavidad timpánica (VMEC).

- XIII. El incremento en la longitud del ancho de banda de la tribu Hominina respecto de los gorilas está relacionado con una disminución proporcional en el área de la membrana timpánica.

- XIV. El incremento de longitud del ancho de banda del género *Homo*, respecto del resto de la tribu Hominina está directamente asociada con una disminución proporcional en la longitud del conducto auditivo externo y en el volumen de la cavidad timpánica.
- XV. La diferencia en la longitud del ancho de banda ocupada existente entre *G. gorilla* y *P. troglodytes* no puede explicarse como un caso de alometría acústica, por lo que puede relacionarse con la mayor complejidad social y el mayor número de vocalizaciones de *P. troglodytes*.
- XVI. Las diferentes estructuras del oído no muestran un grado elevado de integración y su evolución sigue un patrón en mosaico.

Conclusions

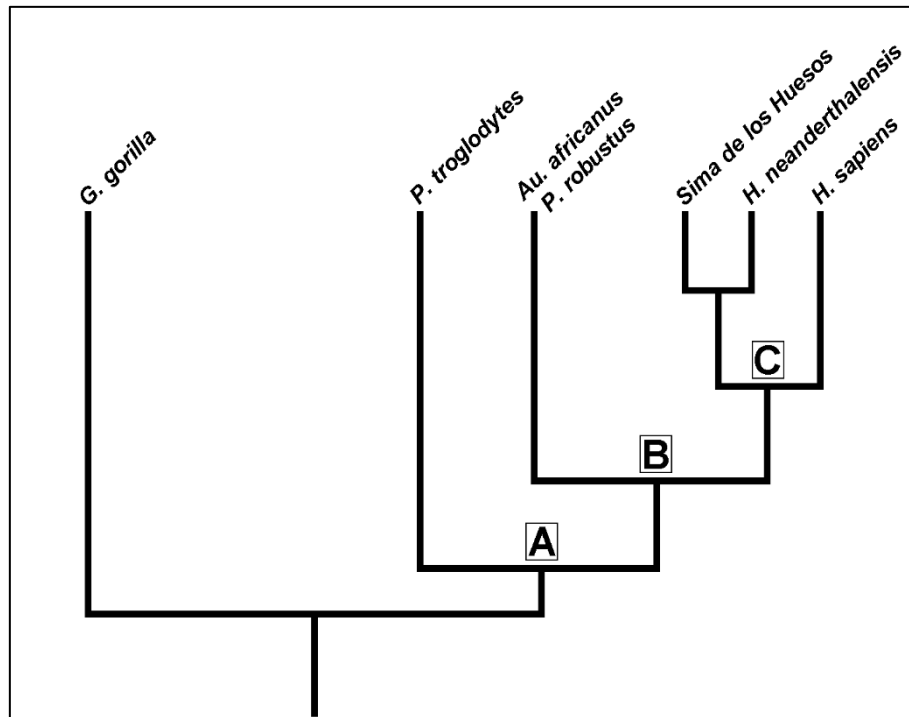
- I. The comparative study of the semicircular canals of the sample of the Sima de los Huesos and the fossil of Aroeira 3 shows that the Burgos fossils have Neanderthal-like features which are absent in the Portuguese fossil, suggesting the fragmentation and isolation of the Iberian populations during the MIS 12.
- II. A new protocol for the orientation and measurement of the cochlea has been developed, and seven new variables have been defined.
- III. The cochlea of the fossils from Sima de los Huesos has a mosaic pattern, consisting of primitive traits shared with *Pan troglodytes* along with other derived traits shared with *Homo sapiens* and *Homo neanderthalensis*.
- IV. Some traits derived from the cochlea of *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* are a case of homoplasy, since fossils of Sima de los Huesos present the primitive condition.
- V. The upper limit of hearing of Sima de los Huesos individuals, inferred from their cochlear volume, is slightly shifted towards higher frequencies, compared to those corresponding to *H. sapiens* and *H. neanderthalensis*.
- VI. The only structures of the external and middle ear that have sexual dimorphism in *Gorilla gorilla* are the external auditory canal and the mastoid cells.

- VII. A proposal of external and middle ear characters with value for taxonomic diagnosis in the Homininae family has been made. This proposal is summarized in the following table:

	LEAC _c	AEAC	ATM	ANCAET	LECT	ANET	ANEVO
<i>G. gorilla</i>	Very long	Large	Very large	Open	Short	Close	Intermediate
<i>P. troglodytes</i>	Long	Small	Large	Open	Short	Close	Intermediate
<i>H. sapiens</i>	Very short	Large	Small	Close	Long	Open	Open
Parántropos	Short	Large	Small	-	-	-	-
Australopitecos	Short	Large	Small	-	-	-	-
SH	Short	Large	Small	Close	Longer	Close	Intermediate
<i>H. neanderthalensis</i>	Short ^a	Large ^a	Small	Close ^a	Long	Close	Close
	AVO	VMEC	VAD	LAD	RAD _E	RAD _S	VMA
<i>G. gorilla</i>	Large	Large	Small	Short	Small	Intermediate	Large
<i>P. troglodytes</i>	Small	Small	Small	Long	Small	Small	Intermediate
<i>H. sapiens</i>	Large	Small	Small	Short	Small	Intermediate	Small
Parántropos	-	Small	-	Long	Small	Small	Small
Australopitecos	-	Small	-	Long	Small	Small	Small
SH	Small	Large	Large	Long	Large	Large	Small
<i>H. neanderthalensis</i>	Small	Small ^a	Small ^a	Short ^a	?	Large ^a	Small ^a

- VIII. The hearing patterns of both sexes of gorilla are basically similar.
- IX. The length of the occupied bandwidth of *G. gorilla* is significantly shorter than that of *P. troglodytes*, and the lower limits of that bandwidth in both species are similar.
- X. The lower limit of bandwidth in the genus *Homo* is shifted to higher frequencies, which constitutes a derived state within the Hominin subtribe.
- XI. By expanding the sample of individuals of the Sima de los Huesos in which the length of bandwidth can be established, the average of the sample for this variable has been reduced compared to previous studies. This reduction can be explained as a case of acoustic allometry within the genus *Homo* related to the longer external auditory canal in the Sima de los Huesos sample.

- XII. The study of the allometries of the structures that make up the outer and middle ear has allowed us to propose a series of characters with value for phylogenetic analysis and also a hypothesis about the order of changes in the proportions of the structures of the outer and middle ear in the Homininae subfamily. These proposals are summarized in the following figure:



A Changes in the proportions of the dimensions of the outer and middle ear of the Hominini tribe: decrease in the relative size of the tympanic membrane area (ATM), proportional increase in the length of the mastoid antrum (LAD), relative reduction in the radius of the exit of the mastoid antrum (RAD_s).

B Changes in the proportions of the dimensions of the outer and middle ear of the Hominin subtribe: decrease in the relative length of the external auditory canal (LEAC_c), proportional increase in the area of the section of the external auditory canal (AEAC).

C Changes in the proportions of the dimensions of the outer and middle ear in the genus *Homo*: increase in the general size of the tympanic cavity, relative increase in the length of the tympanic cavity axis (LECT), proportional decrease in the length of the mastoid antrum (LAD; homoplasia with *G. gorilla*), proportional increase in the exit area of the mastoid antrum (RAD_s; homoplasia with *G. gorilla*).

Derived features of the SH sample: increase in the general size of the outer and middle ear (OEM; homoplasia with *G. gorilla*), relative increase in the general size of the mastoid antrum (especially its length), proportional decrease in the area of the oval window.

Derived features of the *H. sapiens* sample: greater decrease in the relative length of the external auditory canal (LEAC_c), greater proportional reduction of the tympanic membrane area (ATM), proportional increase in the area of the external auditory canal (AEAC), decrease relative volume of the tympanic cavity (VMEC).

- XIII. The increase in the length of the bandwidth of the Hominin tribe in relation to the gorillas is related to a proportional decrease in the area of the tympanic membrane.

- XIV. The increase in bandwidth length of the genus *Homo*, in relation to the rest of the Hominine tribe is directly associated with a proportional decrease in the length of the external auditory canal and in the volume of the tympanic cavity.

- XV. The difference in the length of the occupied bandwidth between *G. gorilla* and *P. troglodytes* cannot be explained as a case of acoustic allometry, so it can be related to the greater social complexity and the greater number of vocalizations of *P. troglodytes*.

- XVI. The different structures of the ear do not show a high degree of integration and their evolution follows a mosaic pattern.

Capítulo 7
Bibliografía.

7. Bibliografía

- Alvord, L.S., Farmer, B.L., 1997. Anatomy and orientation of the human external ear. *Journal-American academy of audiology* 8, 383-390.
- Arlegi, M., Gómez-Robles, A., Gómez-Olivencia, A., 2018. Morphological integration in the gorilla, chimpanzee, and human neck. *American Journal of Physical Anthropology* 166, 408-416.
- Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., 1994. Multivariate analysis of the sexual dimorphism of the hip bone in a modern human population and in early hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 93, 241-257.
- Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., Gracia, A., Martínez, I., 1990. Taphonomical analysis of the human sample from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Atapuerca/Ibeas, Spain). *Human evolution* 5, 505-513.
- Arsuaga, J.L., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-González, R., Bonmatí, A., Quam, R., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112, 11524-11529.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W., Quam, R., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J., Carretero, J., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martín-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C., Rodríguez, L., Ortega, A., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344, 1358-1363.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M., Carbonell, E., 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362, 534-537.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M., Lorenzo, C., García, N., Ortega, A.I., 1997a. Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *Journal of Human Evolution* 33, 109-127.

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997b. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33, 219–281.
- Bastir, M. 2008. A systems-model for the morphological analysis of integration and modularity in human craniofacial evolution. *Journal of Anthropological Science* 86, 37-58.
- Bastir, M., Rosas, A., 2009. Mosaic evolution of the basicranium in *Homo* and its relation to modular development. *Evolutionary Biology* 36, 57-70.
- Beals, M.E., Frayer, D.W, Radovčić, J., Hill, C.A., 2016. Cochlear labyrinth volume in Krapina Neandertals. *Journal of Human Evolution* 90, 176-182.
- Beaudet, A., Clarke, R.J., Bruxelles, L., Carlson, K.J., Crompton, R., de Beer, F., Dhaene, J., Heaton, J.L., Jakata, K., Jashashvili, T., Kuman, K., McClymont, J., Pickering, T.R., Stratford, D., 2019. The bony labyrinth of StW 573 (“Little Foot”): Implications for early hominin evolution and paleobiology. *Journal of Human Evolution* 127, 67-80.
- Bouchet H., Blois-Heulin, C., Lemasson, A., 2013. Social complexity parallels vocal complexity: a comparison of three non-human primate species. *Frontiers in Psychology* 4, 1-15.
- Bouchneb, L., Crevecoeur, I., 2009. The inner ear of Nazlet Khater 2 (Upper Paleolithic, Egypt). *Journal of Human Evolution* 56, 257-262.
- Braga, J., Bouvier, P., Dherbey, J.R., Balaesque, P., Risser, L., Loubes, J.M., Dumoncel, J., Duployer, B., Tenailleau, C., 2017. Echoes from the past: New insights into the early hominin cochlea from a phylo-morphometric approach. *Comptes Rendus Palevol* 16, 508-520.
- Braga, J., Loubes, J. M., Descouens, D., Dumoncel, J., Thackeray, J. F., Kahn, J. L., de Beer, F., Riberon, A., Hoffman, K., Balaesque, P., Gilissen, E., 2015. Disproportionate cochlear length in genus *Homo* shows a high phylogenetic signal during apes’ hearing evolution. *PLoS One* 10, e0127780.
- Braga, J., Thackeray, J.F., Dumoncel, J., Descouens, D., Bruxelles, L., Loubes, J.M., Kahn, J.L., Stampanoni, M., Bam, L., Hoffman, J., de Beer, F., Spoor, F., 2013. A new partial temporal bone of a juvenile hominin from the site of Kromdraai B (South Africa). *Journal of Human Evolution* 65, 447-456.
- Cock, A.G., 1966. Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *The Quarterly Review of Biology* 41, 131-190.
- Coleman, M.N., 2009. What do primates hear? A meta-analysis of all known nonhuman primate behavioral audiograms. *International Journal of Primatology* 30: 55-91.

- Coleman, M.N., Boyer, D.M., 2012. Inner ear evolution in primates through the Cenozoic: implications for the evolution of hearing. *The Anatomical Record* 295, 615-631.
- Coleman, M.N., Colbert, M.W., 2007. Technical Note: CT thresholding protocols for taking measurements on three-dimensional models. *American Journal of Physical Anthropology* 133, 723-725.
- Coleman, M.N., Colbert, M.W., 2010. Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *Journal of Morphology* 27, 511-532.
- Conde-Valverde, M., Martínez, I., Quam, R.M., Bonmatí, A., Lorenzo, C., Velez, A.D., Martínez-Calvo, C., Arsuaga, J.L., 2019a. The cochlea of the Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain): New insights into cochlear evolution in the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution* 136, 102641.
- Conde-Valverde, M., Rosa, M., Martínez, I., Marchamalo, J., Pantoja-Pérez, A., Quam, R., Lorenzo, C., Gracia-Téllez, A., García-Fernández, A., Arsuaga, J.L., Rivera-Rodríguez, T., 2019b. A revision of the conductive hearing loss in Cranium 4 from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Burgos, Spain). *Journal of human evolution* 135, 102663.
- Conde-Valverde, M., Quam, R., Martínez, I., Arsuaga, J.L., Daura, J., Sanz, M., Zilhão, J., 2018. The bony labyrinth in the Aroeira 3 Middle Pleistocene cranium. *Journal of Human Evolution* 124, 105-116.
- Coqueugniot, H., Hublin, J.J., 2007. Endocranial volume and brain growth in immature Neandertals. *Periodicum biologorum* 109, 379-385.
- Dallos, P., 2008. Cochlear amplification, outer hair cells and prestin. *Current opinion in neurobiology* 18, 370-376.
- Daura, J., Sanz, M., Arsuaga, J.L., Hoffmann, D.L., Quam, R.M., Ortega, M.C., Santo, E., Gómez, S., Rubio, A., Villaescusa, L., Souto, P., Mauricio, J., Rodrigues, F., Ferreira, A., Godinho, P., Trinkaus, E., Zilhão, J., 2017. New Middle Pleistocene hominin cranium from Gruta da Aroeira (Portugal). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 3397-3402.
- Daura, J., Sanz, M., Deschamps, M., Matias, H., Igreja, M., Villaescusa, L., Gómez, S., Rubio, A., Souto, P., Rodrigues, F., Zilhão, J., 2018. A 400,000-year-old Acheulean assemblage associated with the Aroeira-3 human cranium (Gruta da Aroeira, Almonda karst system, Portugal). *Comptes Rendus Palevol* 17, 594-615.
- De Boer, B., 2010. Investigating the acoustic effect of the descended larynx with articulatory models. *Journal of Phonetics* 38, 679-686.

- Echteler, S.M., Fay, R.R., Popper, A.N., 1994. Structure of the mammalian cochlea. En: Fay, R.R., Popper, A.N., (Eds.), *Comparative Hearing: Mammals*. Springer-Verlag, New York, pp. 134-171.
- Ekdale, E.G., 2016. Form and function of the mammalian inner ear. *Journal of Anatomy* 228, 324-337.
- Fitch, W.T., 2000. Skull dimensions in relation to body size in nonhuman mammals: the causal bases for acoustic allometry. *Zoology* 103, 40-58.
- Fitch, W.T., 2017. Empirical approaches to the study of language evolution *Psychonomic Bulletin & Review* 24, 3–33.
- Freeberg, T.M., Dunbar, R.I.M, Ord, T.J., 2012. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367, 1785–1801.
- Gilbert, W., Holloway, R., Kubo, D., Kono, R., Suwa, G., 2008. Tomographic analysis of the Daka calvaria. En: Gilbert, W., Asfaw, B. (Eds.), *Homo erectus*. Pleistocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia. University of California Press, Berkeley, pp. 329-348.
- Glantz, M., Viola, B., Wrinn, P., Chikisheva, T., Derevianko, A., Krivoshapkin, A., Islamov, U., Suleimanov, R., Ritzmann, T., 2008. New hominin remains from Uzbekistan. *Journal of Human Evolution* 55, 223-237.
- Gómez-Olivencia, A., Crevecoeur, I., Balzeau, A., 2015. La Ferrassie 8 Neandertal child reloaded: New remains and re-assessment of the original collection. *Journal of Human Evolution* 82, 107-126.
- Gómez-Robles, A., Polly, P.D., 2012. Morphological integration in the hominin dentition: Evolutionary, developmental, and functional factors. *Evolution* 66, 1024-1043.
- Grabowski, M.W., Polk, J.D., Roseman, C.C., 2011. Divergent patterns of integration and reduced constraint in the human hip and the origins of bipedalism. *Evolution* 65, 1336-1356.
- Guipert, G., de Lumley, M.-A., Tuffreau, A., Mafart, B., 2011. A late Middle Pleistocene hominid: Biache-Saint-Vaast 2, north France. *Comptes Rendus Palevol* 10, 21-33.
- Gunz, P., Stoessel, A., Neubauer, S., Kuhrig, M., Hoyka, M., Hublin, J.J., Spoor, F., 2013. Morphological integration of the bony labyrinth and the cranial base in modern humans and Neandertals. *Proceedings of the European Society for the Study of Human Evolution* 5, 104.

- Hauser M.D., Yang, C., Berwick, R.C., Tattersall, I., Ryan, M.J., Watumull, J., Chomsky, N. Lewontin, R.C., 2014. The mystery of language evolution. *Frontiers in Psychology* 5, 401.
- Hauser, M.D, Chomsky, N., Fitch, W.T., 2002. The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? *Science* 298, 1569-1579.
- Hedwig, D., Hammerschmidt, K., Mundry, R., Robbins, M.M., Boesch, C., 2014. Acoustic structure and variation in mountain and western gorilla close calls: a syntactic approach. *Behaviour* 151, 1091-1120.
- Hedwig, D., Mundry, R., Robbins, M.M., Boesch, C., 2015. Contextual correlates of syntactic variation in mountain and western gorilla close-distance vocalizations: Indications for lexical or phonological syntax?. *Animal cognition* 18, 423-435.
- Heffner, R., 2004. Primate hearing from a mammalian perspective. *Anatomical Record (Part A)* 281A: 1111-1122.
- Hill, C.A., Radovčić, J., Frayer, D.W., 2014. Brief communication: Investigation of the semicircular canal variation in the Krapina Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology* 154, 302-306.
- Hill, C.A., Richtsmeier, J.T., 2008. A quantitative method for the evaluation of three dimensional structure of temporal bone pneumatization. *Journal of Human Evolution* 55, 682-690.
- Hublin, J.J., Ben-Ncer, A., Bailey, S.E., Freidline, S.E., Neubauer, S., Skinner, M.M., Bergman, I., Le Cabec, A., Benazzi, S., Harvati, K., Gunz, P., 2017. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature* 546, 289-292.
- Hublin, J.J., Spoor, F., Braun, M., Zonneveld, F., Condemi, S., 1996. A late Neanderthal associated with Upper Paleolithic artefacts. *Nature* 381, 224-226.
- Johansson, S., 2013. The talking Neanderthals: what do fossils, genetics, and archeology say? *Biolinguistics* 7, 35-74.
- Jungers, W.L., 1988. New estimates of body size in australopithecines. En: Grine, F.R. (Ed.), *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp. 115-125.
- Kirk, E.C., Gosselin-Ildari, A.D., 2009. Cochlear labyrinth volume and hearing abilities in primates. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 292, 765-776.
- Klein, R.G., 2017. Language and human evolution. *Journal of Neurolinguistics* 43, 204-221.

- Klingenberg, C.P., 2005. Developmental Constraints, Modules, and Evolvability. En: Hallgrímsson, B., Hall, B.K. (Eds.): Variation. Academic Press, San Diego, pp. 219-247.
- Klingenberg, C.P., 2008. Morphological integration and developmental modularity. Annual review of ecology, evolution, and systematics 39, 115-132.
- Lebrun, R., de León, M.P., Tafforeau, P., Zollikofer, C., 2010. Deep evolutionary roots of strepsirrhine primate labyrinthine morphology. Journal of Anatomy 216, 368-380.
- Li, Z.Y., Wu, X.-J., Zhou, L.P., Liu, W., Gao, X., Nian, X.M., Trinkaus, E., 2017. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. Science 355, 969-972.
- Luef, E.M., Breuer, T., Pika, S., 2016. Food-associated calling in Gorillas (*Gorilla g. gorilla*) in the Wild. PloS one 11, e0144197.
- Manoussaki, D., Chadwick, R.S., Ketten, D.R., Arruda, J., Dimitriadis, E.K., O'Malley, J.T., 2008. The influence of cochlear shape on low-frequency hearing. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 6162-6166.
- Martínez, I., 1995. La base del cráneo y el hueso temporal en la evolución de los homínidos, con especial referencia a los fósiles de Atapuerca (Burgos). Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Martínez, I., Arsuaga, J.L., 1997. The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. Journal of Human Evolution 33, 283-318.
- Martínez, I., Quam, R.M., Rosa, M., 2008. Auditory capacities of human fossils: a new approach to the origin of speech. Proceedings of the 2nd ASA-EAA Joint Conference Acoustics pp. 4177-4182.
- Martínez, I., Rosa, M., Arsuaga, J.L., Jarabo, P., Quam, R., Lorenzo, C., Gracia, A., Carretero, J.M., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2004. Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. Proceedings of the National Academy of Sciences 101, 9976-9981.
- Martínez, I., Rosa, M., Quam, R., Jarabo, P., Lorenzo, C., Bonmatí, A., Gómez-Olivencia, A., Gracia, A., Arsuaga, J.L., 2013. Communicative capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. Quaternary International 295, 94-101.
- Martini, F.H., Timmons, M.J., Tallistch, R.B., 2009. Anatomía humana. Pearson, Madrid. pp.480.
- Masali, M., Maffei, M., Borgognini Tarli, S., 1991. Application of a morphometric model for the reconstruction of some functional characteristics of the external and middle ear in Circeo 1. En: Piperno, M., Scichilone, G. (Eds.), The Circeo 1

- Neandertal Skull: Studies and Documentation. Instituto Poligrafico e Zecca Dello Stato, Rome, Italy, pp. 321-338.
- Masali, M., Borgognini Tarli, S., Maffei, M., 1992. Auditory ossicles and evolution of the primate ear: a biomechanical approach. En: Wind, J., Chiarelli, B., Bichakjian, B., Nocentini, A., Jonker, A. (Eds), *Language Origin: A Multidisciplinary Approach*, Springer Science+Business Media, Dordrecht, Holland, pp. 67–86.
- McComb, K., Semple, S., 2005. Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters* 1, 381–385.
- Meyer, M., Arsuaga, J.L., de Filippo, C., Nagel, S., Aximu-Petri, A., Nickel, B., Martínez, I., Gracia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Viola, B., Kelso, J., Prüfer, K., Pääbo, S., 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature* 531, 504-507.
- Moggi-Cecchi, J., Collard, M., 2002. A fossil stapes from Sterkfontein, South Africa, and the hearing capabilities of early hominids. *Journal of Human Evolution* 42, 259-265.
- Mosimann, J.E., 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association* 65, 930-945.
- Nummela, S., 2017. The primate peripheral auditory system and the evolution of primate hearing. En: Quam, R., Ramsier, M.A., Fay, R., Popper, A. (Eds.), *Primate Hearing and Communication*. Springer International, Cham, Switzerland, pp. 13-45.
- Pérez, P.J., Gracia, A., Martínez, I., Arsuaga, J.L., 1997. Paleopathological evidence of the cranial remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). Description and preliminary inferences. *Journal of Human Evolution* 33, 409-421.
- Polanski, J. M., Franciscus, R.G., 2006. Patterns of craniofacial integration in extant *Homo*, *Pan*, and *Gorilla*. *American Journal of Physical Anthropology* 131, 38-49.
- Ponce de León, M., Zollikofer, C., 2010. The labyrinthine morphology. En: Doboş, A., Soficaru, A., Trinkaus, E. (Eds.), *The Prehistory and Paleontology of the Peştera Muierii, Romania. Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège*, pp. 96-97.
- Ponce de León, M.S., Koesbardiati, T., Weissmann, J.D., Milella, M., Reyna-Blanco, C.S., Suwa, G., Kondo, O., Malaspinas, A.-S., White, T.D., Zollikofer, C.P., 2018. Human bony labyrinth is an indicator of population history and dispersal from Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 115, 4128-4133.

- Ponce de León, M., Zollikofer, C., 2013. The internal cranial morphology of Oase 2. En: Trinkaus, E., Constantin, S., Zilhão, J. (Eds.), *Life and Death at the Peștera cu Oase. A Setting for Modern Human Emergence in Europe*. Oxford University Press, New York, pp. 332-347.
- Quam, R.M., Coleman, M.N., Martínez, I., 2014. Evolution of the auditory ossicles in extant hominids: metric variation in African apes and humans. *Journal of anatomy* 225, 167-196.
- Quam, R., Martínez, I., Rosa, M., Bonmatí, A., Lorenzo, C., de Ruiter, D.J., Moggi-Cecchi, J., Conde-Valverde, M., Jarabo, P., Menter, C.G., Thackeray, J.F., Arsuaga, J.L., 2015. Early hominin auditory capacities. *Science Advances* 1, e1500355.
- Quam, R., Lorenzo, C., Martínez, I., Gracia-Téllez, A., Arsuaga, J.L., 2016. The bony labyrinth of the middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 90, 1-15.
- Quam, R., Martínez, I., Rosa, M., Arsuaga, J.L., 2017. Evolution of Hearing and Language in Fossil Hominins. En: Quam, R., Ramsier, M.A., Fay, R., Popper, A. (Eds.), *Primate Hearing and Communication*. Springer International, Cham, Switzerland, pp. 201-231.
- Relkin, E.M., 1988. Introduction to the analysis of middle-ear function. En: Jahn, A., Santos-Sacchi, J. (Eds.), *Physiology of the Ear*. Raven, New York, pp. 103-123.
- Rook, L., Bondioli, L., Casali, F., Rossi, M., Köhler, M., Moyá-Solá, S., Macchiarelli, R., 2004. The bony labyrinth of *Oreopithecus bambolii*. *Journal of Human Evolution* 46, 347-354.
- Rosowski, J.J., 1994. Outer and middle ears. En: Fay, R.R., Popper, A.N. (Eds.) *Comparative Hearing: Mammals*. Springer, New York, pp. 172-247.
- Rosowski, J.J., 1996. Models of external-and middle-ear function. En: Hawkins, H., McMullen, T., Popper, A., Fay, R. (Eds.), *Auditory computation*. Springer, New York, pp. 15-61.
- Ruggero, M.A., Temchin, A.N., 2002. The roles of the external, middle, and inner ears in determining the bandwidth of hearing. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 13206-13210.
- Sala, N., Arsuaga, J.L., Pantoja-Pérez, A., Pablos, A., Martínez, I., Quam, R.M., Gómez-Olivencia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Lethal interpersonal violence in the Middle Pleistocene. *PloS one* 10, e0126589.
- Salmi, R., Doran-Sheehy, D.M., 2014. The function of loud calls (Hoot Series) in wild western gorillas (*Gorilla gorilla*). *American journal of physical anthropology* 155, 379-391.

- Salmi, R., Hammerschmidt, K., Doran-Sheehy, D.M., 2013. Western gorilla vocal repertoire and contextual use of vocalizations. *Ethology* 119, 831-847.
- Salmi, R., Hammerschmidt, K., Doran-Sheehy, D.M., 2014. Individual distinctiveness in call types of wild western female gorillas. *PLoS one* 9, e101940.
- Sawilowsky, S.S., 2005. Misconceptions leading to choosing the t test over the Wilcoxon Mann-Whitney U test for shift in location parameters. *Journal of Modern Applied Statistical Methods* 4, 598-600.
- Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27, 379-423, 623-656.
- Shoshani, J., Groves, C.P., Simons, E.L., Gunnell, G.F., 1996. Primate phylogeny: morphological vs molecular results. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5, 102-154.
- Sokal, R.S., Rohlf, F.J., 1979. *Biometría*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- Spoor, F., 1993. The comparative morphology and phylogeny of the human bony labyrinth. Ph.D. Dissertation, Utrecht University.
- Spoor, F., Hublin, J., Braun, M., Zonneveld, F., 2003. The bony labyrinth of Neanderthals. *Journal of Human Evolution* 44, 141-165.
- Spoor, F., Garland, T., Krovitz, G., Ryan, T.M., Silcox, M.T., Walker, A., 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 10808-10812.
- Spoor, F., Wood, B., Zonneveld, F., 1994. Implications of early hominid labyrinthine morphology for the evolution of human bipedal locomotion. *Nature* 369, 645-648.
- Spoor, F., Zonneveld, F., 1998. Comparative review of the human bony labyrinth. *American Journal of Physical Anthropology* 107, 211-251.
- Stoessel, A., David, R., Gunz, P., Schmidt, T., Spoor, F., Hublin, J.J., 2016. Morphology and function of Neandertal and modern human ear ossicles. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 113, 11489-11494.
- Stringer, C.B., Hublin, J.J., Vandermeersch, B., 1984. The origin of anatomically modern humans in Western Europe. En: Smith F.H., Spencer, F. (Eds.), *The Origin of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*. Alan R. Liss, Nueva York, pp. 51-135.
- Tattersall, I., 2016. A tentative framework for the acquisition of language and modern human cognition. *Journal of Anthropological Sciences* 94, 157-166.
- Trinkaus, E., Villotte, S., 2017. External auditory exostoses and hearing loss in the Shanidar 1 Neandertal. *PLoS One* 12, e0186684.

- Trinkaus, E., Wu, X.J., 2017. External auditory exostoses in the Xuchang and Xujiayao human remains: Patterns and implications among eastern Eurasian Middle and Late Pleistocene crania. *PLoS One* 12, e0189390
- Vater, M., Kössl, M., 2011. Comparative aspects of cochlear functional organization in mammals. *Hearing research* 273, 89-99.
- West, C.D., 1985. The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. *The Journal of the Acoustical Society of America* 77, 1091-1101.
- Wright, C.G., 1997. Development of the human external ear. *Journal American Academy of Audiology* 8, 379-382.
- Wu, X.J., Crevecoeur, I., Liu, W., Xing, S., Trinkaus, E., 2014. Temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111, 10509-10513.
- Zwislocki, J., 1962. Analysis of the middle-ear function. Part I: Input Impedance. *The journal of the Acoustical Society of America* 34, 1514-1523.

Anexos

Anexos

ANEXO 1. Parametros tomográficos de los ejemplares estudiados

	Lado	Centro	Número de cortes	Distancia entre cortes (mm)	Tamaño de pixel (mm)	Tamaño de imagen	FOV (mm)	Voltaje (kV)	Corriente (mA)
G.gorilla hembras									
EBD-14309	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	250	0.2	0.103	2048	81.91	160.00	4.00
EBD-14483	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	125	0.2	0.073	2048	149.9	160.00	4.00
EBD-15773	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	250	0.2	0.110	2048	88.52	160.00	4.00
EBD-15778	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	230	0.2	0.092	2048	75.71	160.00	4.00
EBD-15779	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	275	0.2	0.104	2048	69.3	170.00	3.75
EBD-29955	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	283	0.2	0.110	2048	99.28	160.00	4.00
EBD-29957	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	260	0.2	0.103	2048	83.34	160.00	4.00
G5	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	340	0.2	0.073	2048	75.01	160.00	4.00
HTB-1851	Derecho	University Hospital's Case Medical Center ²	336	0.2	0.156	512	80	120.00	150.00
HTB-2784	Derecho	University Hospital's Case Medical Center ²	321	0.2	0.146	512	75	120.00	150.00
G.gorillas machos									
EBD-14105	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	220	0.2	0.073	2048	149.9	160.00	4.00
EBD-14106	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	230	0.2	0.092	2048	187.48	160.00	4.00
EBD-14484	Derecho	Universidad de Burgos ¹	300	0.2	0.103	2048	78.12	170.00	3.75
EBD-15334	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	380	0.2	0.110	2048	85.77	170.00	3.75
EBD-15781	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	200	0.2	0.092	2048	187.48	160.00	4.00
EBD-17961	Derecho	Universidad de Burgos ¹	140	0.2	0.147	2048	150.42	160.00	4.00
EBD-29956	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	275	0.2	0.110	2048	88.96	160.00	4.00
EBD-29959	Derecho	Universidad de Burgos ¹	200	0.2	0.092	2048	187.48	160.00	4.00
G137	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	370	0.2	0.073	2048	75.01	160.00	4.00
HTB-2766	Izquierdo	University Hospital's Case Medical Center ²	321	0.2	0.156	512	80	120.00	150.00
HTB-1995	Derecho	University Hospital's Case Medical Center ²	376	0.2	0.156	512	80	120.00	150.00

	Lado	Centro	Número de cortes	Distancia entre cortes (mm)	Tamaño de pixel (mm)	Tamaño de imagen	FOV (mm)	Voltaje (kV)	Corriente (mA)
<i>P. troglodytes</i>									
UCM 2	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	201	0.2	0.078	1024	79.87	170.00	3.75
EBD 709	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	214	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
EDB 6842	Derecho	Universidad de Burgos ¹	211	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
EBD 15772	Derecho	Universidad de Burgos ¹	241	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
EBD 15774	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	220	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
HTB 0411	Izquierdo	University Hospital's Case Medical Center ²	266	0.2	0.121	512	62	120.00	150.00
HTB 1769	Izquierdo	University Hospital's Case Medical Center ²	271	0.2	0.104	512	53	120.00	150.00
HTB 3434	Derecho	University Hospital's Case Medical Center ²	236	0.2	0.117	512	60	120.00	150.00
HTB 3437	Derecho	University Hospital's Case Medical Center ²	206	0.2	0.104	512	53	120.00	150.00
HTB 3539	Derecho	University Hospital's Case Medical Center ²	256	0.2	0.098	512	50	120.00	150.00
Kiko	Derecho	Universidad de Burgos ¹	278	0.2	0.145	1024	148.26	170.00	3.75
<i>H. sapiens</i>									
CSJ 2	Derecho	Universidad de Burgos ¹	311	0.2	0.109	1024	111.2	170.00	3.75
CSJ 11	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	351	0.2	0.117	1024	119.95	170.00	3.75
CSJ 16	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	269	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
CSJ 20	Derecho	Universidad de Burgos ¹	408	0.2	0.108	1024	111.1	170.00	3.75
CSJ 25	Derecho	Universidad de Burgos ¹	333	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
CSJ 26	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	277	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
CSJ 37	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	337	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
CSJ 50	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	262	0.2	0.109	1024	111.17	170.00	3.75
CSJ 59	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	354	0.2	0.110	1024	112.46	170.00	3.75
Sep-622	Derecho	Universidad de Burgos ¹	422	0.2	0.145	1024	148.27	160.00	4.00

	Lado	Centro	Número de cortes	Distancia entre cortes (mm)	Tamaño de pixel (mm)	Tamaño de imagen	FOV (mm)	Voltaje (kV)	Corriente (mA)
Sima de los Huesos									
Cr.3 (AT-4103)	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	303	0.2	0.033	2048	67.53	160.00	4.00
Cr.4 right	Derecho	Universidad de Burgos ¹	332	0.2	0.033	2048	67.53	160.00	4.00
Cr.5	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	330	0.2	0.029	2048	59.91	170.00	3.75
Cr.7 (AT-804)	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	230	0.2	0.073	2048	149.9	170.00	3.75
Cr.8 (AT-433)	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	285	0.2	0.035	2048	71.21	160.00	4.00
Cr.13 (AT2872+2)	Derecho	Universidad de Burgos ¹	347	0.2	0.033	2048	67.53	170.00	3.75
Cr.15 (AT-5528)	Derecho	Universidad de Burgos ¹	351	0.2	0.033	2048	67.53	160.00	4.00
Cr.16 (AT-6969)	Izquierdo	Universidad de Burgos ¹	398	0.18	0.090	2048	87.31	180.00	1.60
AT-1907	Derecho	Universidad de Burgos ¹	260	0.2	0.037	2048	75.01	160.00	4.00
H. neanderthalensis									
La Quina H5	Izquierdo	Musée de l'Homme- Paris ³	756	0.062	0.062	1787 x 1099	110.83	110.00	0.56

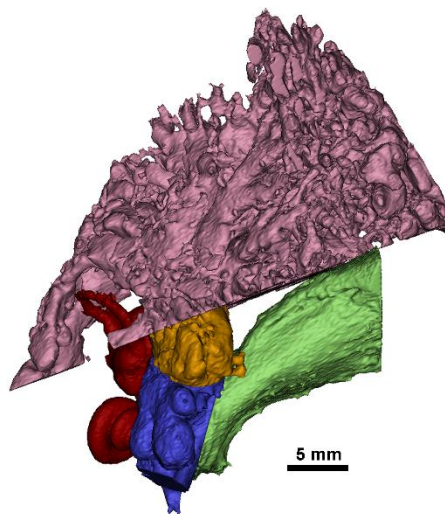
¹YXLON Compact (YXLON International X-Ray) industrial multislice CT scanner

²Siemens/Definition medical CT scanner

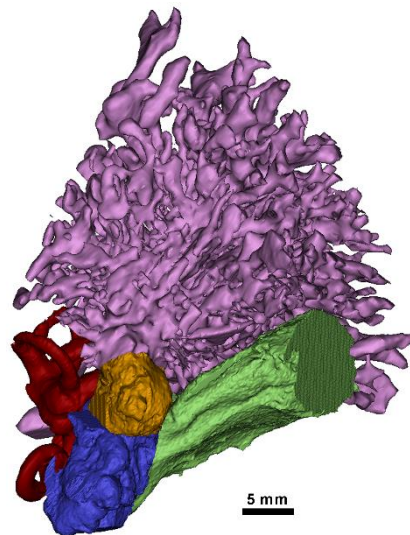
³Phoenix x|ray v|tome|x L 240-180 µCT scanner

ANEXO 2. Reconstrucciones tridimensionales realizadas en este trabajo de las cavidades del oído de los fósiles de SH, La Quina H5 (*H. neanderthalensis*) y ejemplares seleccionados de *G. gorilla*, *P. troglodytes* y *H. sapiens*. En verde el conducto auditivo externo, en azul la cavidad timpánica, en naranja el antro mastoideo, en rosa las celdillas mastoideas y en rojo el oído interno.

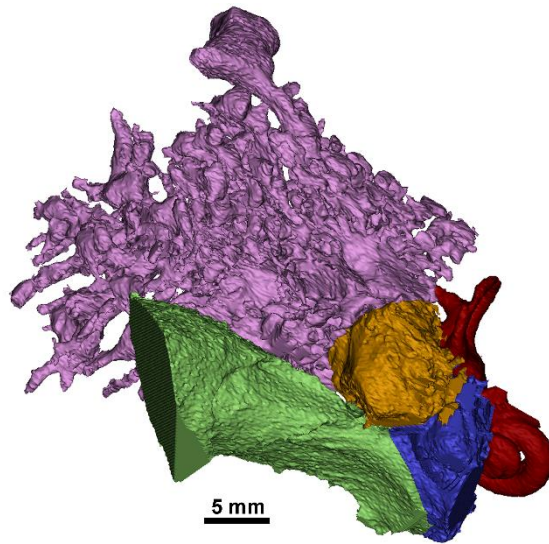
Cráneo 3



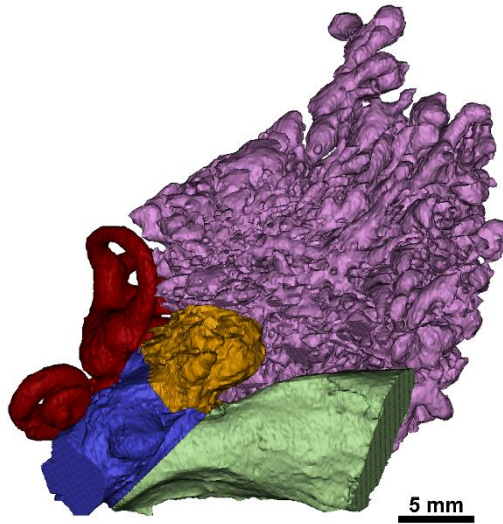
Cráneo 4



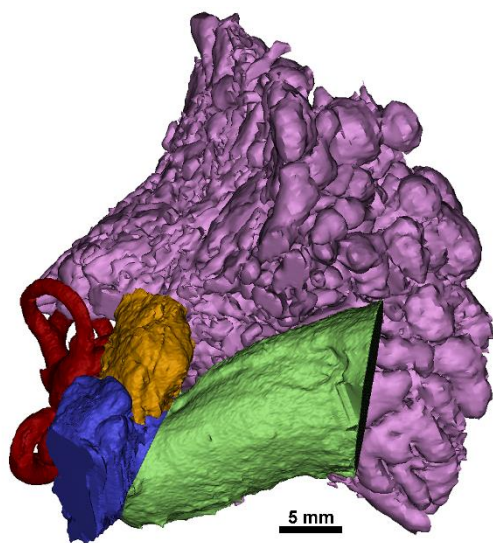
Cráneo 5



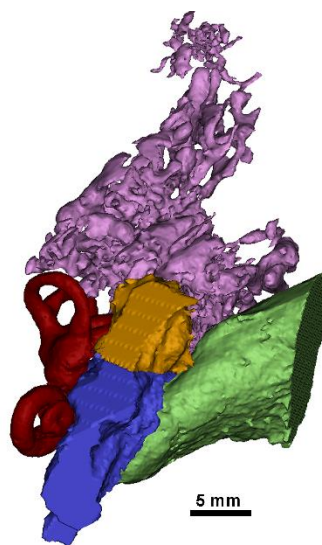
Cráneo 7



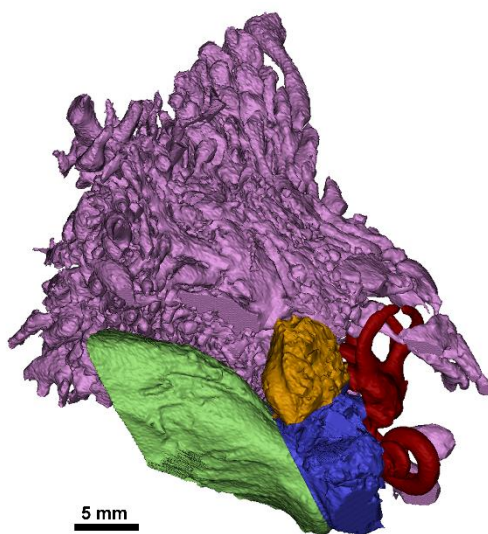
Cráneo 8



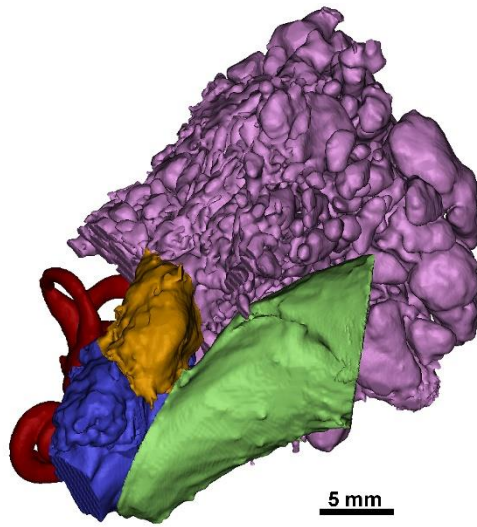
Cráneo 13



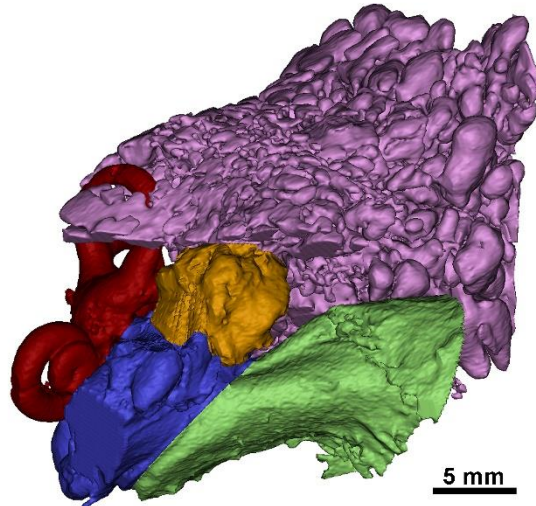
Cráneo 15



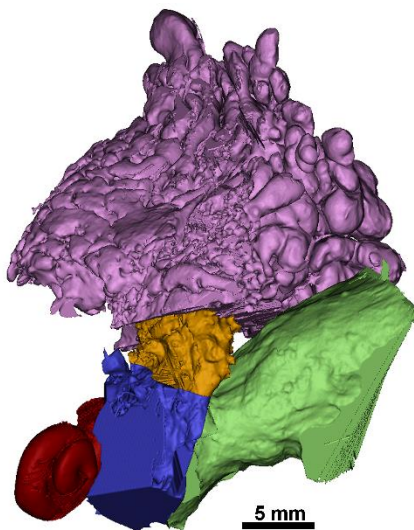
Cráneo 16



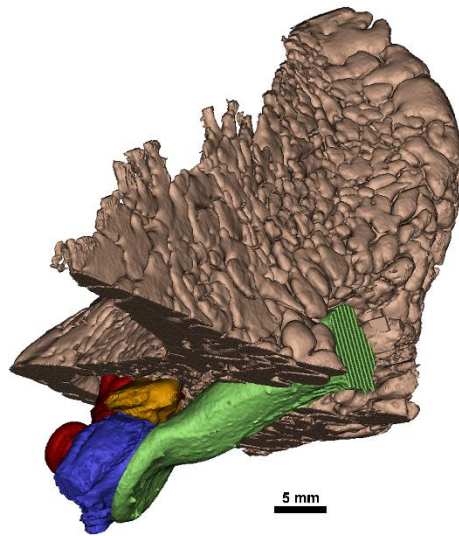
AT-1907



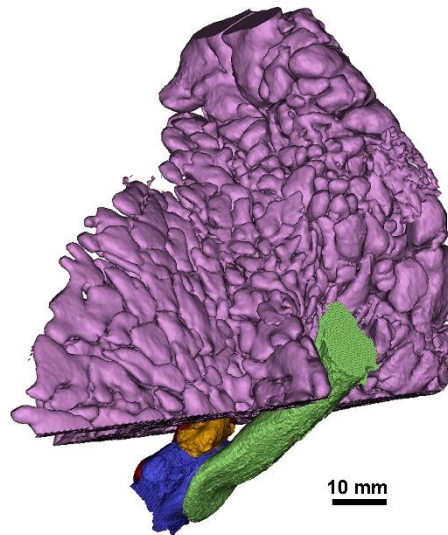
La Quina H5



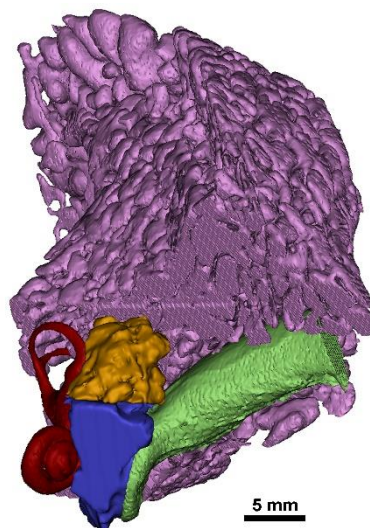
***G. gorilla* hembra**



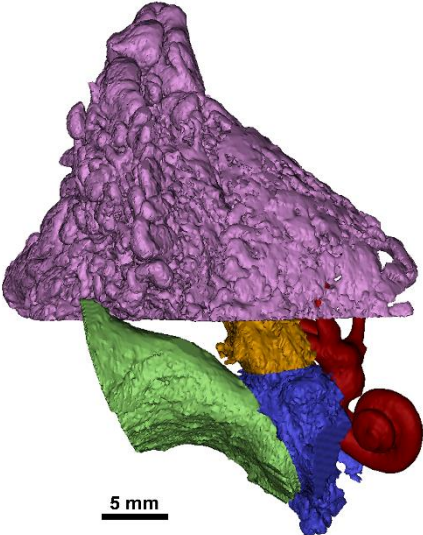
***G. gorilla* macho**



P. troglodytes



H. sapiens



ANEXO 3.1. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del OEM, y = media geométrica del oído externo. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	33.0854	3	11.0285	71.27	2.55E-17
Adj. error:	7.11766	46	0.154732		
Adj. total:	40.2031	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.8116
p (same)	0.4945

G. gorilla vs *P. troglodytes*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	2.60491	1	2.60491	12.75	0.001263
Adj. error:	5.92307	29	0.204244		
Adj. total:	8.52798	30			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.514
p (same)	0.2288

G. gorilla vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	10.7999	1	10.7999	57.4	2.98E-08
Adj. error:	5.2681	28	0.188147		
Adj. total:	16.068	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.4749
p (same)	0.4966

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	23.5422	1	23.5422	111.3	4.44E-11
Adj. error:	5.70956	27	0.211465		
Adj. total:	29.2518	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.0009095
p (same)	0.9762

P. troglodytes vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	6.11184	1	6.11184	107.1	5.27E-09
Adj. error:	1.02752	18	0.0570842		
Adj. total:	7.13935	19			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.01094
p (same)	0.9179

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	2.02614	1	2.02614	19.74	0.0003568
Adj. error:	1.74495	17	0.102644		
Adj. total:	3.7711	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.906
p (same)	0.1863

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.00357683	1	0.00357683	0.04794	0.8295
Adj. error:	1.19385	16	0.0746154		
Adj. total:	1.19742	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.033
p (same)	0.3257

G. gorilla vs *H. sapiens* + SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	29.8817	1	29.8817	180	8.74E-16
Adj. error:	6.14338	37	0.166037		
Adj. total:	36.0251	38			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.3624
p (same)	0.5509

P. troglodytes vs *H.sapiens* + SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	6.59311	1	6.59311	85.5	7.42E-10
Adj. error:	2.08211	27	0.0771153		
Adj. total:	8.67523	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.021
p (same)	0.167

ANEXO 3.2. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del OEM, y = media geométrica de la cavidad timpánica. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.789541	3	0.26318	21.31	8.464E-09
Adj. error:	0.568186	46	0.0123519		
Adj. total:	1.35773	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.6334
p (same)	0.5975

G. gorilla vs *P. troglodytes*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.00122563	1	0.00122563	0.1647	0.6879
Adj. error:	0.215836	29	0.00744262		
Adj. total:	0.217062	30			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.0002545
p (same)	0.9874

G. gorilla vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.304857	1	0.304857	21.61	0.00007237
Adj. error:	0.394935	28	0.0141048		
Adj. total:	0.699792	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.644
p (same)	0.2107

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.131428	1	0.131428	12.45	0.001517
Adj. error:	0.284959	27	0.010554		
Adj. total:	0.416388	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1709
p (same)	0.6827

P. troglodytes vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.614871	1	0.614871	39.45	0.000006375
Adj. error:	0.28057	18	0.0155872		
Adj. total:	0.895441	19			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.272
p (same)	0.2751

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0675658	1	0.0675658	6.631	0.01966
Adj. error:	0.17321	17	0.0101888		
Adj. total:	0.240776	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1244
p (same)	0.7289

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0126357	1	0.0126357	0.5948	0.4518
Adj. error:	0.339905	16	0.0212441		
Adj. total:	0.352541	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.53
p (same)	0.4778

G. gorilla + *P. troglodytes* vs *H. sapiens* + SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.669344	1	0.669344	46.67	1.332E-08
Adj. error:	0.688384	48	0.0143413		
Adj. total:	1.35773	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	9.801
p (same)	0.002997

ANEXO 3.3. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del OEM, y = media geométrica del antro mastoideo. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	2.57128	3	0.857095	38.95	1.91E-12
Adj. error:	0.968302	44	0.0220069		
Adj. total:	3.53959	47			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.747
p (same)	0.1724

G. gorilla vs *P. troglodytes*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.291828	1	0.291828	11.31	0.002249
Adj. error:	0.72269	28	0.0258103		
Adj. total:	1.01452	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	4.703
p (same)	0.03908

G. gorilla vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.155012	1	0.155012	7.359	0.01168
Adj. error:	0.547704	26	0.0210655		
Adj. total:	0.702716	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.01836
p (same)	0.8933

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	2.50184	1	2.50184	106	1.16E-10
Adj. error:	0.613843	26	0.0236094		
Adj. total:	3.11568	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.681
p (same)	0.4171

P. troglodytes vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0108081	1	0.0108081	0.6624	0.427
Adj. error:	0.277403	17	0.0163178		
Adj. total:	0.288211	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.007
p (same)	0.3305

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.115046	1	0.115046	5.911	0.0264
Adj. error:	0.330886	17	0.0194639		
Adj. total:	0.445932	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.01
p (same)	0.3298

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.107189	1	0.107189	6.56	0.02171
Adj. error:	0.245093	15	0.0163395		
Adj. total:	0.352282	16			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1169
p (same)	0.7375

P. troglodytes + *H.sapiens* vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.127596	1	0.127596	7.432	0.01
Adj. error:	0.446396	26	0.0171691		
Adj. total:	0.573993	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.6623
p (same)	0.4234

P. troglodytes + *H.sapiens* vs *G. gorilla*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.376473	1	0.376473	16.85	2.14E-04
Adj. error:	0.826651	37	0.0223419		
Adj. total:	1.20312	38			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 4.264

p (same) 0.04619

ANEXO 3.4. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del oído externo, y = LEAC_C. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	563.192	3	187.731	13.41	2.04E-06
Adj. error:	644.157	46	14.0034		
Adj. total:	1207.35	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.7953
p (same)	0.5033

G. gorilla vs P. troglodytes

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.31757	1	1.31757	0.06626	0.7987
Adj. error:	576.66	29	19.8848		
Adj. total:	577.978	30			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.6225
p (same)	0.4368

G. gorilla vs H. sapiens

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	84.5488	1	84.5488	4.376	0.04564
Adj. error:	540.989	28	19.321		
Adj. total:	625.538	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1382
p (same)	0.713

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	176.483	1	176.483	8.622	0.006713
Adj. error:	552.681	27	20.4697		
Adj. total:	729.164	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.214
p (same)	0.2807

G. gorillas vs SH (sin Cr.5)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	176.58	1	176.58	8.677	0.006712
Adj. error:	529.102	26	20.3501		
Adj. total:	705.682	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.4755
p (same)	0.4968

P. troglodytes vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	185.52	1	185.52	40.47	5.42E-06
Adj. error:	82.5142	18	4.58412		
Adj. total:	268.034	19			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.0511
p (same)	0.8239

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	458.864	1	458.864	108.1	8.72E-09
Adj. error:	72.156	17	4.24447		
Adj. total:	531.02	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.0207
p (same)	0.8874

P. troglodytes vs SH (sin Cr.5)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	466.553	1	466.553	117.3	8.98E-09
Adj. error:	63.6642	16	3.97901		
Adj. total:	530.217	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.09586
p (same)	0.7611

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	22.2628	1	22.2628	7.624	0.01391
Adj. error:	46.724	16	2.92025		
Adj. total:	68.9868	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1777
p (same)	0.6793

H. sapiens vs SH (sin Cr.5)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	7.18437	1	7.18437	2.883	0.1102
Adj. error:	37.3784	15	2.49189		
Adj. total:	44.5627	16			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.001598
p (same)	0.9687

G. gorilla + *P. troglodytes* vs *H. sapiens* +SH (sin Cr.5)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	575.361	1	575.361	43.35	3.50E-08
Adj. error:	623.78	47	13.2719		
Adj. total:	1199.14	48			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.09161
p (same)	0.7635

ANEXO 3.5. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del oído externo, y = RAEAC.En negrita $p < 0.05$ **Conjunto de las muestras**

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	8.45645	3	2.81882	35.71	4.50E-12
Adj. error:	3.63082	46	0.0789308		
Adj. total:	12.0873	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 2.774

p (same) 0.05279

G. gorilla vs P. troglodytes

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.045611	1	0.045611	0.5438	0.4668
Adj. error:	2.43241	29	0.0838763		
Adj. total:	2.47802	30			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 0.01018

p (same) 0.9204

G. gorilla vs H. sapiens

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	2.42919	1	2.42919	25.69	2.30E-05
Adj. error:	2.64725	28	0.0945446		
Adj. total:	5.07644	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 1.816

p (same) 0.189

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	3.74431	1	3.74431	36.9	1.74E-06
Adj. error:	2.74006	27	0.101484		
Adj. total:	6.48437	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 5.239

p (same) 0.03045

P. troglodytes vs H. sapiens

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	2.31582	1	2.31582	47.48	1.92E-06
Adj. error:	0.877913	18	0.048773		
Adj. total:	3.19374	19			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.597
p (same)	0.1255

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	5.56679	1	5.56679	127.2	2.58E-09
Adj. error:	0.743745	17	0.0437497		
Adj. total:	6.31054	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	5.188
p (same)	0.03683

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.907529	1	0.907529	23.6	0.0001744
Adj. error:	0.615214	16	0.0384509		
Adj. total:	1.52274	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1143
p (same)	0.7399

G. gorilla + P. troglodytes vs H. sapiens

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	5.48043	1	5.48043	69.33	3.49E-10
Adj. error:	3.08305	39	0.0790525		
Adj. total:	8.56348	40			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.633
p (same)	0.1129

G. gorilla + *P. troglodytes* vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	5.93374	1	5.93374	68.08	5.35E-10
Adj. error:	3.31195	38	0.0871566		
Adj. total:	9.24569	39			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	8.668
p (same)	0.005568

ANEXO 3.6. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del oído externo, y = RATM. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.95394	4	0.488485	8.665	1.10E-05
Adj. error:	3.72051	66	0.0563714		
Adj. total:	5.67445	70			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.418
p (same)	0.2387

G. gorilla vs *P. troglodytes*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.467644	1	0.467644	7.795	0.009177
Adj. error:	1.73988	29	0.059996		
Adj. total:	2.20753	30			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.689
p (same)	0.1122

G. gorilla vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.878565	1	0.878565	13.84	0.0008848
Adj. error:	1.77737	28	0.0634774		
Adj. total:	2.65593	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.599
p (same)	0.2168

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.21973	1	1.21973	21.27	8.64E-05
Adj. error:	1.54837	27	0.0573471		
Adj. total:	2.7681	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.4961
p (same)	0.4875

P. troglodytes vs H. sapiens

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.032295	1	0.032295	0.7706	0.3916
Adj. error:	0.754409	18	0.0419116		
Adj. total:	0.786703	19			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	7.982
p (same)	0.01167

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.195617	1	0.195617	6.017	0.02526
Adj. error:	0.552665	17	0.0325097		
Adj. total:	0.748282	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	8.925
p (same)	0.008705

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.135823	1	0.135823	4.42	0.05169
Adj. error:	0.491614	16	0.0307259		
Adj. total:	0.627437	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.559
p (same)	0.231

G. gorilla vs H. sapiens + SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.34524	1	1.34524	24.81	1.49E-05
Adj. error:	2.00586	37	0.0542124		
Adj. total:	3.3511	38			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.04335
p (same)	0.8362

P. troglodytes vs *H. sapiens* + SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.272883	1	0.272883	7.374	0.0114
Adj. error:	0.999206	27	0.0370076		
Adj. total:	1.27209	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	4.971
p (same)	0.03464

ANEXO 3.7. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica de la cavidad timpánica, y = LECT. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	8.27626	3	2.75875	38.22	1.51E-12
Adj. error:	3.3202	46	0.0721783		
Adj. total:	11.5965	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.507
p (same)	0.2262

G. gorilla vs *P. troglodytes*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.708937	1	0.708937	8.607	0.006484
Adj. error:	2.38874	29	0.0823704		
Adj. total:	3.09768	30			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.914
p (same)	0.0989

G. gorilla vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	3.88282	1	3.88282	62.48	1.31E-08
Adj. error:	1.74011	28	0.0621469		
Adj. total:	5.62293	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.3964
p (same)	0.5342

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	5.6621	1	5.6621	67.89	7.59E-09
Adj. error:	2.25177	27	0.083399		
Adj. total:	7.91387	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.03124
p (same)	0.8611

G. gorilla vs SH (sin Cr.15)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	4.26338	1	4.26338	56.57	5.51E-08
Adj. error:	1.95935	26	0.0753598		
Adj. total:	6.22273	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.2005
p (same)	0.6581

P. troglodytes vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.365618	1	0.365618	6.385	0.02109
Adj. error:	1.03066	18	0.0572587		
Adj. total:	1.39627	19			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	6.201
p (same)	0.02341

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.04814	1	1.04814	12.66	0.0024
Adj. error:	1.40794	17	0.08282		
Adj. total:	2.45608	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.472
p (same)	0.2426

P. troglodytes vs SH (sin Cr.15)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.656518	1	0.656518	8.65	0.009587
Adj. error:	1.2144	16	0.0759002		
Adj. total:	1.87092	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	3.512
p (same)	0.08053

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.257366	1	0.257366	4.729	0.045
Adj. error:	0.870725	16	0.0544203		
Adj. total:	1.12809	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.5367
p (same)	0.4751

H. sapiens vs SH (sin Cr.15)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0893345	1	0.0893345	2.501	0.1346
Adj. error:	0.535726	15	0.0357151		
Adj. total:	0.625061	16			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.01011
p (same)	0.9213

G. gorilla vs *H. sapiens* + SH (sin Cr.15)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	6.02747	1	6.02747	95.94	1.08E-11
Adj. error:	2.26181	36	0.0628281		
Adj. total:	8.28928	37			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.202
p (same)	0.2805

P. troglodytes vs *H. sapiens* + SH (sin Cr.15)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.357627	1	0.357627	5.559	0.02619
Adj. error:	1.67266	26	0.0643332		
Adj. total:	2.03029	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	9.081
p (same)	0.005846

ANEXO 3.8. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica de la cavidad timpánica, y = RAVO. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.116831	3	0.0389438	7.475	0.0003541
Adj. error:	0.239663	46	0.00521007		
Adj. total:	0.356495	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1582
p (same)	0.9238

G. gorilla vs *P. troglodytes*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.00347151	1	0.00347151	0.5819	0.4517
Adj. error:	0.173001	29	0.00596555		
Adj. total:	0.176473	30			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.3675
p (same)	0.5493

G. gorilla vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.00408527	1	0.00408527	0.8722	0.3583
Adj. error:	0.131152	28	0.004684		
Adj. total:	0.135237	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.002942
p (same)	0.9571

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0993311	1	0.0993311	22.57	5.96E-05
Adj. error:	0.118848	27	0.00440178		
Adj. total:	0.218179	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.000434
p (same)	0.9835

P. troglodytes vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	8.19E-05	1	8.19E-05	0.01228	0.913
Adj. error:	0.119991	18	0.00666617		
Adj. total:	0.120073	19			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.2575
p (same)	0.6183

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0246821	1	0.0246821	3.91	0.06445
Adj. error:	0.107317	17	0.00631277		
Adj. total:	0.131999	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.2128
p (same)	0.6508

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0540918	1	0.0540918	13.05	0.002335
Adj. error:	0.0663048	16	0.00414405		
Adj. total:	0.120397	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.004132
p (same)	0.9496

G. gorilla + *P. troglodytes* + *H. sapiens* vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.108624	1	0.108624	21.03	3.25E-05
Adj. error:	0.247871	48	0.00516397		
Adj. total:	0.356495	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.07143
p (same)	0.7904

ANEXO 3.9. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica de la cavidad timpánica, y = RVMEC. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	2.09318	3	0.697727	12.28	4.99E-06
Adj. error:	2.61303	46	0.056805		
Adj. total:	4.70621	49			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.2012
p (same)	0.895

G. gorilla vs *P. troglodytes*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.228272	1	0.228272	3.756	0.06241
Adj. error:	1.76248	29	0.0607752		
Adj. total:	1.99075	30			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.2958
p (same)	0.5909

G. gorilla vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.94022	1	1.94022	44	3.39E-07
Adj. error:	1.2346	28	0.044093		
Adj. total:	3.17482	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1813
p (same)	0.6736

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.216745	1	0.216745	6.986	0.01351
Adj. error:	0.837729	27	0.031027		
Adj. total:	1.05447	28			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.002075
p (same)	0.964

G. gorilla vs SH (sin Cr.16)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.127209	1	0.127209	4.172	0.05135
Adj. error:	0.792707	26	0.0304887		
Adj. total:	0.919916	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.3026
p (same)	0.5872

P. troglodytes vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.205257	1	0.205257	2.082	0.1662
Adj. error:	1.77451	18	0.0985841		
Adj. total:	1.97977	19			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.3453
p (same)	0.5645

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.000945372	1	0.000945372	0.01181	0.9147
Adj. error:	1.36132	17	0.0800778		
Adj. total:	1.36227	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1285
p (same)	0.7247

P. troglodytes vs SH (sin Cr.16)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0021241	1	0.0021241	0.02554	0.875
Adj. error:	1.33081	16	0.0831756		
Adj. total:	1.33293	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.4023
p (same)	0.5354

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.543191	1	0.543191	10.35	0.005373
Adj. error:	0.839386	16	0.0524616		
Adj. total:	1.38258	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.1188
p (same)	0.7351

H. sapiens vs SH (sin Cr.16)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.603147	1	0.603147	11.62	0.003887
Adj. error:	0.778585	15	0.0519057		
Adj. total:	1.38173	16			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.004125
p (same)	0.9497

G. gorilla + *P. troglodytes* vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.79871	1	1.79871	26.12	8.81E-06
Adj. error:	2.68524	39	0.0688524		
Adj. total:	4.48396	40			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.223
p (same)	0.2757

G. gorilla + *P. troglodytes* vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.245184	1	0.245184	4.151	0.04861
Adj. error:	2.24442	38	0.0590637		
Adj. total:	2.48961	39			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.5288
p (same)	0.4717

G. gorilla + *P. troglodytes* vs SH (sin Cr.16)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.179267	1	0.179267	2.974	0.09295
Adj. error:	2.2301	37	0.0602731		
Adj. total:	2.40937	38			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.197
p (same)	0.2813

G. gorilla + *P. troglodytes* + SH (sin Cr.16) vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.61085	1	1.61085	24.78	9.07E-06
Adj. error:	3.05537	47	0.0650078		
Adj. total:	4.66621	48			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.5369
p (same)	0.4674

ANEXO 3.10. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del antro mastoideo, y = LAD. En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	13.8966	3	4.6322	21.28	1.15E-08
Adj. error:	9.57899	44	0.217704		
Adj. total:	23.4756	47			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	1.682
p (same)	0.1859

G. gorilla vs P. troglodytes

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	12.3825	1	12.3825	54.36	4.99E-08
Adj. error:	6.37843	28	0.227801		
Adj. total:	18.761	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.4936
p (same)	0.4884

G. gorilla vs H. sapiens

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.111182	1	0.111182	1.387	0.2496
Adj. error:	2.08432	26	0.0801663		
Adj. total:	2.19551	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.4015
p (same)	0.5321

G. gorilla vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.254167	1	0.254167	1.743	0.1982
Adj. error:	3.79079	26	0.145799		
Adj. total:	4.04495	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	4.119
p (same)	0.05318

P. troglodytes vs H. sapiens

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	6.76E+00	1	6.76E+00	21.79	0.0002206
Adj. error:	5.27503	17	0.310296		
Adj. total:	12.0372	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.0003866
p (same)	0.9846

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	3.25576	1	3.25576	7.402	0.01453
Adj. error:	7.47722	17	0.439837		
Adj. total:	10.733	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.468
p (same)	0.1358

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.559514	1	0.559514	3.129	0.09726
Adj. error:	2.68261	15	0.178841		
Adj. total:	3.24213	16			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.577
p (same)	0.1307

G. gorilla vs H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.3313	2	0.16565	1.266	0.2949
Adj. error:	4.44854	34	0.130839		
Adj. total:	4.77984	36			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.801
p (same)	0.07568

G. gorilla + H. sapiens + SH vs P. troglodytes

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	13.751	1	13.751	65.05	2.37E-10
Adj. error:	9.7246	46	0.211404		
Adj. total:	23.4756	47			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.9499
p (same)	0.335

ANEXO 3.11. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del antro mastoideo, y = RAD_E . En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.186999	3	0.0623329	2.566	0.06658
Adj. error:	1.0688	44	0.024291		
Adj. total:	1.2558	47			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.5294
p (same)	0.6646

ANEXO 3.12. Análisis de ANCOVA; x = media geométrica del antro mastoideo, y = RAD_S . En negrita $p < 0.05$

Conjunto de las muestras

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.84394	3	0.614648	13.06	3.12E-06
Adj. error:	2.07089	44	0.0470657		
Adj. total:	3.91484	47			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	2.713
p (same)	0.05724

G. gorilla* vs *P. troglodytes

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.62286	1	1.62286	43.21	3.97E-07
Adj. error:	1.05154	28	0.037555		
Adj. total:	2.6744	29			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.8552
p (same)	0.3633

G. gorilla* vs *H. sapiens

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0398887	1	0.0398887	1.585	0.2193
Adj. error:	0.654459	26	0.0251715		
Adj. total:	0.694348	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	3.26E+00
p (same)	0.08293

***G. gorilla* vs SH**

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.111108	1	0.111108	2.829	0.1046
Adj. error:	1.02128	26	0.0392801		
Adj. total:	1.13239	27			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	3.681
p (same)	0.06651

G. gorilla vs SH (sin Cr.3)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0133271	1	0.0133271	0.3971	0.5343
Adj. error:	0.839109	25	0.0335644		
Adj. total:	0.852436	26			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :

p (same)

P. troglodytes vs *H. sapiens*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.758583	1	0.758583	14.87	0.001267
Adj. error:	0.867343	17	0.0510202		
Adj. total:	1.62593	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :

p (same)

P. troglodytes vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.55549	1	0.55549	6.73	0.0189
Adj. error:	1.40307	17	0.0825333		
Adj. total:	1.95856	18			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :

p (same)

P. troglodytes vs SH (sin Cr.3)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.211289	1	0.211289	2.944	0.1055
Adj. error:	1.14829	16	0.071768		
Adj. total:	1.35958	17			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :

p (same)

H. sapiens vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.11817	1	0.11817	1.87	0.1916
Adj. error:	0.947988	15	0.0631992		
Adj. total:	1.06616	16			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 4.729

p (same) 0.04729

H. sapiens vs SH (sin Cr.3)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.00109941	1	0.00109941	0.0205	0.8882
Adj. error:	0.750686	14	0.0536204		
Adj. total:	0.751786	15			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 2.381

p (same) 0.1468

H. sapiens + *G. gorilla* vs SH

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.0885329	1	0.0885329	2.25	0.1426
Adj. error:	1.37707	35	0.0393449		
Adj. total:	1.4656	36			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 4.877

p (same) 0.03405

H. sapiens + *G. gorilla* vs SH (sin Cr.3)

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	0.00595875	1	0.00595875	0.1737	0.6794
Adj. error:	1.16615	34	0.0342984		
Adj. total:	1.17211	35			

Homogeneity (equality) of slopes:

F : 1.05

p (same) 0.3129

H. sapiens + *G. gorilla* + SH (sin Cr.3) vs *P. troglodytes*

Test for equal means, adjusted for covariate

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p (same)
Adj. mean:	1.68772	1	1.68772	41.15	7.56E-08
Adj. error:	1.84584	45	0.0410186		
Adj. total:	3.53356	46			

Homogeneity (equality) of slopes:

F :	0.8433
p (same)	0.3635