HAL
open science

Estudio evolutivo de la región cervical en hominoidea : morfología, integracíon e inferencia paleobiológica

Mikel Arlegui

To cite this version:

Mikel Arlegui. Estudio evolutivo de la región cervical en hominoidea : morfología, integracíon e inferencia paleobiológica. Biological anthropology. Université de Bordeaux; Universidad del País Vasco. Facultad de ciencias, 2019. Español. NNT : 2019BORD0280 . tel-02491673

HAL Id: tel-02491673

https://theses.hal.science/tel-02491673

Submitted on 26 Feb 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE EN COTUTELLE PRÉSENTÉE

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ET DE L'UNIVERSITÉ DU PAYS BASQUE

SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

CUATERNARIO : CAMBIOS AMBIENTALES Y HUELLA HUMANA

SPÉCIALITÉ Anthorpologie biologique

Par Mikel ARLEGUI

ESTUDIO EVOLUTIVO DE LA REGIÓN CERVICAL EN HOMINOIDEA. MORFOLOGÍA, INTEGRACIÓN E INFERENCIA PALEOBIOLÓGICA

Sous la direction de Christine VESCHAMBRE-COUTURE
et de Asier GÓMEZ-OLIVENCIA

Soutenue le 29 Novembre 2019

Membres du jury :

M. ASTIBIA, Humberto	Proffeseur UPV/EHU	Président
Mme LOZANO, Marina	Chercheuse IPHES	Sécretaire
M. MOUNIER, Aurélien	Chargé de recherche MNHN	Examinateur
M. MAUREILLE, Bruno	Directeur de recherche PACEA	Examinateur
Mme CUENCA, Gloria	Proffeseur Universidad de Zaragoza	Examinatrice

ESTUDIO EVOLUTIVO DE LA REGIÓN CERVICAL EN HOMINOIDEA.

MORFOLOGÍA, INTEGRACIÓN E INFERENCIA PALEOBIOLÓGICA

Mikel Arlegi

TESIS DOCTORAL

eman ta zabal zazu

Universidad del País Vasco
Euskal Herriko Unibertsitatea

université de BORDEAUX

Dirigida por:
Asier Gómez Olivencia
Christine Veschambre-Couture

Universidad del País Vasco / Euskal Herriko Unibertsitatea

NAZIOARTEKO BIKAINTASUN CAMPUSA
CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

AUTORIZACION DEL TUTOR/A DE TESIS

PARA SU PRESENTACION

Dr/a. Asier Gómez Olivencia

como Tutor/a de la Tesis Doctoral: Estudio evolutivo de la región cervical en Hominoidea. Morfología, integración e inferencia paleobiológica.

realizada en el Programa de Doctorado Cuaternario: Cambios ambientales y huella humana.

por el Doctorando Don/ña. Mikel Arlegui Virto,

y dirigida por el Dr./a Asier Gómez Olivencia y Christine Veschambre-Couture

autorizo la presentación de la citada Tesis Doctoral, dado que reúne las condiciones necesarias para su defensa.

En Leioa a 20 de octubre de 2019

EL/LA TUTOR/A DE LA TESIS

Fdo.: _____

TESI ZUZENDARIAREN BAIMENA TESIA AURKEZTEKO	AUTORIZACIÓN DEL/LA DIRECTORA/A DE TESIS PARA SU PRESENTACIÓN

Zuzendariaren izen-abizenak /Nombre y apellidos del/la director/a: Asier Gómez Olivencia y Christine Veschambre-Couture

IFZ /NIF:

Tesiaren izenburua / Título de la tesis: Estudio evolutivo de la región cervical en Hominoidea. Morfología, integración e inferencia paleobiológica.

Doktorego programa / Programa de doctorado: Cuaternario: Cambios ambientales y huella humana.

Doktoregaiaren izen-abizenak / Nombre y apellidos del/la doctorando/a: Mikel Arlegui Virto

Unibertsitateak horretarako jartzen duen tresnak emandako ANTZEKOTASUN TXOSTENA ikusita, baimena ematen dut goian aipatzen den tesia aurkez dadin, horretarako baldintza guztiak betetzen baititu.	Visto el INFORME DE SIMILITUD obtenido de la herramienta que a tal efecto pone a disposición la universidad, autorizo la presentación de la tesis doctoral arriba indicada, dado que reúne las condiciones necesarias para su defensa.

Tokia eta data / Lugar y fecha: Leioa a 20 de octubre de 2019.

Sin. / Fdo.: Tesiaren zuzendaria / El/La director/a de la tesis

Universidad del País Vasco Euskal Herriko Unibertsitatea | NAZIOARTEKO BIKAINTASUN CAMPUSA CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

AUTORIZACIÓN DE LA COMISIÓN ACADÉMICA DEL PROGRAMA DE DOCTORADO

La Comisión Académica del Programa de Doctorado en Cuaternario: Cambios ambientales y huella humana.
en reunión celebrada el día ___de octubre de 2019, ha acordado dar la conformidad a la presentación de la Tesis Doctoral titulada: Estudio evolutivo de la región cervical en Hominoidea. Morfología, integración e inferencia paleobiológica.
dirigida por el/la Dr/a. Asier Gómez Olivencia y Christine Veschambre-Couture
y presentada por Don. Mikel Arlegui Virto

adscrito al Departamento Estratigrafía y Paleontología

En Leioa a 14 de octubre de 2019

EL/LA RESPONSABLE DEL PROGRAMA DE DOCTORADO

Fdo.:
_____

Universidad del País Vasco Euskal Herriko Unibertsitatea

NAZIOARTEKO BIKAINTASUN CAMPUSA
CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

AUTORIZACIÓN DEL DEPARTAMENTO

El Consejo del Departamento de Estratigrafía y Paleontología

en reunión celebrada el día 26 de septiembre de 2019 ha acordado dar la conformidad a la

admisión a trámite de presentación de la Tesis Doctoral titulada: Estudio evolutivo de la región cervical en Hominoidea. Morfología, integración e inferencia paleobiológica.

dirigida por el/la Dr/a. Asier Gómez Olivencia y Christine Veschambre-Couture

y presentada por Don Mikel Arlegui Virto

ante este Departamento.

En Leioa a 26 de septiembre de 2019

V°B° DIRECTOR/A DEL DEPARTAMENTO

SECRETARIO/A DEL DEPARTAMENTO

Fdo.: _____

Fdo.: _____

ACTA DE GRADO DE DOCTOR O DOCTORA
ACTA DE DEFENSA DE TESIS DOCTORAL

DOCTORANDO/A DON. Mikel Arlegui Virto
TITULO DE LA TESIS: Estudio evolutivo de la región cervical en Hominoidea. Morfología, integración e inferencia paleobiológica.

El Tribunal designado por la Comisión de Postgrado de la UPV/EHU para calificar la Tesis Doctoral arriba indicada y reunido en el día de la fecha, una vez efectuada la defensa por el/la doctorando/a y contestadas las objeciones y/o sugerencias que se le han formulado, ha otorgado por_____la calificación de:
unanimidad ó mayoría

SOBRESALIENTE / NOTABLE / APROBADO / NO APTO

Idioma/s de defensa (en caso de más de un idioma, especificar porcentaje defendido en cada idioma):
Castellano
_____
Euskera
_____
Otros Idiomas (especificar cuál/cuales y porcentaje)
_____

En ____a _____de ____de ____

EL/LA PRESIDENTE/A, EL/LA SECRETARIO/A,

Fdo.: Fdo.:
Dr/a: _____ Dr/a: _____
VOCAL 1º, VOCAL 2º, VOCAL 3º,

Fdo.: Fdo.: Fdo.:
Dr/a: _____Dr/a:_____Dr/a:___

EL/LA DOCTORANDO,
Mikel Arlegui Virto

Fdo.: _____

THÈSE EN COTUTELLE PRÉSENTÉE

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ET DE L'UNIVERSITÉ DU PAYS BASQUE

SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

CUATERNARIO : CAMBIOS AMBIENTALES Y HUELLA HUMANA

SPÉCIALITÉ Anthorpologie biologique

Par Mikel ARLEGUI

ESTUDIO EVOLUTIVO DE LA REGIÓN CERVICAL EN HOMINOIDEA. MORFOLOGÍA, INTEGRACIÓN E INFERENCIA PALEOBIOLÓGICA

Sous la direction de Christine VESCHAMBRE-COUTURE
et de Asier GÓMEZ-OLIVENCIA

Soutenue le 29 Novembre 2019

Membres du jury :

M. ASTIBIA, Humberto	Proffeseur UPV/EHU	Président
Mme LOZANO, Marina	Chercheuse IPHES	Sécretaire
M. MOUNIER, Aurélien	Chargé de recherche MNHN	Examinateur
M. MAUREILLE, Bruno	Directeur de recherche PACEA	Examinateur
Mme CUENCA, Gloria	Proffeseur Universidad de Zaragoza	Examinatrice

Étude évolutive de la région cervicale chez les Hominoidea. Morphologie, integracion et inférence paléobiologique.

Dans cette thèse de doctorat, nous avons essayé d'avancer dans la connaissance de deux aspects chez les hominoïdes: 1) la morphologie des vertèbres cervicales et leur relation potentielle avec les facteurs posturaux et 2) l'évolution de cette région de la colonne vertébrale. Du point de vue biomécanique, la colonne vertébrale joue un rôle clé dans la posture, mais aussi dans la cohésion entre les éléments axiaux et abaxiaux du corps. Par conséquent, nous avons tenté d'étendre le spectre anatomique d'étude au crâne chez les hominidés et au reste de la colonne vertébrale pré-sacrée chez un seul taxon, *H. sapiens*.

L'objectif général de cette thèse de doctorat est de faire progresser la connaissance de la morphologie et de l'évolution de la colonne vertébrale chez les hominoïdes, avec un accent particulier sur la région cervicale et sa relation avec le crâne. Pour cela, nous avons réalisé une étude divisée en quatre travaux, où les aspects morphologiques des vertèbres cervicales et leur relation avec les facteurs posturaux et allométriques ont été traités. Nous avons réalisé l'étude de la partie évolutive en utilisant des méthodes phylogénétiques, l'intégration morphologique, la réponse à la sélection et par reconstruction paléobiologique. Le matériel étudié se compose principalement de vertèbres et de crânes de taxons actuels, auxquels nous avons ajouté quelques restes d'hominidés fossiles. Le matériel lié aux taxons actuels est constitué d'importantes collections d'humains modernes (*Homo sapiens*), de chimpanzés et de bonobos (genre *Pan*), de gorilles (genre *Gorilla*) et de moins d'orangs-outans (genre *Pongo*) et de gibbons (genres *Hylobates* et *Nomascus*). En ce qui concerne les fossiles, des spécimens des espèces *Austrolopithecus afarensis*, *Australopithecus sediba*, *Homo erectus* et *Homo neanderthalensis* ont été étudiés. Au niveau méthodologique, des méthodes traditionnelles de morphométrie et de morphométrie géométrique ont été utilisées. Pour cela, nous avons eu recours à différents programmes parmi lesquels on peut mettre en évidence MorphoJ (Klingenberg, 2011), PAST (Hammer et al., 2001) et R (R Development Core Team, 2011), au sein de ces derniers plusieurs packages statistiques spécialisés qui sont cités spécifiquement dans chaque chapitre.

Chacun de ces travaux a contribué de manière différente à l'objectif général de cette thèse, ainsi, les conclusions exposées ici sont organisées sur la base de ces quatre études. La

première, présentée dans le chapitre numéro 4, est centrée sur la morphologie des vertèbres cervicales sous-axiales chez les hominoïdes, sur la taille de l'influence sur les différences morphologiques entre les taxons étudiés et sur la relation entre morphologie, posture et locomotion. Les résultats obtenus ici ont montré que les différences morphologiques entre les groupes (humains, *Pan*, *Gorilla*, *Pongo* et gibbons) étaient principalement dues à des différences dans la longueur et l'orientation des apophyses épineuses, ainsi que dans l'orientation des facettes articulaires supérieures. De plus, nous avons observé que la taille joue un rôle important dans ces différences en raison des différentes tendances allométriques montrées par les taxons étudiés, également observées au niveau vertébral (c'est-à-dire, différentes tendances allométriques entre différentes vertèbres cervicales sous-axiales du même taxon). Ces différences entre les groupes semblent être liées à la posture du cou et de la tête (c'est-à-dire plus pronograde ou orthograde) et au mode de locomotion. Le matériau fossile australopithèque inclus dans les analyses a révélé que ces vertèbres situées dans une position plus crânienne dans la région cervicale sous-axiale (i.e., C3), sont morphologiquement plus similaires à celles de *H. sapiens*. En revanche, celles situées plus caudalement (i.e., C6 et C7) montrent des morphologies intermédiaires entre les humains modernes et les chimpanzés. Cela suggère que les changements morphologiques observés dans la région cervicale chez les hominins au cours de l'évolution se sont produits avant dans la vertèbre C3 plutôt que dans les vertèbres C6-C7.

Dans la deuxième étude, présentée dans le chapitre numéro 5, nous avons analysé les modèles d'intégration et de modularité dans la colonne vertébrale cervicale de la sous-famille Homininae, et l'influence de la taille dans ces modèles. L'importance d'analyser l'intégration et la modularité dans les études évolutionnaires réside dans la relation de ces concepts avec les modes d'évolution et peut ainsi aider à comprendre comment des changements morphologiques se sont produits dans cette région au cours de l'évolution de ce clade. À partir des résultats obtenus ici, nous avons conclu qu'il pourrait exister un schéma ancestral d'intégration des hominins dans la région cervicale, dans lequel les amplitudes d'intégration diminuent de la vertèbre C3 vers la C7. Cependant, les humains modernes s'écartent légèrement de ce modèle ancestral dans la vertèbre C3, présentant des magnitudes d'intégration plus faibles que les vertèbres C4-C5. Les bases évolutives du principe d'intégration suggèrent que de faibles niveaux d'intégration sont liés à une plus grande capacité de réponse aux demandes de sélection. Ainsi, cette rupture avec le modèle ancestral d'intégration chez l'homme moderne pourrait suggérer que la sélection naturelle a changé les

ampleurs de l'intégration en minimisant les restrictions et l'intégration dans les traits liés à la bipédie. Cela pourrait être cohérent avec les travaux précédents menés sur d'autres éléments anatomiques directement liés à la locomotion comme le bassin, et dans lesquels cette décomposition des humains modernes du modèle ancestral d'intégration a également été observée. Cependant, des analyses supplémentaires restent nécessaires pour valider cette hypothèse. Enfin, nous confirmons que la taille a un rôle d'intégrateur important dans les vertèbres cervicales sous-axiales chez les hominins, en particulier chez les gorilles, à un moindre degré chez les chimpanzés, et à peine chez l'homme moderne.

Dans la troisième étude, présentée dans le chapitre numéro 6, les objectifs spécifiques étaient axés sur la compréhension de l'évolution des vertèbres cervicales chez les hominoïdes d'une manière plus structurelle, c'est-à-dire l'analyse de la relation entre la région cervicale et un élément critique qui articule directement avec le crâne. De cette étude, nous pouvons conclure que *H. sapiens*, *Pan* et *Gorilla* présentent des schémas d'intégration relativement différents entre le crâne (y compris la face et le neurocrâne) et la région cervicale, en particulier dans le cas des humains modernes. Les trois groupes montrent une intégration claire entre le crâne et les vertèbres cervicales, les humains modernes étant ceux qui ont présenté l'intégration la plus forte. En revanche, les niveaux d'intégration des vertèbres cervicales avec le visage et le neurocrâne sont beaucoup plus variables sur chaque groupe analysé. Cependant, même si *H. sapiens* montre des valeurs d'intégration plus élevées que *Pan* et *Gorilla*, seulement quelques-uns sont significatifs.

Les analyses d'intégration entre les vertèbres cervicales montrent que toutes les vertèbres sont intégrées entre elles, avec quelques variations selon le niveau vertébral. De façon similaire aux résultats des études précédentes, nous observons que l'intégration est plus forte entre les vertèbres contiguës. La relation de l'atlas et de l'axis avec le reste de la région cervicale est plus faible que les interactions entre les vertèbres cervicales sous-axiales entre elles. De plus, la taille a une influence importante sur l'intégration et affecte différemment chaque groupe. Par exemple, chez l'homme moderne, la taille agit comme un facteur de contrainte d'intégration, ce qui signifie que les vertèbres cervicales montrent une légère augmentation du niveau d'intégration avec le crâne une fois que l'influence de la taille est supprimée. En revanche, chez *Pan*, et surtout chez *Gorilla*, la taille semble avoir une fonction biologique et intégrative dans la relation entre le crâne et les vertèbres cervicales. Enfin, les analyses phylogénétiques montrent un schéma évolutif dans lequel, il y a une augmentation de

la distance de variation entre les hominidés de la vertèbre C3 à C5, puis cette distance de variation diminue dans le sens caudal jusqu'à C7, où les valeurs les plus faibles sont trouvés. Cela suggère que les vertèbres situées dans la région centrale du rachis cervical sont probablement plus dérivées, alors que la C3 et surtout la C7 seraient, d'un point de vue évolutif, plus conservatrices. Ces résultats seraient cohérents avec la proposition évolutive pour la région cervicale des hominins évoquée dans les chapitres numéro 4 et 5. Dans ces études, nous avons émis la proposition que les changements morphologiques qui se sont produits dans la colonne cervicale sous-axiale dans ce clade aient commencé avant dans les vertèbres situées plus crânienne que dans celles situées plus caudalement.

Enfin, dans la quatrième étude présentée dans le chapitre numéro 7, les objectifs spécifiques étaient axés sur l'analyse des réponses évolutives et des schémas d'intégration dans la colonne vertébrale pré-sacrée des humains modernes. Dans cette étude, nous visions à étendre l'étude de la colonne cervicale à toute la colonne vertébrale pré-sacrée. Nous nous sommes concentrés sur un seul taxon, *H. sapiens*, en raison de la difficulté à collecter des données sur toutes les espèces d'hominoïdes, et également en raison de la variation du nombre de vertèbres dans la région thoraco-lombaire parmi les espèces de ce clade. Les résultats de cette étude indiquent que, premièrement, les vertèbres situées plus caudalement dans la colonne vertébrale pré-sacrée ont une plus grande capacité à répondre à la sélection que celles situées plus crânialement dans la colonne vertébrale. Deuxièmement, les vertèbres de la partie centrale de la colonne vertébrale thoracique sont intérieurement les plus intégrées. Ces niveaux élevés d'intégration diminuent dans le reste de la colonne vertébrale dans la direction crânienne et caudale, atteignant les magnitudes les plus faibles dans les vertèbres les plus périphériques (i.e., C1 et L5). Troisièmement et enfin, les corrélations entre les vertèbres montrent une forte influence des gènes *Hox* dans les interactions vertébrales, subdivisant les vertèbres pré-sacrées en quatre modules fonctionnels et développementaux. Le niveau d'interactions entre les vertèbres dans chaque module diffère à travers la colonne vertébrale pré-sacrée, étant le module moins intégré de la région cervicale en ce qui concerne le complexe thoraco-lombaire. Ces résultats pourraient être liés à trois facteurs principaux: l'organisation du plan corporel exprimé par les gènes *Hox*, les fortes contraintes de développement qui déterminent le nombre de vertèbres chez les mammifères et enfin les exigences fonctionnelles que la bipédie exige. Bien que nous nous soyons concentrés sur un seul taxon, nous avons émis l'hypothèse que les modèles d'évolution et d'intégration trouvés

dans la colonne vertébrale pré-sacrée des humains modernes pourraient être communs ou similaires à tous les mammifères. Cette suggestion est soutenue par la forte influence ancestrale qui existe dans l'organisation de la colonne vertébrale pré-sacrée. Cependant, il est également possible que d'autres clades de mammifères présentent des différences dans les ampleurs de sélection ou d'intégration en fonction de facteurs de développement et / ou fonctionnels, ces derniers étant principalement liés à des différences dans le mode de locomotion.

Mots clés:

Hominoidea, Cervicales, Évolution, Integration

Evolutionary study of the cervical region in Hominoidea. Morphology, integration and paleobiological inference.

The main objective of this PhD dissertation is to advance in the study of the morphology and evolution of the cervical vertebrae in Hominoidea. To reach this objective we have performed four studies using bony material (vertebrae and crania) belonging to both extant hominoid species, and also including the scarce fossil remains from sub-tribe Hominina. Up until now, the scarce complete fossil material has limited the capacity to reconstruct the evolutionary history of the cervical spine. Thus, on top of classical morphological studies, using both traditional and geometric morphometrics, we have also applied statistical methods based on the principles of the theory of the evolution such as morphological integration, modularity and responses to selection, as a complementary approach to the fossil record.

The results obtained in these four studies indicate that the morphology of the cervical vertebrae is related to both postural and locomotor factors. These factors could have influenced the differences observed in the morphological and allometric patterns showed by *H. sapiens* regarding the rest of the hominoids. Also, the results from the analyses of integration and modularity indicate that there are differences in the pattern of integration showed by modern humans compared to that of the non-humans hominins (*Pan* and *Gorilla*). We consider that, despite some subtle differences, chimpanzees and gorillas could represent the ancestral patten for all the hominins, from which modern humans would have evolved. This break down from the ancestral pattern could be related to the selective pressures bipedalism. From an evolutionary point view, these morphological changes in the human lineage did not occur in all the cervical vertebrae at the same time. Indeed, our results indicate there has been a relative stasis in the most caudal cervical vertebrae (i.e., C6-C7), whereas those located in a more cranial position evolved earlier and show a more derived morphology.

Similarly, the results from the analyses regarding the relationship between the cranium and the cervical region, also reveal a distinct pattern of cranium-cervical integration for modern humans. The scarce Neandertal evidence seems to be roughly consistent with the distinct pattern showed by modern humans, which suggests a shared pattern for the (late) genus *Homo*. Finally, the last work, based on the study of the whole pre-sacral spine, shows that the thoracic vertebrae are internally the most integrated from the entire pre-sacral vertebral column. The high level of integration in the thoracic region decreases towards the most peripherally located vertebrae (i.e., C1-L5), where integration XI reaches its lowest values. The high integration in this region could

have limited the ability of these vertebrae to respond to selection demands, probably caused by the functional constraints produced by their articulation with the thorax. In contrast, lumbar vertebrae are the most evolvable, and this could be due to functional factors related to the bipedal locomotion mode shown by modern humans, but also to developmental and genetic factors. We suggest that this evolutive pattern in the lumbar region in modern humans could also be present in all mammals. This hypothesis is based on the large variability shown by mammals in their locomotion modes, also in the high variation in the number of lumbar vertebrae, and in the ancestral body plane they shared due to the expression of the *Hox* genes.

Keywords :

Hominoidea, Cervical vertebrae, Evolution, Integration

Unité de recherche

Université de Bordeaux, PACEA UMR 5199, Bâtiment B8, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, 33615 Pessac, France.

Aita eta amari,

AGRADECIMIENTOS

Modu labur eta sinple batean eskerrak eman nahi dizkiet modu batetik edo bertzetik proiektu honen zehar lagundu eta aguantatu nauten guztiei. Lehenbizien nola ez EHU-ko tesi zuzendariai, Asier. Sei urte pasa dira elkar lanean hasi ginetik, bakoitza bere paperean, baino beti hor. Baita ere Christineri, Bordelen nik emandako urtea eroso eta pozgarri bihurtzeagatik, beti atsegin, entzun eta laguntzeko prest. Ez dut ahaztu behar nire Paleontologia taldekoei, denei, Humberto, Ainara, Pereda, Ana, Nathalie, Mikel, bihotzez, esker mile haundi bat. Baita ere gure sailaren barruan hor egon zarete guztiei. Bereziki doktore ikasleei (Andrea, Zeltia, Humberto Jr. eta Oscar), eta kafeara joaten zinetenei, goizak atsegin eta interesgarriak egiteagatik. PACEA-ko kide guztiei, bereziki denbora librea nirekin konpartitu duzuen guztiak. Lana inguruaren kanpoan Alberto eta Barbari, Bordel erreala bihurtzeagatik.

A mis padres, por todo. A Lorea. A mis amigos del alma, por eso mismo, por haberlo sido y seguir siéndolo. Zuri Aitzi, beti hor egoteagatik. Martin, haitz gogor bat bihurtu zarelakotz nire Unibertsidadeko munduan, eta haratago. Naroa, lau urte hauek nirekin konpartitzeagatik, benetan, plazer bat izan da. Aussi, merci à ma promo de M2 pour le soutien pendant toutes ces années, eskerrik asko Irene, merci Lou, grazie Lucia et comme toujours, merci aussi à toi PI. Gracias también al grupo de Ferrara, Toni, Mónica, Julia y Sandra por haber compartido esos momentos.

Quiero agradecer también a todas aquellas personas que me han ayudado en las estancias realizadas en las múltiples colecciones que he visitado. Estas estancias fueron financiadas por diversos proyectos del Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2012-38434-C03-01, CGL2015-65387-C3-2-P -MINECO/FEDER-), del Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza (Grupo IT834-13, Grupo IT834-16 y Grupo IT1418-19), de la Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea (Grupo PPG17/05) y de PACEA por parte de la Université de Bordeaux.

Por último, a todos aquellos a los que no he nombrado y os lo habéis merecido.

RESUMEN

En esta Tesis Doctoral se ha estudiado la morfología y la capacidad evolutiva de las vértebras cervicales en los hominoideos. Hasta ahora, los trabajos referentes a la morfología de esta región anatómica se basaban principalmente en los trabajos pioneros realizados por Schultz a mediados del siglo pasado. En los últimos años se han incrementado considerablemente los estudios que ponen en relación la morfología de las vértebras cervicales y su potencial relación con la postura y la locomoción. El estudio de la evolución de la región cervical en el linaje humano se ha basado principalmente en el estudio de un escaso registro fósil, lo que ha complicado la reconstrucción de la historia evolutiva de esta región.

En esta Tesis Doctoral hemos intentado avanzar en el conocimiento de los dos aspectos anteriormente mencionados en los hominoideos: 1) la morfología de las vértebras cervicales en hominoideos y su potencial relación con factores posturales y 2), la evolución de esta región de la columna vertebral. Desde el punto de vista biomecánico la columna vertebral juega un papel clave en la postura, pero también en la cohesión entre los elementos axiales y abaxiales del cuerpo. Por ello, hemos hemos intentado ampliar el espectro anatómico incluyendo el estudio del cráneo en los homínidos, y el resto de la columna vertebral pre-sacra en un sólo taxón, *H. sapiens*.

Para llevar a cabo los objetivos mencionados hemos estudiado vértebras y el cráneo de especies de hominoideos actuales, así como el escaso material fósil existente en la subtribu Hominina (géneros *Homo* y *Australopithecus*). Para ciertos grupos de hominoideos (gibones y orangutanes), la recolección de datos ha sido muy complicada debido a la escasez de material en las colecciones osteológicas o por las dificultades para tener acceso al material. Por ello, no todos los trabajos aquí presentados se han llevado a cabo a nivel de superfamilia (Hominoidea), sino que algunos, dependiendo del requerimiento de los análisis estadísticos, se han llevado a cabo a nivel de familia (Hominidae), subfamilia (Homininae) o incluso especie (*H. sapiens*). Para aportar nuevos datos sobre la evolución de las vértebras cervicales, hemos utilizado de manera complementaria métodos estadísticos basados en los principios de la teoría evolutiva, tales como la integración, la modularidad y las respuestas a la selección.

Los resultados del primer trabajo han evidenciado que existe una relación entre la morfología de las vértebras cervicales, la postura (del cuello y la cabeza) y la

locomoción. Además, las diferencias morfológicas entre los taxones en esta región se dan principalmente en la longitud y orientación de la apófisis espinosa, y en la orientación de las carillas articulares superiores. Estas diferencias entre grupos están fuertemente influenciadas por diferencias en el patrón alométrico en las distintas vértebras de la región cervical. Además, en el segundo trabajo hemos observado que los humanos modernos presentan diferencias en el patrón de integración en comparación con los gorilas y los chimpancés, los cuales parecen seguir lo que proponemos como patrón de integración ancestral en los homininos.

El tercer trabajo revela que a nivel de superfamilia, se da integración entre el cráneo y las vértebras cervicales. Además, constatamos diferencias en este parámetro entre las especies actuales estudiadas. En el caso de los neandertales, y con toda la cautela debida al estudio de un único ejemplar, los resultados indican que a pesar de las notables diferencias morfológicas con los humanos modernos, se aproxima más a estos que al resto de especies estudiadas. Por último, en el cuarto trabajo, los análisis evolutivos de la columna vertebral pre-sacra en *H. sapiens,* nos han revelado que las vértebras situadas en una posición más caudal en la columna vertebral tienen mayor capacidad de evolucionar que el resto. Otro dato interesante es que la región torácica es la más integrada internamente, y que estos niveles de integración en el centro de la columna se van reduciendo progresivamente en la dirección de la primera y la última vértebra (i.e., C1 y L5). Esto indicaría que la región central de la columna vertebral tendría mayores dificultades para responder a un cambio en la dirección de la selección, probablemente por la constricción que sufre por su articulación con el tórax. En cambio, las situadas en los extremos de la columna vertebral pre-sacra (especialmente en las lumbares), tendrían mayor flexibilidad para responder a la selección.

De los resultados obtenidos de estos cuatro trabajos, concluimos que la morfología de las vértebras cervicales no sólo está en relación con factores posturales y de locomoción, sino también con la morfología del cráneo. Locomoción y postura han podido tener una gran influencia en las diferencias morfológicas y en los patrones de integración y covariación mostrados por *H. sapiens* con respecto al resto de los hominoideos estudiados. De hecho, la separación de *H. sapiens* del patrón de integración ancestral representado por los chimpancés y los gorilas (a pesar de ciertas diferencias entre los *Pan* y los *Gorilla*), posiblemente se haya producido por los requerimientos selectivos necesarios para la adquisición del bipedismo. Desde el punto de vista evolutivo,

consideramos que los cambios morfológicos que observamos en la región cervical dentro del linaje humano no se produjeron en todas las vértebras al unísono. Nuestros resultados apuntan a un mayor estasis morfológico en las vértebras cervicales más caudales (i.e., C6-C7), mientras que las situadas en una posición más craneal evolucionaron antes y son más derivadas. Por último, el patrón evolutivo (mayor capacidad de evolucionar) que presentan las vértebras lumbares en los humanos modernos podría estar relacionado con factores funcionales relacionados con la locomoción, con factores de desarrollo, e incluso con factores genéticos relacionados con la formación del plan corporal. Además, hipotetizamos que este patrón evolutivo no es exclusivo de los humanos modernos, sino que podría estar presente en todos los mamíferos, ya que este clado presenta una gran diversidad en los modos de locomoción, una gran variación morfológica modal en el número de vértebras lumbares y además, todos los grupos comparten el mismo plano corporal ancestral en base a la expresión de los genes *Hox*.

LABURPENA

Tesi Doktoral honen helburu nagusia Hominoidea-n orno zebikalen morfologia eta eboluzioaren ikerketan aurrera pausu bat ematea da. Helburu hau lortzeko hezurrekin (ornoak eta garezurrak) lau ikerketa ezberdin burutu ditugu. Ikerketa hauetarako bai gaur egungo hominoideo espezieak baita Hominina azpi-tribuari dagozkion fosil aztarna kopuru urria erabili dira. Orain arte, dagoen orno fosil osoen eskasiak bizkarrezur zerbikalaren eboluzioa eraikitzerako ahalmena mugatu du. Beraz, morfologia klasikoko ikerketan aurrerapausu bat emanez, morfometria tradizionala eta morfometria geometrikoa erabiltzeaz gain, teoria ebolutiboaren printzipioetan oinarritutako estatistika metodoak aplikatu dira fosil-erregistroaren ikuspuntu osagarri bezala. Alegia, integrazio morfologikoa, modularitatea eta selekzioari erantzunak.

Lau ikerketa hauetan izandako emaitzetatik ondoriztatzen da, orno zerbikalen morfologia faktore postural eta lokomotoreekin erlazionaturik dagoela. Baliteke bi faktore hauek baliatu izana *Homo sapiens* eta hominoideoen arteko patroi morfologiko eta alometrikoetan ematen diren emaitza ezberdinatasunak. Integrazio eta modularitate analisien emaitzek ere, giza moderno eta gizakiak ez diren homininen (*Pan* eta *Gorilla*), patroien arteko ezberdintasunak daudela adierazten dute. Kontsideratzen da, ezberdintasun txikiak alde batera utziz, txinpanzeek eta gorilek hominino guzien aintzinako patroia irudikatzen dutela, eta patroi horretatik giza modernoek eboluzionatu zuten. Giza modernoetan eman zen patroi haustura, bipedismoa ahalbideratu zuten selekzio presioekin erlazionaturik egon daiteke. Eboluzioaren ikuspuntutik, giza kladoan emandako aldaketa morfologiko hauek ez ziren orno guzietan aldi berean eman. Emaitzek, kaudalagoa den kokagune batean dauden orno zerbikaletan estasi morfologiko bat eman dela adierazten dute (i.e., C6-C7). Aldiz, kranealagoa den posizioan daudenek (i.e., C3), lehenago eboluzionatu zuten, eta gainera morfologia deribatuagoa erakusten dute.

Era berean, garezur eta orno zerbikalen arteko korrelazio analisien emaitzek, giza modernoen garezur-zerbikal integrazio patroien eta beste hominidoenekin konparatuz, ezberdintasunak daudela adierazten dute. Neandertal fosil aztarna urriek, giza modernoen patroi bereizgarriarekin antzekotasunak dituzte, eta hauek, *Homo* generoan (*late Homo* ingeleraz) patroi amankomun bat dagoela iradokitzen dute. Azkenik, laugarren ikerlana, giza modernoen bizkar hezur pre-sakral osoko ikerketan oinarrituta dago, eta lortutako emaitzek orno torazikoak integratuenak direla adirazten dute. Orno torazikoen integrazio balore altu hauek bi norabideetan, kraneala eta kaudala, jeisten dira, eta orno torazikoeta-

tik bi orno pre-sakral urrunenak (alegia, C1-L5), integrazio balore txikienak dituztenak dira. Baliteke torax aldean ematen diren integrazio balore altuek, orno hauek selekzioen beharrei erantzuteko gaitasuna mugatu izana, seguraski sahietsekin artikulatzean sortzen diren muga funtzionalen ondorioz. Aldiz, orno lunbarren eboluzionatzeko ahalmena bizkarrezurreko orno presakal guzien artean haundiena da. Hau, giza modernoek adierazten duten lokomozio bipedoaren ondioroz sortu diren faktore funtzionalekin erlazionatuta egon daiteke, baita garapen eta genetikoekin ere. Halaber, giza modernoetan ematen den eboluzio-patroi hau, ugaztun guztientzako amankomuna izan daiteke. Hipotesi hau, ugaztunek adierazten duten lokomozio moten aniztasunean, orno lunbarren zenbaki aniztasunean, eta *Hox* genen bidez konpartitzen duten aitzinako gorputz plan amankomunean oinarrituta dago.

RÉSUMÉ

Dans cette Thèse de Doctorat, nous avons eu l'objectif général d'avancer dans l'étude de la morphologie et l'évolution des vertèbres cervicales chez les Hominoidea. Pour mener à bien cet objectif, nous avons réalisé quatre études sur du matériel osseux (vertèbres et crâne) appartenant à des espèces d'hominoïdes actuels, ainsi que sur les rares restes fossiles existants pour la sous-tribu des Hominina. Jusqu'à présent, la rareté du matériel fossile a limité la capacité à reconstruire l'histoire évolutive de la colonne cervicale. Par conséquent, en plus de l'utilisation de la morphométrie classique et de la morphométrie géométrique, nous avons aussi appliqué des méthodes statistiques basées sur les basées sur les principes de la théorie evolutive, telles que l'intégration morphologique, la modularité et les réponses sélectives, pour faire une reconstruction paléobiologique des vertèbres cervicales.

Sur la base des résultats obtenus pour ces quatre études, nous avons conclu que la morphologie des vertèbres cervicales est en relation avec des facteurs posturaux et de locomotion. Ces facteurs ont pu avoir une grande influence sur les différences observées dans les patrons morphologiques et allométriques montrés par *H. sapiens* par rapport au reste du clade. Dans le même temps, nous avons constaté, à partir des analyses d'intégration et de modularité, une différence dans le patron d'intégration montré par les *H. sapiens* par rapport à celui des chimpanzés et des gorilles. Cette dérive des *H. sapiens* par rapport à ce que l'on considère être le patron ancestral (malgre quelques différences entre les *Pan* et les *Gorilla*), a probablement été causée par des exigences sélectives liées à l'acquisition de la bipédie. Du point de vue évolutif, nous considérons que les changements morphologiques que l'on peut observer dans la région cervicale dans le buisson évolutif humaine ne se sont pas produits simultanément. Nos résultats indiquent qu'il y a eu une stase morphologique dans les vertèbres cervicales les plus caudales (i.e., C6-C7), tandis que celles qui sont situées plus proches du crâne ont commencé à évoluer avant, et sont aussi plus dérivées.

Nous avons également observé ce patron d'intégration dérivé chez l'homme moderne dans la relation entre dans les vertèbres cervicales et le crâne. De plus, l'inclusion des restes de Néandertaliens dans les analyses montre que ce patron dérivé par rapport au reste des hominidés pourrait être partagé au sein du genre *Homo*. Enfin, les résultats de la quatrième étude montrent que les vertèbres thoraciques sont les plus intégrées de la colonne vertébrale pré-sacrale, et que ce niveau d'intégration diminue en direction

des vertèbres plus distales (C1-L5). Cette circonstance probablement due aux contraintes créées par le thorax pourrait limiter leur capacité d'évolution. Par contre, les résultats montrent que les vertèbres lombaires ont la plus grande capacité d'évolution de toute la colonne vertébrale. Cette caractéristique pourrait être mise en relation avec des facteurs fonctionnels liés à la locomotion, mais aussi avec des facteurs développementaux et même génétiques, en raison de la relation des gènes *Hox* avec la formation du plan corporel. De plus, nous suggérons que ce patron évolutif dans les vertèbres lombaires n'est pas exclusif aux hommes modernes, mais pourrait aussi être présent chez tous les mammifères. Ce clade montre une grande variabilité dans les modes de locomotion, une grande variation morphologique modale dans le nombre de vertèbre lombaires et de plus, tous les groupes partagent le même plan corporel ancestral basé sur l'expression des gènes *Hox*.

ABSTRACT

The main objective of this PhD dissertation is to advance in the study of the morphology and evolution of the cervical vertebrae in Hominoidea. To reach this objective we have performed four studies using bony material (vertebrae and crania) belonging to both extant hominoid species, and also including the scarce fossil remains from sub-tribe Hominina. Up until now, the scarce complete fossil material has limited the capacity to reconstruct the evolutionary history of the cervical spine. Thus, on top of classical morphological studies, using both traditional and geometric morphometrics, we have also applied statistical methods based on the principles of the theory of the evolution such as morphological integration, modularity and responses to selection, as a complementary approach to the fossil record.

The results obtained in these four studies indicate that the morphology of the cervical vertebrae is related to both postural and locomotor factors. These factors could have influenced the differences observed in the morphological and allometric patterns showed by *H. sapiens* regarding the rest of the hominoids. Also, the results from the analyses of integration and modularity indicate that there are differences in the pattern of integration showed by modern humans compared to that of the non-humans hominins (*Pan* and *Gorilla*). We consider that, despite some subtle differences, chimpanzees and gorillas could represent the ancestral patten for all the hominins, from which modern humans would have evolved. This break down from the ancestral pattern could be related to the selective pressures bipedalism. From an evolutionary point view, these morphological changes in the human lineage did not occur in all the cervical vertebrae at the same time. Indeed, our results indicate there has been a relative stasis in the most caudal cervical vertebrae (i.e., C6-C7), whereas those located in a more cranial position evolved earlier and show a more derived morphology.

Similarly, the results from the analyses regarding the relationship between the cranium and the cervical region, also reveal a distinct pattern of cranium-cervical integration for modern humans. The scarce Neandertal evidence seems to be roughly consistent with the distinct pattern showed by modern humans, which suggests a shared pattern for the (late) genus *Homo*. Finally, the last work, based on the study of the whole pre-sacral spine, shows that the thoracic vertebrae are internally the most integrated from the entire pre-sacral vertebral column. The high level of integration in the thoracic region decreases towards the most peripherally located vertebrae (i.e., C1-L5), where integration

reaches its lowest values. The high integration in this region could have limited the ability of these vertebrae to respond to selection demands, probably caused by the functional constraints produced by their articulation with the thorax. In contrast, lumbar vertebrae are the most evolvable, and this could be due to functional factors related to the bipedal locomotion mode shown by modern humans, but also to developmental and genetic factors. We suggest that this evolutive pattern in the lumbar region in modern humans could also be present in all mammals. This hypothesis is based on the large variability shown by mammals in their locomotion modes, also in the high variation in the number of lumbar vertebrae, and in the ancestral body plane they shared due to the expression of the *Hox* genes.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Agradecimientos.....I

Resumen.....III

Laburpena.....VI

Résumé.....VIII

Abstract.....X

Índice de contenidos.....XIII

Capítulo 1. Introducción general.....1

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....4

1.1-ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA COLUMNA VERTEBRAL.....4

1.1.1-Cordados.....4

1.1.2-Regionalización.....6

1.1.3-Mamíferos.....6

1.1.4-Mitogénesis y genes *Hox*.....9

1.2-ANATOMÍA DE LA COUMNA VERTEBRAL.....12

1.2.1-Anatomía de la columna vertebral.....12

1.2.1.1-Descripción general.....12

1.2.1.2-Atlas y axis.....15

1.2.1.3-Vértebras tipo.....15

1.2.1.4-Sacro.....21

1.2.1.5-Cóccix.....21

1.3-DESARROLLO DE LA COLUMNA VERTEBRAL.....21

1.3.1-Desarrollo embrionario.....22

1.3.2-Centros de osificación primarios.....25

1.3.3-Centros de osificación secundarios.....28

1.3.4-Ontogenia en hominoideos.....30

1.4-COLUMNA VERTEBRAL EN HOMINOIDEOS.....33

1.4.1-Evolución de la postura y la locomoción.....33

1.4.2- Base craneal y relación con la postura y la locomoción.....34

1.4.3-Columna cervical. Importancia y antecedentes.....40
1.4.3.1-Registro fósil.....42

1.5-INTEGRACIÓN, MODULARIDAD Y RESPUESTAS A LA SELECCIÓN.....50

1.5.1-Integración y modularidad. Historiografía.....51
1.5.2-Integración y modularidad. Definición.....52
1.5.3-Antecedentes sobre integración.....58
1.5.4-Importancia del estudio de la integración.....63
1.5.5-Respuestas a la selección.....64
1.5.6-Literatura sobre las respuestas a la selección.....66

Capítulo 2. Objetivos.....71

2.1-OBJETIVO GENERAL.....73

2.2-OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....73

Capítulo 3. Material y métodos.....77

3.1-MATERIAL.....79

3.2-MÉTODOS, CONSIDERACIONES GENERALES.....81

3.2.1-Posición anatómica y orientación.....81
3.2.2-Morfometría tradicional.....83
3.2.3-Morfometría geométrica (MG).....85
3.2.4-Métodos estadísticos.....92
3.2.4.1-Estadística descriptiva o deductiva.....93
3.2.4.2-Reducción de la dimensionalidad.....93
3.2.4.3-Estadística inferencial o inductiva.....94
3.2.4.4-Integración, modularidad y evolvabilidad.....95

Capítulo 4. El rol de la alometría y la postura en la evolución de la columna cervical subaxial de Hominoidea.....99

4.1-INTRODUCCIÓN.....102

4.1.1-La región cervical en la subfamilia Homininae.....102

4.2-MATERIALES.....104
4.2.1-Muestra de hominoideos actuales.....104
4.2.2-La muestra fósil.....106

4.3-MÉTODOS.....107
4.3.1-Toma de datos.....107
4.3.2-Análisis estadísticos.....110
4.3.3-Morfometría tradicional.....111
4.3.4-Morfometría geométrica.....113

4.4-RESULTADOS.....116
4.4.1-Morfometría tradicional: descripción univariante.....116
4.4.2-Morfometría geométrica: variación del tamaño y de la forma.....127

4.5-DISCUSIÓN.....138
4.5.1-Evolución de la columna cervical subaxial.....140
4.5.2-Implicaciones biomecánicas y posturales de la orientación de las carillas articulares superiores.....145
4.5.3-Alometría.....148
4.5.4-Limitaciones de este estudio.....149

Capítulo 5. Integración morfológica en la región cervical de Homininae.....151

5.1-INTRODUCCIÓN.....153

5.2-MATERIAL.....156

5.3-MÉTODOS.....157
5.3.1-Integración morfológica intra-vertebral.....157
5.3.2-Test de modularidad.....157
5.3.3-Covariación entre vértebras cervicales subaxiales. Análisis por pares.....158

5.4-RESULTADOS.....159
5.4.1-Integración global intra-vertebral.....159
5.4.2-Análisis de modularidad intra-vertebral.....161
5.4.3-Covariación entre vértebras cervivales subaxiales.....163

5.5 -DISCUSIÓN.....165

5.1.1-Integración intra-vertebral.....166
5.5.2-Covariación entre vértebras cervivales subaxiales.....168
5.5.3-La influencia del tamaño.....169
5.5.4-Implicaciones evolutivas.....170

Capítulo 6. Covariación morfológica entre el cráneo y las vértebras cervicales en Hominoidae.....171

6.1-INTRODUCCIÓN.....173

6.2-MATERIAL Y MÉTODOS.....177
6.2.1-Material y recolección de datos.....177
6.2.2-Métodos.....185
6.2.2.1-Morfometría geométrica.....186
6.2.2.2-Morfometría tradicional.....189

6.3-RESULTADOS.....192
6.3.1-Morfometría geométrica.....192
6.3.1.1-Covariación ínter-específica.....192
6.3.1.2-Covariación intra-específica.....199
6.3.2-Morfometría tradicional.....202
6.3.2.1-Análisis a partir de datos brutos.....204
6.3.2.2-Análisis a partir de los residuos.....216

6.4-DISCUSIÓN.....227

Capítulo 7. Integración morfológica y respuestas a la selección en la columna vertebral en *H. sapiens*.....237

7.1-INTRODUCCIÓN.....239

7.2-MATERIAL Y MÉTODOS.....245
7.2.1-Muestra y toma de datos.....245
7.2.2 -Estimación de datos.....245
7.2.3-Cálculo de matrices brutas y residuales.....251
7.2.4-Repetibilidad de las matrices.....251
7.2.5-Cálculo del tamaño necesario de la muestra.....253

7.2.6-Precisión estadística (*accuracy*) y márgenes de error.....254
7.2.7-Correlación de matrices entre vértebras.....254
7.2.8-Integración global intra-vertebral.....256
7.2.9-Evolvalidad, Respondabilidad, Flexibilidad y Restricción.....256
7.2.10-Modularidad intra-vertebral. Hipótesis de dos-módulos.....257

7.3 -RESULTADOS.....258
7.3.1-Correlación de matrices ínter-vertebral.....258
7.3.2-Integración intra-vertebral.....262
7.3.3-Medidas de evolvabilidad y restricción.....265
7.3.4-Hipótesis de dos módulos.....272

7.4 -DISCUSIÓN.....272
7.4.1-Evolvabilidad y flexibilidad vertebral.....273
7.4.2 -Integración intra-vertebral.....274
7.4.3-Integración ínter-vertebral y regionalización.....277
7.4.4-Modularidad intra-vertebral. Hipótesis dos-módulos.....279
7.4.5-La influencia del tamaño.....279

7.5-CONCLUSIONES.....282

Capítulo 8. Conclusiones generales.....283

Referencias.....293

Apéndice: Artículos.....334

Capítulo 1

Introducción general

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....4

1.1-ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA COLUMNA VERTEBRAL.....4

1.1.1-Cordados.....4

1.1.2-Regionalización.....6

1.1.3-Mamíferos.....6

1.1.4-Mitogénesis y genes *Hox*.....9

1.2-ANATOMÍA DE LA COUMNA VERTEBRAL.....12

1.2.1-Anatomía de la columna vertebral.....12

1.2.1.1-Descripción general.....12

1.2.1.2-Atlas y axis.....15

1.2.1.3-Vértebras tipo.....15

Vértebras cervicales.....18

Vértebras torácicas.....19

Vértebras lumbares.....20

1.2.1.4-Sacro.....21

1.2.1.5-Cóccix.....21

1.3-DESARROLLO DE LA COLUMNA VERTEBRAL.....21

1.3.1-Desarrollo embrionario.....22

1.3.2-Centros de osificación primarios.....25

Fusión del arco neural y del cuerpo vertebral.....27

1.3.3-Centros de osificación secundarios.....28

1.3.4-Ontogenia en hominoideos.....30

1.4-COLUMNA VERTEBRAL EN HOMINOIDEOS.....33

1.4.1-Evolución de la postura y la locomoción.....33

1.4.2- Base craneal y relación con la postura y la locomoción.....34

La base del cráneo.....34

Factores que condicionan la morfología.....37

Influencia de la postura y la locomoción.....39

1.4.3-Columna cervical. Importancia y antecedentes.....40

1.4.3.1-Registro fósil.....42

1.5-INTEGRACIÓN, MODULARIDAD Y RESPUESTAS A LA SELECCIÓN.....50

1.5.1-Integración y modularidad. Historiografía.....51
1.5.2-Integración y modularidad. Definición.....52
Integración, distribución de la variación.....54
Integración y modos de evolución.....57
1.5.3-Antecedentes sobre integración.....58
Cráneo mamíferos.....58
Post-cráneo mamíferos.....58
Cráneo primates.....59
Post-cráneo primates.....59
Columna vertebral mamíferos.....61
Columna vertebral primates.....61
Síntesis de la bibliografía.....62
1.5.4-Importancia del estudio de la integración.....63
1.5.5-Respuestas a la selección.....64
Origen.....64
1.5.6-Literatura sobre las respuestas a la selección.....66
Cráneo.....66
Post-cráneo.....67
Columna vertebral.....68

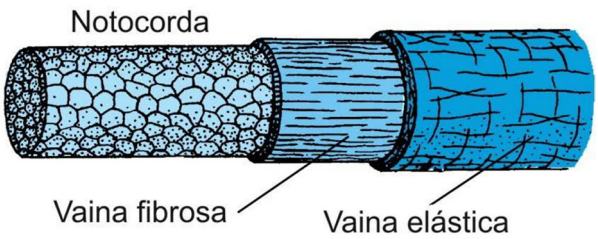
1. INTRODUCCIÓN GENERAL

En esta introducción general se ofrecerá una visión global sobre la columna vertebral. Primero, se tratará el origen y la evolución de la misma desde los primeros cordados, así como su proceso de formación y desarrollo. Posteriormente, veremos la anatomía de la columna vertebral en los hominoideos, su relación con el cráneo, con la postura y con la locomoción. Además, se hará una recapitulación del registro fósil de la región cervical de los homininos y por último, se analizarán los conceptos teóricos relacionados con la metodología utilizada en esta Tesis Doctoral, nos referimos a la integración, la modularidad y las respuestas a la selección.

1.1 ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA COLUMNA VERTEBRAL

1.1.1 Cordados

Dentro del reino animal, los cordados (*phylum* Chordata) están representados por 65.000 especies actuales entre las que se incluyen, los vertebrados (*subphylum* Vertebrata, i.e., peces, anfibios, reptiles, mamíferos, aves, lampreas y mixinos). La principal característica de este filo es la presencia de una cuerda dorsal o notocorda (Maisey, 1986), cuya función es dar cierta rigidez al cuerpo (Figura 1.1). En algunos grupos la notocorda persiste toda la vida, aunque en la mayoría de los craneados (Craniata, clado



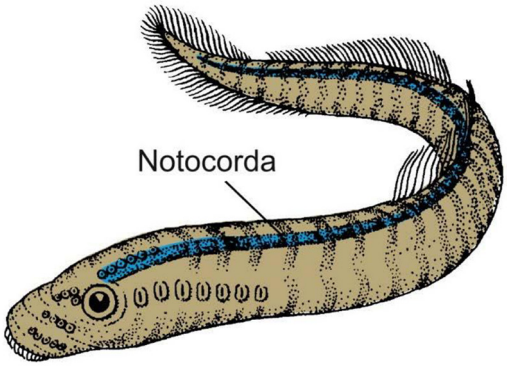


Figura 1.1 La notocorda es una estructura embrionaria flexible común a todos los miembros del *phylum* Chordata. La notocorda hace la función del esqueleto axial hasta la formación de las vértebras en los vertebrados superiores. En cambio, en los agnatos (como en la imagen) y los peces primitivos, la notocorda se mantiene durante toda su vida. Imagen modificada a partir de: https://docplayer.es/54202734-Presencia-de-notocorda-varilla-de-soporte-que-se-extiende-dorsalmente-desde-el-extremo-posterior-del-cuerpo-hasta-la-cabeza-reducida-en-urochordata.html.

de los cordados que incluye mixinos y vertebrados) es reemplazado durante el desarrollo embrionario por la columna vertebral. Con algunas pocas excepciones, los cordados son animales activos con cuerpos bilateralmente simétricos y diferenciados longitudinalmente en cabeza, tronco y cola.

El fósil más antiguo encontrado perteneciente a éste filo es *Yunnanozoon lividum*, encontrado en China, y sitúa el origen de los cordados en el Cámbrico Inferior hace aproximadamente 525 Ma (Chen et al., 1995; Chen, 2009). La diversificación evolutiva de estos primeros cordados dio lugar durante el Ordovícico (510-439 Ma) a la aparición de los primeros peces agnatos, considerados a su vez los primeros vertebrados (*subphylum* Vertebrata) (Figura 1.2). Posteriormente, en el Devónico (363 Ma), surgieron los primeros

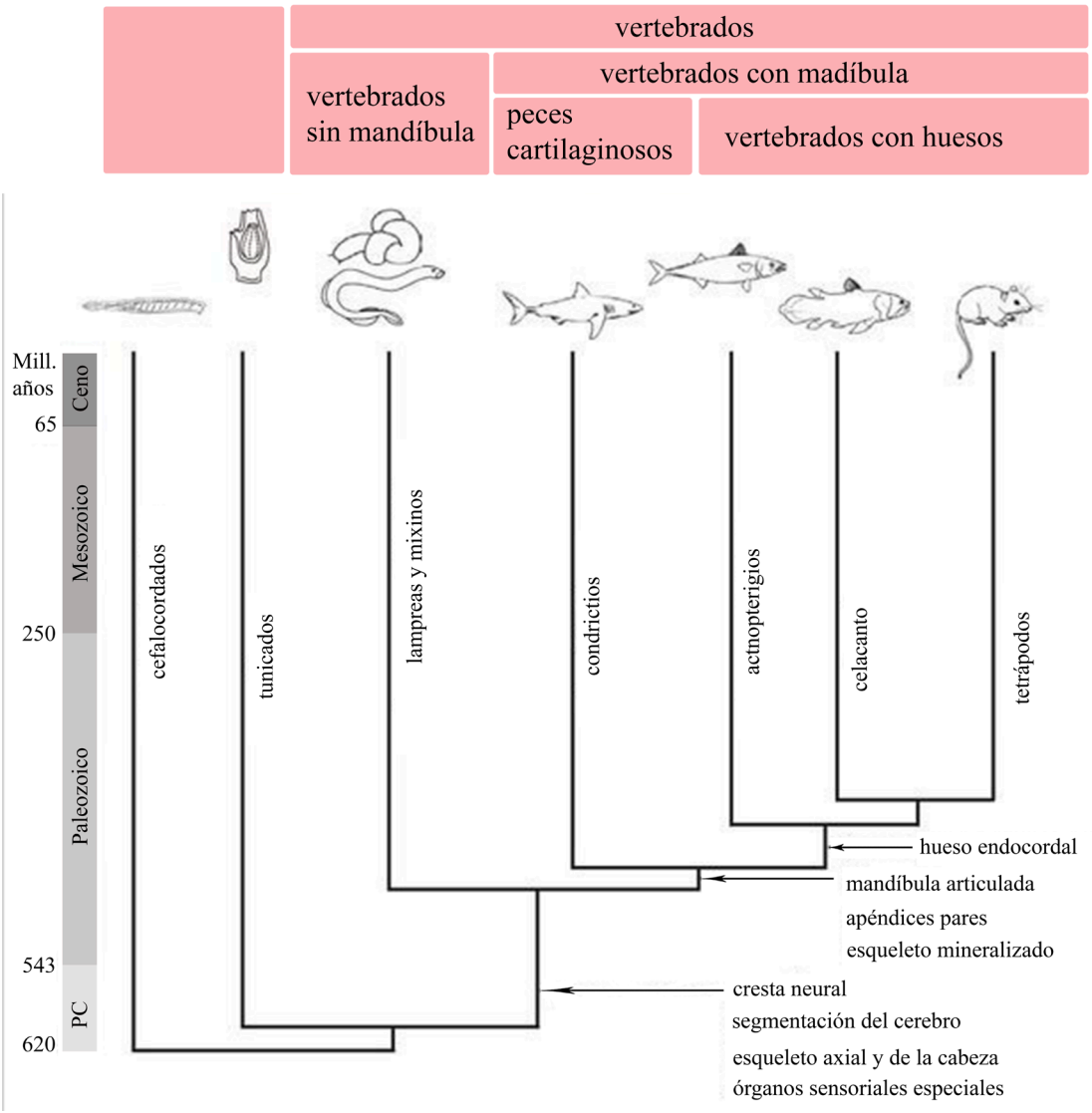


Figura 1.2 Árbol filogenético de la evolución de los cordados. Extraído y modificado de Satoh et al. (2014).

tetrápodos (clase Amphibia), a partir de los cuales evolucionaron los reptiles durante el Carbonífero (363-290 Ma). Los primeros mamíferos no surgieron hasta el Triásico (208 Ma), y antes del final del Jurásico (146 Ma), aparecieron las primeras aves (Gee, 2018).

1.1.2 Regionalización

El proceso de regionalización de la columna vertebral en conjuntos anatómicos y morfológicos diferenciados es uno de los objetos de investigación clásicos de la paleontología (Kemp, 2005). Según el registro paleontológico, los sinápsidos, de los cuales derivaron los mamíferos, tenían una columna vertebral no diferenciada en regiones donde cada vértebra se articulaba con un par de costillas móviles (Romer, 1955) (Figura 1.3). La columna vertebral de los sinápsidos evolucionó hacia una regionalización y una heterogeneización de la morfología de las vértebras, dando lugar a la aparición de los mamíferos (Jenkins, 1971). Se cree que fueron factores relacionados con la respiración y con la adquisición de una locomoción especializada lo que derivó en este cambio (Carrier, 1987; Kemp, 2005). Aún así, parece ser que este no un fue un cambio lineal o progresivo, sino que en primer lugar se produjo la subdivisión de la columna vertebral en diferentes regiones, y posteriormente la heterogeneización morfológica de las vértebras que la conforman (Jones et al., 2018a). El estudio de Jones y colaboradores (2018a) propone que la regionalización de la columna vertebral comenzó en Cynodontia (Clase Synapsida), con la región torácica como primer módulo en desarrollarse. El módulo lumbar no aparecería hasta más tarde en los mamíferos terios (subclase Theria), probablemente debido al papel crucial que esta región tiene en la locomoción. Finalmente, la heterogeneización morfológica y la especialización de las vértebras no aparecería hasta la aparición de los mamíferos (Jones et al., 2018a).

1.1.3 Mamíferos

Actualmente, la columna vertebral (sistema de unidades repetidas, i.e., vértebras) en los mamíferos está organizada en cinco regiones muy conservadoras y fácilmente distinguibles, región cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal (Figura 1.4). La organización de la columna vertebra en términos de número de elementos que la componen (vértebras), y de diferenciación morfológica de las distintas regiones que la componen, es muy estable en comparación con otros grupos de amniotas (Müller et al., 2010; Buchholtz, 2011).

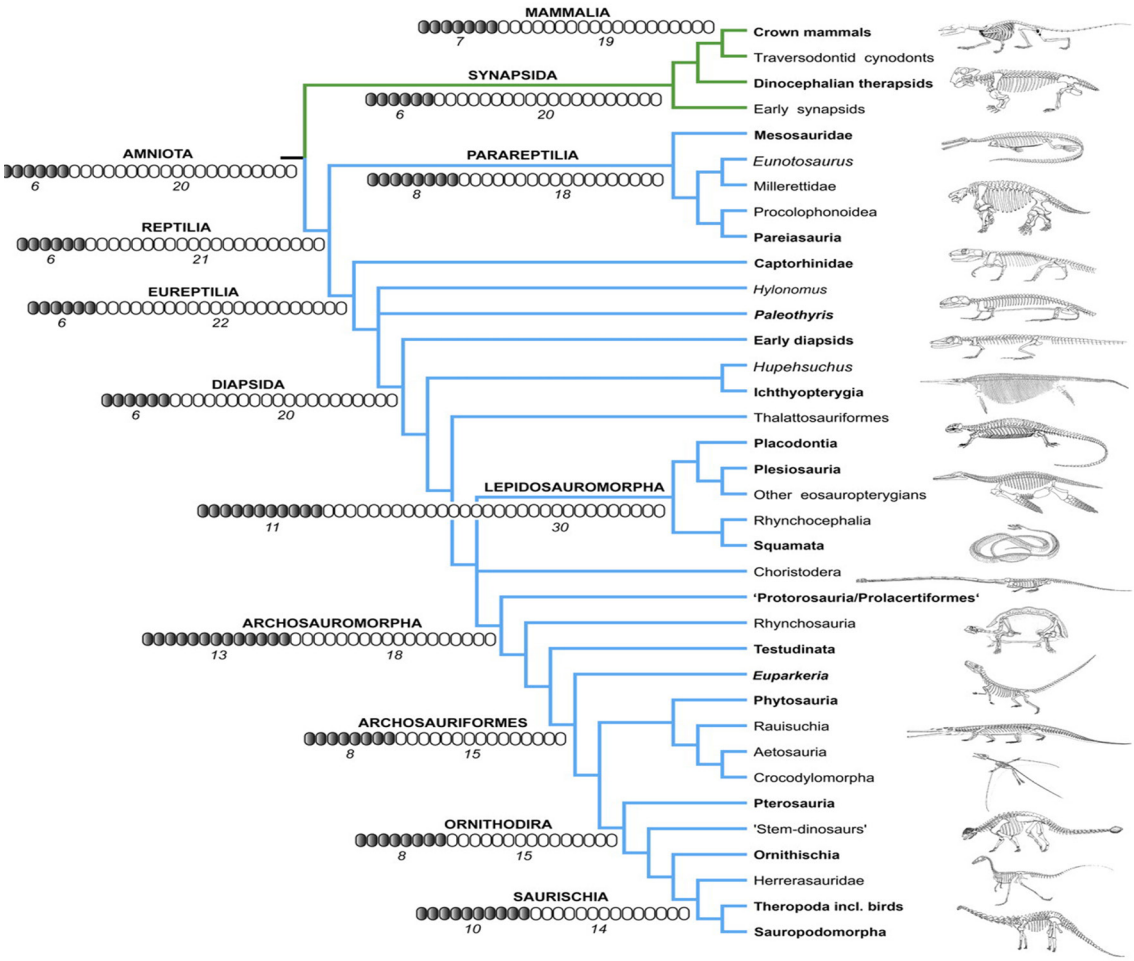


Figura 1.3 Árbol filogenético de los amniotas en el cual se puede apreciar la variación en el número de vértebras en las regiónes cervical y torácico-lumbar entre los diferentes grupos. Los mamíferos, en general, mantienen el patrón primitivo con un total de 26 vértebras pre-sacras, si bien una vértebra de la región torácico-lumbar se ha transformado en vértebra cervical respecto al patrón presente en los sinápsidos. Imagen extraída de Müller et al. (2010).

Las características principales de la columna vertebral en los mamíferos son además de una clara regionalización, la ausencia de costillas móviles en las vértebras caudales, la desaparición general de las costillas cervicales y una serie lumbar bien diferenciada morfológicamente del resto de vértebras. Como ya hemos mencionado, en comparación con otros vertebrados, el número de vértebras pre-sacras en cada región es relativamente constante desde la aparición de este clado, especialmente en la región cervical, si bien la diversificación morfológica entre las vértebras de las distintas regiones se ha ido incrementando (Jones, 2018). Salvo contadas excepciones (ver capítulo 7), todos

los mamíferos tienen un número prácticamente invariable de siete vértebras cervicales y un número relativamente variable en la región torácico-lumbar (Figura 1.4). Si bien muchos grupos conservan lo que se considera un patrón primitivo de 19 vértebras en esta región (Narita y Kuratani, 2005), otros como Afrotheria tienen entre 21-30, Perissodactyla entre 22-24 y los carnívoros un número constante de 20 (Narita y Kuratani, 2005). Se ha hipotetizado que este plan predeterminado y constante en el tiempo de la columna pre-sacra en los mamíferos es consecuencia del papel que la pleiotropía y la selección estabilizadora hayan podido jugar en la evolución (Galis y Metz, 2007; Varela-Lasheras et al., 2011).

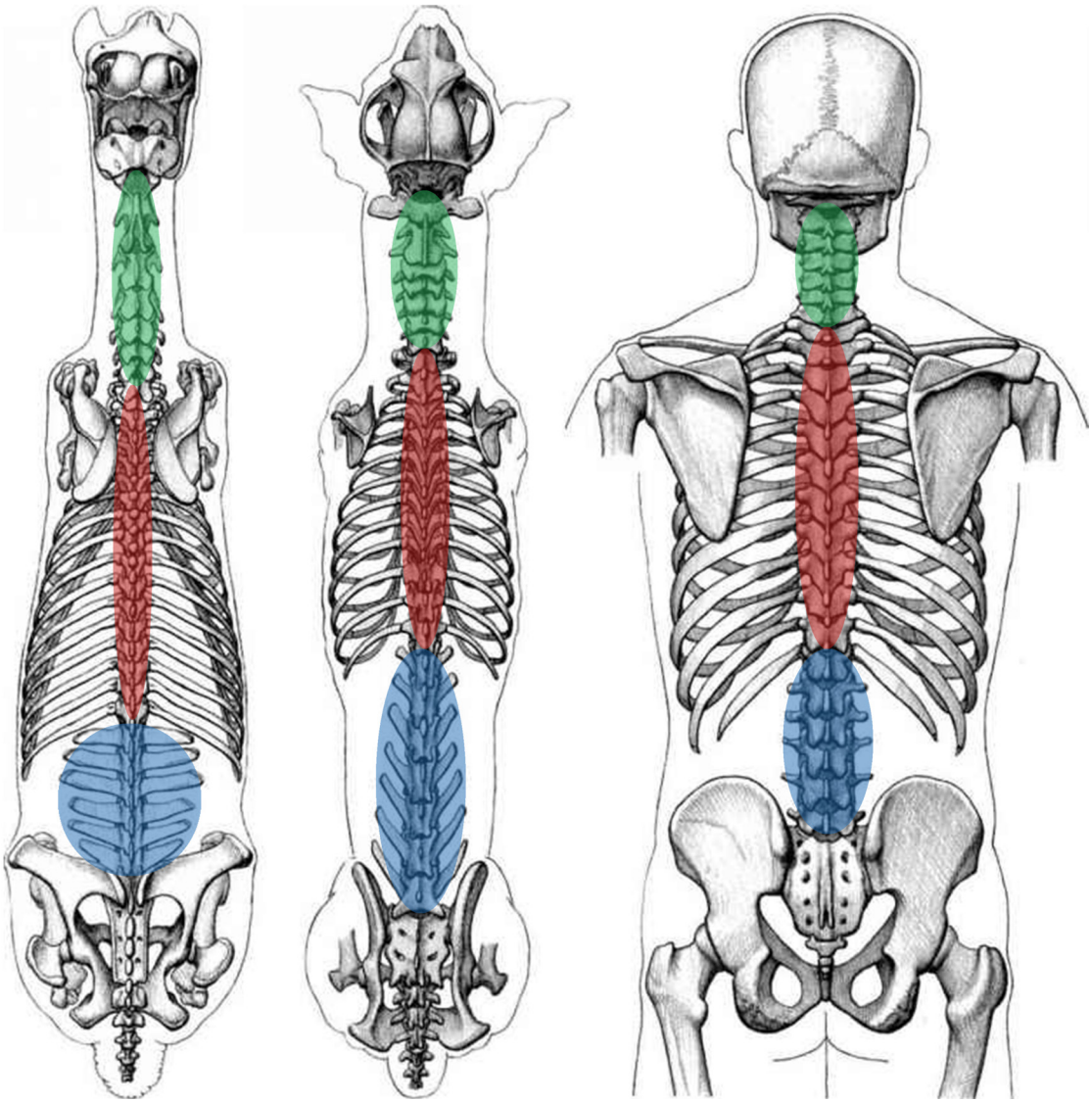


Figura 1.4 Columna vertebral en vista dorsal en tres especies de mamíferos, *Equus ferus caballus* (izquierda), *Canis lupus familiaris* (centro) y *Homo sapiens* (derecha). Los colores indican las tres regiones de la culumna vertebral pre-sacra. En verde la región cervical, en rojo la región torácica y en azul la región lumbar. Imagen modificada a partir de: https://www.joshuanava.biz/animal-anatomy/vertebral-column.html.

1.1.4 Mitogénesis y genes *Hox*

La variación en el número de vértebras con una morfología diferenciada en cada región está regulada desde el desarrollo por el proceso de somitogénesis, el cual está directamente relacionado con el movimiento de la expresión de los genes *Hox* en la organización del plan corporal (Burke et al., 1995; Kessel y Gruss, 1991; Wellik y Capecchi, 2003). Los somitas son estructuras segmentadas, formadas a ambos lados del tubo neural, que se forman en etapas tempranas del desarrollo embrionario, y que se encargan de la formación de los tejidos del esqueleto (i.e., músculos, cartílagos, tendones, endotelio y dermis) en animales segmentarios (Scheuer et al., 2000). El número de pares de somitas varía dependiendo de cada grupo, y esto va a determinar la longitud de la columna vertebral.

Por ejemplo, hay grupos de vertebrados como las serpientes (Reptilia), que pueden producir hasta 500 pares de somitas y que dan lugar a un número muy elevado de vértebras (Gomez et al., 2008). En cambio, ciertos grupos de anfibios como las ranas, solo producen de seis a ocho pares de somitas, obteniendo como resultado un total de entre cuatro y seis vértebras pre-sacras (Ponssa, 2007). En el caso de los mamíferos, el número de somitas es variable. Por ejemplo, los ratones (*Mus musculus*) tienen 65 pares de somitas, mientras que los humanos producen entre 42 y 44 pares que se reducen a 37 pares antes del proceso de resegmentación (Richardson et al., 1998). Cada somita consiste en tres partes: un esclerotoma ventro-medial que forma la base del futuro esqueleto post-craneal, un dermatoma dorso-lateral que desarrollará la piel y de las extremidades, y un miotoma dorso-medial que formará los músculos. La distribución de los 37 pares de somitas en los humanos modernos se realiza de la siguiente manera: los cuatro o cinco primeros pares se incorporan durante la ontogenia al hueso occipital, los ocho siguientes pares a la región cervical, los 12 siguientes formarán la región torácica y finalmente, de los 10 pares restantes, cinco formarán la región lumbar y los otros cinco el sacro y las estructuras y tejidos relacionados con él (Scheuer et al., 2000) (Figura 1.5).

Como hemos visto, los somitas son los encargados de la formación de las vértebras, pero la diferenciación morfológica de éstas y la división de la columna vertebral en diferentes regiones está establecida por factores relacionados con los genes *Hox* (Kessel y Gruss, 1991; Burke et al., 1995; Gilbert, 2003). Los genes *Hox* son uno de los conjuntos de genes que más influencia tienen en el desarrollo embrionario. Su función principal es el control del desarrollo del eje antero-posterior de los organismos, confiriendo a las

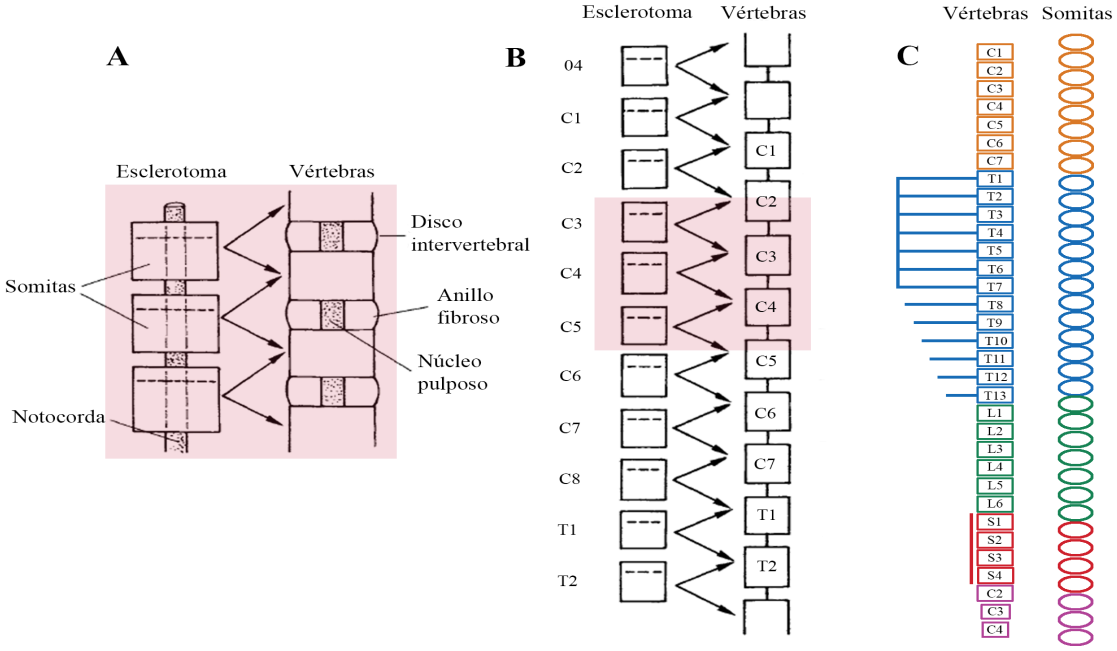


Figura 1.5 Proceso de embrionario en el que los somitas forman las diferentes vértebras. A) la parte superior de cada somita y la inferior del somita adyacente se unen para formar cada vértebra. B) vista general del proceso en las primeras nueve vértebras. El cuadrado rojo indica que la imagen A es una ampliación de esa región. C) representación de las diferentes regiones vertebrales y los somitas a partir de las cuales están formadas. Imagen modificada a partir de Scheuer et al. (2000).

células un valor espacial o posicional en el mismo (Burke et al., 1995; Kessel y Gruss, 1991; Richardson et al., 1998) (Figura 1.6). El número de genes *Hox* varía entre 39 y 42 dependiendo del grupo de vertebrados. Para los mamíferos placentarios, y probablemente también para los marsupiales, se ha propuesto un número de 39 genes *Hox*, de los cuales 16 serían responsables de la organización del esqueleto axial, y de estos, siete de la columna vertebral pre-sacra (Burke et al., 1995). Cuatro de los complejos de genes *Hox* existentes (o parálogos) (i.e., *Hoxa*, *Hoxb*, *Hoxc* y *Hoxd*) tienen su origen en un gen ancestral común para todos los vertebrados (Krumlauf, 1992; Kappen y Ruddle, 1993). En el caso de los mamíferos, estos parálogos se sitúan en los cromosomas 6, 11, 15 y 4, condicionando la formación del plan corporal y su evolución.

De los siete genes *Hox* (4-10) que determinan el plan de la columna vertebral pre-sacra en los mamíferos, el *Hoxb-4* está asociado con las primeras vértebras cervicales, los parálogos *Hoxa-4* y *Hoxc-4* con las vértebras cervicales centrales, y el *Hoxc-5* con los somitas 10-11 que corresponden con las últimas vértebras cervicales. La transición cérvico-torácica está determinada por la expresión del gen *Hoxc-6* en los somitas 12-13. Los genes *Hox7* y *Hox8* (*Hoxb-7*, *Hoxb-8*, *Hoxc-8*, *Hoxd-8*) definen las diferentes expresiones dentro de la región torácica, y los *Hoxa-9*, *Hoxb-9* y *Hoxc-9* expresan el límite

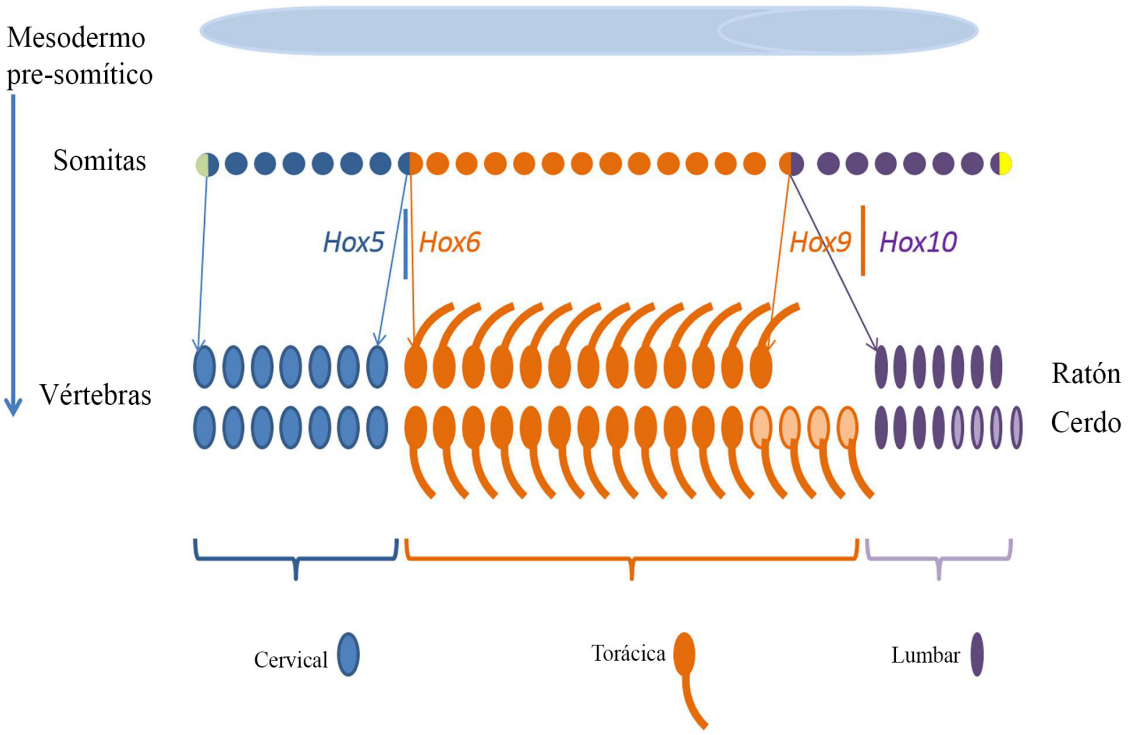


Figura 1.6 Desarrollo de la columna vertebral en mamíferos a partir de los somitas y la influencia de los genes *Hox* en la formación de la misma dos taxones diferentes de mamíferos, ratón común (*Mus musculus*) y cerdo (*Sus scrofa*). La variación en los cerdos en el número de vértebras torácicas y lumbares está indicado con color más translúcido. Extraído y modificado a partir de van Son et al. (2019).

torácico-lumbar. Finalmente, los tres parálogos del *Hox10* (*Hoxa-10*, *Hoxc-10* y *Hoxd-10*) están expresados cerca de la transición lumbo-sacra (Burke et al., 1995). Un ejemplo de la influencia de estos parálogos en la formación de la columna vertebral se puede observar en el estudio de ratones mutantes, donde la ausencia del gen *Hox9*, responsable del límite torácico-lumbar, tuvo como resultado individuos con una región torácica situada en una posición más posterior, es decir, las primeras vértebras lumbares con presencia de costillas supernumerarias, y con una orientación de las carillas articulares más propia de las vértebras torácicas que de las lumbares (Fromental-Ramain et al., 1996).

1.2 ANATOMÍA DE LA COLUMNA VERTEBRAL

En este apartado vamos a tratar la anatomía de la columna vertebral en los hominoideos adultos. Para ello, y con el fin de facilitar la lectura, vamos a introducir previamente un apartado referente a la anatomía de la columna vertebral pre-sacra. En general, hemos tomado como referencia la columna vertebral de los humanos modernos. La razón principal para esto es la mayor cantidad de información de la que disponemos con respecto a otras especies de hominoideos. Aun así, y en la medida de la posible, haremos referencia a la anatomía de la columna vertebral pre-sacra en otras especies de primates. Una vez hecha la introducción de los aspectos generales de la columna vertebral pre-sacra entraremos en detalle, en un segundo apartado, a ver las características de ésta dentro de la superfamilia Hominoidea.

1.2.1 Anatomía de la columna vertebral

Este no pretende ser un estudio anatómico exhaustivo, sino reflejar los aspectos anatómicos más característicos de la columna vertebral pre-sacra, y de esta manera facilitar la comprensión del siguiente apartado que trata sobre la columna vertebral en los hominoideos. La bibliografía que se utiliza son artículos especializados y algunos manuales clásicos de osteología y anatomía de la columna vertebral humana (e.g., Kapandji, 1999; Scheuer et al., 2000; White y Folkens, 2005; Gray, 2009) y del resto de los primates (Aiello y Dean, 1991; Ankel-Simons, 2010).

La columna vertebral se divide en cinco regiones anatómicas, cervical, torácica, lumbar, sacra y coccígea. El sacro se forma por la fusión de las vértebras sacras, que articulan cranealmente con la columna pre-sacra, caudalmente con la cola (o el cóccix) y lateralmente con los huesos coxales. Al conjunto de los dos huesos coxales y el sacro se denomina pelvis. La región caudal (de la cola) está reducida en los hominoideos, constituyendo normalmente dos elementos coccígeos, que se forman por la fusión de cuatro vértebras coccígeas.

1.2.1.1 Descripción general

La columna vertebral pre-sacra se sitúa en la línea media del cuerpo, desde la base del cráneo hasta el sacro. Está formada por un número determinado de componentes

óseos individuales denominados vértebras (Figura 1.7). Éstas se articulan directamente unas con otras por la parte craneal y caudal por medio de los discos intervertebrales fibrocartilaginosos, y por cuatro carillas articulares, dos superiores y dos inferiores, formando una estructura segmentada. El número de vértebras varía en cada grupo de vertebrados, y tanto éste como la morfología de las vértebras, depende en gran parte de la especialización en el modo de locomoción (Gadow, 1933). Además del factor biomecánico que ejerce la locomoción, las vértebras también se desarrollan en respuesta a los requerimientos funcionales específicos de cada región en las que está compuesta la columna vertebral (Cave, 1975; Scheuer et al., 2000). El grado de movimiento entre dos vértebras individuales puede ser bastante reducido dependiendo de la región, pero el efecto acumulativo de todas ellas hace que sea una estructura flexible (Kapandji, 1999).

En los mamíferos se divide en tres regiones anatómicamente diferenciadas, la región cervical, la región torácica y la región lumbar. El número de vértebras en la columna cervical (7) es invariable en prácticamente todas las especies de mamíferos (e.g., Buchholtz, 2012 y capítulos 5 y 7 de esta Tesis Doctoral). La región torácica y la lumbar presentan una mayor variación en cuanto al número de vértebras, y se ha propuesto que en los mamíferos el patrón primitivo para las dos regiones en conjunto es de 19 vértebras (Narita y Kuratani, 2005; ver más arriba). En el caso de los humanos modernos, la fórmula es de 12 vértebras torácicas y cinco lumbares (n = 17), aunque el 12,5% de los individuos se salen de este número modal y pueden presentar 16 o 18 vértebras torácico-lumbares (Williams et al., 2019). Esta fórmula no es igual par todos los hominoideos, por ejemplo la especie *Pan troglodytes* presenta de forma modal 17 vértebras torácico-lumbares, *Gorilla beringei* 16, *Gorilla gorilla* 17 y el género *Pongo* 16 (Williams et al., 2019). Además, la variación dentro de la misma especie puede ser muy grande, como en el caso de los *G. gorilla* donde tan sólo el 55,5% de los individuos presenta la fórmula modal para su especie.

La columna vertebral pre-sacra de los seres humanos tiene una característica única entre los primates, y es la presencia de una marcada curvatura antero-posterior en cada una de las regiones anatómicas (Figura 1.7). De las tres curvaturas presentes en la anatomía de la columna vertebral humana, la de la región lumbar es la más representativa de esta especie por su exclusividad (Been et al., 2012). Existen dos tipos de curvaturas dependiendo de si la concavidad que forman se sitúan ventralmente (lordosis) como en las regiones cervical y lumbar, o si la curvatura se sitúa dorsalmente (cifosis) como en la región

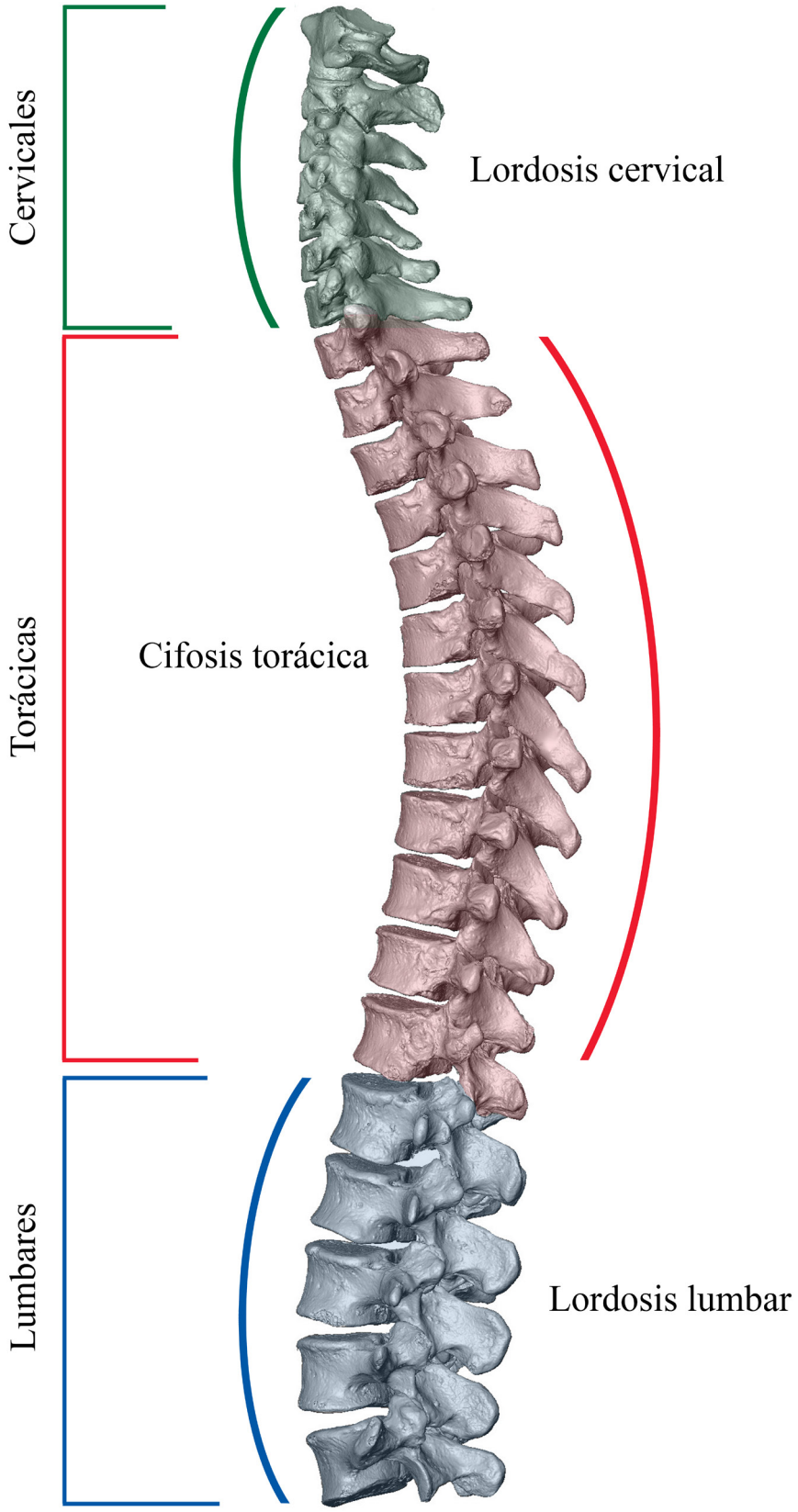


Figura1.7 Columna vertebral pre-sacra de *Homo sapiens* en vista lateral izquierda. Las siete vértebras de la región cervical en verde, las doce vértebras torácicas en rojo y las cinco vértebras lumbares en azul. Nótese la presencia de tres curvaturas, una lordosis cervical, una cifosis torácica y una lordosis lumbar.

torácica. Estas curvaturas son el resultado acumulativo del acuñamiento de los cuerpos vertebrales y de la forma de los discos intervertebrales, formando una característica forma de "S" vista desde el plano lateral (Figura 1.7). Desde el punto de vista biomecánico, estas curvaturas aumentan la resistencia del raquis a la compresión axial (Kapandji, 1999).

1.2.1.2 Atlas y axis

El atlas y el axis son las dos únicas vértebras con características diferenciadas del resto. El atlas, la primera vértebra cervical, es atípica en función y morfología (Scheuer et al., 2000). Es claramente identificable del resto de vértebras al tener forma de anillo y carecer de cuerpo vertebral, de apófisis espinosa y de discos articulares (White y Folkens, 2005). Además, está formado por dos arcos robustos, uno ventral más corto el cual presenta un tubérculo prominente para la inserción del ligamento longitudinal anterior, y otro dorsal y más largo. Los arcos se unen por ambos laterales, donde se encuentran las masas articulares con las carillas articulares superiores e inferiores. Las carillas articulares superiores son cóncavas y alargadas, y se articulan con los cóndilos occipitales del cráneo. Las carillas articulares inferiores son más redondeadas y planas y se articulan con el axis (Figura 1.8). El axis también presenta un cuerpo vertebral diferente, ya que tiene un proceso óseo proyectado cranealmente justo encima del cuerpo vertebral y sobre el que pivota el atlas (White y Folkens, 2005). A este proceso óseo, que desde el punto de vista ontogenético corresponde con el cuerpo vertebral del atlas, se le denomina proceso odontoides. Este proceso presenta una carilla articular en su parte anterior que se articula con la superficie posterior del arco anterior del atlas (Figura 1.8).

1.2.1.3 Vértebras tipo

Con la excepción de las dos primeras vértebras, atlas y axis, el resto de las vértebras pre-sacras presentan una serie de caracteres comunes que vamos a describir a continuación. A estas vértebras se les denomina vértebras tipo (Aiello y Dean, 1990) y tienen dos componentes anatómicos principales, el cuerpo vertebral o *centrum* y el arco neural (Figura 1.9).

Anatómicamente, el cuerpo vertebral se sitúa en posición ventral y está mayoritariamente compuesto por hueso esponjoso (White y Folkens, 2005). El arco neural ocupa la parte dorsal de la vértebra formando en su unión con el cuerpo vertebral

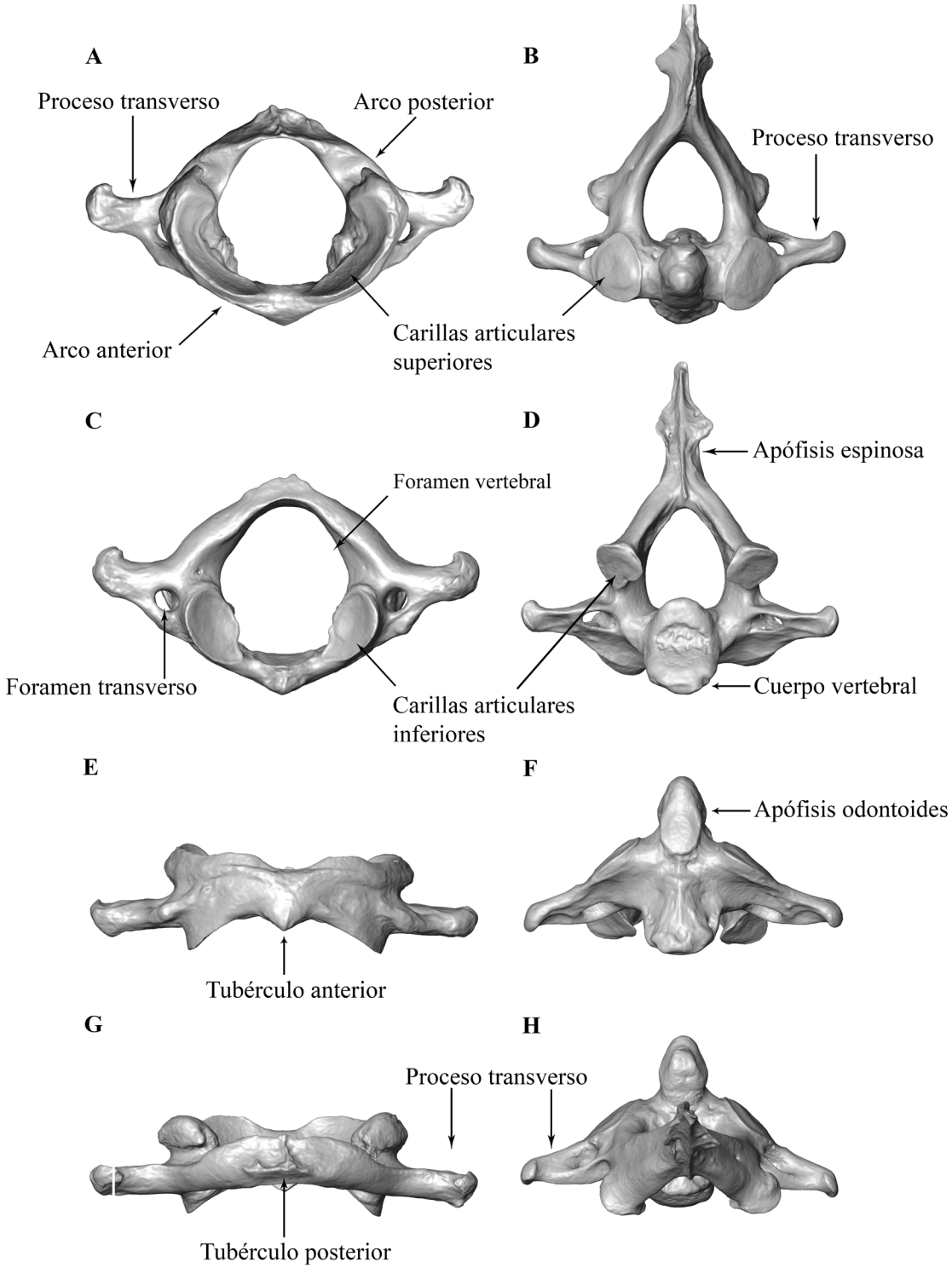


Figura 1.8 Elementos anatómicos característicos del atlas (columna izquierda) y del axis (columna derecha) en los hominoideos. Atlas y axis en vista craneal (A-B), caudal (C-D), ventral (E-F) y dorsal (G-H). Las vértebras aquí presentadas pertenecen a la especie *Pan troglodytes*.

un agujero por donde discurre la médula ósea llamado foramen vertebral (Gray, 2009). El arco neural está formado por dos pedículos anteriores, dos láminas posteriores (términos exclusivos para la anatomía humana, Ankel-Simons, 2010) y siete apófisis (o procesos) que se extienden hacia el exterior del arco. Estas siete apófisis son: dos apófisis transversas a cada lado de la vértebra, cuatro procesos articulares (cada uno de ellos con una carilla articular), dos en la parte craneal de la vértebra y dos en la parte caudal (en las vértebras cervicales, al conjunto que une las apófisis articulares craneales y las caudales se le denomina pilar articular) y finalmente, una apófisis llamada espinosa en la línea media de la parte dorsal de la vértebra (White y Folkens, 2005; Gray, 2009). La apófisis espinosa varía en longitud y orientación dependiendo de cada especie de primate así como de la posición anatómica de la vértebra dentro de la columna vertebral (Ankel-Simons, 2010) (Figura 1.9).

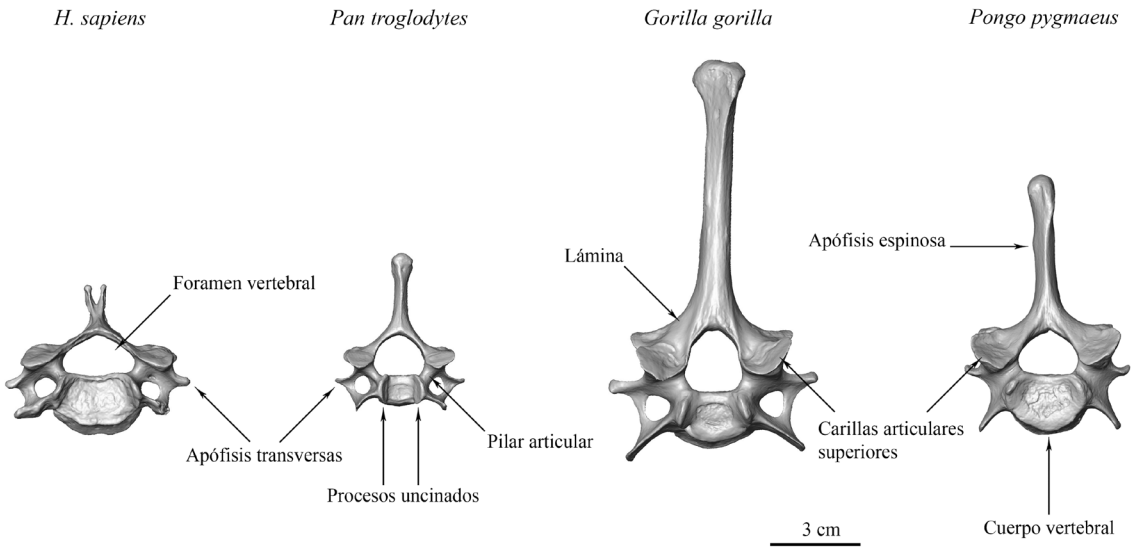


Figura 1.9 Elementos anatómicos característicos de las vértebras tipo (vértebras subaxiales pre-sacrales), en este caso representadas en la vértebra C6 (vista craneal) de cuatro especies de homínidos.

Vértebras cervicales

Como hemos comentado anteriormente las vértebras tipo comparten un patrón común que acabamos de describir, pero aún así, las vértebras en cada región anatómica tienen sus propias características (Testut y Latarjet, 1979). Por ejemplo, las vértebras cervicales (Figura 1.10) se distinguen por tener un cuerpo vertebral más pequeño que el resto, con forma relativamente cuadrada (Ankel-Simons, 2010), y en la mayoría de los primates, las apófisis transversas presentan un foramen en el sentido cráneo-caudal por donde discurre la *arteria transversalis* hacia la cabeza. Cada vértebra cervical presenta dos forámenes transversales, uno en cada apófisis transversa, y son exclusivos de las vértebras cervicales, aunque en el caso de la vértebra C7 a menudo están ausentes (White y Folkens, 2005). El foramen vertebral es mayor en esta región de la columna vertebral (Ankel-Simons, 2010). Esta es una característica general en todos los primates y además, en el caso de los humanos modernos se caracteriza por tener una forma triangular (Testut y Latarjet, 1979; White y Folkens, 2005).

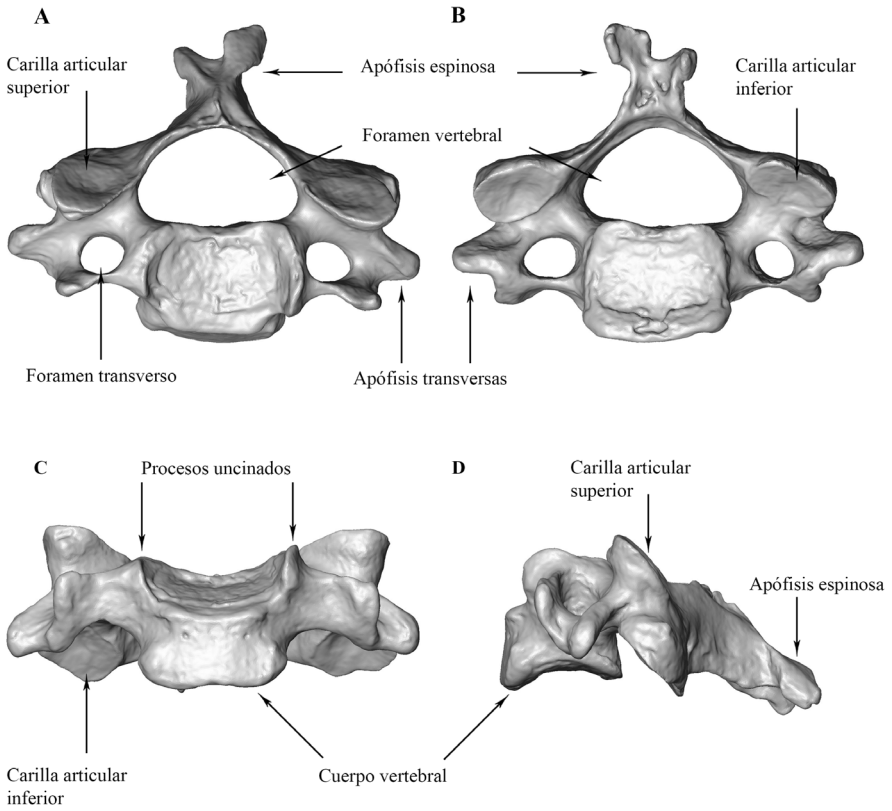


Figura 1.10 Elementos anatómicos característicos de las vértebras cervicales. La imagen representa una vértebra C4 en vista craneal (A), caudal (B), ventral (C) y lateral izquierda (D), y pertenece a un individuo de la especie *H. sapiens*.

Vértebras torácicas

Las vértebras torácicas (Figura 1.11) tienen un tamaño intermedio entre las vértebras cervicales y las lumbares, y su principal característica es que se articulan con las costillas. La articulación con las costillas se produce mediante unas carillas articulares que las vértebras torácicas tienen en los cuerpos vertebrales y en las apófisis transversas (T1-T12). Estas carillas articulares son exclusivas de las vértebras torácicas y se denominan *fovea costalis transversus*. El foramen vertebral tiene una forma relativamente redondeada, la cual se va definiendo progresivamente en la dirección cráneo-caudal (White y Folkens, 2005). Además, las apófisis espinosas en las vértebras torácicas son más largas que en las vértebras cervicales. Las carillas articulares están posicionadas dorsalmente al cuerpo vertebral, de forma que desde un punto de vista craneal o caudal, las carillas se ven planas y se disponen verticalmente.

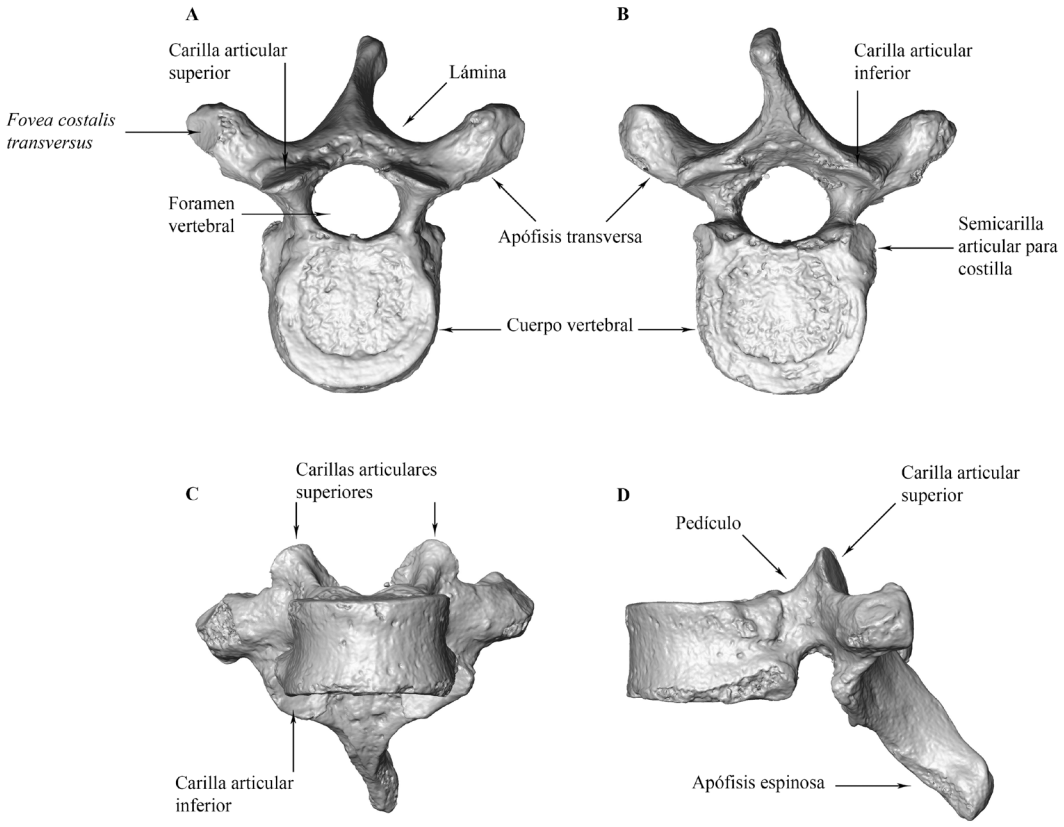


Figura 1.11 Elementos anatómicos característicos de las vértebras torácias. La imagen representa una vértebra T8 en vista craneal (A), caudal (B), ventral (C) y lateral izquierda (D), y pertenece a un individuo de la especie *H. sapiens*.

Vértebras lumbares

Por último, las vértebras lumbares (Figura 1.12) se distinguen de las vértebras cervicales y de las torácicas en que tienen un cuerpo vertebral considerablemente mayor y con forma de riñón (Scheuer et al., 2000). Además, carecen del foramen transversario característico de las vértebras cervicales y de las facetas articulares para las costillas que presentan las vértebras torácicas. El foramen vertebral en las vértebras lumbares tiene forma triangular y es relativamente más pequeño que el del resto de las vértebras tipo en relación con el tamaño del cuerpo vertebral. Las carillas articulares están orientadas en posición parasagital, siendo las craneales ligeramente cóncavas y las caudales ligeramente convexas (White y Folkens, 2005). Finalmente, las apófisis espinosas son más robustas y grandes que las del resto de vértebras y tienen forma cuadrangular.

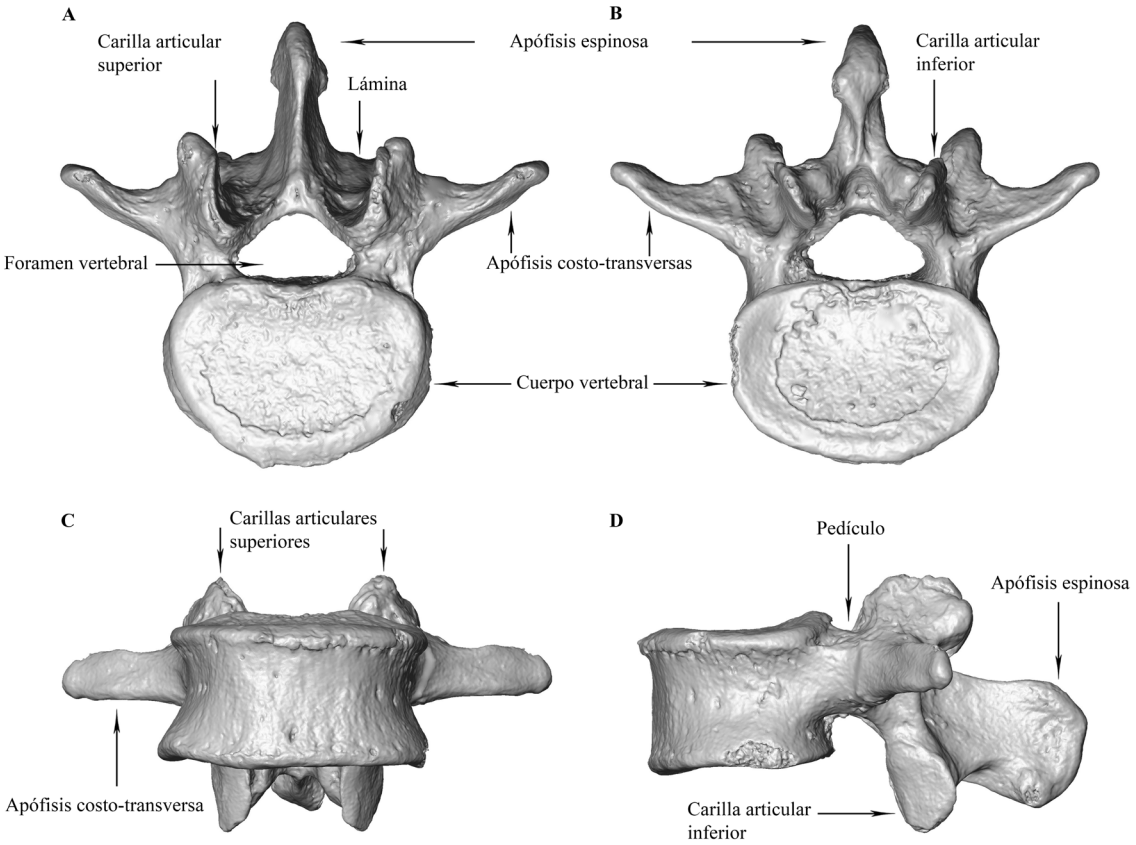


Figura 1.12 Elementos anatómicos característicos de las vértebras lumbares. Imagen tridimensional de una vértebra L3 en vista craneal (A), caudal (B), ventral (C) y lateral izquierda (D) perteneciente a un individuo de la especie *H. sapiens*.

1.2.1.4 Sacro

El sacro es un hueso formado por un conjunto de cinco vértebras (i.e., vértebras sacras) fusionadas y está situado entre la quinta vértebra lumbar (L5) y el cóccix (ver más abajo). El sacro tiene una forma de pirámide cuadrangular invertida que presenta una base, un vértice y cuatro caras, dos laterales, una anterior y otra posterior. Este hueso se articula cranealmente con la vértebra L5, lateralmente con los huesos coxales y caudalmente con el primer elemento coccígeo (Brown, 1937). El sacro tiene dos masas laterales, denominadas alas, que articulan con las alas ilíacas de los huesos coxales. El sacro tiene forma cóncava en su parte ventral y convexa en la parte dorsal en ambas direcciones, cráneo-caudal y medio-lateral. En la cara ventral presenta cuatro líneas de fusión que corresponden a la unión de los cuerpos vertebrales de las vértebras sacras. Lateralmente se pueden apreciar cuatro pares de forámenes sacros, los cuales son homólogos de los forámenes intervertebrales por donde pasan los nervios de la columna sacra.

1.2.1.5 Cóccix

El cóccix es el elemento más caudal de la columna vertebral, y está formado por la fusión de cuatro o cinco vértebras coccígeas creando una cola rudimentaria (Scheuer et al., 2000). Este elemento anatómico representa la cola vestigial en los hominoideos, cuyas especies actuales se caracterizan entre otras cosas, por la ausencia de una cola funcional o verdadera. El cóccix se articula por medio de la superficie craneal de su elemento más craneal con el sacro, produciéndose en algunos casos la fusión de ambos (Scheuer et al., 2000).

1.3 DESARROLLO DE LA COLUMNA VERTEBRAL

Las diferencias que se pueden observar en la columna vertebral entre las diferentes especies de hominoideos (y por extensión en todos los vertebrados) son debidas a varios factores entre los que destacan: los factores genéticos, los factores funcionales y los factores de desarrollo. En este apartado nos vamos a centrar en el desarrollo pre- y post-natal de la columna vertebral, y veremos cómo es el proceso ontogénico completo en los hominoideos. Los patrones de desarrollo en cada grupo son diferentes, y ya en edades muy tempranas estas diferencias van a determinar en gran medida la variabilidad ínter e intra-específica (e.g., dimorfismo sexual) existente en la edad adulta. Conocer estos

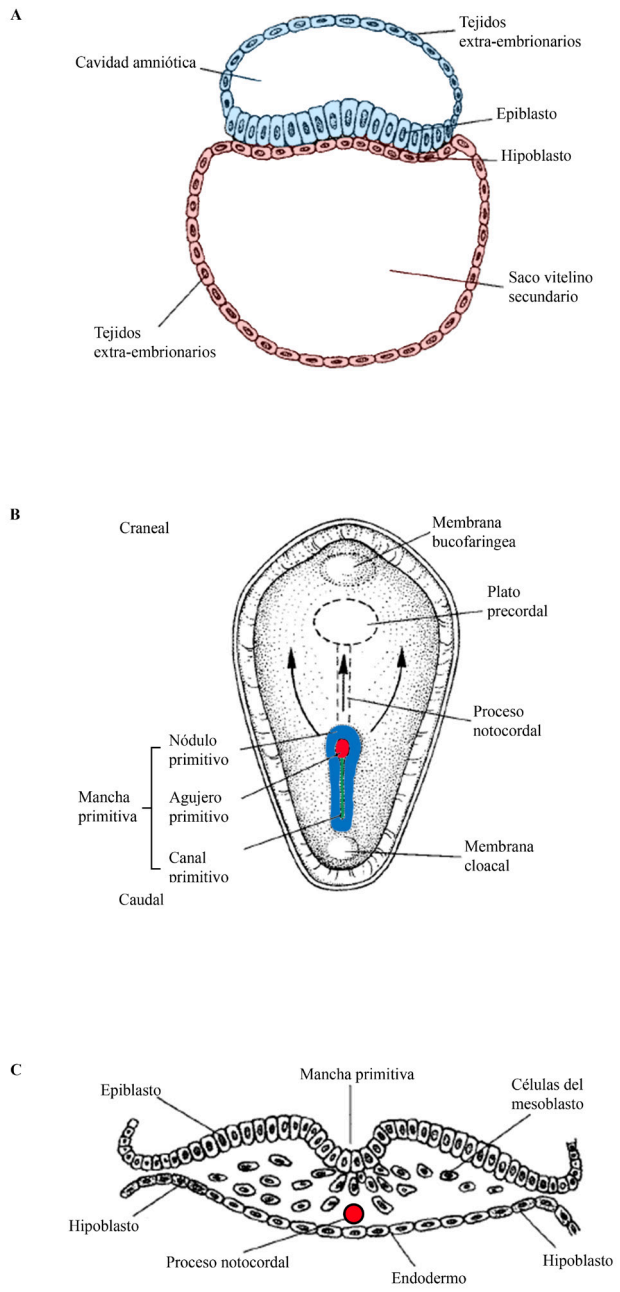


Figura 1.13 Proceso de desarrollo embriológico en la formación de la vértebra (etapas 5-8) durante la segunda (A-B) y tercera semana de gestación (C). A, circulo bilaminar que formará el embrión compuesto por el epiblasto (azul) y el hipoblasto (rojo). B, un conjunto de células en el epiblasto forman lo que se denomina "mancha primitiva", responsable del desarrollo bilateral del embrión. C, aparición del proceso notocordal (círculo rojo) a partir del cual se formará la notocorda. Extraído y modificado de Scheuer et al. (2000).

procesos de desarrollo temprano es importante para comprender el papel que haya podido jugar cada uno de los diversos factores en la formación de la columna vertebral, y la variación existente entre las especies.

1.3.1 Desarrollo embrionario

El proceso de desarrollo embrionario de la columna vertebral es similar en todos los mamíferos, si bien los tiempos en los que éste se produce difieren de una especie a otra. En este apartado, y de forma orientativa, vamos a utilizar los correspondientes al desarrollo de los humanos modernos.

En la segunda semana después de la fertilización, las primeras células que forman el embrión se organizan en un disco bilaminar cuya capa superior se denomina epiblasto y la inferior hipoblasto. A los 15 días de gestación, se forman en el epiblasto tres estructuras primarias: un "canal primitivo", un "agujero primitivo", y alrededor de éste una zona de células llamada "nódulo primitivo". A partir de estas tres estructuras primarias se forman el endodermo, el mesodermo, la lámina precordal y el proceso notocordal (Figura 1.13).

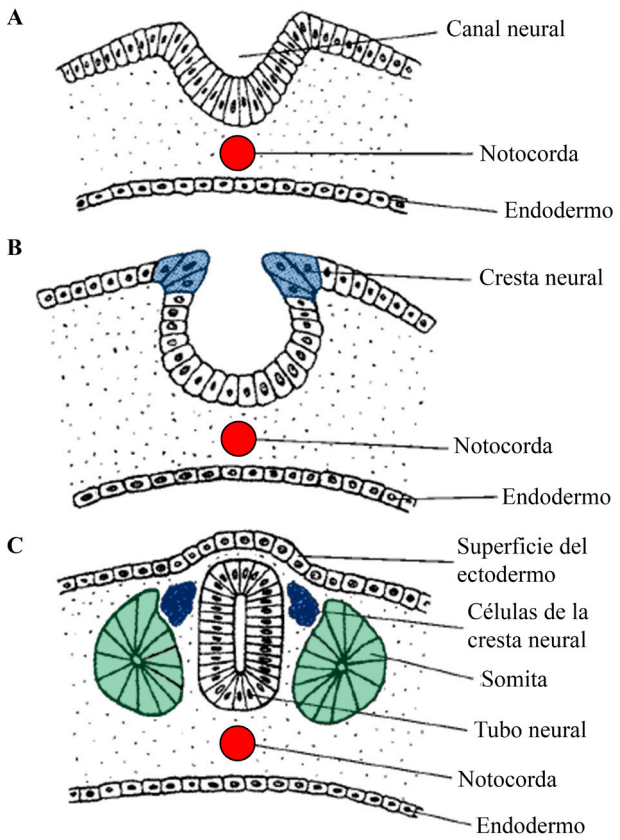


Figura 1.14 Proceso de neuralización en la formación de la vértebra durante la cuarta semana de gestación (etapas 9-11). El epiblasto va progresivamente plegándose hasta que las dos crestas neurales se unen (A-B) y se forma un tubo neural, y aparecen elementos clave en la formación de las vértebras como son los somitas (C). Modificado a partir de Scheuer et al. (2000).

En la cuarta semana de gestación se forma la cresta neural, la cual invade el mesodermo y contribuye a la formación del tubo neural y de unos pares de segmentos denominados somitas (Figura 1.14). De las tres partes en las que están divididos los somitas, esclerotoma, dermatoma y miotoma, y que forman los diferentes tejidos, el esclerotoma es el encargado de formar las vértebras. Hacia la cuarta semana de gestación, el esclerotoma desarrolla una cavidad central en la que se forman numerosas células. En este momento el esclerotoma, dividido en dos mitades, ventral y dorsal, migra hacia la notocorda rodeándola. La parte ventral será la que desarrolle el *centrum* o cuerpo vertebral de la vértebra, y la parte dorsal que se unirá a la notocorda rodeando el tubo neural, será la precursora del arco neural. La formación de los cuerpos vertebrales se produce a partir de la resegmentación del esclerotoma, y la de los arcos neurales, los pedículos y los elemento costales, a partir de la parte caudal más densa de cada segmento del esclerotema (Scheuer et al., 2000).

Durante la sexta semana de gestación aparecen hasta seis centros de condrificación (i.e., formación cartilaginosa) en el *centrum*, el futuro cuerpo vertebral (Moore y Persaud, 2008) (Figura 1.15). En este momento de la gestación la notocorda desaparece del *centrum* y se expande en el espacio entre las futuras vértebras formando el núcleo pulposo de los futuros discos intervertebrales (Peacock, 1951, 1952). Esta transformación se prolonga hasta las dos décadas de vida del individuo, momento en el que las células de la verdadera notocorda terminan por desaparecer. En las semanas siete y ocho, aparecen los primeros centros de osificación en el cuerpo vertebral envolviendo los centros de condrificación

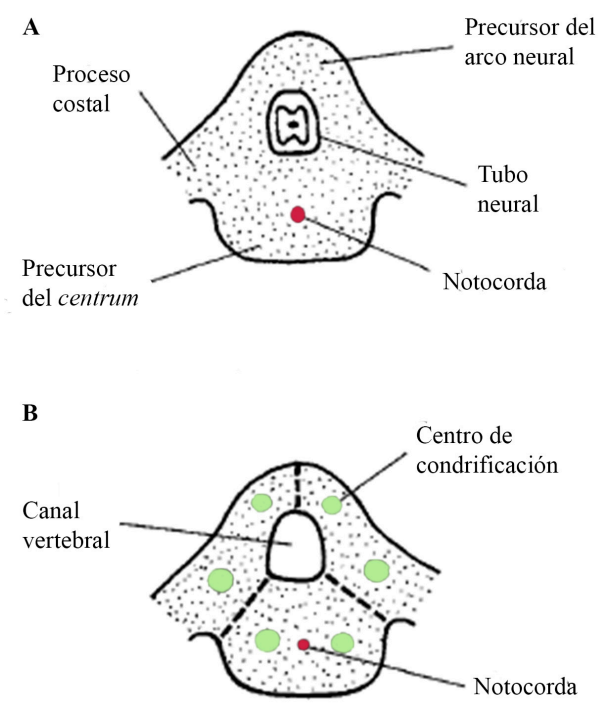


Figura 1.15 Proceso de desarrollo de la vértebra a los 28 (A) y a los 40 días de gestación (B). A, la notocorda y el tubo neural se encuentran dentro de una estructura formada por tejido mesenquimático. B, aparición de seis centros de condrificación dentro de la estructura mesenquimática, uno para cada mitad lateral del centro (o cuerpo) vertebral, y dos en cada lateral del arco neural.

originales. Estos centros de osificación primarios se unificarán en un corto periodo de tiempo en un único centro de osificación primario para todo el cuerpo vertebral (Moore y Persaud, 2008).

En el caso de los arcos neurales, cada uno de los arcos cartilaginosos desarrollará su propio centro de osificación, a partir de los cuales se expandirán hacia los procesos transversos y articulares, y ventralmente hacia los pedículos. Estos tres centros de osificación (uno en el cuerpo vertebral y dos en cada mitad de los arcos neurales) son los centros de osificación primarios de las vértebras. Posteriormente, otros dos centros de condrificación formarán las costillas, que en las regiones cervical y lumbar son incorporados a los procesos transversos (Maat et al., 1996). Finalmente, hacia el cuarto mes de gestación, la expansión de todos los centros de condrificación formará una unidad vertebral cartilaginosa.

Las dos primeras vértebras, atlas y axis, tienen un desarrollo embrionario diferente y más complejo que el resto de vértebras. Esta diferenciación comienza en la cuarta semana de gestación durante el proceso de somitogénesis. En el caso del atlas, durante este proceso la parte caudal del cuarto somita occipital se fusiona con la parte craneal del primer somita de la primera vértebra cervical (i.e., atlas), formando lo que se conoce como protoatlas. En muchos vertebrados, este elemento óseo permanece de manera independiente entre el occipital y la primera vértebra cervical. En el caso de los humanos modernos el proceso es más complejo, y este protoatlas es asimilado por los cóndilos occipitales por un lado, y por el *ossiculum terminale* de Bergmann del proceso odontoides

de la segunda vértebra cervical por el otro. Como consecuencia de este desarrollo el atlas es la única vértebra que carece de cuerpo vertebral (Scheuer et al., 2000).

La singularidad morfológica del axis se caracteriza por la presencia de un proceso odontoides exclusivo de esta vértebra y que es en realidad el cuerpo vertebral del atlas. Durante la somitogénesis, la parte caudal del primer somita del atlas y de la parte craneal del somita correspondiente al axis forman la base de un proceso denominado odontoides, y que posteriormente se fusionará con el axis (Scheuer et al., 2000).

El proceso de fusión primaria también difiere en estas dos vértebras. El atlas puede presentar hasta un total de seis centros de osificación primaria en lugar de los tres que presenta una vértebra típica (C3-L5). El axis a su vez, tiene cinco centros primarios, uno por cada mitad del arco neural, uno en el cuerpo vertebral y uno en cada parte craneal y distal respectivamente del proceso odontoides. Por lo tanto, podemos decir que por el proceso embrionario exclusivo de esta región axial, sobre todo en los humanos modernos, el atlas está fuertemente ligado a la base del cráneo y al axis.

1.3.2 Centros de osificación primarios

La aparición de los centros de osificación primarios presenta diferentes patrones para los *centra* y los arcos neurales, así como para los tipos de vértebras. Existen diferentes propuestas de cómo estos patrones de fusión se producen a los largo de la columna vertebral. La teoría clásica propone una secuencia de osificación unidireccional para los arcos neurales comenzando por las vértebras cervicales situadas más cranealmente y en dirección caudal (Figura 1.16). Según esta propuesta los centros de osificación para los *centra* aparecen en las vértebras torácicas más caudales para expandirse progresivamente tanto en dirección craneal, como en dirección caudal (Gray, 1973). A partir de 1977, Bagnall et al. (1977) proponen un escenario más complejo en el cual no hay correlación alguna entre la osificación de los arcos neurales y de los cuerpos vertebrales.

Centra: la osificación de los cuerpos vertebrales comienza en la región de las vértebras torácicas caudales/lumbares craneales. A partir de este punto, la osificación se extiende en un orden secuencial en ambas direcciones, craneal y caudal, aunque con una mayor rapidez en la dirección cefálica. En unas pocas semanas, hacia el cuarto mes de gestación, todos los cuerpos vertebrales desde el axis hasta la última lumbar han completado el proceso de osificación primario (Bagnall et al., 1977) (Figura 1.16). Cabe

recordar que debido al proceso de somitogénesis en la formación del atlas, esta vértebra carece de cuerpo vertebral propiamente dicho, al pasar éste a formar parte del proceso odontoides del axis.

Arcos neurales: los centros de osificación primarios en los arcos neurales tienen dos regiones principales de expansión: las vértebras cervicales, y las vértebras de la región entre las torácicas más caudales y las lumbares más craneales. Según este patrón, un grupo de centros de osificación aparece inicialmente en la región de las últimas vértebras cervicales/primeras torácicas, y rápidamente un segundo grupo de centros de osificación aparece en la región cervical más craneal. El resto de arcos neurales se osifican rápidamente y la secuencia continúa hacia la región torácico-lumbar. En

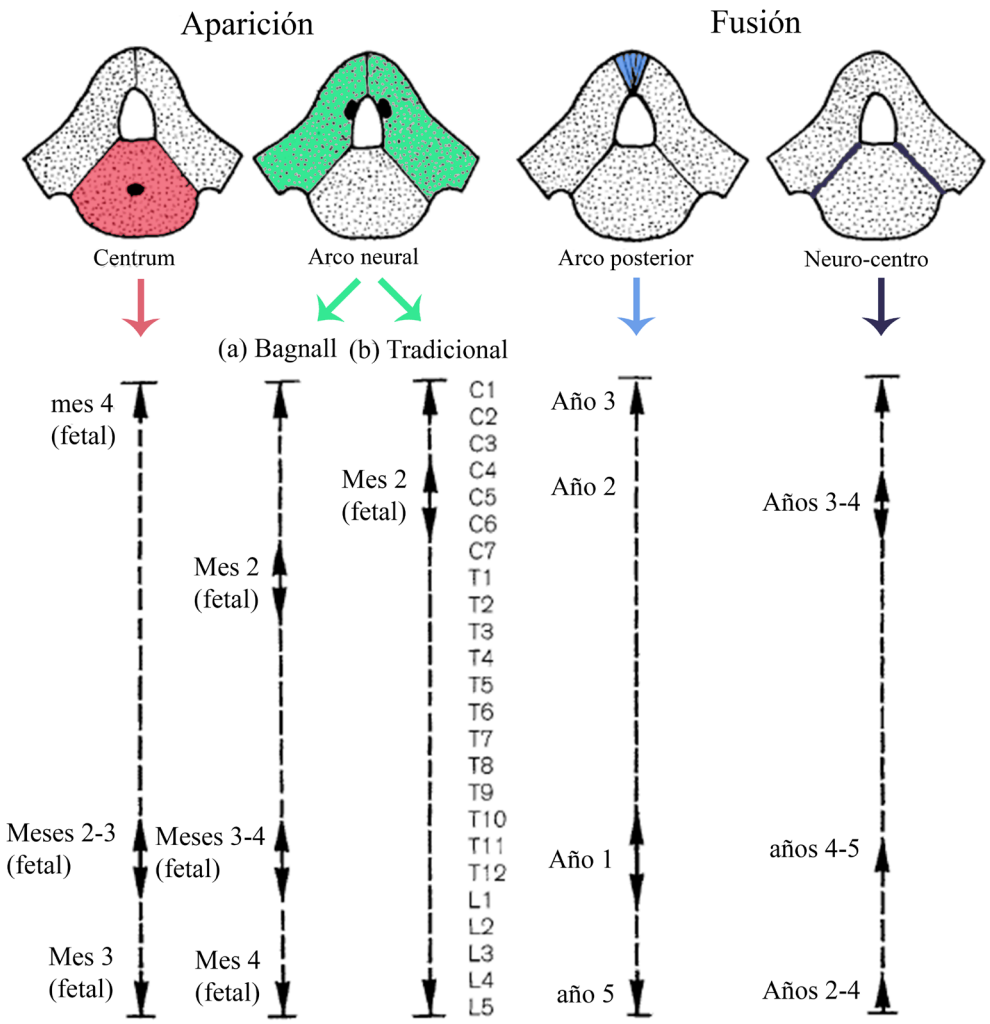


Figura 1.16 Patrones de aparición (izquierda) y de fusión (derecha) de los centros primarios de osificación en la columna vertebral de los humanos modernos en el *centrum* y en el arco neural. Nótese que para la aparición de los centros de osificación primarios en el arco neural se proponen dos modelos, uno tradicional y otro según Bagnall (1977). Extraído y modificado de Scheuer et al. (2000).

esta región torácico-lumbar aparece un tercer grupo de centros de osificación a partir del cual la osificación de los arcos neurales se expande cranealmente hasta juntarse en el nivel medio de la región torácica con el otro centro que se estaba expandiendo caudalmente (Figura 1.16).

Fusión del arco neural y el cuerpo vertebral

La fusión del arco neural y del cuerpo vertebral, es un proceso que dura varios años y que comienza en el primer año de vida post-natal. El primer paso de este proceso es la fusión de las dos mitades laterales del arco neural. Las dos mitades del arco neural comienzan a fusionarse en las últimas vértebras torácicas/primeras vértebras lumbares, y continúa en ambas direcciones, craneal y caudal, en un proceso que dura hasta los seis años de edad en el caso de las últimas lumbares. La fusión entre los centros de osificación primarios de los *centra* y de los arcos neurales se produce en la unión neuro-central, situada en la parte ventral de los pedículos y es un proceso que comienza a los dos años de edad y termina a los cinco. Dentro de la columna vertebral, la fusión del cuerpo vertebral y el arco neural se inicia en la región lumbar, seguida, después de un breve periodo de tiempo, por la región cervical y finalmente por la región torácica (Figura 1.16).

Este proceso de fusión de los centros de osificación primarios es diferente en las dos primeras vértebras (i.e., atlas y axis). Al nacer el individuo, el atlas presenta dos masas óseas simétricas en relación al plano medio-sagital en las cuales el único atributo morfológico destacable son las carillas articulares superiores e inferiores. Durante el primer y segundo año de edad del individuo la osificación comienza en el arco anterior como un único centro de osificación aislado. A la edad de 3-4 años se forma lo que se conoce como arco anterior del atlas como un elemento separado e identificable del mismo, si bien la fusión completa de las sincondrosis (articulación cartilaginosa primaria) no se produce hasta los 5-6 años de edad. La fusión de las mitades laterales del arco posterior se produce a la edad de 4-5 años, aunque no es poco frecuente que el atlas permanezca abierto hasta la edad adulta (Scheuer et al., 2000) (Figura 1.17).

En el axis, el proceso de fusión es más complejo debido a los 5 o 6 centros de osificación primaria (ver más arriba). A la edad de 3-4 años, se fusiona la sincondrosis entre los arcos neurales mientras el proceso odontoides se fusiona lateralmente con el arco neural. Entre los 4 y los 6 años de edad se producen varias fusiones prácticamente

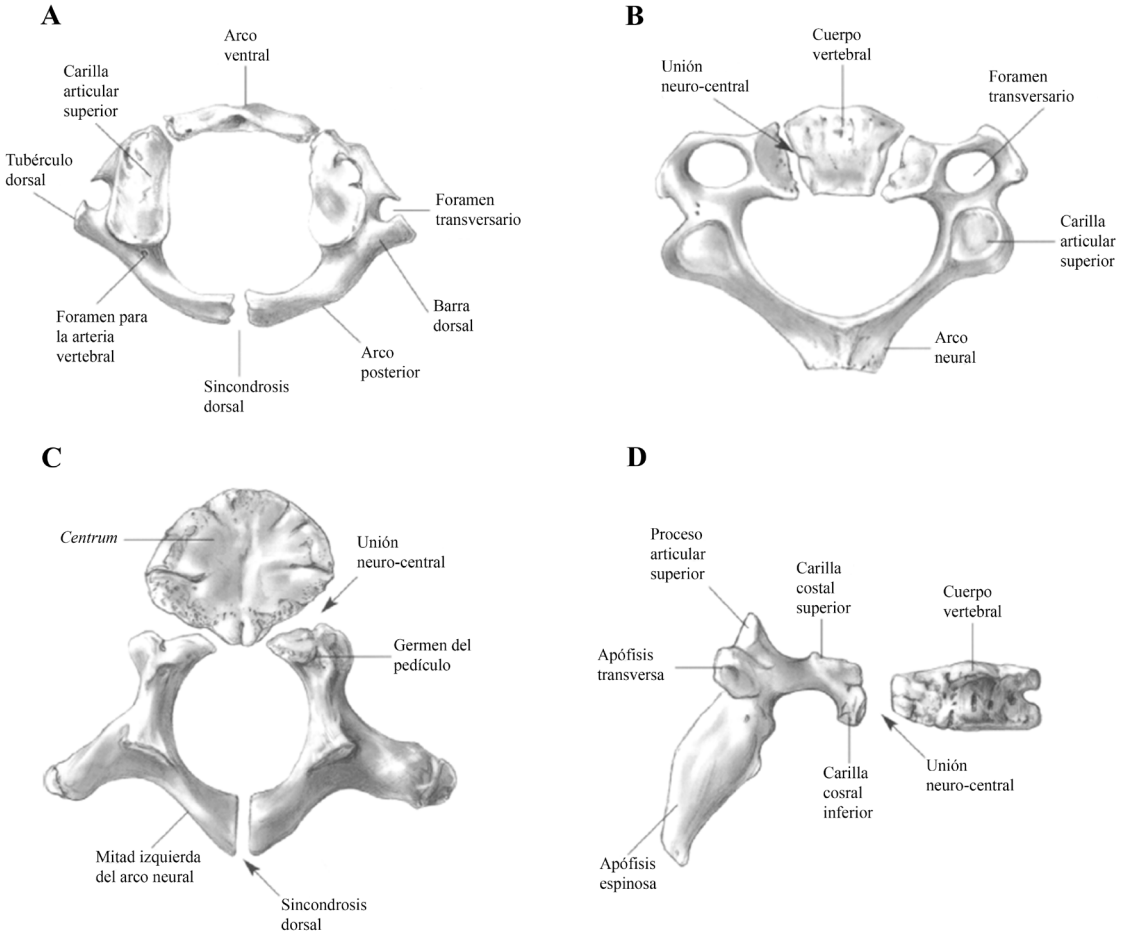


Figura 1.17 Fusión entre los centros primarios de osificación. A, atlas en vista craneal perteneciente a un individuo inmaduro de entre dos y tres años de edad. B, vértebra cervical en vista craneal perteneciente a un individuo inmaduro de tres años de edad. Vértebra torácica en vista craneal (C) y lateral derecha (D) en un inmaduro de año y medio de edad. Extraído y modificado de Scheuer et al. (2000).

simultáneas en la vértebra, por un lado la base del proceso odontoides se fusiona con el cuerpo vertebral y por otro, el cuerpo vertebral con el arco neural. Todas las líneas de fusión prácticamente desaparecen a la edad de 9-10 años (Scheuer et al., 2000) si bien la parte más craneal del proceso odontoides no se fusiona hasta la edad de 12 años (Cunningham et al., 2016).

1.3.3 Centros de osificación secundarios

Los centros de osificación secundarios aparecen en la vértebras en la pubertad, entre los 12 y los 16 años de edad, y prolongan el proceso de fusión hasta los 18 y los 25 años de edad dependiendo de la vértebra y de la epífisis (Cil et al., 2005). Cada vértebra pre-sacra típica (C3-L5) desarrolla cinco epífisis o centros de osificación secundarios: uno

en la parte más dorsal de las apófisis espinosas (si la apófisis espinosa es bituberculada habrá un centro de osificación secundario adicional), uno en cada extremo lateral de los procesos transversos y los anillos anulares que cubren la parte superior e inferior de las superficies de los cuerpos vertebrales (Figura 1.18). El proceso de fusión en las vértebras culmina con la fusión de los anillos anulares al cuerpo vertebral en las vértebras lumbares hacia los 25 años de edad (Scheuer et al., 2000).

Las vértebras atlas y axis debido a sus peculiaridades tienen unos centros de osificación únicos. El atlas, tiene únicamente dos centros secundarios de osificación de pequeño tamaño, uno a cada lado de los extremos laterales de los procesos transversos. El axis por su parte, tiene cinco o seis si se considera como epífisis el *ossiculum terminale* de Bergman: dos en las apófisis transversas, una para cada extremidad de la apófisis espinosa (normalmente bituberculada en los humanos modernos) y otra para el anillo anular inferior, el cual es el primer elemento en comenzar la fusión secundaria en la columna vertebral (Scheuer et al., 2000).

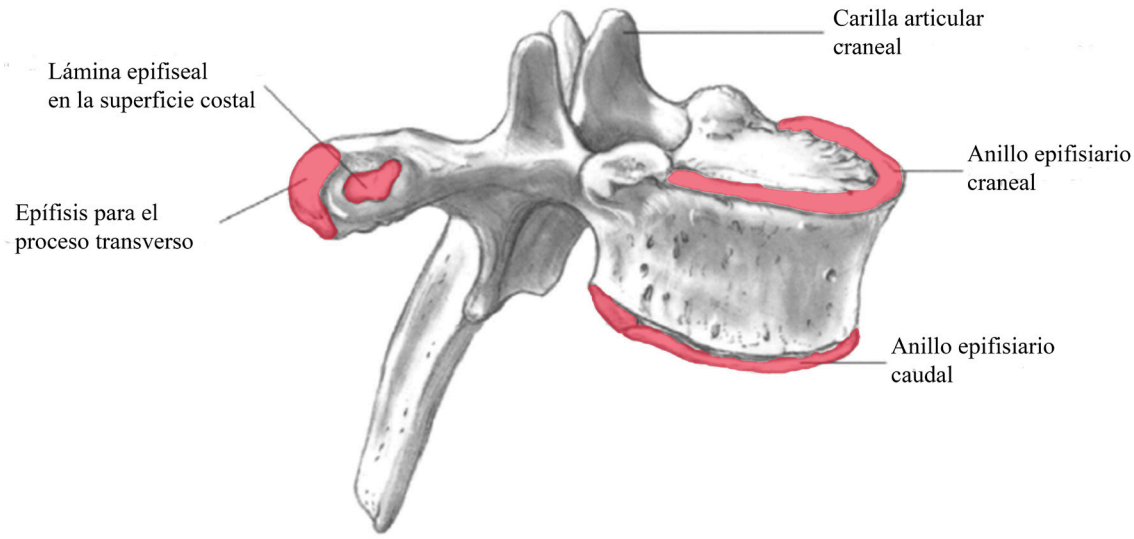


Figura 1.18 Centros de osificación secundarios (en rojo) en una vértebra T6 en vista lateral-ventral. La vértebra pertence a un individuo de entre 16-18 años de edad. Extraído y modificado de Scheuer et al. (2000).

1.3.4 Ontogenia en hominoideos

En el apartado anterior hemos visto cómo es el proceso de formación embrionario y post-natal de la columna vertebral en los humanos modernos, y en el siguiente apartado vamos a compararlo con el del resto de grupos de la superfamilia Hominoidea (Figura 1.19). Los estudios referentes al desarrollo en este clado se reducen prácticamente a los realizados por Schultz en la década de los años 40 (1940, 1941, 1944). Los patrones de crecimiento post-natal de la columna vertebral entre las especies estudiadas no difieren mucho, pero sí son suficientemente reseñables como para ayudarnos a comprender la variabilidad existente en la edad adulta.

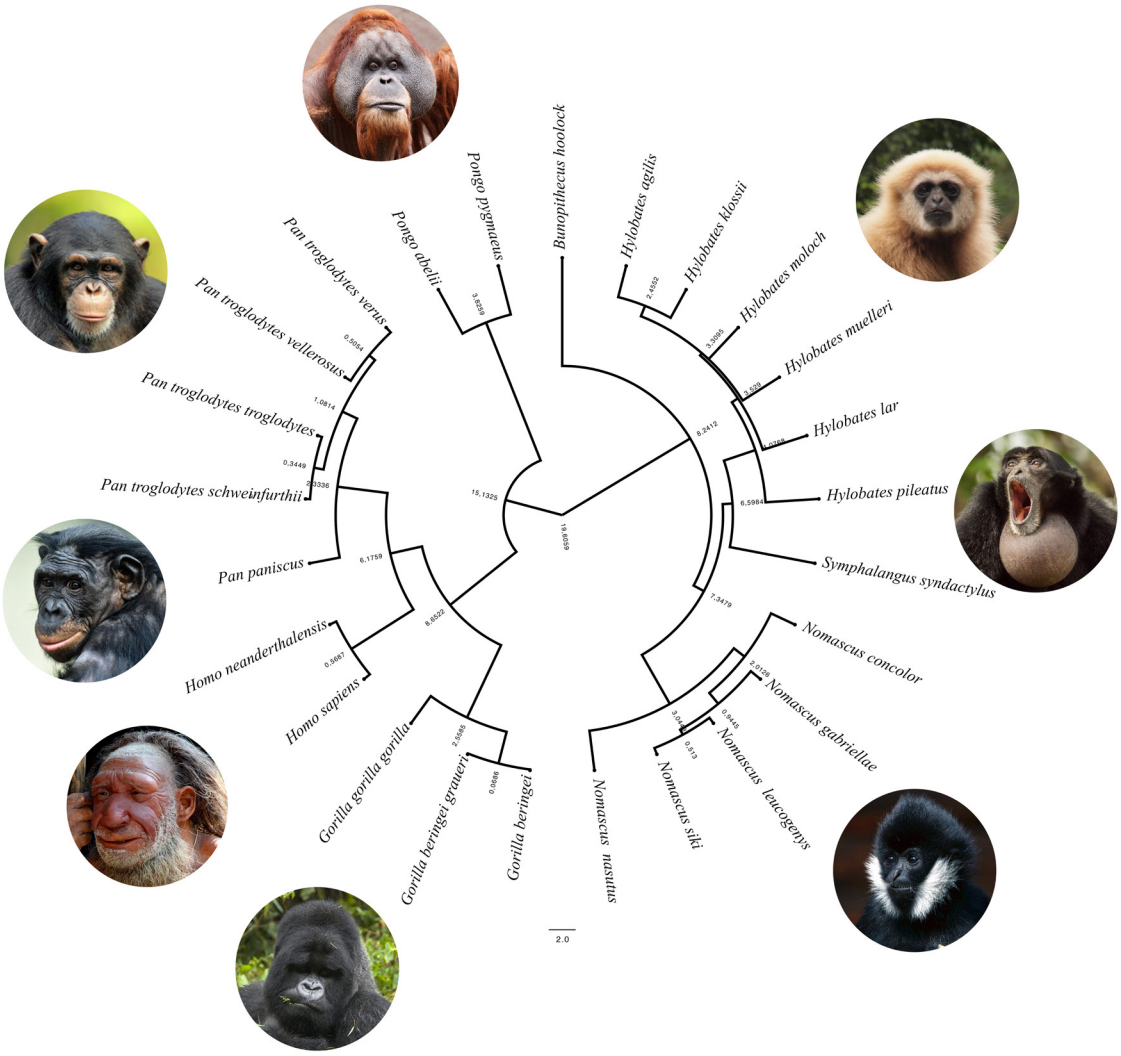


Figura 1.19 Árbol filogenético de la superfamilia Hominoidea. Todos los taxones representados son actuales con la excepción de *H. neanderthalensis*. Las imágenes representan todos los géneros incluídos en el clado, empezando arriba en el centro y en dirección de las agujas del reloj: *Pongo pygmaeus*, *Hylobates moloch*, *Symphalangus syndactylus*, *Nomascus concolor*, *Gorilla beringei*, *Homo neanderthalensis*, *Pan paniscus* y *Pan troglodytes* (los dos últimos pertenecientes al mismo género). Nótese que en este árbol filogenético falta la especie *Pongo tapanuliensis* descrita recientemente (Nater et al., 2017).

Dentro del orden de los primates, los hominoideos tienen un periodo de crecimiento pre-natal y post-natal más extendido en el tiempo. En este grupo destacan por la larga duración de este proceso los chimpancés y en especial, los humanos modernos. En contraposición, con un periodo de crecimiento más corto, estarían los gibones (Schultz, 1940). Por poner un ejemplo, los chimpancés y los humanos modernos extienden su periodo de crecimiento en 1,4 y 1,6 veces respectivamente en el periodo pre-natal, y en 1,5 y 2,9 veces en el post-natal en comparación con el resto de catarrinos (Schultz 1940). Los procesos de osificación, especialmente en la edad prenatal, no se conocen en detalle. Se cree que para la semana número 20 de gestación todas la especies tienen los centros de osificación establecidos (Schultz, 1940). El desarrollo post-natal de la columna vertebral comienza en una etapa similar para todos los taxones, donde todas las vértebras pre-sacras (con la excepción del atlas y el axis) están divididas en tres elementos diferenciados, y la columna vertebral muestra una morfología general de arco o de letra C (Martelli, 2019).

Los patrones de fusión entre los centros de osificación son similares en todas las especies de hominoideos, si bien los tiempos en los que estos se producen difieren de una especie a otra. En general, en los humanos modernos los diferentes procesos de fusión de las vértebras de producen en etapas del desarrollo más tempranas, y los gibones en etapas más tardías. El patrón de fusión de los arcos neurales en los hominoideos no varía mucho del observado en los humanos modernos, es decir, se produce durante los seis primeros meses de gestación con la excepción de los gibones, en los cuales ocurre algo más tarde (Schultz 1940, 1941, 1944; Martelli, 2019). La fusión entre los arcos neurales y los cuerpos vertebrales sigue también el patrón humano, comienza en la región lumbar, seguido de la cervical y finalmente son las vértebras torácicas las últimas en fusionarse (Schultz, 1944). La gran diferencia estriba en que este proceso, en los humanos modernos y en los gibones, termina en la etapa infantil (hacia los 4-5 años y 1 año de edad respectivamente), y en el resto de los hominoideos no se produce hasta al menos el comienzo de la edad juvenil.

En el caso de la fusión ósea secundaria, los orangutanes y los gibones comienzan este proceso en una etapa más tardía del desarrollo, al comienzo de la edad juvenil, y también lo terminan con posterioridad, al final de esta fase (Schultz, 1941). De la misma forma, el patrón de fusión en las dos primeras vértebras cervicales es similar en todas la especies analizadas. Igualmente, volvemos a ver cómo en los humanos modernos la fusión completa en estas dos vértebras se produce más tempranamente, a los 5-6 años de

edad (siempre durante la etapa infantil), mientras que en el resto se culmina mucho más tardíamente en el desarrollo. Aun así, vemos diferencias entre el resto de las especies: en los chimpancés el proceso de fusión se termina a una edad más temprana (al final de la etapa inicial juvenil) que en los orangutanes, y en estos antes que en los gibones (al final de la etapa juvenil).

Estas diferencias durante la ontogenia también afectan a la longitud de la columna vertebral a nivel ínter-específico, a nivel regional, y a las curvaturas de la columna vertebral. Los *Homo sapiens*, por ejemplo, alcanzan el 50% del crecimiento de la columna vertebral al segundo año de vida. En el caso de los chimpancés y los orangutanes, esta fase del desarrollo no se alcanza hasta la edad infantil o al inicio de la edad juvenil (Schultz, 1940). Teniendo en cuenta que el periodo de crecimiento de un chimpancé termina hacia los 11 años, vemos que necesita la mitad de toda la etapa ontogénica post-natal para alcanzar esta longitud. Los diferentes ritmos de crecimiento también afectan de manera diversa a las regiones de la columna vertebral. Por ejemplo, la región lumbar muestra una velocidad de desarrollo mayor que la torácica y que la cervical y, a nivel de especie, los humanos modernos y los gibones se desarrollan más lentamente que el resto de taxones (Schultz, 1973).

Una de las diferencias más reseñables entre la columna vertebral de los humanos modernos y la del resto de hominoideos radica en el patrón de curvaturas sagitales. Si bien de manera relativa, todos los hominoideos tienen cierta curvatura cervical y torácica (esta última presente ya al nacer), la gran diferencia se encuentra en la lordosis (curvatura ventral de la columna) lumbar (Been y Kalichman, 2014). Todos los hominoideos tienen un cierto ángulo en el límite sacro-lumbar (Been et al., 2012), pero en los humanos modernos además de ser mucho más acentuado está presente en etapas tempranas del desarrollo pre-natal (Giglio y Volpon, 2007), es más acentuada que en el resto de especies en el momento del nacimiento, y se incrementa hasta la edad adulta (Cil et al., 2005). Esta característica tan propia de los humanos modernos se ha relacionado directamente con la adquisición del bipedismo (Robinson, 1972).

1.4 COLUMNA VERTEBRAL EN HOMINOIDEOS

1.4.1 Evolución de la postura y la locomoción

Los hominoideos son una superfamilia (Hominoidea) de primates catarrinos que se caracterizan por tener una serie de caracteres post-craneales ligados a posturas relativamente ortógradas (es decir, con el tronco vertical), como puede ser una locomoción bípeda, la suspensión arbórea o la escalada vertical, más conocida como *vertical climbing* (e.g., Schultz, 1961). Una de las principales características que distingue a los hominoideos es la ausencia de la cola, a la que se suman además un número reducido de vértebras lumbares, la invaginación de la columna en la región torácica y abdominal, y el reducido tamaño dorso-ventral de los cuerpos vertebrales en las vértebras lumbares (Benton, 1967).

El registro fósil más antiguo de los hominoideos, géneros *Ekembo* y *Nacholapithecus* (~19-15 Ma), nos indica que éstos géneros eran principalmente arborícolas, pronógrados y cuadrúpedos, si bien *Nacholapithecus* mostraba ocasionalmente un comportamiento ortógrado (Nakatsukasa y Kunimatsu, 2009). La dispersión de África hace 16-17 Ma derivó en una evolución paralela hacia el ortogradismo en Asia y en Europa con los géneros *Pierolapithecus* e *Hispanopithecus* (Alba, 2012; Nakatsukasa et al., 2016).

Hace unos 12 Ma, mientras fuera de África encontramos abundante registro fósil post-craneal con claras evidencias de la evolución progresiva hacia el ortogradismo, en África no se han descubierto restos hasta los primeros homininos (Nakatsukasa, 2019). El debate que surge de esta circunstancia es si el ortogradismo en África surgió a partir de una re-entrada de las especies que habitaban Eurasia (Begun et al., 2012), o por el contrario, apareció de manera paralela tal y como se produjo en Europa y Asia durante el Mioceno Medio. Autores como Nakatsukasa (2019) se inclinan por una evolución en paralelo, si bien admiten que por el momento es difícil aseverarlo.

Como ya hemos mencionado, la ausencia de la cola es uno de los caracteres diagnósticos de los hominoideos. A pesar de ello, no existe en el registro fósil ningún indicador de que la pérdida de este elemento haya sido progresiva. Algunos autores sugieren que este paso pudo darse debido al incremento de su tamaño corporal, lo que les llevó a perder intensidad en una locomoción de saltos y correr sobre las ramas, disipando la funcionalidad de la cola como elemento de balanceo (Williams y Russo, 2015). Si en

algo hay consenso en este tema es que la pérdida de la cola en los hominoideos es un carácter derivado que precedió a la adquisición del ortogradismo (Nakatsukasa, 2019).

Otras características anatómicas de la columna vertebral en hominoideos son la invaginación en la zona torácico-lumbar (Schultz, 1956), la cual favorece el movimiento dorso-ventral del brazo, y un acortamiento de la zona lumbar que forma una rígida articulación torácico-pélvica (Ward, 2007; Lovejoy, 2005). Los caracteres anatómicos que revelan esta posición más ventral de la columna vertebral (e.g., orientación dorsal de los procesos transversos) no aparecen hasta *Hispanopithecus* (Moyà-Solà et al., 2004; Susanna et al., 2014), y por tanto están ausentes en los primeros géneros del Mioceno (en *Morotopithecus*, un hominoideo más antiguo, y no relacionado con los hominoideos actuales, aparece como convergencia evolutiva; Nakatsukasa, 2019). Esta estabilidad en la zona torácico-lumbar tan característica de los hominoideos, y contraria al resto de primates, es también favorecida por el reducido tamaño dorso-ventral de los cuerpos vertebrales en las vértebras lumbares (Benton, 1967). En el registro fósil, al igual que ocurre con la invaginación, no se aprecia una reducción del tamaño dorso-ventral de los cuerpos vertebrales en las vértebras lumbares en los restos más antiguos (Ward, 1993). Los primeros géneros con estas características bien definidas son *Pierolapithecus* e *Hispanopithecus* (entre 12 y 9 Ma aproximadamente; Moyà-Solà et al., 2004), los cuales presentan un morfología más similar a la de los *Gorilla* o *Symphalangus* actuales (Susanna et al., 2014).

1.4.2 Base craneal y relación con la postura y la locomoción

La base del cráneo

En los hominoideos la base del cráneo forma el soporte del neurocráneo y es además, la región en la que se articulan los huesos de la cara con el neurocráneo (White y Folkens, 2005). Los huesos que forman esta región del cráneo son el etmoides, las órbitas oculares del hueso frontal, el esfenoides, los huesos temporales (izquierdo y derecho) y el hueso occipital con la excepción del plano occipital (White y Folkens, 2005) (Figura 1.20). Desde el punto de vista filogenético es considerado el elemento primario del cráneo en los vertebrados (De Beer, 1937), el cual evolucionó en los primeros tetrápodos permitiendo el movimiento independiente de la cabeza con respecto al resto del cuerpo (Romer, 1950). Además, la base del cráneo tiene un papel funcional muy importante en el cráneo. Sirve por ejemplo de plataforma para el desarrollo del cerebro, para el

desarrollo de la cara, y también como elemento articular con la mandíbula y con el resto del esqueleto. La relación entre la base del cráneo y la columna vertebral comienza en el desarrollo embrionario, al compartir los primeros somitas con el atlas (Scheuer et al., 2000), y continúa con la relación biomecánica entre ambos elementos para mantener la postura del cuerpo en reposo y durante la locomoción (Şenyürek, 1938; Schultz, 1942; Lieberman et al., 2000; Silcox et al., 2009; Russo y Kirk, 2013, 2017, 2019).

Desde el punto de vista evolutivo, la morfología de las vértebras cervicales en los humanos modernos se ha modificado para permitir un mayor rango de movimientos de la cabeza por encima del torso, algo casi exclusivo en este grupo en comparación con otros primates e incluso con la mayoría de los mamíferos (Ohman, 1986; Lieberman, 2011). Tradicionalmente se ha hipotetizado la posible relación entre la flexión de la base del cráneo en los humanos modernos con la adaptación a una postura erguida (Nevell y Wood, 2008; Russo y Kirk, 2017). Una de las consecuencias morfológicas de este cambio

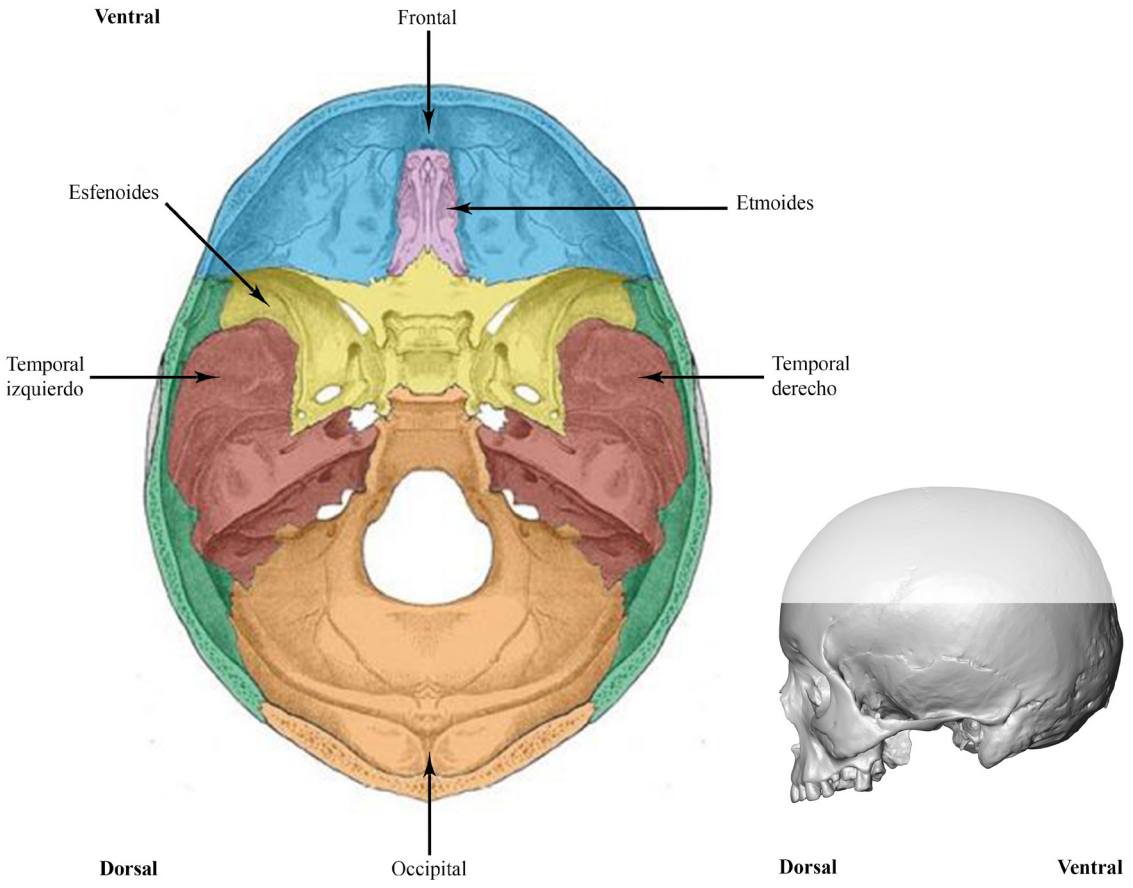


Figura 1.20 Base del cráneo de *H. sapiens* en vista superior. La imagen de la derecha representa el cráneo en vista lateral izquierda, la parte translúcida representa la parte que se ha quitado para poder ver el interior del mismo.

en la base del cráneo es la posición más ventral del foramen magnum, y por ende, de los cóndilos occipitales junto con el atlas (Broca, 1872; Bolk, 1909; Schultz, 1942; Dean y Wood, 1982). En los taxones con una postura más ortógrada como *H. sapiens*, el foramen magnum está situado en una posición relativamente anterior y paralelo al suelo, mientras que en otras especies más pronógradas ocupa una posición más posterior y una orientación más dorsal (Figura 1.21).

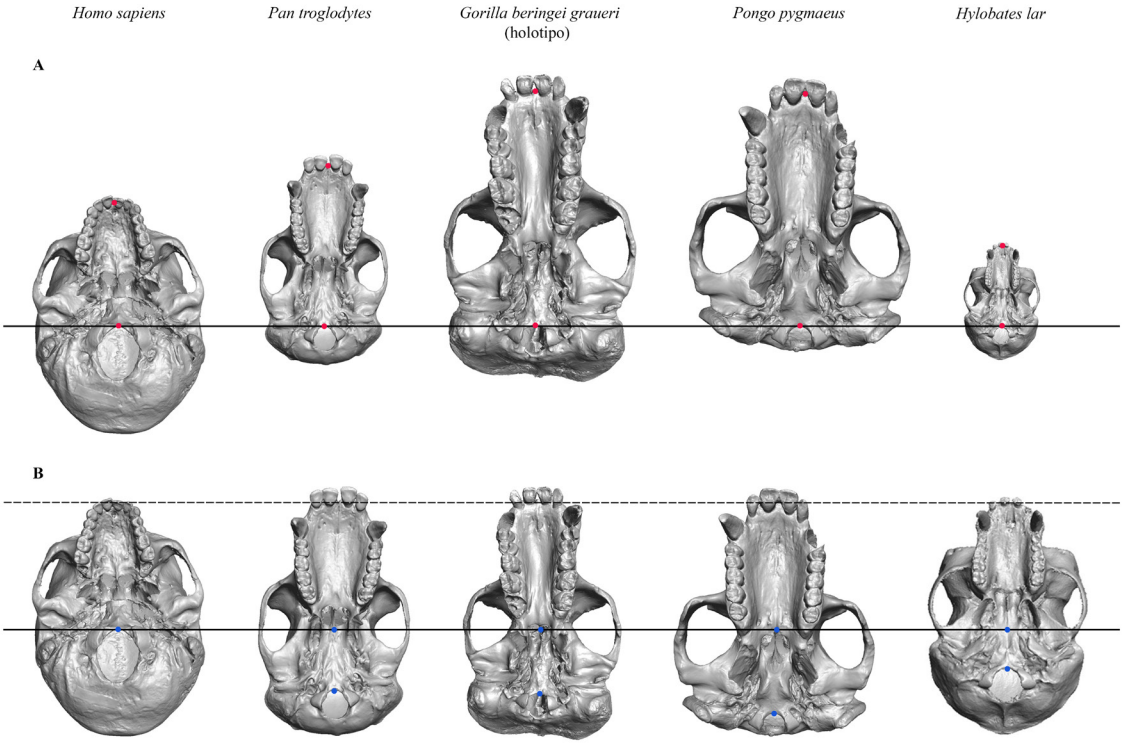


Figura 1.21 Diferencias en la posición del foramen magnum en el cráneo de cinco especies de hominoideos. A, los cinco cráneos alineados con respecto al Basion (punto más ventral del foramen magnum, línea negra continua). Los puntos rojos en el Basion y en el Prosthion se han colocado para indicar la longitud de la cara. B, los cinco cráneos alineados con respecto al Prosthion (línea discontinua), pero esta vez escalados a la misma longitud máxima antero-posterior. La línea negra continua indica la posición en la que se encuentra el foramen magnum en *H. sapiens*. Los dos puntos azules situados en el Basion y en la línea negra continua indican la diferencia entre la posición del foramen magnum en cada cráneo con respecto al de *H. sapiens*.

Factores que condicionan la morfología

Se ha propuesto que existe una relación entre la postura ortógrada y la posición más ventral del foramen magnum (Schultz, 1942; Strait y Ross, 1999; Lieberman et al., 2000). Esta hipótesis se basa en el fundamento biomecánico de que la articulación cráneo-cervical es una palanca de primer grado. Según este principio, la posición del punto de apoyo del cráneo, y la longitud entre éste y el centro de la masa de la cabeza, determinan la fuerza necesaria a realizar por los músculos del cuello para mantener el equilibrio postural de la cabeza (Schultz, 1942). Entre los primates, la longitud dorso-ventral de la cabeza es menor en los humanos modernos debido un menor prognatismo de la cara, lo que reduce considerablemente la masa de la región anterior del cráneo. Esto, unido a la posición más ventral de la articulación atlanto-occipital en la base del cráneo, resulta en un menor brazo de resistencia (Schultz, 1942) (Figura 1.22). Esta disminución del estrés en la región cervical en los humanos modernos ha permitido el incremento de la eficiencia de los músculos encargados de mantener el equilibrio de la cabeza (Schultz, 1942; Strait y Ross, 1999; Lieberman et al., 2000; Been y Bailey, 2019), resultando en una disminución del volumen muscular y en una reducción de la robustez y de la longitud dorso-ventral de las vértebras cervicales, especialmente de su apófisis espinosa (Schultz, 1942; Aiello y Dean, 1990). En cambio, el prognatismo más pronunciado y la posición más dorsal del fulcro en el resto homininos produce un efecto contrario, una mayor resistencia de los músculos y una mayor robustez y longitud de las vértebras cervicales para compensar una mayor exigencia biomecánica en la región cervical (Schultz, 1942) (Figura 1.22).

Además de la postura se han propuesto otros factores que podrían también influenciar la morfología de la base del cráneo, y más concretamente la posición ventral del foramen magnum en los humanos modernos. Destacan entre estos factores la presencia de un rostro poco prognato, un aparato masticador reducido y sobre todo el desarrollo de un gran cerebro (Bolk, 1909; Le Gros Clark, 1934; Biegert, 1963; Spoor, 1997; Strait y Ross, 1999; Lieberman et al., 2000; McCarthy, 2001). En estos trabajos se propone que el proceso de encefalización pudo causar la rotación de la base del cráneo relativa al rostro provocando un crecimiento de la flexión de la base craneal. Además, otros estudios ontogenéticos de la base del cráneo han demostrado que el foramen magnum y los cóndilos occipitales migran posteriormente en los grandes simios durante el desarrollo, pero que se mantienen en una posición anterior en los humanos modernos (Schultz, 1955; Ashton y Zuckerman, 1956).

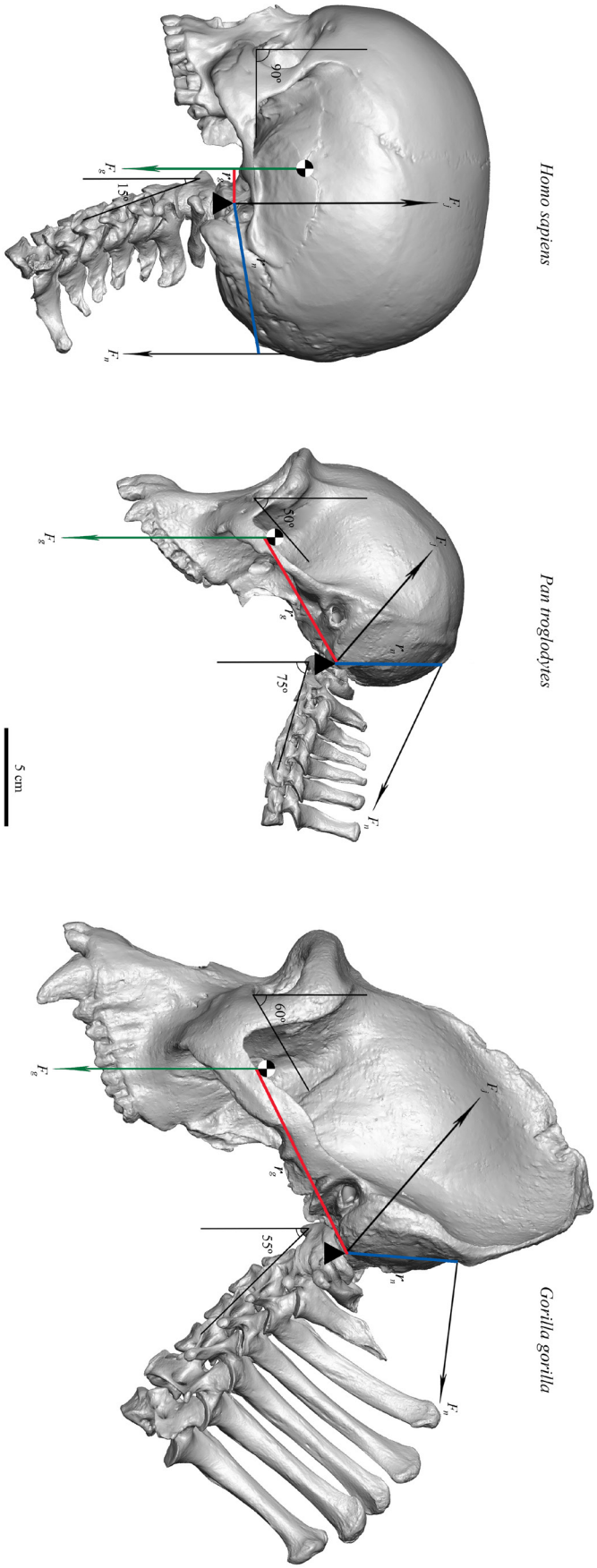


Figura 1.22 Biomecánica del equilibrio de la cabeza en tres taxones, *H. sapiens*, *P. troglodytes* y *G. gorilla*. La posición de la cabeza y del cuello está basada en el plano orbital según Strait y Ross (1999). *H. sapiens* tiene un menor brazo de resistencia (*rg*, línea roja) desde el fulcro hasta el vector proyectado desde el centro de gravedad (*Fg*, círculo blanco y negro). Además, también presenta un brazo de potencia relativamente mayor (*rn*, línea azul), resultando en una mayor ventaja biomecánica para *H. sapiens* con respecto a los otros dos taxones (Lieberman, 2011). El vector *Fj* representa la orientación promedio predicha de la fuerza de reacción en la articulación atlanto-occipital, el cual sería el fulcro en este sistema de palanca. Es importante destacar que en las tres especies este vector es prácticamente perpendicular al plano del foramen magnum, limitando el daño potencial que puede sufrir la médula espinal a causa de las fuerzas transmitidas por la cabeza.

Influencia de la postura y la locomoción

La literatura referente a la relación entre la postura corporal y la columna torácico-lumbar en primates es extensa (e.g., Schultz, 1930; Pal y Routal, 1986; Ward, 1993; Shapiro, 2007; Russo, 2010; Been y Bailey, 2019), sin embargo, la relación con la columna cervical no se ha estudiado con la misma profundidad. Además, los escasos trabajos que encontramos no son muy esclarecedores con respecto a este tema. Por un lado, algunos estudios sugieren que no existe relación entre la orientación de la base del cráneo y la postura corporal (Ross y Ravosa, 1993) o la orientación del cuello (Strait y Ross, 1999). Aún así, cabe recalcar que Strait y Ross (1999) sí que encuentran relación significativa entre la orientación de las órbitas oculares relativa a la base craneal y la postura de la cabeza y del cuello. Esto sugiere que, desde un punto de vista evolutivo, la orientación de las órbitas no ha podido ser reorientada solamente a partir de cambios en la orientación del cuello o del cráneo con respecto a éste, sino que existe una relación entre el modo de locomoción y la orientación de las órbitas en relación al resto del cráneo (Strait y Ross, 1999).

Por otro lado, investigaciones más recientes sí que han hallado ciertas relaciones entre la morfología del cráneo y la de la columna cervical, en algunos casos ligadas a la postura corporal y a la locomoción (Nalley y Grider-Potter, 2019). Nalley y Grider-Potter (2017) encontraron caracteres en el atlas y en el axis de los primates que mostraban una alometría positiva con el tamaño del cráneo. En otro estudio prácticamente contemporáneo, Villamil (2018) analiza patrones de integración e índices de evolvabilidad en la base del cráneo y las vértebras cervicales en hominoideos. De este trabajo se concluye que la primera vértebra cervical es la más integrada de la columna cervical, pero que a su vez presenta un mayor índice de evolvabilidad, lo que sugiere que tiene la capacidad de responder más rápidamente a la selección. A partir de estos resultados, y de otros relacionados con la morfología de la columna cervical (e.g., Vidal et al., 1986; Shapiro, 1991, 1993), Villamil sugiere que la postura del cuerpo y la locomoción son presiones selectivas relativamente débiles en la morfología de las vértebras cervicales en mamíferos, y especialmente en primates. De forma alternativa propone que las demandas de la morfología cráneo-facial, bien posturales o funcionales de otro tipo, podrían ser las que realmente hayan influenciado en la morfología de las vértebras en la columna cervical (Villamil, 2018).

1.4.3 Columna cervical. Importancia y antecedentes

La columna cervical es el conjunto de vértebras que une el cráneo con el esqueleto post-craneal. Esta región anatómica está compuesta por siete vértebras, dos de las cuales, atlas y axis, tienen una morfología diferenciada del resto de la vértebras pre-sacras (White y Folkens, 2005). Este patrón morfológico y merístico es común para prácticamente todos los mamíferos desde el Triásico (Jenkins, 1971; Varela-Lasheras et al., 2011), siendo la región más estable en cuanto a número de vértebras de toda la columna vertebral (Bateston, 1894; Jenkins, 1971; Crompton y Jenkins, 1973; Galis, 1999; Varela-Lasheras et al., 2011; Buchholtz, 2014). A pesar de haber recibido menos atención que el resto de regiones de la columna vertebral, la columna cervical juega varios papeles biológicos importantes como elemento articulador entre el cráneo y el esqueleto post-craneal. Por un lado, las vértebras cervicales sirven de origen e inserción de los músculos que unen tronco, cabeza y extremidades superiores. Además, el conjunto del complejo cervical mantiene el equilibrio de la cabeza dotándola de una amplia movilidad, especialmente en los humanos modernos en comparación con el resto de los primates (e.g., Schultz, 1942; Kapandji, 1974; Ericsson et al., 2013), y juega un importante rol biomecánico en la postura y en la locomoción (e.g., Schultz, 1942; Bailey, 1997; Choi et al., 2003; Preuschoft, 2004; Preuschoft y Klein, 2013).

La variación en la morfología del cráneo en primates (Fleagle et al., 2010), y las diferentes posturas y modos de locomoción (Hunt, 1991; Tuttle y Watts, 1985; Nakatsukasa, 2004; Crompton et al., 2008) tienen como resultado diferencias en el estrés soportado por los músculos y ligamentos nucales (Schultz, 1942; Slijper, 1946; Frost, 1967). Para compensar estas diferencias, las vértebras cervicales y todo el complejo que forma el cráneo y el cuello, se han ido co-adaptando en el curso de la evolución a los cambios funcionales requeridos (Bailey, 1997; Lieberman, 2011). Por ejemplo, un carácter exclusivo de los humanos modernos es la presencia de una curva orientada posteriormente (i.e., lordosis) que forman las vértebras cervicales, y que alinea la cabeza justo encima del centro de gravedad del tronco (Schultz, 1961). Otra diferencia sustancial es la musculatura en la zona del cráneo, cuello y extremidades superiores. Por ejemplo, los chimpancés tiene unos hombros estrechos y elevados, con un complejo sistema muscular que los une con la cabeza y que facilita un modo de locomoción que incluye ocasionalmente la escalada (Bramble y Lieberman, 2004). En cambio, los humanos han ido adquiriendo en el curso de su evolución una relativa independencia de la cabeza del

resto del tronco (Figura 1.23), y ésta se ve representada por unos hombros más bajos y anchos, y con un único músculo que une la caja torácica con el cráneo, el cleidocraneal (Aiello y Dean, 1990; Ward, 2002).

La literatura científica referente a la columna cervical y su evolución es más bien escasa. Las primeras descripciones de la columna cervical las realiza Slijper en 1946. En este primer estudio se pone ya de manifiesto tres principios básicos en el estudio de la columna cervical: la relación entre el tamaño de la columna cervical y el del cuerpo, las diferencias en el tamaño de la apófisis espinosa en diferentes taxones de primates y, la relación de éstas con el tamaño de la cabeza y su posible implicación en la postura (Slijper, 1946). Posteriormente, Schultz se vuelve a centrar en el aspecto diferencial más llamativo de las vértebras cervicales, la apófisis espinosa (Schultz, 1961). En este caso compara la longitud de la apófisis espinosa relativa a la longitud dorso-ventral del cuerpo vertebral en hominoideos y en varias especies de primates del viejo y nuevo mundo. De este estudio concluye, en contraposición a Slijper, que la reducida longitud de la apófisis espinosa en los humanos modernos es relativamente común en muchas especies de primates, siendo la rareza y por lo tanto el carácter derivado, la extrema longitud de la misma en algunos hominoideos (Schultz, 1961) (Figura 1.9).

Aparte de estos trabajos, y hasta fechas relativamente recientes, no se ha publicado mucho más sobre la anatomía de las vértebras cervicales en hominoideos. Manfreda y colaboradores realizaron en 2006 un estudio de la primera vértebra cervical en varios

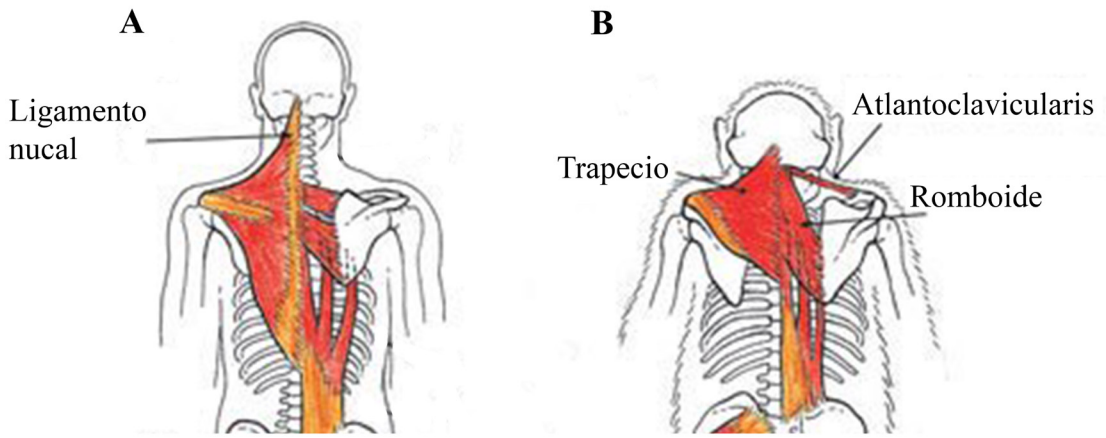


Figura 1.23 Comparación anatómica de la musculatura de la espalda y de la región dorsal del cuello en humanos modernos y en chimpancés. Los músculos (y ligamentos) que se nombran están ausentes o reducidos en el otro taxón. Extraído y modificado de Bramble y Lieberman (2004).

grupos de primates, analizando la influencia del tamaño en el atlas y sus implicaciones en la locomoción. Un año después, (Mitteroecker et al. (2007) investigaron la influencia del atlas y del axis en la locomoción. Ese mismo año, Ankel-Simons escribió un detallado manual sobre la anatomía post-craneal en los primates incluyendo los hominoideos (Ankel-Simons, 2007). En los últimos años, desde diferentes puntos vista y utilizando una metodología variada, se han publicado varios artículos investigando las diferencias morfológicas, los patrones de integración y modularidad, e incluso la capacidad evolutiva de las vértebras cervicales en hominoideos (Nalley y Grider-Potter, 2015; 2017; Arlegi et al., 2017, 2018, 2019; Meyer, 2018; Villamil, 2018; ver también capítulos 5 y 7 de esta Tesis Doctoral).

1.4.3.1 Registro fósil

En este apartado se pretende hacer un repaso bibliográfico del registro fósil de las vértebras cervicales dentro de la línea evolutiva de los humanos modernos. El objetivo principal de esta Tesis Doctoral está relacionado directamente con la columna cervical (ver capítulo 2), por lo que nos vamos a centrar exclusivamente en el material fósil relativo a esta región anatómica. La revisión del registro fósil se va a realizar de manera taxonómica, es decir, por géneros, y dentro de cada género, se especificará el material referente a cada especie. Esto implica que la revisión del registro no va a seguir un orden estrictamente cronológico, aunque de manera general comenzaremos por los géneros más antiguos y que aparecieron en el Plioceno (5.3-2.5 Ma), y terminaremos con las especies fósiles más recientes del género *Homo* dentro del Pleistoceno Superior (0.127-0.011 Ma). Algunas especies del Mioceno Superior (~7-5 Ma), como *Sahelanthropus tchadensis* u *Orrorin tugenensis,* se consideran dentro de la línea evolutiva humana, pero al no haber vértebras cervicales en el registro fósil, la revisión del material comenzará en el Plioceno con el género *Ardipithecus*.

Ardipithecus

De las dos especies de *Ardipithecus* existentes, *Ar. ramidus* y *Ar. kadabba* tan sólo se han encontrado restos de fósiles de vértebras cervicales pertenecientes a la primera de las dos especies, *Ar. ramidus*. Este es el registro fósil de vértebras cervicales más antiguo que se conoce en el registro hominino, y tiene una datación de 4.4 Ma. El fósil encontrado es un vértebra cervical (ARA-VP-6/500-057) en mal estado de conservación

y anatómicamente sin determinar, fue encontrado en el yacimiento de Aramis, en el área del *Middle Awash* dentro de la depresión de Afar, Etiopía (White et al., 2009).

Australopithecus

Dentro del género *Australopithecus* se han encontrado restos fósiles de vértebras cervicales de varias especies, *Au. anamensis*, *Au. afarensis*, *Au. prometheus* y *Au. sediba*. El más antiguo pertenece a la especie *Australopithecus anamensis* (4.1-4.2 Ma, White et al., 2006). Se trata de varias vértebras cervicales parcialmente conservadas y pertenecientes a varios individuos provenientes del yacimiento de Assa Issie, situado también en el área de *Middle Awash* (Etiopía). La representación anatómica es diversa, ya que incluye un atlas, un axis y varias vértebras cervicales subaxiales (White et al., 2006; Williams y Meyer, 2019).

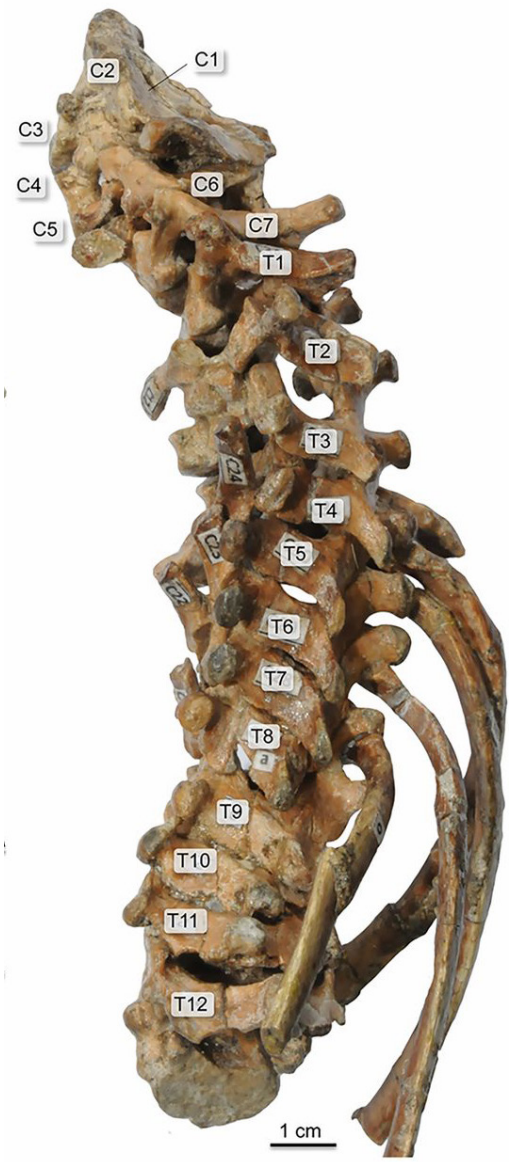


Figura 1.24 Columna vertebral fósil articulada perteneciente al individuo juvenil DIK-1-1 (*Australopithecus afarensis*). Preserva las siete vértebras cervicales y las doce torácicas. Extraído de Ward et al. (2017).

La especie de australopitecino probablemente mejor representada en el registro fósil es *Australopithecus afarensis*, Etiopía y Tanzania. De esta especie se conocen varios restos pertenecientes a diferentes individuos. El más antiguo, datado en 3.6 Ma (Saylor et al., 2016), pertenece al individuo KSD-VP-1/1 (Haile-Selassie et al., 2010) y se trata de varias vértebras cervicales en mal estado de conservación. En cambio, la columna cervical (y torácica) del individuo juvenil DIK.1/1 (*Au. afarensis*) datado en 3.3 Ma (Alemseged et al., 2006) es la más completa de las publicadas hasta la fecha para un hominino anterior a 60.000 años (Ward et al., 2017) (Figura 1.24). Dentro de la misma especie, y con una datación de entre 3.18-3.21 Ma (Johanson et al., 1987), el yacimiento de A.L. 333 conserva la vértebra cervical mejor preservada y perteneciente a la especie *Au.*

afarensis (Johanson et al., 1982; Lovejoy et al., 1982; Cook et al., 1983; Meyer, 2016). Se trata del fósil A.L. 333-106, una vértebra fósil C6 completa, en perfecto estado de conservación y perteneciente a un individuo adulto. Este fósil ha sido incluido en el primer estudio de esta Tesis Doctoral (ver capítulo 4).

Fuera de Etiopía, en Sudáfrica, se encuentran los restos de otra especie de australopiteco contemporánea a los *Au. afarensis*, *Au. prometheus* (Clarke, 2013, 2019; Clarke y Kuman, 2019). De esta especie, datada en ~3.67 Ma (Granger et al., 2015), se conservan los restos de varios individuos, aunque sin duda el más completo es el individuo StW 573 (Clarke y Tobias, 1995), también conocido como *Little foot*. Los restos de StW 573 fueron encontrados *in situ*, en conexión anatómica y completamente concrecionados en la cueva de Sterkfontein. Tras un trabajo de varios años de limpieza de los fósiles se han podido recuperar entre otros restos, un atlas y cuatro vértebras cervicales, de las cuales tres están articuladas, aunque que no han sido publicadas en detalle (Clarke, 2019).

En el yacimiento de Malapa, Sudáfrica, con una datación de 1.97 Ma (Holt et al., 2016), se recuperaron los restos fósiles de una nueva especie, *Australopithecus sediba* (Berger et al., 2010). La mayor parte de los restos pertenecen a dos individuos, un adulto femenino (MH2) y un juvenil masculino (MH1), este último representa el holotipo de la especie. Entre los restos encontrados se encuentran en muy buen estado de conservación un fósil de vértebra C3 perteneciente al individuo adulto, y un fósil de vértebra C7 perteneciente al individuo juvenil (Williams et al., 2013; 2018; Meyer et al., 2017). Ambos fósiles han sido utilizados en el primer trabajo de esta Tesis Doctoral (ver capítulo 4).

Paranthropus

Los restos pertenecientes al género *Paranthropus* más antiguos datan de 1.8 Ma aproximadamente, y provienen del yacimiento de Swartkrans, Sudáfrica (Broom y Robinson, 1949). Se trata de los únicos restos de vértebras cervicales pertenecientes al género *Paranthropus*, más concretamente a la especie *P. robustus*. Se han encontrado un axis proveniente de la sección geológica denominada *Member 1* (Robinson, 1972) y una vértebra cervical fragmentada determinada anatómicamente como C3-C5 (Susman, 1989). Hay algunos otros restos fragmentarios de vértebras cervicales en este yacimiento cuya atribución taxonómica al género *Homo* o a *Paranthropus* es muy dudosa, principalmente

debido a la presencia de fósiles pertenecientes ambos géneros en una cronología similar dentro del mismo yacimiento.

Homo

Sin duda alguna, el género *Homo* ha aportado el mayor registro fósil de la columna cervical. Las especies que vamos a tratar en este apartado son varias, *H. erectus*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, *Homo naledi* y *H. floresiensis*. A estos hay que añadir los restos fósiles encontrados en la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos) con una cronología de 0.430 Ma y que no han sido adscritos a una especie de *Homo* en concreto, si bien son considerados de forma general como pre-neandertales.

Homo erectus

Los primeros restos de restos de vértebras cervicales fósiles atribuidos a la especie *H. erectus* se han descubierto en el yacimiento de Dmanisi, Georgia (1.78 Ma; Ferring et al., 2011). Este yacimiento conserva un esqueleto parcial de un adolescente entre cuyos restos se encuentran dos vértebras cervicales (Meyer, 2005) que no han sido todavía publicadas en detalle. La siguiente vértebra que encontramos en el registro fósil, y perteneciente a la misma especie, está datada en 1.7 Ma y la encontramos en el yacimiento de Koobi Fora, Kenya (Walker et al., 1982). Se trata de un atlas perteneciente al individuo KNM-ER 1808-Z de la especie *H. erectus*, del cual sólo se conserva una parte (Meyer, 2005; Meyer y Williams, 2019). Con la misma datación, hay otro atlas proveniente del yacimiento de Ileret, Kenia (Leakey y Walker, 1985), aunque en este caso se atribuye al género *Homo* sin especificar la especie (*Homo* sp.).

Con una datación de 1.6 Ma (Brown et al., 1985), aparece el esqueleto de *H. erectus* mejor conservado hasta la fecha. Se trata del individuo juvenil KNM-WT 15000, también conocido como *Turkana boy* en referencia al lugar donde se encontró, el Lago Turkana, Kenia (Walker et al., 1993). A pesar de que se conservan 16 vértebras pre-sacras, tan sólo se preserva una vértebra cervical, la C7 (Haeusler et al., 2011), y que ha sido utilizada en los análisis del primer trabajo de esta Tesis Doctoral (ver capítulo 4). En el yacimiento *Locality 1*, Zhoukoudian (China), datado con una antigüedad de unos 600 ka, aparecieron varios restos fósiles de vértebra cervical, aunque estos se limitan a unos fragmentos de un atlas (Boaz et al., 2004). En Europa, en el yacimiento de Caune de l'Arago, Francia, con una cronología de 450 ka (Moigne et al., 2006) aparecen un atlas

y un axis (de Lumley, 2015). Se ha propuesto una taxonomía para estos restos a nivel de subespecie, *H. erectus tautavelensis* (de Lumley, 2015).

Homo antecessor

En Europa, los restos fósiles de vértebras cervicales más antiguos se encontraron en el nivel TD6 de la Gran Dolina, Atapuerca. Con una datación de entre 949 y 780 ka, estos restos pertenecen a la especie *Homo antecessor* (Carbonell et al., 1995; Parés y Pérez-González, 1995). Se trata de seis fósiles de vértebras cervicales pertenecientes a un mínimo de cinco individuos de diferentes edades (Gómez-Olivencia et al., 2017; Gómez-Olivencia y Been, 2019), entre las que destacan por su excelente estado de conservación un atlas casi completo y una vértebra C6. Este es el único yacimiento donde se han encontrado fósiles pertenecientes a esta especie, y el único con vértebras cervicales humanas en esta cronología.

Pre-neandertales

En el yacimiento de Sima de los Huesos en la Sierra de Atapuerca (Burgos), con una cronología de 430 ka (Arsuaga et al., 2014), se han recuperado un mínimo de 68 vértebras cervicales pertenecientes a 12 individuos diferentes (Gómez-Olivencia, 2009, Gómez-Olivencia y Been, 2019). De entre todos estos restos, destacan por su importancia para la comprensión de evolución de la anatomía de esta región la columna cervical completa del individuo del cráneo 5 (Arsuaga et al., 2014). Este individuo, además de las vértebras cervicales conserva en perfecto estado el cráneo, lo que le convierte en el conjunto fósil de esta región anatómica mejor conservado y más completo del registro homininеo encontrado hasta el momento (Figura 1.25).

Figura 1.25 Vista lateral derecha del cráneo 5 y de las siete vértebras cervicales asociadas a este individuo de la Sima de los Huesos. Se trata del complejo cráneo-cervical mejor conservado del registro fósil dentro de los homininos. Extraído de Arsuaga et al. (2014).

Homo heidelbergensis

La adscripción de fósiles a la especie *H. heidelbergensis* es conflictiva, principalmente por una falta de consenso científico sobre los caracteres que la definen. Dentro del registro fósil de las vértebras cervicales tan sólo hemos encontrado un resto taxonómicamente publicado como *H. heidelbergensis*. Se trata de una vértebra cervical perteneciente a un individuo femenino, con una antigüedad aproximada de 260 ka y encontrada en Jinniushan, China (Rosenberg et al., 2006; Lu et al., 2011).

Homo neanderthalensis

El registro neandertal en general es amplio, aunque al igual que sucede en otros especies, la presencia de vértebras cervicales en los yacimientos es relativamente escaso, se encuentra fragmentado y está mal conservado. El estudio más completo de esta región incluye los restos de vértebras cervicales pertenecientes a ocho individuos adultos masculinos (Gómez-Olivencia et al., 2013a), todos ellos del Pleistoceno Superior. Algunos de los restos se encuentran en un relativo buen estado de conservación y por lo tanto han sido incluidos en el primer trabajo de esta Tesis Doctoral (ver capítulos 4 y 6). Las vértebras utilizadas en esta Tesis Doctoral pertenecen a dos individuos, La Chapelle-aux-Saints 1 (Boule, 1911; Gómez-Olivencia, 2013b) y Regourdou 1 (Piveteau, 1966; Gómez-Olivencia et al., 2013a), Francia. En el caso del individuo La Chapelle-aux-Saints 1, se conservan las vértebras C1, C2, C5, C6 y C7. Debido a la avanzada edad en la que murió, algunas de las vértebras presentan varias patologías (Trinkaus, 1985; Gómez-Olivencia et al., 2013b), por lo que tan sólo se han utilizado en estos trabajos (Capítulos 4 y 6) las vértebras C6 y la C7. Del individuo Regourdou 1 se conservan las siete vértebras cervicales, aunque también por problemas de conservación (Gómez-Olivencia et al., 2013a), se han incluido únicamente en el estudio las vértebras C5 y C7. El resto del registro fósil neandertal se presenta en el siguiente párrafo, aunque por diferentes motivos (patologías o problemas de acceso al material) estos fósiles no han sido objeto de estudio en esta Tesis Doctoral.

La columna vertebral más completa que se ha encontrado hasta hoy de un individuo neandertal adulto es la perteneciente a Kebara 2, en el actual estado de Israel (Arensburg, 1991). Se conservan las siete vértebras cervicales (Arensburg, 1991; Gómez-Olivencia et al., 2013a, Gómez-Olivencia et al., 2018; Gómez-Olivencia y Been, 2019), aunque el estado de conservación no es óptimo para su estudio morfológico. Lo mismo sucede con el individuo La Ferrassie 1, Francia (Heim, 1976), que conserva todas las

vértebras cervicales pero o bien no están completas, o están excesivamente dañadas (Gómez-Olivencia et al., 2013c). En la región del Kurdistan iraquí, el yacimiento de Shanidar (Stewart, 1962) ha aportado al registro fósil el mayor número de neandertales con restos de vértebras cervicales. Se trata de cuatro individuos masculinos denominados Shanidar 1, 2, 3, y 4, cuyo número total de vértebras cervicales en diferentes estados de conservación asciende a 19 (Trinkaus, 1983; Gómez-Olivencia et al., 2013a). En el yacimiento de Krapina, Croacia (Gorjanović-Kramberger, 1906), se han encontrado tres atlas y tres axis (Gómez-Olivencia, 2013a), tres vértebras cervicales C5-C7 unidas por la matriz arenosa del yacimiento, y otras tres vértebras sueltas pertenecientes a un individuo adulto (Gorjanović-Kramberger, 1906). Del yacimiento de La Quina, Francia, se publicó con detalle un atlas perteneciente al individuo femenino La Quina H5 (Martin, 1923), aunque al parecer se extravió posteriormente (Gómez-Olivencia et al., 2013a).

Uno de los primeros yacimientos en proporcionar restos neandertales, y a partir del cual se nombró la especie, es el de Feldhofer en el valle de Neander, Alemania (Fuhlrott, 1859). En las últimas campañas, a finales de los años 1990, se recuperaron cerca de 60 restos entre los cuales se encontraron cinco fósiles correspondientes a cuatro vértebras cervicales. Se trata de un fragmento de atlas, una vértebra incompleta que podría corresponder a una C3-C6, un cuerpo vertebral con las carillas articulares de una C5-C7, y una C6 casi completa (Schmitz et al., 2002). Aparte de la enumeración de los restos que se hace en el artículo no han sido posteriormente estudiadas con detalle. Otro de los primeros yacimientos en proporcionar restos neandertales es el de Spy, Bélgica, descubierto en 1885 y publicado por primera vez por Fraipont y Lohest (1887). No se ha publicado la presencia de ningún fósil de vértebra cervical, si bien hay indicios que se encontró una C7 que posteriormente se extravió con parte del material axial post-craneal (Semal, comunicación personal, en Gómez-Olivencia, 2009).

Por último, mencionar el yacimiento de El Sidrón, Asturias, datado en 48.400 ± 3.200 b.p. (Rosas et al., 2006; Wood et al., 2013). Se han publicado varios artículos con estudios referentes a algunas vértebras cervicales encontradas en dicho yacimiento (Ríos et al., 2015, 2017, 2019; Rosas et al., 2017). Aún así, todavía no existe una lista que detalle cuantos restos humanos fósiles se han recuperado en El Sidrón. El primer artículo que nombra los restos de vértebras encontradas detalla que existen 289 fósiles de numerosas vértebras, costillas y fragmentos de coxales y huesos sacros (Rosas et al., 2012). Posteriormente, Ríos et al. (2015) realizaron un estudio sobre tres atlas fósiles

provenientes de este yacimiento, SD-1643, SD-1094 y SD-1605/1595, este último en un estado de conservación completo. Rosas et al., en 2017, realizaron un estudio ontogénico comparando material fósil de un individuo inmaduro de El Sidrón con humanos anatómicamente modernos. En este estudio se cita la presencia en el esqueleto de este individuo de un atlas, una vértebra C3, una C4 y una C6, además de otras vértebras torácicas y lumbares. Hasta hoy, este es todo el material fósil relativo a las vértebras cervicales publicado sobre el yacimiento de El Sidrón.

Homo naledi

En dos cavidades de *Rising Star cave*, *Dinaledi Chamber* y *Lesedi Chamber*, Sudáfrica, con una datación de entre 236 y 335 ka (Dirks et al., 2017), se encontraron en 2013 restos de lo que sería una nueva especie de hominino, *Homo naledi* (Berger et al., 2015). Los más de 1.500 restos fósiles encontrados pertenecen a al menos 15 individuos de diferentes edades y sexos (Berger et al., 2015). Entre las dos cavidades se han contabilizado varias vértebras torácicas en buen estado y numerosos restos fragmentados de vértebras procedentes de las tres regiones anatómicas de la columna vertebral pre-sacra (Hawks et al., 2017; Williams et al., 2017). De estos restos varios pertenecen a la columna cervical, principalmente al atlas y al axis (Hawks et al., 2017; Williams et al., 2017).

Homo floresiensis

Hasta el momento tan sólo se han encontrado dos fragmentos de una primera vértebra cervical en el Sector XI del yacimiento de Liang Bua, isla de Flores, Indonesia (Morwood et al., 2005). En la lista de restos publicada en este artículo tan sólo se detalla que pertenece a un individuo adulto, el denominado LB5, aunque no se ha publicado nada más en detalle. A pesar de la falta de consenso inicial con la antigüedad de la especie, los últimos estudios proponen dos rangos de fechas, entre 100 y 60 ka en base a la datación del sedimento y, entre 190 y 50 ka en base a la industria lítica (Sutikna et al., 2016, 2018).

Homo sapiens

En este apartado tan sólo vamos a incluir los restos pertenecientes a la especie *H. sapiens* que no son anatómicamente modernos. Estos se reducen a los encontrados en el yacimiento de Jebel Irhoud (Marruecos), datado en aproximadamente 315 ka (Hublin et al., 2017). Se trata tan sólo de una vértebra cervical que está todavía sin publicar de forma detallada (Gómez-Olivencia y Been, 2019).

1.5 INTEGRACIÓN, MODULARIDAD Y RESPUESTAS A LA SELECCIÓN

En este apartado vamos a explicar los conceptos teóricos correspondientes a una parte de la metodología que se ha utilizado en esta Tesis Doctoral para analizar la evolución de la columna vertebral. Estos principios teóricos los hemos dividido en dos grupos, primero vamos a introducir los conceptos de integración morfológica y modularidad, y segundo, las respuestas a la selección. El primer bloque referente a la integración y a la modularidad tiene gran importancia en esta Tesis Doctoral, ya que componen la base del segundo trabajo, del tercero y parte del cuarto (ver capítulos 5, 6 y 7). El segundo bloque, dedicado a introducir teóricamente los diferentes índices que cuantifican la repuesta a la selección, tiene una importancia notable en el cuarto trabajo que aquí se presenta (capítulo 7). En este segundo bloque analizamos la habilidad de respuesta de las diferentes regiones anatómicas de la columna vertebral a la selección, lo que nos dará una amplia perspectiva y visión global sobre la capacidad de evolucionar (en esta Tesis Doctoral se utilizará en anglicismo "evolvabilidad") de la columna vertebral y nos abrirá nuevos horizontes de cara a futuras investigaciones.

La respuesta a la selección es un conjunto de métodos para estudiar la evolución de los organismos, que a día de hoy se ha desarrollado y utilizado más en áreas como la biología evolutiva, que en la paleontología humana. Aún así, desde su inicio ha tenido una cierta repercusión dentro de la paleontología, principalmente como herramienta complementaria al estudio de los fósiles en la comprensión de la evolución de diferentes grupos de organismos. En el caso de esta Tesis Doctoral, el principio que nos ha llevado a su aplicación ha sido el mismo, utilizar todas las herramientas posibles, además del registro fósil, para poder dar respuesta a los interrogantes que nos planteamos en relación a la evolución de las vértebras cervicales, así como a la evolución de la columna vertebral en general. Como hemos visto anteriormente, el registro fósil de vértebras cervicales en hominoideos es muy escaso para poder abordar ciertas cuestiones evolutivas con éxito, por lo que nos hemos servido de otras metodologías para poder abordarlas.

1.5.1 Integración y modularidad. Historiografía

La integración morfológica se define como el grado de correlaciones que se da entre los diferentes caracteres de un organismo, y estas pueden ser de origen funcional, de desarrollo y/o genéticas (Olson y Miller, 1958). Darwin (1859) era consciente de la existencia de esta propiedad en los organismos complejos, e incluso antes que él, el propio Cuvier escribía sobre el "Principio de correlación de las partes" consciente de que los organismos debían estar compuestos por órganos que estuviesen coordinados unos con otros funcionalmente (en: Rolian y Willmore, 2009). Aun así, habría que esperar unas décadas hasta que el concepto de integración comenzase a desarrollarse. El origen del mismo tiene su germen a comienzos del siglo XX, cuando los conceptos de unidad del organismo, correlación estructural, homología y leyes del desarrollo comenzaban a establecerse (Russell, 1916). Debido a la mayor atención que estaban teniendo los descubrimientos en el campo de la genética, no fue hasta los años 50 cuando la integración atrajo el interés de la comunidad científica. En 1958, el libro de Olson y Miller, *Morphological Integration,* marcó un hito en el estudio de este campo, no sólo desde el punto de vista teórico sino también por la rigurosidad de los métodos empleados (Eble, 2004). En contra de la tendencia general de la época (e.g., Berg, 1960), Olson y Miller le dieron un enfoque paleobiológico al libro, aunque reconociendo la importancia del factor genético en la integración. Uno de los objetivos era mostrar que muchas de las principales cuestiones de la paleontología como las tendencias, ratios de evolución, especiación, convergencia, etc, podían y debían abordarse en términos de integración morfológica (Eble, 2004).

Desde la mitad del siglo pasado los avances en el estudio de la integración han sido notables gracias a la implementación de nuevas teorías morfológicas (McGhee, 1999; Eble, 2000) y conceptuales (Wagner, 1995; Wagner y Altenberg, 1996). En teoría morfológica, el avance en la representación gráfica del morfoespacio con la morfometría geométrica (e.g., Rohlf y Marcus, 1993) y los análisis multivariantes, con técnicas como el análisis de componentes principales, abrieron un amplio abanico de posibilidades (Pigliucci, 2003; Eble, 2004). En teoría conceptual, el desarrollo teórico del papel de la modularidad en el desarrollo del plan corporal, el fenómeno de la parcelación como reductor de la integración por desvinculación de caracteres anteriormente integrados (Wagner, 1995; Wagner y Altenberg, 1996), o la idea de la integración como factor de influencia en la adaptación y la restricción (*constraint* en voz inglesa) (Wagner y Schwenk,

2000), permitieron profundizar en la integración como herramienta en los estudios evolutivos. De manera paralela a los estudios morfométricos y teóricos de la biología evolutiva, la biología molecular con el desarrollo de los estudios genéticos, desarrolló sus propias herramientas para el análisis de la integración en base al genotipo (Lande, 1979, 1980). Posteriormente, muchos trabajos unificarían los avances en ambas disciplinas para el estudio de los patrones de integración y modularidad fenotípicos y genotípicos en multitud de organismos (e.g., Klingenberg, 2008 y referencias en este trabajo).

1.5.2 Integración y modularidad. Definición

La definición más aceptada de integración morfológica es, como hemos indicado anteriormente, la correlación existente entre los diferentes caracteres de un organismo (Figura 1.26a). Esta interacción entre las diferentes partes puede tener un origen funcional, se puede haber creado durante el proceso de ontogenia, o bien se puede deber a factores genéticos como la pleiotropía (Olson y Miller, 1958). Si bien estos tres factores influyen en la correlación entre caracteres, en cada caso siempre hay un factor predominante que va a producir diferentes tipos de integración: integración funcional, integración de desarrollo e integración genética (Cheverud, 1966). La integración funcional se produce cuando diferentes caracteres fenotípicos participan en una función común, y estas interacciones afectan a la forma en que el organismo desarrolla dicha función. La integración de desarrollo ocurre cuando los caracteres interactúan durante el desarrollo del organismo o bien son dirigidos por un proceso de desarrollo común. Estas dos formas de integración están directamente relacionadas, ya que el desarrollo se puede ver como una función dinámica, y la integración funcional en el adulto parece ser que se puede producir durante la integración del desarrollo (Cheverud, 1966). Por último, a nivel poblacional, los caracteres morfológicos se convierten en genéticamente integrados cuando conjuntos de caracteres fenotípicos se heredan a la vez independientemente de otros conjuntos de caracteres. Esta herencia conjunta se produce principalmente por pleiotropía y por desequilibrio de ligamento (*linkage disequilibrium* en voz inglesa). Según Cheverud (1966), la integración genética puede llevar a lo que se conoce como integración evolutiva, que es cuando los caracteres morfológicos co-evolucionan debido a una respuesta a la selección de manera coordinada.

La modularidad por su parte es un concepto interrelacionado con el de integración e igualmente basado en el principio de correlación entre caracteres. La diferencia estriba

en que la modularidad, en lugar de medir el nivel de integración global de un elemento a partir de la interacción entre todos sus caracteres, busca posibles subdivisiones (i.e., módulos) del organismo que tengan internamente una integración más fuerte que la interacción existente con el resto de módulos (Klingenberg, 2009) (Figura 1.26b). El módulo es por lo tanto, una unidad con una fuerte integración entre sus caracteres pero

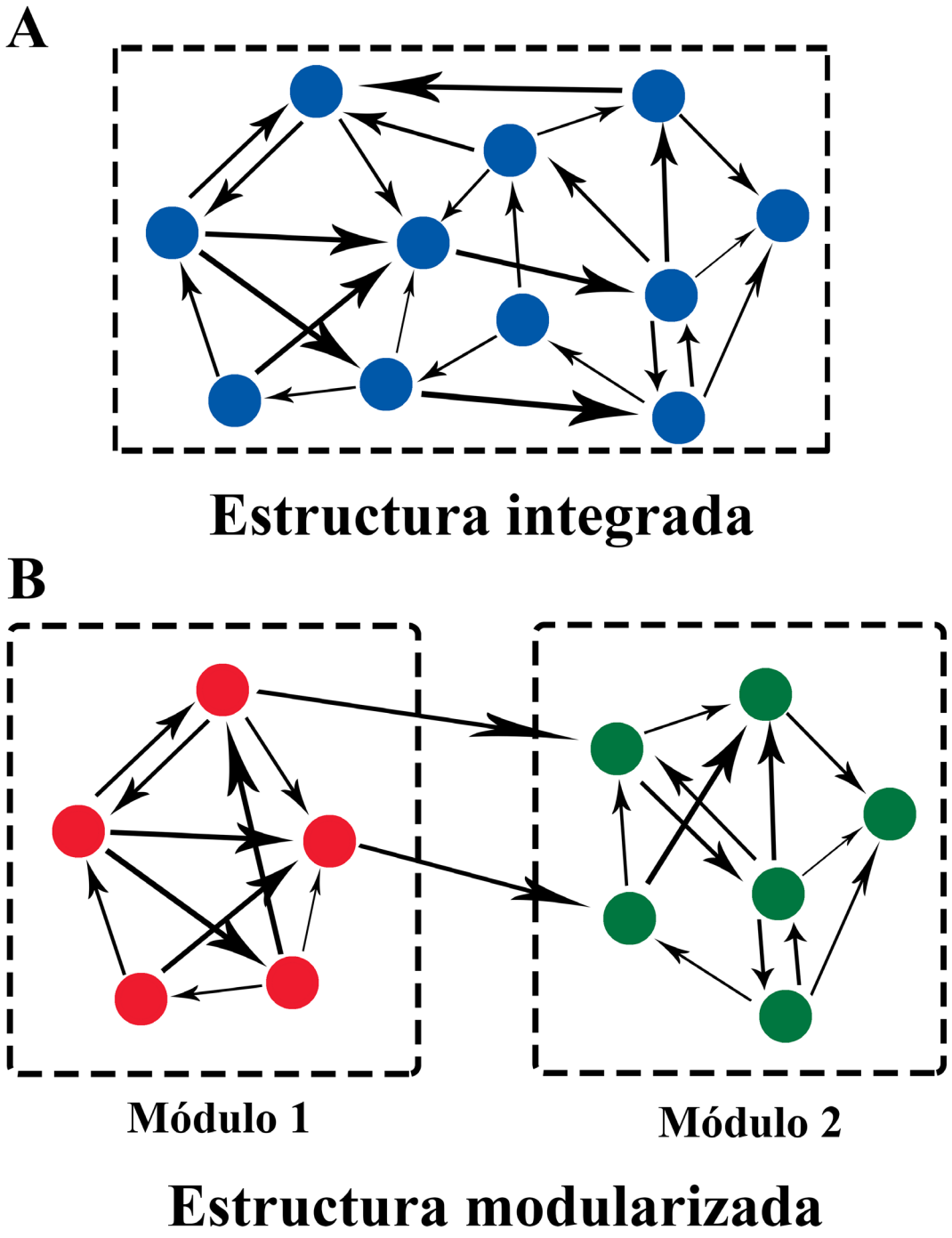


Figura 1.26 Ejemplo gráfico de cómo están interrelacioandos los caracteres dentro de una estructura integrada (A) y otra modularizada (B). En la estructura integrada los caracteres muestran una fuerte correlación entre ellos, mientras que en la modularizada la correlación entre caracteres dentro del módulo es más fuerte que la intereacción existente entre los módulos (Klingenberg, 2008).

que a la vez mantiene una relativa independencia del resto de unidades que forman el todo (Klingenberg, 2009). Wagner (1986) distingue dos posibles orígenes para la formación de módulos, modularización por parcelación y por integración (Wagner, 1986). La formación de módulos por parcelación consiste en la eliminación diferencial de los efectos pleiotrópicos entre caracteres pertenecientes a complejos diferentes (Figura 1.27). Esta fórmula de creación de módulos es sólo posible en un escenario en el cual el patrón primitivo presenta un grado de integración muy fuerte. En cambio, la formación de módulos por integración se da en un contexto donde el estado primitivo representa muchos caracteres independientes. En esta situación, es posible que los módulos se formen al servir estos caracteres conjuntamente en un papel funcional, esto se denomina integración diferencial (Wagner, 1986).

Integración, distribución de la variación

Los conceptos de integación morfológica y modularidad se han relacionado con la capacidad de evolucionar de los organismos (Cheverud, 1996; Wagner y Altenberg, 1996; Kirschner y Gerhart, 1998; Hansen y Houle, 2004; Klingenberg, 2005). Uno de los elementos imprescindibles para que se produzca un cambio evolutivo es la presencia de variación en la población (Darwin, 1859; Gomulkiewicz y Houle, 2009). El proceso

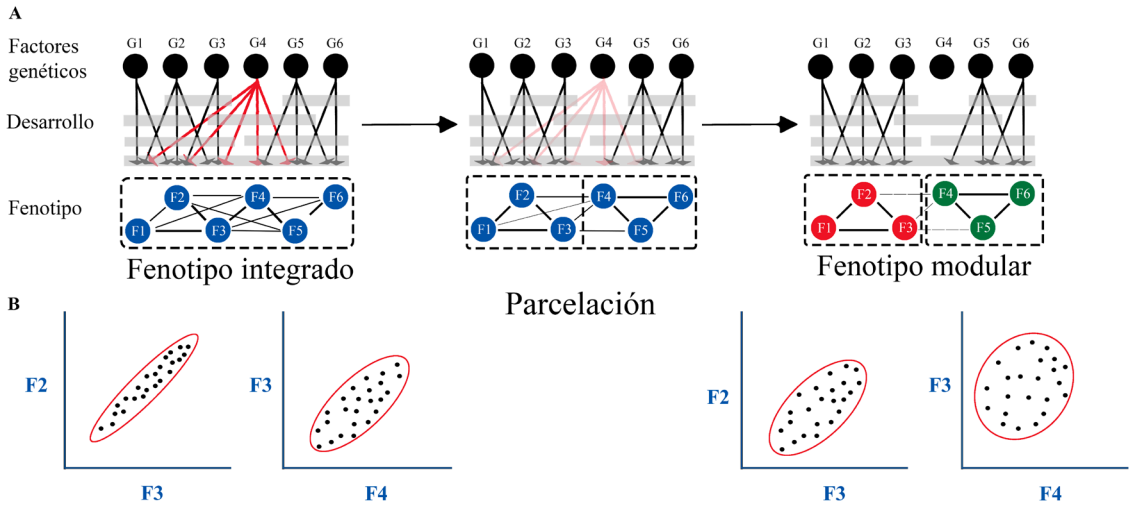


Figura 1.27 Ejemplo de modularización por parcelación debido a la eliminación diferencial de los efectos pleiotrópicos entre caracteres pertenecientes a complejos diferentes (A). La pleiotropía es el efecto por el cual un solo gen es responsable de efectos fenotípicos o caracteres distintos y no relacionados, circunstancia que favorece la interacción entre los caracteres y por la tanto la integración. B, los gráficos bivariantes representan la integración entre los caracteres F2-F3 por un lado y F3-F4 por otro en los dos fenotipos representados, integrado y modularizado. Un mayor correlación entre los caracteres indica una mayor integración y *viceversa*. Extraído y modificado de Porto et al. (2013) y Goswami et al. (2015).

de selección natural requiere una cantidad suficiente de variación, de manera que una parte del material genético se transfiera de una generación a otra. En una escenario en la que la selección actúa en una determinada dirección, una población necesitará de un número suficiente de fenotipos que le permitan responder a la misma y evitar la extinción (Villmoare, 2013). Se ha propuesto que las estructuras con una gran variación son también las más integradas y *viceversa* (e.g., Gómez-Robles y Polly, 2012). Esta relación entre alta variación y un fuerte grado de integración se basa en la necesidad que tienen las estructuras muy variables en mantener fuertes lazos de correlación entre sus partes (i.e., integradas) para conservar su funcionalidad (Riedl, 1975; Gómez-Robles y Polly, 2012). En el caso de la integración morfológica, la correlación existente entre los caracteres hace que la variación se concentre en unos pocos ejes dentro del morfoespacio denominados "líneas de menor resistencia" (Schluter, 1996) (Figura 1.28). Por un lado, esta circunstancia puede facilitar el cambio evolutivo en la dirección de la selección, pero por otro lado, puede actuar como un factor de restricción en la habilidad del organismo para responder a las presiones de la selección si hay un cambio en la dirección de la misma (Cheverud, 1984; Bürger, 1986) (Figura 1.28).

Dicho de otro modo, la integración morfológica puede incrementar la habilidad de un elemento de evolucionar rápidamente en una dirección en particular, en un escenario en el que un cambio en el patrón de la integración coincida en el mismo eje que el pico adaptativo (Wagner, 1988). Sin embargo, si hay un cambio en la dirección de la selección, el hecho de que la variación esté mayoritariamente concentrada en un sólo eje, la integración actuará como una restricción a la selección (Klingenberg, 2004) (Figura 1.28b). Esta es la paradójica relación entre la variación y la integración y que tanto debate ha creado (Bürger, 1986). Por una lado, la integración morfológica puede facilitar la evolución en una determinada dirección, mientras que por otro puede restringirla si hay un cambio en el patrón de selección (Villmoare, 2013).

La circunstancia contraria se da en estructuras con menor grado de integración. En este caso la distribución de la variación en el morfoespacio es muy homogénea, sin una dirección predominante de los vectores (Figura 1.28a). En este escenario, un carácter seleccionado positivamente podrá individualmente responder a la selección sin condicionar al resto de la estructura. Dos consecuencias se pueden derivar de esta situación, por una lado la estructura tendrá una mayor flexibilidad para adaptarse a los cambios selectivos. Por otro lado, estos cambios evolutivos serán menores e incluso, si esta circunstancia se

prolonga en el tiempo, podría incluso derivar en una situación de estasis morfológico (Lande, 1979; Gomulkiewicz y Houle, 2009). Resumiendo estos dos escenarios evolutivos en base a la distribución de la variación, podemos decir que una fuerte integración tendrá la capacidad de producir morfologías más extremas y homoplasias, mientras que una menor integración tenderá a estabilizar los fenotipos existentes.

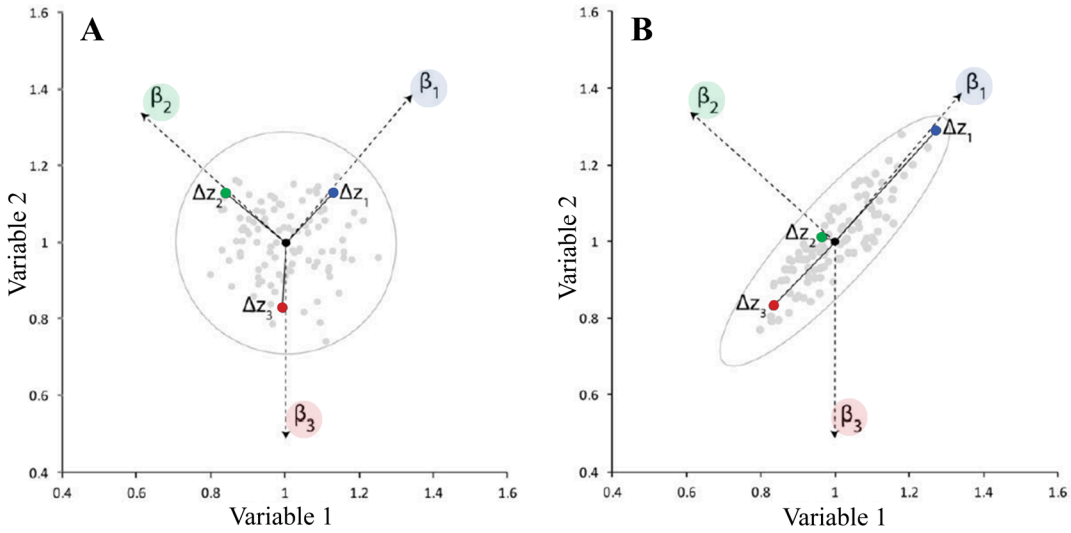


Figura 1.28 Representación gráfica del efecto de la covariación entre caracteres y la evolvabilidad. En ambos diagramas se reflejan las medidas de dos variables en dos hipotéticas poblaciones de 100 individuos. En el diagrama A, las dos variables no presentan correlación alguna, y los ejes de máxima variación son prácticamente iguales. En el diagrama B, las dos variables muestran una fuerte correlación positiva, coincidiendo el eje de mayor variación con la linea de isometría y el eje secundario de variación (mucho menor) perpendicular al primero. Posteriormente las dos poblaciones son expuestas a tres gradientes de selección de la misma magnitud pero diferente dirección entre sí (β_1, β_2, β_3) en base a la ecuación de Lande (1979). De esta exposición, obtenemos las tres respuestas evolutivas correspondinetes (ΔZ_1, ΔZ_2, ΔZ_3). En el diagrama A, la estructura de covariación no limita la capacidad del fenotipo para responder a la selección, y en los tres casos las respuestas son paralelas al gradiente de selección. En el diagrama B, la estructura de covariación (muy integrada), altera la capacidad del fenotipo de evolucionar en la dirección de los gradientes, excepto en el gradiente de selección β_1 que está alineado con el eje de mayor variación, resultado en una fuerte respuesta de ΔZ_1. Este caso representaría la dirección con mayor capacidad evolutiva en el espacio fenotípico planteado. En cambio, el gradiente β_2, que se sitúa en paralelo al segundo eje de mayor variación, muestra una débil respuesta de ΔZ_2. Como resultado se produce una situación de fuerte constricción evolutiva en esta dirección. El tercer gradiente de selección (β_3), lleva a al población a un ángulo de 135º con respecto a los otros gradientes, por lo que la Variable 1 no está técnicamente bajo selección. Aun así, la fuerte integración entre las dos variables tiene como consecuencia una respuesta evolutiva significativa en la Variable 1. De forma general, se pude decir que las estructuras con bajos niveles de covariación tienen potencialmente más capacidad de evolucionar, en cambio las más integradas restringen esta capacidad en ciertas dimensiones del morfoespacio. Extraído y modificado de Rolian (2014).

Integración y modos de evolución

Como hemos visto, las diferencias en el grado de integración están representadas por la distribución de la variación de los vectores propios o autovectores (*eigenvectors* en voz inglesa) en el morfoespacio, y se ha relacionado con los modos de evolución (Cheverud, 1996; Wagner y Altenberg, 1996). Por ejemplo, una estructura fuertemente integrada concentra la mayor parte de la variación en unos pocos ejes preferenciales o líneas de menor resistencia (al cambio evolutivo), este escenario de alta integración se relaciona con la evolución direccional. En cambio, si el nivel de integración es bajo, la variación se distribuye de manera más homogénea en el morfoespacio y sin una dirección preferencial, en este escenario el modo de evolución más plausible es la selección estabilizante (e.g., Klingenberg, 2005). Esto se sostiene sobre la idea de que en poblaciones poco integradas, si la media se desvía del óptimo selectivo, tendrán más posibilidades de recuperar este óptimo de nuevo al presentar una distribución de la variación no preferencial en el morfoespacio (Steppan et al., 2002). Esta circunstancia puede llevar a una situación de relativa estabilidad morfológica si se prolonga en el tiempo (i.e., estasis), ya que el óptimo puede, como hemos dicho previamente, ser recuperado en cualquier dirección (Figura 1.28a). Por el contrario, en las estructuras muy integradas donde la mayor parte de la variación esta concentrada en unos pocos ejes, dependiendo de la dirección de la desviación que tome la media de la población con respecto al óptimo selectivo, es posible que ese óptimo nunca puede ser recuperado de nuevo debido a la restricción impuesta por la estructura de correlación (Gómez-Robles y Polly, 2012) (Figura 1.28b).

Se ha hipotetizado que la modularidad es una propiedad que se ha incrementado en los organismos a lo largo de la evolución, mientras que la integración ha decrecido (Wagner, 1996). Esta predicción se basa en que una fuerte integración de los caracteres funciona como como un control en la variación y por tanto, en la evolución fenotípica (Figura 1.28b). Por otro lado, la crítica a esta hipótesis es que, si bien es cierto que la modularidad se ha incrementado en el tiempo a partir de los organismos más simples hasta formas las biotas actuales, no se ha demostrado que exista un incremento significativo en la complejidad de los organismos a lo largo del árbol de la vida (Marcot y McShea, 2007). Además, algunos estudios macroevolutivos sugieren que es improbable que exista una tendencia evolutiva tan simple, tal y como demuestran los patrones de integración en el cráneo de los mamíferos (Goswami, 2006; Porto et al., 2009) o, en la evolución de invertebrados marinos (Gerber, 2013).

1.5.3 Antecedentes sobre integración

En este apartado vamos a hacer un breve resumen sobre algunos trabajos que se han realizado sobre integración morfológica y fenotípica. No se pretende hacer un repaso bibliográfico de la gran cantidad de publicaciones que hay al respecto (para eso ver por e.g., Klingenberg, 2013), ya que desde el trascendental trabajo de Olson y Miller en 1958 se han realizado numerosos estudios de integración en vertebrados, especialmente en mamíferos, y más concretamente en el estudio de cráneos y mandíbulas (e.g., Cheverud, 1982; Zelditch y Carmichael, 1989; Hallgrímsson et al., 2009). Esta circunstancia está cambiando en los últimos años con la auge de los estudios de integración en muchos otros organismos, así como en el estudio del esqueleto post-craneal (Hanot et al., 2018; Larouche et al., 2018; López-Aguirre et al., 2019). La idea de este apartado es introducir algunos resultados que puedan poner en contexto los trabajos que se van a presentar en esta Tesis Doctoral, y para ello vamos a comenzar con algunos estudios del cráneo y post-cráneo en mamíferos, para después centrarnos en los estudios relativos a primates.

Cráneo mamíferos

En estudios recientes sobre la interacción de las distintas partes anatómicas que forman el cráneo, se ha detectado una fuerte patrón de integración entre los mamíferos con la excepción de los géneros *Homo*, *Pan* y *Gorilla*, siendo el primero el que presenta los niveles de integración más bajos (Porto et al., 2009). A pesar de esta similitud en los patrones existen diferencias significativas en el nivel de integración. Esto parece indicar que la diversificación morfológica del cráneo se produjo a pesar del estasis relativo del patrón de covariación (Marroig et al., 2009). Además, se ha hipotetizado que la similitud observada en los patrones podría deberse al resultado de la selección estabilizadora como cohesión estructural entre las diferentes partes del cráneo. De esta forma, el desarrollo y funcionalidad del cráneo se mantendría mientras la morfología se diversifica (Marroig et al., 2009; Porto et al., 2009).

Post-cráneo mamíferos

Algunos de los primeros estudios que se centraron en el estudio del esqueleto post-craneal en mamíferos, analizaron los niveles de integración de los huesos largos de las extremidades anteriores y posteriores a dos niveles, la integración dentro de la estructura de

cada hueso, y la integración entre los huesos homólogos (e.g., la fíbula y la ulna o el fémur y el húmero; Young y Hallgrímsson, 2005; Young et al., 2010). En estos estudios observaron que los mamíferos placentarios mostraban un patrón relativamente conservador de fuerte integración a dos niveles, dentro de cada hueso, y entre los elementos homólogos. A pesar de las similitudes en el patrón de integración, también observaron diferencias relativas entre algunos grupos de mamíferos placentarios, y que correspondían con grupos que diferían considerablemente en el tipo de locomoción (Figura 1.29). De estos resultados concluyeron que este fuerte patrón de integración común en los mamíferos se rompió por la fuerte presión selectiva de los diferentes tipos de estrategias de locomoción (i.e., vuelo, braquiación o bipedismo) (Young et al., 2010). Estudios posteriores mostraron que este patrón relativamente conservador a nivel de cada elemento, y de la relación entre ellos, no era aplicable a marsupiales y monotremas, probablemente debido a diferencias ontogénicas relacionadas con los modos de reproducción (Bennett y Goswami, 2011; Kelly y Sears, 2011).

Cráneo primates

Desde los primeros trabajos de Cheverud (1989, 1995), la integración del cráneo en primates es probablemente el tema más prolífico en la literatura referente a la integración (e.g., Ackermann y Cheverud, 2000; Lieberman et al., 2000; Strait, 2001). El consenso general es que los diferentes módulos que anatómicamente componen el cráneo (i.e., base del cráneo, cara y neurocráneo) están fuertemente integrados en los primates. Asimismo, se ha sugerido que la base del cráneo cumple la función de integrar los tres módulos que lo componen (Lieberman et al., 2000; Bastir y Rosas, 2005; Singh et al., 2012). En contraposición a estos estudios, otros sugieren que la base del cráneo y la cara son módulos relativamente independientes, en particular en los humanos (Polanski y Franciscus, 2006; Marroig et al., 2009; Porto et al., 2009).

Post-cráneo primates

En este apartado vamos a centrarnos en tres elementos anatómicos: los miembros anteriores y posteriores, los autópodos de las manos y de los pies, y la pelvis. El estudio de integración entre los miembros superiores y posteriores sugiere que los genes que determinan la morfología de los huesos de los miembros anteriores son los mismos que determinan la morfología de los miembros posteriores (e.g., fémur-húmero). Esto indica

que cualquier cambio en la función de los mismos, o en la expresión de estos genes, se manifestará de manera coordinada entre los miembros anteriores y posteriores derivando en una fuerte integración entre ellos (Margulies et al., 2001; Shou et al., 2005; Young y Hallgrímsson, 2005). Esto supone una ventaja para especies cuadrúpedas, ya que mejora la acción locomotora y facilita la evolución morfológica y de tamaño paralela entre ambos pares de miembros. En cambio, esta circunstancia supondría una fuerte constricción si los miembros anteriores y posteriores se convierten en divergentes funcionalmente. En este contexto, la selección favorecería aquellos individuos con unos niveles de covariación fenotípica y genotípica menores, y esto es lo que proponen Rolian (2009) y Young et al. (2010) para los para los hominoideos en comparación con el resto del orden Primates. Los últimos estudios sugieren que los miembros anteriores y posteriores de los hominoideos son funcionalmente divergentes, demostrando que presentan unos niveles de integración más bajos que los primates del nuevo mundo (Figura 1.29). Estos estudios sugieren que la reducción en el patrón de integración que comparten los hominoideos habría facilitado la emergencia de proporciones distintas entre los miembros anteriores y posteriores.

Rolian (2009) llega a la misma conclusión en el estudio de los autópodos de las manos y de los pies, donde revela que las especies cuadrúpedas y cuadrumanas presentan una fuerte integración entre los miembros anteriores y posteriores, probablemente debido a una respuesta a la selección coordinada (Rolian, 2009). Desde un punto de vista funcional, esta fuerte integración puede haber sido mantenida o seleccionada ya que representa una ventaja compartida en funciones como el agarre y la propulsión en sustratos idénticos (Rolian, 2009). En cambio, aquellas especies cuyos miembros anteriores y posteriores son divergentes presentan unos niveles de integración más bajos desde el punto de vista funcional. Este menor grado de integración se da principalmente entre los hominoideos, y dentro de este grupo en los gorilas, y sobre todo en los humanos modernos. Siguiendo el mismo razonamiento, parece ser que el incremento en funciones especializadas como la manipulación manual y el bipedismo, podrían haber afectado negativamente en la covariación entre los caracteres que determinan la morfología de los autópodos.

El análisis de la integración en la pelvis de los primates revela que, independientemente de la influencia filogenética y locomotora, este elemento se caracteriza por tener unos niveles bajos de integración y por presentar un patrón común de integración en todas las especies (Lewton, 2012). Aun así, al igual que hemos visto en los estudios previos, los gorilas, chimpancés, gibones y humanos modernos presentan magnitudes de

integración más bajas que el resto de primates, característica de los organismos con una mayor capacidad de evolucionar. Dentro de los grandes simios, otro estudio concluye que la pelvis en los humanos modernos tiene niveles más bajos de integración que los gorilas y los chimpancés. Esta ruptura en el patrón de integración primitivo en el linaje que dio lugar los humanos modernos les habría permitido adaptarse más fácilmente a las nuevas demandas selectivas requeridas por la locomoción bípeda, ya que la disminución de los niveles de integración en la pelvis habría facilitado la respuesta de este elemento a las demandas evolutivas (Grabowski et al., 2011).

Columna vertebral mamíferos

Apenas hay estudios que hayan comparado los niveles de integración en la columna vertebral entre los mamíferos. El único trabajo a gran escala taxonómica se ha publicado recientemente (Jones et al., 2018b). En este estudio se analiza el grado de integración en cinco vértebras del complejo torácico-lumbar. De él se concluye que la modularidad regional que presentan los mamíferos se debe principalmente a factores funcionales relacionados con la locomoción. Esta adaptación, dicen, se ha producido de manera relativamente rápida, especialmente en la zona lumbar, la cual presenta mayor capacidad para responder a la selección (Jones et al., 2018b). Otros dos estudios muy recientes también analizan la integración y la modularidad en la columna vertebral pre-sacra en una familia concreta de mamíferos, los felinos (Randau y Goswami, 2017a, 2017b). De manera similar concluyen que la regionalización presente en la columna vertebral pre-sacra en los felinos está relacionada con factores ecológicos y funcionales. Además, también han observado que la región lumbar es más susceptible de responder a las demandas de la selección que la región torácica o la cervical, esta última fuertemente restringida por factores filogenéticos (Randau y Goswami, 2017a, b).

Columna vertebral primates

Finalmente, dentro el orden de los primates no se ha analizado la integración en la columna vertebral. El único trabajo relacionado se centra exclusivamente en la columna cervical de los hominoideos (Villamil, 2018). De este trabajo se concluye que los patrones de integración observados en este grupo corresponden de forma general a los encontrados previamente en los mamíferos, independientemente de las diferencias en la locomoción (Villamil, 2018). Con esto se refiere a un patrón altamente conservador y fuertemente

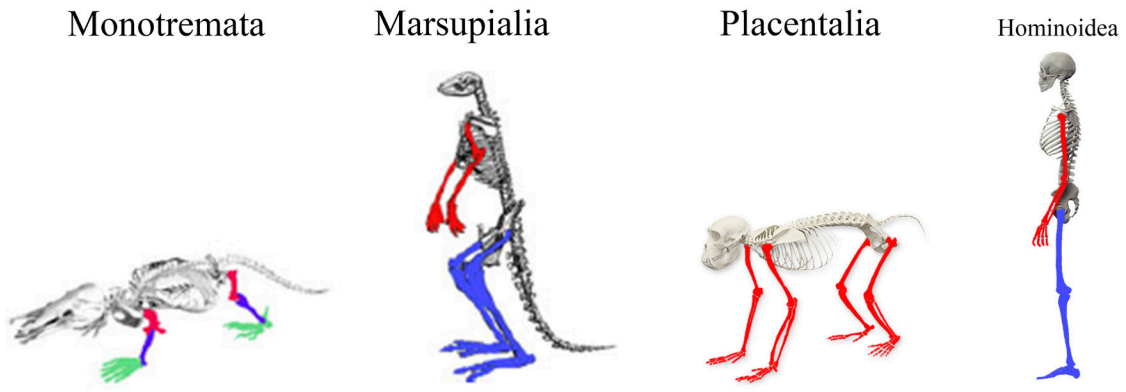


Figura 1.29 Patrones de covariación en cada elemento de las extremidades, y también entre los homólogos de las extremidades anteriores y posteriores en diferentes grupos de mamíferos. El color rojo indica fuerte integración, el azul intermedia y el verde baja integración. En general, los mamíferos placentarios muestran una fuerte integración entre cada elemento y entre las extremidades anteriores y posteriores. Sin embargo, los hominoideos no siguen este patrón, sino que muestran una relativa disociación entre los miembros anteriores y posteriores. Extraído y modificado de Goswami et al. (2014).

restringido por la influencia de los factores pleiotrópicos comunes a todos los mamíferos (Buchholtz, 2012). Villamil (2018) considera que la columna cervical debería considerarse como un todo y no como una región con módulos relativamente independientes.

Síntesis de la bibliografía

De todos los resultados que hemos visto en este apartado podemos concluir de manera general que los patrones de integración se conservan entre los grandes clados (Marroig y Cheverud, 2001; Marroig et al., 2009; Porto et al., 2009; Goswami y Polly, 2010). Aun así, hemos visto como existe cierta variación, sobre todo en las magnitudes o niveles de integración, y que estas diferencias permiten la variabilidad morfológica. Además, la ruptura en los patrones de integración en ciertos grupos ha permitido la diversificación evolutiva al adoptar una mayor flexibilidad a las demandas selectivas y poder explorar así nuevas áreas del morfoespacio. También hemos visto que los hominoideos presentan unos niveles de integración más bajos que el resto de primates, y de forma general, al menos en los elementos anatómicos analizados, los humanos modernos son los menos integrados. Los principios teóricos de la integración dicen que los elementos menos integrados son más sensibles a responder a las demandas de la selección, por lo que de alguna manera tienen también mayor capacidad de evolucionar (Cheverud, 1996; Wagner y Altenberg, 1996; Kirschner y Gerhart, 1998; Hansen y Houle, 2004; Klingenberg, 2005). Por último, también hemos visto que los elementos que presentan mayor habilidad para responder

a las demandas de la selección son los menos integrados, y funcionalmente los más divergentes.

1.5.4 Importancia del estudio de la integración

La integración morfológica es un atributo de gran importancia para reconstruir y entender el proceso evolutivo de los caracteres y de los organismos. Una de las grandes cuestiones de la biología evolutiva es dilucidar cuales son los procesos de diversificación de la forma a lo largo del tiempo geológico. Varios enfoques pueden dar respuesta a esta cuestión analizando diversos factores, desde la genética, la ontogenia, la ecología, el medioambiente o los procesos de extinción (Goswami, 2015). Los análisis que intentan identificar y modelar los ejes impulsores primarios de los patrones morfológicos evolutivos a gran escala pueden incorporar material fósil, y por tanto se centran principalmente en factores extrínsecos como el medioambiente y la extinción (Archibald, 2011). Aun así, no hay que olvidar que hay factores intrínsecos como la influencia genética y el desarrollo en las interacciones entre los caracteres que tienen potencialmente una gran influencia en la variación fenotípica (Fondon y Garner, 2004; Klingenberg, 2010) y por ende, en la evolución morfológica a gran escala (Wagner, 1988). Incluir estos factores en los análisis sería de gran utilidad para comprender de manera global el proceso evolutivo. Desafortunadamente, la inclusión de factores extrínsecos e intrínsecos en los estudios macroevolutivos es complicado debido a la dificultad de reunir datos tan diversos desde un punto de vista multidisciplinar. Para ello sería necesario conseguir analizar de manera conjunta datos morfológicos e incorporar información referente a la influencia genética y de desarrollo en el fenotipo.

El estudio de la integración morfológica aporta prácticamente un único sistema en el cual datos relacionados con la genética o el desarrollo de las interacciones entre caracteres pueden ser recuperados de organismos completamente extintos en forma de covariación de los caracteres, y combinarlos con datos provenientes de organismos actuales (Goswami, 2015). Además, la existencia de niveles de integración significativos entre caracteres permite reducir a unos pocos ejes de variación bases de datos multidimensionales que de otra manera serían muy complicados de analizar. Por tanto, los análisis de integración morfológica son de gran importancia al poder potencialmente conectar la morfología con la genética, la ontogenia, y la paleobiología en modelos y métodos evolutivos.

Como hemos visto, los patrones de integración pueden evolucionar en respuesta a la selección, la cual tiene a su vez la capacidad de permitir la evolución hacia nuevas áreas del morfoespacio y por lo tanto, de crear nuevos fenotipos (Porto et al., 2009). El estudio de la integración permite analizar evolutivamente cómo estos patrones han cambiado entre especies a lo largo del tiempo, de manera que podamos ampliar la visión de cómo y cuándo se han producido los cambios fenotípicos dentro un clado (Marroig et al., 2009; Young et al., 2010). Como método complementario a la integración y a la modularidad, en el siguiente apartado vamos a ver nuevas herramientas que nos permitan avanzar en el estudio evolutivo de los organismos. En él trataremos la base teórica de los diferentes índices que utilizamos en el cuarto trabajo de esta Tesis Doctoral. Nos referimos a los índices que analizan la respuesta de una estructura a la selección (Figura 1.30).

1.5.5 Respuestas a la selección

En este apartado como ya hemos adelantado anteriormente, vamos a exponer de forma somera los principios teóricos de los cuatro índices que representan la respuesta a la selección de una estructura, y que han sido utilizados en el capítulo siete de esta Tesis Doctoral. Se trata de los conceptos de respondabilidad, evolvabilidad, flexibilidad y restricción. Hemos visto el papel que juegan y la importancia que tiene la integración en la formación (o retención) de nuevas estructuras fenotípicas, y por tanto en la evolución de los organismos. Los estudios de integración morfológica se basan en herramientas que analizan las matrices de correlación de las estructuras (Cheverud et al., 1989), pero estas herramientas *per se* no son suficientes para comprender completamente las implicaciones evolutivas que tiene su organización interna (Marroig et al., 2009).

Origen

Hasta ahora, la falta de herramientas analíticas que pudiesen comparar los patrones (y magnitudes) de integración morfológica entre grupos y los relacionasen con la estructura genética de los mismos, dificultaba el avance en la comprensión del papel de la integración en la evolución. En la última década, la aparición de varias herramientas han conseguido suplir esta carencia a partir del análisis de las matrices de variación/covariación (V/CV) de las estructuras estructuras estudiadas (Hansen y Houle, 2008; Marroig et al., 2009). Estas herramientas se basan en la ecuación creada por Lande (1979), a partir de la cual se estima la respuesta a la selección de la matriz de V/CV de

una estructura determinada. Para ello se crea una simulación aleatoria de gradientes de selección, y estos se confrontan con la distribución de la variación en los caracteres que componen dicha matriz de V/CV (Cheverud y Marroig, 2007; Hansen y Houle, 2008; Marroig et al., 2009). De las respuestas de la matriz de V/CV a los vectores de selección, se obtiene la magnitud y la dirección de respuesta a la selección de la estructura a analizar. En la ecuación original de Lande, la matriz de V/CV se calcula a partir del genotipo. En cambio, en los estudios fenotípicos, la matriz de V/CV se calcula en base al fenotipo, asumiendo la similitud entre ambas matrices (Cheverud, 1988).

La importancia de los nuevos métodos propuestos para estudiar las respuestas a la selección reside en gran parte en la compatibilidad con los análisis de integración, ya que ambos enfoques basan sus análisis en la matriz de correlación/covariación (Hansen et al., 2003), y en que además con conceptos evolutivos que están relacionados (Cheverud,

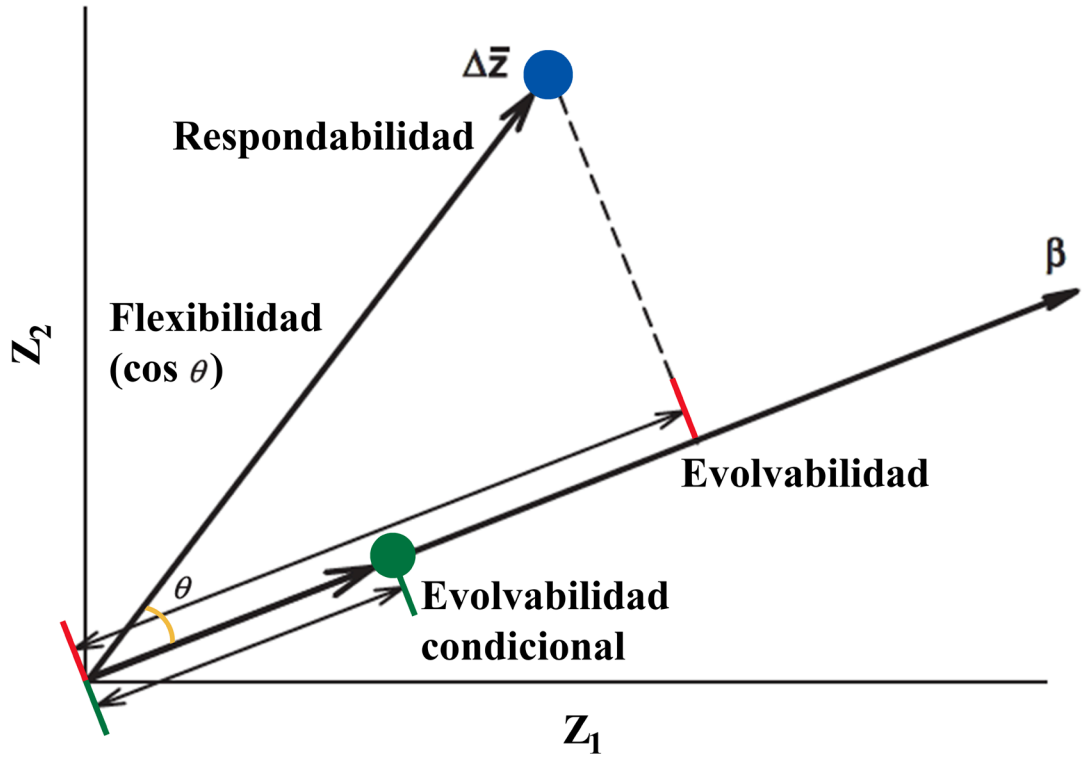


Figura 1.30 Diagrama con los diferentes índices de respuesta a la selección. Los círculos muestran la respuesta a la selección en dos caracteres, Z_1 y Z_2. El vector β muestra la dirección de la selección. Exponemos una hipotética población al vector de selección (β) y obtenemos las respuestas evolutivas correspondientes. Respondabilidad (círculo azul), evolvabilidad (distancia entre las líneas rojas), evolvabilidad condicional (círculo verde) y flexibilidad. La respondabilidad representa la magnitud de la respuesta a la selección. La evolvabilidad es la respuesta a la selección en la dirección de la selección. La evolvabilidad condicional calcula el grado de evolvabilidad en un hipotético escenario en el que existe selección estabilizadora en la dirección de la selección, por lo que la población no se puede desviar de la dirección del vector de selección (β). Por último, la flexibilidad, calculada como el coseno entre la respondabilidad y la evolvabilidad, representa la capacidad de una población de adapatarse a la selección.

1996; Klingenberg, 2008). A partir de los estudios que hemos mencionado anteriormente, pero principalmente de los de Hansen y Houle (2008) y Marroig et al. (2009), se han derivado cinco medidas principales o índices de selección que calculan la habilidad de respuesta que tiene una población a la selección: respondabilidad, evolvabilidad, evolvabilidad condicionada, flexibilidad y restricción (*constraints* en voz inglesa). En la figura (1.30) podemos ver una gráfica bivariante con dos dimensiones definidas por los caracteres Z1 y Z2 donde se representa la respuesta de la respondabilidad, la evolvabilidad, la evolvabilidad condicionada y la flexibilidad con respecto a un vector de selección (ver capítulo 3 material y métodos para las definiciones). Cabe destacar que en esta Tesis Doctoral no utilizaremos el índice de evolvabilidad condicionada por el amplio número de individuos que requiere para los análisis.

1.5.6 Literatura sobre las respuestas a la selección

La bibliografía referente a las respuestas a la selección es todavía, hoy por hoy, relativamente escasa, y más si cabe en lo referente a la columna vertebral. Los trabajos que se van a citar en este apartado son, en algunos casos, los mismos que los referentes a la sección de la integración. El objetivo de hacerlo de esta manera es incluir estudios en los que ambas técnicas han sido utilizadas de manera conjunta. De esta forma podremos comparar los resultados obtenidos en los análisis de integración con respecto a los de respuestas a la selección y más concretamente a los de evolvabilidad, ya que tradicionalmente se ha postulado que la integración es un factor limitador de la evolvabilidad de las estructuras (e.g., Gómez-Robles y Polly, 2012). En este caso no vamos a subdividir la sección entre mamíferos no-primates y primates, sino que estará organizada en tres sub-secciones anatómicas, cráneo, post-cráneo y columna vertebral.

Cráneo

Los diferentes trabajos sobre las respuestas a la selección de los cráneos en mamíferos obtienen de forma general conclusiones similares, y estas concuerdan con la teoría de la integración y de la selección (Marroig et al., 2009; Shirai y Marroig 2010; Porto et al., 2013; Goswami et al., 2015). De estos trabajos se deduce que los grupos con mayores magnitudes de integración están asociados con una menor modularidad y con grandes efectos restrictivos en la evolvabilidad y en la flexibilidad (Marroig et

al., 2009). Por el contrario, aquellos grupos, léase primates y en especial hominoideos, con magnitudes más bajas de integración presentan cráneos más modularizados, menos restringidos y con mayor índice de flexibilidad para responder a la selección (Marroig et al., 2009). Relativamente contrario a estas conclusiones es el trabajo de Goswami et al. (2015), en el que, de forma similar, concluyen que la integración limita la flexibilidad, dirigiendo la respuesta a la selección en una dirección distinta a la propia de la selección. Pero por otro lado, discrepan en que la integración no siempre limita la evolvabilidad de los organismos, ya que puede favorecer la evolución de estos en la línea de menor resistencia (i.e., ejes principales de variación). Según Porto et al., (2013), la variación correspondiente a ese primer eje de menor resistencia está representada por el tamaño, lo cual significa que éste es un factor muy importante en la integración, y por tanto, en la dirección en la que evoluciona una estructura, en este caso el cráneo (Porto et al., 2013).

De entre todos los grupos de mamíferos analizados, los primates presentan los mayores índices de flexibilidad. Además, también tienen una mayor modularidad craneal, con niveles incluso incluso tres veces superiores a los obtenidos por los marsupiales (Shirai y Marroig, 2010). Entre los primates, los géneros *Homo* y *Pan* muestran la mayor flexibilidad para responder a las demandas de la selección. Además, los géneros *Gorilla*, *Pan*, *Homo* y *Papio* (este último como excepción fuera de los hominoideos), son los que muestran mayor capacidad de evolución (Porto et al., 2013).

Post-cráneo

A parte de los estudios sobre la columna vertebral que veremos a continuación más en detalle, los estudios sobre capacidad de respuesta a la selección de otros elementos anatómicos del esqueleto post-craneal, se han centrado principalmente en la pelvis y en los autópodos de las manos y de los pies. Se ha sugerido que la pelvis, independientemente de la estrategia de locomoción, tiene una alta capacidad de evolucionar en la dirección de la selección en el orden Primates (Lewton, 2012). A pesar de presentar un patrón de integración y evolutivo similar, los catarrinos (i.e., primates del viejo mundo), y especialmente los hominoideos, muestran mayores índices de flexibilidad evolutiva que los platirrinos (i.e., primates del nuevo mundo) (Lewton, 2012). El trabajo de Grabowski et al. (2011) difiere con el de Lewton en un punto esencial, y es la homogeneidad del patrón evolutivo. En este estudio tan sólo analizan la estructura de la pelvis a nivel de integración y de respuesta selectiva en los hominineos, pero observan una ruptura

por parte de los humanos modernos del patrón primitivo de integración, el cual está representado por unos mayores niveles de integración entre los caracteres de la pelvis (Grabowski et al., 2011). Esta ruptura del patrón primitivo por parte de los humanos modernos tiene como consecuencia cuatro ejes esenciales en la estructura de su pelvis, unos niveles de flexibilidad mayores que en el resto de especies, una menor integración, una menor restricción evolutiva y una mayor autonomía de los caracteres. En contra de lo que se podría suponer, los gorilas y los chimpancés presentan unos mayores niveles de evolvabilidad que los humanos modernos, indicativo de que realmente la integración no siempre es un factor limitador de la selección. En cambio, y por los visto hasta ahora, la flexibilidad siempre esta correlacionada de manera significativa (correlación negativa), con la integración. Es decir, a mayor integración menor flexibilidad y *viceversa*.

De manera similar, el análisis de las respuestas evolutivas en los autópodos de los pies y de las manos, revela una mayor habilidad de respuesta en los hominoideos en comparación con el resto de primates. Destacan los altos índices de evolvabilidad que presentan los géneros *Gorilla*, *Hylobates* y *Homo*, y los de respondabilidad en los géneros *Homo*, *Pan* y *Gorilla* (Rolian, 2009). Aún así, no se puede extrapolar en base a estos resultados que esta mayor capacidad de respuesta a la selección colectiva que presentan los autópodos responda a factores funcionales. No hay que olvidar que otros factores como la influencia del tamaño y la pleiotropía contribuyen notablemente en la correlación entre caracteres (Rolian, 2009).

Columna vertebral

Hay mucha literatura referente al origen de la modularidad o partición en diferentes regiones en los mamíferos, así como sobre los factores genéticos que actúan como limitadores en el número de vértebras. En cambio, el número de trabajos que directamente haya analizado la respuesta a la selección con la metodología que estamos abordando en este apartado es muy escaso. Hasta ahora, el único trabajo que aplica estos métodos al estudio de la columna vertebral se centra únicamente como ya hemos dicho en la sección anterior en la columna cervical de los hominoideos (Villamil, 2018). Villamil (2018) observa que en los tres géneros de hominoideos analizados (*Homo*, *Pan* e *Hylobates*), el atlas es la vértebra con mayor índice de evolvabilidad de la columna cervical, y el axis la que menos. La vértebra C7 muestra unos índices de evolvabilidad más bajos que el resto, incluso con una magnitud de integración menor que la mayoría de vértebras cervicales.

Finalmente, concluye que los patrones fenotípicos de integración en la columna cervical y en la base del cráneo están fuertemente restringidos por la expresión de los genes *Hox* incluso, a pesar del cambio en la evolución de la estrategia de locomoción producida en estas especies (Villamil, 2018).

Capítulo 2

Objetivos

ÍNDICE

2.1-OBJETIVO GENERAL.....73

2.2-OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....73

Trabajo 1.....73

Trabajo 2.....74

Trabajo 3.....75

Trabajo 4.....76

2.1 OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de la presente Tesis Doctoral es avanzar en el conocimiento de la morfología y evolución de la columna vertebral en los hominoideos, haciendo especial énfasis en la región cervical y en su relación con el cráneo. Para ello, se ha realizado un estudio dividido en cuatro trabajos, donde se han tratado aspectos morfológicos de las vértebras cervicales y su relación con la postura y el tamaño (alometría). El estudio evolutivo se ha llevado a cabo utilizando métodos filogenéticos, de integración morfológica, de respuesta a la selección, y por medio de la inferencia paleobiológica del estudio de los fósiles. El material estudiado se compone principalmente de vértebras y cráneos provenientes de taxones actuales, a los cuales se han añadido algunos restos de homininos fósiles. El material relativo a los taxones actuales lo constituyen importantes colecciones de humanos modernos (*Homo sapiens*), chimpancés y bonobos (género *Pan*), gorilas (género *Gorilla*), y un menor número de orangutanes (género *Pongo*) y gibones (géneros *Hylobates* y *Nomascus*). En referencia a los fósiles se han estudiado especímenes de las especies *Austrolopithecus afarensis, Australopithecus sediba, Homo erectus* y *Homo neanderthalensis.* A nivel metodológico se han utilizado métodos de morfometría tradicional y de morfometría geométrica. Esto ha requerido el uso de diferentes programas entre los que podemos destacar MorphoJ (Klingenberg, 2011), PAST (Hammer et al., 2001) y R (R Development Core Team, 2011). Dentro de este último han sido utilizados diversos paquetes estadísticos especializados que son citados de forma específica dentro de cada capítulo.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Como hemos comentado anteriormente, este estudio se ha dividido en cuatro trabajos, y cada uno de ellos comprende unos objetivos específicos que detallamos a continuación.

Trabajo 1 El rol de la alometría y la postura en la evolución de la columna cervical subaxial en Homininae (Capítulo 4).

1.1 Aportar información detallada de dos aspectos clave de la morfología de las vértebras cervicales subaxiales (C3-C7) en una amplia muestra de homininos: la morfología en el plano medio-sagital, y la orientación de las carillas articulares superiores.

1.2 Investigar los cambios morfológicos en estos dos aspectos morfológicos a nivel evolutivo dentro del linaje humano.

1.3 Comprender la influencia del tamaño en la morfología de la columna cervical subaxial (alometría) y la correlación que ésta pueda tener con la postura y la locomoción en los homininos.

Los resultados de este trabajo han sido publicados en:

Arlegi, M., Gómez-Olivencia, A., Albessard, L., Martínez, I., Balzeau, A., Arsuaga, J. L., & Been, E. (2017). The role of allometry and posture in the evolution of the hominin subaxial cervical spine. *Journal of Human Evolution*, *104*, 80-99.

Ver Apéndice: Artículos (Pag. 334).

Estos resultados también fueron presentados en dos congresos nacionales y uno internacional:

Arlegi, M., Gómez-Olivencia, A. (Póster) Morfología de las vértebras cervicales inferiores (C3-C7) en Homininae en el plano medio-sagital: implicaciones preliminares en la evolución humanaXIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología. Cercedilla, 2015. 15-18 abril 2015.

Arlegi, M., Been, E., Martínez, I., Balzeau, A., Albessard, L., Gómez-Olivencia, A. (Póster) La morfología medio-sagital de las vértebras cervicales inferiores en hominoideos: una doble aproximación mediante morfometría tradicional y geométrica. Madrid 23-26 Junio 2015. XIX congreso de la SEAF (Sociedad Española de Antropología Física). Madrid, 23-26 de Junio 2015.

Arlegi, M., Gómez-Olivencia, A., Been, E. (Póster) The mid-sagittal morphology of the lower cervical spine in hominoids: preliminary evolutionary implications. 5th annual meeting, European Society for the study of Human Evolution. Londres, 10-12 septiembre 2015.

Trabajo 2 Integración morfológica en la región cervical de los gorilas, chimpancés y humanos modernos (Capítulo 5).

2.1 Cuantificar la interacción entre caracteres y la modularidad en dos aspectos importantes

de la columna cervical subaxial:

a) la morfología en el plano medio-sagital.

b) el tamaño relativo, la forma y la orientación de las carillas articulares superiores.

2.2 Cuantificar la potencial influencia del tamaño en el grado de integración y covariación en las vértebras cervicales subaxiales.

Los resultados de este trabajo han sido publicados en:

Arlegi, M., Gómez-Robles, A., & Gómez-Olivencia, A. (2018). Morphological integration in the gorilla, chimpanzee, and human neck. *American Journal of Physical Anthropology*, *166*(2), 408-416.

Ver Apéndice: Artículos (Pag. 334).

y han sido presentados en un congreso internacional:

Arlegi, M., Gómez-Robles, A., Gómez-Olivencia, A. (Póster) Patterns of integration in the gorillas, chimpanzees and modern human neck. VI Iberian Primatological Conference. Burgos, 4-7 octubre 2017.

Trabajo 3 Covariación morfológica entre el cráneo y las vértebras cervicales en Hominidae. (Capítulo 6).

3.1 Testar la hipotética relación entre la morfología del cráneo y la de las vértebras cervicales en homínidos. Explorar la relación entre el cráneo y las vértebras cervicales en un individuo hominino fósil, el neandertal de La Chapelle-aux-Saints 1.

3.2 Testar la influencia potencial que tiene la señal filogenética en la relación cráneo-vértebras cervicales dentro del proceso evolutivo de los homínidos.

3.3 Explorar patrones de covariación entre el cráneo y las vértebras cervicales en los humanos modernos y en los dos grupos filogenéticamente más próximos a estos, *Pan* y *Gorilla*.

3.4 Analizar la influencia potencial que tiene el tamaño como factor de covariación entre distintos elementos anatómicos (en este caso cráneo y vértebras cervicales) en los tres grupos arriba mencionados, *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*.

3.5 Testar si los resultados obtenidos mediante las metodología de morfometría geométrica y morfometría tradicional son similares y/o equivalentes.

Trabajo 4 Integración y repuestas a la selección en la columna vertebral de *Homo sapiens* (Capítulo 7).

4.1 Explorar magnitudes y patrones de integración a nivel de vértebras individuales a lo largo de la columna vertebral pre-sacra.

4.2 Testar la hipotética modularización de cada vértebra en dos estructuras relativamente independientes, cuerpo vertebral y arco neural.

4.3 Analizar las interacciones entre las vértebras pre-sacras y la posible implicación que puedan tener en éstas factores como el desarrollo.

4.4 Cuantificar la capacidad de las vértebras para responder a las demandas de la selección, y buscar de esta manera posibles implicaciones evolutivas que puedan explicar los cambios morfológicos producidos en esta estructura durante la evolución de esta especie.

4.5 Testar la influencia de la integración como posible factor de restricción en la capacidad de evolución de las vértebras pre-sacras.

4.6 Analizar la influencia del tamaño en los niveles de integración y en la capacidad de respuesta a la evolución en la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos.

Los resultados de este trabajo han sido publicados en:

Arlegi, M., Couture-Veschambre, C., Gómez-Olivencia, A. (en prensa). Evolutionary selection and morphological integration in the vertebral column of modern humans. *American Journal of Physical Anthropology*.

Ver Apéndice: Artículos (Pag. 334).

Estos resultados también han sido presentados en un congreso internacional:

Arlegi, M., Veschambre-Couture, C., Gómez-Olivencia, A. Evolutionary selection and morphological integration in the vertebral column of modern humans. 9th annual meeting, European Society for the study of Human Evolution. Liège (Bélgica), 19-21 septiembre 2019.

Capítulo 3

Material y métodos

ÍNDICE

3.1-MATERIAL.....79

3.2-MÉTODOS, CONSIDERACIONES GENERALES.....81

3.2.1-Posición anatómica y orientación.....81

3.2.2-Morfometría tradicional.....83

3.2.3-Morfometría geométrica (MG).....85

Desarrollo de las técnicas de MG.....85

Principios básicos.....87

Superposición de Procrustes y espacio de Kendall.....89

3.2.4-Métodos estadísticos.....92

3.2.4.1-Estadística descriptiva o deductiva.....93

3.2.4.2-Reducción de la dimensionalidad.....93

3.2.4.3-Estadística inferencial o inductiva.....94

3.2.4.4-Integración, modularidad y evolvabilidad.....95

3.1 MATERIAL

En esta Tesis Doctoral se han estudiado dos regiones anatómicas, la columna vertebral y el cráneo, en una amplia muestra de hominoideos. Estas dos regiones no se han estudiado de forma conjunta en los cuatro trabajos que forman esta Tesis Doctoral, ni tampoco se han incluido el mismo número de especies de hominoideos en cada uno de ellos. Por ejemplo, en el primer trabajo (capítulo 4) se han estudiado las cinco vértebras subaxiales (C3-C7) en 10 especies de la superfamilia Hominoidea, incluyendo además material fósil de las especies *H. neanderthalensis*, *H. erectus*, *A. sediba* y *A. afarensis*. En el segundo (capítulo 5), se han estudiado de nuevo las cinco vértebras subaxiales (C3-C7), pero esta vez a nivel de la subfamilia Homininae (*Homo*, *Pan* y *Gorilla*). El tercer trabajo (capítulo 6) ha incluido las siete vértebras cervicales y el cráneo en la familia Hominidae (*Homo*, *Pan* y *Gorilla, Pongo*) y, finalmente en el cuarto (capítulo 7), se ha estudiado toda la columna vertebral pre-sacra en *Homo sapiens* (Tabla 3.1).

Para realizar la recogida de datos se han visitado numerosas colecciones osteológicas tanto de instituciones públicas como privadas. Las instituciones públicas son las siguientes: Musée de l'Homme collection, París (Francia); Dept. Zoology, Muséum national d'Histoire naturelle, París (Francia); Royal Museum for Central Africa, Tervuren (Bélgica); Institute royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruselas (Bélgica); Natural History Museum, Londres (Reino Unido); Nat-Museu de Ciències Naturals, Barcelona; Museo anatómico, Universidad de Valladolid; Universidad de Burgos; Arkeologi museoa, Bilbao. Adicionalmente, para el estudio presentado en el capítulo siete, se ha utilizado una base de datos recopilada por uno de mis directores, Asier Gómez-Olivencia, en las colecciones de la Universidad de Burgos; del Cleveland Museum of Natural History, Cleveland (EEUU) y de la Universidad de Iowa, Iowa City (EEUU). La institución privada que he visitado para recopilar datos es el Powell-Cotton Museum, Birchington (Reino Unido). La necesidad de visitar tantas colecciones se debe a la dificultad de completar una muestra de vértebras de hominoideos suficientemente amplia como para poder llevar a cabo los análisis con robustez estadística. Uno de los principios básicos de la estadística para cualquier tipo de análisis, es tener una muestra n superior al número de variables K a analizar. La metodología que principalmente hemos utilizado en esta Tesis Doctoral para capturar la morfología de las vértebras y el cráneo, la morfometría geométrica (ver más abajo), se basa en un número de dimensiones muy grande debido a que las variables están tomadas en tres dimensiones (3D). Esta característica incrementa notablemente la

Tabla 3.1 Resumen del material y la metodología utilizados en cada uno de los cuatro trabajos (Capítulos 4-7) de la presente Tesis Doctoral.

Capítulo	Taxonomía	Taxones incluídos	*n*	Nº vértebras	Metodología
Nº 4	Superfamilia: **Hominoidea**	*Homo sapiens* *Homo neanderthalensis* *Homo erectus* *Autralopithecus sediba* *Autralopithecus afarensis* *Pan troglodytes* *Pan paniscus* *Gorilla gorilla* *Gorilla beringei* *Gorilla beringei graueri* *Pongo pygmaeus* *Hylobates lar* *Hylobates pileatus* *Nomascus concolor* *Nomascus gabriellae*	**166**	670	MT MG
Nº 5	Subfamilia: **Homininae**	*Homo sapiens* *Pan troglodytes* *Gorilla gorilla*	**141**	540	MG
Nº 6	Familia: **Hominoidae**	*Homo sapiens* *Homo neanderthalensis* *Pan troglodytes* *Pan paniscus* *Gorilla gorilla* *Gorilla beringei* *Gorilla beringei graueri* *Pongo pygmaeus*	**168**	1071	MT MG
Nº 7	Especie: ***Homo sapiens***	*Homo sapiens*	**108**	>2500	MT

MT: morfometría tradicional; MG: morfometría geométrica.
n = número de individuos.

dimensionalidad de la muestra y consecuentemente, reduce la robustez de los resultados estadísticos. Debido a este factor, que es una de las desventajas principales de esta metodología, la muestra estudiada en esta Tesis Doctoral debía ser, y es, relativamente amplia.

Esta necesidad confronta con la dificultad de encontrar individuos con las vértebras en buen estado de conservación, sin patologías, con la columna vertebral relativamente completa (sin que falten muchas vértebras) y, en el caso del tercer estudio de esta Tesis Doctoral, con el cráneo correspondiente. Los detalles referentes al material, es decir, la muestra utilizada, el número de individuos y el sexo correspondiente a cada especie y la colección de proveniencia, están especificados en cada capítulo. En la Tabla 3.1 se puede encontrar un resumen general del material estudiado en esta tesis.

3.2 MÉTODOS, CONSIDERACIONES GENERALES

Al igual que el material, la metodología empleada en esta Tesis Doctoral también está explicada de manera específica en cada capítulo dentro de la correspondiente sección de material y métodos. Aquí, por lo tanto, se van a introducir las consideraciones metodológicas generales en dos bloques diferenciados. En un primer bloque, se explicarán los conceptos anatómicos relativos a la orientación y a la posición de las vértebras y el cráneo en el espacio, y en el segundo, se hará una introducción general a los principios metodológicos de la morfometría tradicional o clásica, y de la morfometría geométrica. En esta Tesis Doctoral se han utilizado ambas metodologías, en algunos estudios de forma combinada (capítulos 4 y 6), en otros tan sólo la morfometría geométrica (capítulo 5), y en otros tan sólo la morfometría tradicional (capítulo 7). Finalmente, después de introducir las características de ambas metodologías, se explicará brevemente los métodos estadísticos empleados en esta Tesis Doctoral.

3.2.1 Posición anatómica y orientación

A la hora de definir o hacer referencia a un elemento anatómico lo describimos desde el punto de vista de la posición anatómica del individuo. En los manuales de anatomía de humana se suele utilizar como referencia al *Homo sapiens* situado erguido, con la mirada al frente, con los miembros superiores relajados y con las palmas de las manos orientadas al frente. En el caso del resto de primates, y al no presentar todos el mismo modo de locomoción ni la misma postura, se suele poner como referencia a un primate cuadrúpedo. A pesar de las diferencias posturales, el principio de orientación viene a ser el mismo que el utilizado para el *Homo sapiens*. Una vez orientados los individuos en lo que se denomina una posición neutra, un conjunto de términos describen posiciones y relaciones espaciales con el objetivo de describir la localización de las estructuras anatómicas del cuerpo. Se trata de una serie de ejes, planos y direcciones que permiten definir con claridad y homología la posición de cualquier elemento anatómico. Los ejes que se definen a partir de esta posición son tres, y están relacionados con los planos (Figura 3.1).

El eje longitudinal o vertical es el perpendicular al suelo en el caso de los humanos modernos y paralelo al mismo en los primates cuadrúpedos, es decir va de la cabeza a los pies en los humanos modernos, y de la cabeza al sacro en los primates cuadrúpedos.

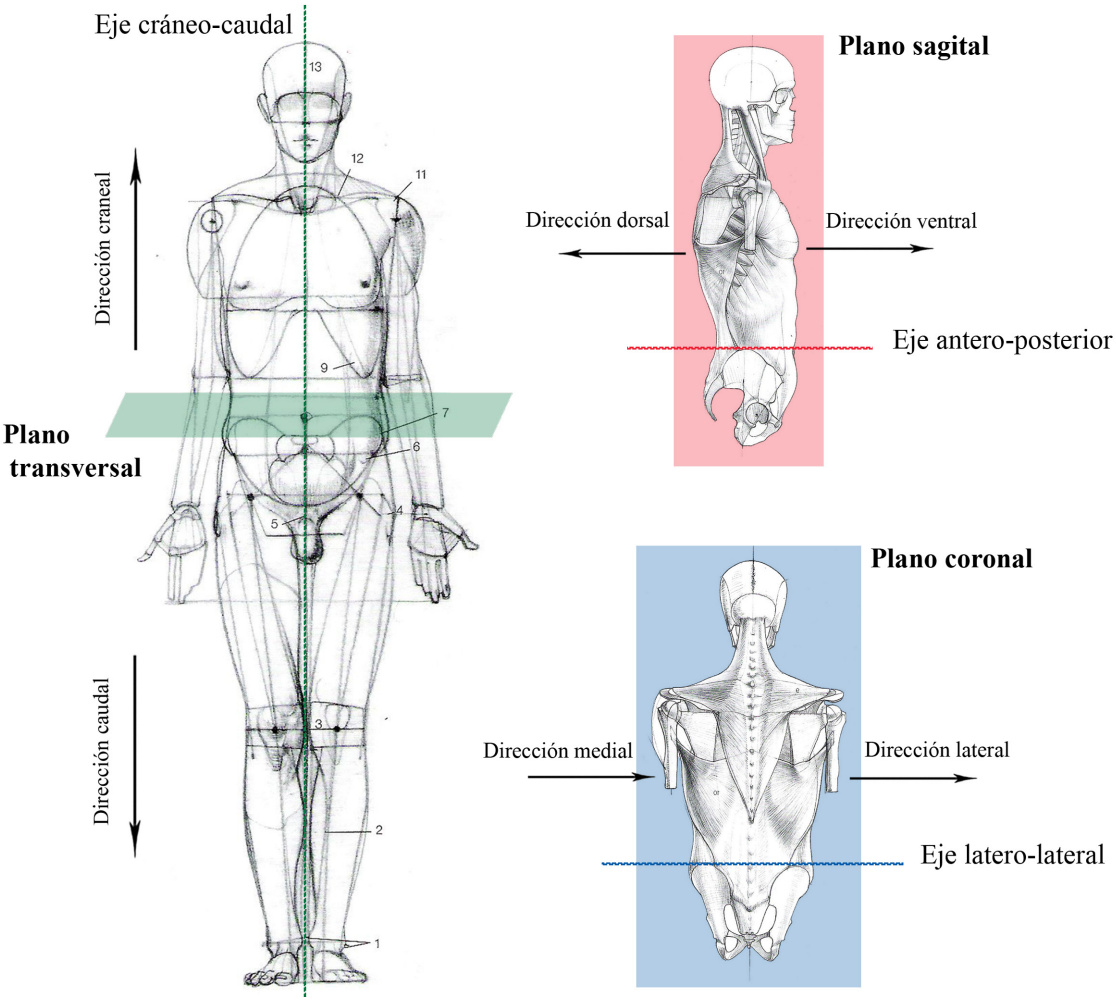


Figura 3.1 Planos y ejes que definen la posición anatómica del cuerpo humano en vista frontal (izquierda), lateral (superior derecha) y dorsal (inferior derecha). Figura extraída y modificada a partir de https://www.pinterest.es/pin/489696159473259321/.

El eje transversal o latero-lateral es perpendicular al eje longitudinal.

El eje sagital o dorso-ventral es perpendicular al eje transversal y atraviesa el cuerpo por la parte anterior y sale por la posterior.

Los planos como hemos mencionado están relacionados con los ejes, y son tres.

El plano sagital divide el cuerpo por el eje longitudinal, de manera que divide el cuerpo en dos mitades idealmente simétricas, izquierda y derecha.

El plano coronal divide el cuerpo en dos mitades por los ejes transversal y dorso-ventral, de forma que una mitad es la parte ventral o anterior del cuerpo, y la otra la posterior o dorsal.

El plano transversal divide el cuerpo por los ejes transversal y dorso-ventral, dejando a un lado la parte de la cabeza (craneal), y por el otro la parte de los miembros inferiores (caudal).

Las direcciones pueden ser múltiples, y todas están relacionadas con los ejes y los planos anteriormente descritos.

Dirección **craneal**, hacia la cabeza.

Dirección **caudal**, en dirección opuesta a la craneal, hacia el coxis.

Dirección **ventral**, en dirección hacia la parte anterior (en una postura ortógrada) o inferior (en una postura pronógrada) del cuerpo donde se encuentran el vientre o el pecho.

Dirección **dorsal**, en dirección contraria a la ventral, es decir, hacia la parte posterior (en una postura ortógrada) o superior (en una postura pronógrada) del cuerpo donde se encuentra la espalda.

Dirección **medial**, hacia el plano medio-sagital.

Dirección **lateral**, en dirección contraria al plano medio-sagital.

Dirección **proximal** (en las extremidades), la parte más cercana a la articulación con el esqueleto axial.

Dirección **distal**, en dirección contraria a la proximal, es decir la parte más distante de la articulación con el esqueleto axial.

3.2.2 Morfometría tradicional

La morfometría se define como el estudio de la variación en la forma y su covariación con otras variables (Dryden y Mardia, 1998). La morfometría tradicional se basa en el estudio de la morfología de los objetos (en este caso, partes de organismos actuales o fósiles) en base a caracteres cuantificados a partir de medidas lineares y ángulos. El uso de estas técnicas ha hecho que la morfometría tradicional se haya visto más cercana a la estadística o al álgebra que a la morfología, y es que la morfometría es una rama del análisis matemático de la forma. La variación de la forma de los organismos es un tema que ha interesado al ser humano desde la antigüedad clásica, y más notablemente en el renacimiento. Aun así, el desarrollo de la morfometría no llegó hasta a los primeros

avances destacables en la biometría y la estadística de la mano de personajes como Quetelet, Galton, Pearson o Fisher hasta los siglos XIX y mediados del XX (Van der Molen et al., 2007).

Las principales críticas a la morfometría tradicional vienen del hecho de que al estar basada en segmentos lineales, no representa la estructura geométrica del mismo (e.g., Atchley y Anderson, 1978). Otro problema que se le atribuye es el hecho de que la longitud está correlacionada con el tamaño, y al tratarse de medidas lineares no necesariamente reflejan información relativa a la forma del objeto. Un ejemplo clásico de que la morfometría tradicional puede llevar a errores a la hora de capturar la forma, es que un conjunto de medidas puede representar morfologías diferentes (Figura 3.2). En cualquier caso, esta última crítica no tendría sentido desde el punto de vista metodológico, ya que las medidas son tomadas a partir de objetos homólogos y no a la inversa, es decir, no es a partir de medidas fuera de contexto que se conforma la estructura de un objeto (observación personal).

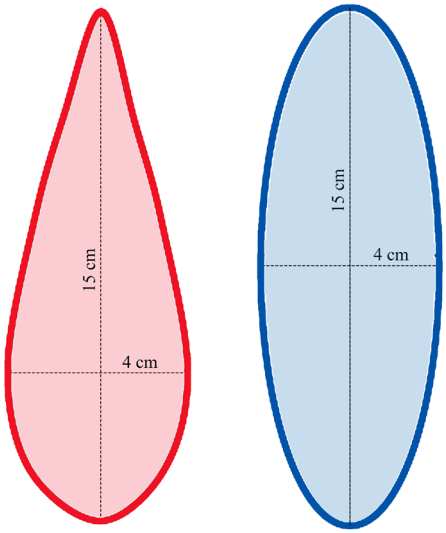


Figura 3.2 Desventajas de la morfometría tradicional. En este caso, si tomamos dos medidas en ambas figuras, longitud y anchura máxima, obtendremos los mismos valores a pesar de que la forma varía. Extraído y modificado a partir de Van der Molen et al. (2007).

3.2.3 Morfometría geométrica

La morfometría geométrica (MG) es un conjunto de métodos que investigan los cambios morfológicos en los organismos mediante la cuantificación de la forma, es por tanto, una fusión entre la geometría y la biología (Bookstein, 1982). En este apartado se va a explicar el proceso metodológico que realiza la MG como paso previo a los análisis estadísticos que cuantifican las diferencias de morfológicas en una población. Este proceso previo es la base de la MG, aquí se eliminan todos los factores que influyen en la variabilidad de una población y que son ajenos a los que en MG se considera forma pura (*shape* en voz inglesa). Como veremos estos factores están relacionados con las diferencias de tamaño, de posición y de rotación de los elementos anatómicos a analizar. Por lo tanto, lo que vamos a explicar aquí es este proceso de eliminación de estos factores, y la preparación de la forma pura para poder ser posteriormente analizada con métodos estadísticos multivariantes de MG.

Desarrollo de las técnicas de MG

En la década de los 60 y 70, con el auge de los estudios en genética, la necesidad de esta disciplina de afrontar problemas estadísticos multivariantes hizo que surgieran una gran variedad de herramientas analíticas para resolver cuestiones relacionadas con la variación morfológica (Adams et al., 2004). Este fue el principio de lo que se conoce como morfometría clásica (o tradicional), o morfometría multivariante. Este enfoque se basa en el análisis de la forma y el tamaño a partir de variables cuantitativas lineares (Figura 3.3). A estos datos lineares se les aplican técnicas de análisis estadísticos multivariantes para reducir la dimensionalidad y llegar a poder explicar la variación existente mediante unos pocos parámetros (Bookstein, 1991). Uno de los inconvenientes del método tradicional es que una vez realizados los análisis multivariantes no podemos ver directamente los cambios morfológicos que se han producido en la estructura, y hay que recurrir a las correlaciones entre variables originales y derivadas para saber cómo se relacionan (e.g., en los análisis de componentes principales). En la década de los años 80 aparecen los primeros trabajos que mediante técnicas estadísticas, intentan resolver el problema de la visualización del objeto durante el proceso de análisis morfológico (Kendall, 1984; Bookstein, 1984).

A este nuevo conjunto de técnicas estadísticas se le denominará morfometría geométrica, concepto que aparece por primera vez en 1993 (Rohlf y Marcus, 1993).

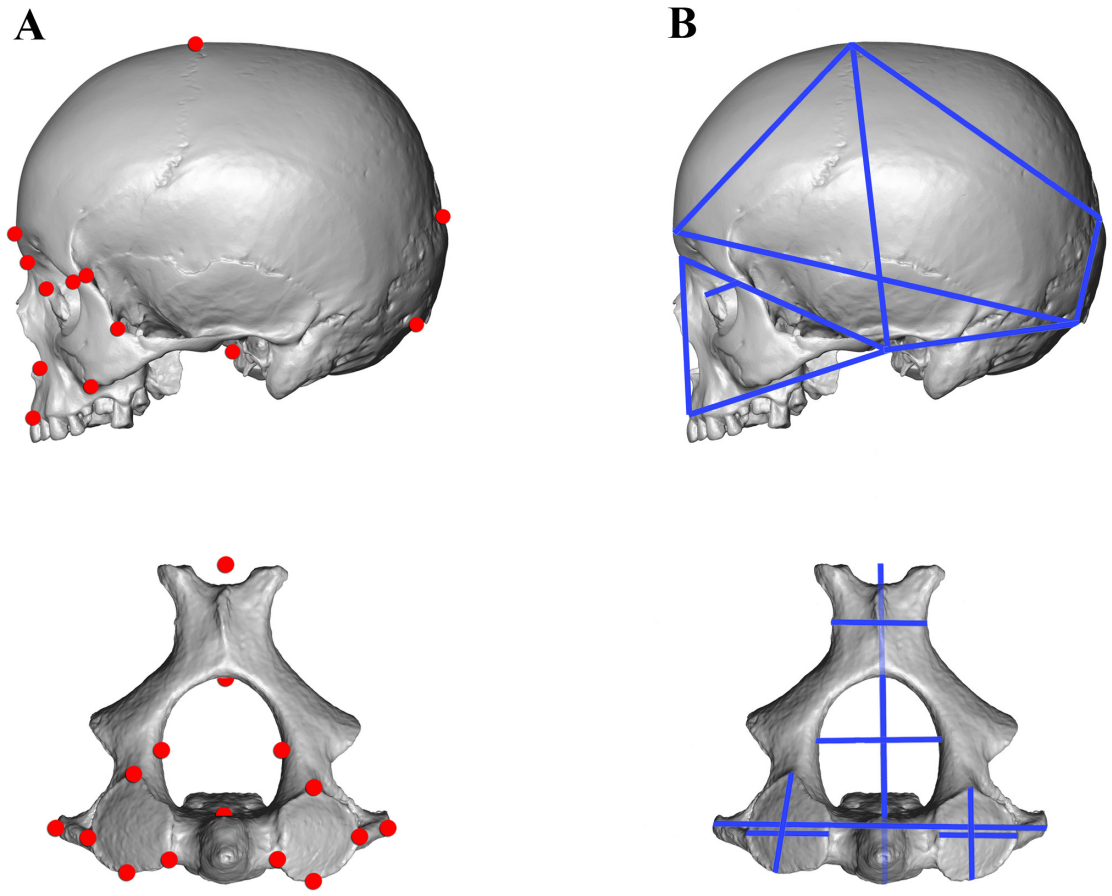


Figura 3.3 Dos formas de variables dependiendo de la metodología, morfometría geométrica (A) o morfometría tradicional (B). A, la morfometría geométrica se basa en *landmarks* o puntos anatómicos que capturan la forma del objeto. B, la morfometría tradicional se basa en medidas lineares (o angulares) que capturan las distancias entre puntos anatómicos. Fila superior, cráneo de *H. sapiens* en vista lateral izquierda. Fila inferior, axis de chimpancé en vista craneal.

La idea de unir la geometría, la estadística y la biología para estudiar la variación en las estructuras de los organismos ya fue planteada a principios del siglo XX (Thomson, 1917) (Figura 3.4), aunque su idea de la representación cartesiana de la variación no se desarrolló hasta los años 80 con los trabajos de David Kendall (1984) y Fred Bookstein (1978, 1984). Desde entonces los avances en la metodología han sido muy importantes, y sobre todo han permitido estandarizar protocolos de trabajo. Entre los avances acaecidos en los últimos años cabe destacar el trabajo de Bookstein (1991) sobre los tipos de *landmarks*, otros sobre la superposición de Procrustes (Goodall, 1991) o sobre como tratar estadísticamente el análisis de la forma (Dryden y Mardia, 1998) o del tamaño (Klingenberg, 1996).

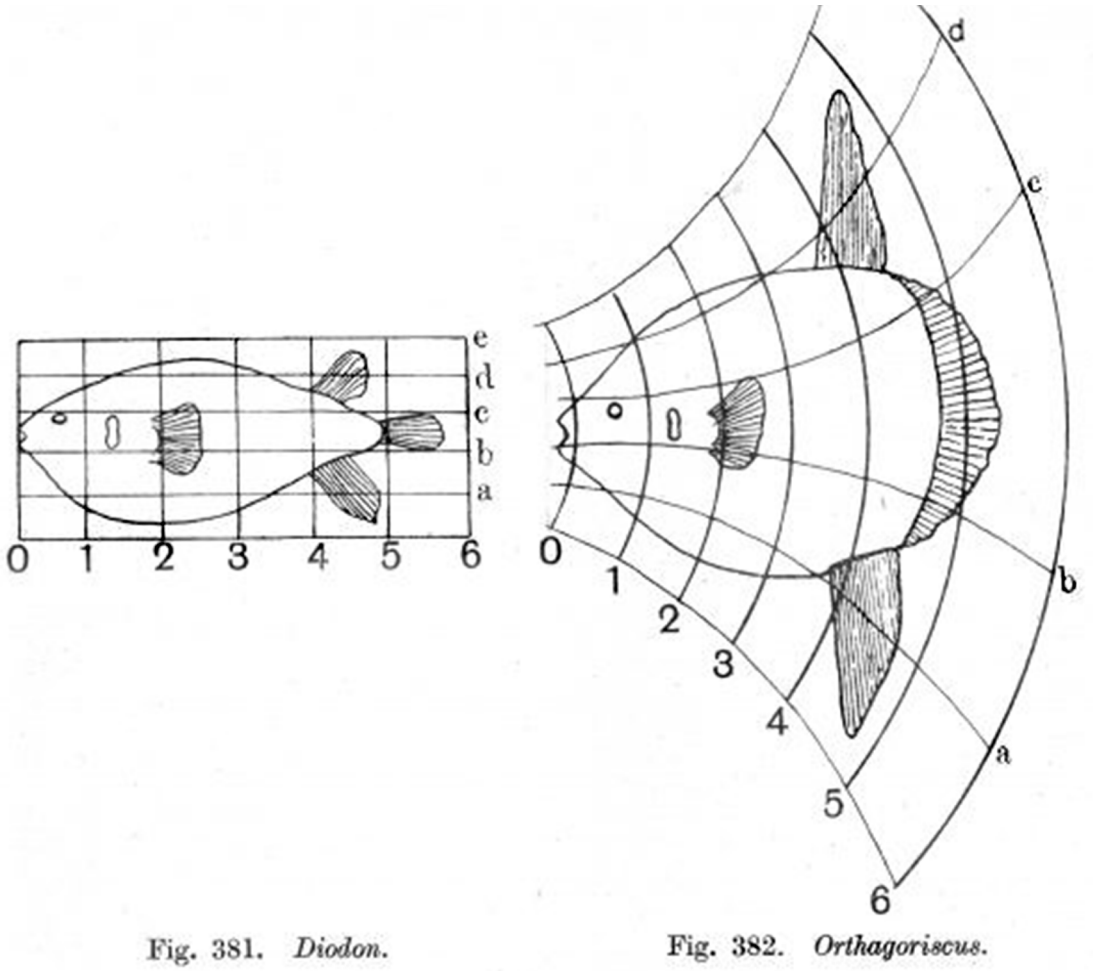


Figura 3.4 Ejemplo utilizado por D'Arcy Thomson en 1917 para representar cómo los cambios biológicos podrían ser modelados a partir de transformaciones cartesianas. La imagen representa un ejemplar de *Diodon* (izquierda), geométricamente transformado en un *Orthagoriscus* (derecha). Extraído de Thomson (1917).

Principios básicos

El objetivo de la morfometría geométrica es el análisis de la variabilidad morfológica en una población mediante métodos estadísticos multivariantes que permitan visualizar la variación en la forma. La variabilidad se mide por medio de la cuantificación de la forma, entendida como la morfología de la estructura sin la influencia del tamaño. Este concepto es muy importante en MG, ya que el proceso de previo a los análisis estadísticos es la eliminación de los factores que influyen en la variación de una población más allá de la forma, incluido el tamaño. Esto no quiere decir que la MG no permita analizar la influencia del tamaño en la forma, esto se puede realizar analizando la alometría (e.g. Klingenberg, 1996; Klingenberg et al., 2013), es simplemente que todos los análisis estadísticos orientados a cuantificar la variabilidad morfológica no tienen en cuenta el factor tamaño. En la metodología clásica el tamaño puede considerarse de

diversas formas, por ejemplo midiendo la longitud, el área, el volumen o incluso el peso. En la MG existe un estándar del tamaño al que denomina tamaño centroide (*centroid size* en voz inglesa). El tamaño centroide (CS), se calcula a partir de la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de todos los *landmarks* al centroide que define su posición (Figura 3.5).

Si algo representa a la morfometría geométrica es el potencial que tiene para visualizar la variabilidad morfológica en una muestra dada. El principio técnico para abstraer la forma de una estructura es mediante la colocación de puntos homólogos o *landmarks* en caracteres anatómicos identificables. Estos *landmarks* son coordenadas bi o tridimensionales (2D o 3D), lo que nos permite capturar la información sobre el tamaño, la posición y la orientación del objeto en el plano (2D) o en el espacio (3D) (e.g., Zelditch et al., 2012). Los *landmarks* colocados en estos caracteres anatómicos deben ser homólogos en todos los individuos independientemente de la especie a la que pertenezcan, de forma que la variabilidad en entre estos sea perfectamente comparable. De esta manera la MG puede estudiar los cambios en el tamaño y la forma a partir del desplazamiento de los *landmarks* en el plano en el caso de las coordenadas 2D o en el espacio si son 3D. Para llevar a cabo estos análisis, la MG debe previamente eliminar toda la variación entre los objetos a comparar que no sea forma pura, es decir, el factor tamaño, la posición en el espacio y la rotación del objeto (Figura 3.6). Una vez realizado este proceso (explicación del proceso detallada más adelante), tan sólo nos quedará la forma pura de los objetos (*shape*) y podremos comenzar los diferentes análisis estadísticos para estudiar la variabilidad de la muestra. La gran ventaja de la morfometría geométrica con

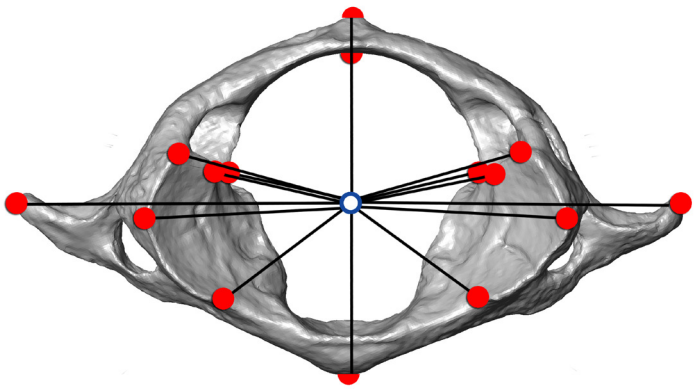


Figura 3.5 Tamaño centroide calculado a partir de la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de todos los *landmarks* (puntos rojos) al centroide que define su posición (círculo azul). Ejemplo en una atlas en vista craneal perteneciente a un chimpancé. En este caso el centroide ha sido calculado aproximadamente para crear el ejemplo.

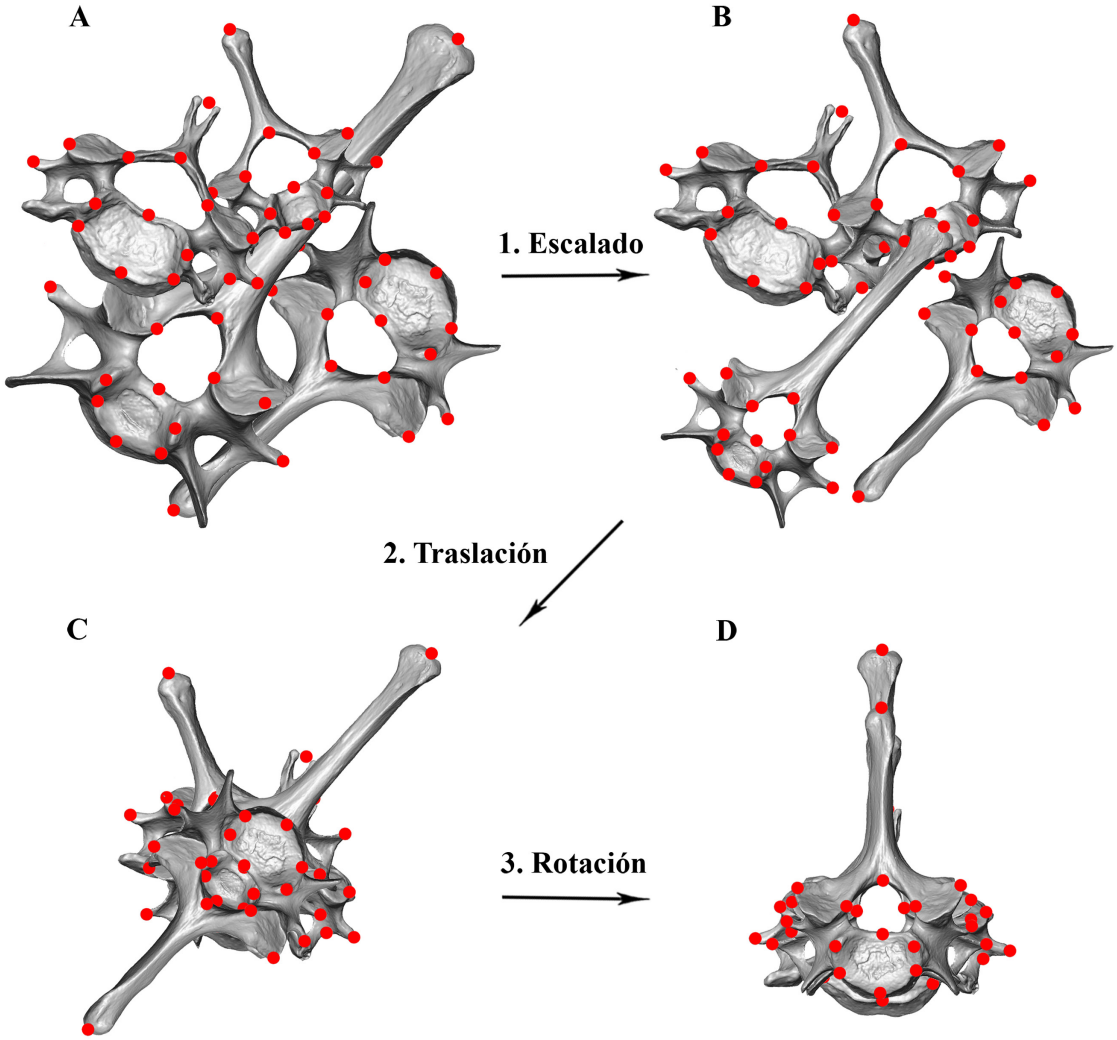


Figura 3.6 Superposición Procrustes. La imagen muestra las tres transformaciones que se producen en un análisis de Procrustes. 1, escalado a la unidad (CS = 1); 2, traslación al mismo punto de gravedad; 3, rotación a la orientación que proporciona la suma mínima de distancias al cuadrado entre los *landmarks* correspondientes. El ejemplo está creado utilizando los escáneres de las vértebras C6 de cuatro especies de homínidos: *H. sapiens*, *P. troglodytes*, *G. gorilla* y *P. pygmaeus*.

respecto a los métodos tradicionales es que se pueden visualizar los cambios morfológicos en la estructura a lo largo del proceso de análisis estadístico multivariante.

Superposición de Procrustes y espacio de Kendall

Este método como acabamos de mencionar, tiene por objetivo eliminar la información de las configuraciones de *landmarks* a comparar que no sea forma pura o *shape*, es decir los referentes a la rotación, traslación y escala. El nombre de Procrustes se le puso al método por su analogía con la mitología griega. Procrustes ('estirador') era un bandido y posadero del Ática que ofrecía alojamiento a los viajeros solitarios. Allí

los invitaba a dormir en una de las dos camas que tenía, una muy larga y otra muy corta. Cuando sus huéspedes dormían los ataba a las cuatro esquinas del lecho, si la víctima sobresalía de la cama le cortaba los pies, las manos y la cabeza hasta ajustarla a la medida. Si por el contrario no ocupaba toda la cama la descoyuntaba hasta estirarla a la medida del lecho. Esta metáfora refleja muy bien el principio de la superposición de Procrustes, el cual hace lo propio con las configuraciones de *landmarks* en tres pasos (Figura 3.6):

1. Calcula un centro de gravedad o centroide para cada configuración de *landmarks* promediando las coordenadas de los *landmarks*. Una vez que todos los centros de gravedad están calculados, desplaza las configuraciones de *landmarks* hasta que todos los centroides estén en el origen del sistema de coordenadas.

2. Calcula el tamaño centroide (CS) a partir de la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de las distancias entre el centroide del objeto y cada punto homólogo (Bookstein, 1991). Una vez calculados, elimina la variación del tamaño al escalar el CS de cada configuración de *landmarks* a 1 (i.e., CS = 1).

3. Rota las configuraciones de *landmarks* mediante mínimos cuadrados hasta encontrar una posición óptima, en que se minimice la distancia entre *landmarks* homólogos.

Este método utiliza el análisis de mínimos cuadrados para calcular la distancia mínima entre las configuraciones de *landmarks* y proceder a la eliminación de los diferentes factores. El proceso para llevar a cabo estos tres pasos es el siguiente:

- Primero elige una configuración de *landmarks* específica que va a servir de referencia para alinear sobre ésta el resto de las configuraciones.

- Segundo, aplica los principios del ajuste de Procrustes hasta que la suma de las distancias al cuadrado entre *landmarks* correspondientes de cada configuración y la de referencia sea mínima, de acuerdo con el criterio de mínimos cuadrados.

- Tercero, repetirá el proceso pero esta vez tomando como referencia la nueva configuración obtenida en el segundo paso. Este proceso se repetirá tantas veces como sea necesario hasta que la forma promedio no varíe. Eso sí, en cada repetición se tomará siempre como referencia la última configuración obtenida en el análisis anterior (Bookstein, 1991; Rohlf y Slice, 1990; Zelditch et al., 2012).

Esta forma promedio o consenso representa la tendencia central de la muestra

observada, y es la que se utilizará posteriormente como referencia para analizar la variabilidad o cualquier otra característica de la muestra. Pero el problema de la MG es que las configuraciones de *landmarks* tras el análisis de Procrustes se encuentran en un espacio curvo multidimensional (espacio de la forma de Kendall) y no en una geometría euclidiana (Kendall, 1981, 1984). Los métodos de estadística convencionales se basan en la geometría euclidiana, y por lo tanto es necesario proyectar las configuraciones de *landmarks* en un plano tangente que sea de la misma dimensión que el de Kendall (Figura 3.7). Este plano se convierte en un espacio euclidiano representativo del espacio de la forma de Kendall (Kendall et al., 2009), sobre el cual está proyectada estadísticamente la distribución de las configuraciones de *landmarks*. Una vez realizado este último paso, se habrá terminado todo el proceso de eliminación de los factores de variación ajenos a la forma pura, y la muestra estará lista para llevar a cabo los análisis estadísticos necesarios.

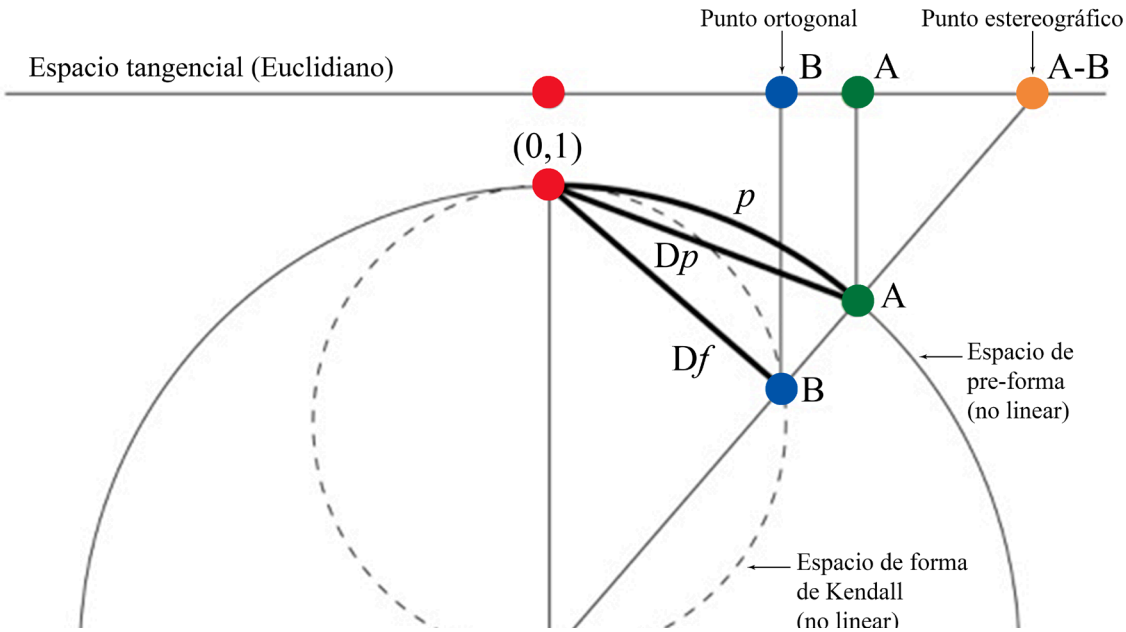


Figure 3.7 Proyección de las configuraciones o formas originales (puntos verde y azul) desde el espacio de la forma de Kendall sobre espacio tangente de Kendall (el punto rojo representa la forma media). Las configuraciones de *landmarks* se encuentran orginalmente en un espacio multidimensional que es representado como una esfera. Al ser un espacio curvado y no tener geometría euclidiana, los métodos convencionales de estadística lineal multivariante no son apropiados (Kendall et al., 1999). Sin embargo, es posible proyectarlos a un espacio lineal tangente a la superficie de la esfera, de esta manera, las formas estudiadas se sitúan en el espacio tangente al espacio de la forma de Kendall. P representa la distancia Procrustes entre las dos formas (D*p* y D*f* representan la distancia partial y la completa respectivamente). El punto esterográfico A-B (naranja), representa un método alternativo de proyección de las configuraciones en el espacio tangente. Extraído y modificado de Tatsuta et al. (2018).

3.2.4 Métodos estadísticos

En este apartado se van a explicar brevemente los métodos estadísticos utilizados en esta Tesis Doctoral. A pesar de haber utilizado dos metodologías diferentes, morfometría tradicional y morfometría geométrica, los métodos estadísticos multivariantes han sido comunes a ambas (los univariantes exclusivos de la MT, Tabla 3.2). La organización de este apartado se ha realizado en cuatro bloques: en el primero se definen los métodos de estadística descriptiva, en el segundo los referentes a la reducción de datos, en el tercero los métodos de estadística inferencial y por último, en el cuarto los métodos empleados para cuantificar la integración, la modularidad y las medidas de respuesta a la selección. Después de la definición de cada método estadístico, se especifica la metodología en base a la cual se ha utilizado en cada caso (MT y/o MG), y el capítulo en el cual se ha aplicado.

Tabla 3.2 Tabla resumen donde se detallan los análisis realizados en esta Tesis Doctoral. En este caso están divididos dependiendo si son métodos de estadística descriptiva o inferencial, si se han utilizado en base a medidas tradicionales o de morfometría geométrica, y por último, detallamos cuáles se han empleado en los análisis de integración y modularidad.

Tipo de estadística	**Morfometría tradicional (MT)**		**Morfometría Geométrica (MG)**	**Integración y Modularidad**
Descriptiva y de reducción y simplificación	- Media - Desviación estándar (DE) - Análisis de componentes principales (PCA)		- PCA - Análisis de variación canónica (CVA)	- *GlobIntegration* - Coeficiente de Wagner - Coeficiente de determinación (r^2) - Matriz de correlación
Tipo de análisis	**No-paramétricos**	**Paramétricos**	**Paramétricos**	
Inferencial o inductiva	- Kruskal-Wallis - Mann-Whitney - PERMANOVA	- Z-score	- ANOVA - MANOVA	- Regresión lineal - PLS
	- Regresión lineal - Cuadrados mínimos parciales (PLS)		- Regresión lineal	- Ratio de covarianza (CR)

3.2.4.1 Estadística descriptiva o deductiva

Media aritmética: Es el promedio de un conjunto de valores, o su distribución.

Metodología: metodología tradicional (MT).

Capítulo: 4

Desviación estándar (DE): Cuantifica la variación o dispersión de un conjunto de datos numéricos alrededor de una medida de tendencia central. Además de expresar la variabilidad de una población, la desviación estándar se usa comúnmente para medir la fiabilidad de las conclusiones estadísticas.

Metodología: metodología tradicional (MT).

Capítulo: 4.

3.2.4.2 Reducción de la dimensionalidad

Análisis de componentes principales (ACP): Es una técnica utilizada para describir un conjunto de datos en términos de nuevas variables llamadas componentes. El principio por el que se rige es a partir de la matriz de covarianza construir una transformación lineal que escoge un nuevo sistema de coordenadas para el conjunto original de datos. En este nuevo sistema de coordenadas, el primer eje representa (o explica) la mayor cantidad de varianza (Primer Componente Principal), el segundo eje, ortogonal al primero, la mayor cantidad de la varianza restante, y así sucesivamente. El ACP es particularmente útil para reducir la dimensionalidad de un grupo de datos.

Metodología: metodología tradicional (MT) y morfometría geométrica (MG).

Capítulos: 4, 6 y 7.

Análisis de variación canónica (CVA): El análisis de variación canónica forma parte del grupo de los análisis discriminantes, con la característica de utilizarse cuando se comparan múltiples grupos. El análisis maximiza la variabilidad ínter-grupal relativa a la variabilidad intra-grupal.

Metodología: morfometría geométrica (MG).

Capítulo: 4.

3.2.4.3 Estadística inferencial o inductiva

Kruskal-Wallis: El test de Kruskal-Wallis, o test H, es un método no paramétrico para testar si *k* muestras provienen de una misma población. Este test es considerado la variante no paramétrica del test ANOVA, con la diferencia de que el análisis de la varianza (ANOVA-*Analysis of Variance* en voz inglesa) compara las medias, y que el test de Kruskal-Wallis compara las medianas. En contraposición al test de Mann-Whitney donde se comparan dos muestras, el test de Kruskal-Wallis se emplea para comparar más de dos muestras.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulos: 4 y 7.

Mann-Whitney: Es el equivalente al test de Kruskal-Wallis pero para comparar dos muestras.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulos: 4 y 7.

PERMANOVA: Es un análisis multivariante que analiza las diferencias en la varianza y su significación entre dos o más grupos. El análisis PERMANOVA es el equivalente no paramétrico de un MANOVA.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulo: 4.

ANOVA: Es un análisis de varianza (*Analysis of Variance*, de ahí sus acrónimo) paramétrico que testa la hipótesis nula de que varias muestras univariantes provienen de poblaciones con la misma media.

Metodología: morfometría geométrica (MT).

Capítulo: 4.

MANOVA: El MANOVA (*Multivariate Analysis of Variance* en voz inglesa) es el equivalente multivariante del ANOVA.

Metodología: morfometría geométrica (MT).

Capítulo: 4.

Z-score: Es un test paramétrico para comparar datos procedentes de diferentes muestras o poblaciones. El z-score mide el número de desviaciones estándar por debajo o por encima de la media de la población.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulo: 4.

Regresión lineal: Método para explorar y cuantificar la relación de dependencia entre una variable dependiente y una o más variables llamadas independientes o predictoras. En el caso de que las variables dependientes sean iguales o superiores a dos, a la regresión la denominaremos regresión linear múltiple. Así mismo, la regresión puede utilizarse para desarrollar una ecuación lineal con fines predictivos.

Metodología: morfometría tradicional (MT) y morfometría geométrica (MG).

Capítulos: 4, 5 y 7.

Regresión de mínimos cuadrados parciales (PLS-Partial Least Squares *en voz inglesa*): Esta técnica se utiliza principalmente para encontrar las relaciones fundamentales entre las dos matrices (X e Y), es decir, un enfoque de variable latente para modelar la estructura de covarianza en estos dos espacios. La técnica PLS combina las características del análisis de componentes principales (ACP) y de la regresión múltiple. En primer lugar, extrae un conjunto de factores latentes que explican en la mayor medida posible la covarianza entre las variables dependientes e independientes. A continuación, un paso de regresión pronostica los valores de las variables dependientes mediante la descomposición de las variables independientes.

Metodología: morfometría tradicional (MT) y morfometría geométrica (MG).

Capítulos: 4, 5 y 6.

3.2.4.4 Integración, modularidad y evolvabilidad

goblIntegration: Es una función del paquete de R *geomorph* que calcula el grado de integración en una estructura utilizando el coeficiente de integración global (Bookstein, 2015). Este coeficiente es el resultado, en un conjunto de coordenadas Procrustes, de la

regresión entre la varianza de la deformación parcial (*partial warp*), y el logaritmo de la energía de flexión (*bending energy*) en la configuración estándar de la placa delgada (*thin-plate*). Los valores obtenidos con la pendiente de regresión se utilizan para distinguir entre tres posibles modelos: a) el modelo de auto-semejanza (*self-similarity* en voz inglesa), con un valor en la pendiente de regresión = -1, en el cual no se detecta ni integración ni desintegración. b) El modelo integrado con valores en la pendiente de regresión < -1 y c), el modelo de desintegración con valores > -1.

Metodología: morfometría geométrica (MG).

Capítulo: 5.

Coeficiente de Wagner: Este método calcula la integración de una estructura en base a la distribución de los autovectores en la matriz de correlación, y para ello, cuantifica la varianza de los autovalores (λ) de la matriz de correlación entre caracteres. La covariación aleatoria esperada entre caracteres depende del número de caracteres (N) y de individuos (n), determinado por la fórmula $(N - 1) / n$. Por tanto, para evitar este sesgo estadístico, el índice sustrae la cantidad de integración esperada producida por la covariación aleatoria resultando en un índice expresado por la siguiente fórmula $E(V(\lambda)) -(N\ 1) / n$.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulo: 7.

Coeficiente de determinación (r^2): Calcula la magnitud de integración entre caracteres por medio de la promediación de las correlaciones cuadradas en las matrices de correlación.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulo: 7.

Correlación entre matrices de correlación: Calcula el grado de relación entre dos matrices de correlación por medio del coeficiente de correlación de Pearson.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulo: 7.

Ratio de covarianza (CR): El CR analiza el grado de independencia relativa entre

módulos. Para ello calcula el ratio de covariación entre (*between* en voz inglesa) los módulos relativo a la covariación existente dentro (*within* en voz inglesa) de cada módulo. Este coeficiente tiene la ventaja de producir resultados que no están influenciados por el tamaño de la muestra o por el número de variables.

Metodología: morfometría tradicional (MT) y morfometría geométrica (MG).

Capítulos: 5 y 7.

Respondabilidad: Se calcula midiendo la longitud del vector de respuesta (Figura 1.35). Este índice representa la magnitud del cambio evolutivo, es decir, el potencial bruto de cambio que tiene un organismo en cualquier dirección dentro del morfoespacio. A partir de este índice se puede estimar la rapidez con la que una población puede cambiar bajo un escenario de selección direccional.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulo: 7.

Evolvabilidad: Se calcula como la proyección de la respondabilidad en el gradiente de selección. Esta medida representa la capacidad de una población para evolucionar en la dirección en la cual la selección está actuando. Es decir, la magnitud de la respuesta en la dirección de la selección.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulo: 7.

Flexibilidad: Se calcula como el coseno entre la respondabilidad y la evolvabilidad. Esta representa la capacidad de una población de adapatarse a la selección, independientemente de la magnitud de la respuesta evolutiva. A diferencia de la evolvalidad, la flexibilidad captura la alineación de la respuesta con el gradiente de selección mientras que la evolvabilidad representa la magnitud de la respuesta evolutiva bajo una selección en una dirección específica en el morfoespacio.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

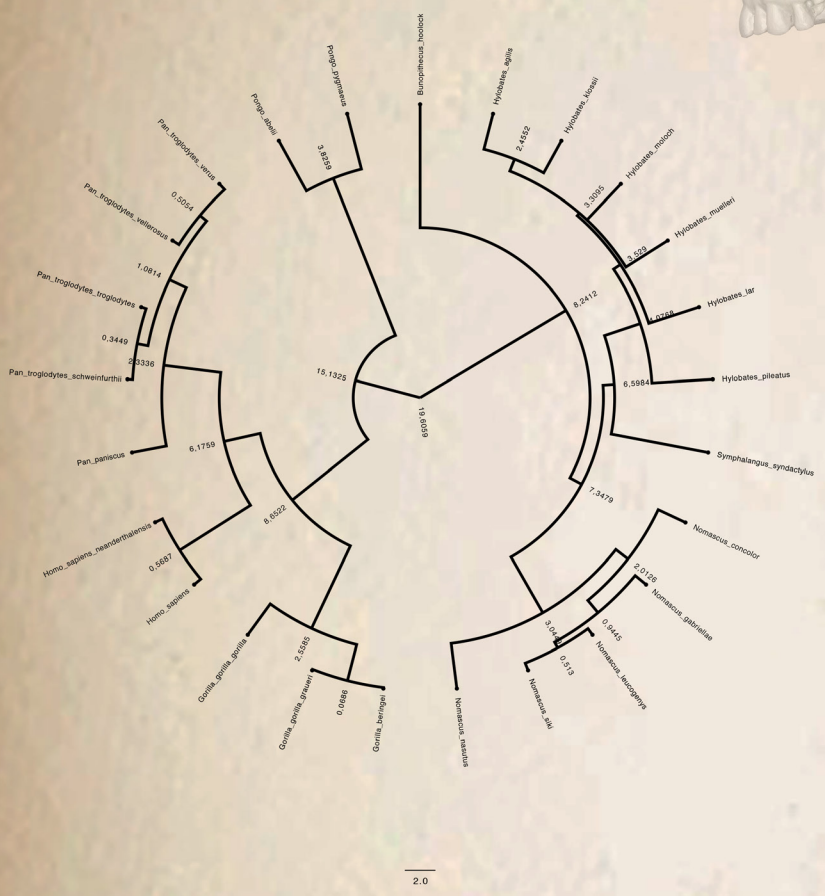
Capítulo: 7.

Restricción *o* constraints*:* Se calcula como el vector de correlación medio entre el vector de respuesta a la selección y el PC1. Representa cualquier limitación en el curso

de la evolución, lo cual se traduce en una restricción en la dirección, ratio, y magnitud del cambio evolutivo.

Metodología: morfometría tradicional (MT).

Capítulo: 7.



Capítulo 4

El rol de la alometría y la postura en la evolución de la columna cervical de Hominoidea

ÍNDICE

4.1-INTRODUCCIÓN.....102
4.1.1-El cuello en la subfamilia Homininae.....102

4.2-MATERIALES.....104
4.2.1-Muestra de hominoideos actuales.....104
4.2.2-La muestra fósil.....106

4.3-MÉTODOS.....107
4.3.1-Toma de datos.....107
4.3.2-Análisis estadísticos.....110
4.3.3-Morfometría tradicional.....111
Estadística descriptiva.....111
Análisis de componentes principales (ACP).....111
Análisis de regresión.....112
Regresión de mínimos cuadrados parciales (PLS por sus siglas en inglés).....112
4.3.4-Morfometría geométrica.....113
Variación del tamaño y de la forma.....114
Análisis de componentes principales (ACP) y análisis de variables canónicas (CVA).....114
Análisis de regresión.....115

4.4-RESULTADOS.....116
4.4.1-Morfometría tradicional: descripción univariante.....116
Morfometría tradicional: análisis de componentes principales (ACP).....123
Morfometría tradicional: alometría.....125
Morfometría tradicional: morfología cervical, locomoción y postura.....126
4.4.2-Morfometría geométrica: variación del tamaño y de la forma.....127
Morfometría geométrica: análisis de componentes principales (ACP).....130
Morfometría geométrica: análisis de variables canónicas (CVA).....132
Morfometría geométrica: alometría evolutiva.....134

4.5-DISCUSIÓN.....138

4.5.1-Evolución de la columna cervical subaxial.....140
4.5.2-Implicaciones biomecánicas y posturales de la orientación de las carillas articulares superiores.....145
4.5.3-Alometría.....148
4.5.4-Limitaciones de este estudio.....149

Este capítulo corresponde con el artículo Arlegi et al., 2017, Apéndice: Artículos (p. 334).

4.1 INTRODUCCIÓN

Las vértebras cervicales no sólo protegen la médula espinal sino que también sirven de superficie de inserción para los músculos y ligamentos relacionados con el movimiento de la cabeza, de los miembros superiores y del tronco. Por lo tanto, la morfología cervical puede aportar información importante referente a la postura corporal y a la estrategia de locomoción tanto en primates actuales como en fósiles. Sorprendentemente, mientras que la postura del cuerpo y la locomoción son temas de interés destacado en la evolución de los primates (Ankel, 1972; Gebo, 1996; Nakatsukasa et al., 2004; Preuschoft, 2004), el análisis del esqueleto axial post-craneal ha recibido menor atención que otras partes anatómicas tales como los huesos largos. En la última década se ha incrementado el interés en la morfología y la biomecánica de la columna vertebral en los primates, especialmente en la región lumbar, con un interés especial en el estudio de los hominoideos fósiles (Gommery, 1997, 1998; Ishida et al., 2004; Shapiro et al., 2005; Nakatsukasa et al., 2007; Nakatsukasa, 2008; Kikuchi et al., 2012, 2015; Russo y Shapiro, 2013). Este renovado interés incluye nuevos estudios sobre la evolución del número de vértebras (Haeusler et al., 2002; Pilbeam, 2004; McCollum et al., 2010;Williams, 2012a, b; Williams et al., 2016, 2019) y estudios morfológicos de las colecciones de restos humanos actuales y fósiles que están incrementando nuestro conocimiento sobre la evolución de esta región anatómica (Been, 2005; Meyer, 2005, 2016; Gómez-Olivencia et al., 2007, 2013a, b; Gómez-Olivencia, 2009, 2013a, b, 2018; Been et al., 2010, 2012, 2014a; Bonmatí et al., 2010; Williams et al., 2013; Arsuaga et al., 2015; Meyer y Haeusler, 2015). En cualquier caso, todavía existe una escasez de datos referentes a muchos aspectos de la columna vertebral, incluyendo la columna cervical de la subfamilia Homininae (i.e., subfamilia Homininae: *Gorilla*, *Pan* y *Homo*). El conocimiento sobre esta región se basa en gran medida en el influyente trabajo realizado por Schultz (1961), y por los trabajos más recientemente publicados de Manfreda et al. (2006), Nalley y Grider-Potter (2015) y Meyer (2016).

4.1.1 La región cervical en la subfamilia Homininae

Schultz (1961) describió el esqueleto axial post-craneal de los primates de manera extensiva, abordando numerosos problemas como la fórmula de la columna vertebral (i.e., número de vértebras en cada región) (Schultz y Straus, 1945), y la morfología y

el peso de las vértebras en las diferentes regiones anatómicas entre otros. Este autor propuso diferentes patrones morfológicos en las vértebras cervicales en su plano medio-sagital en los simios, argumentando que estas diferencias eran principalmente debidas a la pronunciada longitud de la apófisis espinosa en los grandes simios africanos (*Gorilla* y *Pan*; Schultz, 1961). Él también consideraba que la larga apófisis espinosa que presentan los *Gorilla*, *Pan*, pottos, y algunos otros monos de Nuevo Mundo era derivada. En cambio, consideraba que la menor longitud dorso-ventral de las vértebras cervicales en los humanos modernos no estaba relacionada con la reducida masa de la musculatura del cuello y el menor número de músculos en esta región, sino que era una característica común en la mayoría de primates (Schultz, 1961). En la columna cervical subaxial, la longitud dorso-ventral relativa de las vértebras cervicales cambia siguiendo un patrón que difiere dependiendo de cada taxón. Con la excepción de los humanos modernos y los gibones, en los que la séptima vértebra cervical presenta la apófisis espinosa más larga, en el resto de grandes simios la longitud máxima de la apófisis espinosa está presente en la quinta o sexta vértebra cervical (Schultz, 1961). El problema metodológico del trabajo de Schultz (1961) es que está basado en una muestra muy pequeña: un espécimen por especie en los primates no-hominoideos, y dos en los hominoideos.

Manfreda et al. (2006) publicaron un estudio detallado del atlas en nueve taxones de primates, cinco de los cuales eran hominoideos. Las tres principales conclusiones a las que llegaron fueron que las especies estudiadas diferían en la morfología del atlas, que los *Homo sapiens* mostraban un patrón alométrico diferente al del resto de primates, y que era posible identificar caracteres morfológicos en este hueso relacionados con la postura y la locomoción (Manfreda et al., 2006). Un estudio más reciente desarrollado por Nalley y Grider-Potter (2015) en la columna cervical subaxial (de la tercera a la séptima vértebras cervicales: C3-C7), también aporta evidencias de la existencia de una relación entre función y forma en la morfología cervical y la postura en primates. En este trabajo se muestra cómo los primates que presentan una postura donde la cabeza y el cuello adoptan una inclinación más pronógrada (i.e., más horizontal un elemento con respecto al otro) tienen apófisis espinosas más largas. En cualquier caso, todavía existe una gran laguna en el conocimiento relativo a la evolución de la columna cervical subaxial en homininos, y en otros hominoideos (i.e., Hylobatidae, Ponginae), y más concretamente, en lo referido a la comprensión de la posible influencia del tamaño, la locomoción y la postura de la cabeza en la morfología de la columna cervical. De manera adicional, existe una escasez de estudios cuantitativos que aborden el tema de las diferencias en la morfología cervical

en las diferentes especies de hominoideos, especialmente desde el punto de vista de la influencia potencial que puedan tener otras regiones anatómicas adyacentes.

Este trabajo tiene tres objetivos principales. El primero es aportar información detallada de dos aspectos clave de la morfología de las vértebras cervicales subaxiales (C3-C7): la morfología del plano medio-sagital y la orientación de las carillas articulares superiores en una amplia muestra de homininos. El segundo, es investigar los cambios morfológicos en estos dos aspectos morfológicos a nivel evolutivo dentro del linaje humano. Por último, el tercer objetivo es comprender la influencia del tamaño en la morfología de la columna cervical subaxial (alometría), y la correlación que ésta pueda tener con la postura y la locomoción en los homininos. Para llevar a cabo estos objetivos, se han utilizado tanto técnicas de morfometría tradicional como de morfometría geométrica.

4.2 MATERIALES

La muestra utilizada en este estudio incluye vértebras de hominoideos actuales y extintos. La muestra correspondiente a los hominoideos actuales está básicamente compuesta de individuos de la subfamilia Homininae (géneros *Homo*, *Pan* y *Gorilla*) con algunos individuos adicionales del género *Pongo* y de la familia Hylobatidae. La muestra fósil incluye vértebras cervicales subaxiales de especies extintas de los géneros *Homo* y *Australopithecus*, más concretamente de las especies *H. erectus* y *H. neanderthalensis* por un lado, y *A. sediba* y *A. afarensis* por otro.

4.2.1 Muestra de hominoideos actuales

La muestra de hominoideos actuales incluye vértebras de la columna cervical subaxial (i.e., C3-C7) de 127 individuos adultos pertenecientes a cinco especies diferentes de la subfamilia Homininae: *Homo sapiens*, *Gorilla gorilla*, *Gorilla beringei*, *Pan troglodytes* y *Pan paniscus.* Adicionalmente, siete individuos del género *Pongo* (*Pongo pygmaeus*, n = 6; *Pongo* sp., n = 1) y cinco hilobátidos o gibones (*Hylobates lar*, n = 2; *Hylobates pileatus*, n = 1; *Nomascus concolor*, n = 1; *Nomascus gabriellae*, n = 1) fueron también incluidos para tener una visión global de toda la superfamilia Hominoidea (Tabla 4.1). En la muestra tan sólo fueron incluidos aquellos individuos con al menos tres de las cinco vértebras cervicales subaxiales completas. Las vértebras en mal estado de conservación, o aquellas que presentaban patologías no fueron incluidas en la muestra.

Tabla 4.1 Muestra de hominoideos fósiles y actuales utilizados en este estudio organizados por grupo, especie, sexo e institución de la colección[a].

Grupo	Especies	MusH	Zool-MNHN	NHM	RMCA	Otros	Total adultos	Total inmaduros
H. sapiens	*Homo sapiens*	8 ♂						
		4 ♀						
		42 IS				15 IS*	**54**	**15***
Pan	*Pan troglodytes*	1 ♂	3 ♂	1 ♂+1 ♂*	8 ♂	2 ♂*		
			5 ♀	1 ♀	3 ♀+1 ♀*	1 ♀*		
					10 IS		**32**	**5***
	Pan paniscus				4 ♂			
					8 ♀+1♀*		**12**	**1***
Gorilla	*Gorilla gorilla*	1 ♂	7 ♂	2 ♂	1 ♂			
		1 ♀		5 ♀			**17**	
	Gorilla beringei			1 ♂	7 ♂			
					3 ♀		**11**	
	Gorilla sp.				1 ♀		**1**	
Pongo	*Pongo pygmaeus*		1 ♂	5 ♂			**6**	
	Pongo sp.			1 IS			**1**	
Gibones	*Hylobates lar*		1 ♂					
			1 IS				**2**	
	Hylobates pileatus		1 IS				**1**	
	Nomascus concolor		1 ♀				**1**	
	Nomascus gabriellae		1 ♂				**1**	
A. afarensis	*Australopithecus afarensis*					1 ♀?	**1**	
A. sediba	*Australopithecus sediba*	1 ♂*						**1***
		1 ♀					**1**	
H. erectus	*Homo erectus*					1 ♂*		**1***
Neandertales	*H. neanderthalensis*	1 ♂				1 ♂?	**2**	
Total adultos		**59**	**21**	**16**	**45**	**2**	**143**	
Total inmaduros		**1***		**1***	**2***	**19***		**23***

[a]Instituciones: MusH = Musée de l'Homme collection, París; Zool-MNHN = Dept. Zoology, Muséum national d'Histoire naturelle, París; RMCA = Royal Museum for Central Africa, Tervuren; NHM = Natural History Museum, Londres. Sexo: ♂ = machos; ♀ = hembras; IS = sexo indeterminado. *Individuos inmaduros cuyos centros de osificación principales están fusionados pero no así los centros de osificación secundarios.

El criterio para determinar la edad adulta de los individuos fue la completa fusión de la epífisis anular con el cuerpo vertebral y la fusión completa del centro de osificación secundario del extremo dorsal de la apófisis espinosa.

La superfamilia Hominoidea incluye una gran diversidad de géneros y especies, especialmente dentro de la familia Hylobatidae (Mittermeier et al., 2013). Debido a la dificultad de conseguir una amplia base de datos de esta última familia y del género *Pongo,* gran parte de los análisis se centrarán exclusivamente en los grupos mejor representados en la base de datos, *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. Con el fin de conseguir una muestra representativa de la variabilidad de estos tres grupos, incluimos individuos

de las cinco especies existentes de la subfamilia Homininae. Dentro del género *Gorilla*, incluimos vértebras de individuos de las dos especies existentes actualmente, *G. gorilla* (gorila occidental) y *G. beringei*. Esta última especie incluye dos subespecies, *G. beringei beringei* (gorila de montaña) y *G. beringei graueri* (gorila oriental de planicie o llanura), las cuales también están representadas en la muestra. También están presentes las dos especies del género *Pan*, *Pan troglodytes* (chimpancé) y *Pan paniscus* (bonobo), además de una amplia muestra de poblaciones de humanos modernos de Sudamérica, Asia, Europa y África, incluyendo poblaciones enanas como los Bubinga y los Negritos de Filipinas. Adicionalmente, y debido a que la muestra fósil incluye dos vértebras C7 de dos individuos inmaduros (KNM-WT 15000 -*H. erectus*- y U.W. 88-09 -*A. sediba*-), 15 vértebras C7 pertenecientes a individuos de la especie *H. sapiens* y seis al género *Pan* (cinco de *P. troglodytes* y una a *P. paniscus*) fueron incluidas en un análisis de regresión con el fin de comprobar si los cambios morfológicos relacionados con la ontogenia pudieran afectar a los resultados.

4.2.2 La muestra fósil

La muestra fósil incluye ocho vértebras cervicales subaxiales en buen estado de conservación (Tabla 4.2). Este material pertenece a siete individuos fósiles de cuatro especies extintas, *Homo neanderthalensis*, *Homo erectus*, *Australopithecus afarensis* y *Australopithecus sediba*. Con el objetivo de ampliar la muestra lo máximo posible incluimos dos vértebras C7, cada una de ellas pertenecientes a los individuos subadultos KNM-WT 15000 (*H. erectus*) y U.W. 88-09 (*A. sediba*). Los datos de las muestras fósiles utilizadas en este estudio provienen principalmente de escáneres CT o micro-CT obtenidos directamente del material original, algunos de moldes de alta calidad o de escáneres de superficie obtenidos a partir de estos moldes (Tabla 4.2). La vértebra C5 del individuo de Regourdou 1 fue virtualmente reconstruida debido a un pequeño deterioro en la carilla articular superior izquierda. Para su reconstrucción se proyectó virtualmente la carilla superior derecha por medio de un efecto espejo utilizando el programa Avizo 9 Lite (FEI Visualization Sciences Group). Por último, la vértebra C3 U.W. 99-93 también presentaba un pequeño deterioro en la parte derecha de la apófisis espinosa, en este caso no se produjo a su reconstrucción virtual ya que no afectaba a la toma de datos.

4.3 MÉTODOS

4.3.1 Toma de datos

En la muestra de hominoideos actuales 15 *landmarks* tridimensionales (3D) fueron tomados directamente en cada una de las vértebras cervicales subaxiales (C3-C7; Tabla 4.4) utilizando un Microscribe SX2: cinco en el plano medio-sagital, y cinco en cada una de las carillas articulares superiores (Figura 4.1). En la mayoría de los especímenes fósiles los *landmarks* fueron capturados a partir de modelos virtuales obtenidos a partir de Micro-CT o escáneres láser de superficie (Tabla 4.3) utilizando el programa Avizo versión 9 (FEI Visualization Sciences Group). En *Homo sapiens,* las vértebras C3-C5, en

Tabla 4.2 Material fósil utilizado en este estudio.

Taxón	Individuos	Sexo[a]	Edad de muerte	Cronología	C3	C4	C5	C6	C7	Origen de los datos	Referencias
H. neanderthalensis											
La Chapelle-aux-Saints 1		♂	Adulto	Entre 56±4ka y 47±3ka BP				X X	X	.stl (CT-scan) (Resolución: tamaño del vóxel = 0,467448 × 0,467448 × 0,5 mm)	Boule, 1911-1913; Raynal, 1990; Gómez-Olivencia, 2013a; Gómez-Olivencia et al., 2013a
Regourdou 1		♂?; IS	Adulto	Pleistoceno Superior			X		X	.stl (micro CT-scan) (Resolución: C5: voxel size = 0,06560551 mm; C7: voxel size = 0,07821191 mm)	Piveteau, 1963-1966; Vandermeersch y Trinkaus, 1995; Gómez-Olivencia et al., 2007, 2012, 2013a, b
H. erectus											
KNM-WT 15000		♂	Subadulto	1,47 ± 0,03 Ma					X	.stl (CT-scan) (Resolution: pixel size = 0,21 mm; slice interval = 0,30 mm)	Brown et al., 1985; Latimer and Ward, 1993; Haeusler et al., 2002, 2011; McDougall et al., 2012
A. sediba											
U.W.88-09		♂	Subadulto	1,977 Ma					X	Réplica	Berger et al., 2010; Pickering et al., 2011; Williams et al., 2013
U.W.88-93		♀	Adulto	1,977 Ma	X					Réplica	Berger et al., 2010; Pickering et al., 2011; Williams et al., 2013
A. afarensis											
A.L. 333-106		♀?	Adulto	3,2 Ma				X		.stl (Réplica de alta calidad)	Johanson et al., 1982; Lovejoy et al., 1982; Cook et al., 1983; Meyer, 2016

[a]Sexo: ♂ = macho, ♀ = hembra, IS = sexo indeterminado.

un porcentaje muy alto, presentan una punta de la apófisis espinosa con bituberculosidad (Gómez-Olivencia et al., 2013a). Para poder capturar *landmarks* homólogos a nivel ínter-específico, evitamos el problema rellenando el hueco con plastilina. A partir de estos *landmarks*, una serie de variables morfológicas tradicionales fueron calculadas utilizando las coordenadas tridimensionales. Estas variables representan la morfología general y medio-sagital de la vértebra, longitud y orientación de la apófisis espinosa, y la orientación de las carillas articulares. La definición completa de estas variables está descrita en la Tabla 4.4.

Al haber utilizado dos métodos diferentes para capturar los *landmarks*, Microscribe sobre el hueso, y el programa Avizo sobre los modelos virtuales, analizamos la influencia que esto podría haber tenido en los resultados. Para ello las vértebras de cinco especímenes elegidos aleatóriamente fueron escaneadas, y los *landmarks* fueron tomados dos veces. La primera directamente sobre el hueso con el Microscribe, y la segunda sobre los modelos virtuales utilizando el programa Avizo versión 9 (FEI Visualization Sciences Group). Una vez los *landmarks* fueron digitalizados utilizando ambos métodos, las coordenadas tridimensionales obtenidas fueron superimpuestas por medio del método de Análisis Generalizado de Procrustes (GPA por sus siglas en inglés) y representados en el mismo espacio de forma. Visualmente, la posición en el morfoespacio entre las coordenadas obtenidas por ambos métodos no presentaron diferencias. Una vez hecho

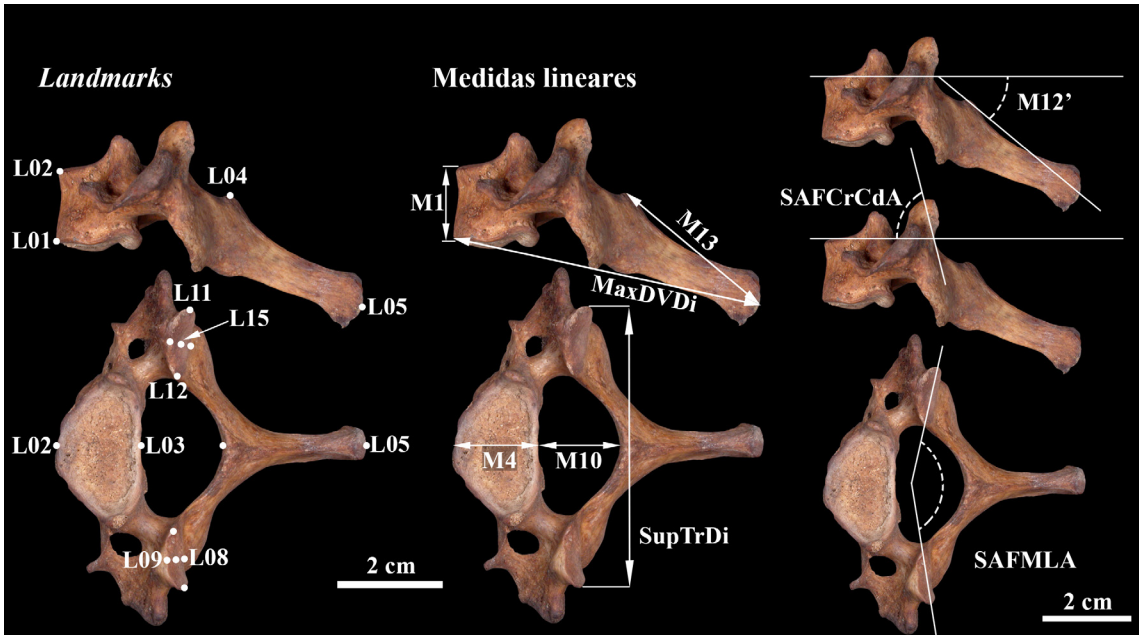


Figura 4.1 *Landmarks* y medidas tradicionales utilizadas en este estudio. Ver Tabla 4.4 para la definición de las variables.

Tabla 4.3 Definición de los *landmarks*.

Landmark	MS o lado	Definiciones
L01	MS	El punto más ventral de la superficie caudal del cuerpo vertebral.
L02	MS	El punto más ventral de la superficie craneal del cuerpo vertebral.
L03	MS	El punto más ventral del foramen vertebral, tomado desde el punto más dorsal de la superficie craneal del cuerpo vertebral.
L04	MS	El punto más dorsal del foramen vertebral, tomado en la inserción craneal entre las dos láminas.
L05	MS	El punto más dorsal de la apófisis espinosa. Si la parte más dorsal de la apófisis espinosa es bífida, el espacio entre las apófisis se rellenó con plastilina para poder tomar el punto más dorsal en el plano medio-sagital.
L06	Izquierdo	El vértice más lateral de la carilla articular superior.
L07	Izquierdo	El vértice más medial de la carilla articular superior.
L08	Izquierdo	Vértice caudal de la carilla articular superior situado en la línea perpendicular a la línea definida por los landmarks L06 y L07.
L09	Izquierdo	Vértice craneal de la carilla articular superior situado en la línea perpendicular a la línea definida por los landmarks L06 y L07.
L10	Izquierdo	Centro de la carilla articular superior calculado en la intersección de las líneas definidas ente los landmaks por los landmarks L06 y L07, y L08 y L09.
L11	Derecho	El vértice más lateral de la carilla articular superior.
L12	Derecho	El vértice más medial de la carilla articular superior.
L13	Derecho	Vértice caudal de la carilla articular superior situado en la línea perpendicular a la línea definida por los landmarks L06 y L07.
L14	Derecho	Vértice craneal de la carilla articular superior situado en la línea perpendicular a la línea definida por los landmarks L06 y L07.
L15	Derecho	Centro de la carilla articular superior calculado en la intersección de las líneas definidas ente los landmaks por los landmarks L06 y L07, y L08 y L09.

MS = Medio-sagital

esto, calculamos el error de medida del observador (ver más abajo), y los dos métodos produjeron resultados similares: 4,2% para las coordenadas obtenidas de los objetos virtuales 3D, y 4,5% para aquellas obtenidas con el Microscribe.

Tabla 4.4 Definición de las medidas lineares y angulares, y de los *landmarks* utilizados para determinar estas medidas.

Variables[a] por vértebra					M Nº/abrev.[b]	Definición	Calculado entre
C3	C4	C5	C6	C7			
V1	V10	V19	V28	V37	**MaxDVDi**	Diámetro dorso-ventral máximo	L1 y L5
V2	V11	V20	V29	V38	**M13**	Longitud máxima de la apófisis espinosa	L4 y L5
V3	V12	V21	V30	V39	**M1**	Diámetro cráneo-caudal (altura) ventral del cuerpo vertebral	L1 y L2
V4	V13	V22	V31	V40	**M4**	Diámetro dorso-ventral craneal (superior) del cuerpo vertebral	L2 y L3
V5	V14	V23	V32	V41	**M10**	Diámetro dorso-ventral del agujero vertebral	L3 y L4
V6	V15	V24	V33	V42	**M12'**	Ángulo de la apófisis espinosa (diferente al M12 descrito por Gómez-Olivencia et al., 2013a)	L2, L3, L4 y L5
V7	V16	V25	V34	V43	**SupTrDi**	Diámetro transversal superior	L6 y L11
V8	V17	V26	V35	V44	**SAFCrCdA**	Ángulo craneocaudal de las carillas articulares superiores	L8, L9, L13 v L14
V9	V18	V27	V36	V45	**SAFMLA**	Ángulo mediolateral de las carillas articulares superiores	L6, L7, L11 v L112

[a]Éstas variables son derivadas de los *landmarks* y por tanto, no siempre corresponden exactamente con las tomadas con el calibre pie de rey o con un goniómetro. Por ejemplo, el ángulo de la apófisis espinosa tal y como está calculado aquí resulta en valores ligeramente superiores que los obtenidos al tomarlos utilizando el goniómetro. Esto se puede comparar, por ejemplo, al observar los valores de los neandertales comparados con los utilizados por Gómez-Olivencia et al., 2013a.
[b]Siempre que es posible se utilizaron los números de Martin (Bräuer, 1988).

4.3.2 Análisis estadísticos

Para comprender y poder representar los patrones morfológicos en la columna cervical subaxial, utilizamos métodos de morfometría geométrica (MG) y de morfometría tradicional (MT). Los datos de la MT fueron utilizados para: (i) entender el patrón de variación de cada variable linear y angular, (ii) discriminar grupos a partir de su variabilidad morfológica utilizando análisis multivariantes, (iii) calcular la influencia de del tamaño en la forma (i.e., alometría), y (iv) analizar la correlación entre la morfología cervical y la postura y locomoción. Los análisis multivariantes utilizando la MT fueron realizados compilando todas las variables de la columna cervical subaxial (C3-C7) a la

vez, y no separadamente para cada vértebra como en los análisis de MG. Los valores de las vértebras que faltaban fueron calculados a partir de la media de la especie y el sexo correspondiente. Las técnicas de morfometría geométrica fueron empleadas para: (i) cuantificar la variación en el tamaño y la forma, (ii) para discriminar y cuantificar diferencias entre taxones basadas en la variación de la forma, y (iii) analizar el porcentaje de variación en la forma explicada por diferencias en el tamaño (i.e., alometría).

4.3.3. Morfometría Tradicional

Estadística descriptiva

Nueve variables tradicionales fueron seleccionadas para analizar diferencias entre los tres géneros de homininos. A partir de ellas se realizaron análisis univariantes (Kruskal-Wallis, Wilcoxon-Mann-Whitney) y multivariantes (PERMANOVA; análisis permutacional multivariante de la varianza) utilizando los programas estadísticos PAST 3.10 (Hammer et al., 2001) y R (R development Core team, 2011). En el caso de estos análisis, los test empleados fueron no-paramétricos, ya que las asunciones básicas para realizar tests paramétricos no se cumplían. Un análisis de z-score se realizó entre cada fósil y las muestras de los tres géneros de homininos. Debido a que los principios del z-score están basados en la asunción de normalidad, éste fue complementado indicando si el fósil estaba fuera del rango de variación de la muestra comparativa.

Análisis de componentes principales (ACP)

Para estos análisis se utilizaron todas las variables de las cinco vértebras cervicales subaxiales (C3-C7) para cada individuo, es decir, un total de 45 variables (nueve por vértebra). A partir de ellas se realizaron dos análisis de componentes principales (ACPs) utilizando para ello el programa R version 3.2.3. (R development Core team, 2011). El primero de los análisis se llevó a cabo tomando las 45 variables de cada individuo como valor representativo de la forma, y con el objetivo de representar diferencias morfológicas globales entre los grupos. El segundo ACP fue computado dividiendo los datos brutos de cada una de las variables por la media geométrica de la vértebra con el objetivo de eliminar la influencia del tamaño en la forma (Lemen, 1983; Reist, 1985; Hartman, 1988; Bookstein, 1989; Jungers et al., 1995 Coleman, 2008; Pablos et al., 2013).

Análisis de regresión

Se realizó un análisis de regresión para comprobar la relación entre la forma y el tamaño. Como variables dependientes y representativas de la forma se tomaron los dos primeros componentes principales obtenidos en el análisis anterior, y como variable independiente y representativa del tamaño, la media geométrica (Darroch y Mosimann, 1985; Jungers et al., 1995).

Regresión de mínimos cuadrados parciales (PLS por sus siglas en inglés)

Mediante un análisis PLS (Bookstein et al., 1990; Klingenberg y Zaklan, 2000; Rohlf y Corti, 2000) calculamos la correlación entre dos bloques, por un lado las variables relacionadas con la postura de la cabeza-cuello y la locomoción, y por otro las relativas a la morfología de las vértebras cervicales. Para el primer bloque utilizamos seis variables relacionadas con la postura y la locomoción (Tabla 4.5): dos de ellas representan la postura del cuello y la cabeza (i.e., ángulo del cuello con respecto a la vertical y la inclinación del plano orbital), y las otras cuatro están relacionadas con la locomoción (i.e., braquiación, escalada vertical, bipedismo y cuadrupedismo). Los valores de las variables relativas a la postura utilizados en este trabajo fueron tomados por Strait y Ross (1999). Ellos recopilaron estos datos mediante la grabación cinematográfica del cuello y de la cabeza de estos primates durante la locomoción. Para los valores referentes a la orientación de la postura de la cabeza, tomamos como referencia el plano orbital en lugar del plano de Frankfort al ser considerado más apropiado para los estudios en primates (Strait y Ross,

Tabla 4.5 Datos relativos a la locomoción y variables posturales utilizadas en la comparación la morfología de las vértebras cervicales utilizando la regresión de mínimos cuadrados parciales o PLS por su sigla en Inglés.

Grupo	Inclinación plano orbital[a]	Inclinación cuello[a]	Braquiación[b]	Escalada vertical[b]	Bipedismo[b]	Cuadrupedismo[b]
H. sapiens	9,3	17,9	0	0	100	0
Gorilla	18,4	56,4	1	1	0	99
Pan	23,4	81,5	1	5	6	89
Pongo	17,1	55,0	10	25	0	12
Hylobatidae	2,0	47,0	50	17	5	0

[a]Valores estadísticos (en grados) de la cabeza y del cuello a partir de medidas tomadas en movimiento en Strait y Ross (1999).
[b]Datos relativos a la locomoción según Manfreda et al. (2006), basados en los datos recopilados por Gebo (1996).

1999). Los valores aquí utilizados para los patrones de locomoción fueron propuestos por Gebo (1996; y utilizados también por Manfreda et al., 2006). En aquellos casos en los cuales la bibliografía no presentaba valores para algunas de las especies utilizadas en este trabajo, utilizamos los datos de la especie filogenéticamente más próxima (i.e., los valores de *G. gorilla* fueron aplicados a los individuos pertenecientes a las especies *G. beringei* y los de *H. lar* para las otras tres especies de gibones). El segundo bloque está compuesto por los residuos de las 45 variables (nueve para cada vértebra x cinco vértebras por individuo) que forman la base de datos de las vértebras cervicales subaxiales. Para obtener estas variables residuales, tal y como ya hemos explicado más arriba, dividimos los valores de las variables entre su media geométrica con el fin de representar la morfología de las mismas sin la influencia del tamaño (ver Tabla 4.4 para las definiciones de las variables). Todos estos análisis fueron realizados utilizando el programa PAST 3.10 (Hammer et al., 2001).

4.3.4 Morfometría geométrica

A partir de las coordenadas tridimensionales brutas, primero realizamos un análisis generalizado de Procrustes (GPA; Zelditch et al., 2004) para eliminar la información relativa al tamaño, la posición (en el espacio) y rotación de los sistemas de coordenadas. Posteriormente, la configuración de *landmarks* fue proyectada en el mismo espacio Euclideano tangencial. Los análisis fueron llevados a cabo una vez aplicados los principios de "simetría del objeto" (Mardia et al., 2000; Klingenberg et al., 2002; Klingenberg, 2015) por los cuales se "fuerza" a las dos mitades del objeto a ser simétricas calculando la forma media entre los *landmarks* correspondientes de cada mitad. Esta técnica evita problemas de interdependencia entre las dos mitades (Bookstein, 1996). Para estimar el efecto del error del observador seleccionamos de manera aleatoria un individuo de cada uno de los grupos mejor representados, *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. Una vez al día y durante cinco días se digitalizaron los 15 *landmarks* correspondientes a cada una de las cinco vértebras bajo estudio (C3-C7). Las coordenadas obtenidas fueron procesadas mediante un análisis de Procrustes, y las coordenadas derivadas obtenidas en este análisis fueron posteriormente sometidas a un análisis de varianza (ANOVA) con el fin de obtener la variación causada por el error del observador (Palmer y Strobeck, 1986; Klingenberg et al., 2002). Los resultados de este análisis demostraron que la variación resultante del error del observador era desdeñable con valores que van desde el 1,03% de variación en la C4 al 3,86% de la C7. Todos los análisis de morfometría geométrica

fueron realizados con el programa MorphoJ, versión 1.06d (Klingenberg, 2011).

Variación del tamaño y de la forma

Las variables relativas al tamaño centroide (CS) y de la forma obtenidas del análisis de Procrustes fueron exportadas del programa MorphoJ a PAST. El objetivo era analizar la variación relativa al tamaño y a la forma en las vértebras cervicales subaxiales en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. En estos dos análisis, todas las vértebras fueron analizadas conjuntamente aprovechando que todas ellas compartían *landmarks* homólogos. La variación del tamaño se realizó mediante un análisis ANOVA (análisis de varianza) de dos-factores, utilizando el CS como variable dependiente y el grupo (i.e., *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*) y la vértebra (i.e., C3-C7) como factores. Para calcular las diferencias en la forma de las vértebras, un análisis MANOVA (análisis multivariante de varianza) fue llevado a cabo utilizando como variables dependientes los componentes simétricos de la variación de la forma obtenidos del GPA, y el grupo y la vértebra de nuevo como factores. A los resultados de ambos análisis se les aplicó una corrección post-hoc Bonferroni. Como hemos comentado más arriba, en este estudio todas las vértebras cervicales subaxiales tienen el mismo número de *landmarks*. Esto nos permitió poder incluir todas ellas en el mismo GPA y proyectar sus coordenadas en el mismo espacio tangencial euclidiano. Esto tiene la ventaja de poder analizarlas todas conjuntamente, no solo para caracterizar diferencias en la morfología, sino también para detectar la potencial variabilidad en los patrones morfológicos generales de la columna cervical subaxial entre los diferentes grupos.

Análisis de componentes principales (ACP) y análisis de variables canónicas (CVA)

Con el objetivo de examinar diferencias ínter-específicas en la forma se realizó un análisis ACP incluyendo todas las vértebras cervicales, desde la C3 hasta la C7. De manera adicional, y para comprender mejor las diferencias existentes entre los grupos, computamos un análisis de variables canónicas (CVA) (Mardia et al., 1979). Este análisis maximiza la variabilidad ínter-grupal relativa a la variabilidad intra-grupal. Este análisis parte de la asunción que todos los grupos comparten la misma estructura de varianza-covarianza, por tanto los grupos con un número relativamente pequeño de individuos (*Pongo*, n = 7 e Hylobates, n = 5) no fueron incluidos al no poder, en base a un n tan

pequeño, asegurar esa misma estructura de V/CV. En el caso de las vértebras fósiles, y asumiendo la dificultad de conseguir una base de datos extensa, éstas fueron incluidas en el análisis junto con los tres grupos mejor representados (*H. sapiens*, *Gorilla* y *Pan*) para poder ver dónde se situaban en el morfoespacio en relación a las especies modernas. Finalmente, las distancias Procrustes entre las vértebras de *H. sapiens*, *Gorilla, Pan* y los especímenes fósiles fueron calculadas. Además, un test de permutaciones evaluó la significación de las mismas.

Análisis de regresión

Con el objetivo de investigar la alometría evolutiva de las vértebras cervicales subaxiales en hominoideos, realizamos un análisis de regresión ínter-específico incluyendo todas las vértebras de la C3 a la C7. Para llevar a cabo este análisis, previamente eliminamos toda la variación intra-grupal e intra-sexual calculando las matrices de covariación teniendo en cuenta el grupo y el sexo de cada individuo (Klingenberg, 1996). Posteriormente, analizamos la alometría estática con el objetivo de calcular la influencia del tamaño en la forma de manera intra-específica en individuos adultos y para cada vértebra (e.g., C3, C4, C5...) separadamente. Para ambos análisis de regresión utilizamos el logaritmo del tamaño centroide (log-CS) como medida del tamaño. Se ha optado por esta transformación logarítmica debido a la gran variabilidad existente causada por la gran diversidad existente entre especies/poblaciones, y el dimorfismo sexual en los grandes simios, especialmente en gorilas. Finalmente, para identificar y comparar los diferentes patrones alométricos a nivel taxonómico y vertebral, cuantificamos y comparamos los ángulos entre las distintas rectas de regresión o vectores (O'Higgins, 2000; Bastir et al., 2013). El ángulo entre los vectores (e.g., a y b) fue computado como el arcocoseno (a'b / sqrt(a'ab'b)), donde "sqrt" es la raíz cuadrada, y el apóstrofe representa la transposición de los vectores. La significación de los ángulos obtenidos fue calculada a partir de la comparación entre 10.000 vectores creados aleatoriamente y de distribución normal en una hiperesfera de dimensionalidad apropiada (Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013).

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Morfometría tradicional: descripción univariante

La descripción gráfica de los análisis univariantes de los diferentes grupos puede verse en la Figura 4.2 y en las Tablas 4.6-4.10. Los resultados de estos análisis muestran diferencias significativas (p-valor < 0,01) entre los grupos y también entre las diferentes vértebras cervicales (PERMANOVA; test de permutación n = 9.999). Los gráficos de la Figura 4.2 muestran claramente cómo tanto en los análisis hechos a partir de variables lineares como angulares las vértebras de los homínidos presentan patrones diferentes. Tan solo dos variables, el diámetro máximo dorso-ventral (MaxDVDi) y la longitud máxima del proceso espinoso (M13), siguen en los diferentes grupos un patrón relativamente similar. En el caso de los gibones, los *H. sapiens* y los *Pan*, estas dos variables muestran un incremento relativamente constante de la C3 a la C7, con la única excepción de las vértebras C6 y C7 en *Pan* que muestran resultados muy similares en ambas variables. Por el contrario, en los *Pongo* y en los *Gorilla*, las longitudes máximas en ambas variables se dan en las vértebras C4 y C5. Dentro de los taxones fósiles, los neandertales presentan unas vértebras cervicales dorso-ventralmente más largas que las de los *H. sapiens,* y con un ángulo en la apófisis espinosa más horizontal. Ambas especies de *Homo* presentan, en comparación con el resto de taxones, una orientación de las carillas articulares superiores más craneal, tan sólo superados por los valores obtenidos en la vértebra C3 del espécimen fósil U.W. 88-93 de la especie *A. sediba*. La variabilidad observable en los patrones del cuerpo vertebral en las cervicales de los hominoideos es importante. Los gibones y los *Pongo* presentan un patrón decreciente de la C3 a la C7 en la longitud cráneo-caudal del cuerpo vertebral (variable M1), mientras que los *Pan* muestran un patrón homogéneo en todas las vértebras cervicales. En cambio, en los humanos modernos, son las vértebras cervicales subaxiales más periféricas (i.e., C3 y C7) las que presentan los valores más altos.

En términos generales, los *H. sapiens* presentan cuerpos vertebrales más grandes, tanto cráneo-caudal como dorso-ventralmente con respecto a la longitud máxima dorso-ventral de la vértebra y a la longitud de la apófisis espinosa. Dentro de la muestra fósil, si bien los neandertales siguen el patrón de los humanos modernos, el resto de los fósiles presentan cuerpos vertebrales más pequeños cráneo-caudalmente. En el caso de los dos individuos fósiles U.W. 88-09 y KNM-WT 15000, esta circunstancia está relacionada con su condición de inmaduros. La longitud y orientación de la apófisis espinosa varía de

forma importante de unos grupos a otros. Los *Gorilla* y los *Pongo* tienen unas apófisis espinosas más largas y orientadas más horizontalmente que las del resto de los grupos. Tan sólo los gibones y los humanos modernos, con la excepción de la C7, presentan unas apófisis espinosas orientadas caudalmente. En el caso de los individuos fósiles, en esta variable, tienden a mostrar unos valores más próximos a los de los homínidos no humanos. El patrón en la orientación cráneo-caudal de las carillas articulares es similar

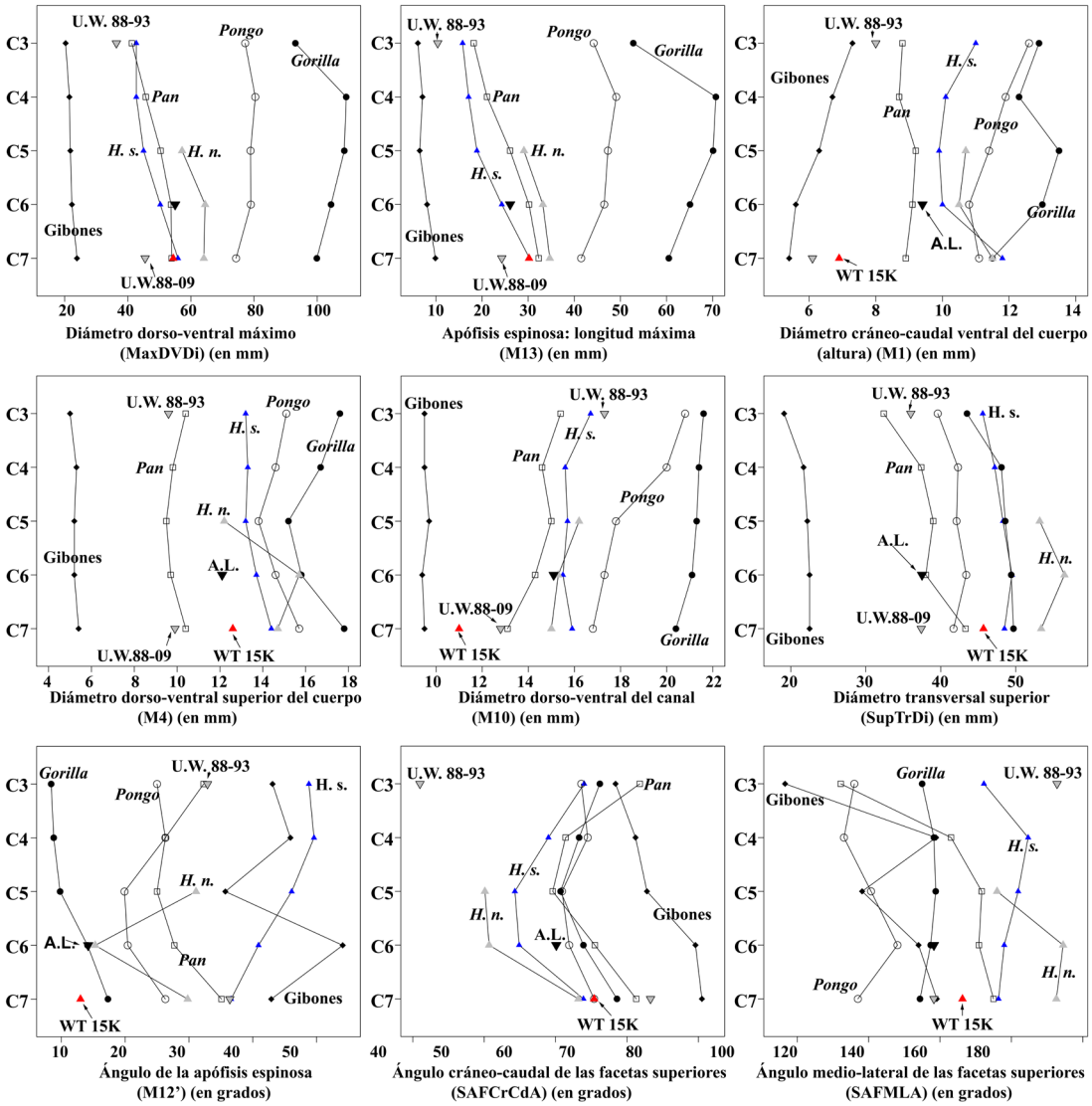


Figura 4.2 Representación univariante de los valores medios obtenidos de las seis variables lineares y de las tres angulares (ver Tabla 4.4 para las definiciones). Vértebra correspondiente en el eje de las Y. Aquí están representados los cinco grupos actuales y los individuos fósiles. Los valores bajos de los individuos U.W. 88-09 y KNM-WT 15000 en el diámetro cráneo-caudal del cuerpo vertebral, comparado con los humanos modernos, pueden ser debidos a la inmadurez en el momento de la muerte. Nótese los valores extremos del individuo de la especie *A. sediba* U.W. 88-93 (C3) en los ángulos cráneo-caudal y medio-lateral de las carillas articulares superiores. Rombos negros = gibones, círculos sin rellenar = *Pongo*, círculos negros = *Gorilla*, cuadrados sin rellenar = *Pan*, triángulos azules = *Homo sapiens*, triángulos grises = *Homo neanderthalensis*, triángulos rojos = KNM-WT 15000, triángulos grises invertidos = *Australopithecus sediba*, triángulos negros invertidos = *Australopithecus afarensis*. *H. s.* = *Homo sapiens*, *H. n.* = *Homo neanderthalensis*, WT 15K = KNM-WT 15000 (*Homo erectus*), A.L. = A.L. 333-106 (*Australopithecus afarensis*), U.W. 88-09 y U.W. 88-93 pertenecen a la especie *Australopithecus sediba*.

Tabla 4.6 Tercera vértebra cervical (C3): Dimensiones brutas (en mm) derivadas de los *landmarks* de toda la muestra utilizada en este estudio, los resultados de los test no-paramétricos llevados a cabo entre la muestra de las tres especies actuales de homininosa y los resultados del z-score entre los especímenes fósiles y las tres muestras de homininos[b].

Taxón	MaxDVDi[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	M13[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	M1[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	M4[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	M10[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	M12'[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	SupTrDi[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	SAFCrCdA[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	SAFMLA[c] Mean±SD (Min-Max) (*n*)
***H. sapiens* (*n* = 44)**	42,7 ± 3,7 (34,3-50,0)	15,8 ± 3,7 (8,9-23,8)	11,0 ± 1,8 (6,0-15,3)	13,2 ± 1,3 (10,4-16,6)	16,7 ± 1,9 (12,8-22,1)	48,8 ± 8,7 (23,4-62,3)	45,6 ± 4,3 (37,3-57,3)	64,0 ± 8,1 (47,6-83,2)	152,3 ± 13,4 (103,5-174,3)
Pan	41,3 ± 6,1 (30,3-56,0) (40)	18,2 ± 2,1 (14,6-24,6) (40)	8,8 ± 1,5 (6,6-12,4) (40)	10,4 ± 1,9 (8,1-15,7) (40)	15,4 ± 2,1 (11,3-19,4) (40)	32,3 ± 9,3 (6,6-49,6) (40)	32,4 ± 3,4 (27,0-42,3) (39)	71,8 ± 6,8 (56,3-83,9) (39)	112,2 ± 21,7 (56,3-145,2) (39)
***Gorilla* (*n* = 24)**	93,1 ± 20,3 (55,4-123,2)	52,8 ± 18,1 (21,0-80,8)	12,9 ± 2,4 (8,6-19,3)	17,6 ± 3,4 (11,5-22,8)	21,6 ± 2,2 (17,6-25,7)	8,4 ± 5,8 (1,3-23,7)	43,5 ± 4,8 (35,3-55,5)	66,2 ± 10,6 (37,1-82,3)	135,0 ± 21,3 (90,0-174,4)
KW	**	**	**	**	**	**	**	**	**
HS-*Pan*	NS	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**
***Pan*-GO**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	NS	**S**
HS-GO	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	NS	NS	**S**
***A. sediba* (U,W. 88-93)**	**36,4** (3)	**10,4** (2,3)	**8,0** (3)	**9,6** (1,3)	17,3 (3)	**32,9** (3)	**36,0** (1)	**41,0** (1,2,3)	**172,8** (2)
***Pongo* (*n* = 4)**	77,2 ± 7,7 (69,8-88,1)	44,2 ± 7,4 (38,6-54,9)	12,6 ± 1,7 (10,7-14,6)	15,1 ± 1,1 (13,7-16,2)	20,8 ± 2,1 (19,3-23,8)	25,0 ± 4,0 (21,7-30,9)	39,6 ± 3,6 (36,6-44,8)	63,6 ± 11,3 (57,1-80,5)	116,0 ± 29,5 (75,2-145,1)
Gibones (*n* = 5)	20,3 ± 2,3 (17,3-23,4)	6,1 ± 1,4 (4,4-7,9)	7,3 ± 0,7 (6,3-8,1)	5,0 ± 0,8 (4,2-6,0)	9,5 ± 0,9 (8,6-10,7)	43,1 ± 4,6 (40,1-51,3)	19,1 ± 1,9 (17,0-22,1)	68,4 ± 4,5 (64,7-76,3)	96,6 ± 26,7 (62,3-118,)

[a]Para aquellas variables que muestran diferencias significativas entre las muestras, un test de dos-colas de los rangos con signo de Wilcoxon fue llevado a cabo entre los tres grupos aplicando una corrección Dunn-Šidák para las comparaciones múltiples [1-(1-α)1/n] con un α = 0,05. Los tres grupos en consideración son HS = *H. sapiens*; *Pan* = *Pan*; GO = *Gorilla*. El *p*-valor umbral obtenido sería 0,01695. NS = no-significativo; S = significativo (*p*-valor <0,01695).
[b]Los valores en negrita son significativamente diferentes en el análisis del z-score para al menos uno de las tres muestras comparativas de homininos. El número entre paréntesis indica el grupo del cual difiere 1) *H. sapiens*; 2) *Pan*; 3) *Gorilla*. Los valores subrayados indican que el valor está fuera de rango para al menos uno de los tres grupos de homininos en comparación.
[c]Ver la Tabla 4.4 para la definición de las variables.

Tabla 4.7 Tercera vértebra cervical (C4): Dimensiones brutas (en mm) derivadas de los *landmarks* de toda la muestra utilizada en este estudio, los resultados de los test no-paramétricos llevados a cabo entre la muestra de las tres especies actuales de homininosa y los resultados del z-score entre los especímenes fósiles y las tres muestras de homininos[b].

Taxón	MaxDVDi[b] Mean±SD (Min-Max)	M13[b] Mean±SD (Min-Max)	M1[b] Mean±SD (Min-Max)	M4[b] Mean±SD (Min-Max)	M10[b] Mean±SD (Min-Max)	M12[b] Mean±SD (Min-Max)	SupTrDi[b] Mean±SD (Min-Max)	SAFCrCdA[b] Mean±SD (Min-Max)	SAFMLA[b] Mean±SD (Min-Max)
***H. sapiens* (*n* = 46)**	42,7 ± 4,4 (33,4-53,6)	17,1 ± 3,8 (10,3-26,3)	10,1 ± 1,6 (6,7-13,8)	13,3 ± 1,6 (10,4-16,1)	15,6 ± 1,8 (12,6-19,6)	49,6 ± 8,4 (29,1-69,0)	47,2 ± 4,3 (36,6-56,7)	59,0 ± 6,8 (41,9-70,0)	164,7 ± 9,5 (141,6-177,2)
***Pan* (*n* = 38)**	45,7 ± 6,9 (33,4-60,4)	21,1 ± 2,1 (17,1-26,4)	8,7 ± 1,3 (6,3-11,6)	9,8 ± 1,7 (7,3-13,1)	14,6 ± 1,7 (12,0-18,4)	26,3 ± 9,1 (5,1-47,9)	37,4 ± 3,2 (31,2-45,7)	61,4 ± 5,7 (44,4-71,4)	143,1 ± 11,9 (103,9-163,0)
***Gorilla* (*n* = 24)**	109,2 ± 19,7 (70,7-137,8)	70,7 ± 15,9 (37,3-93,9)	12,3 ± 2,6 (6,6-16,7)	16,7 ± 3,1 (11,7-22,0)	21,4 ± 2,5 (16,1-26,1)	8,8 ± 4,9 (2,4-19,8)	48,1 ± 6,2 (38,1-61,4)	63,3 ± 5,9 (51,4-75,5)	138,3 ± 17,4 (88,2-177,2)
KW	**	**	**	**	**	**	**	*	**
HS-*Pan*	NS	**S**	**S**	**S**	NS	**S**	**S**	NS	**S**
***Pan*-GO**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	NS	NS
HS-GO	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	NS	**S**	**S**
***Pongo* (*n* = 5)**	80,4 ± 3,2 (77,8-85,9)	49,1 ± 5,0 (44,5-57,0)	11,9 ± 1,0 (10,8-13,0)	14,6 ± 1,9 (12,2-16,6)	20,0 ± 1,4 (18,8-22,2)	26,3 ± 11,2 (17,4-45,3)	42,3 ± 6,4 (33,5-51,3)	64,5 ± 7,8 (51,7-72,7)	113,1 ± 13,9 (99,4-135,9)
Gibones (*n* = 5)	21,5 ± 3,0 (18,0-25,0)	7,1 ± 1,1 (5,4-8,4)	6,7 ± 1,3 (5,0-8,2)	5,3 ± 0,7 (4,7-6,2)	9,5 ± 1,0 (8,6-11,1)	45,9 ± 4,8 (40,4-52,2)	21,7 ± 2,1 (19,5-24,6)	71,2 ± 3,7 (67,2-75,7)	138,9 ± 7,5 (130,0-149,8)

[a]Para aquellas variables que muestran diferencias significativas entre las muestras, un test de dos-colas de los rangos con signo de Wilcoxon fue llevado a cabo entre los tres grupos aplicando una corrección Dunn-Šidák para las comparaciones múltiples [1-(1-α)1/n] con un α = 0,05. Los tres grupos en consideración son HS = *H. sapiens*; *Pan* = *Pan*; GO = *Gorilla*. El *p*-valor umbral obtenido sería 0,01695. NS = no-significativo; S = significativo (*p*-valor <0,01695).
[b]Los valores en negrita son significativamente diferentes en el análisis del z-score para al menos uno de las tres muestras comparativas de homininos. El número entre paréntesis indica el grupo del cual difiere 1) *H. sapiens*; 2) *Pan*; 3) *Gorilla*. Los valores subrayados indican que el valor está fuera de rango para al menos uno de los tres grupos de homininos en comparación.
[c]Ver la Tabla 4.4 para la definición de las variables.

Tabla 4.8 Tercera vértebra cervical (C5): Dimensiones brutas (en mm) derivadas de los *landmarks* de toda la muestra utilizada en este estudio, los resultados de los test no-paramétricos llevados a cabo entre la muestra de las tres especies actuales de homininosa y los resultados del z-score entre los especímenes fósiles y las tres muestras de homininos[b].

Taxón	MaxDVDi[c] Mean±SD (Min-Max)	M13[c] Mean±SD (Min-Max)	M1[c] Mean±SD (Min-Max)	M4[c] Mean±SD (Min-Max)	M10[c] Mean±SD (Min-Max)	M12[c] Mean±SD (Min-Max)	SupTrDi[c] Mean±SD (Min-Max)	SAFCrCdA[c] Mean±SD (Min-Max)	SAFMLA[c] Mean±SD (Min-Max)
***H. sapiens* (*n* = 46)**	50,3 ± 5,9 (32,4-61,6)	24,3 ± 4,5 (13,4-34,7)	10,0 ± 1,7 (7,0-14,8)	13,7 ± 1,4 (9,9-16,8)	15,5 ± 1,4 (13,3-19,0)	40,9 ± 11,4 (9,4-61,0)	49,5 ± 4,8 (39,5-61,8)	54,9 ± 6,4 (38,9-70,2)	158,0 ± 10,2 (139,3-177,4)
***Pan* (*n* = 44)**	53,7 ± 5,9 (42,7-69,6)	30,2 ± 4,6 (19,6-43,4)	9,1 ± 1,1 (7,0-11,8)	9,7 ± 1,6 (6,7-13,7)	14,3 ± 1,7 (10,7-19,0)	27,7 ± 6,8 (13,6-42,6)	38,0 ± 3,2 (32,8-43,8)	65,5 ± 6,3 (51,4-83,8)	150,9 ± 12,3 (117,4-174,7)
***Gorilla* (*n* = 27)**	104,4 ± 20,0 (70,9-136,6)	65,1 ± 16,0 (38,6-88,0)	13,0 ± 2,6 (8,4-18,3)	15,8 ± 2,8 (11,1-20,3)	21,1 ± 3,0 (14,9-26,1)	14,1 ± 6,9 (1,2-24,8)	49,4 ± 6,7 (40,7-65,1)	63,9 ± 6,3 (53,4-78,6)	137,4 ± 16,1 (105,0-165,6)
KW	**	**	**	**	**	**	**	**	**
HS-*Pan*	NS	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**
***Pan*-GO**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	NS	**S**
HS-GO	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	NS	**S**	**S**
***H. neanderthalensis* (La Chapelle-aux-Saints 1)**	**64,5** (**1**,**3**)	**33,2** (**1**,**3**)	10,5	**15,7** (**2**)	15,3	15,3	**56,5** (**2**)	**50,7** (**2**,**3**)	**174,5** (**3**)
***A. afarensis* (A.L.333-106)**	**55,0** (**3**)	**26,1** (**3**)	9,4	12,1	**15,1** (**3**)	**14,2** (**1**,**2**)	**37,5** (**1**,3)	60,1	138,3 (1)
***Pongo* (*n* = 5)**	79,0 ± 2,0 (75,0-82,2)	46,5 ± 4,4 (41,5-53,0)	10,8 ± 0,7 (9,8-11,7)	14,6 ± 2,1 (12,5-17,7)	17,3 ± 0,7 (16,5-18,2)	20,4 ± 6,2 (14,9-30,5)	43,4 ± 3,2 (39,9-47,0)	61,9 ± 11,0 (53,1-79,0)	128,1 ± 25,7 (83,5-147,3)
Gibones (*n* = 5)	22,3 ± 3,1 (17,8-25,6)	8,1 ± 1,1 (6,2-8,8)	5,6 ± 1,2 (3,9-6,6)	5,2 ± 0,6 (4,4-6,0)	9,4 ± 0,7 (9,0-10,7)	54,1 ± 16,1 (37,1-77,1)	22,5 ± 4,1 (19,3-29,5)	79,6 ± 9,9 (68,5-94,2)	134,0 ± 15,8 (111,5-151,1)

[a]Para aquellas variables que muestran diferencias significativas entre las muestras, un test de dos-colas de los rangos con signo de Wilcoxon fue llevado a cabo entre los tres grupos aplicando una corrección Dunn-Šidák para las comparaciones múltiples [1-(1-α)1/n] con un α = 0,05. Los tres grupos en consideración son HS = *H. sapiens*; *Pan* = *Pan*; GO = *Gorilla*. El *p*-valor umbral obtenido sería 0,01695. NS = no-significativo; S = significativo (*p*-valor <0,01695).
[b]Los valores en negrita son significativamente diferentes en el análisis del z-score para al menos uno de las tres muestras comparativas de homininos. El número entre paréntesis indica el grupo del cual difiere 1) *H. sapiens*; 2) *Pan*; 3) *Gorilla*. Los valores subrayados indican que el valor está fuera de rango para al menos uno de los tres grupos de homininos en comparación.
[c]Ver la Tabla 4.4 para la definición de las variables.

Tabla 4.9 Tercera vértebra cervical (C6): Dimensiones brutas (en mm) derivadas de los *landmarks* de toda la muestra utilizada en este estudio, los resultados de los test no-paramétricos llevados a cabo entre la muestra de las tres especies actuales de homininosa y los resultados del z-score entre los especímenes fósiles y las tres muestras de homininos[b].

Taxón	MaxDVDi[c] Mean±SD (Min-Max)	M13[c] Mean±SD (Min-Max)	M1[c] Mean±SD (Min-Max)	M4[c] Mean±SD (Min-Max)	M10[c] Mean±SD (Min-Max)	M12[rc] Mean±SD (Min-Max)	SupTrDi[c] Mean±SD (Min-Max)	SAFCrCdA[c] Mean±SD (Min-Max)	SAFMLA[c] Mean±SD (Min-Max)
H. sapiens **(*n* = 46)**	50,3 ± 5,9 (32,4-61,6)	24,3 ± 4,5 (13,4-34,7)	10,0 ± 1,7 (7,0-14,8)	13,7 ± 1,4 (9,9-16,8)	15,5 ± 1,4 (13,3-19,0)	40,9 ± 11,4 (9,4-61,0)	49,5 ± 4,8 (39,5-61,8)	54,9 ± 6,4 (38,9-70,2)	158,0 ± 10,2 (139,3-177,4)
Pan **(*n* = 44)**	53,7 ± 5,9 (42,7-69,6)	30,2 ± 4,6 (19,6-43,4)	9,1 ± 1,1 (7,0-11,8)	9,7 ± 1,6 (6,7-13,7)	14,3 ± 1,7 (10,7-19,0)	27,7 ± 6,8 (13,6-42,6)	38,0 ± 3,2 (32,8-43,8)	65,5 ± 6,3 (51,4-83,8)	150,9 ± 12,3 (117,4-174,7)
Gorilla **(*n* = 27)**	104,4 ± 20,0 (70,9-136,6)	65,1 ± 16,0 (38,6-88,0)	13,0 ± 2,6 (8,4-18,3)	15,8 ± 2,8 (11,1-20,3)	21,1 ± 3,0 (14,9-26,1)	14,1 ± 6,9 (1,2-24,8)	49,4 ± 6,7 (40,7-65,1)	63,9 ± 6,3 (53,4-78,6)	137,4 ± 16,1 (105,0-165,6)
KW	**	**	**	**	**	**	**	**	**
HS-*Pan*	NS	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**
***Pan*-GO**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	NS	**S**
HS-GO	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	**S**	NS	**S**	**S**
H. neanderthalensis **(La Chapelle-aux-Saints 1)**	**64,5** (1,3)	**33,2** (1,3)	10,5	**15,7** (2)	15,3	15,3	**56,5** (2)	**50,7** (2,3)	**174,5** (3)
A. afarensis **(A.L.333-106)**	**55,0** (3)	**26,1** (3)	9,4	12,1	**15,1** (3)	**14,2** (1,2)	**37,5** (1,3)	60,1	138,3 (1)
Pongo **(*n* = 5)**	79,0 ± 2,0 (75,0-82,2)	46,5 ± 4,4 (41,5-53,0)	10,8 ± 0,7 (9,8-11,7)	14,6 ± 2,1 (12,5-17,7)	17,3 ± 0,7 (16,5-18,2)	20,4 ± 6,2 (14,9-30,5)	43,4 ± 3,2 (39,9-47,0)	61,9 ± 11,0 (53,1-79,0)	128,1 ± 25,7 (83,5-147,3)
Gibones (*n* = 5)	22,3 ± 3,1 (17,8-25,6)	8,1 ± 1,1 (6,2-8,8)	5,6 ± 1,2 (3,9-6,6)	5,2 ± 0,6 (4,4-6,0)	9,4 ± 0,7 (9,0-10,7)	54,1 ± 16,1 (37,1-77,1)	22,5 ± 4,1 (19,3-29,5)	79,6 ± 9,9 (68,5-94,2)	134,0 ± 15,8 (111,5-151,1)

[a]Para aquellas variables que muestran diferencias significativas entre las muestras, un test de dos-colas de los rangos con signo de Wilcoxon fue llevado a cabo entre los tres grupos aplicando una corrección Dunn-Šidák para las comparaciones múltiples [1-(1-α)1/n] con un α = 0,05. Los tres grupos en consideración son HS = *H. sapiens*; *Pan* = *Pan*; GO = *Gorilla*. El *p*-valor umbral obtenido sería 0,01695. NS = no-significativo; S = significativo (*p*-valor <0,01695).
[b]Los valores en negrita son significativamente diferentes en el análisis del z-score para al menos uno de las tres muestras comparativas de homininos. El número entre paréntesis indica el grupo del cual difiere 1) *H. sapiens*; 2) *Pan*; 3) *Gorilla*. Los valores subrayados indican que el valor está fuera de rango para al menos uno de los tres grupos de homininos en comparación.
[c]Ver la Tabla 4.4 para la definición de las variables.

Tabla 4.10 Tercera vértebra cervical (C7): Dimensiones brutas (en mm) derivadas de los *landmarks* de toda la muestra utilizada en este estudio, los resultados de los test no-paramétricos llevados a cabo entre la muestra de las tres especies actuales de homininosa y los resultados del z-score entre los especímenes fósiles y las tres muestras de homininos[b].

Taxón	**MaxDVDi**[d] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	**M13**[d] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	**M1**[dd] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	**M4**[d] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	**M10**[d] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	**M12'**[d] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	**SupTrDi**[d] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	**SAFCrCdA**[d] Mean±SD (Min-Max) (*n*)	**SAFMLA**[d] Mean±SD (Min-Max) (*n*)
H. sapiens	55,9 ± 5,2 (43,2-63,5) (53)	30,3 ± 3,8 (22,9-39,8) (53)	11,8 ± 1,4 (7,3-15,8) (53)	14,4 ± 1,6 (9,8-18,2) (53)	15,8 ± 1,5 (13,1-19,7) (53)	36,6 ± 8,8 (7,7-57,4) (53)	48,5 ± 4,9 (37,8-59,5) (53)	63,9 ± 5,2 (53,8-74,8) (53)	156,4 ± 10,1 (134,9-178,0) (52)
***Pan* (*n* = 41)**	53,9 ± 5,5 (45,1-71,4)	32,3 ± 3,9 (26,4-46,5)	8,9 ± 1,0 (6,8-11,5)	10,4 ± 1,8 (7,2-14,2)	13,1 ± 1,3 (10,1-17,5)	35,1 ± 6,8 (19,9-50,0)	43,3 ± 4,5 (33,9-58,1)	71,3 ± 6,1 (59,1-88,0)	155,0 ± 12,3 (121,4-174,0)
***Gorilla* (*n* = 27)**	99,9 ± 17,6 (69,7-124,9)	60,5 ± 14,2 (34,4-80,0)	11,5 ± 2,1 (7,5-15,3)	17,8 ± 3,4 (13,2-24,7)	20,2 ± 2,8 (14,4-26,3)	17,3 ± 6,6 (4,7-28,1)	49,7 ± 7,6 (36,8-68,3)	68,6 ± 9,0 (50,9-83,1)	134,4 ± 16,2 (91,9-161,8)
KW	**	**	**	**	**	**	**	**	**
HS-*Pan*	NS	NS	**S**	**S**	**S**	NS	**S**	**S**	NS
***Pan*-GO**	**S**	**S**	**S**	NS	**S**	**S**	**S**	NS	**S**
HS-GO	**S**	**S**	NS	**S**	**S**	**S**	NS	**S**	**S**
***H. neanderthalensis* mean (*n* = 2)**	64,1	34,7	11,5	14,7	17,0	29,8	53,4	63,2	172,6
La Chapelle-aux-Saints 1	**65,9** (1,**3**)	36,3	**12,7** (**2**)	**15,8** (**2**)	**16,0** (**2**)	28,7 (3)	**56,2** (**2**)	61,7	**170,8** (**3**)
Regourdou 1	**62,3** (**3**)	32,8 (3)	10,3	13,5	**17,9** (**2**)	**30,9** (**3**)	50,5	64,7	**174,5** (**3**)
H. erectus	**54,4** (**3**)	**30,2** (**3**)	**6,9** (**1**,**2**,**3**)	12,6 (3)	**11,0** (**1**,**3**)[c]	**13,0** (**1**,**2**)	45,7	65,4	146,3
A. sediba	**45,5** (**1**,**3**)	**24,3** (**2**,**3**)	**6,1** (**1**,**2**,**3**)	**9,9** (**1**,**3**)	**12,8** (**1**,**3**)	**36,4** (**3**)	**37,4** (**1**)	73,3	**138,3** (**2**)
***Pongo* (*n* = 5)**	74,3 ± 1,8 (71,9-76,7)	41,5 ± 2,5 (38,7-44,0)	11,1 ± 0,4 (10,7-11,7)	15,7 ± 2,4 (13,2-18,6)	16,8 ± 1,5 (15,0-18,5)	26,3 ± 3,1 (20,7-28,0)	41,7 ± 4,4 (35,6-46,6)	65,4 ± 11,4 (51,2-76,4)	117,0 ± 21,7 (95,5-146,0)
Gibones (*n* = 5)	23,9 ± 3,7 (17,8-28,0)	9,9 ± 2,1 (6,4-11,6)	5,4 ± 1,9 (4,1-8,7)	5,4 ± 0,7 (4,5-6,4)	8,5 ± 0,9 (7,5-9,6)	42,9 ± 18,6 (10,9-58,2)	22,5 ± 1,6 (20,5-24,9)	80,5 ± 11,8 (59,9-89,8)	139,1 ± 11,4 (126,4-152,3)

[a]Para aquellas variables que muestran diferencias significativas entre las muestras, un test de dos-colas de los rangos con signo de Wilcoxon fue llevado a cabo entre los tres grupos aplicando una corrección Dunn-Šidák para las comparaciones múltiples [1-(1-α)1/n] con un α = 0,05. Los tres grupos en consideración son HS = *H. sapiens*; *Pan* = *Pan*; GO = *Gorilla*. El *p*-valor umbral obtenido sería 0,01695. NS = no-significativo; S = significativo (*p*-valor <0,01695).
[b]Los valores en negrita son significativamente diferentes en el análisis del z-score para al menos uno de las tres muestras comparativas de homininos. El número entre paréntesis indica el grupo del cual difiere 1) *H. sapiens*; 2) *Pan*; 3) *Gorilla*. Los valores subrayados indican que el valor está fuera de rango para al menos uno de los tres grupos de homininos en comparación.
[c]Ver la Tabla 4.4 para la definición de las variables.

en los hominoideos. Las vértebras centrales de la columna cervical subaxial presentan una orientación más craneal mientras que la C3 y la C7 más caudal. En la orientación medio-lateral de las carillas hay diferencias mayores entre grupos. Los valores más altos, es decir, una orientación más lateral de las carillas, los presentan los humanos modernos junto con los neandertales junto con el fósil de la vértebra C3 de la especie *A. sediba*. Los resultados aquí obtenidos para los fósiles de neandertal son coherentes con los publicados hasta el momento (ver Gómez-Olivencia et al., 2013a, b para más detalle).

Morfometría tradicional: Análisis de componentes principales (ACP)

La Figura 4.3 representa los resultados de los dos ACPs realizados a partir de las variables lineares, y cada punto en el morfoespacio corresponde con la columna cervical subaxial de cada individuo. Los resultados del ACP-1 y los del ACP-2, éste último utilizando los residuos de las variables para eliminar la influencia del tamaño, se pueden observar en la Figura 4.2 y en la Tabla 4.11. En el ACP-1, el primer componente principal (CP1) representa fundamentalmente la influencia del tamaño en la variación (Tabla 4.11). A lo largo de este eje de máxima variación se distribuyen los cinco grupos de hominoideos dependiendo del tamaño de su columna cervical. El segundo componente principal (CP2) discrimina los *H. sapiens* del resto de los hominoideos (Figura 4.3a).

Tabla 4.11 Valores propios (o autovalores) y proporciones de varianza de los 10 primeros componentes principales (CPs) de ambos ACPs (en base a morfometría tradicional).

Análisis	ACP-1 (no-modificado)			ACP-2[a]		
CPs	Autovalores	Proporción de varianza	Proporción acumulada	Autovalores	Proporción de varianza	Proporción acumulada
CP1	21,720	0,483	0,483	18,835	0,419	0,419
CP2	8,954	0,199	0,682	8,227	0,183	0,601
CP3	2,975	0,066	0,748	3,615	0,080	0,682
CP4	1,787	0,040	0,788	2,693	0,060	0,742
CP5	1,196	0,027	0,814	1,938	0,043	0,785
CP6	0,965	0,021	0,836	1,649	0,037	0,821
CP7	0,905	0,020	0,856	1,283	0,029	0,850
CP8	0,775	0,017	0,873	0,987	0,022	0,872
CP9	0,719	0,160	0,889	0,758	0,017	0,889
CP10	0,652	0,015	0,903	0,537	0,012	0,901

[a]Variables divididas por la media geométrica.

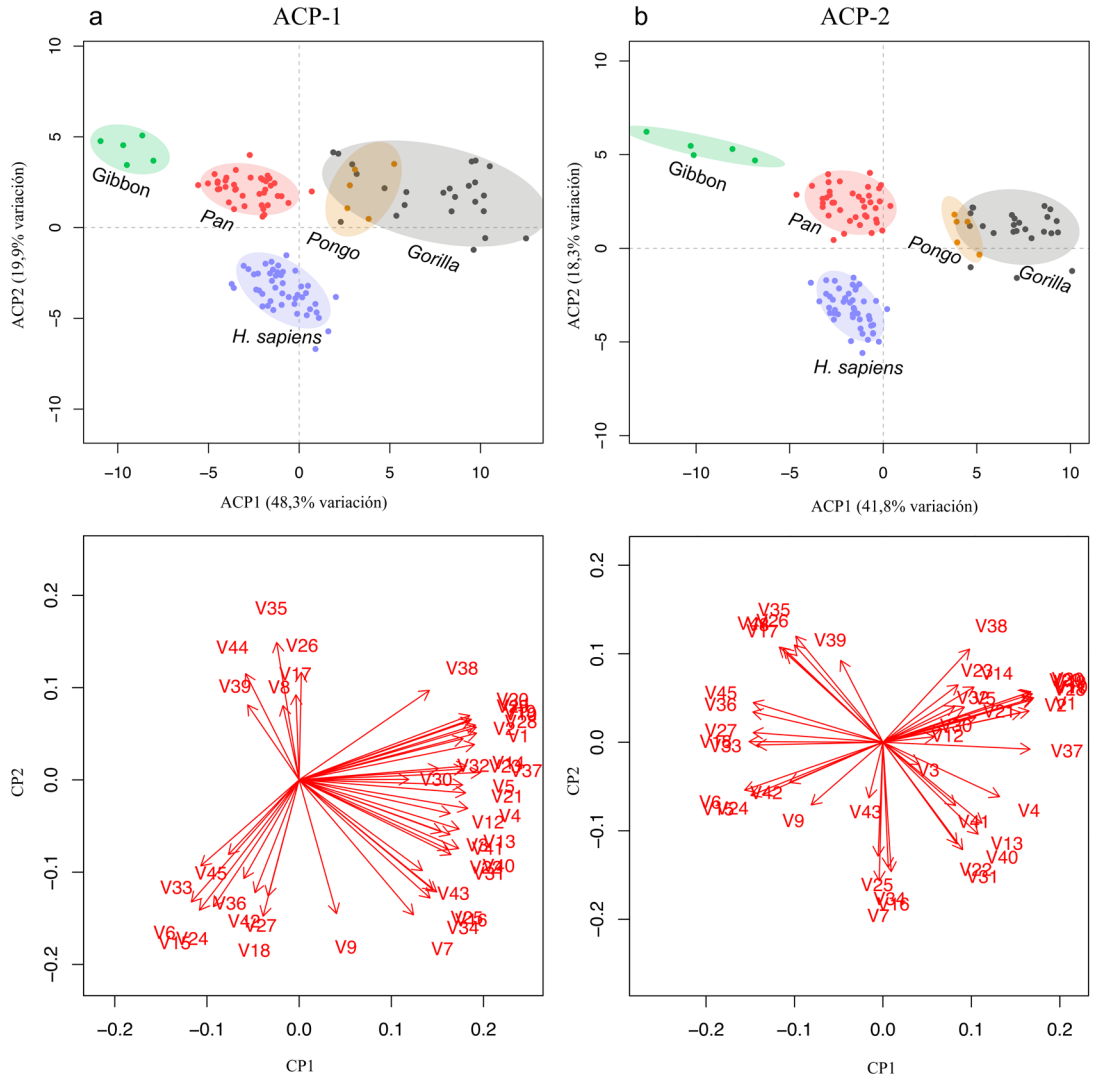


Figura 4.3 Diagrama de dispersión bivariante basado en el análisis de componentes principales (ACP) de la columna cervical subaxial en hominoideos (*n* = 119). Dos ACPs fueron llevados a cabo: A) uno con las variables sin modificar (ACP-1), y un segundo ACP en el cual los valores brutos han sido divididos por la media geométrica (ACP-2). Nótese como los humanos modernos están separados del resto de los grupos a lo largo del eje del CP2. El ACP con las variables modificadas (ACP-2) muestra como la eliminación del factor tamaño reduce la variabilidad intra-específica. Las elipses de equiprobabilidad representan el 90% de la variación.

Los valores negativos en el eje del CP2, ocupado principalmente por los *H. sapiens*, están relacionados con un ángulo menos horizontal de la apófisis espinosa y con una mayor orientación medio-lateral de las carillas articulares superiores, especialmente en las vértebras cervicales subaxiales más craneales (Figura 4.3b y Tablas 4.11 y 4.12). Los resultados del ACP-2, calculado a partir de los residuos de las variables, no difieren de manera sustancial de los obtenidos en el ACP-1. La distribución de los grupos en el morfoespacio es similar a la obtenida en el análisis anterior, si bien la variabilidad intra-grupal se ha visto reducida, especialmente en los *Gorilla* (Figura 4.3b; Tablas 4.11- 4.12).

Tabla 4.12 Valores propios (o autovalores) de los dos componentes principales (CPs) derivados de la morfometría tradicionala.

Variable	Var. equivalente	ACP-1 (no-modificado)		ACP-2[b]		Variable	Var. equivalente	ACP-1 (no-modificado)		ACP-2[b]	
		CP1	CP2	CP1	CP2			CP1	CP2	CP1	CP2
V1	MaxDVDi	**0,201**			**0,209**	**V24**	M12’		**-0,226**		-0,172
V2	M13	0,188			0,197	**V25**	SuptrDi	0,154	-0,196		
V3	M1	0,163				**V26**	SAFCrCdA		0,192		
V4	M4	0,193			0,167	**V27**	SAFMLA		**-0,207**		-0,185
V5	M10	0,187				**V28**	MaxDVDi	**0,203**			**0,213**
V6	M12’		**-0,218**		-0,197	**V29**	M13	0,196			**0,208**
V7	SuptrDi		**-0,241**			**V30**	M1				0,000
V8	SAFCrCdA					**V31**	M4	0,174			
V9	SAFMLA		**-0,238**			**V32**	M10	0,159			
V10	MaxDVDi	**0,203**			**0,215**	**V33**	M12’		-0,153		-0,180
V11	M13	0,197			**0,213**	**V34**	SuptrDi		**-0,211**		
V12	M1	0,173				**V35**	SAFCrCdA		**0,245**		
V13	M4	0,183				**V36**	SAFMLA		-0,176		-0,186
V14	M10	0,192				**V37**	MaxDVDi	**0,208**			**0,210**
V15	M12’		**-0,232**		-0,188	**V38**	M13		0,159		
V16	SuptrDi	0,158	-0,200			**V39**	M1				
V17	SAFCrCdA		0,152			**V40**	M4	0,183			
V18	SAFMLA		**-0,243**		-0,191	**V41**	M10	0,173			
V19	MaxDVDi	**0,202**			**0,213**	**V42**	M12’		**-0,201**		0,000
V20	M13	0,195			**0,211**	**V43**	SuptrDi		-0,162		
C21	M1	0,191			0,000	**V44**	SAFCrCdA		0,189		
V22	M4	0,171				**V45**	SAFMLA				-0,185
V23	M10	0,189									

[a]Números de las variables detallados en la Tabla 4.4. Variables con valores por encima de ±0,20 en negrita, variables con valores por debajo de ±0,15 no están mostrados en la tabla. El CP1 está mayormente relacionado con la longitud máxima dorso-ventral (i.e., V1, V10, V19, V28, V37), y el CP2 con el ángulo de la apófisis espinosa (i.e., V6, V15, V24, V33, V42), y con la orientación medio-lateral de las carillas articulares superiores.
[b]Variables divididas por la media geométrica.

Morfometría tradicional: alometría

La Tablas 4.13 muestra la fuerte y significativa influencia del tamaño en el CP1, tanto intra como ínter-específicamente. Como cabría esperar, los resultados del ACP-2 muestran una correlación menor entre las variables dependientes (forma) y la independiente (tamaño) que los obtenidos del ACP-1, especialmente en aquellos grupos en los que el dimorfismo sexual y la variabilidad intra-grupal es mayor (i.e., *Gorilla* y *Pan*). A pesar de ello, existe una relación significativa entre el CP1 y el tamaño.

Morfometría tradicional: morfología cervical, locomoción y postura

La Figura 4.4 expone los resultados del análisis PLS entre la morfología de las vértebras subaxiales (bloque 2) y las variables relacionadas con la postura y la locomoción (bloque 1). El porcentaje de asociación entre ambos bloques en el primer eje alcanza el 73,2% de la covariación total, y el porcentaje global teniendo en cuenta todos los ejes un 15,1%. El bipedismo, y en menor medida la braquiación están relacionados con los valores más altos del bloque 1, mientras que el resto de las variables están relacionadas con los valores más bajos de este bloque (Figura 4.4b). En el segundo bloque, relacionado con la morfología vertebral, cuatro de las nueve variables destacan entre los valores más altos: la anchura de la vértebra, la inclinación de la apófisis espinosa, el ángulo de las carillas articulares superiores en el plano medio-lateral, y la longitud medio-lateral del cuerpo vertebral (Figura 4.4c). Igualmente, los valores de estas variables difieren en cada vértebra: las vértebras situadas en una posición más craneal presentan valores más positivos que las situadas más caudalmente. Destacan dentro de los valores positivos aquellas variables asociadas con la anchura medio-lateral y ángulo medio-lateral de las carillas articulares superiores, y para los negativos, las variables relacionadas con la longitud de la apófisis espinosa (Figura 4.4d).

Tabla 4.13 Resultados del análisis de regresión entre los dos componentes principales (CP1-CP2) y la media geométrica.

Análisis	Componente principal	R^2 corregido			
		Todos los grupos	*Homo sapiens*	*Gorilla*	*Pan*
ACP-1 (sin-modificar)	**CP1**	**0,802****	**0,747****	**0,823****	**0,718****
	CP2	**0,079****	**0,345****	**0,126***	0,019
ACP-2[a]	**CP1**	**0,627****	**0,344****	**0,481****	**0,393****
	CP2	**0,136****	0,033	-0,006	-0,022

Valores significativos en negrita. * = *p*-valor < 0,05, ** = *p*-valor < 0,01.
[a]Variables divididas por la media geométrica.

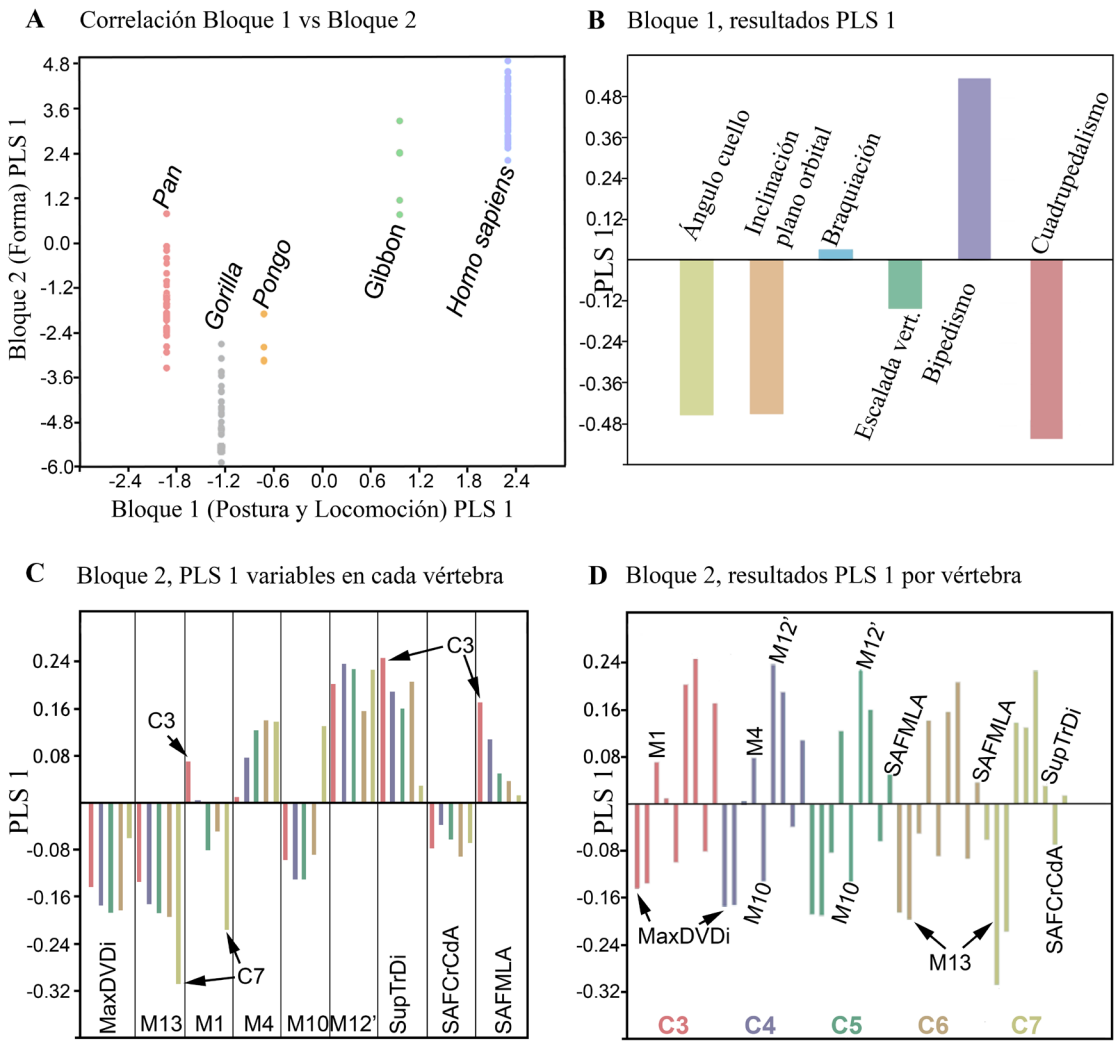


Figura 4.4 Resultados del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS). A) Correlación entre la forma de las vértebras cervicales, y la postura de la cabeza y los valores de locomoción. Los humanos modernos muestran los valores más altos en ambos bloques, y los grupos cuadrúpedos los más bajos. B) Primer bloque, PLS1 representa la postura de la cabeza y los valores de la locomoción. C y D) Estos gráficos representan el segundo bloque del PLS1, con las variables ordenadas diferentemente a largo del eje de las X. El gráfico C muestra los valores de las nueve variables en cada una de las vértebras cervicales y el D, es una representación visual diferente del mismo PLS una vez agrupadas las variables por cada vértebra en lugar de por cada variable. Nótese que los valores más altos de la tercera cervical están relacionados con la anchura cervical, y los más altos de la vértebra C7 con la longitud máxima de la apófisis espinosa (M13).

4.4.2 Morfometría geométrica: variación del tamaño y de la forma

Los resultados del análisis ANOVA de dos-factores para calcular la variación en el tamaño de las vértebras muestran que existen diferencias significativas, tanto entre los tres grupos de homininos analizados (*H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*) como entre las diferentes vértebras cervicales subaxiales, se muestran en las Tabla 4.14. Además, dentro del análisis donde se analiza el tamaño de las vértebras utilizando el tamaño centroide como *proxy,* cabe destacar la similitud del tamaño de las vértebras cervicales de los australopitecinos

y las de los *Pan* (Tabla 4.15).

Los resultados del análisis PERMANOVA para cuantificar la variación en la forma de las vértebras cervicales entre grupos y a nivel vertebral, muestra que existen diferencias significativas en ambos casos (Tabla 4.16). La comparación por pares de las distancias Procrustes entre vértebras, muestra que existen diferencias significativas en todos los grupos y en todos los casos. En los tres grupos mejor representados, estas distancias son significativamente mayores en las vértebras C4 y C5, y menores en la vértebra C7. Cabe destacar que las distancias Procrustes entre las vértebras de los *H. sapiens* y las de los neandertales, a pesar de no ser significativas, son menores en la vértebra C5 que en la C6 y C7. Cabe recordar que no existe un registro fósil bien conservado y publicado de las vértebras C3 y C4 de la especie *H. neanderthalensis,* y que por lo tanto no se hace referencia aquí a las mismas (Tabla 4.17).

Tabla 4.14 ANOVA de variación del tamaño.

Efecto	Suma de cuadrados	d.f.	FF	*p*-valor
Grupos[a]	156204,396	2	840,609	<0,01
Vértebras[b]	9550,831	4	25,699	<0,01
Grupos*Vértebras	2311,645	8	3,110	0,002

[a]En este análisis solo están incluidos los grupos de homininos actuales (*Homo sapiens*, *Pan* y *Gorilla*).
[b]Cinco categorías, de la tercera (C3) a la séptima (C7) vértebra cervical.

Tabla 4.15 Estadística descriptiva (media ± desviación estándar; rango) del tamaño centroide (CS) por vértebra cervical y por grupo.

Vértebra	C3	C4	C5	C6	C7
Homo sapiens	71,10 ± 5,37 (58,98–81,41)	73,72 ± 6,16 (58,13–88,28)	75,91 ± 6,92 (57,90–90,50)	79,49 ± 6,71 (62,91–93,57)	81,32 ± 7,36 (65,61–97,14)
Pan	56,94 ± 5,67 (47,64–71,87)	62,70 ± 6,34 (52,37–77,92)	66,12 ± 5,63 (56,47–81,14)	67,48 ± 5,98 (57,37–82,88)	67,42 ± 5,68 (57,08–84,44)
Gorilla	96,02 ± 15,35 (66,11–118,85)	110,88 ± 16,50 (79,05–136,78)	113,00 ± 16,54 (83,28–138,79)	111,75 ± 17,49 (81,11–142,84)	107,76 ± 16,84 (79,59–136,77)
La Chapelle-aux-Saints 1				**90,09** [2]	**90,68** [2]
Regourdou 1			**85,12** [2]		**85,22** [2]
KNM-WT 15000 ***(Homo erectus)***					75,00
U.W. 88-93 (***A. sediba***)	**59,21** [1, 3]				
U.W.88-09 (***A. sediba***)					**62,55** [1, 3]
A.L.333-106 ***(A. afarensis)***				**67,57** [3]	
Pongo	83,65 ± 6,35	88,86 ± 5,89	88,65 ± 4,42	88,89 ± 4,79	87,89 ± 5,15
Gibones	32,89 ± 2,83	35,05 ± 3,38	36,40 ± 2,44	37,37 ± 2,68	37,82 ± 3,24

[a]Los valores en negrita son significativamente diferentes en el análisis z-score para al menos una de las tres muestras de homininos. Los números entre corchetes indican el grupo del cual son diferentes: 1) *Homo sapiens*, 2) *Pan*, 3) *Gorilla*. Los valores subrayados están fuera de rango para al menos uno de los tres grupos en comparación.

Tabla 4.16 Análisis PERMANOVA de variación de la forma por grupo y vértebra utilizando las coordenadas Procrustes.

Efecto	Suma de cuadrados	d.f.	F	*p*-valor
Grupo[a]	3,96E+26	2	2,579	0,024
Vértebra[b]	4,97E+26	4	1,618	0,035
Grupo * Vértebra	2,44E+28	8	39,697	0,035

[a]En este análisis solo están incluidos los grupos de homininos actuales (*Homo sapiens*, *Pan* y *Gorilla*).
[b]Cinco categorías, de la tercera (C3) a la séptima (C7) vértebra cervical.

Tabla 4.17 Distancias Procrustes entre los tres grupos principales y la muestra fósil.

C3	***Gorilla***	***Pan***	***H. sapiens***		
Pan	0,251**				
H. sapiens	0,379**	0,151**			
A. sediba	0,380*	0,162	0,106		
C4	***Gorilla***	***Pan***	***H. sapiens***		
Pan	0,278**				
H. sapiens	0,439**	0,168**			
C5	***Gorilla***	***Pan***	***H. sapiens***		
Pan	0,256**				
H. sapiens	0,439**	0,188**			
H. neander.	0,386*	0,138*	0,079		
C6	***Gorilla***	***Pan***	***H. sapiens***	***H. neander.***	
Pan	0,202**				
H. sapiens	0,382**	0,187**			
H. neander.	0,324*	0,158*	0,122*		
A. afarensis	0,245*	0,131*	0,209*	0,135	
C7	***Gorilla***	***Pan***	***H. sapiens***	***H. neander.***	***H. erectus***
Pan	0,136**				
H. sapiens	0,299**	0,137**			
H. neander.	0,273	0,143**	0,087**		
H. erectus	0,29*	0,176**	0,133**	0,090	
A. sediba	0,265*	0,136**	0,096	0,086	0,094

[a]Comparación de las distancias Procrustes entre los tres grupos principales (*Gorilla*, *Pan*, y *Homo sapiens*) y la muestra fósil.
* = *p*-valor <0,05, ** = *p*-valor <0,01 denota diferencias significativas. Nótese que las mayores distancias entre grupos se dan entre las vértebras C4-C5 y las más pequeñas en la vértebra C7. En ésta última, las distancias más pequeñas se dan en la comparativa entre los fósiles de los neandertales, *Homo erectus*, y *Australopithecus sediba* en este orden, aun así las diferencias no son significativas.

Morfometría geométrica: análisis de componentes principales (ACP)

La Figura 4.5 muestra los resultados del ACP, el cual incluye todas las vértebras cervicales subaxiales de los hominoideos actuales y fósiles, con el objetivo de examinar diferencias ínter-específicas en la morfología de las mismas. A lo largo del eje que representa el primer componente principal, el cual representa el 76,4% de la variación total, se distribuye agrupada por taxones toda la muestra. Los *Gorilla* ocupan los valores más positivos, los *H. sapiens* los más negativos y los *Pan* se sitúan en los valores intermedios entre ambos grupos. Los gibones se solapan con los humanos modernos en

el morfoespacio y los *Pongo* con los *Gorilla*. Se debe tener en cuenta que los resultados obtenidos por los gibones y los orangutanes deberían tomarse con precaución debido al bajo número de individuos que representa a estos dos grupos.

Con el fin de observar posibles diferencias entre los patrones morfológicos de las vértebras cervicales subaxiales entre los diferentes grupos, también mostramos el valor medio o la forma centroide de cada vértebra y para cada taxón en el morfoespacio. Podemos observar tres patrones principales entre los hominoideos: uno bastante similar para los humanos modernos y los gibones en el cual todas las vértebras cervicales subaxiales están separadas a lo largo del eje del CP2 y, en el caso de las vértebras cervicales más caudales (C7 en gibones y C6-C7 en humanos modernos), también están separadas por el CP1. El segundo patrón morfológico estaría representado por las vértebras de los *Pan*. Éstas siguen un patrón relativamente similar al anterior pero con una mayor distancia entre los centroides y distribuida de manera más regular entre las vértebras C3 y C6. En cambio, la distancia entre la C6 y la C7 es menor que en el resto de vértebras y principalmente en la dirección del CP2, circunstancia contraria al patrón observado en los humanos modernos y los gibones. Finalmente, el tercer patrón morfológico está representado por los *Gorilla* y los *Pongo*. Este patrón varía sustancialmente a los observados anteriormente, ya que

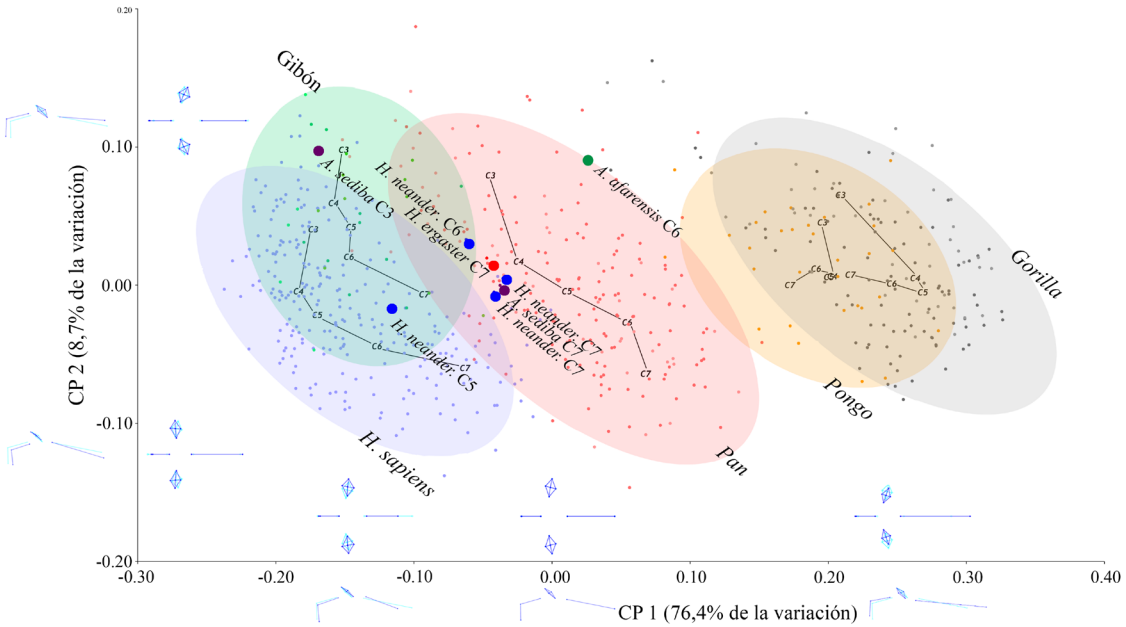


Figura 4.5 Diagrama de dispersión que muestra los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) en base a las coordenadas simétricas Procrustes. El análisis incluye el total de las vértebras cervicales subaxiales, C3-C7 (n = 643). Una línea continua en cada grupo une el centroide de cada vértebra cervical con la vértebra adyacente. El esquema lineal o *wireframe* representa el cambio en la morfología de cada vértebra dentro el morfoespacio tanto en vista craneal como lateral. Las elipses de equiprobabilidad representan el 90% de la variación total. *H. neander.* = neandertal.

las distancias entre las vértebras es muy pequeña con la excepción de la C3, la cual está separada del resto en la dirección de los valores positivos del CP2. Además, los centroides de la C4 a la C7 van en la dirección de los valores negativos del CP1, circunstancia exclusiva de las vértebras de estos dos grupos.

Relativo a la morfología de las vértebras cervicales subaxiales de los hominoideos según el análisis de componentes principales, los *Gorilla* presentan una vértebras relativamente más largas dorso-ventralmente y más estrechas medio-lateralmente en comparación con el resto de taxones. Destaca además la longitud de la apófisis espinosa y su orientación horizontal. La orientación de las carillas articulares superiores es más dorsal y menos craneal que en el resto de los hominoideos, y sus cuerpos vertebrales son relativamente pequeños cráneo-caudalmente. Contraria a esta morfología, los humanos modernos y los gibones tienen unas vértebras cervicales subaxiales pequeñas dorso-ventralmente pero muy anchas medio-lateralmente. Igualmente, la apófisis espinosa es corta y está orientada caudalmente. Destaca también la orientación de las carillas articulares superiores, menos orientadas dorsalmente y más cranealmente en comparación con el resto de grupos. Esta última característica es más común en las vértebras cervicales más caudales.

En cuanto a los individuos fósiles, todas las vértebras fósiles C6 y C7 se sitúan en el morfoespacio próximas al centroide de la C4 de los *Pan.* La única excepción es la vértebra C6 del individuo A.L. 333-106 de la especie *Australopithecus afarensis* que se sitúa dentro de los límites del espacio ocupado por los *Pan* y cerca de los *Pongo* y de los *Gorilla*. La única vértebra fósil C5 presente en la muestra pertenece a un individuo neandertal, y se posiciona cerca del centroide de la C6 de los humanos modernos. Finalmente, la vértebra fósil C3 de *A. sediba* ocupa un lugar en el morfoespacio más próximo al centroide de la C3 de los gibones que al de los *H. sapiens* (Figura 4.5).

Morfometría geométrica: análisis de variables canónicas (CVA)

Los resultados del análisis de variables canónicas (CVA) muestran como la primera variable canónica (CV1 por sus siglas en inglés) representa una variación del 90,65%, y separa los tres grupos analizados a lo largo de su eje (Figura 4.6). Este primer eje de variación representa principalmente diferencias en la longitud y orientación de la apófisis espinosa, y en la orientación de las carillas articulares superiores. Al igual

que sucedía en el ACP, los *Gorilla* ocupan los valores más positivos en el morfoespacio y los *H. sapiens* los más negativos. Los valores más positivos están asociados a una mayor longitud de la apófisis espinosa y a una orientación más horizontal de la misma y, a una orientación más dorsal y menos craneal de las carillas articulares superiores en comparación con los valores más negativos. En el eje de las ordenadas se representa el CV2 con un 7,8% de la variación total, y está asociado principalmente con la orientación medio-lateral de las carillas articulares superiores (Figura 4.6). En este eje los *Pan* se sitúan en los valores ligeramente más negativos, indicando que sus vértebras cervicales muestran una orientación de las carillas articulares superiores ligeramente más dorsal que las de los otros dos grupos. Las vértebras fósiles de los neandertales y la del *H. erectus* se sitúan en el morfoespacio entre el espacio ocupado por los humanos modernos y por los *Pan*. Por otro lado, si bien la vértebra C3 de *A. sediba* se sitúa dentro de los límites de la elipse de equiprobabilidad (90%) de los *H. sapiens*, la vértebra C7 de otro individuo de *A. sediba*, U.W. 88-09, ocupa un lugar dentro de la elipse de los *Pan* y cercano a la de los *Gorilla* (Figura 4.6).

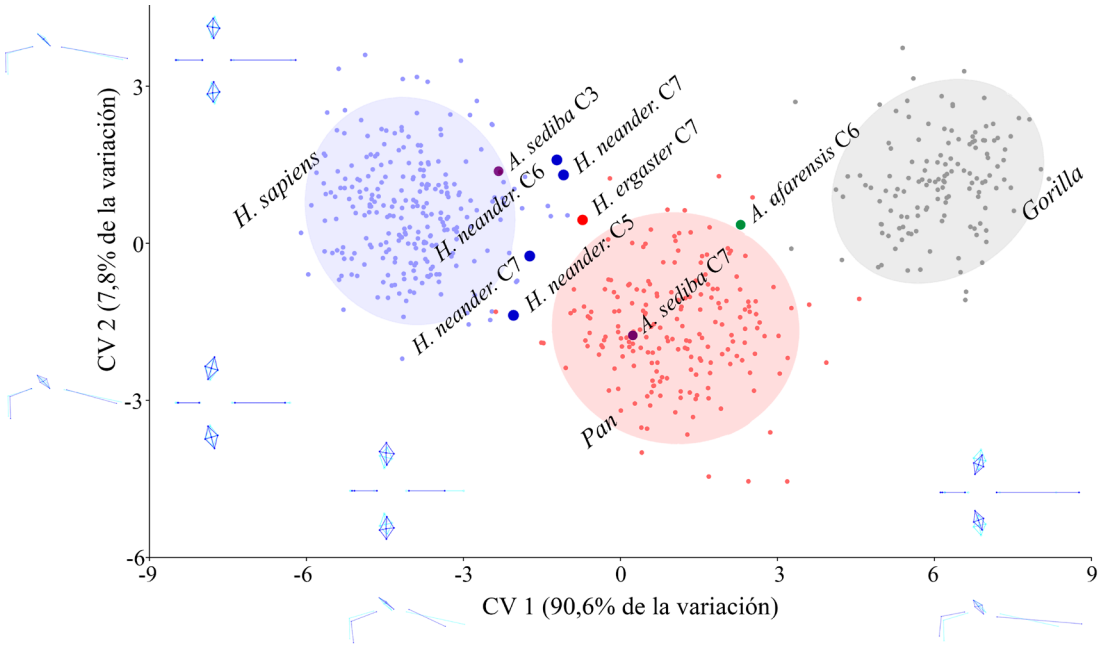


Figura 4.6 Diagrama de dispersión basado en el análisis de variación canónica. La mayoría de las vértebras de los individuos fósiles se sitúan entre los humanos modernos y los *Pan*. Las elipses de equiprobabilidad representan el 90% de la variación total. *H. neander.* = neandertal.

Morfometría geométrica: alometría evolutiva

Los resultados del análisis de alometría evolutiva o ínter-específica, en el cual se incluyen los cinco grupos de hominoideos, indican que el 5,2% (*p*-valor < 0,01) de la variación total en la morfología de las vértebras analizadas puede ser explicada por la variación en el tamaño de las mismas (Figura 4.7). En términos generales, los hominoideos no humanos parecen tener unos valores de regresión relativos a su tamaño más positivos que los de los *H. sapiens*. Este patrón puede observarse cuando el análisis de regresión incluye todas las vértebras cervicales subaxiales a la vez (i.e., C3-C7; Figura 4.7), pero también al analizarlas de manera individual (Figura 4.8, esta figura incluye tan sólo los tres grupos mejor representados de homininos). Los fósiles de vértebras neandertales se sitúan dentro del morfoespacio de los *H. sapiens*, más específicamente en sus valores más altos de log-CS y de *Regression score 1* (Figura 4.7). Estos valores altos de los neandertales en comparación con el tamaño centroide de los humanos modernos, parecen estar relacionados con una apófisis espinosa más larga y orientada más horizontalmente. La vértebra C6 fósil de *A. afarensis* y la C7 de *A. sediba* (U.W. 88-09) se sitúan dentro del morfoespacio de *Pan,* y la C7 del individuo fósil KNM-WT 15000 (*H. erectus*) dentro del de los humanos modernos.

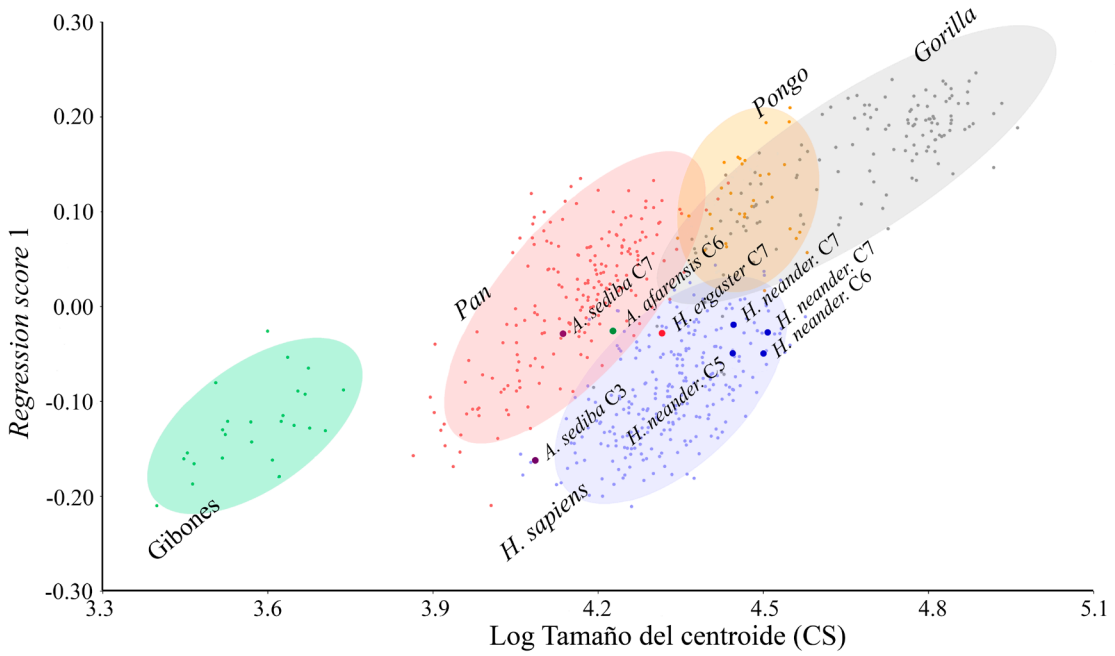


Figura 4.7 El diagrama de dispersión representa los resultados del análisis de la alometría evolutiva. Nótese como la vértebra fósil C7 (U.W. 88-09) y la vértebra C6 del individuo de la especie *Australopithecus afarensis* A.L. 333-106 se sitúan dentro de la elipse de equiprobabilidad (90%) de los *Pan*.

Para comprobar si los resultados obtenidos por las dos muestras fósiles correspondientes a individuos inmaduros (C7 de KNM-WT 15000 y U.W. 88-09) estaban influenciados por el hecho de no estar completamente desarrollados, añadimos a la muestra 21 vértebras C7 de individuos juveniles de las dos especies filogenéticamente más próximas a estos, *H. sapiens* y *Pan*. A continuación, repetimos el análisis de regresión incluyendo tan sólo las vértebras C7 de todos los taxones. En estos nuevos resultados, la vértebra fósil C7 de la especie *A. sediba* (U.W. 88-09) se sitúa en el morfoespacio ocupado por los individuos inmaduros de *Pan* y el de los *H. sapiens* adultos (Figura 4.9), y la del individuo KNM-WT 15000 (*H. erectus*) nuevamente dentro del de los humanos modernos. Posteriormente, calculamos la trayectoria ontogénica de *Pan* y *H. sapiens* en el morfoespacio de regresión uniendo por medio de un vector los centroides de los

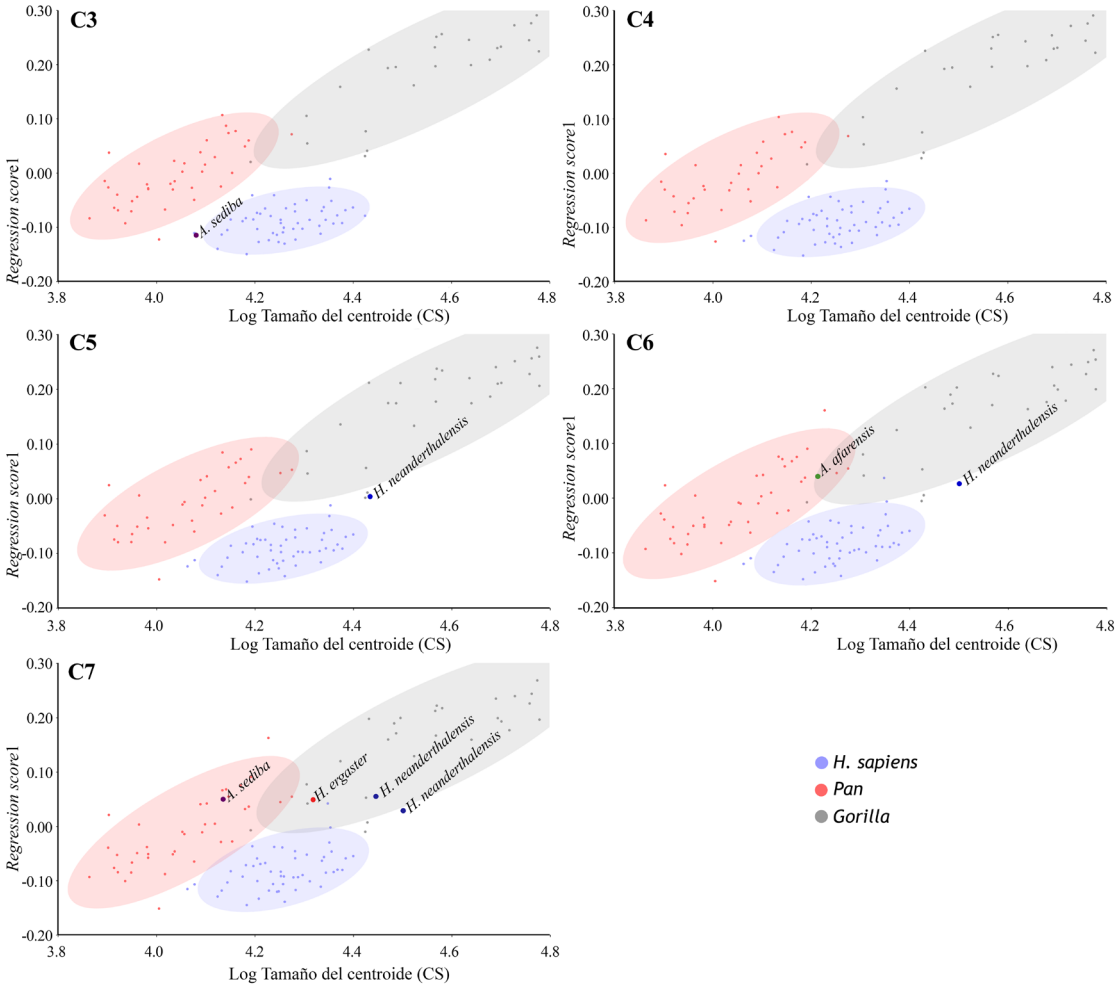


Figura 4.8 Diagramas de dispersión representando los resultados de los análisis de regresión para la alometría evolutiva de los tres grupos principales de homininos para cada vértebra. Nótese que los resultados mostrados en esta figura son consistentes con el patrón general observado en la Figura 4.7. La elipse que representa a los humanos modernos se aproxima progresivamente a la de los *Pan* y *Gorilla* en la dirección caudal a través de la columna cervical.

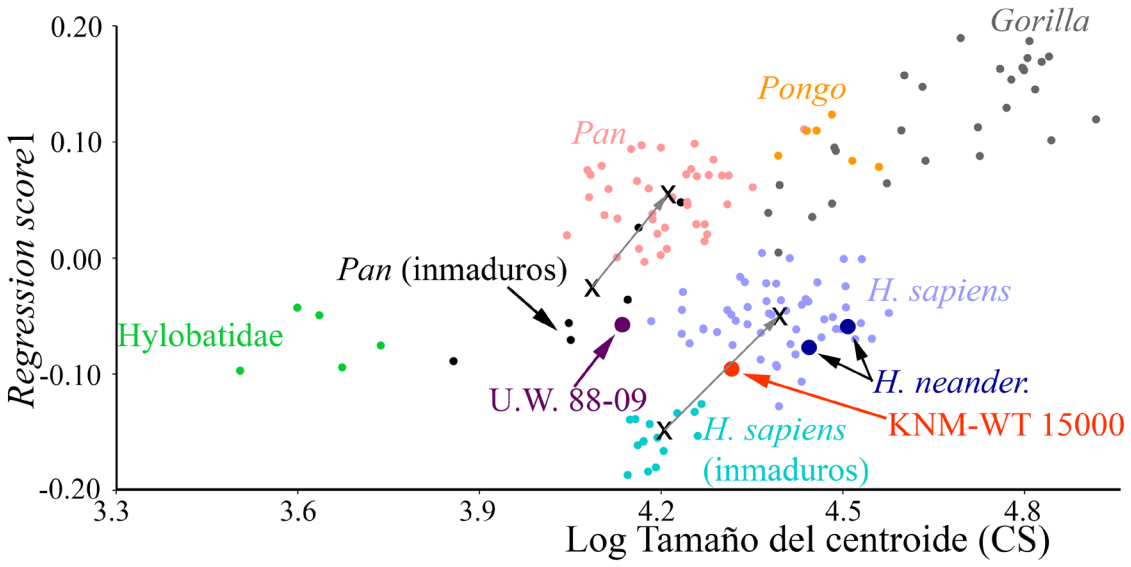


Figura 4.9 El diagrama de dispersión representa los resultados de la alometría evolutiva en la vértebra C7. En este análisis se incluyen además de todas las vértebras C7 de los hominoideos adultos algunas vértebras C7 de individuos inmaduros de los grupos *Pan* y *Homo sapiens*. La "X" representa el centroide de los grupos en el morfoespacio, y las líneas que los unen representan el camino ontogénico idealizado en la muestra de estudio.

inmaduros y de los adultos. Los vectores ontogénicos trazados por ambas especies son prácticamente paralelos y de una longitud algo mayor el caso de los humanos modernos, lo que nos permite hipotetizar, aunque con cautela, el espacio que estos restos fósiles ocuparían en caso de estar completamente desarrollados. La vértebra fósil de *H. erectus* se situaría en los valores más altos de los *H. sapiens* adultos, incluso por encima de los neandertales, y la de *A. sediba* en el límite entre los adultos *Pan* y los *H. sapiens* aunque más próxima a los primeros. Por último, calculamos los ángulos entre los vectores obtenidos del análisis de regresión estática, los cuales muestran diferencias significativas entre los tres grupos mejor representados, *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*, con ángulos que varían entre los 14,68 y los 19,65 grados.

Los resultados del análisis intra-grupal de alometría estática entre las diferentes vértebras cervicales subaxiales muestran que los tres grupos de homininos presentan un patrón similar. Las diferencias de tamaño existentes entre ellos están principalmente relacionadas con la longitud relativa de la apófisis espinosa (Figura 4.10). El grado de variación en la forma explicado por diferencias de tamaño es extremadamente variable dependiendo del grupo y de la vértebra analizada, con valores que van desde el 51,0% en la C3 de *Gorilla* al 3,8% en la C7 de *H. sapiens* (Tabla 4.18).

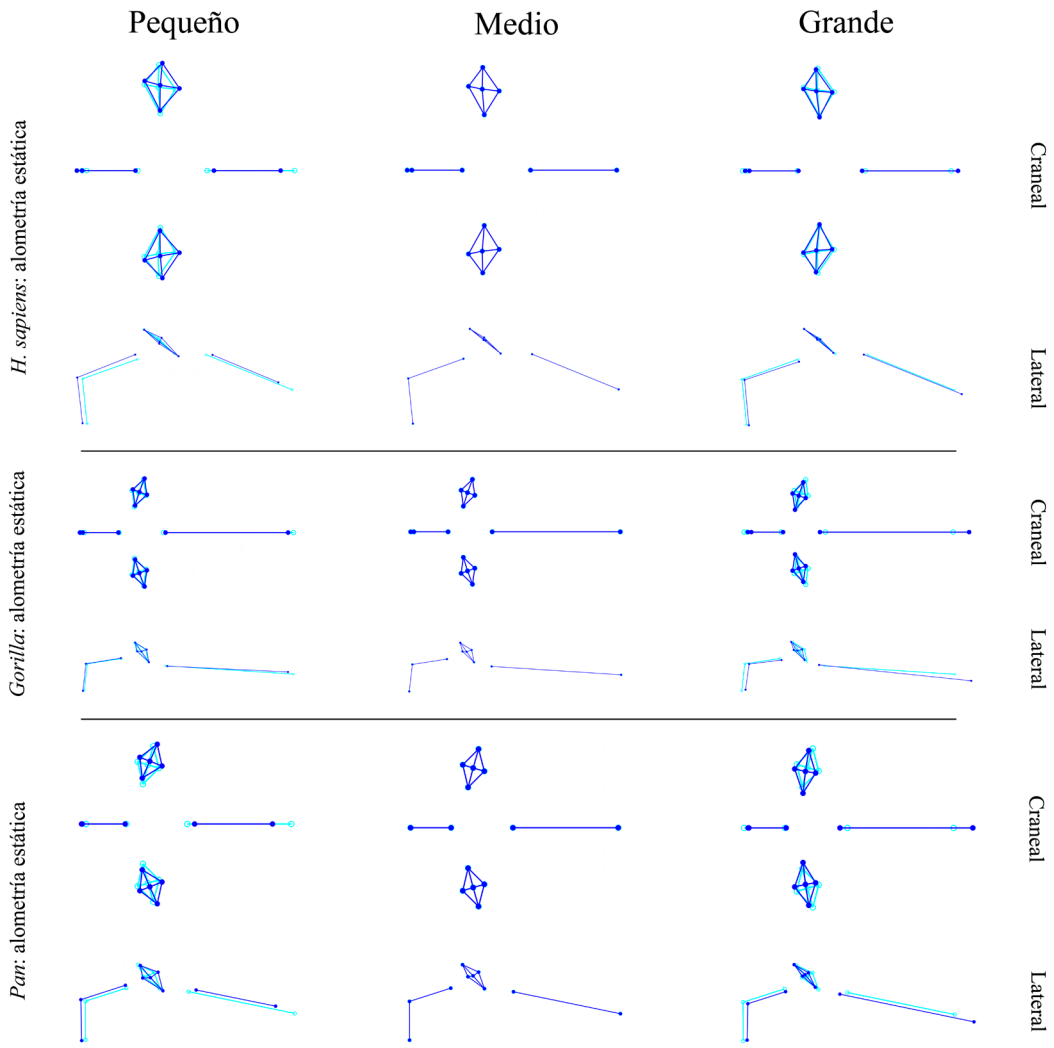


Figura 4.10 Representación de la alometría estática en los *Homo sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. Los esquemas representan los cambios morfológicos en las vértebras debido a las diferencias en el tamaño en cada grupo.

Una vez analizada la influencia del tamaño en la forma, buscamos diferentes patrones alométricos entre las vértebras a nivel intra-específico. Para ello, al igual que hemos hecho anteriormente en el análisis de regresión ínter-específico, calculamos el grado entre los vectores formados por cada vértebra y comprobamos si las diferencias son

Tabla 4.18 Resultados de los análisis de alometría intra-grupal incluyendo por un lado todas las vértebras (Todas), y por otro analizándolas individualmente (i.e., C3-C7).

	Todas	C3	C4	C5	C6	C7
H. sapiens	12,16%**	5,57%**	6,66%**	5,31%*	5,63%*	3,48%
Gorilla	32,00%**	51,50%**	17,57%**	15,06%**	13,94%**	8,60%*
Pan	26,10%**	8,78%**	10,52%**	5,11%	7,39%**	6,42%*

* = *p*-valor <0,05, ** = *p*-valor <0,01.

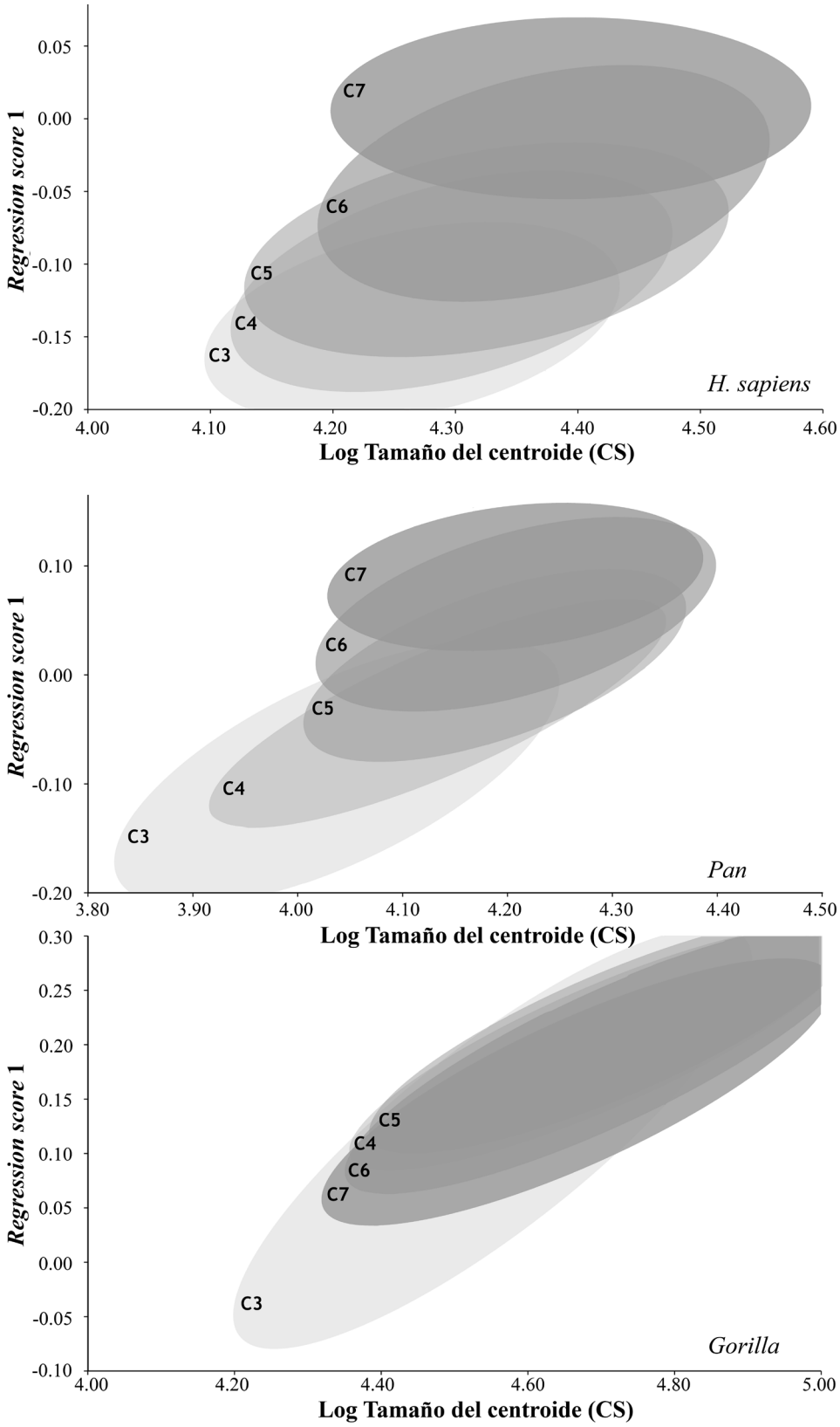
significativas. Los resultados muestran diferencias significativas en prácticamente todas las comparaciones (C3-C7), y en todos los grupos, con mayores diferencias alométricas en las vértebras de los *H. sapiens* y de los *Pan* que en las de los *Gorilla* (Figura 4.11 y Tabla 4.19). Estos resultados son coherentes con la menor dispersión de los centroides de las vértebras de *Gorilla* en el análisis de ACP (Figura 4.5).

4.5 DISCUSIÓN

Los análisis llevados a cabo en este estudio sugieren que las principales diferencias morfológicas en las vértebras cervicales subaxiales en hominoideos se encuentran en los siguientes caracteres: 1, la longitud y la orientación de las apófisis espinosas, las cuales son más largas y están orientadas más horizontalmente en los *Gorilla*, los *Pan* y los *Pongo*. 2, la anchura máxima medio-lateral de las vértebras cervicales subaxiales, cuyos valores máximos se dan en los *H. sapiens,* de manera de absoluta y relativa, y en los *Gorilla*, en estos últimos tan solo de manera de absoluta debido a la longitud máxima dorso-ventral de las vértebras. 3. La orientación de las carillas articulares superiores. En los *H. sapiens* el ángulo cráneo-caudal y medio-lateral de las mismas es mayor, es decir, están orientadas más craneal y lateralmente. 4. Por último, la altura cráneo-caudal relativa y la longitud dorso-ventral de los cuerpos vertebrales, los cuales son más cortos en los taxones no humanos.

Los análisis alométricos indican que los patrones son complejos entre los hominoideos a dos niveles: ínter-específico por un lado, e ínter-vertebral dentro del mismo grupo, por otro. Los resultados del análisis de alometría evolutiva, muestran patrones alométricos relativamente diferentes para los tres grupos mejor representados. Los fósiles del género *Homo* tienden a mostrar un patrón morfológico y alométrico más próximo a los humanos modernos que el que presentan los fósiles de australopitecos. Estas diferencias entre humanos modernos e individuos fósiles son menores en las vértebras cervicales subaxiales más craneales, es decir, en la C5 respecto a los neandertales y en la C3 en comparación con *A. sediba*.

Con respecto a la posible relación entre la morfología de las vértebras cervicales subaxiales con la postura y la locomoción, el análisis PLS revela una relación significativa entre ambos. Por un lado, los análisis indican que la morfología de las vértebras cervicales subaxiales más craneales están principalmente relacionadas con el bipedismo, y por otro



Fgura 4.11 Resultados de los análisis de alometría estática en los tres grupos mejor representados. Los *Homo sapiens* muestran un patrón alométrico más homogéneo entre las vértebras cervicales subaxiales. Los *Pan* muestran en la C3 y C4 cambios tanto en la forma como en el tamaño, el resto de las vértebras en cambio, C5-C7, estos se dan exclusivamente en el tamaño. Los gorilas por su parte, excepto en la vértebra C3, el resto de vértebras muestran un alto grado de solapamiento en tamaño y forma.

lado, que la morfología de las vértebras más caudales está asociada con la postura de la cabeza y el cuello y con la locomoción no bípeda. Esto es coherente con los análisis previos usando la morfometría tradicional como metodología de cuantificación de la forma.

4.5.1 Evolución de la columna cervical subaxial

Las diferencias observadas entre los hominoideos actuales estudiados en este trabajo hacen referencia a la morfología del hueso. Aun así, sabemos por la bibliografía que también hay otros componentes anatómicos como los músculos y otros tejidos blandos que difieren de unas especies a otras. Un ejemplo es el músculo *atlanto-clavicularis*, presente en todos los grandes simios y en la mayoría de los mamíferos, está ausente en los humanos modernos. No está claro si este músculo estaba ausente en el último ancestro común (LCA) entre los géneros *Pan* y *Homo*, o si desapareció en el linaje humano debido

Tabla 4.19 Comparación angular de los vectores de regresión entre las vértebras.

H. sapiens	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	36,08**	45,61**	63,42*	79,59
C4		41,40**	53,81**	32,09**
C5			47,71**	47,22**
C6				62,30*
Gorilla	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	20,05**	20,89**	26,92**	25,51**
C4		6,12**	14,64**	17,94**
C5			11,88**	16,69**
C6				16,32**
Pan	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	4,985**	18,90**	28,51**	62,13*
C4		17,56**	25,42**	59,62**
C5			19,70**	57,60**
C6				44,72**

* = *p*-valor <0,05, ** = *p*-valor <0,01.

a los cambios de una locomoción cuadrúpeda a una bípeda (Aiello y Dean, 1990). En cambio, los humanos modernos y las especies extintas del género *Homo* tienen un ligamento nucal (*ligamentum nuchae*) muy desarrollado. Este ligamento está también presente en aquellos mamíferos adaptados para correr, en cambio está ausente o muy poco desarrollado (Vallois, 1926) en el resto de primates y en los australopitecinos (Bramble y Lieberman, 2004). Biomecánicamente, el ligamento nucal reduce el brazo de palanca sobre el que actúan los músculos de la nuca para mantener el equilibrio de la cabeza, y por tanto es imprescindible en los humanos modernos para mantener la lordosis cervical (Tsai et al., 2012). La columna cervical de los humanos modernos presenta una curvatura cervical o lordosis bien desarrollada. Este alto grado de curvatura cervical permite, junto con la morfología específica en esta especie, un mayor rango de movimiento del cuello durante la flexión y la extensión en comparación con el resto de primates.

Según Williams y Russo (2015), algunos caracteres morfológicos de la columna vertebral, relacionados con un comportamiento locomotor ortógrado, son compartidos por todos los hominoideos actuales. Dicho esto, y desde un punto de visto evolutivo, algunos autores afirman que estos caracteres ligados a un comportamiento ortógrado estaban ya presentes en la columna vertebral de especies como *Morotopithecus bishopi* (Nakatsukasa, 2008) y *Nacholapithecus kerioi* (Kikuchi et al., 2012, 2015). A partir de esto, uno se puede preguntar si existe entre las diversas morfologías de las vértebras cervicales de los hominoideos actuales alguna que refleje la del último ancestro común entre los seres humanos y los chimpancés. A pesar de que los resultados de este estudio no son suficientemente concluyentes como para responder de forma tan directa a esta cuestión, algunos de los resultados pueden ayudar a esclarecerla. Las similitudes en el patrón morfológico de las vértebras cervicales subaxiales más caudales (C6-C7) de las dos especies de *Australopithecus* analizadas y las de los *Pan*, podrían ser representativas de la morfología de estas dos vértebras en el último ancestro común.

Aun así, la vértebra C3 del individuo U.W. 88-93 de la especie *A. sediba* muestra un patrón morfológico más similar al de los humanos modernos. Esta circunstancia podría sugerir que, durante la evolución, la aparición de la morfología cervical "humana" se produjo antes en las vértebras subaxiales más craneales que en las caudales. Este razonamiento se basa en los resultados de este estudio que sugieren que estos cambios estarían presentes en el género *Australopithecus* en la vértebra C3 mientras que las vértebras cervicales más caudales, C6-C7, en este género mantendrían todavía una

morfología primitiva. Aún así, harían falta nuevos datos de fósiles adicionales para dilucidar si la aparición de esta morfología más moderna en la C3 de *A. sediba* estaba ya presente en los australopitecinos más antiguos. Hay datos publicados de la tercera vértebra cervical de *A. afarensis*, concretamente del individuo KSD-VP-1/1 (Meyer, 2016). En este estudio, Meyer (2016; Figura 5.32) muestra como la orientación de las carillas articulares en la vértebra fósil C3 de este individuo es más dorso-medial, es decir, un carácter más primitivo, mientras que como hemos indicado anteriormente el individuo U.W. 88-93 muestra una orientación más medio-lateral, incluso por encima de la media de los valores de los humanos modernos (Tabla 4.6). En este estudio no hemos podido incluir los restos fósiles del individuo KSD-VP-1/1 debido a su mal estado de conservación y a que las vértebras se encuentran incompletas. A pesar de esto, las evidencias en la diferente orientación de las carillas articulares superiores, las vértebras C3 de ambos australopitecinos muestran una morfología más similar a la humana que el resto de las vértebras cervicales. Dentro del mismo estudio de Meyer (2016; Figura 5.3), se incluyen como muestra comparativa restos fósiles de otra vértebra C3, en este caso perteneciente un individuo de la especie *Homo erectus* (Dmanisi) datado en 1,77 Ma. Al igual que el resto de individuos del género *Homo* y de *A. sediba*, esta vértebra fósil presenta, en estos primeros estadios del genero *Homo*, una morfología de las carillas articulares superiores típicamente humana.

Con todos estos datos y evidencias, podríamos hipotetizar que los cambios morfológicos sucedidos en la columna cervical, quizás relacionados con al adquisición del bipedismo, no se produjeron de forma unísona en todas las vértebras cervicales subaxiales. De hecho, al menos en las regiones anatómicas analizadas en este trabajo, es decir, el perfil medio-sagital y las carillas articulares superiores, es posible deducir que los cambios se produjeron primero en la vértebra C3 (al menos en *A. sediba*) y que, en las vértebras más caudales (C6-C7) se produjeron posteriormente, con la aparición del género *Homo*. Caben destacar dentro de estas evidencias, cómo entre los homininos actuales, los análisis alométricos indican que la vértebra C7 es la más similar entre los tres taxones, mientras que la vértebra C3 es la más diferente (e.g., Figura 4.8). Al mismo tiempo, en los resultados del análisis PLS algunas variables de la vértebra C3, como el diámetro superior transverso y el ángulo de las carillas articulares superiores, obtienen el mayor grado de correlación con el bipedismo. En cambio, algunas de las variables de la vértebra C7 como la longitud máxima de la apófisis espinosa y el diámetro cráneo-caudal del cuerpo vertebral, muestran una correlación máxima con el cuadrupedismo.

Contrario a lo aquí escrito, Meyer (2016) concluye que las vértebras cervicales más craneales del individuo fósil KSD-VP-1/1 son más pequeñas y con una forma más próxima a los primates no humanos que las más caudales, que son más grandes y derivadas (Haile-Selassie et al., 2016). En nuestra opinión, hay bastantes limitaciones en sus conclusiones, que dicho sea de paso, no las invalida. Principalmente derivan del hecho de que, a pesar de ser la columna cervical de australopiteco más completa que se ha encontrado hasta el momento, ninguna de sus vértebras está completa (ver Figura 5.1 de Meyer 2016). Además, debe tenerse en cuenta que en los análisis realizados por este autor para comparar las diferentes vértebras cervicales, y debido al estado de conservación de las mismas, se han utilizado diferentes medidas en cada vértebra. Este hecho dificulta la interpretación de los resultados y las conclusiones al estar comparando caracteres diferentes para cada nivel vertebral. A pesar de estas discrepancias, los resultados del trabajo de Meyer (2016) y el presente trabajo no son incompatibles. Primero, porque su estudio incluye el análisis del atlas (C1) y del axis (C2), los cuales no han sido estudiados aquí. Segundo, porque en este trabajo nos hemos centrado en dos aspectos morfológicos de las vértebras cervicales subaxiales, el plano medio-sagital y las carillas articulares, mientras que él evalúa adicionalmente otros aspectos morfológicos del cuerpo vertebral y las dimensiones de los pedículos.

La vértebra C3 de *A. sediba* U.W. 88-93 es atípica por los valores tan bajos que presenta en el ángulo cráneo-caudal de las carillas articulares superiores. El análisis de otras partes anatómicas de fósiles adicionales de Malapa (Sudáfrica) y de otros australopitecos puede ayudar a dilucidar esta cuestión. El género *Australopithecus* muestra un grado de lordosis lumbar que es similar o incluso más bajo que la media de humanos modernos (Been et al., 2012, 2014a). Además, y en base a la orientación del foramen magnum, Been et al. (2014b, c) sugieren que los australopitecos tendrían un bajo grado de lordosis cervical. Por último, ciertos autores sugieren que los australopitecos tendrían una columna post-transicional más larga que la de los humanos modernos (Haeusler et al., 2002; Williams, 2012a; Williams et al., 2013; Williams y Russo, 2015), además de unos cuerpos vertebrales más pequeños relativos a su masa corporal, lo cual sugiere un papel más importante del arco neural en la transmisión del peso corporal a través de la columna hacia el sacro y la pelvis (Sanders, 1998). En cambio, los primeros representantes del género *Homo* tenían cuerpos vertebrales grandes en relación con su masa corporal (Meyer, 2005), pero aun así, preservaban una columna post-transicional larga con seis elementos (Haeusler et al., 2002). Esto último sería correcto si asumimos

que el número de vértebras del individuo fósil KNM-WT 15000 es representativo de los primeros miembros del género *Homo* durante el Pleistoceno inferior. En este contexto, dentro de la muestra utilizada en este estudio, la vértebra C7 del individuo fósil KNM-WT 15000 presenta en el ACP una morfología similar a la de los *Pan* (Figura 4.5), pero se agrupa más próxima a los *H. sapiens* en el análisis de alometría evolutiva (Figura 4.7). Además, los bajos valores que muestra en el ángulo medio-lateral de las carillas articulares superiores, si bien no son significativamente diferentes de los mostrados por los humanos modernos (Tabla 4.10), podrían representar un carácter primitivo de este espécimen. Por lo tanto, y en base a todo esto, podríamos considerar que la morfología de la vértebra de este individuo es ntermedia entre los *Australopithecus* y los humanos actuales.

Uno de los caracteres principales que comparten los primeros miembros del género *Homo* con los australopitecos, es la orientación prácticamente horizontal de la apófisis espinosa, no solo en comparación con la de los humanos modernos sino también con la de los *Pan*. Aquí planteamos dos escenarios posibles para la evolución de este carácter morfológico: que la horizontalidad que presentan los primeros homininos sea el estado primitivo y, que posteriormente haya evolucionado en paralelo hacia una orientación más caudal en paralelo en los linajes *Pan* y *Homo*. O alternativamente, que la morfología de los *Pan* sea representativa del modelo primitivo y que la orientación de la apófisis espinosa no haya seguido una tendencia lineal, sino un aumento de la horizontalidad en los primeros homininos y una posterior reducción de la misma en el género *Homo*. En cualquier caso, debido a la relación biomecánica (Arnold et al., 2017) entre la apófisis espinosa y la cabeza y las miembros superiores, no nos sorprendería un escenario evolutivo más complejo. En cualquier caso, harían falta nuevos restos fósiles de vértebras cervicales del Plio-Pleistoceno para clarificar la evolución de la morfología de este carácter. Los fósiles de otros elementos anatómicos, como la mandíbula y el hueso temporal, parecen indicar que *A. afarensis* es una especie derivada con algunos caracteres también derivados de los *Paranthropus*, y que por lo tanto, esta especie no podría ser el último ancestro común entre los parántropos y el género *Homo* (Arsuaga y Martínez, 2006; Rak et al., 2007). Finalmente, si la columna cervical de *A. afarensis* es también derivada como algunos de sus otros elementos anatómicos, esto no puede ser corroborado debido al escaso registro fósil de vértebras cervicales. Esta circunstancia debe tenerse en cuenta a la hora de evaluar la morfología de A.L. 333-106.

Con respecto a los homininos del Pleistoceno Superior, los resultados obtenidos en estos análisis son consistentes con los obtenidos en un estudio reciente sobre las diferencias morfológicas entre las columnas cervicales de los neandertales y las de los humanos modernos (Gómez-Olivencia et al., 2013a). Este estudio sugiere que ambos grupos muestran una morfología única de la columna cervical, la cual no está presente en el ancestro común entre ambos taxones. Esto confirma los resultados de los análisis preliminares de las vértebras cervicales de los restos fósiles de los yacimientos del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos y de Gran Dolina-TD6 (Carretero et al., 1999; Gómez-Olivencia et al., 2007; Arsuaga et al., 2015). En estos trabajos se expone, por ejemplo, que la orientación más caudal de la apófisis espinosa de los humanos modernos es una característica derivada entre los homínidos, si bien en el estudio aquí presentado se muestra como también está presente en los gibones (ver Figura 4.5). Además, se afirma que los neandertales conservan la orientación primitiva de las apófisis espinosas, es decir, una orientación relativamente horizontal, si bien son dorso-ventralmente largas (Gómez-Olivencia et al., 2013a). Además, destacan los altos valores del diámetro transversal superior, relacionado con un foramen vertebral ancho. En el presente estudio, hemos detectado también que los neandertales tienen unas carillas articulares superiores orientadas muy lateralmente, lo que podría explicar los altos valores del diámetro transverso superior.

4.5.2 Implicaciones biomecánicas y posturales de la orientación de las carillas articulares superiores

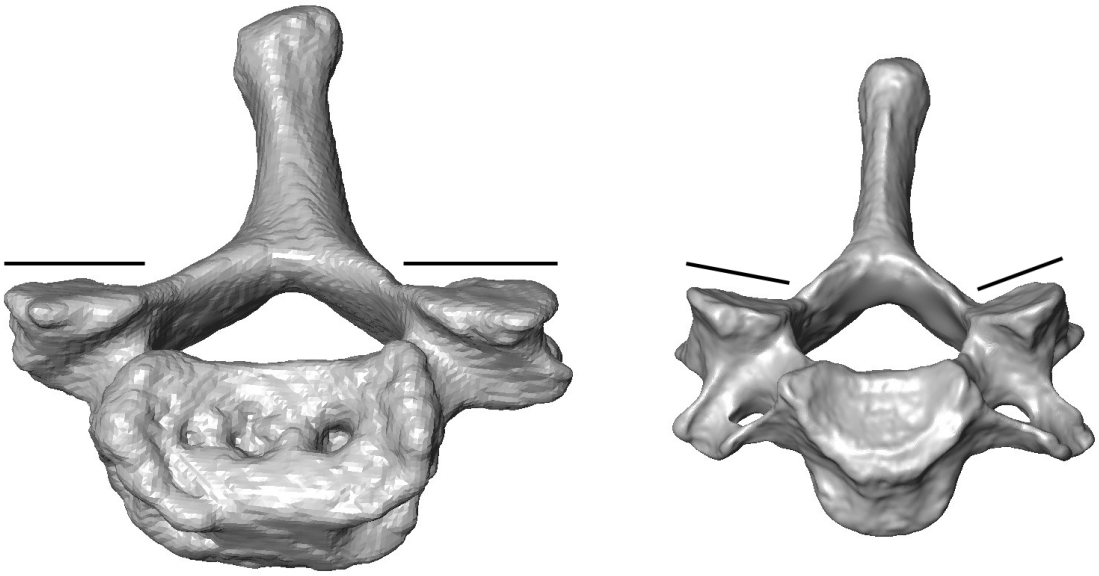
Los resultados de los análisis presentados en este estudio indican que la orientación de las carillas articulares superiores está relacionada con la posición del cuello, el rango de movimiento de la cabeza y el tamaño absoluto de ésta. Existe una gran variación en los valores del ángulo de las carillas articulares superiores entre las especies y, entre los valores medios de una vértebra cervical subaxial a otra (Tablas 4.6-4.10). Los humanos modernos presentan un patrón del ángulo de orientación de las carillas en el cual hay un incremento de la vértebra C3 a la C4, y después hay un descenso acentuado hacia las vértebras más caudales. Entre todos los homininos, los valores de la vértebra C3 en los *Pan* alcanza los valores más altos en la orientación transversa de las mismas. Los valores de esta variable muestran un patrón de orientación de las carillas superiores con gran cambio entre la vértebra C3 y la C4, y una orientación más más transversa en el resto de vértebras, con valores similares a los de la C7 de los humanos modernos. Los gorilas muestran un patrón

homogéneo a lo largo de toda la columna cervical, y una orientación más para-sagital de las carillas en las vértebras C3-C7 que los *Pan* y los humanos modernos. En cambio, el ángulo de orientación de las carillas en la vértebra C3 tiene unos valores intermedios entre los obtenidos por los otros dos grupos. En el caso del fósil KSD-VP-1/1 (Meyer, 2016), las carillas articulares superiores están dorso-ventralmente más orientadas que las vértebras fósiles C3 de los individuos Dmanisi y U.W. 88-93, este último con valores en el ángulo medio-lateral por encima de la media de los humanos modernos.

Los *H. sapiens* como los *Pan*, muestran una orientación de las carillas articulares superiores en la vértebra C3 diferente a la de la vértebra C4 y, con valores por debajo de los mostrados por las vértebras C3-C7. Los bajos valores en el ángulo medio-lateral de las carillas articulares superiores, i.e. una orientación más medial como en el caso de los gorilas, está probablemente relacionado con una mayor estabilidad medio-lateral. La causa podría estar asociada a una orientación más horizontal del cuello y a una cabeza de mayores dimensiones y, que en cualquier caso, dificultaría la potencial luxación vertebral. Además, también implicaría un mayor grado de movimiento flexión-extensión (si bien unas largas apófisis espinosas limitarían este movimiento) y, una menor rotación axial. Esta orientación medial de las carillas articulares superiores podría representar un carácter primitivo en la evolución humana. Los australopitecos A.L. 333-106 (C6, Figura 4.12) y U.W. 88-09 (C7) presentan esta característica, si bien las reconstrucciones de las vértebras C5 y C7 del individuo KSD-VP-1/1 muestran unos valores más próximos a los de los humanos modernos (ver Meyer, 2016; Figuras 5.25 y 5.27). Por el contrario, *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* muestran los valores más altos en esta variable, representando unas carillas orientadas más lateralmente (Figura 4.12). Esto podría facilitar una mayor rotación axial y coronal (flexión-lateral) de la columna cervical, así como una mayor estabilidad antero-posterior y una mejor resistencia a las fuerzas tensoras anteriores.

La orientación más coronal de las carillas articulares previene el deslizamiento anterior de la vértebra craneal adyacente, y por tanto da estabilidad a la lordosis cervical (Ebraheim et al., 2008). En los humanos modernos esta orientación coronal se da en las vértebras C3-C7, circunstancia que permite la mayor curvatura cervical en esta especie con respecto al los hominoideos no humanos. Estos últimos en cambio, presentan unas carillas orientadas más sagitalmente con la excepción de la vértebra C7 en los *Pan*, reflejo de una columna cervical menos lordótica. Los humanos modernos muestran unas carillas articulares menos verticales con respecto al plano del cuerpo vertebral que los *Pan* y los

Gorilla. La vértebra fósil (C7) del individuo KNM-WT 15000 (*H. erectus*) muestra unas carillas incluso menos verticales que la media de los humanos modernos, si bien dentro de los limites de la variación de este grupo y del que no difiere de manera significativa. Con respecto a estos valores tan bajos en este fósil de un individuo juvenil, podríamos hipotetizar que podrían deberse a la ausencia de la fusión de los anillos epifisiarios. Estos anillos se fusionan tarde dentro del proceso ontogénico (Ríos y Cardoso, 2009, ver capítulo 1 de la presente Tesis Doctoral), y esto podría resultar en valores más altos en la orientación de las carillas articulares superiores en la edad adulta. Debe tenerse en cuenta que en este trabajo, el ángulo cráneo-caudal de las carillas está calculado tomando como referencia la superficie craneal del cuerpo vertebral y no en base al plano transverso según la diferente postura de los taxones.



H. neanderthalensis
La Chapelle-aux-Saints 1

A. afarensis
A.L.333-106

Figura 4.12 Comparación en la orientación (líneas negras) de las carillas articulares superiores entre dos vértebras C6 fósiles de homininos, *Homo neanderthalensis* (izquierda) y *Australopithecus afarensis* (derecha). Nótese la orientación más medial de las mismas en la vértebra de *A. afarensis* (derecha). En cambio, el espécimen neandertal (izquierda) presenta una orientación más transversa de las carillas, ésta es incluso mayor que la de los humanos modernos. Esto podría ser debido a la posición más lateral de los pilares articulares en los neandertales por un lado, a la presencia de un canal vertebral más ancho y a unos valores más altos del diámetro transverso superior por otro (ver Gómez-Olivencia et al., 2013a). Cabe destacar que la orientación de las facetas superiores en el individuo fósil A.L. 333-106 puede no representar a toda la especie *A. afarensis* tal y como muestra la reconstrucción de las vértebras C5 y C7 del individuo KSD-VP-1/1. Este fósil muestra una orientación de las carillas articulares superiores más transversa que las del fósil mostrado en la imagen (derecha) (Meyer, 2016).

Como hemos comentado anteriormente, las carillas articulares superiores son elementos activos en la lordosis. Los humanos modernos muestran una orientación de las carillas diferente a la de los *Gorilla* y los *Pan* tanto en la orientación cráneo-caudal como en la medio-lateral y, como resultado de estas diferencias, los humanos modernos tienen una lordosis cervical mucho más pronunciada. En base a esto, es posible que la orientación en las carillas de las vértebras fósiles, C3 de *A. sediba* (U.W. 88-93) y C6-C7 de los neandertales, indique que estos individuos también tenían una lordosis cervical importante. Por el contrario, la orientación de las carillas articulares en las vértebras C6 de *A. afarensis* (A.L. 333-106) y C7 de *A. sediba* (U.W. 88-09) apunta a una menor lordosis cervical en los australopitecos que en los humanos modernos. Esta hipótesis ya ha sido previamente corroborada en una publicación previa (Been et al., 2014c). Para la mejor comprensión del papel que juega la orientación de las carillas articulares en la columna cervical haría falta un estudio profundo del axis (C2), algo que está todavía por realizar.

4.5.3 Alometría

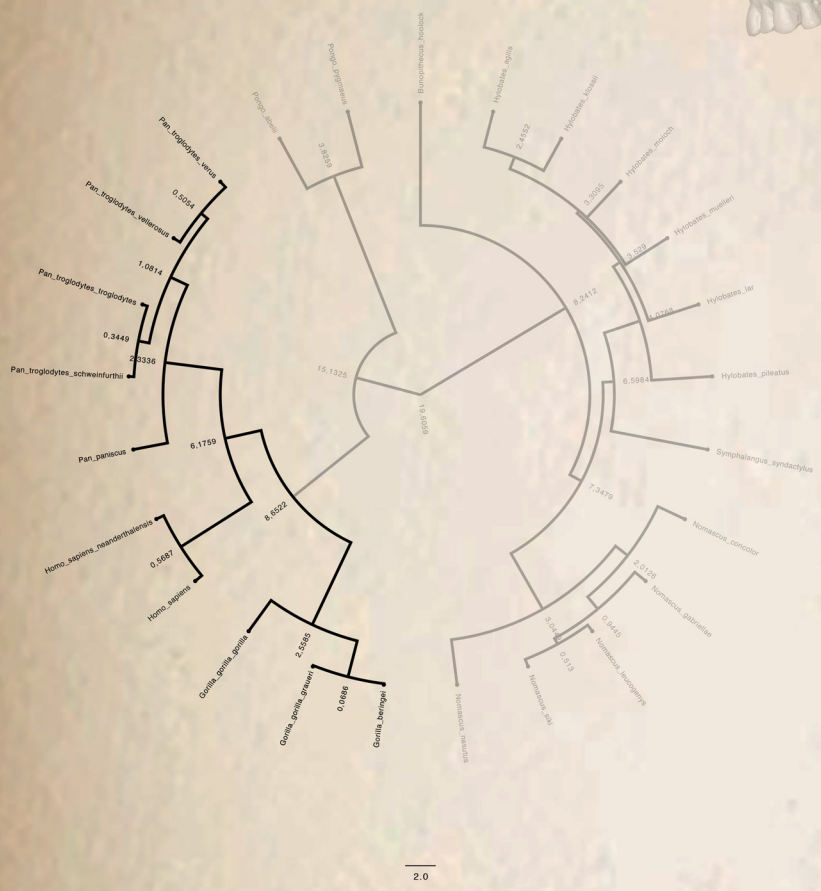
En este trabajo hemos demostrado que las diferencias en el tamaño de las vértebras pueden explicar cierta variación en su forma, con variaciones en la magnitud dependiendo del método utilizado para cuantificarla (MT o MG). A pesar de las diferencias significativas entre los ángulos descritos por los *Pan* y los *Gorilla* en los análisis alométricos, estos dos géneros parecen seguir un patrón alométrico relativamente similar, y del cual se desvían los humanos modernos. Estas diferencias entre los patrones alométricos descritos por los grandes primates africanos no humanos y los *H. sapiens* en las vértebras cervicales subaxiales, ha sido observado previamente en otros elementos anatómicos. En un estudio comparativo de la base del cráneo (Martínez, 1995), los humanos modernos presentaban un patrón alométrico diferente del que mostraban los *Gorilla* y los *Pan*, agrupándose fuera de la línea de regresión de estos últimos, tal y como sucede en las vértebras cervicales subaxiales. Otros estudios (Bruner y Manzi, 2001; Mitteroecker et al., 2004) han apuntado en esta dirección, remarcando la importancia que tiene el factor alométrico en la variabilidad craneal entre los grandes simios africanos. Mitteroecker et al. (2004), utilizando una base de datos más amplia destacan que los *Gorilla* y los *Pan* comparten una misma trayectoria ontogénica, y sugieren una divergencia temprana de la trayectoria de crecimiento humana con respecto al patrón alométrico común de los hominoideos. En resumen, la alometría es una herramienta importante para explicar la variación de la

forma en los hominoideos, no solo en el cráneo o en las vértebra cervicales, sino también en otros elementos anatómicos.

4.5.4 Limitaciones de este estudio

Somos conscientes de las limitaciones de este estudio, y entre ellas destacaríamos tres. Primero, el estudio está enfocado en las vértebras cervicales subaxiales, sin incluir las dos primeras vértebras cervicales (C1 y C2). Aún así, podemos decir que el atlas (C1) ha sido previamente estudiado con un enfoque similar por otros autores (i.e., Manfreda et al., 2006) y han obtenido resultados coherentes con los presentados en este trabajo. Principalmente, cabría destacar que de la misma manera que hemos hecho en este estudio, ellos concluyen que la morfología de esta vértebra cervical está relacionada con el modo de locomoción, y que en las diferencias entre grupos tiene una importancia significativa el factor alométrico (Manfreda et al., 2006). En el caso de la C2, y por el conocimiento que tenemos de la bibliografía, ningún estudio se ha centrado en el análisis de esta vértebra. De cualquier modo, se podrían esperar en la C2 unos resultados relativamente similares a los obtenidos en el resto de la columna cervical. Segundo, la información que proporcionamos de la morfología de las vértebras está limitada al plano medio-sagital y a la orientación de las carillas articulares superiores.

Desde un punto de vista metodológico, cabe resaltar que las variables tradicionales derivadas de las coordenadas 3D no son siempre directamente comparables a las medidas directamente tomadas con el calibre pie de rey (ver las diferencias entre los valores de las variables lineares utilizadas en este estudio (Tabla 4.4) y las de Gómez-Olivencia et al., 2013a). Por ejemplo, el método utilizado en el presente estudio tiende a incrementar el tamaño del diámetro dorso-ventral del canal vertebral (M10). En otra variable la influencia es más importante, y para evitar confusiones, hemos utilizado una nomenclatura diferente a la tradicional. Es el caso del ángulo de la apófisis espinosa, que pasa a denominarse M12´ en lugar de M12. En la variable tradicional (M12), se mide el ángulo entre la superficie craneal del cuerpo vertebral y el punto más craneal de la apófisis espinosa, mientras que en este estudio se toma el punto más dorsal (ver Figura 4.1). Por último, este trabajo se ha concentrado la subfamilia Homininae ante la falta de vértebras en las colecciones de individuos pertenecientes a los grupos *Pongo* e Hylobates, y por tanto los resultados referentes a los hominoideos deben tomarse con precaución ante la pequeña muestra de individuos de estos dos grupos.



Capítulo 5

Integración morfológica en la región cervical de Homininae

ÍNDICE

5.1-INTRODUCCIÓN.....153

5.2-MATERIAL.....156

5.3-MÉTODOS.....157

5.3.1-Integración morfológica intra-vertebral.....157

5.3.2-Test de modularidad.....157

5.3.3-Covariación entre vértebras cervicales subaxiales. Análisis por pares.....158

Alometría.....158

5.4-RESULTADOS.....159

5.4.1-Integración global intra-vertebral.....159

5.4.2-Análisis de modularidad intra-vertebral.....161

5.4.3-Covariación entre vértebras cervivales subaxiales.....163

5.5 -DISCUSIÓN.....165

5.1.1-Integración intra-vertebral.....166

5.5.2-Covariación entre vértebras cervivales subaxiales.....168

5.5.3-La influencia del tamaño.....169

5.5.4-Implicaciones evolutivas.....170

Este capítulo corresponde con el artículo Arlegi et al., 2018, Apéndice: Artículos (p. 334).

5.1 INTRODUCCIÓN

La morfología de la columna vertebral está directamente relacionada y tiene influencia, tanto en la postura corporal como en la locomoción (Gadow, 1933; Boszczyket al., 2001; Boulay et al., 2006; Barreyet al., 2007; Pierce et al., 2011; Russo y Williams, 2015; Nalley y Grider-Potter, 2017; Arlegi et al., 2017). Las especies actuales de homininos (géneros *Homo*, *Pan* y *Gorilla*) presentan diferentes posturas corporales y un variado repertorio locomotor. Mientras que el género *Homo* se caracteriza por un modo bípedo de locomoción, los géneros *Gorilla* y *Pan* se desplazan principalmente utilizando lo que comúnmente se conoce como *knuckle-walking* (locomoción cuadrúpeda, apoyándo las manos en los dorsos de las falanges intermedias). Aun así, los gorilas y los chimpancés también utilizan cierto grado de bipedismo en sus desplazamientos y se suben a los árboles (Manfreda et al., 2006). Esto es consistente con las diferencias en el porcentaje de uso de trepada vertical (*vertical climbing* en voz inglesa) y escalada general (*overall climbing* en voz inglesa) cuando todas las actividades se tienen en cuenta (Tuttle y Watts, 1985; Hunt, 1991). Un ejemplo de la influencia de la columna vertebral sobre la locomoción ha sido propuesta por Lovejoy y McCollum (2010). Para estos autores, la postura de la pelvis y la pierna (con la rodilla doblada, y sin que se llegue a extender; en inglés *bent-hip-bent-knee gait*) de los *Pan* y los *Gorilla* sería una consecuencia directa de la ausencia de movilidad en la región lumbar. Esta falta de movilidad en la región lumbar está causada por un aprisionamiento de la región post-transicional de las vértebras lumbares más caudales, y no a una limitación impuesta por la cadera o la anatomía de las rodillas (Lovejoy y McCollum, 2010).

Las diferencias morfológicas relacionadas con la locomoción y la postura no sólo están circunscriptas a la columna lumbar (Lovejoy y McCollum, 2010), sino que también están presentes en la región cervical (Manfreda et al., 2006; Nalley y Grider-Potter, 2015; Meyer et al., 2017; Arlegi et al., 2017). El estudio de la columna cervical muestra una ventaja en comparación con la columna lumbar, y es que mientras el número de siete vértebras cervicales es constante en prácticamente todas las especies de mamíferos, independientemente de la longitud del cuello (Varela-Lasheras et al., 2011), la columna lumbar presenta ciertas diferencias en el número de vértebras incluso dentro del mismo género (Schultz y Straus, 1945; Pilbeam, 2004; Williams et al., 2016). El número constante de vértebras cervicales en los mamíferos está controlado por la expresión de los

genes *Hox* durante el desarrollo, proporcionando estabilidad en el desarrollo del esqueleto axial y en el sistema nervioso (Galis, 1999). Se ha hipotetizado que esta constancia en el número de vértebras cervicales puede ser el resultado de la selección estabilizadora y de las restricciones derivadas de la pleiotropía, ya que la influencia de éstas puede derivar en un plan corporal más conservador en términos evolutivos (Galis y Metz, 2007). Este estasis evolutivo en el número de vértebras cervicales entre los mamíferos indica que la variación en la anatomía del cuello se produce exclusivamente a nivel morfológico (forma y tamaño) y no a nivel de variación merística. Esta restricción en el número de vértebras puede favorecer un mayor grado de integración en la columna cervical que en las regiones torácica y lumbar. Estas características de la columna cervical la hacen apropiada para explorar patrones de integración y modularidad entre las especies de mamíferos, los cuales podrán ser comparados con los patrones de integración en la columna torácica y lumbar en estudio futuros.

El concepto de merismo hace referencia a la repetición de segmentos en un organismo, y la variación resultante de esta seriación de elementos es comúnmente conocida como variación metamérica (Bateson, 1894; Hlusko, 2002). La columna vertebral es uno de los ejemplos más claros de estructuras seriadas en mamíferos y en otros vertebrados. Los elementos merísticos juegan un papel importante en los estudios paleontológicos ya que expresan la variación que no está relacionada con la filogenia (Bateson, 1894), y por tanto pueden ayudar a comprender las diferencias relacionadas con los factores de desarrollo y funcionales. Las especializaciones en los dientes y en los autópodos son buenos ejemplos que muestran cómo la selección puede modificar estructuras anatómicas que tienen un origen morfológico y una configuración similar (Rolian, 2009; Gómez-Robles y Polly, 2012). En el caso de las vértebras, la variación anatómica originada durante el desarrollo está restringida por factores funcionales de manera crítica, limitando la variación en la morfología vertebral e impidiendo cambios de gran entidad en la estructura global que puedan causar una disrupción funcional severa (Riedl, 1975). Los patrones de integración pueden evolucionar en respuesta a la selección natural (Grabowski et al., 2011), por lo que su estudio en elementos seriados puede ayudar a comprender tanto las diferencias evolutivas entre taxones como entre las diferentes vértebras y/o regiones vertebrales.

La integración morfológica y la modularidad (Olson y Miller, 1958) son conceptos relacionados asociados con la correlación/covariación fenotípica entre los caracteres de

un organismo, el cual puede reflejar una influencia común de los factores genéticos, de desarrollo y/o funcionales (Hlusko, 2004; Rolian y Willmore, 2009). La integración morfológica se produce cuando los caracteres covarían fuertemente debido a influencias comunes, las cuales pueden resultar en una co-evolución a largo plazo (Cheverud, 1996). La modularidad por su parte, favorece la independencia relativa de los caracteres que forman parte de regiones diferentes desde el punto de vista del desarrollo o de la funcionalidad, estas partes se denominan módulos. Los módulos se pueden definir como conjuntos de caracteres que están fuertemente integrados unos con otros en comparación a la relación que tienen con otros módulos, y de esta manera pueden evolucionar de manera relativamente independiente. La modularidad y la integración influencian fuertemente el cambio evolutivo. La relativa independencia de los módulos puede llevar a diferentes trayectorias evolutivas entre caracteres del cuerpo, y esto está relacionado con una mayor habilidad para responder a las demandas de la selección (e.g., Rolian y Willmore, 2009; ver también capítulo 1). Por otro lado, la integración, la cual describe altos niveles de interacción entre caracteres, puede restringir el cambio evolutivo ya que los cambios morfológicos en un carácter tendrán que estar asociados con cambios en el resto de caracteres con los cuales está correlacionado, restringiendo por lo tanto la variación.

Los estudios de integración y modularidad son importantes para entender cómo los caracteres de los organismos han evolucionado a lo largo de su historia (Goswami et al., 2014). Se han llevado a cabo múltiples estudios para analizar patrones de integración y modularidad tanto en caracteres del cráneo como del post-cráneo (Bastir et al., 2005; Polanski y Franciscus, 2006; Williams, 2010; Grabowski et al., 2011; Polanski, 2011; Gómez-Robles y Polly, 2012). La integración en el contexto de la variación merística en homininos y otros primates ha sido analizado en los dientes, los autópodos y en las extremidades (Young y Hallgrímsson, 2005; Rolian, 2009; Rolian et al., 2010; Gómez-Robles y Polly, 2012). En cualquier caso, la integración morfológica en la columna vertebral de los primates no se ha explorado con la excepción del recientemente publicado trabajo de Villamil (2018), si bien anteriormente se han investigado patrones de integración en otros grupos de mamíferos (Arnold et al., 2016; Randau y Goswami, 2017a, 2017b). Muchos estudios han mostrado que el tamaño es un factor importante de integración (Zelditch, 1988; Marroig et al., 2009) y que además, de manera general, tiene una influencia significativa en los patrones de variación en homininos (Shea, 1992). Por lo tanto, en este trabajo hemos cuantificado la interacción entre caracteres y la modularidad en dos aspectos importantes de la columna cervical subaxial (de la tercera a la séptima

vértebra cervical; C3-C7): 1, la morfología del plano medio-sagital y 2, el tamaño relativo y la forma y orientación de las carillas articulares superiores, todo ello antes y después de tener en cuenta la potencial influencia del tamaño. En este trabajo nos hemos centrado en las cinco vértebras de la columna cervical subaxial (C3-C7) ya que tienen un patrón morfológico homólogo, es decir, con un cuerpo vertebral y un arco neural que forman la vértebra. Por ello, en este estudio no hemos incluido las dos primeras vértebras cervicales, atlas y axis, ya que difieren sustancialmente en la morfología y en la identificación de caracteres homólogos comparables con resto de vértebras cervicales.

5.2 MATERIAL

La muestra estudiada en este trabajo comprende vértebras cervicales subaxiales (C3-C7) de 141 individuos adultos, machos y hembras, pertenecientes a tres especies de homininos actuales: *Homo sapiens*, *n* = 54; *Pan troglodytes*, *n* = 58 y *Gorilla gorilla*, *n* = 29. La mayor parte de esta base de datos es la ya utilizada en el trabajo anterior, capítulo 4 y presentada en la Tabla 4.1, a la cual se han añadido vértebras pertenecientes a 26 individuos de la especie *Pan troglodytes* y 12 de la especie *Gorilla gorilla* (Tabla 5.1) para tratar con mayor precisión estadística los análisis aquí realizados (ver sección métodos más abajo). La toma de datos, en este caso *landmarks* tridimensionales (3D), se ha llevado a cabo con la misma técnica empleada en el trabajo anterior, utilizando un Microscribe modelo SX2. Así mismo, los *landmarks* capturados son los mismos 15 (L01-L15) utilizados en el capítulo 4, ver Figura 4.1 y Tabla 4.3 para definiciones.

Tabla 5.1 Muestra de homininos utilizados en este estudio organizados por especie, sexo e institución de procedencia.

Especies	MusH	Zool-MNHN	NHM	RMCA	NMCN	MAUV	Total
Homo sapiens	8 ♂						**54**
	4 ♀						
	42 IS						
Pan troglodytes	1 ♂	3 ♂	1 ♂	8 ♂	3 ♂	10 ♂	**58**
		5 ♀	1 ♀	3 ♀	3 ♀	10 ♀	
				10 IS			
Gorilla gorilla	1 ♂	7 ♂	2 ♂	1 ♂	3 ♂	4 ♂	**29**
	1 ♀		5 ♀		4 ♀	1 ♀	
Total	**56**	**15**	**9**	**22**	**13**	**25**	**141**

Instituciones: MusH (Musée de l'Homme collection, París); Zool-MNHN (Dept. Zoology, Muséum national d'Histoire naturelle, París); RMCA (Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Bélgica); NHM (Natural History Museum, Londres); NMCN (Nat-Museu de Ciències Naturals, Barcelona); MAUV (Museo anatómico, Universidad de Valladolid). Sexo: ♂ = macho; ♀ = hembra; IS = sexo indeterminado.

5.3 MÉTODOS

5.3.1 Integración morfológica intra-vertebral

En primer lugar, en base a los principios de la morfometría geométrica (MG), sometimos las coordenadas 3D de cada vértebra y taxón a un Análisis Procrustes Generalizado (Rohlf y Slice, 1990; capítulo 3 de la presente Tesis Doctoral) para eliminar la información relativa a la escala, la posición y rotación. Una vez obtenidas las nuevas coordenadas Procrustes, calculamos el grado de integración de cada conjunto de *landmarks* utilizando la función *goblIntegration* del paquete de R *geomorph* (Adams y Otárola-Castillo, 2013). En esta función, el grado de integración se calcula utilizando el coeficiente de integración global (Bookstein, 2015). Este coeficiente es el resultado, en un conjunto de coordenadas Procrustes, de la regresión entre la varianza de la deformación parcial (*partial warp*) y el logaritmo de la energía de flexión (*bending energy*) en la configuración estándar de la placa delgada (*thin-plate*). Los valores obtenidos con la pendiente de regresión se utilizaron para distinguir entre tres posibles modelos: a) el modelo de auto-semejanza (*self-similarity* en voz inglesa), con un valor en la pendiente de regresión = -1, en el cual no se detecta ni integración ni desintegración, b) el modelo integrado con valores en la pendiente de regresión < -1 y c), el modelo de desintegración con valores > -1.

5.3.2 Test de modularidad

Una vez calculado el grado de integración, testamos la hipótesis de modularidad entre tres módulos propuestos *a priori*: cuerpo vertebral (L01-L03), apófisis espinosa (L04-L05) y carillas articulares superiores (L06-L15). Adicionalmente y de manera alternativa, una segunda hipótesis de modularidad se utilizó para testar la pregunta de si el cuerpo vertebral (L01-L03) y el arco neural (L04-L015) corresponden a unidades con un bajo grado de covariación. Para llevar a cabo estos análisis, utilizamos el ratio de covariación (*covariance ratio*; CR), el cual calcula el grado de independencia relativa entre los módulos relativo a la covariación entre ellos (Adams, 2016). Aquellos valores menores de 1 (<1) y significativos indican que existe una independencia relativa entre los módulos. En este trabajo decidimos utilizar este ratio de covariación (CR) en lugar de otros métodos cuyo uso está más extendido como el coeficiente-*RV* (Escoufier, 1973), ya que el CR produce resultados que no están influenciados por el tamaño de la muestra o por el

número de variables (Adams, 2016). Finalmente, llevamos a cabo un test para estimar el grado de integración morfológica entre los tres módulos propuestos (i.e., cuerpo vertebral, apófisis espinosa y carillas articulares superiores) utilizando el coeficiente de correlación de mínimos cuadrados parciales (*partial least square correlation*; PLScorr por sus siglas en inglés; Adams y Coller, 2016). Esta función utiliza el análisis de mínimos cuadrados parciales en dos bloques (2B-PLS), el cual está basado en la descomposición del valor singular (o autovalor) de la matriz de covariación entre los bloques (Rohlf y Corti, 2000). A través de este procedimiento, descomponemos la matriz de covariación en nuevos pares de ejes los cuales cuentan para el máximo de covariación entre grupos de variables. Como en este caso utilizamos más de dos grupos de variables, la media de la correlación por pares fue utilizada como test estadístico (Adams y Coller, 2016).

5.3.3 Covariación entre vértebras cervicales subaxiales. Análisis por pares

Por medio del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS) calculamos las diferencias en los niveles de integración entre las vértebras cervicales en los diferentes grupos. Para los ambos análisis de correlación (i.e., integración entre los módulos e integración entre las vértebras), utilizamos el coeficiente PLScorr propuesto por Adams y Collyer (2016).

Alometría

Como hemos mencionado más arriba, la alometría es la asociación estadística entre el tamaño y la forma (Mosimann, 1970). En este estudio, el efecto alométrico fue calculado utilizando un análisis de regresión multivariante (Monteiro, 1999; Drake y Klingenberg, 2008) basado en el cálculo de la forma de las coordenadas Procrustes (variables dependientes) con respecto al logaritmo natural del tamaño centroide (log-CS; variable independiente). El tamaño centroide (CS), se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias de cada *landmark* con respecto al centroide (o centro de gravedad) de la configuración de *landmarks* (ver capítulo 3). Los residuos obtenidos de este análisis de regresión fueron utilizados para volver a computar todos los análisis previamente explicados en este apartado después de haber eliminado el efecto alométrico.

5.4 RESULTADOS

5.4.1 Integración global intra-vertebral

Todas las vértebras cervicales subaxiales de las especies representadas en el estudio están integradas de manera global (Figura 5.1 y Tabla 5.2). En términos generales, los gorilas tienden a mostrar los niveles más altos de integración, seguidos por los chimpancés en las vértebras subaxiales más craneales (C3) y más caudales (C7), y por los humanos en aquellas situadas más centralmente en la columna cervical (C4-C6). La magnitud de integración en las vértebras subaxiales en los gorilas y en los chimpancés muestra una tendencia decreciente en la dirección cráneo-caudal, es decir, mayor integración en la vértebra C3 y menor en la C7, con la excepción de la C6 en los gorilas que se desvía de este patrón. En los humanos modernos el patrón es diferente al mostrado por las otras dos especies, hay un incremento del grado de integración de la C3 a la C4, y posteriormente disminuye en dirección caudal siguiendo el mismo patrón observado en los homininos no humanos (Figura 5.1).

Los análisis alométricos (Tabla 5.3) revelan que la influencia del tamaño en la forma es mayor en los gorilas que en los chimpancés y humanos modernos. En las tres especies los mayores valores (i.e., porcentaje de la forma explicado por la variación en el tamaño) se producen en la vértebra C3, y los menores en la vértebra C7. Los humanos modernos y los chimpancés muestran valores similares, si bien en las vértebras C6-C7 en humanos modernos y C5-C6 en chimpancés los resultados de la regresión no son significativos. Una vez eliminado el factor alométrico, los resultados de los análisis de integración a partir de los residuos indican una reducción de las diferencias en el grado de integración entre grupos. Esto se debe a que la eliminación del factor alométrico afecta principalmente a los gorilas y, en menor medida, a los chimpancés. Como consecuencia hay una reducción de los niveles de integración, mostrando estas dos especies valores más próximos a los obtenidos por los humanos modernos. A nivel vertebral, las vértebras C3 y C6-C7 son las que muestran unos valores de integración menores con respecto a los obtenidos previamente (Figura 5.1 y Tabla 5.4).

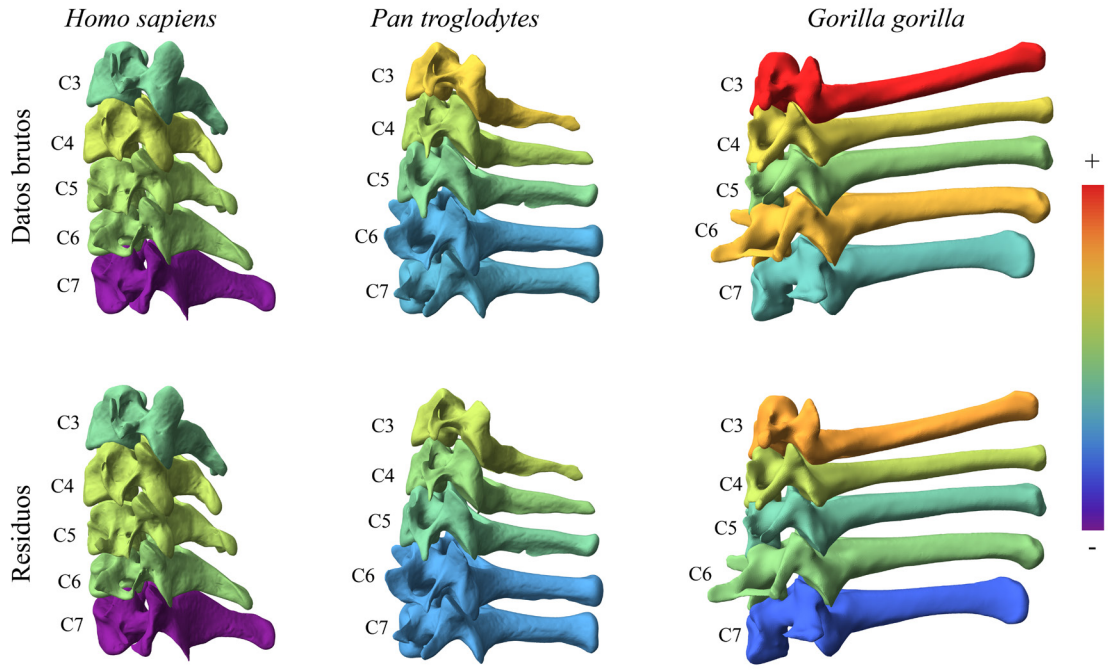


Figura 5.1 El color en cada una de las vértebras coloreadas representa el grado de integración global en cada vértebra cervical subaxial. Fila superior, resultados a partir de los datos brutos. Fila inferior, integración calculada en base a los residuos obtenidos del análisis de regresión. Todas las vértebras representadas aquí están globalmente integradas (ver Tabla 5.2). El color rojo indica una fuerte integración y el morado una integración más débil. Los gorilas muestran los valores más altos seguidos de los chimpancés y finalmente, por los humanos modernos. En la imagen se puede apreciar un patrón de integración decreciente en dirección cráneo-caudal, el cual es más evidente una vez la influencia del tamaño (residuos) ha sido eliminada. Los humanos modernos se desvían de este patrón mostrando una integración más débil en la vértebra C3 que en los elementos contiguos más caudales. Los resultados de los residuos muestran un grado de integración menor en todas las vértebras en los gorilas y en los chimpancés, demostrando que el tamaño ejerce un efecto integrador importante en los homininos no humanos. En cambio, en el caso de los humanos modernos el efecto del tamaño como efecto integrador es casi inexistente en base a los resultados similares obtenidos en ambos análisis (i.e., con datos brutos y a partir de residuos). Nótese que las imágenes no están a la misma escala.

Tabla 5.2 Valores de integración global obtenidos a partir de los datos brutos y de los residuos de las vértebras cervicales subaxiales (C3-C7) en Homininos.

Datos	Vertebra	*H. sapiens*	*P. troglodytes*	*G. gorilla*
Brutos	**C3**	-1,372	-1,555	-1,762
	C4	-1,485	-1,457	-1,531
	C5	-1,442	-1,384	-1,414
	C6	-1,426	-1,280	-1,589
	C7	-1,061	-1,294	-1,330
Residuos	**C3**	-1,376	-1,475	-1,625
	C4	-1,468	-1,413	-1,475
	C5	-1,458	-1,368	-1,353
	C6	-1,418	-1,264	-1,405
	C7	-1,059	-1,265	-1,191

Valores por debajo de -1 (e.g., -1,3) indican que la vértebra está globalmente integrada. En base a esto, todas las vértebras cervicales subaxiales, tanto a base a los datos brutos como de los residuos, están globalmente integradas.

5.4.2 Análisis de modularidad intra-vertebral

Los resultados de los análisis de modularidad entre los tres subconjuntos de *landmarks* (i.e., cuerpo vertebral, apófisis espinosa y carillas articulares superiores) en cada una de la vértebras (Tabla 5.4), revelan que tan sólo la vértebra C6 en los gorilas muestra valores significativos por debajo de 1, valor límite para estructuras modularizadas. Estos resultados son coherentes con los obtenidos en el análisis de integración entre módulos (PLScorr) también mostrados en la misma tabla. En el caso de PLScorr los resultados indican que, para todas las vértebras, los diferentes módulos propuestos están significativamente integrados. A pesar de que los gorilas muestran valores de integración más bajos (PLScorr) que los chimpancés y los humanos modernos (especialmente en las vértebras C3 y C6), las diferencias en la fuerza de integración entre los grupos son mínimas (Tabla 5.4).

Los resultados del segundo test de modularidad para testar si los dos elementos principales que se componen las vértebras, cuerpo vertebral y arco neural (incluyendo la apófisis espinosa y las carillas articulares superiores), muestran una modularidad significativa. La hipótesis de ausencia de estructura modular fue refutada en todas las vértebras subaxiales de los gorilas, en las vértebras C4-C6 de los chimpancés, y sólo en la vértebra C6 de los humanos modernos (Tabla 5.5). Desde un punto de vista biológico, la naturaleza modular de algunas de las vértebras de homininos cuando se proponen los dos módulos, cuerpo vertebral y arco neural, parece ir en paralelo con la ontogenia. Las vértebras cervicales subaxiales se forman por la fusión de tres centros principales de

Tabla 5.3 Porcentaje de la variación total de la forma explicada por diferencias en el tamaño (alometría) en la columna cervical subaxial en los tres grupos de Homininos.

Vertebra	*H. sapiens*	*P. troglodytes*	*G. gorilla*
C3	6,1**	6,7**	34,5**
C4	5,5**	4,9**	17,9**
C5	5,0**	3,2	18,3**
C6	2,8	3,4	28,5**
C7	3,8	5,1*	15,7**

* = *p*-valor <0,05; ** = *p*-valor <0,01.
La alometría es mayor en los gorilas que en los chimpancés y que en los humanos modernos. Los valores más altos se dan en la vértebra C3 y los más bajos en la C7. Los humanos modernos y los chimpancés muestran porcentajes alométricos similares a lo largo de la columna cervical subaxial. Aun así, algunos de estos resultados (i.e., C6 y C7 en los humanos y C5 y C6 en los chimpancés) no son significativos. En los tres taxones, el mayor efecto alométrico se produce en la vértebra C3.

osificación: uno por el cuerpo vertebral y otro por cada una de las mitades que forman el arco neural y la porción de cuerpo vertebral, a la cual se unen los pedículos (Scheuer et al., 2000; ver también capítulo 1, apartado 1.3 de la presente Tesis Doctoral).

En resumen, los resultados del test de integración global (Tabla 5.2 y Figura 5.1), y los resultados obtenidos del test de la hipótesis que propone tres-módulos para las vértebras cervicales subaxiales (Tabla 5.4), revelan que éstas no están internamente subdivididas en tres módulos diferentes. En cualquier caso, el análisis de modularidad para la hipótesis de dos-módulos muestra un escenario diferente y más complejo. Aquí todas las vértebras analizadas de los gorilas están modularizadas, así como las vértebras C4-C6 de los chimpancés y la C6 de los humanos modernos. Los análisis de las dos

Tabla 5.4 Resultados del análisis de modularidad e integración mostrados por vértebra y taxón. En él se testa la hipótesis de si la vértebra está compuesta por tres módulos (cuerpo vertebral, carillas articulares superiores y apófisis espinosa) relativamente independientes, o si por el contrario estos elementos anatómicos están relativamente integrados. Los resultados se muestran a partir de los datos brutos y de los residuos.

Data	Vértebra	*H. sapiens*		*Pan troglodytes*		*Gorilla gorilla*	
		CR	PLScorr	CR	PLScorr	CR	PLScorr
Datos brutos	C3	1,067	0,884**	0,983	0,888**	1,046*	0,797**
	C4	1,027	0,859**	1,252	0,932**	1,161	0,801**
	C5	1,063	0,886**	1,149	0,844**	1,087	0,820**
	C6	1,022	0,903**	1,200	0,908**	**0,992***	0,783**
	C7	1,181	0,871**	1,218	0,940**	1,127	0,822**
Residuos	C3	1,067	0,885**	1,023	0,912**	1,186	0,890**
	C4	1,021	0,863**	1,227	0,932**	1,180	0,867**
	C5	1,080	0,889**	1,150	0,845**	1,207	0,843**
	C6	1,025	0,894**	1,203	0,903**	1,136	0,822**
	C7	1,198	0,878**	1,222	0,941**	1,169	0,873**

CR = Ratio del coeficiente de covariación; PLScorr = Coeficiente de correlación de los mínimos cuadrados parciales. Valores no significativos de CR inferiores a 1 indican que la vértebra no está modularizada y por lo tanto, puede evidenciar una relativa integración de las partes. Valores significativos del PLScorr implican que los módulos propuestos están relativamente integrados.
* = *p*-valor <0,05; ** = *p*-valor <0,01.
En negrita aquellos valores que indican modularidad.

hipótesis de modularidad (i.e., dos y tres módulos) a partir de los residuos obtenidos, revelan una reducción en el grado de modularidad y en la significación de los resultados una vez sustraída la variación relativa al tamaño (Tablas 5.4 y 5.5).

5.4.3 Covariación entre vértebras cervicales subaxiales

En todos los taxones, el mayor grado de covariación se produce entre elementos contiguos (Figura 5.2). Con la excepción de la vértebra C3, los gorilas muestran los valores más altos de PLScorr, seguidos por los chimpancés y finalmente por los humanos modernos. Cabe destacar que en este último grupo, los valores de covariación entre vértebras no adyacentes no son significativos en la mayoría de los casos. Además, los humanos modernos muestran los valores más uniformes en todas las comparaciones. En contraposición a los resultados de los chimpancés y de los humanos modernos, los gorilas evidencian un patrón de covariación donde el grado de interacción entre pares de vértebras cervicales subaxiales incrementa en la dirección cráneo-caudal. Así, el grado de covariación más alto se produce en la interacción entre las vértebras C6-C7, y el más

Tabla 5.5 Resultados del análisis de modularidad e integración mostrados por vértebra y taxón. En él se testa la hipótesis de si la vértebra está compuesta por dos módulos relativamente independientes, cuerpo vertebral y arco neural (i.e., carillas articulares superiores y apófisis espinosa), o si por el contrario estos elementos anatómicos están relativamente integrados. Los resultados se muestran a partir de los datos brutos y de los residuos.

Data	Vértebra	*H. sapiens*		*Pan troglodytes*		*Gorilla gorilla*	
		CR	PLScorr	CR	PLScorr	CR	PLScorr
Datos brutos	C3	0,999	0,856**	0,853	0,880**	**0,861****	0,720**
	C4	0,938	0,818**	**0,939***	0,950**	**0,751****	0,714**
	C5	0,937	0,864**	**0,890***	0,799**	**0,744***	0,713**
	C6	**0,877***	0,926**	**0,937***	0,878**	**0,718***	0,693**
	C7	1,017	0,894**	1,015	0,952**	**0,782***	0,769**
Residuos	C3	0,976	0,859**	0,895	0,915**	1,067	0,873**
	C4	0,928	0,816**	0,965	0,954**	**0,889***	0,829**
	C5	0,942	0,872**	**0,893***	0,802**	**0,867***	0,786**
	C6	**0,881****	0,927**	0,940	0,872**	**0,809****	0,793**
	C7	1,026	0,932**	1,008	0,953**	**0,759***	0,854**

CR = Ratio del coeficiente de covariación; PLScorr = Coeficiente de correlación de los mínimos cuadrados parciales. Valores no significativos de CR inferiores a 1 indican que la vértebra no está modularizada y por lo tanto, puede evidenciar una relativa integración de las partes. Valores significativos del PLScorr implican que los módulos propuestos están relativamente integrados.
* = *p*-valor <0,05; ** = *p*-valor <0,01.
En negrita aquellos valores que indican modularidad.

bajo entre la interacción C3-C4 (Tabla 5.6). El hecho de sustraer la variación relativa al tamaño tiene un efecto particularmente fuerte en los gorilas, y más concretamente en la vértebra C3. Los resultados de la covariación entre vértebras en los gorilas una vez se ha eliminado la influencia del tamaño son más homogéneos y más similares a los obtenidos por los chimpancés. Aun así, el patrón general de covariación se mantiene inalterado.

En resumen, las tres especies muestran diferentes patrones de covariación entre vértebras. En general, los chimpancés muestran los valores más altos de covariación para todas las interacciones, no sólo entre las vértebras adyacentes. Los gorilas muestran una tendencia similar, con valores altos en todas las comparaciones pero con la excepción de la vértebra C3, la cual muestra valores más bajos en comparación con el resto de vértebras. En los humanos modernos cabe destacar que tan sólo las vértebras adyacentes covarían de manera significativa.

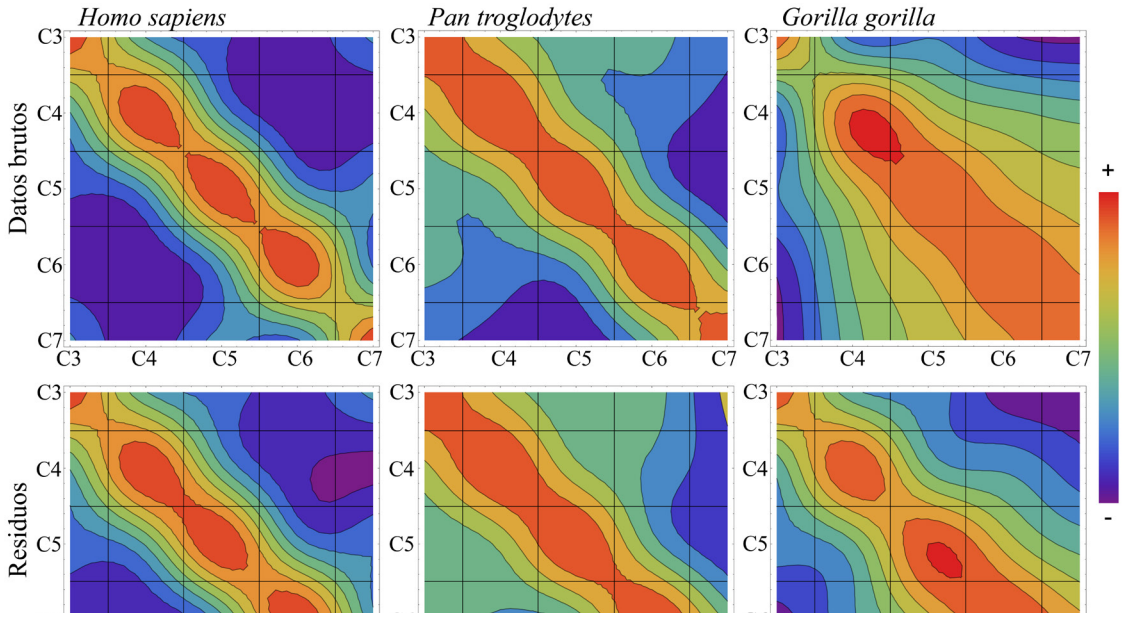


Figura 5.2 Los diagramas de líneas de contorno representan campos de correlación (Kurtén, 1953) entre las vértebras cervicales subaxiales en los tres taxones a partir de los datos brutos (fila superior) y de los residuos (fila inferior). Los valores numéricos utilizados para esta representación gráfica están indicados en la Tabla 5.6. Los diagramas son simétricos respecto a la diagonal, por lo tanto la información se repite entre las dos mitades. El color rojo representa una fuerte integración entre las vértebras y el morado una integración relativamente débil. Los gorilas muestran la covariación más alta a lo largo de toda la columna cervical, mientras que los humanos modernos presentan los valores más bajos, además en este taxón tan sólo las interacciones entre vértebras adyacentes son significativas. El tamaño no es un factor importante de integración en los humanos modernos y en los chimpancés. En los gorilas en cambio, la eliminación del tamaño reduce los niveles de interacción entre vértebras no adyacentes a los largo de toda la columna cervical, e incrementa el grado de integración de la vértebra C3 respecto al resto de los elementos.

Tabla 5.6 Resultados del análisis de covariación entre las vértebras cervicales subaxiales a partir de los datos brutos y de los residuos[a].

Datos	Taxón	Vértebra	C3	C4	C5	C6
Brutos	*H. sapiens*	C4	0,748**			
		C5	0,658	0,737**		
		C6	0,618	0,608	0,740**	
		C7	0,709*	0,613	0,713*	0,693*
	P. troglodytes	C4	0,894**			
		C5	0,816**	0,857**		
		C6	0,812**	0,783**	0,818**	
		C7	0,762**	0,728**	0,711**	0,835**
	G. gorilla	C4	0,679**			
		C5	0,697**	0,884**		
		C6	0,612*	0,811**	0,917**	
		C7	0,586	0,779**	0,866**	0,940**
Residuos	*H. sapiens*	C4	0,753**			
		C5	0,677*	0,756**		
		C6	0,627	0,609	0,728**	
		C7	0,714	0,588	0,694*	0,718*
	P. troglodytes	C4	0,887**			
		C5	0,810**	0,863**		
		C6	0,818**	0,792**	0,822**	
		C7	0,687*	0,710**	0,711**	0,842**
	G. gorilla	C4	0,766**			
		C5	0,724**	0,790**		
		C6	0,628	0,742*	0,883**	
		C7	0,624	0,672	0,781**	0,915**

[a]valores representados en coeficientes PLScorr.
* = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor <0,01.

5.5 DISCUSIÓN

Estudios previos han demostrado que las especies con un menor grado de integración muestran una mayor capaciad de responder a las demandas de la selección, mientras que aquellas que están más integradas muestran una mayor respuesta en la dirección de la variación relacionada con el tamaño (Marroig et al., 2009; Porto et al., 2009; Grabowski et al., 2011). De hecho, en el caso de la evolución de la pelvis, se ha sugerido que la transición de un morfología similar a la de los grandes simios no humanos a una morfología humana se habría conseguido más fácil con el patrón de integración de humanos modernos, es decir, menos integrado y más flexible al cambio (Grabowski et al.,

2011). En el estudio que aquí presentamos, también podemos observar estas diferencias en el grado de integración entre humanos modernos y el resto de grandes simios africanos, donde los humanos modernos obtienen los valores de integración más bajos entre los tres taxones. En el marco de este trabajo, quedaría por resolver si la menor integración implica una mayor evolvabilidad, es decir, una mayor capacidad de responder a los cambios evolutivos en la dirección de la selección (Hansen y Houle, 2008; Marroig et al., 2009 y apartados 1.5 y 3.2.4.4 de la presente Tesis Doctoral). En todo caso, las diferencias mostradas en este trabajo recalcan la importancia de los patrones de integración para facilitar la transición evolutiva, en este caso de las vértebras cervicales subaxiales, y las importantes implicaciones que tienen en la aparición del bipedismo. El estudio de los patrones de integración pueden ayudarnos a comprender los cambios evolutivos observados en el registro fósil, y por lo tanto ser una herramienta complementaria a la paleontología en la comprensión de la evolución de los organismos (ver más abajo el caso de este estudio).

5.5.1 Integración intra-vertebral

Un estudio recientemente publicado sobre la integración morfológica en la columna cervical en hominoideos ha mostrado, en concordancia con nuestros resultados, que los hominoideos muestran una alta integración en la columna cervical. Además, coincide en el hecho de que en todos los taxones la vértebra C7 es la menos integrada (Villamil, 2018). Otro estudio sobre la integración en la columna cervical, en este caso en perros domésticos, revela una fuerte integración de las vértebras cervicales, y además propone que este podría ser el patrón general para todas especies de mamíferos (Arnold et al., 2016). A pesar de esta sugerencia, según Randau y Goswami (2017a), la familia Felidae muestra una integración moderada en la región cervical.

En este estudio hemos observado un patrón similar entre los gorilas y los chimpancés. Se trata de un descenso en los niveles de integración de las vértebras situadas más cranealmente hacia las caudales, es decir, de la C3 a la C7. Los humanos modernos siguen este modelo de la vértebra C4 a la C7, pero la tercera vértebra cervical muestra unos valores de integración más bajos que las vértebras centrales (i.e., C4-C6), desviándose por lo tanto del patrón de integración no humano. La fuerte integración en la tercera vértebra en los gorilas y los chimpancés puede estar relacionada con la alta variabilidad mostrada en el ángulo medio-lateral de las carillas articulares superiores y/o

por la gran variabilidad en la longitud de la apófisis espinosa (Arlegi et al., 2017). Esta última variable está relacionada principalmente con el tamaño de la vértebra, lo cual se ve reflejado en la disminución de los niveles de integración cuando este factor es eliminado (Figura 5.1).

La vértebra C3 en los humanos modernos difiere del patrón morfológico mostrado por los grandes simios africanos no humanos, ya que es medio-lateralmente más ancha y tiene unas carillas articulares superiores con una orientación más craneal. Estos dos rasgos están correlacionados con la locomoción bípeda, y por lo tanto se cree que las diferencias morfológicas en estos dos rasgos jugarían un papel funcional dentro de la vértebra (Arlegi et al., 2017; ver también capítulo 4 de esta Tesis Doctoral). En este trabajo sugerimos que el patrón aquí observado de integración decreciente en la dirección cráneo-caudal en las vértebras cervicales subaxiales en los homininos no humanos, podría representar el patrón ancestral para el clado. Además, sugerimos que esta distribución de las magnitudes de integración de la vértebra C3 a la C7, podría estar relacionada con el papel funcional que juega cada vértebra en la columna cervical. En los humanos modernos, las articulaciones de las vértebras C3 y C7 con sus adyacentes no permite un gran grado de flexión-extensión, inclinación lateral y rotación axial en la columna cervical (White y Panjabi, 1978). Por estas razones, estas vértebras juegan un papel funcional menor en el movimiento del cuello, en cambio, las vértebras C4 y C5, muestran un mayor grado de movimiento y los valores más altos de integración.

El desvío en términos morfológicos (Arlegi et al., 2017; ver también capítulo 4 de la presente Tesis Doctoral) y de integración (ver este trabajo, capítulo 5) de la vértebra C3 en los humanos modernos de lo que proponemos como patrón ancestral de integración en los homininos podría estar relacionado con un papel funcional respecto a la postura de la cabeza en relación con la emergencia del bipedismo. En otros trabajos sobre la evolución de la pelvis, se ha propuesto que las diferencias en los patrones de integración están concentradas en caracteres que están funcionalmente envueltos en el bipedismo (Grabowski et al., 2011). Esto sugiere que la selección natural cambió los patrones de integración, minimizando las restricciones y la integración en caracteres asociados con el bipedismo, lo cual podría haber permitido a estos caracteres responder a futuras presiones selectivas de una manera relativamente independiente. En base a esto, hipotetizamos que los bajos niveles de integración en la vértebra C3 en los humanos modernos podrían haber facilitado la emergencia de nuevos fenotipos más adaptados al bipedismo. Esta hipótesis

está apoyada por la morfología de la vértebra C3 en los australopitecos, más similar a la de los humanos modernos que a la de los gorilas y los chimpancés. Esto podría indicar, al igual que sucedió con la pelvis (Grabowski et al., 2011), una ruptura del patrón ancestral de integración de los homininos por parte de los humanos modernos. De cualquier modo, los australopitecos como *A. sediba* todavía preservan una morfología más similar a la de los chimpancés en la vértebra C7, además de un cuello más rígido como parte esencial del complejo anatómico del hombro (Williams et al., 2013; Meyer et al., 2017; Arlegi et al., 2017).

Observaciones hechas en algunos de los primeros representantes del género *Homo*, como los de Dmanisi (C3 D2674), son coherentes con la hipótesis aquí planteada. Los *H. erectus* del yacimiento de Dmanisi muestran unos procesos uncinados reducidos, con una morfología próxima a la de los humanos modernos, y que podría haberles permitido un mayor rango de movimientos en el cuello (Meyer, 2005). Además de la vértebra C3, la vértebra C7 en los humanos modenos también muestra unos niveles más bajos de integración que los homininos no humanos, esta característica podría ser también una condición derivada de este taxón. La vértebra C7 del individuo fósil KNM-WT 15000 (*Homo erectus*), con morfología similar a la de los humanos modernos, sugiere que el bajo nivel de integración podría haber aparecido en el origen del género *Homo*. Este bajo nivel de integración podría haber favorecido la selección de los caracteres morfológicos relacionados con un cuello más móvil asociado a la emergencia de la resistencia en la carrera (Bramble y Lieberman, 2004; Meyer, 2005), o al menos a un grado más efectivo de bipedismo. Esta modificación evolutiva está relacionada con los cambios en el cuerpo vertebral y en la orientación de las carillas articulares superiores, lo cual puede estar también relacionado con las diferencias entre australopitecos y *Ho*mo tanto en el equilibrio de la cabeza (posición relativa del foramen magnum y orientación del mismo), así como con la postura del cuello y su grado de lordosis (Been et al., 2017).

5.5.2 Covariación entre vértebras cervicales subaxiales

Con respecto a la covariación entre vértebras, los niveles más altos de covariación se observan entre vértebras adyacentes. Estas interacciones son en general más fuertes entre gorilas, más débiles en los humanos modernos, e intermedias en los chimpancés. Estos resultados son coherentes con los principios de integración funcional. De hecho, los elementos anatómicos que juegan un papel funcional importante y que trabajan

conjuntamente con otros elementos se espera que estén fuertemente integrados. Esto se basa en el principio de que los cambios morfológicos seleccionados en un elemento (en este caso, vértebra cervical) no se pueden producir sin acarrear cambios asociados en el resto de los otros elementos sin comprometer la funcionalidad de todo el sistema (Riedl, 1975). Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que en los humanos modernos, tan solo las vértebras adyacentes covarían significativamente.

Este patrón específico de los humanos modernos puede tentativamente relacionarse con la transmisión más vertical en esta especie del peso de la cabeza a través de las vértebras cervicales. La interacción funcional entre las vértebras no adyacentes al buscar el punto de equilibrio de la cabeza puede no ser tan fuerte como en las especies más pronógradas. En estos casos, el papel de equilibrio de la cabeza es realizado por el arco neural (módulo activo de la vértebra) de manera más activa, mientras que en los humanos modernos esta fuerza es transmitida principalmente por el cuerpo vertebral, un módulo pasivo (Kapandji, 1980). En el caso de los gorilas, estos tienen unas carillas articulares superiores orientadas más dorso-ventralmente, lo que tiene como resultado una limitación del rango de movimiento a lo largo del eje axial entre las vértebras cervicales. A esto hay que sumar la limitación que estos tienen del movimiento de flexión-extensión debido a la longitud de la apófisis espinosa (Arlegi et al., 2017). Esta característica puede haber influenciado en el aumento del nivel de integración y estabilidad en el cuello de los gorilas. Un cuello más estable puede ser necesario para sostener la mayor masa del cráneo de los gorilas, cuyos movimientos resultan en mayores momentos de inercia. Este fenómeno, el cual es común en taxones cuadrúpedos de gran tamaño como por ejemplo en los grandes bóvidos, se produce ya que mientras la masa corporal se incrementa en un ratio volumétrico (i.e., a la potencia de tres), la fuerza del músculo se se incrementa por su sección (bidimensional y por tanto a la potencia de dos). Esto resulta en una incremento de la longitud de la apófisis espinosa y requiere un incremento de la masa muscular asociada para compensar el desequilibrio creado (Slijper, 1946).

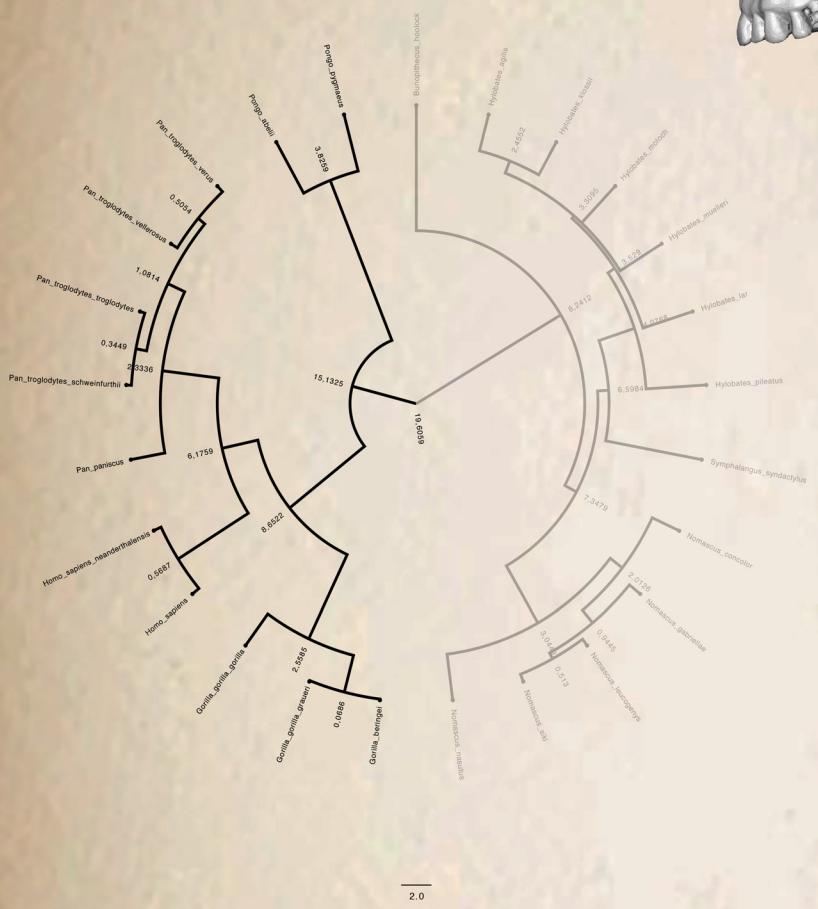
5.5.3 La influencia del tamaño

La alometría es un factor importante de integración (Zelditch, 1988; Mitteroecker y Bookstein, 2007; Klingenberg, 2009). Esto es coherente con los resultados obtenidos en este trabajo donde los chimpancés y especialmente los gorilas muestran como el grado de integración decrece cuando el efecto alométrico es eliminado. Por el contrario, en

los humanos modernos el efecto del tamaño como elemento integrador es prácticamente desdeñable. En los homininos, la variación morfológica en la dirección del tamaño se da principalmente en la apófisis espinosa (Arlegi et al., 2017), por lo que la mayor longitud de la apófisis espinosa en los chimpancés y en los gorilas puede jugar un importante papel funcional favoreciendo la integración (Cheverud, 1996) en la columna cervical.

5.5.4 Implicaciones evolutivas

En *Homo sapiens*, la postura del cuello y la morfología de las vértebras cervicales son derivadas (Meyer, 2005, 2016; Been et al., 2017; Meyer et al., 2017; Arlegi et al., 2017), así como también lo es el bipedismo. De hecho, las diferencias que hemos encontrado en este trabajo en los patrones de integración en *Homo sapiens* con respecto a los chimpancés y los gorilas van en la línea de los patrones de variación observados en limitado registro de vértebras fósiles (ver arriba). Aun así, si la morfología de las vértebras cervicales y la postura del cuello en chimpancés y gorilas son primitivas o derivadas es algo que todavía desconocemos. Se ha propuesto que las diferencias alométricas entre los gorilas y los chimpancés son debidas a ciertas características craneales (e. g., base craneal; Martínez, 1995). Adicionalmente, también se han encontrado diferentes patrones en ciertos caracteres post-craneales como en el ratio entre la longitud del fémur y el húmero (Holliday, 2012), o en las diferencias alómetricas entre las vértebras cervicales subaxiales (Arlegi et al., 2017). Estas diferencias entre los *Pan* y los *Gorilla* son coherentes con las diferencias posturales, incluyendo la inclinación del cuello, la cual muestra diferencias de aproximadamente 25º (Strait y Ross, 1999) y va en paralelo con otras diferencias en la locomoción, en la manera del *knuckle-walking* entre estos dos géneros (Kivell y Schmitt, 2009). Las diferencias en la morfología y en los patrones de integración en las vértebras cervicales subaxiales en los homininos, apuntan a un escenario evolutivo complejo donde las constricciones a nivel morfológico debidas a diferencias en el desarrollo y a las demandas funcionales interactúan de manera diferente.



Capítulo 6

Covariación morfológica entre el cráneo y las vértebras cervicales de Hominidae

ÍNDICE

6.1-INTRODUCCIÓN.....173

6.2-MATERIAL Y MÉTODOS.....177

6.2.1-Material y recolección de datos.....177

6.2.2-Métodos.....185

6.2.2.1-Morfometría geométrica.....186

6.2.2.2-Morfometría tradicional.....189

6.3-RESULTADOS.....192

6.3.1-Morfometría geométrica.....192

6.3.1.1-Covariación ínter-específica.....192

Cráneo-vértebras cervicales.....193

Entre las vértebras cervicales.....195

Señal filogenética.....196

6.3.1.2-Covariación intra-específica.....199

6.3.2-Morfometría tradicional.....202

Repetibilidad.....202

6.3.2.1-Análisis a partir de datos brutos.....204

Correlación de Pearson.....204

Cráneo-vértebras cervicales.....204

Entre las vértebras cervicales.....214

Random Skewers.....215

Cráneo-vértebras cervicales.....215

Entre las vértebras cervicales.....215

6.3.2.2-Análisis a partir de los residuos.....216

Correlación de Pearson.....216

Cráneo-vértebras cervicales.....216

Entre las vértebras cervicales.....225

Random Skewers.....225

Cráneo-vértebras cervicales.....225

Entre las vértebras cervicales.....226

6.4-DISCUSIÓN.....227

6.1 INTRODUCCIÓN

Los conceptos de integración y de modularidad hacen referencia al grado de interacción existente entre los caracteres de una o varias estructuras anatómicas (Olson y Miller, 1958). Ambos conceptos han sido definidos como factores importantes en la evolución fenotípica de los organismos desde el punto de vista del desarrollo, genético y/o funcional (e.g., Olson y Miller, 1958; Cheverud,1996; Wagner, 1996; Goswami et al., 2014). La integración de estos conceptos en los estudios evolutivos es de gran importancia para reconstruir y entender cómo se han producido los cambios morfológicos en los organismos, ya que pueden facilitar o restringir la evolución de sus caracteres en determinadas direcciones (Wagner, 1996; Hallgrimsson et al., 2007; Goswami y Polly, 2010; Gómez-Robles y Polly, 2012).

El análisis de los patrones de integración puede ayudar a determinar cambios producidos dentro de un grupo a lo largo de la evolución (Wagner, 1988). Aun así, y de manera general, se cree que los patrones de integración se conservan de manera relativamente constante en los organismos durante la evolución, pero que tanto estos patrones como las magnitudes de integración pueden variar de una especie a otra (Marroig y Cheverud, 2001; Marroig et al., 2009; Porto et al., 2009; Goswami y Polly, 2010). Detectar diferencias en los patrones de integración es importante ya que estos cambios nos pueden indicar una diversificación morfológica producto de una posible adaptación a unas demandas selectivas determinadas, en algunos casos directamente relacionadas con efectos funcionales relacionados con la mecánica de los organismos (Wagner y Schwenk, 2000).

La relación entre forma y función se ha demostrado estar presente en los caracteres de diversos grupos (e.g., Ercoli et al., 2012; Hutchinson, 2012), y como hemos visto, algunos cambios evolutivos en la forma de las estructuras pueden estar relacionadas con adaptaciones funcionales a nuevos escenarios ecológicos (Randau y Goswami, 2017b). Dentro del campo de estudio de la evolución humana, el estudio de los cambios morfológicos durante la evolución en el cuerpo como adaptación a la locomoción bípeda ha sido uno de los temas más explorados por los investigadores (Bramble y Lieberman, 2004; Sockol et al., 2007; Warrener et al., 2015). Los estudios realizados se han centrado principalmente en elementos anatómicos directamente relacionados con la locomoción, como son la pelvis y las extremidades inferiores (Stern, 2000; Pontzer et al., 2009; Grabowski et al., 2011; Grabowski y Roseman, 2015). Aun así, en los últimos años, otros

elementos anatómicos, como la columna vertebral, región cuya relación entre forma y función tampoco ha sido ignorada (Kapandji, 1974; White y Panjabi, 1990), también han sido objeto de estudio. Destacan principalmente los trabajos relacionados con la lordosis lumbar (Robinson, 1972; Whitcome et al., 2007; Been et al., 2012, 2014; Gómez-Olivencia et al., 2017), y en el caso de la región torácica, con la postura y la respiración (Gómez-Olivencia et al., 2009, 2018; Torres-Tamayo et al., 2017; García-Martínez et al., 2018a, b).

La literatura referente a la región cervical y su relación con la postura y la locomoción es relativamente escasa (Ross y Ravosa, 1993; Strait y Ross, 1999; Manfreda et al., 2006; Nalley y Grider-Potter, 2015; Arlegi et al., 2017; Been et al., 2017; Nalley y Grider-Potter, 2017; Villamil, 2018). De entre estos estudios, aquellos que han analizado la relación entre ambas estructuras han encontrado ciertas correlaciones en determinados caracteres, las cuales podrían tener cierta implicación relacionada con la postura y la locomoción (Strait y Ross, 1999; Arlegi et al., 2017; Nalley y Grider-Potter, 2017; Villamil, 2018). Aun así, de todos los estudios realizados hasta la fecha, tan sólo uno ha estudiado de manera directa la relación morfológica entre el cráneo y las vértebras cervicales en algunas especies de hominoideos (Villamil, 2018). En este estudio, Villamil (2018) hace un profundo análisis de los patrones de integración entre las vértebras cervicales y la base del cráneo utilizando medidas lineares en tres especies de hominoideos, *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* e *Hylobates lar*. Villalmil (2018) percibe similitudes generales entre las tres especies de hominoideos estudiadas, tanto en el patrón como en las magnitudes de integración entre la base del cráneo y las vértebras cervicales. Por ello, no encuentra relación entre estos resultados y la posible influencia que puedan ejercer en la integración y evolvabilidad la postura del cuello y las diferencias en la locomoción entre las especies estudiadas. De sus resultados concluye además que la postura corporal y la locomoción son presiones selectivas relativamente débiles en la morfología de las vértebras cervicales en mamíferos, y especialmente en primates.

El análisis de patrones de integración entre el cráneo y las vértebras cervicales en homínidos es especialmente atractivo por varios motivos. Primero porque las vértebras cervicales son un conjunto de elementos seriados, y como tal, permiten fácilmente analizar patrones dentro de un mismo conjunto. En segundo lugar, las vértebras cervicales se presentan en un número constante en prácticamente todas las especies de mamíferos (Bateson, 1894; Jenkins, 1971; Crompton y Jenkins, 1973; Galis, 1999a; Varela-

Lasheras et al., 2011; Buchholtz, 2014), lo que facilita la comparación entre grupos (en contraposición a las lumbares, ver Sanders, 1998). Por último, los hominoideos presentan diferencias posturales y de locomoción (Nalley y Grider-Potter 2015), lo que permite analizar diferentes escenarios funcionales en los cuales los patrones de integración entre el cráneo y las vértebras cervicales se hayan podido diversificar como respuesta a las diversas presiones selectivas. Por ejemplo, los homínidos cuadrúpedos (géneros *Pan* y *Gorilla*) presentan diferencias en orientación del cuello durante la locomoción y el descanso, mientras que los humanos mantienen la misma postura (Strait y Ross, 1999; Bramble y Lieberman, 2004), resultando en diferentes niveles de estrés muscular en la región cervical y en el cráneo (Adams y Moore, 1975).

La morfología de las vértebras cervicales en los humanos modernos se ha modificado de forma que permite un mayor grado en los movimientos de la cabeza en comparación con el resto de los primates (Ohman, 1986; Lieberman, 2011). Estos cambios, junto con los producidos en la base del cráneo, se han relacionado con una posible adaptación a la postura erguida (Nevell y Wood, 2008; Russo y Kirk, 2017). La posición más ventral del foramen magnum en la base del cráneo en los humanos modernos en comparación con el resto de primates (Schultz, 1942), unido a la menor longitud dorso-ventral del cráneo reduce la fuerza necesaria que debe realizar el complejo cervical para sostener la masa del cráneo en una postura ortógrada (Schultz, 1942; White y Folkens, 2005; ver también capítulo 1 de esta Tesis Doctoral). Este menor estrés en la región cervical en los humanos modernos ha derivado en una disminución del volumen muscular y en una reducción de la robustez y de la longitud dorso-ventral de las vértebras cervicales, con especial incidencia en las apófisis espinosas (Schultz, 1942; Aiello y Dean, 1990). Por su parte, otros hominoideos no humanos presentan el foramen magnum en una posición más dorsal y un mayor prognatismo facial, resultando en un mayor brazo de resistencia para los músculos del cuello, que resulta en unas apófisis espinosas más largas y robustas en los géneros *Pan*, *Gorilla* y *Pongo* (Schultz, 1942). En resumen, se han establecido paralelismos entre las diferencias de tamaño y forma encontrados en el cráneo y en la región cervical de distintos hominoideos (contra Villalmil, 2018). Cabe indicar que esta autora no incorporó en su estudio partes del cráneo importantes en el equilibrio de la cabeza (Aiello y Dean, 1990) que potencialmente pueden tener relación con el cuello, al menos en su influencia biomecánica.

Estos paralelismos también han sido propuestos para los neandertales, que presentan diferencias significativas con respecto a los humanos modernos en la morfología del cráneo (Heim, 1976; Gunz y Harvati, 2007; Gunz et al., 2010), y de las vértebras pre-sacras (Boule, 1911, 1913; Gómez-Olivencia et al., 2013; contra Trinkaus, 1983; Arensburg, 1991). Boule (1911-1913) en su monografía sobre el neandertal de La Chapelle-aux-Saints ya mencionaba que las diferencias morfológicas en la región cervical de los neandertales con respecto a *H. sapiens* podrían tener implicaciones en la postura de ambas especies. Más recientemente, el estudio de la orientación del foramen magnum de los neandertales, ha confirmado la presencia de una menor lordosis cervical en este taxón (Been et al., 2017). Se ha propuesto que la morfología de la región cervical en el linaje neandertal ha ido evolucionando. Los primeros individuos que se conocen de este linaje, en la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca), presentan apófisis espinosas más cortas y robustas que los neandertales denominados "clásicos" del MIS3. Estas diferencias morfológicas en la región cervical entre ambos demes han sido relacionadas con diferencias en la encefalización (Gómez-Olivencia et al., 2011; Gómez-Olivencia y Arsuaga, 2015).

En base a esto, el objetivo principal de este trabajo es testar la hipotética relación entre la morfología del cráneo y de las vértebras cervicales en los homínidos, y así crear patrones de integración para cada grupo de estudio. Los grupos incluidos en este trabajo son: *H. sapiens*, *Pan*, *Gorilla*, algunos individuos del género *Pongo* y finalmente un individuo de la especie *H. neanderthalensis* (La Chapelle-aux-Saints 1). Además, queremos testar la influencia potencial que tienen dos factores tan importantes como son la señal filogenética y el tamaño en las estructuras dentro del proceso evolutivo. Para ello, analizamos la covariación entre las diferentes vértebras cervicales y el cráneo, haciendo lo propio además con la cara y el neurocráneo como potenciales módulos diferenciales del mismo. Estos análisis se realizarán a nivel intra-específico e ínter-específico teniendo en cuenta la influencia del factor filogenético y del tamaño, utilizando para ello dos metodologías diferentes, la morfometría geométrica y la metodología tradicional (ver capítulo 3 de esta Tesis Doctoral). Con este trabajo pretendemos ampliar el estudio realizado por Villamil (2018) extendiendo los análisis a todo el cráneo (no sólo a la base del mismo), para comprobar su posible relación e influencia en el complejo cervical. Además, se pretende, explorar por primera vez el grupo de los gorilas, cuya morfología y tamaño cervical, así como la postura de la cabeza y del cuello, presenta unas características diferenciales dentro de los homínidos. Por último, la inclusión de

métodos complementarios de morfometría geométrica y de metodología tradicional, permitirá testar si los resultados obtenidos mediante estas dos metodologías son similares y/o equivalentes.

6.2 MATERIAL Y MÉTODOS

6.2.1 Material y recolección de datos

El material utilizado para este trabajo está compuesto del cráneo y las siete vértebras cervicales de 168 individuos adultos de la familia Hominidae, sumando un total de 161 cráneos y 1.071 vértebras cervicales. Se trata de 45 individuos de la especie *Homo sapiens*, 46 de *Pan troglodytes*, 12 de *Pan paniscus*, 45 de *Gorilla gorilla*, 8 de la subespecie *Gorilla beringei graueri*, 3 de *Gorilla beringei beringei* y 3 de *Pongo pygmaeus* (Tabla 6.1). De manera adicional se ha incluido material fósil del único individuo de la especie *Homo neanderthalensis*, que conserva el cráneo y algunas vértebras cervicales relativamente completas, La Chapelle aux-Saints 1 (LC1). Más concretamente, se trata de los escáneres tridimensionales (3D) del cráneo y las dos vértebras cervicales que presentan mejor estado de conservación, la sexta (C6) y séptima (C7) vértebras cervicales. En el caso de la vértebra C7 la mitad derecha presenta ciertas patologías en las carillas articulares (Gómez-Olivencia, 2013). Para subsanar este problema, se reconstruyó el fósil duplicando virtualmente la mitad de izquierda de la misma y sustituyéndola por el lado derecho (Figura 6.1). Para el resto de la base de datos, y previo a la captura de datos cada elemento anatómico fue escaneado en dos vistas, craneal y caudal con un escáner Go20! y posteriormente ensamblados virtualmente. A partir de las imágenes virtuales se capturaron *landmarks* 3D que representan la morfología de cada elemento anatómico, 33 *landmarks* en el cráneo, 27 en el atlas (C1), 33 en el axis (C2) y 34 en las vértebras cervicales subaxiales (C3-C7) (Figuras 6.2 y 6.3; ver Tablas 6.2 y 6.3 para definición de los *landmarks*). Al igual que en los capítulos anteriores (capítulos 4 y 5), las vértebras C3-C5 de la especie *Homo sapiens* presentan en un porcentaje muy alto bituberculosidad de la punta de la apófisis espinosa (Gómez-Olivencia et al., 2013a). En estos casos el *landmark* correspondiente al punto más dorsal de la apófisis espinosa se ha colocado virtualmente en la línea medio-sagital. Debido a la dificultad de conseguir individuos en las colecciones que incluyan el cráneo y las siete vértebras cervicales, se han seleccionado aquellos que tenían presente el cráneo y un mínimo de cinco de las siete vértebras cervicales. De hecho, el 88% de los individuos estudiados presentan los ocho

elementos anatómicos bajo estudio (i.e., cráneo y siete vértebras cervicales), y al 12% (*n* = 20) restante tan sólo les falta una o dos vérteberas cervicales. En el caso del individuo fósil LC1 se ha tomado un *landmark* menos en el cráneo (*n* = 32) ante la ausencia del Estaphilion (ver Tabla 6.2), y dos *landmarks* menos en las vértebras cervicales (*n* = 33) ante la ausencia de las apófisis transversas en ambas vértebras. Por tanto, en los análisis en los que se incluyeron estos fósiles se retiraron del resto de la base de datos dichos *landmarks* para conseguir la homogeneidad.

Tabla 6.1 Muestra de hominoideos actuales y fósiles utilizados en este estudio organizados por grupo, especie, sexo e institución de la colección[a].

Grupo	Especie	O-Bdx	PCM	RMCA	IRSNB	Zool-MNHN	BCN	MusH	Total especie	Total grupo
H. sapiens	*H. sapiens*				21♂				**43**	**43**
		22 IS								
Pan	*P. troglodytes*		7 ♂	6 ♂		2 ♂	2 ♂		**46**	**58**
			17 ♀	5 ♀		2 ♀	2 ♀			
			1 IS	2 IS						
	P. paniscus			6 ♂					**12**	
				6 ♀						
Gorilla	*G.gorilla*		14 ♂	1 ♂	3 ♂	5 ♂	2 ♂		**45**	**56**
			15 ♀		2 ♀		3 ♀			
	G. beringei			2 ♂					**3**	
				1 ♀						
	G. b. graueri			6 ♂					**8**	
				2 ♀						
Pongo	*P. pygmaeus*					1 ♂	1 ♂		**3**	**3**
						1 IS				
Neander.	*H. neanderthal.*							1 ♂	**1**	**1**
Total		**22**	**54**	**37**	**26**	**11**	**10**	**1**	**161**	**161**

[a]Instituciones: O-Bdx = Ostéotéque, Universidad de Burdeos; PCM = Powell Cotton Museum, Birchington (Reino Unido); RMCA = Royal Museum for Central Africa, Tervuren (Bélgica); IRSNB = Institute royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruselas; Zool-MNHN = Dept. Zoology, Muséum national d'Histoire naturelle, París; BCN = Nat-Museu de Ciències Naturals, Barcelona; MusH = Musée de l'Homme collection, París. Sexo: ♂ = machos; ♀ = hembras; IS = sexo indeterminado.

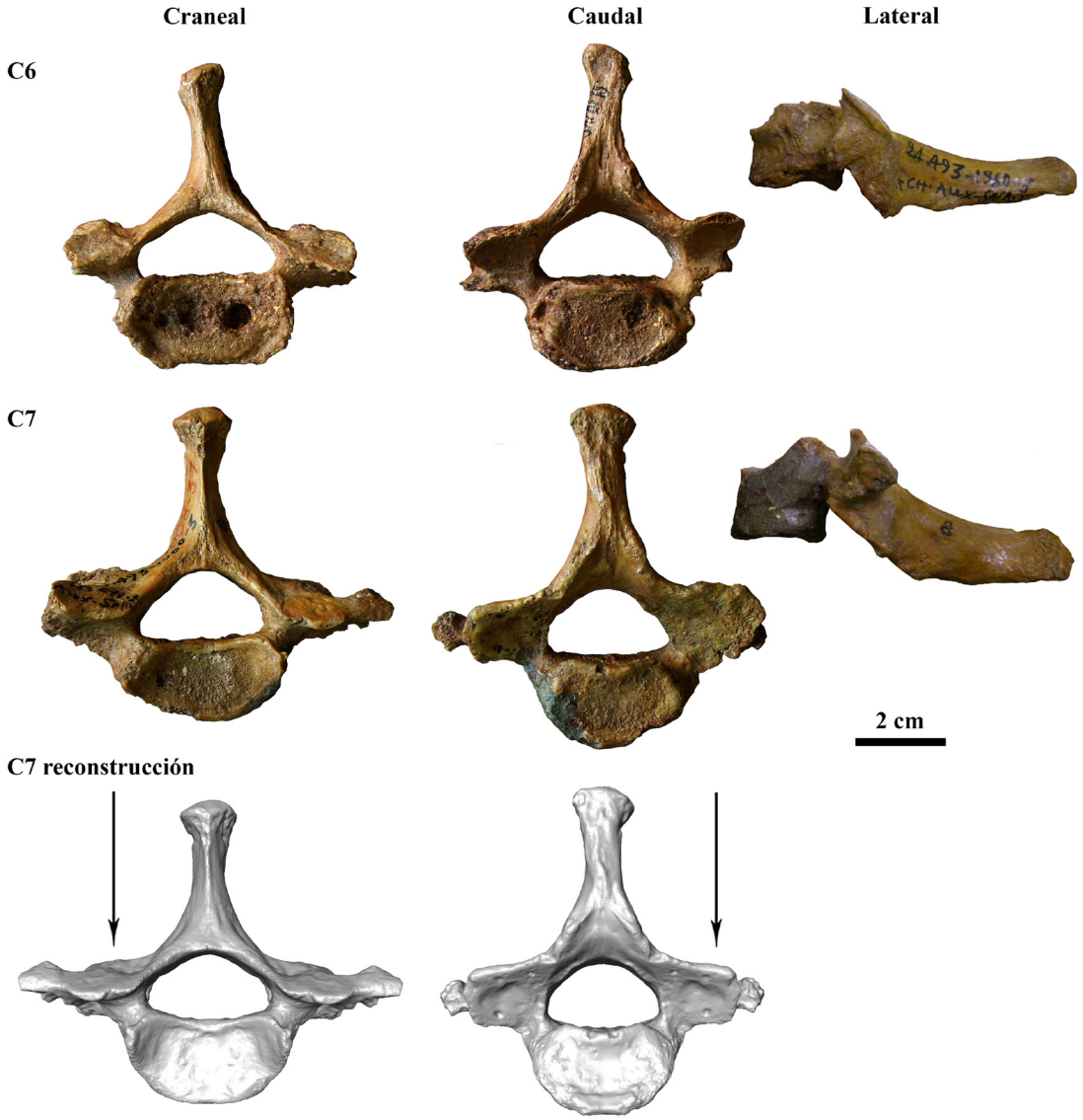


Figura 6.1 Vértebras fósiles (C6 y C7) del individuo de La Chapelle-aux-Saints 1. Fila superior vértebra fósil C6, fila central vértebra fósil C7 y fila inferior reconstrucción virtual por simetría del objeto de la vértebra fósil C7.

Tabla 6.2 *Landmarks* del cráneo utilizados en este estudio, módulo en el que se han utilizado y sus definiciones.

No.	Landmark	Lado/ MS	Módulo	Definición
1	Nasion	MS	Cara	Punto en la línea media de la sutura fronto-nasal.
2	Glabela	MS	Cara	Visto desde el plano horizontal de Frankfurt, punto situado en la eminencia ósea situada en el centro de la parte inferior del hueso frontal, en el punto de convergencia de los arcos superciliares.
3	Bregma	MS	Neuro.	Punto situado en la unión de las suturas coronal y sagital.
4	Lambda	MS	Neuro.	Punto situado en la unión de las suturas sagital y lamboidea.
5	Inion	MS	Neuro.	Visto desde el plano horizontal de Frankfurt, punto situado en la parte más dorsal del cráneo Most posterior point of cranium.
6	Opisthion	MS	Neuro.	Punto más dorsal del foramen magnum.
7	Basion	MS	Neuro.	Punto más ventral del foramen magnum.
8	Estafilion	MS	Cara	Punto en la linea media del palatal en la lína tangente a los puntos más anteriores de los coanas.
9	Incisivion	MS	Cara	Punto más anterior del maxilar (parte más posterior del foramen incisivo), extrapolado en caso de estar roto o ser asimétrico.
10	Prosthion	MS	Cara	Punto antero-inferior en proyección de la premaxila entre los incisivos centrales.
11	Nasoespinal	MS	Cara	Punto más inferior de la apertura piriforme.
12	Porion	Izq.	Neuro.	Punto más lateral del techo del meato auditivo externo izquierdo.
13	Porion	Der.	Neuro.	Punto más lateral del techo del meato auditivo externo derecho.
14	Zygotemporal con la cresta temporal	Izq.	Neuro.	Punto situado en la base craneal donde la sutura zygotemporal se encuentra con la cresta temporal izquierda.
15	Zygotemporal con la cresta temporal	Der.	Neuro.	Punto situado en la base craneal donde la sutura zygotemporal se encuentra con la cresta temporal derecha.
16	Frontomalare orbitale	Izq.	Cara	Punto donde el borde lateral de la órbita izquierda es cortado por la sutura fronto-malar.
17	Frontomalare orbitale	Der.	Cara	Punto donde el borde lateral de la órbita derecha es cortado por la sutura fronto-malar.
18	Jugal	Izq.	Cara	Punto en la unión del hueso frontal y del proceso temporal del hueso cygomático en el lado izquierdo del cráneo.
19	Jugal	Der.	Cara	Punto en la unión del hueso frontal y del proceso temporal del hueso cygomático en el lado derecho del cráneo.
20	Zygoorbitale	Izq.	Cara	Punto en la intersección entre el margen izquierdo de la órbita y la sutura zygomaxilar.
21	Zygoorbitale	Der.	Cara	Punto en la intersección entre el margen derecho de la órbita y la sutura zygomaxilar.
22	Maxillofrontale	Izq.	Cara	Punto también conocido como lacrimal anterior situado donde el borde interior de la órbita izquierda que corta la sutura frontomaxilar.
23	Maxillofrontale	Der.	Cara	Punto también conocido como lacrimal anterior situado donde el borde interior de la órbita derecha que corta la sutura frontomaxilar.
24	Zygomaxillare	Izq.	Cara	Punto en la intersección de la sutura zygomaxilar izquierda y el límite de la inserción del músculo masetero en su parte final más baja.
25	Zygomaxillare	Der.	Cara	Punto en la intersección de la sutura zygomaxilar derecha y el límite de la inserción del músculo masetero en su parte final más baja.
26	Ektomolare	Izq.	Cara	Punto más lateral de la superficie de la cresta alveolar izquierda, normalmente localizado entre los alveolos del primer y segundo molar.

27	Ektomolare	Der.	Cara	Punto más lateral de la superficie de la cresta alveolar derecha, normalmente localizado entre los alveolos del primer y segundo molar.
28	Punto más lateral en el lado izquierdo del Foramen Magnum	Izq.	Neuro.	Punto más lateral en el lado izquierdo del Foramen Magnum.
29	Punto más lateral en el lado derecho del Foramen Magnum	Der.	Neuro.	Punto más lateral en el lado derecho del Foramen Magnum.
30	Punto más ventral del cóndilo occipital izquierdo	Izq.	Neuro.	Punto más ventral del cóndilo occipital izquierdo.
31	Punto más ventral del cóndilo occipital derecho	Der.	Neuro.	Punto más ventral del cóndilo occipital derecho.
32	Frontomalare temporale	Izq.	Cara	Punto más lateral de la sutura fronto-malar. El punto se localiza en la cara posterior del proceso frontal del hueso malar o cigomático izquierdo.
33	Frontomalare temporale	Der.	Cara	Punto más lateral de la sutura fronto-malar. El punto se localiza en la cara posterior del proceso frontal del hueso malar o cigomático derecho.

MS = Plano medio-sagital; Izq. = Izquierdo; Der. = Derecho; Neuro. = Neurocráneo.

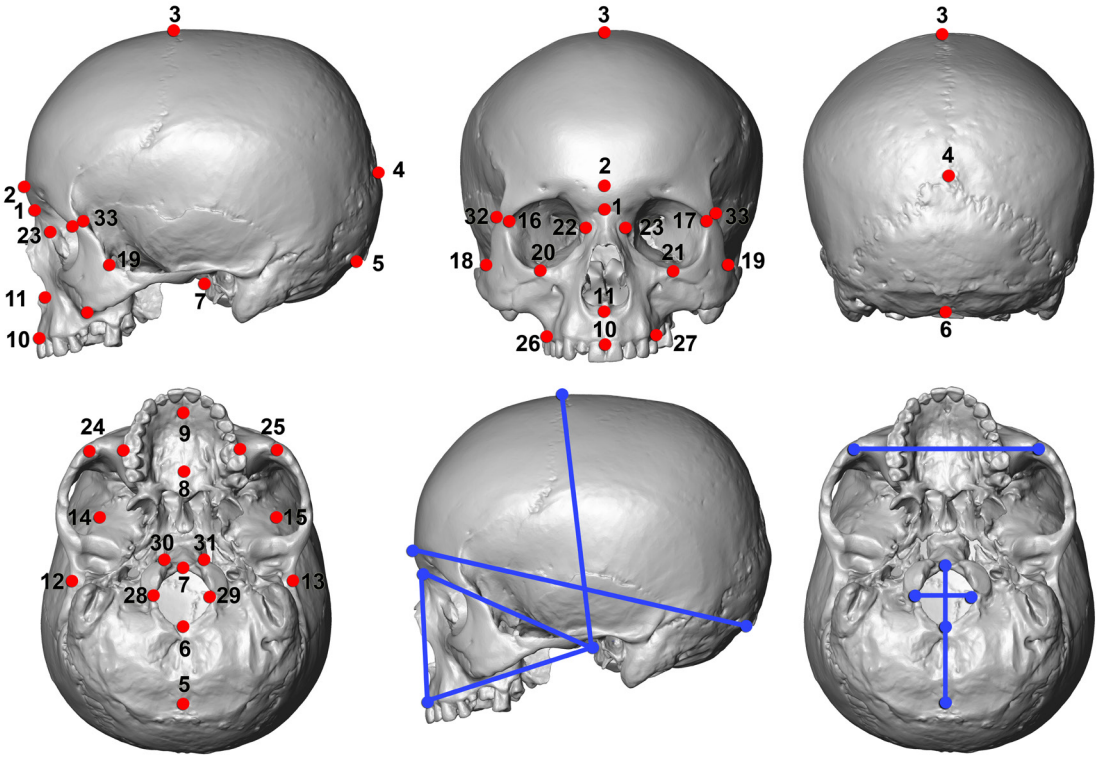


Figura 6.2 *Landmarks* (puntos rojos) y medidas lineares (líneas azules) tomados en el cráneo en este estudio. *Landmarks*: superior izquierda, cráneo en vista lateral izquierda; inferior izquierda, en vista caudal; superior centro, en vista ventral. Medidas lineares: inferior centro, cráneo en vista lateral izquierda; inferior centro, en vista ventral. Nótese que los *landmarks* no están visibles en todas las vistas. Las imágenes tridimensionales pertenecen al individuo *H. sapiens* No. 147 de la colección Coxyde (IRSNB).

Tabla 6.3 *Landmarks* utilizados en este estudio para cada una de las vértebras cervicales y sus definiciones.

Vértebra C1

No.	Landmark	Izquierdo/ Derecho	MS	Definición
1	Proceso transverso	Izquierdo		Punto más lateral del proceso transverso izquierdo.
2	Proceso transverso	Derecho		Punto más lateral del proceso transverso derecho.
3[a]	Arco ventral-craneal		X	Punto más craneal del arco ventral.
4[a]	Arco ventral-caudal		X	Punto más caudal del arco ventral.
5[a]	Extremo ventral		X	En la superficie ventral, el punto más ventral del arco, entre el punto más craneal y el más caudal.
6[a]	Arco dorsal-craneal		X	Punto más craneal del arco dorsal.
7[a]	Arco dorsal-caudal		X	Punto más caudal del arco dorsal.
8[a]	Extremo dorsal		X	En la superficie dorsal, el punto más ventral del arco, entre el punto más craneal y el más caudal.
9	Foramen ventral	Izquierdo		En vista craneal, el punto izquierdo más lateral del aspecto interno del arco dorsal.
10	Foramen ventral	Derecho		En vista craneal, el punto derecho más lateral del aspecto interno del arco dorsal.
11	Foramen ventral-dorsal		X	Punto más dorsal del foramen vertebral, tomado en la superficie interior del arco neural dorsal entre el punto más craneal y el más caudal.
12	Faceta articular superior-ventral	Izquierdo		El punto donde la carilla superior izquierda se une con el arco ventral.
13	Faceta articular superior-dorsal	Izquierdo		Punto más dorsal de la carilla articular superior izquierda.
14	Faceta articular superior-lateral	Izquierdo		Punto más lateral de la carilla articular superior izquierda.
15	Faceta articular superior-medial	Izquierdo		Punto más medial de la carilla articular superior izquierda.
16	Faceta articular superior-ventral	Derecho		El punto donde la carilla superior derecha se une con el arco ventral.
17	Faceta articular superior-dorsal	Derecho		Punto más dorsal de la carilla articular superior derecha.
18	Faceta articular superior-lateral	Derecho		Punto más lateral de la carilla articular superior derecha.
19	Faceta articular superior-medial	Derecho		Punto más medial de la carilla articular superior derecha.
20	Faceta articular inferior-ventral	Izquierdo		El punto donde la carilla inferior izquierda se une con el arco ventral.
21	Faceta articular inferior-dorsal	Izquierdo		Punto más dorsal de la carilla articular inferior izquierda.
22	Faceta articular inferior-lateral	Izquierdo		Punto más lateral de la carilla articular inferior izquierda.
23	Faceta articular inferior-medial	Izquierdo		Punto más medial de la carilla articular inferior izquierda.
24	Faceta articular inferior-ventral	Derecho		El punto donde la carilla inferior derecha se une con el arco ventral.
25	Faceta articular inferior-dorsal	Derecho		Punto más dorsal de la carilla inferior superior derecha.
26	Faceta articular inferior-lateral	Derecho		Punto más lateral de la carilla inferior superior derecha.
27	Faceta articular inferior-medial	Derecho		Punto más medial de la carilla inferior superior derecha.

[a]Los términos arco ventral y dorsal se han utilizado en lugar de la terminología común para humanos (arco posterior y anterior) debido a las diferencias posturales entre homínidos humanos y no humanos.
MS = Plano medio-sagital.

Vértebra C2

No.	Landmark	Izquierdo/ Derecho	MS	Definición
1	Proceso transverso	Izquierdo		Punto más lateral del proceso transverso izquierdo.
2	Proceso transverso	Derecho		Punto más lateral del proceso transverso derecho.
3	Superficie articular proceso odontoides-caudal		X	Punto más caudal de la faceta articular del proceso odontoides.
4	Proceso odontoides-craneal		X	Punto más craneal del proceso odontoides.
5	Proceso odontoides-dorso-caudal		X	Punto más inferior-dorsal del proceso odontoides.
6	Unión de las láminas-craneal		X	Punto más craneal de la unión entre las láminas.
7	Unión de las láminas-caudal		X	Punto más caudal de la unión entre las láminas.
8	Foramen ventral	Izquierdo		En vista craneal, el punto izquierdo más lateral del aspecto interno del arco dorsal.
9	Foramen ventral	Derecho		En vista craneal, el punto derecho más lateral del aspecto interno del arco dorsal.
10	Cuerpo vertebral-ventral		X	En vista caudal, punto más ventral del cuerpo vertebral.
11	Cuerpo vertebral-dorsal		X	En vista caudal, punto más dorsal del cuerpo vertebral.
12	Cuerpo vertebral-lateral	Izquierdo		Punto más lateral izquierdo del cuerpo vertebral.
13	Cuerpo vertebral-lateral	Derecho		Punto más lateral derecho del cuerpo vertebral.
14	Faceta articular superior-ventral	Izquierdo		El punto donde la carilla superior izquierda se une con el arco ventral.
15	Faceta articular superior-dorsal	Izquierdo		Punto más dorsal de la carilla articular superior izquierda.
16	Faceta articular superior-lateral	Izquierdo		Punto más lateral de la carilla articular superior izquierda.
17	Faceta articular superior-medial	Izquierdo		Punto más medial de la carilla articular superior izquierda.
18	Faceta articular superior-ventral	Derecho		El punto donde la carilla superior derecha se une con el arco ventral.
19	Faceta articular superior-dorsal	Derecho		Punto más dorsal de la carilla articular superior derecha.
20	Faceta articular superior-lateral	Derecho		Punto más lateral de la carilla articular superior derecha.
21	Faceta articular superior-medial	Derecho		Punto más medial de la carilla articular superior derecha.
22	Faceta articular inferior-ventral	Izquierdo		El punto donde la carilla inferior izquierda se une con el arco ventral.
23	Faceta articular inferior-dorsal	Izquierdo		Punto más dorsal de la carilla articular inferior izquierda.
24	Faceta articular inferior-lateral	Izquierdo		Punto más lateral de la carilla articular inferior izquierda.
25	Faceta articular inferior-medial	Izquierdo		Punto más medial de la carilla articular inferior izquierda.
26	Faceta articular inferior-ventral	Derecho		El punto donde la carilla inferior derecha se une con el arco ventral.
27	Faceta articular inferior-dorsal	Derecho		Punto más dorsal de la carilla inferior superior derecha.

MS = Plano medio-sagital.

Vértebras C3-C7

No.	*Landmark*	Izquierdo/ Derecho	MS	Definición
1	Proceso transverso	Izquierdo		Punto más lateral del proceso transverso izquierdo.
2	Proceso transverso	Derecho		Punto más lateral del proceso transverso derecho.
3	Foramen ventral	Izquierdo		En vista craneal, el punto izquierdo más lateral del aspecto interno del arco dorsal.
4	Foramen ventral	Derecho		En vista craneal, el punto derecho más lateral del aspecto interno del arco dorsal.
5	Unión de las láminas-craneal		X	Punto más craneal de la unión entre las láminas.
6	Unión de las láminas-caudal		X	Punto más caudal de la unión entre las láminas.
7	Cuerpo vertebral-craneal-ventral		X	En vista craneal, punto más ventral del cuerpo vertebral.
8	Cuerpo vertebral-craneal-dorsal		X	En vista craneal, punto más dorsal del cuerpo vertebral.
9	Uncinate process-craneal	Izquierdo		Puno más craneal del proceso uncinado izquierdo.
10	Uncinate process-craneal	Derecho		Puno más craneal del proceso uncinado derecho.
11	Uncinate process-cuerpo vertebral-ventral	Izquierdo		Punto más ventral de la unión entre el proceso uncinado izquierdo y la superficie horizontal del cuerpo vertebral.
12	Uncinate process-cuerpo vertebral-ventral	Derecho		Punto más ventral de la unión entre el proceso uncinado derecho y la superficie horizontal del cuerpo vertebral.
13	Cuerpo vertebral-caudal-ventral		X	En vista caudal, punto más ventral del cuerpo vertebral.
14	Cuerpo vertebral-caudal-dorsal		X	En vista caudal, punto más dorsal del cuerpo vertebral.
15	Cuerpo vertebral-Caudal-Lateral	Izquierdo		En vista caudal, punto izquierdo más lateral del cuerpo vertebral.
16	Cuerpo vertebral-caudal- lateral	Derecho		En vista caudal, punto derecho más lateral del cuerpo vertebral.
17	Faceta articular superior-craneal	Izquierdo		Punto más craneal de la carilla articular superior izquierda.
18	Faceta articular superior-caudal	Izquierdo		Punto más dorsal de la carilla articular superior izquierda.
19	Faceta articular superior-lateral	Izquierdo		Punto más lateral de la carilla articular superior izquierda
20	Faceta articular superior-medial	Izquierdo		Punto más medial de la carilla articular superior izquierda.
21	Faceta articular superior-craneal	Derecho		Punto más craneal de la carilla articular superior derecha.
22	Faceta articular superior-caudal	Derecho		Punto más caudal de la carilla articular superior derecha.
23	Faceta articular superior-lateral	Derecho		Punto más lateral de la carilla articular superior derecha.
24	Faceta articular superior-medial	Derecho		Punto más medial de la carilla articular superior derecha.
25	Faceta articular inferior-ventral	Izquierdo		Punto más craneal de la carilla articular inferior izquierda.

MS = Plano medio-sagital.

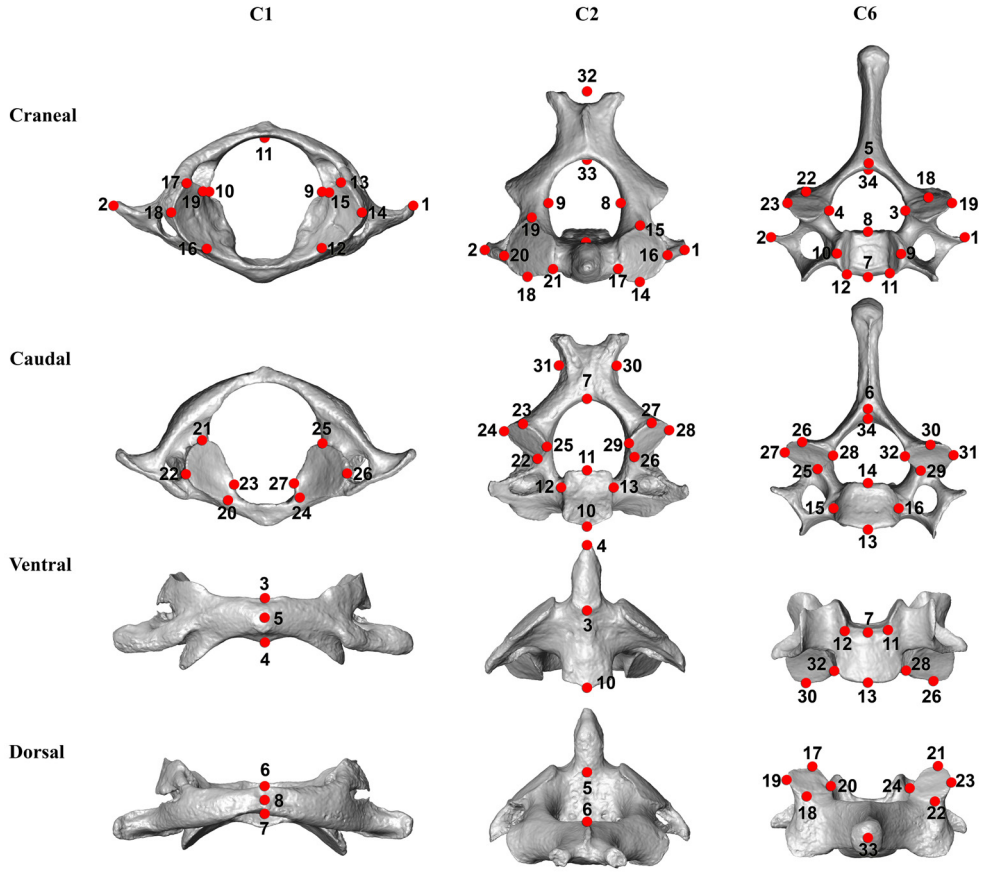


Figura 6.3 *Landmarks* en las vértebras cervicales utilizadas en este estudio. Nótese que los *landmarks* no están visibles en todas las vistas. Las imágenes tridimensionales pertenecen a las vértebras C1, C2 y C6 (en representación de las vértebras C3-C7) del individuo CAM.I.147 de la especie *Pan troglodytes* (Powell Cotton Museum).

6.2.2 Métodos

En este trabajo se han empleado métodos de morfometría geométrica (MG) a partir de las coordenadas 3D, así como de morfometría tradicional (MT) basados en medidas lineares derivadas de dichas coordenadas (ver Tabla 6.4). Estas variables uni (MT) o tri-dimesionales (MG) se utilizaron para comparar la relación entre la morfología del cráneo y la de las vértebras cervicales a nivel ínter-específico e intra-específico. En este apartado se va a explicar en primer lugar los métodos utilizados en los análisis de MG y posteriormente los de MT. Previamente a realizar los análisis, los *landmarks* que no pudieron ser registrados por estar dañado el hueso fueron estimados utilizando la simetría bilateral en el caso que fuese posible, y en caso contrario, por estimación mediante mínimos cuadrados parciales (PLS) (Bookstein et al., 1990; Rolf y Corti, 2000). En total, menos de un 2% de los *landmarks* fueron estimados.

6.2.2.1 Morfometría geométrica

Como en los capítulos anteriores (i.e., 4 y 5), y como se ha explicado en la sección de material y métodos (3.2.3), previo a llevar a cabo los análisis correspondientes realizamos un análisis generalizado de Procrustes (GPA; Zelditch et al., 2004) a partir de las coordenadas 3D brutas de cada uno de los ocho elementos anatómicos (i.e., cráneo y siete vértebras cervicales) por separado. El objetivo es de este proceso es eliminar toda la información relativa al tamaño, la posición y rotación en el espacio para de esta manera, obtener la forma pura (en inglés, *shape* en contraposición a *form* que implicaría tanto forma pura como tamaño; *form* = *shape* + *size*). En segundo lugar aplicamos el principio de "simetría del objeto" forzando a las dos mitades del objeto a ser simétricas calculando la posición media en el espacio con respecto al plano medio-sagital (Mardia et al., 2000; Klingenberg et al., 2002; Klingenberg, 2015). Una vez obtenido el sistema de coordenadas Procrustes de cada vértebra y del cráneo por separado, se analizaron los índices de covariación entre: 1, el cráneo con cada una de las vértebras cervicales, 2, la cara y el neurocráneo, 3, la cara y las vértebras cervicales, 4, el neurocráneo y las vértebras cervicales y 5, entre de las distintas vértebras cervicales.

Todos estos análisis se realizaron a nivel ínter-específico (familia Hominidae) (Tabla 6.1), y posteriormente incluimos los fósiles del individuo neandertal (LC1) para compararlos con la muestra actual. Posteriormente, los mismos análisis fueron realizados

Tabla 6.4 Variables lineares utilizadas en el cráneo y en cada una de las vértebras cervicales. Ver Tablas 6.5 y 6.6 para definición de las mismas.

Cráneo	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
Glabela-Inion	MaxDvDi	MaxDvDi	MaxDvDi	MaxDvDi	MaxDvDi	MaxDvDi	MaxDvDi
Nasion-Basion	MaxTrDi	MaxTrDi	MaxTrDi	MaxTrDi	MaxTrDi	MaxTrDi	MaxTrDi
Basion-Prosthion	StrD	StrD	StrD	StrD	StrD	StrD	StrD
Basion-Bregma[a]	M10	M10	M10	M10	M10	M10	M10
Opisthion-Inion[a]	M11	M11	M11	M11	M11	M11	M11
Zygo-Zygo	MaxCrCd DiAntA	M8	M8	M8	M8	M8	M8
Basion-Opisthion		M5	M5	M5	M5	M5	M5
Foramen-MaxLat		M1a	M1	M1	M1	M1	M1
Nasion-Prosthion[a]		M13	M13	M13	M13	M13	M13

[a]Estas variables del cráneo no han sido utilizadas en los análisis relativos a la vértebra C1.

a nivel intra-específico incluyendo tan sólo los tres grupos actuales con un tamaño de muestra superior a 40 individuos (i.e., *H. sapiens*, *Gorilla* y *Pan*), es decir, excluyendo los individuos del género *Pongo*. Debido al escaso número de individuos de algunas especies/subespecies como en el caso de los *P. paniscus* (n = 11), *G. beringei beringei* (n = 4) y *G. beringei graueri* (n = 7), los análisis a nivel intra-específico se llevaron a cabo a nivel de género en los *Pan* y *Gorilla*. Para evitar posibles sesgos debido a la potencial variación debida a diferencias entre especies y al dimorfismo sexual, los análisis de covariación han sido llevados a cabo corrigiendo la variación relativa a estos dos factores (Klingenberg, 2011).

Para llevar a cabo todos estos análisis de covariación utilizamos el método de regresión de mínimos cuadrados parciales en dos bloques (2B-PLS por sus siglas en inglés), el cual calcula la covariación existente entre dos bloques de variables (Bookstein et al., 1990; Klingenberg y Zaklan, 2000; Rolf y Corti, 2000). Este método descompone cada una de las dos matrices de covariación a comparar y busca pares de nuevos ejes (PLS) que representen la máxima cantidad de covarianza entre los dos bloques. Básicamente, cada eje de cada bloque (e.g., eje 1 del bloque 1) sólo correlaciona con el eje correspondiente del otro bloque (e.g., eje 1 del bloque 2), por lo que el patrón de covarianza sólo puede ser analizado por un par de ejes PLS cada vez. Los resultados de estos análisis están representados en valores del coeficiente *RV* (Escoufier, 1973), y la significación de los mismos fue calculada por medio de una permutación (10.000 repeticiones) testando la hipótesis nula de absoluta independencia entre los dos bloques.

El primer paso en este estudio fue reconstruir la historia evolutiva de los cambios morfológicos sucedidos en la familia Hominidae en el cráneo y en las siete vértebras cervicales. Este proceso se llevó a cabo utilizando por un lado, un árbol filogenético con la información referente a los homínidos obtenido de la plataforma *10kTrees Project*, y por otro, con la media de las coordenadas Procrustes para cada nivel vertebral y craneal de manera separada para cada especie. Se han propuesto numerosos métodos para inferir la filogenia a partir de caracteres morfológicos como por ejemplo, *linear parsimony* (Farris, 1970), *squared-change parsimony* (Huey y Bennett, 1987; Maddison, 1991), *maximum likelihood* (Felsenstein, 1988) o *Brownian motion* (Maddison, 1991; Martins 1999). En este trabajo se utilizó el método de parsimonia por ser el más simple en la forma de computar los caracteres, ya que elige el árbol que menor número de cambios necesita para su construcción (Klingenberg y Gidaszewski, 2010). Más concretamente, se

utilizó el segundo nombrado anteriormente, el método de parsimonia de cambio-cuadrado (*squared-change parsimony* en voz inglesa; Huey y Bennett, 1987; Maddison, 1991), el cual busca los valores de los caracteres que minimizan la suma de las diferencias de caracteres cuadrados sobre todo el árbol (Maddison, 1991). En los estudios en los que se aplica a la morfometría geométrica como en este caso, el método busca los caracteres dentro de los nodos que minimizan la longitud del árbol en unidades de distancia Procrustes (Klingenberg, 2011).

A partir de este método, los análisis que se realizaron fueron básicamente dos. En primer lugar, se analizó la existencia de una señal filogenética significativa en cada elemento anatómico (i.e., cráneo, cara, neurocráneo y siete vértebras cervicales) utilizando el método de parsimonia de cambio-cuadrado. La significación de estos análisis se calculó por medio de un test de permutación (10.000 repeticiones) para la hipótesis de ausencia de estructura filogenética en la base de datos (Klingenberg y Gidaszewski, 2010). En segundo lugar, y tras realizar un análisis de componentes principales (ACP) para cada elemento anatómico, los resultados de los componentes principales fueron proyectados sobre los árboles filogenéticos obtenidos. El objetivo era visualizar las diferencias evolutivas de cada elemento anatómico en la familia Hominidae.

Posteriormente, con el objetivo de analizar la covariación entre el cráneo, la cara, el neurocráneo y las siete vértebras cervicales una vez corregida la influencia filogenética, los análisis de covariación (2B-PLS) a nivel ínter-específico fueron repetidos utilizando esta vez los contrastes filogenéticamente independientes (*phylogenetically independent contrasts* en voz inglesa; Felsenstein, 1985) obtenidos a partir de los análisis de la señal filogenética (primer análisis). Para este análisis se utilizaron los contrastes filogenéticamente independientes en lugar de las coordenadas Procrustes ya que contienen la información relativa a la forma una vez eliminado el factor filogenético. Un ejemplo de equivalencia de los contrastes filogenéticamente independientes serían los residuos obtenidos de un análisis alométrico, pero en este caso eliminando la señal filogenética en lugar del tamaño. Todos estos análisis fueron realizados utilizando el programa MorphoJ versión 1.07a (Klingenberg, 2011).

6.2.2.2 Morfometría tradicional

Los objetivos principales de utilizar la morfometría tradicional como complemento a la morfometría geométrica son dos: 1) poder analizar y cuantificar directamente cuáles son las variables de mayor y menor correlación entre el cráneo y las vértebras cervicales. 2) repetir a partir de medidas lineares los análisis intra-específicos sin violar la relación de que tiene que haber mayor número de observaciones (i.e., *n*) que de dimensiones (i.e., k). Para calcular el número de dimensiones en los análisis de MG, debemos multiplicar el número de *landmarks* x el número dimensiones de estos (2D o 3D), y restarle los grados de libertad. En el caso de los análisis tri-dimensionales los grados de libertad serían siete (cuatro para los 2D), uno referente al tamaño, tres al proceso de traslación y otros tres de la rotation (Zelditch et al., 2012). Este último principio, por el cual un mayor número de dimensiones que de sujetos puede inducir a errores, especialmente en los análisis de covariación (e.g., Bookstein, 2017; Cardini, 2019). En este trabajo, como en la mayoría de los que emplean MG, este principio no se respeta en los análisis intra-específicos, para ello se habrían necesitado el doble de individuos para cada grupo. Por lo tanto, para poder

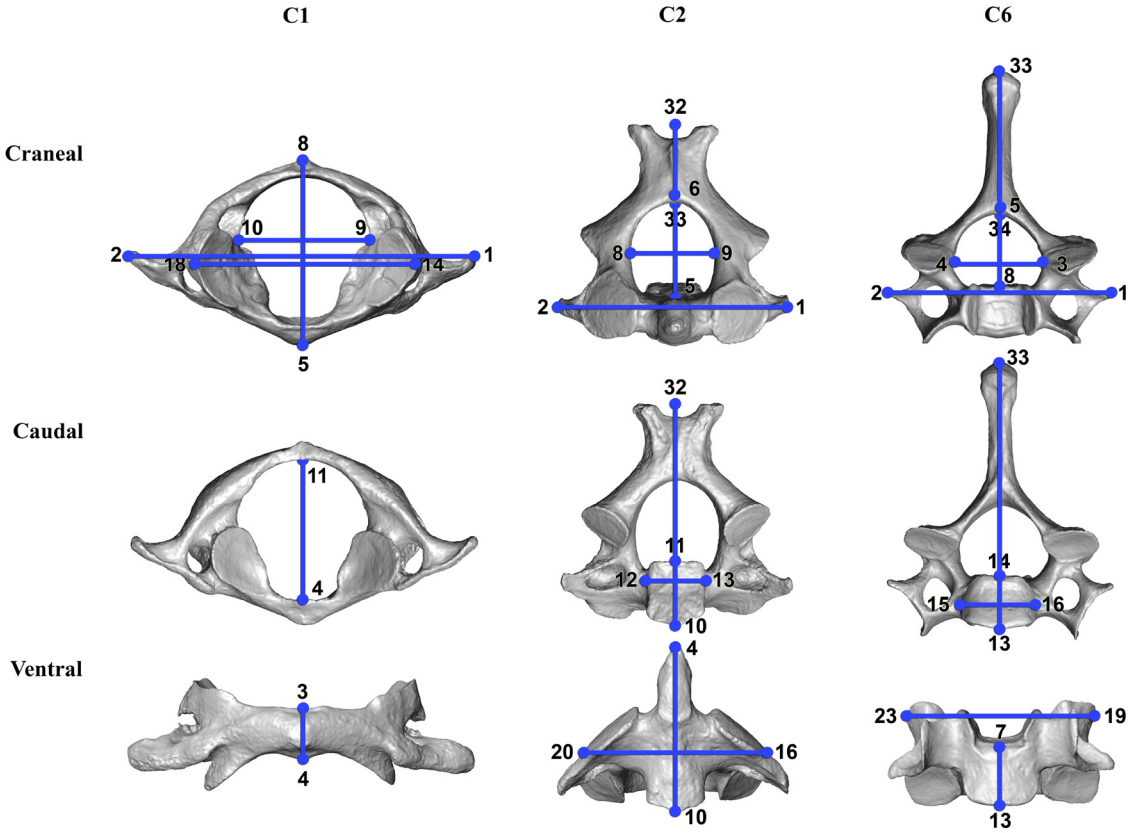


Figura 6.4 Medidas lineares de las vértebras cervicales utilizadas en este estudio (atlas, axis y vértebras tipo). Columna de la izquierda atlas, centro axis y derecha vértebra C6. Las imágenes tridimensionales pertenecen a las vértebras C1, C2 y C6 del individuo CAM.I.147 de la especie *Pan troglodytes* (Powell Cotton Museum).

analizar la relación entre el cráneo y las vértebras cervicales con robustez estadística, se analizaron adicionalmente la correlación entre el cráneo y las vértebras cervicales a nivel intra-específico mediante técnicas de morfometría tradicional.

Para cada vértebra se seleccionaron una serie de medidas lineares estándar (McCown y Keith, 1939; Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988), que mejor representan la morfología del cráneo y de cada vértebra (Tablas 6.5 y 6.6), seis variables para el atlas (C1), nueve para el axis (C2) y otras nueve para las vértebras C3-C7 (Figuras 6.3 y 6.4). Los análisis de correlación entre dos elementos exigen que ambos tengan el mismo número de variables, por lo que las nueve variables seleccionadas para el cráneo se redujeron a seis para los análisis con el atlas (Tabla 6.4). En todos los casos se ha intentado que las variables seleccionadas representen lo mejor posible la morfología craneal, incluyendo variables tanto del cráneo, de la cara como del neurocráneo. Las medidas lineares fueron calculadas a partir de las coordenadas tridimensionales utilizando la función *interlmkdist* del paquete de R *Geomorph* versión 3.1.0. (Adams et al., 2019).

Tabla 6.5 Definición de las medidas lineares del cráneo.

Región anatómica	Variable	Abreviatura	Descripción
General	Longitud máxima del cráneo	**Glabela-Inion**	Longitud máxima del cráneo entre los puntos Glabela e Inion.
	Anchura relativa del cráneo	**Zygo-Zygo**	Distancia entre los puntos zygomaxilares para medir la anchura del cráneo.
	Altura del cráneo	**Basion-Bregma**	Altura del cráneo entre los puntos Basion y Bregma.
Base del cráneo	Longitud de la base del cráneo	**Nasion-Basion**	Longitud de la base del cráneo entre los puntos Nasion y Basion.
	Longitud del plano nucal	**Opisthion-Inion**	Longitud del plano nucal entre los puntos Opisthion e Inion.
	Longitud del foramen magnum	**Basion-Opisthion**	Longitud del foramen magnum entre los puntos Basion y Opisthion.
	Anchura del foramen magnum	**Foramen-MaxLat**	Anchura del foramen magnum entre los puntos más laterales del mismo.
Cara	Longitud de la cara	**Basion-Prosthion**	Longitud de la cara entre los puntos Basion y Prosthion.
	Altura de la cara	**Nasion-Prosthion**	Altura de la cara entre los puntos Nasion y Prosthion.

Tabla 6.6 Definición de las medidas lineares de las vértebras.

Región anatómica	Variable	Abreviatura	Descripción	Referencia
General	Diámetro dorso-ventral máximo	**MaxDVDi**	Medida en el plano medio-sagital. Distancia máxima desde el punto más ventral al punto más dorsal de la vértebra (C1: L5-L8; C2: L10-L32; C3-C7: L13-L33).	McCown y Keith, 1939
Diámetro transversal máximo	Diámetro transversal máximo	**MaxTrDi**	Diámetro máximo trasversal entre los puntos más laterales de los procesos trasversos. Sólo medido en el atlas debido a la mala preservación en los procesos trasversos en el resto de vértebras (C1: L1-L2; C2: L1-L2; C3-C7: L1-L2).	McCown y Keith, 1939
Foramen vertebral	Diámetro dorso-ventral del agujero vertebral	**M10**	Medida en el plano medio-sagital. Distancia máxima desde el punto más dorsal del cuerpo vertebral (arco anterior en la vértebra C1) y el punto más ventral del arco neural (arco posterior en la vértebra C1). Medido en la parte caudal en la vértebra C2 para evitar problemas con la apófisis odontoides (C1: L11-L6; C2: L5-L33; C3-C7: L8-L34).	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro transversal del agujero vertebral	**M11**	Diámetro máximo trasversal del foramen magnum (C1: L10-L9; C2: L8-L9; C3-C7: L3-L4).	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
Arco anterior	Diámetro cráneo-caudal máximo del tubérculo anterior	**MaxCrCd DiAntA**	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro cráneo-caudal máximo desde el punto más caudal al punto más craneal del tubérculo anterior del arco anterior (C1: L3-L4).	McCown y Keith, 1939
Cuerpo vertebral y apófisis odontoides	Diámetro cráneo-caudal (altura) ventral del cuerpo vertebral	**M1**	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro cráneo-caudal máximo entre los puntos más ventrales de las superficies más craneales y más caudales, paralela a la superficie del cuerpo vertebral (C3-C7: L7-L13).	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro cráneo-caudal (altura) máximo del axis	**M1a**	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro cráneo-caudal máximo entre el punto más caudo-ventral del cuerpo vertebral al punto más craneal de la apófisis odontoides (C2: L4-L10).	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro dorso-ventral caudal (inferior) del cuerpo vertebral	**M5**	Medida en el plano medio-sagital. Distancia dorso-ventral máxima entre los límites más ventral y más caudal de la superficie caudal (inferior) del cuerpo vertebral (C2: L10-L11; C3-C7: L13-L14).	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro transversal caudal (inferior) del cuerpo vertebral	**M8**	Diámetro trasversal máximo entre el punto más lateral de la superficie caudal (inferior) del cuerpo vertebral (C2: L12-L13; C3-C7: L15-L16).	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
Apófisis espinosa	Longitud máxima de la apófisis espinosa	**M13**	Longitud máxima de la apófisis espinosa, colocando uno de los brazos del calibre pie de rey en la unión craneal de las láminas al punto más lejano de la apófisis espinosa (C2: L32-L33; C3-C7: L5-L33).	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988

Antes de llevar a cabo los análisis de correlación, se testó la repetibilidad de cada base de datos (e.g., C3 de *Gorilla*, C4 de *Pan*) generando vía *Bootstrapping* 50 bases de datos aleatorias con el mismo número de individuos (*n*) que las originales y comparándolas con estas por medio del método *Random Skewers*. Una vez comprobada la repetibilidad de las bases de datos, se analizó a nivel intra-específico, por un lado, la relación entre el cráneo con cada vértebra cervical, y por otro, la relación entre las vértebras cervicales entre sí (C3-C7). Los métodos utilizados para llevar a cabo estos análisis han sido en primer lugar el coeficiente de correlación de Pearson (*r*) a partir de los datos brutos utilizando la función *cor* del programa R versión 3.6.1 (R Core Team, 2019). En segundo lugar y de manera adicional, a partir de las matrices de covariación de cada base de datos se llevaron a cabo los análisis de covariación (cráneo/vértebras y entre vértebras cervicales) utilizando el método *Random Skewers*.

6.3 RESULTADOS

6.3.1 Morfometría geométrica

Todos los valores descritos en este apartado son valores *RV* (ver sección 6.2.2.1).

6.3.1.1 Covariación ínter-específica

En este apartado se analiza a nivel ínter-específico la covariación entre el cráneo, la cara y el neurocráneo con las vértebras cervicales, así como la covariación entre ellas. En este trabajo se han incluido a nivel ínter-específico siete especies/subespecies, *H. sapiens*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, *Gorilla beringei*, *Gorilla beringei graueri* y *Pongo pygmaeus* (ver apartado 6.2.2.1).

Previamente a analizar la covariación entre el cráneo, la cara y el neurocráneo con las vértebras cervicales, se testó la posible modularización del cráneo en dos módulos relativamente independientes, cara y neurocráneo en los homínidos. Este análisis se ha realizado en dos fases complementarias, la primera evalúa la covariación morfológica entre la cara y el neurocráneo de manera independiente, y la segunda testa la independencia relativa de ambos módulos dentro del cráneo. Si bien los resultados obtenidos por el primer análisis indican que la morfología de la cara y la del neurocráneo covarían significativamente (*RV* = 0,093), los resultados del test de modularidad indican que la cara y el neurocráneo son dos módulos relativamente independientes, y por lo tanto, los

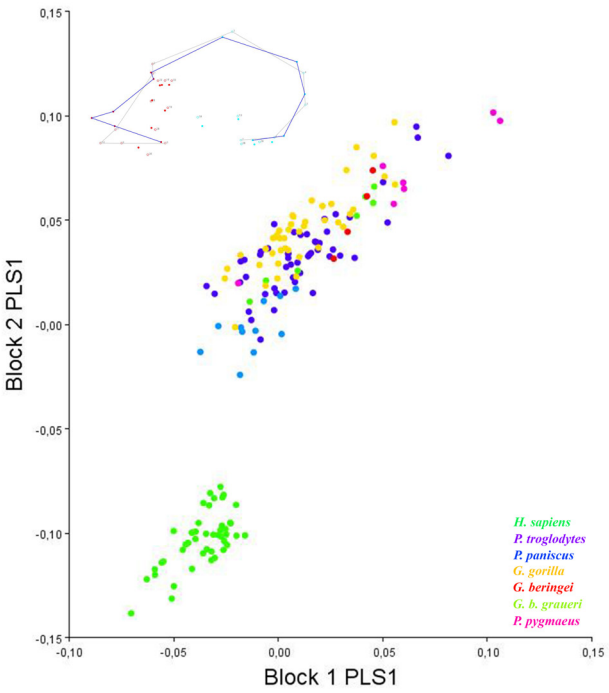


Figura 6.5 Hipótesis de modularidad entre la cara y el neurocráneo en homínidos mediante el análisis de PLS. Cabe destacar el diferente patrón de integración existente en el cráneo de *H. sapiens* en comparación al resto de Hominoideos. El *wireframe* situado en la parte superior izquierda muestra la covariación entre ambos módulos en los valores máximos positivos de PLS1. Los *landmarks* en rojo representan la morfología de la cara y los *landmarks* en azul la del neurocráneo. Nótese que tan solo están unidos por las líneas aquellos *landmarks* situados en el plano medio-sagital. Los puntos grises indican la morfología del cráneo en el centroide del morfoespacio, y la azul oscura los cambios respecto al mismo en los valores máximos de ambos bloques del PLS1.

consiguientes análisis de covariación entre estos elementos y las vértebras cervicales están justificados. De estos resultados cabe destacar que el patrón de covariación entre la cara y el neurocráneo que presenta *H. sapiens* es diferente al que presentan el resto de homínidos (Figura 6.5).

Cráneo-vértebras cervicales

Los resultados de la covariación ínter-específica en homínidos entre el cráneo, la cara y el neurocráneo, por un lado, y las vértebras cervicales entre sí por otro están representados en la Tabla 6.7 y en la Figura 6.6. Todas las vértebras cervicales covarían significativamente con el cráneo, con valores de *RV* que van desde 0,118 en la C5 hasta 0,145 en la C1. De forma similar, en el análisis comparativo entre las vértebras cervicales y la cara, todas las vértebras covarían de manera significativa con la excepción de la vértebra C5. En este caso los valores son algo más bajos que los obtenidos en la comparativa con el cráneo, y van desde 0,098 en

Tabla 6.7 Covariación ínter-específica en hominoideos entre el cráneo, la cara y el neurocráneo con cada una de las vértebras cervicales.

Vértebra		C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
Hominoideos	*n*	137	146	151	151	152	149	151
Cráneo	Valor *RV*	**0,145****	**0,133***	**0,129***	**0,139****	**0,118***	**0,123***	**0,127***
Cara	Valor *RV*	**0,115***	**0,117***	**0,098***	**0,120***	0,090	**0,106***	**0,115***
Neurocráneo	Valor *RV*	**0,140****	**0,115***	**0,115****	0,081	0,082	0,090	0,086

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.

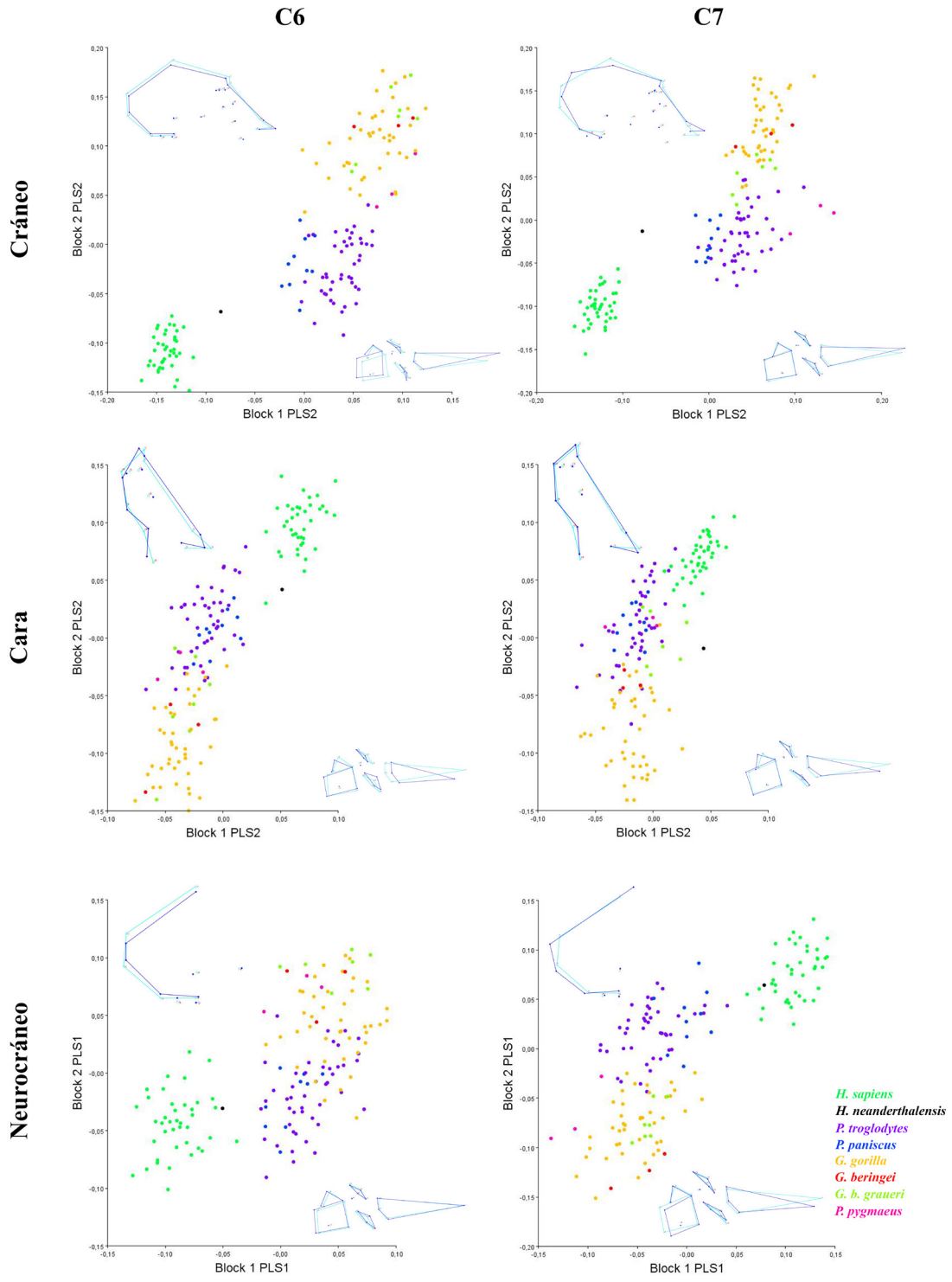


Figura 6.6 Análisis de covariación entre el cráneo, la cara, el neurocráneo y las vértebras cervicales C6 y C7 en homínidos, incluyendo el material fósil del individuo LC1 de la especie *H. neanderthalensis*. Los *wireframes* representan la morfología de cada elemento en comparación en el centroide del morfoespacio (azul claro), y la de los valores máximos del mismo para cada bloque (azul oscuro). Nótese que los gráficos relativos al análisis de covariación del cráneo y de la cara con las dos vértebras cervicales están representados por el segundo eje principal de variación (PLS2). Esto se debe a que es el eje de máxima variación que mejor representa los diferentes patrones de covariación entre los homínidos.

la C3 hasta 0,117 en la C2. Por otro lado, la relación con el neurocráneo revela un patrón de covariación diferente, donde tan solo las tres primeras vértebras cervicales (C1-C3) presentan valores significativos.

Los resultados de los análisis de covariación ínter-específica entre el cráneo, la cara y el neurocráneo, por un lado, y las vértebras cervicales C6 y C7 por otro, incluyendo los fósiles del neandertal de La Chapelle-aux-Saints 1 (LC1), muestran patrones de covariación claramente diferenciados en *H. sapiens* respecto al resto de homínidos no humanos (Figura 6.6). En la figura representada (6.6) hemos utilizado en el caso de los análisis del cráneo y de la cara el segundo eje principal de variación (PLS2), ya que en el primero no se apreciaban claras diferencias entre los grupos. De esta manera, buscamos los ejes de máxima variación que mejor representan los diferentes patrones de covariación entre el cráneo y sus dos módulos analizados (i.e., cara y neurocráneo) y las vértebras cervicales C6 y C7.

En el caso del análisis del cráneo entero, los fósiles de LC1 se sitúan en un lugar intermedio del morfoespacio entre los *H. sapiens* y los homínidos no humanos, si bien parece que tanto en el caso de la vértebra C6 como de la C7, este individuo neandertal sigue el patrón de integración que muestran los humanos modernos. En el caso de los análisis de la cara, las diferencias entre homínidos humanos y no humanos son menos acusadas, especialmente en la covariación de la vértebra C7. Los fósiles del individuo neandertal se encuentran en el caso de la C6 en los límites de la variación de los humanos modernos, si bien ambas especies de *Homo* parecen seguir el mismo patrón. En el caso de la vértebra C7 está menos claro, ya que el fósil neandertal presenta valores en el eje del bloque 1 (C7) similares a los humanos modernos, pero fuera de los límites de estos en el eje del bloque 2 (cara). Por último, la covariación de estas dos vértebras con el neurocráneo revela una clara diferencia entre homínidos humanos y no humanos. En este caso, las dos vértebras fósiles asociadas a la LC1 están dentro de la variación de los humanos modernos, agrupándose claramente con el patrón diferenciado que presentan los *H. sapiens* con respecto al resto de homínidos.

Entre vértebras cervicales

Los resultados de la covariación entre las vértebras cervicales están representados en la Tabla 6.8. Todas las interacciones son significativas, si bien los valores más altos se

Tabla 6.8 Covariación ínter-específica entre las diferentes vértebras cervicales.

Homínidos	C2	C3	C4	C5	C6	C7
C1	0,223**	0,127*	0,141**	0,133*	0,124*	0,141*
n	134	139	139	139	138	137
C2		0,296**	0,262**	0,221**	0,218**	0,173**
n		146	145	147	143	144
C3			0,436**	0,303**	0,256**	0,186**
n			152	153	149	152
C4				0,514**	0,416**	0,256**
n				154	152	152
C5					0,554**	0,318**
n					151	153
C6						0,499**
n						150

* = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.
En este caso al ser todos los valores significativos no están resaltados en negrita.

dan entre vértebras adyacentes. Las dos primeras vértebras cervicales, C1 y C2, obtienen unos valores de covariación con las vértebras con las que articulan notablemente más bajos que los del resto de las vértebras cervicales (i.e., 0,223 y 0,296 respectivamente), siendo los valores más altos en la interacción entre las vértebras C5 y C6 (0,554).

Señal filogenética

Los resultados de la influencia filogenética en cada uno de los elementos analizados, cráneo, cara, neurocráneo y vértebras cervicales están representados en la Tabla 6.9 y en la Figura 6.7. Todos los elementos con la excepción del cráneo presentan una influencia filogenética significativa, si bien cabe destacar que las dos primeras vértebras cervicales

Tabla 6.9 Señal filogenética en cada una de las vértebras cervicales, en el cráneo y en los dos módulos propuestos para éste, cara y neurocráneo.

Elemento	Cráneo	Cara	Neurocráneo	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
n	168	168	168	141	153	156	156	157	153	155
Valor *RV*	0,058	**0,031**	**0,046**	**0,029**	**0,026**	**0,051**	**0,057**	**0,068**	**0,055**	**0,049**
***p*-valor**	0,121	0,025	0,023	0,000	0,016	0,005	0,032	0,018	0,015	0,013

Valores significativos en negrita.

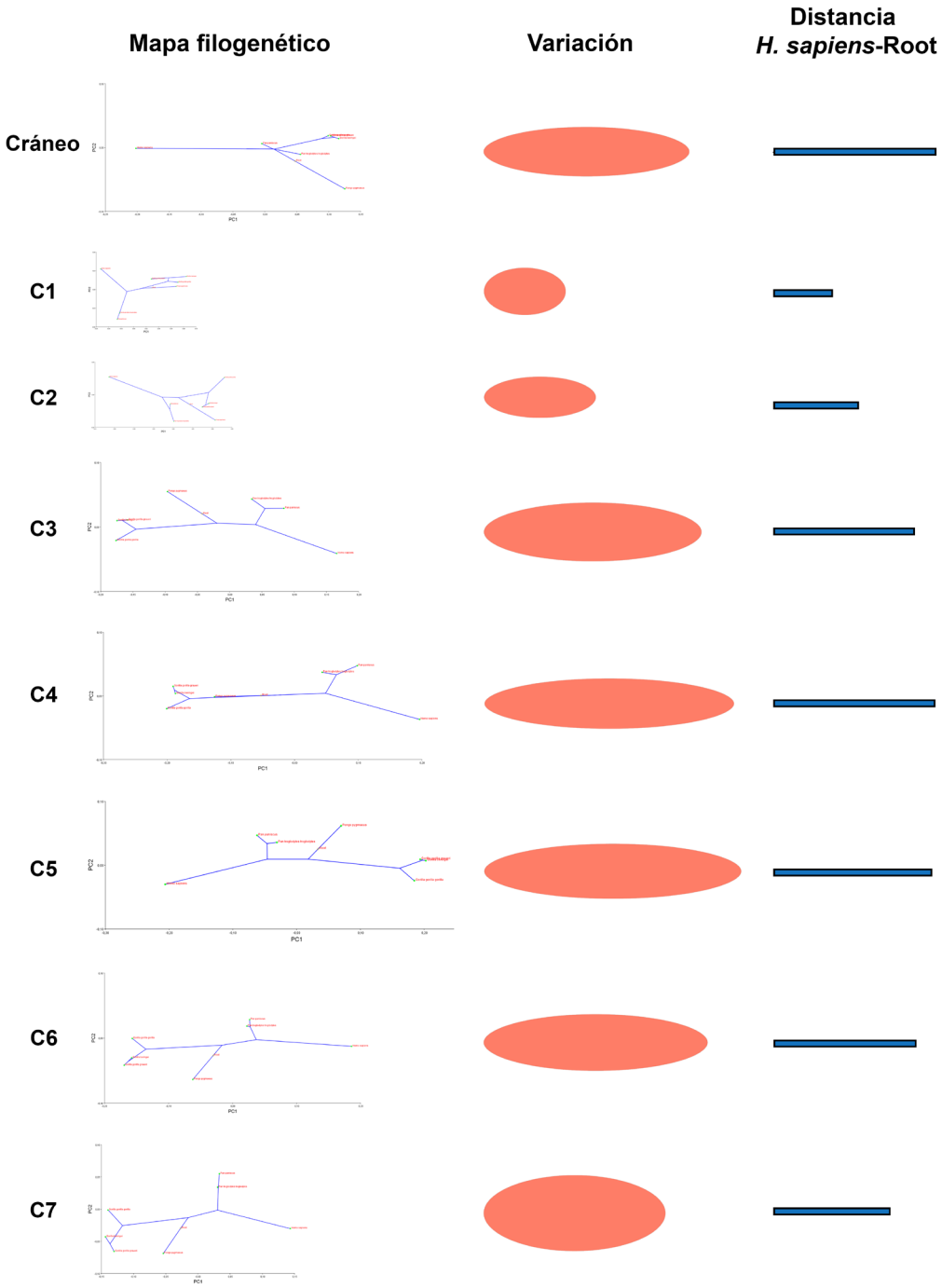


Figura 6.7 Variación a partir de los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales (ACP) en el cráneo y las vértebras cervicales en la familia Hominidae una vez mapados en un árbol filogenético. La columna de la izquierda (Mapa filogenético) representa la localización de las especies en el mapa filogenético con respecto a los resultados de los dos primeros componentes principales. En la columna central (Variación) se puede observar la variación evolutiva extraída de los mapas filogenéticos (columna izquierda). La columna de la derecha representa la divergencia de *H. sapiens* con respecto al nodo central (*Root* en voz inglesa). La reconstrucción evolutiva indica que las dos primeras vértebras han sufrido menores cambios morfológicos que el cráneo y que las vértebras cervicales subaxiales. Además, la divergencia evolutiva en las vértebras cervicales subaxiales aumenta de la C3 a la C5 y posteriormente decrece hasta la C7 donde alcanza los valores de divergencia más bajos. A nivel de especies, *H. sapiens* muestra una morfología en el cráneo que parece haber divergido más rápidamente. En las vértebras cervicales, *H. sapiens* y el género *Gorilla* son los más derivados, aunque las diferencias con respecto al resto de las especies no son tan acusadas como en el cráneo.

y la cara presentan una influencia filogenética menor que el resto de elementos analizados (Figura 6.7). Una vez eliminada esta influencia de las bases de datos repetimos los análisis de covariación entre el cráneo, la cara y el neurocráneo con las vértebras cervicales por un lado, y entre las vértebras cervicales por otro. Estos resultados están representados en las Tablas 6.9 y 6.10 respectivamente. Una vez eliminada la influencia filogenética, todos los resultados obtenidos de la covariación entre los diferentes elementos craneales y las vértebras cervicales presentan valores mucho más altos que los obtenidos previamente. Cabe destacar que en el caso de la vértebra C1 el incremento de los valores de covariación con los diferentes elementos craneales no ha sido tan elevado como en el resto de vértebras cervicales. Aun así, una vez eliminada la influencia filogenética muchos de los resultados no son significativos, con especial incidencia en las vértebras cervicales más craneales y en las interacciones con el neurocráneo. Esto se debe probablemente al escaso número de especies incluidas en el análisis (n = 7), un número relativamente bajo para este tipo de análisis. Los resultados de la covariación entre las vértebras cervicales revela un escenario similar, un incremento muy acentuado de los valores (i.e., entre 0,757 y 0,994 en las vértebras adyacentes), pero donde prácticamente tan solo las interacciones entre las vértebras cervicales subaxiales son significativas (Tabla 6.11).

Tabla 6.10 Covariación ínter-específica entre el cráneo, la cara y el neurocráneo con cada una de las vértebras cervicales una vez eliminada la influencia filogenética de las bases de datos.

Vértebra		**C1**	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
Hominoideos	*n*	137	146	151	151	152	149	151
Cráneo	Valor *RV*	**0,378**	0,748	0,803	**0,839**	**0,818**	**0,815**	0,728
Cara	Valor *RV*	0,513	0,836	0,841	**0,947**	**0,864**	**0,891**	**0,841**
Neurocráneo	Valor *RV*	0,363	0,674	0,829	0,899	0,861	0,875	0,793

Valores significativos en negrita, * = p-valor < 0,05; ** = p-valor < 0,01.

Tabla 6.11 Covariación ínter-específica entre las diferentes vértebras cervicales una vez corregida la influencia filogenética.

Hominoideos	C2	C3	C4	C5	C6	C7
C1	**0,857***	0,488	0,433	0,586	0,572	0,572
n	134	139	139	139	137	137
C2		0,757	0,743	0,757	0,723	0,746
n		146	145	147	142	144
C3			**0,994***	**0,962***	0,907	0,932
n			151	152	148	151
C4				**0,968***	**0,911***	**0,893***
n				154	151	152
C5					**0,970***	**0,964***
n					151	153
C6						**0,985***
n						150

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.

6.3.1.2 Covariación intra-específica

En este apartado vamos a analizar a nivel intra-específico la covariación entre el cráneo, la cara y el neurocráneo con las vértebras cervicales, así como la covariación entre ellas. En este trabajo hemos incluido a nivel intra-específico tres grupos, *H. sapiens, Pan* y *Gorilla* (ver apartado 6.2.2.1) para poder comparar los patrones de covariación entre estos tres grupos. De la misma forma que hemos hecho en los análisis ínter-específicos, testamos la posible modularización del cráneo en dos módulos relativamente independientes, cara y neurocráneo. Los resultados de este test muestran como, de los tres grupos, tan solo *Pan* obtiene resultados significativos para el primer test, es decir, la morfología de la cara y la del neurocráneo covarían significativamente en contra de la de los *H. sapiens* y gorilas. En cambio, los resultados del test de modularidad revelan que la cara y el neurocráneo son módulos relativamente independientes en los tres grupos, por lo que los consiguientes análisis de covariación entre estos elementos y las vértebras cervicales están plenamente justificados (Tabla 6.12).

Tabla 6.12 Análisis intra-específico para testar la relación potencial entre la cara y el neurocráneo utilizando dos técnicas diferentes, por una lado analizando la cara y el neurocráneo como dos bloques de *landmarks* superpuestos (Procrustes) de forma separada (columna izquierda) y por otro, como dos hipotéticos módulos dentro del mismo conjunto de *landmarks* (columna derecha).

H. sapiens	**Covariación[a]**	**Hipótesis[b]**
Valor *RV*	0,243	**0,423***
n	45	45
Pan	**Covariación[a]**	**Hipótesis[b]**
Valor *RV*	**0,247****	**0,493****
n	62	62
Gorilla	**Covariación[a]**	**Hipótesis[b]**
Valor *RV*	0,180	**0,446****
n	54	54

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.
[a]Resultados significativos indican que existe una relativa asociación entre los dos módulos.
[b]Resultados significativos indican que la cara y el neurocráneo son dos módulos relativamente independientes.

Cráneo-vértebras cervicales

Los resultados del análisis de covariación entre las vértebras cervicales con el cráneo, la cara y el neurocráneo a nivel intra-específico están representados en la Figura 6.8 y en la Tabla 6.13. De manera general el cráneo en su conjunto covaría significativamente con todas las vértebras en los tres grupos, siendo los valores más altos en *H. sapiens*. En cambio, en la covariación con la cara prácticamente ninguna vértebra presenta resultados significativos en este taxón, mientras que en los gorilas y en los *Pan* la mayoría de las vértebras muestran valores significativos. En el neurocráneo los gorilas presentan un patrón diferente al resto de grupos, obteniendo valores de covariación significativos en las vértebras cervicales más caudales (C3-C7) mientras que en *H. sapiens* y *Pan* es al contrario, los valores de covariación significativos se producen en las vértebras cervicales más craneales (C1-C3).

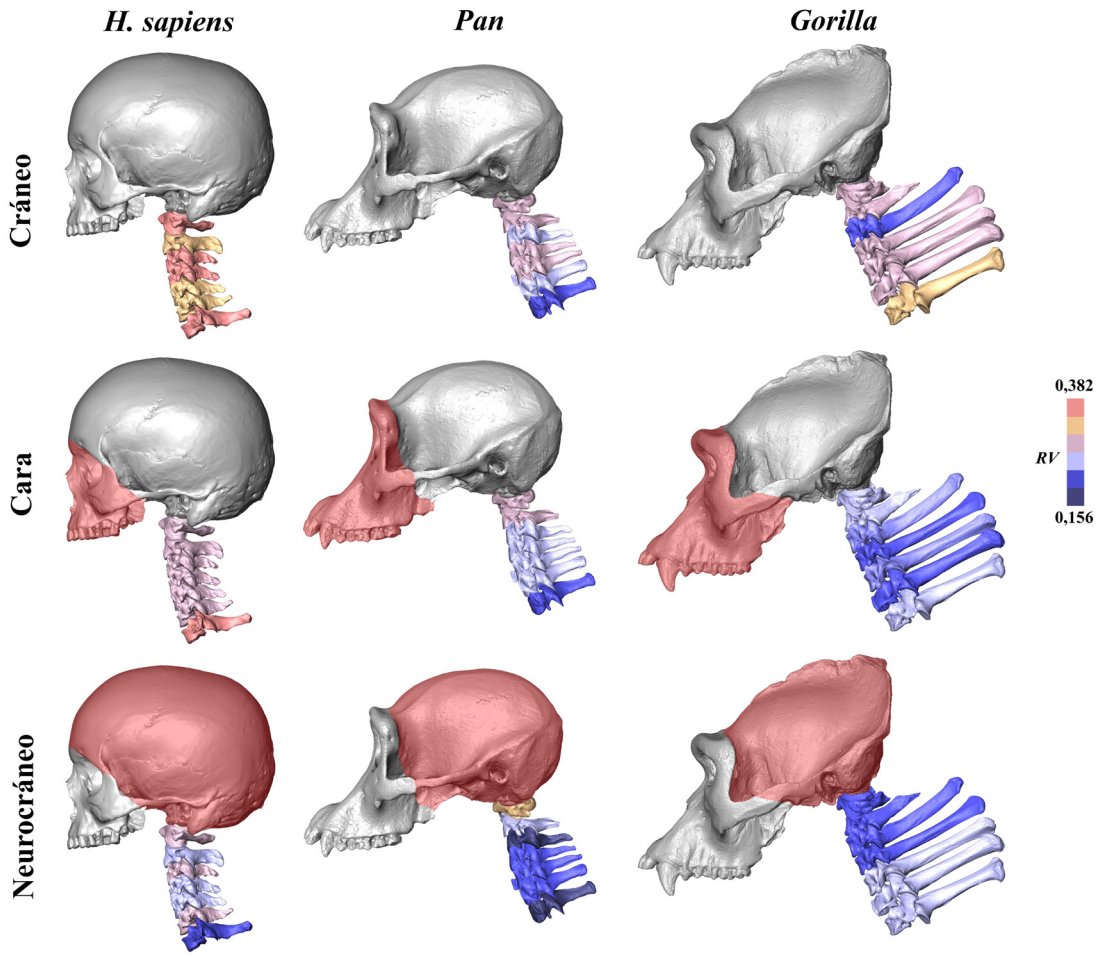


Figura 6.8 Covariación entre el cráneo, la cara y el neurocráneo, y las vértebras cervicales a nivel intra-específico (*H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*). Nótese que los módulos cara y neurocráneo están destacados en color rojo. En la figura podemos observar como *H. sapiens* muestra una mayor covariación de las vértebras cervicales con el cráneo en los tres análisis en comparación con *Pan* y *Gorilla*, si bien algunos de esos valores no son significativos (ver Tabla 6.13). Además de mostrar unos valores más altos, también es destacable la menor variación entre los resultados obtenidos por cada vértebra, mostrando un patrón de covariación más homogéneo a lo largo de la columna cervical.

Entre vértebras cervicales

Los resultados del análisis de covariación entre las vértebras cervicales a nivel intra-específico están representados en la Tabla 6.14. Los resultados muestran que todas las vértebras muestran una covariación significativa entre sí con la excepción de la vértebra C1 en gorilas y *H. sapiens*, así como algunas interacciones de la vértebra C2 en este último taxón. Si bien de manera general los tres grupos obtienen valores similares, *Pan* obtiene los valores más altos seguido de *H. sapiens*. Al igual que en los análisis ínter-específicos, los valores más altos se dan entre vértebras adyacentes, especialmente entre las vértebras C5 y C6 en *H. sapiens* y *Pan* y entre las C4 y C5 en gorilas.

Tabla 6.13 Covariación intra-específica entre el cráneo, la cara y el neurocráneo con cada una de las vértebras cervicales.

Vértebra		C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
H. sapiens	*n*	41	39	42	41	42	40	41
Cráneo	Valor *RV*	**0,382***	0,326	**0,361***	**0,382***	**0,331***	0,308	**0,375***
Cara	Valor *RV*	0,284	0,293	0,294	0,294	0,278	0,295	**0,366***
Neurocráneo	Valor *RV*	**0,295***	0,234	**0,285***	0,250	0,254	0,231	0,236
Vértebra		**C1**	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
Pan	*n*	49	54	56	56	54	55	55
Cráneo	Valor *RV*	**0,290***	**0,296***	**0,251***	**0,285***	**0,287***	**0,256***	0,220
Cara	Valor *RV*	**0,283***	**0,303***	**0,239***	**0,245***	**0,250***	**0,242***	0,214
Neurocráneo	Valor *RV*	**0,320****	**0,237***	0,187	0,194	0,213	**0,208***	0,156
Vértebra		**C1**	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
Gorilla	*n*	45	49	50	52	53	51	52
Cráneo	Valor *RV*	**0,287***	**0,288***	**0,229***	**0,270***	**0,277***	**0,288***	**0,309***
Cara	Valor *RV*	**0,267***	**0,257***	**0,181***	**0,221***	0,193	0,204	**0,239***
Neurocráneo	Valor *RV*	0,213	0,231	**0,218***	**0,223***	**0,236***	**0,242***	**0,241***

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.

6.3.2 Morfometría tradicional

Los resultados mostrados en este apartado están divididos en dos secciones: por un lado, aquellos obtenidos a partir de los datos brutos, y por otro, a partir de los residuos. Para estos análisis de correlación entre el cráneo y las vértebras cervicales, y entre las vértebras cervicales subaxiales entre sí (e.g., C3-C4, C3-C5, C3-C6 etc.) se ha utilizado un método principal, el índice de correlación de Pearson (*r*). De forma complementaria se ha utilizado otro método para realizar los mismos análisis, en este caso a partir de las matrices de covariación tanto de los datos brutos y de los residuos. Se trata del método *Random Skewers*.

Repetibilidad

Los resultados de la repetibilidad de las bases de datos a nivel intra-específico están representadas en la Tabla 6.15. Los resultados muestran la estabilidad de las bases de datos, con valores entre 0,939 y 0,984, lo que indica que la muestra utilizada es suficientemente grande como para llevar a cabo los siguientes análisis.

Tabla 6.14 Covariación intra-específica entre las diferentes vértebras cervicales.

H. sapiens	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C1	0,350	0,315	0,294	0,304	0,276	0,300
C2		**0,497****	**0,392***	**0,333***	0,347	0,309
C3			**0,541****	**0,500****	**0,461****	**0,405****
C4				**0,535****	**0,421****	**0,389****
C5					**0,625****	**0,403****
C6						**0,566****
Pan	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C1	**0,424****	**0,302***	**0,363****	**0,369****	**0,306****	0,242
C2		**0,413****	**0,391****	**0,386****	**0,358****	**0,288***
C3			**0,582****	**0,523****	**0,392****	**0,289***
C4				**0,650****	**0,517****	**0,368****
C5					**0,705****	**0,483****
C6						**0,675****
Gorilla	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C1	**0,307****	0,148	0,194	0,200	0,225	**0,302***
C2		**0,320****	**0,418****	**0,319****	**0,371***	**0,323****
C3			**0,458****	**0,251***	**0,317****	**0,272****
C4				**0,603****	**0,593****	**0,381****
C5					**0,541****	**0,377****
C6						**0,546****

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.

Tabla 6.15 Repetibilidad de las bases de datos a nivel intra-específico calculadas mediante bootstrapping[a].

Grupo	***H. sapiens***	***Pan***	***Gorilla***
Cr	0,958	0,980	0,984
C1	0,949	0,968	0,974
C2	0,941	0,955	0,971
C3	0,939	0,975	0,983
C4	0,945	0,978	0,980
C5	0,951	0,968	0,979
C6	0,951	0,966	0,979
C7	0,941	0,959	0,976

[a]El 1 indica máxima repetibilidad, y el 0 nula repetibilidad.

6.3.2.1 Análisis a partir de datos brutos

Correlación de Pearson. Cráneo-vértebras cervicales

Los resultados de la correlación entre las bases de datos brutas (i.e., sin eliminar el factor tamaño) a partir de medidas lineares del cráneo y las de las vértebras cervicales están presentados en la Tabla 6.16. Los resultados muestran que todas las interacciones entre el cráneo y las vértebras cervicales en los tres grupos son significativas. La diferencia principal estriba en el diferente patrón de correlación que muestra *Pan* con respecto a *H. sapiens* y *Gorilla* (Figura 6.9). El patrón de correlación es similar para los tres grupos en las tres primeras vértebras cervicales (C1-C3), aumentando de la vértebra C1 a la C2, y posteriormente descendiendo en la C3. Después, los valores de correlación de las vértebras cervicales subaxiales con el cráneo son similares en *Homo* y *Gorilla*, pero en *Pan* los valores muestran un descenso progresivo. Los resultados de los análisis de correlación entre el cráneo y las vértebras cervicales, variable por variable, están representados en las Tablas 6.17-6.23. De manera general, el mayor número de correlaciones significativas entre variables del cráneo y de las vértebras cervicales se produce en el género *Pan* salvo en la vértebra C7. A nivel vertebral, el mayor número de correlaciones significativas se da en las vértebras C3 y C4, especialmente en los homininos no humanos. En estos dos grupos, el mayor número de correlaciones significativas se produce en variables vertebrales que representan el tamaño global de las mismas, especialmente la longitud máxima de la vértebra (MaxDvDi), y dentro de las variables craneales, en la longitud de la base del cráneo (Basion-Prosthion) en el caso de los *Pan*, y de la altura del cráneo (Basion-Bregma) en los gorilas. Los *H. sapiens* por su parte no presentan un patrón claro de correlaciones entre el cráneo y las vértebras cervicales, si bien podemos decir que no siguen la norma general de los otros dos grupos, basada principalmente en correlaciones entre variables que representan el tamaño general.

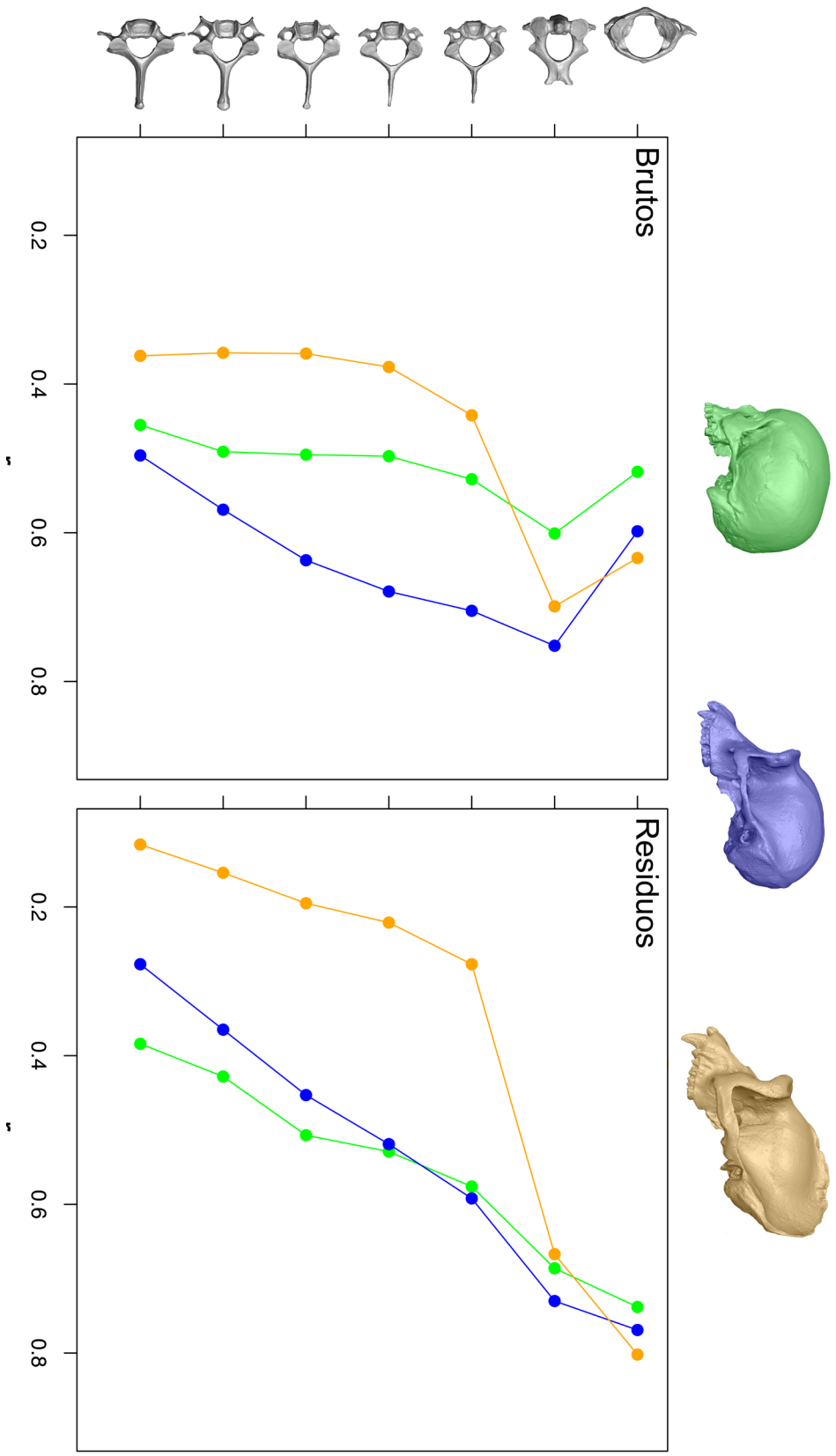


Figura 6.9 Análisis de correlación entre las vértebras cervicales y el cráneo a partir de los datos brutos (izquierda) y de los residuos (derecha). Los valores numéricos están representados en la Tabla 6.16. Las vértebras cervicales representadas en la figura pertenecen a un individuo de la especie *Pan troglodytes*.

Tabla 6.16 Comparación entre las variables brutas del cráneo y las de las vértebras cervicales a nivel intra-específico.

H. sapiens	**t**	**d.f.**	***p*-valor**	**Intervalo 95%**		***r***
C1	9,470	244	< 0,01	0,421	0,604	0,518
C2	13,848	340	< 0,01	0,528	0,664	0,601
C3	12,064	376	< 0,01	0,443	0,597	0,528
C4	10,968	367	< 0,01	0,416	0,570	0,497
C5	11,051	376	< 0,01	0,415	0,568	0,495
C6	10,664	358	< 0,01	0,408	0,566	0,491
C7	9,784	367	< 0,01	0,370	0,532	0,455
Pan	**t**	**d.f.**	***p*-valor**	**Intervalo 95%**		***r***
C1	12,750	292	< 0,01	0,519	0,667	0,598
C2	25,069	484	< 0,01	0,710	0,788	0,752
C3	22,259	502	< 0,01	0,658	0,746	0,705
C4	20,704	502	< 0,01	0,629	0,723	0,679
C5	18,195	484	< 0,01	0,581	0,687	0,637
C6	15,348	493	< 0,01	0,506	0,625	0,569
C7	12,687	493	< 0,01	0,427	0,560	0,496
Gorilla	**t**	**d.f.**	***p*-valor**	**Intervalo 95%**		***r***
C1	13,430	268	< 0,01	0,557	0,701	0,634
C2	20,708	448	< 0,01	0,649	0,744	0,699
C3	10,441	448	< 0,01	0,365	0,514	0,442
C4	8,776	466	< 0,01	0,296	0,452	0,377
C5	8,382	475	< 0,01	0,278	0,435	0,359
C6	8,188	457	< 0,01	0,275	0,435	0,358
C7	8,396	466	< 0,01	0,281	0,439	0,362

En este caso, al ser todos los valores (r) significativos, no están resaltados en negrita.

Tabla 6.17 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C1 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C1

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat
MaxDvDi	-0,211	-0,259	-0,126	-0,003	-0,165	-0,227
MaxTrDi	0,252	0,177	0,145	0,263	0,061	0,122
StrD	0,010	0,165	0,086	-0,203	-0,034	0,099
M10	-0,220	-0,174	-0,059	***-0,305***	-0,103	-0,177
M11	0,142	0,110	-0,143	-0,192	0,109	0,019
MaxCrCdDiAntA	-0,185	-0,255	-0,110	-0,068	-0,142	-0,261

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat
MaxDvDi	0,129	0,048	-0,085	-0,008	-0,113	-0,078
MaxTrDi	0,094	0,096	0,207	0,113	0,108	0,180
StrD	-0,055	-0,051	0,046	-0,021	0,045	-0,025
M10	-0,139	-0,096	**-0,314***	-0,145	**-0,404***	**-0,320***
M11	-0,020	-0,029	-0,131	-0,152	-0,198	-0,235
MaxCrCdDiAntA	***-0,277***	-0,142	-0,170	-0,014	-0,217	-0,161

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat
MaxDvDi	-0,071	-0,169	-0,160	-0,115	-0,059	-0,258
MaxTrDi	0,225	0,212	0,212	0,215	0,154	0,241
StrD	-0,144	-0,050	-0,077	-0,046	-0,069	0,100
M10	0,041	0,036	0,059	0,066	-0,184	-0,208
M11	0,079	0,169	0,172	0,075	-0,120	-0,038
MaxCrCdDiAntA	-0,054	-0,068	-0,096	-0,071	0,068	-0,107

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.18 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C2 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C2

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Opisthion-Inion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,250	0,142	0,076	0,221	0,041	0,155	0,217	-0,160	0,081
MaxTrDi	0,015	-0,038	0,216	0,036	0,054	0,053	-0,093	-0,053	-0,034
StrD	-0,294	-0,175	-0,202	-0,073	-0,154	0,156	-0,298	0,088	0,029
M10	-0,092	0,045	0,026	-0,211	-0,117	-0,242	0,049	0,113	0,076
M11	-0,129	0,101	-0,105	-0,230	-0,003	-0,240	-0,113	0,268	0,154
M1a	0,000	0,111	-0,128	-0,183	-0,029	-0,093	0,022	0,083	-0,042
M13	**0,426***	0,276	0,160	**0,480***	0,129	0,254	**0,432***	-0,002	0,160
M5	-0,128	-0,143	-0,155	0,127	-0,015	0,154	-0,173	-0,199	0,183
M8	-0,131	-0,079	-0,068	0,113	0,149	0,150	-0,127	0,124	-0,264

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Opisthion-Inion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,250	0,183	0,246	0,186	-0,046	***0,264***	0,117	-0,030	0,246
MaxTrDi	0,077	-0,049	-0,064	-0,049	-0,121	0,072	0,168	-0,083	-0,026
StrD	-0,010	0,026	-0,110	-0,054	-0,078	-0,094	-0,023	-0,045	-0,126
M10	-0,177	-0,052	-0,087	0,113	0,026	-0,140	-0,215	-0,127	-0,131
M11	0,175	0,124	0,064	0,081	-0,116	0,203	0,201	0,169	0,071
M1a	-0,079	-0,033	0,110	0,038	0,068	-0,191	-0,008	-0,122	-0,014
M13	0,090	0,055	0,056	-0,021	0,029	0,171	0,013	0,164	0,105
M5	**0,274***	0,283	**0,333***	**0,339***	0,016	0,149	0,198	**-0,293***	0,256
M8	0,021	-0,074	-0,097	0,009	-0,001	-0,067	0,051	-0,138	-0,158

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Opisthion-Inion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,129	0,046	0,063	0,141	0,180	0,062	0,137	0,022	0,135
MaxTrDi	-0,035	-0,050	0,029	-0,094	0,028	0,121	-0,011	0,125	0,144
StrD	-0,096	-0,159	-0,151	-0,134	-0,002	-0,215	**-0,443***	**-0,352***	-0,118
M10	-0,056	-0,103	-0,117	-0,257	-0,108	-0,160	-0,173	-0,059	-0,146
M11	-0,212	-0,149	-0,150	-0,086	-0,205	-0,233	-0,066	-0,078	-0,193
M1a	-0,022	-0,013	-0,001	-0,031	-0,070	-0,054	-0,105	-0,071	0,059
M13	0,188	0,138	0,129	**0,299***	0,239	0,195	0,258	0,136	0,183
M5	0,003	-0,038	0,007	-0,161	0,036	-0,105	-0,165	-0,171	0,060
M8	0,070	0,112	0,047	-0,017	-0,034	0,104	-0,137	-0,010	-0,001

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.19 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C3 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C3

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,215	0,058	0,155	0,046	0,242	0,261	0,189	0,128	0,058
MaxTrDi	-0,074	-0,035	0,002	-0,107	-0,093	-0,130	-0,145	-0,176	-0,170
StrD	-0,193	0,017	-0,085	0,121	0,007	-0,110	-0,093	0,010	-0,036
M10	0,096	-0,178	-0,283	**0,329***	0,133	0,126	0,227	-0,094	0,183
M11	-0,002	0,008	0,040	-0,031	-0,224	0,092	-0,107	-0,067	0,026
M8	0,188	**0,319***	**0,341***	-0,174	0,017	**0,378***	-0,114	0,244	0,280
M5	0,162	0,172	0,107	-0,171	-0,211	0,060	-0,064	0,140	-0,114
M13	0,009	-0,074	0,119	-0,166	0,095	0,042	0,207	0,140	-0,036
M1	0,057	-0,004	0,028	-0,018	-0,216	0,179	0,069	0,117	-0,021

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	**-0,332***	**-0,266***	**-0,359***	-0,051	-0,156	**-0,371***	0,117	-0,136	-0,221
MaxTrDi	0,205	0,183	0,156	0,023	0,096	**0,271***	-0,067	**0,304***	0,037
StrD	0,059	0,066	-0,009	0,146	-0,013	-0,016	0,061	0,031	-0,068
M10	-0,020	0,074	0,015	0,007	0,057	-0,156	0,108	-0,240	-0,001
M11	0,201	0,122	0,176	0,071	0,008	0,071	0,016	-0,014	0,183
M8	0,254	***0,261***	0,202	0,056	0,002	**0,372***	-0,151	0,071	0,125
M5	-0,078	-0,142	-0,119	**-0,282***	-0,134	-0,089	-0,101	-0,044	-0,040
M13	**-0,303***	-0,227	**-0,310***	-0,027	-0,111	**-0,275***	0,099	-0,088	-0,229
M1	0,039	0,148	0,211	-0,093	0,115	0,033	0,086	-0,078	0,223

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	**0,394***	**0,297***	**0,287***	0,197	0,241	-0,052	**0,373***	-0,177	0,239
MaxTrDi	-0,170	0,002	-0,001	0,024	0,002	**0,312***	-0,191	0,195	-0,004
StrD	-0,064	-0,065	-0,025	-0,082	-0,033	0,052	-0,079	-0,070	0,008
M10	-0,039	-0,026	-0,022	-0,022	-0,093	0,097	-0,082	0,022	-0,022
M11	-0,221	-0,213	-0,118	-0,100	-0,123	-0,028	-0,077	0,116	0,059
M8	-0,235	-0,222	***-0,276***	-0,110	***-0,274***	-0,062	-0,254	-0,145	-0,152
M5	-0,129	-0,072	-0,100	0,130	-0,080	0,234	-0,180	**0,342***	-0,061
M13	**0,352***	0,246	0,246	0,142	0,214	-0,109	**0,348***	-0,215	0,194
M1	**-0,369***	-0,214	**-0,310***	-0,258	-0,166	0,087	**-0,417***	0,089	**-0,325***

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.20 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C5 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C4

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,025	0,071	0,078	0,024	0,173	-0,107	-0,117	0,033	-0,031
MaxTrDi	-0,139	0,025	0,023	0,143	-0,114	-0,207	-0,295	**-0,403**	-0,281
StrD	0,015	-0,009	0,016	0,054	-0,028	0,150	-0,080	0,133	0,159
M10	0,220	0,223	0,040	0,278	**0,337***	0,085	0,151	0,140	***0,303***
M11	-0,077	0,118	0,089	0,166	0,070	0,145	**-0,311***	0,202	**0,467***
M8	0,261	0,175	0,117	0,085	-0,057	**0,410***	0,065	0,215	0,273
M5	0,094	-0,042	0,075	-0,228	-0,078	0,156	0,031	-0,039	-0,271
M13	-0,114	0,009	0,028	-0,138	0,002	**-0,335***	-0,158	-0,061	-0,156
M1	-0,006	-0,158	-0,073	0,024	0,155	0,232	0,020	0,125	-0,056

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	**-0,320***	**-0,305***	**-0,332***	-0,232	-0,239	**-0,371***	-0,050	-0,046	**-0,274***
MaxTrDi	-0,010	0,084	0,075	0,032	-0,051	0,114	0,056	0,112	0,009
StrD	0,113	0,033	0,203	0,113	0,131	**0,280***	-0,022	0,117	0,106
M10	-0,181	-0,079	-0,174	-0,063	-0,013	-0,168	-0,025	-0,251	-0,066
M11	0,105	0,100	0,147	0,104	-0,037	0,020	0,102	-0,078	0,051
M8	**0,366***	**0,379***	**0,356***	0,113	**0,293***	**0,349***	0,000	0,083	**0,303***
M5	-0,052	-0,055	-0,055	**-0,291***	-0,005	-0,124	-0,018	-0,080	0,027
M13	-0,224	-0,226	-0,251	-0,129	-0,164	**-0,280***	-0,051	0,012	-0,237
M1	0,035	0,155	0,195	-0,089	0,228	-0,113	0,174	-0,031	0,110

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	**0,320***	**0,363***	0,194	**0,423***	**0,354***	0,208	**0,274***	0,091	0,058
MaxTrDi	-0,066	-0,184	-0,166	-0,082	-0,135	-0,053	0,037	-0,201	-0,002
StrD	**-0,288***	**-0,287***	-0,238	**-0,289***	***-0,272***	-0,214	**-0,303***	-0,103	-0,167
M10	0,050	0,014	0,091	-0,120	0,003	-0,030	0,015	0,002	0,113
M11	-0,045	-0,154	0,004	***-0,269***	-0,108	-0,012	-0,111	-0,069	0,062
M8	-0,061	-0,175	-0,102	-0,184	-0,162	-0,208	-0,074	-0,149	-0,062
M5	-0,199	-0,221	***-0,273***	-0,114	-0,159	-0,005	-0,155	0,018	-0,179
M13	**0,283***	**0,317***	0,174	**0,401***	***0,304****	0,172	0,263	0,062	0,039
M1	-0,077	0,057	-0,060	**0,281***	0,026	0,107	0,057	0,020	0,011

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.21 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C5 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C5

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,091	-0,024	0,030	-0,089	0,095	0,158	0,067	-0,051	-0,041
MaxTrDi	0,173	0,157	0,113	-0,081	0,170	-0,117	-0,003	-0,057	-0,053
StrD	-0,072	0,098	0,009	0,089	0,189	-0,082	-0,052	0,248	-0,071
M10	0,261	0,008	0,011	0,054	0,158	-0,049	***0,300***	0,007	***0,303***
M11	0,099	0,060	-0,027	0,096	-0,037	0,159	0,082	0,167	0,236
M8	***0,303***	0,133	0,255	0,080	0,148	0,243	0,036	-0,030	0,166
M5	0,209	-0,011	0,145	-0,055	-0,087	0,122	0,133	0,007	-0,185
M13	-0,056	-0,058	-0,009	-0,191	0,036	0,175	0,017	0,047	-0,039
M1	0,025	-0,204	0,104	0,051	0,240	0,106	-0,066	-0,294	-0,186

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,231	-0,169	-0,199	0,002	-0,031	**-0,295***	0,102	-0,114	-0,040
MaxTrDi	0,029	0,015	0,017	0,085	0,044	0,139	0,041	0,041	0,131
StrD	0,131	0,180	0,212	0,188	0,105	0,246	0,052	0,110	0,087
M10	0,013	-0,006	0,042	-0,137	0,103	0,105	-0,098	-0,027	0,102
M11	0,075	0,021	0,128	-0,119	0,027	0,095	0,048	0,155	0,046
M8	0,259	**0,278***	**0,346***	0,235	0,047	0,102	0,026	-0,022	0,175
M5	-0,104	-0,041	-0,082	-0,258	-0,105	-0,221	0,055	-0,253	-0,016
M13	-0,058	-0,035	-0,108	0,152	0,068	-0,166	-0,002	-0,053	0,049
M1	0,056	-0,022	0,096	0,203	0,079	-0,008	-0,058	-0,246	0,072

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,019	-0,009	-0,113	0,055	-0,040	0,055	-0,077	0,065	-0,183
MaxTrDi	-0,038	-0,043	-0,048	0,110	0,007	-0,142	0,107	-0,237	0,096
StrD	-0,053	-0,121	-0,090	-0,077	-0,152	-0,096	0,052	-0,137	0,041
M10	0,153	0,136	**0,315***	-0,156	0,154	-0,068	0,201	0,004	0,264
M11	-0,110	-0,099	-0,020	-0,193	-0,101	-0,022	-0,102	0,039	-0,020
M8	0,191	0,215	0,210	0,208	0,151	-0,056	0,164	-0,034	0,197
M5	-0,145	-0,095	-0,076	-0,102	-0,161	0,064	-0,110	0,224	-0,157
M13	0,003	-0,028	-0,154	0,115	-0,026	0,034	-0,098	0,013	-0,189
M1	0,176	0,134	0,124	0,176	**0,310***	0,163	0,191	0,145	0,206

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.22 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C6 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C6

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,219	0,148	0,233	0,050	0,052	0,192	-0,033	0,009	0,107
MaxTrDi	-0,073	0,011	-0,110	-0,024	-0,242	-0,023	-0,235	-0,101	-0,145
StrD	-0,174	-0,159	-0,157	-0,166	-0,272	***-0,308***	-0,083	-0,110	-0,275
M10	0,209	0,385	0,250	0,417	0,228	0,339	0,065	0,356	0,518
M11	-0,213	-0,057	-0,123	0,155	0,015	0,184	-0,265	0,138	0,136
M8	0,055	-0,031	-0,021	-0,054	0,031	0,141	0,140	0,128	0,114
M5	-0,064	-0,127	0,070	-0,056	0,042	0,053	-0,020	0,073	-0,013
M13	0,176	0,096	0,175	-0,080	0,080	0,074	-0,001	-0,063	0,068
M1	0,125	-0,058	0,103	-0,043	-0,134	0,061	0,089	0,001	0,052

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,071	0,231	0,131	-0,077	0,059	-0,026	0,024	0,070	0,203
MaxTrDi	0,170	-0,029	0,014	-0,025	0,176	0,165	-0,086	0,079	0,071
StrD	-0,081	-0,108	-0,041	0,266	-0,162	-0,023	0,069	-0,160	-0,105
M10	-0,016	0,017	-0,034	0,029	0,219	-0,049	-0,003	-0,223	0,052
M11	0,050	0,028	0,108	0,138	-0,117	-0,064	0,110	-0,130	-0,107
M8	0,069	-0,047	-0,056	-0,119	0,062	0,196	**-0,272***	0,155	0,076
M5	-0,153	-0,050	0,030	**-0,267***	0,034	-0,004	-0,048	-0,093	-0,019
M13	0,178	**0,302***	0,185	0,037	0,101	-0,006	0,053	0,115	0,246
M1	0,177	0,187	0,153	0,216	**0,307***	-0,001	***0,261***	-0,089	**0,293***

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,163	0,247	0,044	**0,277***	0,208	0,175	0,223	**0,249***	-0,095
MaxTrDi	0,115	0,054	0,106	0,034	0,127	-0,205	0,118	**-0,311***	0,155
StrD	0,113	0,084	0,169	0,011	0,071	0,008	-0,032	-0,096	0,129
M10	-0,134	-0,241	-0,111	-0,179	-0,219	-0,195	-0,197	-0,119	-0,043
M11	-0,047	-0,107	0,046	0,002	-0,068	-0,048	-0,179	-0,172	0,155
M8	-0,015	-0,050	-0,034	-0,030	-0,084	-0,071	-0,154	0,006	0,002
M5	-0,071	-0,043	-0,074	0,073	-0,062	-0,047	-0,032	-0,083	-0,046
M13	0,175	0,258	0,066	0,253	0,232	0,181	0,248	0,234	-0,078
M1	-0,247	-0,163	-0,194	-0,248	-0,036	0,086	-0,153	0,137	-0,124

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.23 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C7 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C7

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,225	0,162	0,041	-0,129	-0,140	-0,032	0,252	0,131	0,039
MaxTrDi	-0,051	-0,097	-0,006	0,238	0,176	0,033	-0,084	-0,122	0,157
StrD	**-0,331***	-0,163	-0,259	0,032	-0,151	-0,054	**-0,315***	-0,074	**-0,346***
M10	0,150	0,076	-0,062	0,280	0,246	-0,014	0,275	0,063	**0,332***
M11	0,078	0,099	0,120	0,180	0,112	0,194	-0,139	0,065	0,048
M8	-0,143	-0,111	-0,071	-0,292	-0,244	-0,242	0,019	-0,022	-0,048
M5	-0,107	-0,231	-0,109	**-0,416***	-0,297	**-0,324***	0,065	0,056	-0,246
M13	0,299	0,236	0,165	-0,021	-0,068	0,209	0,157	0,078	0,100
M1	-0,167	-0,159	0,102	-0,145	-0,028	-0,007	**-0,317***	-0,147	-0,047

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,084	-0,103	-0,149	-0,163	-0,185	0,022	-0,166	-0,020	-0,184
MaxTrDi	0,163	0,157	0,103	0,150	0,132	0,132	0,006	-0,019	0,057
StrD	0,027	-0,025	0,079	-0,102	-0,099	-0,008	-0,038	0,126	0,008
M10	-0,019	0,003	-0,019	0,205	-0,008	0,082	-0,048	-0,069	-0,056
M11	0,035	-0,078	-0,172	0,049	-0,121	-0,191	-0,241	-0,052	-0,165
M8	0,017	0,040	0,041	0,076	0,171	0,082	0,032	-0,101	0,046
M5	-0,159	-0,006	-0,082	0,028	-0,079	-0,216	0,180	-0,169	-0,084
M13	0,065	0,031	0,001	-0,095	-0,061	0,178	-0,164	0,062	-0,006
M1	0,053	0,102	0,045	-0,004	0,148	-0,033	-0,044	0,199	0,217

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,242	0,198	0,055	**0,396***	0,143	0,202	0,195	0,018	-0,033
MaxTrDi	0,029	-0,047	-0,039	-0,178	-0,007	-0,149	0,048	***-0,270***	0,020
StrD	0,138	0,078	0,208	-0,085	0,200	-0,231	0,102	-0,083	0,213
M10	**-0,391***	**-0,346***	-0,207	**-0,461****	**-0,406***	-0,158	-0,232	-0,017	-0,119
M11	-0,165	-0,132	-0,020	**-0,345***	-0,098	-0,093	-0,251	-0,002	-0,013
M8	0,024	0,011	0,093	-0,219	-0,025	-0,223	0,095	0,017	0,109
M5	0,028	0,020	-0,051	-0,137	-0,009	-0,199	0,083	-0,076	-0,149
M13	**0,296***	0,265	0,129	**0,489****	0,242	**0,275***	0,220	0,065	0,049
M1	-0,244	**-0,316***	-0,224	-0,181	-0,223	0,097	-0,143	0,075	-0,189

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Correlación de Pearson. Entre vértebras cervicales

Los resultados de la correlación entre las bases de datos brutas de las distintas vértebras cervicales subaxiales están presentados en la Tabla 6.24. Los resultados muestran que todas las correlaciones entre las distintas vértebras cervicales subaxiales son significativas en los tres grupos. Al igual que en los análisis anteriores con MG, las correlaciones más altas se dan entre vértebras adyacentes. En este caso no existen diferencias destacables en el grado de correlación presentado por los tres grupos, si bien es destacable los valores más bajos que muestran las correlaciones de la vértebra C3 en los gorilas. En este caso, y en contraposición a los resultados obtenidos anteriormente, en los tres grupos la correlación más fuerte se produce entre las vértebras C4 y C5, si bien las diferencias en la correlación entre vértebras adyacentes son muy pequeñas.

Tabla 6.24 Comparación entre las variables brutas de las vértebras cervicales subaxiales a nivel intra-específico.

H. sapiens	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**
C4	0,992**	0,990**	0,975**	0,951**
C5		0,993**	0,978**	0,953**
C6			0,981**	0,954**
C7				0,975**
Pan	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**
C4	0,985**	0,971**	0,949**	0,933**
C5		0,990**	0,971**	0,951**
C6			0,989**	0,966**
C7				0,984**
Gorilla	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**
C4	0,959**	0,960**	0,957**	0,956**
C5		0,990**	0,993**	0,978**
C6			0,988**	0,976**
C7				0,989**

Significación, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.
En este caso al ser todos los valores significativos no están resaltados en negrita.

Random Skewers. Cráneo-vértebras cervicales

Los resultados de los análisis de correlación por medio de *Random Skewers* entre el cráneo y las vértebras cervicales a partir de las matrices de covariación brutas están representados en la Tabla 6.25. Los resultados obtenidos muestran que, de los tres grupos, las correlaciones más fuertes entre las vertebras cervicales y el cráneo se producen en *H. sapiens*, seguido de *Pan* y finalmente de *Gorilla*, si bien los valores obtenidos no son significativos. En *H. sapiens* las correlaciones más fuertes se muestran en las vértebras C3 y C4 mientras que en los otros dos grupos en las vértebras C1(*Gorilla*) y C2 (*Pan*).

Random Skewers. Entre vértebras cervicales

Los resultados de los análisis de correlación por medio de *Random Skewers* entre las vértebras cervicales subaxiales a partir de las matrices de covariación brutas están representados en la Tabla 6.26. Los resultados muestran que todas las correlaciones entre las distintas vértebras cervicales subaxiales son significativas, presentándose los valores más altos entre vértebras adyacentes. Cabe destacar, con respecto a los análisis anteriores por medio de la correlación de Pearson, que en este caso las vértebras C3 y C4 de *H. sapiens* obtienen unos valores de correlación notablemente más bajos que los otros dos grupos.

Tabla 6.25 Comparación entre las matrices de covariación del cráneo y las de las vértebras cervicales a nivel intra-específico.

Grupo	*H. sapiens*		*Pan*		*Gorilla*	
Vértebra	**Cráneo**	***p*-valor**	**Cráneo**	***p*-valor**	**Cráneo**	***p*-valor**
C1	0,481	0,149	0,311	0,232	0,242	0,297
C2	0,449	0,098	0,477	0,080	0,211	0,296
C3	0,535	0,053	0,181	0,326	0,118	0,384
C4	0,504	0,063	0,188	0,310	0,132	0,352
C5	0,458	0,079	0,223	0,263	0,140	0,351
C6	0,401	0,128	0,212	0,274	0,134	0,388
C7	0,420	0,124	0,237	0,245	0,147	0,330

Tabla 6.26 Comparación entre las matrices de covariación de las vértebras cervicales subaxiales a nivel intra-específico.

H. sapiens	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	0,904**	0,893**	0,922**	0,924**
C4		0,883**	0,855**	0,861**
C5			0,936**	0,943**
C6				0,949**
Pan	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	0,978**	0,931**	0,851**	0,791**
C4		0,958**	0,859**	0,809*
C5			0,897**	0,854**
C6				0,957**
Gorilla	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	0,943**	0,936**	0,939**	0,934**
C4		0,980**	0,958**	0,927**
C5			0,973**	0,939**
C6				0,961**

Significación, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.
En este caso, al ser todos los valores significativos, no están resaltados en negrita.

6.3.2.2 Análisis a partir de los residuos

Correlación de Pearson. Cráneo-vértebras cervicales

Los resultados de la correlación entre las bases de datos a partir de los residuos de medidas lineares del cráneo y las de las vértebras cervicales se presentan en la Tabla 6.27. Además, las correlaciones variable por variable de estos resultados están representadas en las Tablas 6.28-6.34. Los resultados de la correlación entre el cráneo y las vértebras cervicales muestran que la eliminación del factor tamaño influye de manera diferente a *H. sapiens* con respecto a los homínidos no humanos. La eliminación del tamaño resulta en un incremento de los valores de correlación entre el cráneo y las vértebras C1-C5. En cambio, en los *Pan* y en los *Gorilla* produce un efecto contrario (reducción del nivel de correlación) en todas las vértebras cervicales con la excepción de la vértebra C1.

Los resultados de la correlación variable por variable muestra cómo se produce una disminución del número de correlaciones significativas en los homininos no humanos

una vez eliminado el factor tamaño. Aun así, las variables que representan las medidas más generales de la vértebra (i.e., longitud máxima de la vértebra y longitud de la apófisis espinosa) siguen siendo las variables que más correlacionan con el cráneo. Cabe destacar la fuerte correlación de la longitud de la base del cráneo (Basion-Nasion) con las vértebras cervicales más caudales (C4-C7) en los gorilas. Por su parte, en el caso de *H. sapiens* prácticamente no se modifica el número de variables significativas una vez eliminado el factor tamaño. Además, las correlaciones entre las variables del cráneo y las de las vértebras cervicales siguen sin mostrar un patrón claro de correlación, si bien en comparación con los otros dos grupos, hay una mayor proporción de correlaciones entre variables que miden la anchura con respecto a las que miden longitudes dorso-ventrales.

Tabla 6.27 Comparación entre las variables brutas del cráneo y las de las vértebras cervicales a nivel intra-específico a partir de los residuos.

H. sapiens	**t**	**d.f.**	***p*-valor**	**Intervalo 95%**		***r***
C1	17,080	244	< 0,01	0,675	0,790	0,738
C2	17,360	340	< 0,01	0,625	0,738	0,686
C3	13,670	376	< 0,01	0,505	0,640	0,576
C4	11,934	367	< 0,01	0,451	0,599	0,529
C5	11,405	376	< 0,01	0,428	0,578	0,507
C6	8,955	358	< 0,01	0,339	0,509	0,428
C7	7,958	367	< 0,01	0,293	0,467	0,384
Pan	**t**	**d.f.**	***p*-valor**	**Intervalo 95%**		***r***
C1	20,538	292	< 0,01	0,717	0,812	0,769
C2	23,500	484	< 0,01	0,686	0,769	0,730
C3	16,450	502	< 0,01	0,532	0,646	0,592
C4	13,620	502	< 0,01	0,453	0,580	0,519
C5	11,191	484	< 0,01	0,380	0,521	0,453
C6	8,694	493	< 0,01	0,286	0,439	0,365
C7	6,405	493	< 0,01	0,194	0,357	0,277
Gorilla	**t**	**d.f.**	***p*-valor**	**Intervalo 95%**		***r***
C1	21,996	268	< 0,01	0,755	0,841	0,802
C2	18,940	448	< 0,01	0,612	0,715	0,667
C3	6,095	448	< 0,01	0,189	0,360	0,277
C4	4,896	466	< 0,01	0,133	0,306	0,221
C5	4,322	475	< 0,01	0,107	0,279	0,195
C6	3,332	457	< 0,01	0,063	0,242	0,154
C7	2,526	466	0,012	0,026	0,205	0,116

En este caso, al ser todos los valores (r) significativos no están resaltados en negrita.

Tabla 6.28 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C1 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla* a partir de los residuos. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C1

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat
MaxDvDi	-0,092	-0,100	-0,034	0,115	-0,064	0,015
MaxTrDi	-0,278	-0,261	-0,244	-0,151	-0,281	-0,031
StrD	-0,247	-0,074	-0,127	-0,296	-0,227	0,080
M10	-0,118	-0,035	0,012	-0,151	-0,003	0,058
M11	-0,105	-0,053	**-0,317***	-0,285	-0,045	0,027
MaxCrCdDiAntA	0,156	0,057	0,153	0,238	0,119	-0,047

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat
MaxDvDi	-0,103	-0,180	-0,194	-0,203	-0,037	-0,067
MaxTrDi	**-0,379***	**-0,383***	-0,065	**-0,317***	-0,066	-0,114
StrD	-0,256	**-0,289***	-0,049	-0,256	0,083	-0,066
M10	0,186	0,169	-0,073	0,090	-0,018	0,059
M11	0,056	0,024	0,048	-0,136	0,034	-0,048
MaxCrCdDiAntA	-0,039	0,025	0,023	0,187	0,056	0,072

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat
MaxDvDi	0,197	0,067	0,019	0,146	0,173	0,066
MaxTrDi	-0,185	-0,245	-0,135	-0,237	-0,171	-0,088
StrD	-0,134	0,001	-0,038	-0,009	0,033	0,153
M10	0,015	0,051	0,126	0,103	-0,115	-0,058
M11	-0,111	0,012	0,093	-0,118	-0,153	-0,059
MaxCrCdDiAntA	0,069	0,045	-0,064	0,010	0,191	0,080

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.29 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C2 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla* a partir de los residuos. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C2

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Opisthion-Inion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,173	0,026	0,096	0,072	-0,001	0,079	0,141	-0,252	-0,051
MaxTrDi	0,117	0,020	0,257	0,059	0,101	0,100	-0,055	0,007	-0,056
StrD	0,207	0,163	0,222	0,201	0,027	**0,386***	-0,061	0,313	0,218
M10	0,089	0,155	0,181	-0,053	-0,089	-0,076	0,153	0,228	0,154
M11	0,018	0,160	0,039	-0,102	0,062	-0,119	-0,086	**0,321***	0,211
M1a	0,217	0,232	0,115	-0,008	0,055	0,072	0,119	0,186	0,012
M13	-0,154	-0,255	-0,224	-0,062	-0,104	-0,170	0,057	-0,405	-0,252
M5	0,118	0,032	0,073	0,231	0,066	0,301	-0,075	-0,115	**0,346***
M8	0,030	0,007	0,080	0,131	0,244	0,209	-0,097	0,207	**-0,342**

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Opisthion-Inion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,076	-0,094	-0,015	-0,082	-0,012	0,047	-0,134	0,075	0,090
MaxTrDi	0,101	0,036	-0,098	0,033	0,005	0,138	0,125	0,172	0,053
StrD	0,140	0,205	-0,060	0,097	0,118	0,019	0,033	**0,283***	0,018
M10	0,058	0,140	0,022	0,161	0,182	0,006	-0,083	0,158	0,022
M11	-0,059	-0,071	-0,165	-0,093	-0,159	0,088	0,038	0,133	-0,041
M1a	0,013	0,041	0,232	0,066	0,182	-0,193	-0,011	0,126	0,058
M13	-0,080	-0,121	-0,175	-0,110	0,031	0,057	-0,118	0,126	-0,010
M5	-0,145	-0,067	0,218	-0,087	-0,108	-0,153	-0,071	**-0,391***	0,073
M8	0,135	0,064	-0,074	0,094	0,157	0,006	0,105	0,068	-0,082

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Opisthion-Inion	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,164	-0,242	-0,255	-0,111	0,048	-0,184	0,009	-0,099	-0,153
MaxTrDi	-0,175	-0,084	0,019	-0,055	-0,088	0,135	0,052	0,100	0,082
StrD	0,188	0,216	0,213	0,196	0,077	0,154	0,046	0,100	0,117
M10	0,189	0,200	0,168	0,093	-0,054	0,135	0,109	0,160	0,050
M11	0,094	0,238	0,226	0,224	-0,129	0,130	0,198	0,184	0,067
M1a	0,035	0,164	0,195	0,098	-0,174	0,098	0,083	0,095	0,103
M13	**-0,280***	**-0,370***	**-0,407**	-0,213	0,077	-0,246	-0,122	-0,218	-0,240
M5	0,103	0,111	0,231	0,003	0,046	-0,015	0,019	0,027	0,149
M8	0,042	0,142	0,071	0,000	-0,119	0,163	-0,043	0,025	-0,052

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.30 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C3 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla* a partir de los residuos. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C3

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,067	-0,102	-0,085	0,045	0,256	-0,128	-0,006	-0,182	-0,101
MaxTrDi	0,260	**0,312***	0,173	***0,304***	0,289	0,013	-0,077	0,010	0,125
StrD	0,131	0,277	0,070	**0,356***	***0,303***	-0,042	-0,092	0,060	0,156
M10	0,023	-0,143	**-0,309***	0,272	0,156	-0,021	0,106	-0,178	0,205
M11	0,205	0,251	0,139	0,265	0,130	0,095	-0,137	0,011	0,207
M8	-0,052	0,142	0,120	-0,124	-0,028	0,067	**-0,332***	0,016	0,164
M5	0,223	0,289	0,143	0,095	0,027	0,014	-0,103	0,137	-0,031
M13	-0,174	-0,198	0,016	-0,226	0,046	-0,187	0,222	0,009	-0,172
M1	0,052	0,037	0,007	0,059	-0,183	0,103	0,015	0,071	-0,028

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,147	0,073	-0,244	**0,292***	0,204	-0,075	**0,321***	0,253	0,018
MaxTrDi	-0,129	-0,176	0,016	-0,188	-0,136	0,108	**-0,282***	0,038	-0,179
StrD	-0,033	-0,075	-0,004	-0,029	-0,064	0,020	-0,096	0,012	-0,109
M10	-0,021	0,032	0,092	-0,023	0,077	-0,084	0,016	-0,161	-0,021
M11	-0,050	-0,126	0,103	-0,108	-0,143	-0,007	-0,164	-0,093	0,051
M8	-0,092	-0,074	0,128	-0,184	-0,243	0,233	**-0,410***	-0,104	-0,070
M5	0,107	0,018	0,105	-0,019	0,021	0,103	-0,089	0,114	0,111
M13	0,109	0,104	-0,203	0,246	0,183	-0,051	**0,284***	0,169	-0,047
M1	-0,222	-0,178	0,171	**-0,265***	-0,079	-0,074	-0,116	-0,211	0,111

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,079	**-0,283***	-0,178	**-0,317***	**-0,307***	**-0,397***	**0,316***	**-0,402***	-0,237
MaxTrDi	-0,195	0,013	0,081	0,012	0,070	0,122	-0,241	0,125	-0,054
StrD	0,035	0,005	0,111	-0,011	0,048	0,016	-0,051	0,008	0,038
M10	0,047	0,026	0,094	0,029	-0,042	0,032	-0,051	0,073	0,009
M11	-0,078	-0,044	0,089	0,079	0,065	0,049	-0,024	0,166	0,241
M8	0,240	**0,274***	0,123	**0,308***	0,193	0,198	-0,065	0,245	0,214
M5	-0,074	0,007	-0,083	0,144	0,014	0,168	-0,247	0,265	-0,078
M13	-0,038	-0,244	-0,154	-0,268	-0,255	**-0,351***	**0,327***	**-0,372***	-0,179
M1	0,136	**0,377***	0,180	0,268	**0,420***	0,348*	-0,273	**0,362***	0,078

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.31 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C4 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla* a partir de los residuos. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C4

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,064	0,148	0,113	0,062	0,090	-0,146	0,101	-0,024	-0,027
MaxTrDi	0,269	**0,330***	0,231	**0,311***	0,076	0,055	0,110	-0,140	-0,001
StrD	0,038	0,020	-0,005	0,015	-0,110	0,008	0,159	-0,024	0,048
M10	-0,206	-0,151	-0,254	-0,116	-0,111	-0,256	0,076	-0,194	0,026
M11	-0,141	0,005	-0,027	0,010	-0,118	-0,003	-0,225	0,037	**0,380***
M8	-0,102	-0,139	-0,146	-0,190	**-0,363***	0,081	0,054	-0,088	0,025
M5	0,166	0,047	0,113	-0,078	-0,071	0,146	0,252	-0,036	-0,244
M13	0,256	**0,342***	**0,309***	0,147	0,208	-0,187	0,059	0,120	0,030
M1	-0,060	-0,236	-0,152	-0,006	0,081	0,182	0,085	0,078	-0,137

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	**0,329***	0,230	-0,077	**0,377***	0,125	0,106	0,181	**0,441****	0,093
MaxTrDi	-0,116	-0,109	-0,072	-0,046	-0,238	0,106	-0,064	-0,019	-0,093
StrD	-0,116	-0,200	-0,049	-0,065	-0,147	0,117	-0,134	-0,062	-0,077
M10	0,111	0,149	-0,061	0,177	0,156	0,095	-0,004	-0,031	0,134
M11	-0,049	-0,085	0,039	-0,019	-0,205	0,020	-0,031	-0,129	-0,046
M8	**-0,277***	-0,248	-0,049	**-0,320***	-0,235	0,057	**-0,310***	**-0,307***	-0,111
M5	0,042	-0,001	-0,016	-0,046	0,010	0,022	0,017	0,005	0,100
M13	0,225	0,161	-0,042	0,252	0,145	0,024	0,112	**0,319***	0,002
M1	-0,229	-0,145	0,058	-0,216	0,018	-0,243	0,064	-0,211	-0,087

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,209	-0,161	-0,259	-0,236	-0,152	-0,200	0,039	-0,241	**-0,384***
MaxTrDi	0,039	-0,050	-0,017	-0,020	-0,014	0,021	0,070	-0,034	0,062
StrD	0,167	0,237	**0,322***	0,157	0,213	0,116	-0,152	0,223	0,219
M10	-0,049	-0,100	0,137	-0,192	-0,118	-0,122	-0,024	-0,073	0,054
M11	0,109	-0,023	**0,324***	-0,074	0,016	0,063	-0,136	0,051	0,233
M8	0,223	0,088	0,236	0,058	0,086	-0,006	0,009	0,070	0,160
M5	0,098	0,133	-0,018	0,167	0,167	0,189	-0,037	0,219	0,062
M13	-0,197	-0,165	**-0,287***	-0,203	-0,155	-0,189	0,082	-0,242	**-0,387***
M1	-0,188	0,018	-0,153	0,073	-0,062	0,000	0,007	-0,025	-0,085

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.32 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C5 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla* a partir de los residuos. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C5

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,039	***0,233***	-0,015	0,157	-0,005	0,014	-0,011	0,197	0,103
MaxTrDi	0,084	0,302	0,057	0,164	0,043	-0,179	-0,076	0,174	0,103
StrD	-0,034	0,206	-0,012	0,185	0,020	-0,117	-0,088	0,277	0,086
M10	-0,094	-0,122	-0,241	-0,052	-0,143	**-0,398***	0,181	-0,043	0,255
M11	-0,078	0,094	-0,120	0,112	-0,154	-0,071	-0,070	0,202	0,209
M8	-0,043	0,017	0,014	0,002	-0,119	-0,057	-0,152	-0,052	0,082
M5	0,093	0,092	0,070	0,075	-0,140	-0,028	0,086	0,122	-0,127
M13	-0,044	0,049	0,008	-0,093	-0,006	0,187	0,003	0,140	0,017
M1	0,148	0,012	0,177	0,235	**0,308***	0,134	-0,056	-0,188	-0,091

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,117	0,105	**-0,251**	0,191	0,165	-0,026	0,243	**0,282***	-0,013
MaxTrDi	-0,054	-0,086	-0,240	-0,032	-0,074	0,105	0,014	0,126	-0,090
StrD	-0,069	-0,061	-0,116	-0,051	-0,090	0,085	-0,009	0,096	-0,221
M10	0,038	0,009	-0,007	-0,055	0,121	0,153	-0,140	0,110	0,051
M11	-0,019	-0,082	-0,055	-0,103	-0,058	0,063	0,023	0,154	-0,132
M8	-0,123	-0,052	0,200	-0,126	**-0,318***	-0,037	-0,123	-0,145	-0,172
M5	0,135	0,179	0,020	0,037	0,041	-0,019	0,192	0,058	0,051
M13	0,062	0,065	-0,213	0,148	0,172	-0,074	0,033	0,132	0,071
M1	0,083	0,009	0,123	0,146	0,128	0,055	-0,047	-0,093	0,017

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,182	0,203	-0,010	0,208	0,130	0,199	-0,078	0,158	-0,076
MaxTrDi	0,095	0,167	0,014	0,248	0,184	0,118	0,039	0,038	0,174
StrD	0,174	0,124	0,059	0,178	0,023	0,137	0,068	0,090	0,213
M10	-0,108	-0,134	0,219	-0,263	-0,114	-0,181	0,054	-0,152	0,031
M11	0,102	0,160	0,257	0,120	0,134	0,177	-0,149	0,193	0,185
M8	-0,081	-0,012	0,004	-0,092	-0,158	-0,195	-0,023	-0,210	-0,052
M5	0,093	0,211	0,148	0,203	0,066	**0,263***	-0,083	**0,297***	-0,004
M13	0,175	0,179	-0,068	0,218	0,149	0,169	-0,077	0,134	-0,085
M1	-0,168	-0,249	**-0,332***	-0,158	0,006	-0,109	0,044	-0,136	-0,131

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.33 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C6 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla* a partir de los residuos. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C6

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,140	0,198	0,104	0,119	0,169	0,018	-0,045	-0,067	-0,121
MaxTrDi	0,233	***0,309***	0,081	0,259	0,196	0,084	-0,009	0,117	0,018
StrD	0,268	**0,314***	0,104	0,282	0,260	-0,009	0,133	0,174	-0,019
M10	**-0,392***	-0,123	-0,241	-0,065	-0,137	-0,174	-0,180	-0,042	0,049
M11	0,023	0,163	-0,035	0,255	0,220	0,129	-0,132	0,186	0,122
M8	-0,029	-0,045	-0,146	-0,015	0,071	0,005	0,191	0,074	-0,027
M5	0,045	0,045	0,066	0,121	0,219	0,005	0,080	0,121	-0,038
M13	0,093	0,037	0,094	-0,105	0,042	-0,011	0,002	-0,147	-0,064
M1	0,117	-0,066	0,072	-0,021	-0,107	-0,041	0,191	-0,043	-0,024

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,019	0,152	0,080	0,037	-0,204	-0,106	0,122	0,138	0,004
MaxTrDi	0,100	-0,074	-0,073	0,053	0,032	0,110	-0,013	0,142	-0,118
StrD	0,115	0,083	0,082	0,238	-0,141	0,031	0,209	0,094	-0,107
M10	0,077	0,095	-0,030	0,134	0,233	-0,024	0,103	-0,046	0,001
M11	0,131	0,114	0,232	0,196	-0,193	-0,023	0,239	0,057	-0,209
M8	0,105	0,003	-0,075	0,011	0,065	**0,306***	**-0,278***	0,211	0,041
M5	0,042	0,092	0,230	0,025	0,068	0,083	0,102	0,088	-0,009
M13	-0,082	0,056	0,018	-0,086	-0,225	-0,201	0,005	0,010	0,021
M1	-0,173	-0,188	**-0,232***	-0,069	-0,040	-0,283	0,219	-0,218	-0,023

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,197	-0,153	**-0,396***	-0,179	-0,209	-0,123	0,233	-0,123	**-0,436***
MaxTrDi	-0,002	-0,101	0,010	-0,130	-0,063	-0,208	0,194	-0,239	-0,005
StrD	-0,017	-0,079	0,097	-0,155	-0,150	-0,108	-0,010	-0,159	-0,045
M10	0,228	0,077	***0,273***	0,141	0,047	0,067	-0,030	0,142	0,247
M11	0,045	-0,034	0,263	0,038	-0,028	0,009	-0,190	-0,052	**0,291***
M8	0,123	0,091	0,133	0,058	-0,014	0,028	-0,150	0,071	0,086
M5	-0,005	0,061	-0,037	0,089	-0,042	0,013	0,069	-0,014	-0,013
M13	-0,221	-0,165	**-0,423***	-0,200	-0,189	-0,135	0,231	-0,141	**-0,458****
M1	-0,067	0,063	-0,063	0,028	0,201	0,202	-0,003	0,213	0,033

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Tabla 6.34 Correlaciones entre las medidas lineares del cráneo y las de la vértebra C7 en *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla* a partir de los residuos. El grado de correlación total entre las dos bases de datos y la significación están presentados en la Tabla 6.16.

C6

H. sapiens	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,140	0,198	0,104	0,119	0,169	0,018	-0,045	-0,067	-0,121
MaxTrDi	0,233	***0,309***	0,081	0,259	0,196	0,084	-0,009	0,117	0,018
StrD	0,268	**0,314***	0,104	0,282	0,260	-0,009	0,133	0,174	-0,019
M10	**-0,392***	-0,123	-0,241	-0,065	-0,137	-0,174	-0,180	-0,042	0,049
M11	0,023	0,163	-0,035	0,255	0,220	0,129	-0,132	0,186	0,122
M8	-0,029	-0,045	-0,146	-0,015	0,071	0,005	0,191	0,074	-0,027
M5	0,045	0,045	0,066	0,121	0,219	0,005	0,080	0,121	-0,038
M13	0,093	0,037	0,094	-0,105	0,042	-0,011	0,002	-0,147	-0,064
M1	0,117	-0,066	0,072	-0,021	-0,107	-0,041	0,191	-0,043	-0,024

Pan	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	0,019	0,152	0,080	0,037	-0,204	-0,106	0,122	0,138	0,004
MaxTrDi	0,100	-0,074	-0,073	0,053	0,032	0,110	-0,013	0,142	-0,118
StrD	0,115	0,083	0,082	0,238	-0,141	0,031	0,209	0,094	-0,107
M10	0,077	0,095	-0,030	0,134	0,233	-0,024	0,103	-0,046	0,001
M11	0,131	0,114	0,232	0,196	-0,193	-0,023	0,239	0,057	-0,209
M8	0,105	0,003	-0,075	0,011	0,065	**0,306***	**-0,278***	0,211	0,041
M5	0,042	0,092	0,230	0,025	0,068	0,083	0,102	0,088	-0,009
M13	-0,082	0,056	0,018	-0,086	-0,225	-0,201	0,005	0,010	0,021
M1	-0,173	-0,188	**-0,232***	-0,069	-0,040	-0,283	0,219	-0,218	-0,023

Gorilla	Glabela-Inion	Nasion-Basion	Basion-Prosthion	Basion-Bregma	Zygo-Zygo	Basion-Opisthion	Opisthion-Inion	Foramen-MaxLat	Nasion-Prosthion
MaxDvDi	-0,197	-0,153	**-0,396***	-0,179	-0,209	-0,123	0,233	-0,123	**-0,436***
MaxTrDi	-0,002	-0,101	0,010	-0,130	-0,063	-0,208	0,194	-0,239	-0,005
StrD	-0,017	-0,079	0,097	-0,155	-0,150	-0,108	-0,010	-0,159	-0,045
M10	0,228	0,077	***0,273***	0,141	0,047	0,067	-0,030	0,142	0,247
M11	0,045	-0,034	0,263	0,038	-0,028	0,009	-0,190	-0,052	**0,291***
M8	0,123	0,091	0,133	0,058	-0,014	0,028	-0,150	0,071	0,086
M5	-0,005	0,061	-0,037	0,089	-0,042	0,013	0,069	-0,014	-0,013
M13	-0,221	-0,165	**-0,423***	-0,200	-0,189	-0,135	0,231	-0,141	**-0,458****
M1	-0,067	0,063	-0,063	0,028	0,201	0,202	-0,003	0,213	0,033

Valores significativos en negrita, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01. Valores entre 0,05 y 0,055 están representados en negrita y cursiva.
Los valores están representados en r (coeficiente de correlación de Pearson).

Correlación de Pearson. Entre vértebras cervicales

Los resultados de la correlación entre los residuos de las variables de las distintas vértebras cervicales subaxiales están presentados en la Tabla 6.35. Con la excepción de la vértebra C3 en gorilas, los resultados muestran en los tres grupos una reducción del grado de correlación entre las vértebras cervicales subaxiales al eliminar el tamaño de las bases de datos.

Random Skewers. Cráneo-vértebras cervicales

Los resultados de los análisis de correlación por medio de *Random Skewers* entre el cráneo y las vértebras cervicales a partir de las matrices de covariación residuales están representados en la Tabla 6.36. Los resultados muestran un aumento de las correlaciones en los tres grupos una vez eliminado el factor tamaño, si bien el patrón de correlación

Tabla 6.35 Comparación entre las variables brutas de las vértebras cervicales subaxiales a nivel intra-específico.

H. sapiens	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**
C4	0,984**	0,977**	0,946**	0,918**
C5		0,986**	0,965**	0,936**
C6			0,969**	0,929**
C7				0,964**
Pan	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**
C4	0,981**	0,962**	0,928**	0,894**
C5		0,988**	0,989**	0,933**
C6			0,984**	0,951**
C7				0,982**
Gorilla	**C3**	**C4**	**C5**	**C6**
C4	0,968**	0,965**	0,955**	0,939**
C5		0,988**	0,981**	0,955**
C6			0,985**	0,960**
C7				0,982**

Significación, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.
En este caso al ser todos los valores significativos no están resaltados en negrita.

Tabla 6.36 Comparación entre los residuos de las matrices de covariación del cráneo y las de las vértebras cervicales a nivel intra-específico.

Grupo	*H. sapiens*		*Pan*		*Gorilla*	
Vértebra	**Cráneo**	***p*-valor**	**Cráneo**	***p*-valor**	**Cráneo**	***p*-valor**
C1	0,626	0,068	0,582	0,083	0,351	0,232
C2	0,520	0,066	**0,583**	**0,045**	0,342	0,141
C3	**0,566**	**0,048**	0,410	0,133	0,256	0,204
C4	0,523	0,076	0,464	0,082	0,345	0,177
C5	0,522	0,058	0,538	0,050	0,301	0,195
C6	0,528	0,067	0,505	0,065	0,340	0,169
C7	**0,578**	**0,045**	0,492	0,075	0,317	0,192

Valores significativos en negrita.

sigue siendo similar al mostrado en los análisis a partir de las matrices de covariación brutas. Este incremento de los valores de correlación tiene especial incidencia en los *Pan*, seguido de los *Gorilla* y por último en los *H. sapiens*. En cualquier caso, la mayoría de los resultados siguen sin ofrecer valores de correlación significativos.

Random Skewers. Entre vértebras cervicales

Los resultados de los análisis de correlación por medio de *Random Skewers* entre las vértebras cervicales subaxiales a partir de las matrices de covariación residuales están representados en la Tabla 6.37. Los resultados una vez eliminado el tamaño muestran una reducción general de las correlaciones entre las vértebras cervicales subaxiales en los tres grupos. En el caso de los *H. sapiens* esta reducción es menos acentuada, e incluso en las vértebras C3 y C4 los valores se ven inalterados.

Tabla 6.37 Comparación entre los residuos de las matrices de covariación de las vértebras cervicales subaxiales a nivel intra-específico.

H. sapiens	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	0,907**	0,932**	0,941**	0,889**
C4		0,884**	0,917**	0,842**
C5			0,929**	0,748**
C6				0,916**
Pan	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	0,955**	0,817**	0,699*	0,652*
C4		0,911**	0,804**	0,749*
C5			0,892**	0,721*
C6				0,921**
Gorilla	**C4**	**C5**	**C6**	**C7**
C3	0,774**	0,718*	0,738*	0,773**
C4		0,959**	0,932**	0,877**
C5			0,946**	0,819**
C6				0,919**

Significación, * = *p*-valor < 0,05; ** = *p*-valor < 0,01.
En este caso al ser todos los valores significativos no están resaltados en negrita.

6.4. DISCUSIÓN

Relación entre el cráneo y las vértebras cervicales en homínidos

A nivel ínter-específico

Las vértebras cervicales y el cráneo, en los homínidos como grupo, están significativamente interrelacionados. Podemos observar un patrón de covariación similar para todas las especies de esta familia, de las cuales diverge *H. sapiens*. Esta diferencia está relacionada con la morfología derivada que presenta el cráneo (Gunz et al., 2012; Hublin et al., 2017) y las vértebras cervicales de este taxón (Gómez-Olivencia et al., 2013a; Arlegi et al., 2017). Las principales diferencias morfológicas en el cráneo son, una reducción del prognatismo (Trinkaus, 2003), una fuerte encefalización con una trayectoria ontogenética distinta (Cheverud, 1982; Gunz et al., 2010, 2012), y una migración hacia

una posición más ventral del foramen magnum y en general de toda la base del cráneo (Aiello y Dean, 1990; Lieberman et al., 2000). Estas diferencias morfológicas podrían explicar el patrón diferencial que presenta *H. sapiens* en los análisis de covariación entre la cara y el neurocráneo, y la región cervical. Además de las causas morfológicas para explicar esta diferencia en el patrón de covariación, factores relacionados con una postura y locomoción derivada podrían también tener una cierta influencia tal como se ha propuesto en trabajos previos (Manfreda et al., 2006; Naley y Grider-Potter, 2015; Arlegi et al., 2017; contra Villamil, 2018).

Se ha propuesto que parte de los cambios morfológicos en el organismo pueden ser producto de requerimientos funcionales (e.eg., Ercoli et al., 2012; Hutchinson, 2012). En el caso de la evolución humana, los trabajos que han puesto en relación morfología y función, se ha centrado principalmente en los cambios morfológicos como consecuencia de la adaptación a una locomoción bípeda (e.g., Russo y Kirk, 2019). Aun así, los patrones de covariación que observamos en este estudio entre los módulos del cráneo y de la región cervical, especialmente el referente a la cara y la región cervical, creemos que es mucho más complejo de interpretar. La ausencia de prognatismo en la cara en este taxón se ha propuesto como un producto secundario de los cambios morfológicos producidos en el cráneo, y donde además influyen otros factores biomecánicos no relacionados con la locomoción, como la masticación (Lieberman y Ravosa, 2000).

Neandertales

En los análisis de covariación, y de manera general, los fósiles de neandertal analizados están situados en el morfoespacio más cerca de los humanos modernos que del resto de los homínidos. Estos resultados no son sorprendentes ya que taxonómicamente ambos taxones pertenecen al mismo género, y por tanto, están desde el punto de vista morfológico más cercanos. Aún así, existen diferencias morfológicas en el cráneo (incluida la cara y el neurocráneo; e.g., Boule, 1911-13; Heim, 1976), en las vértebras cervicales (Gómez-Olivencia et al., 2013a), y en la postura del cuello debido a la diferencia en la orientación del foramen magnum (Been et al., 2017). Estas diferencias podrían explicar las variaciones que se pueden observar entre los dos taxones, especialmente en la relación de la región cervical con la cara. El prognatismo que presentan los neandertales en la cara, junto con otras diferencias morfológicas les hace separarse ligeramente del patrón que presentan los humanos modernos, especialmente en la relación con la vértebra C7. Cabe

destacar que en este estudio, se ha analizado la morfología de la cara sin tener en cuenta la distancia respecto a la base del cráneo, que es la que está relacionada con el momento de resistencia. De cara al futuro, vemos por tanto necesario realizar nuevos análisis con nuevos conjuntos de *landmarks* que tengan en cuenta este caracter diferencial.

La mayor limitación en este estudio es no haber podido incluir una mayor cantidad de restos fósiles. El registro fósil de la región cervical de los neandertales es escaso en general, y muy pocos restos están totalmente completos, sin patologías (e.g., La Chapelle-aux-Saints 1) y sin deformaciones tafonómicas (e.g., Kebara 2, La Ferrassie 1; Arensburg, 1991; Gómez-Olivencia, 2013a, Gómez-Olivencia et al., 2013a), lo cual dificulta llevar a cabo estudios con una amplia muestra fósil. En otros casos, como en el de Regourdou 1 o Kebara 2, que preservan vértebras cervicales relativamente completas (Gómez-Olivencia et al., 2013a) no preservan el cráneo.

En resumen, teniendo en cuenta que los hominoideos como grupo presentan una relación significativa entre la morfología de las vértebras cervicales y la morfología del cráneo, y teniendo en cuenta que existen diferencias tanto craneales como cervicales entre los neandertales, sus antepasados del Pleistoceno Medio y los humanos modernos, consideramos muy probable que la morfología cervical de los neandertales esté condicionada en parte por la morfología craneal. Aún así, este estudio en cuanto al registro fósil se refiere, no deja de ser algo preliminar debido al bajo número de individuos incluidos en el mismo.

A nivel intra-específico

Los tres grupos estudiados (*H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*) presentan a nivel intra-específico una clara correlación entre el cráneo y la región cervical. Dependiendo de la metodología utilizada, morfometría geométrica o tradicional, son los humanos modernos o los chimpancés quienes presentan una mayor interacción en el complejo cráneo-cervical. Los resultados a partir de ambas metodologías coinciden en que son los gorilas los que presentan una mayor disociación entre el cráneo y las vértebras cervicales, especialmente en la región subaxial (i.e., C3-C7). Esto se puede deber a que los gorilas presentan una morfología derivada en la región cervical, con unas apófisis espinosas especialmente robustas y largas (Schultz, 1961; Arlegi et al., 2017). Esta morfología extrema de las vértebras cervicales en este grupo puede estar relacionada no sólo con la biomecánica para

mantener el equilibrio de la cabeza, sino también con los elementos músculo-esqueletales de la región pectoral y de las extremidades superiores (Hirasawa et al., 2013, 2016; Arnold et al., 2017). Los tres grupos muestran una mayor similitud en los valores de correlación entre las dos primeras vértebras cervicales (i.e., C1-C2) y el cráneo. Esto se debe a que el atlas y el axis en los homínidos tienen con respecto al resto de vértebras cervicales, una morfología mucho menos derivada (Figura 6.7). Este relativo estasis morfológico en las dos primeras vértebras cervicales podría quizás deberse al resultado de la selección estabilizadora a causa de factores funcionales.

Covariación entre las vértebras cervicales

La integración entre las vértebras cervicales muestra que todas las vértebras están integradas entre sí, aunque la magnitud de la misma varía de un nivel vertebral a otro. Al igual que en otros estudios previos (Arnold et al., 2016; Randau y Goswami, 2017a, b; Arlegi et al., 2018; Villamil, 2018), en este trabajo también observamos que la integración más fuerte se produce entre las vértebras adyacentes, y que la integración del atlas y el axis con el resto de vértebras es más débil. De forma similar a los resultados obtenidos en el capítulo anterior (Capítulo 5; Arlegi et al., 2018), *H. sapiens* muestra los niveles de interacción más homogéneos a lo largo de la región cervical subaxial. Esto podría estar relacionado con la postura ortógrada en *H. sapiens*, de manera que la transmisión de la masa de la cabeza a través de la columna vertebral en una postura erguida se distribuya de forma más homogénea que en las especies pronógradas y por lo tanto, el nivel de interacción entre las vértebras sea más similar. En este sentido, cabe señalar que también existen ligeras diferencias entre chimpancés y gorilas. Los factores que pueden explicar esta variación pueden ser por un lado las diferencias en la orientación del cuello y la cabeza entre estas especies (Figura 1.22; Strait y Ross, 1999), las variaciones en el modo de locomoción (Gebo, 1996), o a la gran diferencia en la robustez del complejo músculo-esqueletal en esta región (Aiello y Dean, 1990).

Por otro lado, no apreciamos una clara división de la columna cervical subaxial en dos módulos diferenciados (C3-C5 y C6-C7) en base a la diferente expresión de los genes *Hox* (Kessel y Gruss, 1991; Naruse et al., 2017), tal y como observan Arnold et al. (2017) en mamíferos, Randau y Goswami (2017a) en félidos y Villamil (2018) en hominoideos. Esta discrepancia en los resultados puede deberse a las diferencias metodológicas utilizadas entre los estudios. Por ejemplo, en el caso de Randau y Goswami, su esudio no incluye

todas las vértebras cervicales, sino que realizan una selección, estudiando la C1, C2, C4, C6, y C7. Es decir, toman la vértebra C4 como representativa del hipotético módulo C3-C5 y extrapolan los resultados para todas las vértebras incluidas en el mismo módulo (Randau y Goswami, 2017a). En el caso del estudio llevado a cabo por Villamil (2018), las diferencias vienen dadas por el sesgo de especies incluidas para estudiar patrones en hominoideos. De las 25 especies actuales presentes en la superfamilia Hominoidea (Mittermeier et al., 2013), tan sólo incluye tres taxones (*H. sapiens*, *P. troglodytes* e *Hylobates lar*), a partir de los cuales infiere un patrón común para todo el clado. En cambio, en este estudio, a nivel anatómico incluimos las siete vértebras cervicales, y a nivel taxonómico siete de las ocho especies que incluye la familia Hominidae (Mittermeier et al., 2013; nueve si incluimos la nueva especie de *Pongo*, *Pongo tapanuliensis* descrita recientemente en Nater et al., 2017). Por último, Arnold et al. (2017) estudian patrones de integración en mamíferos a partir de parámetros basados en el número de inserciones musculares y la densidad de los mismos, una metodología completamente diferente a la utilizada en los trabajos mencionados.

Influencia del tamaño en la covariación

Al igual que hemos observado en trabajos previos, los resultados de este estudio indican que el tamaño tiene una importante influencia en la integración (Zeldich, 1988; Marroig et al., 2009; Arlegi et al., 2018), y que éste afecta de manera diferente a cada grupo estudiado (i.e., *H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*). El tamaño en los humanos modernos actúa como un limitador de la integración, de manera que las vértebras muestran un ligero incremento de las magnitudes de integración con el cráneo una vez ha sido eliminado. En cambio, en los *Pan*, y especialmente en los *Gorilla*, el tamaño parece cumplir una función biológica integradora imprescindible en la relación de la columna cervical con el cráneo. Un vez eliminado el factor tamaño, todas las vértebras con la excepción del atlas (C1), ven reducida la magnitud de integración con el cráneo.

Es importante destacar la cautela con la que hay tratar los análisis a partir de los residuos, no sólo en los estudios de integración sino también en los morfológicos. Bajo nuestro punto de vista, la eliminación del factor tamaño debe realizarse como un análisis específico para observar la influencia del tamaño en un organismo, pero no se debe de eliminar de manera sistemática con el argumento de que en biología suele ser el factor de mayor variación. El tamaño, relacionado con la fisiología y la ecología de las

especies, cumple entre otras una importante función biológica de gran importancia a nivel evolutivo (Porto et al., 2013; Randau y Goswami, 2018).

Factor filogenético y su influencia en la covariación

La señal filogenética es significativa en todas las vértebras cervicales pero no en el cráneo. Como se ha mencionado anteriormente, es destacable el conservadurismo morfológico que presentan a nivel evolutivo las dos primeras vértebras cervicales. En el resto de vértebras cervicales subaxiales se puede apreciar un incremento de la señal filogenética que ve reflejada en el morfoespacio que representan los dos primeros componentes principales. El patrón evolutivo que reflejan las vértebras cervicales subaxiales es un incremento de la distancia entre los homínidos (incluidos los *H. sapiens*) de la C3 hasta la C5, y una posterior reducción de la variación hasta alcanzar los valores más bajos en la C7. Esto quiere decir que las vértebras centrales de la región cervical son probablemente más derivadas, mientras que la vértebra C3 y especialmente la C7 presentan un mayor conservadurismo evolutivo. Estos resultados son coherentes con la propuesta evolutiva para la región cervical en la línea evolutiva humana en los capítulos 4 y 5 (Arlegi et al., 2017, 2018). En ellos proponíamos que los cambios acaecidos en la región cervical subaxial se habían producido antes en las vértebras más craneales (en *Australopithecus*) y que las más caudales, especialmente la C7, habían sufrido un estasis morfológico relativo (contra Meyer et al., 2016).

Además, cabe resaltar que el atlas cumple una importante función integradora a nivel evolutivo entre el cráneo y la columna vertebral en los homínidos. Por un lado es la vértebra que muestra los mayores niveles de integración con el cráneo, y especialmente con el neurocráneo. Además, muestra la mayor similitud y conservadurismo filogenético en los hominoideos, y es la única vértebra que prácticamente mantiene inalterable su nivel de integración con el cráneo independientemente del factor tamaño. Además de los factores biomecánicos que puedan influir en esta fuerte interacción entre ambos elementos, no hay que olvidar que la base del cráneo y el atlas comparten parte del proceso de desarrollo embrionario, ya que la parte craneal del primer somita vertebral se fusiona con la parte caudal del cuarto somita occipital (Scheuer et al., 2000).

Limitaciones y diferencias entre metodologías

Este estudio presenta varias limitaciones metodológicas que deben ser expuestas. La primera es el número de especies utilizadas en este trabajo como representación de la familia Hominidae. En este trabajo hemos utilizado una muestra muy representativa de esta familia (siete de las nueve especies existentes), pero en el caso de los *Pongo*, hemos utilizado un bajo número de individuos, circunstancia que ha impedido calcular el patrón intra-específico para este taxón. Además, la pequeña muestra representativa para este taxón, hace que la morfología media utilizada para los análisis filogenéticos pueda estar condicionada por una baja representación del mismo. Por último, la muestra incluida en este estudio para los análisis de morfometría geométrica a nivel intra-específico no es suficiente para garantizar la robustez estadística de los resultados. La norma general aconseja un *n* superior al número de dimensiones que se analizan, y en este caso, ninguno de los tres grupos analizados a nivel intra-específico (*H. sapiens*, *Pan* y *Gorilla*) alcanza el número de 92 dimensiones (33 x 3 - 7; 33 *landmarks* en 3D menos el número de grados de libertad, en este caso 7; ver apartado 6.2 material y métodos). Por este motivo, a nivel intra-específico hemos preferido realizar estos análisis con la morfometría tradicional, ya que se basa en me medidas uni-dimensionales mientras que la morfometría geométrica se basa en medidas tri-dimesionales.

Una dificultad añadida consecuencia de esta circunstancia, es que las dos metodologías empleadas proponen resultados complementarios, pero no exactamente iguales. Esto es algo que cabe esperar por las características intrínsecas a cada metodología, y porque las variables que se están analizando tampoco son exactamente las mismas. La primera diferencia sustancial en los resultados es el alto nivel de integración que muestran las vértebras cervicales con el cráneo en base a la morfometría tradicional. Esta circunstancia era de esperar, ya que nos hemos concentrado exclusivamente en un número reducido de variables lineares (n = 9), las cuales *a priori* intuimos que podían ser las que mayor interacción pudiesen mostrar. En cambio, las variables seleccionadas para los análisis de morfometría geométrica (33 *landmarks* en 3D), de alguna manera representan mejor la morfología general de los elementos anatómicos. Este hecho quizás haya podido influir en los niveles más bajos de covariación obtenidos, ya que algunos de esos *landmarks* no tengan prácticamente influencia en la relación morfológica entre las vértebras cervicales y el cráneo.

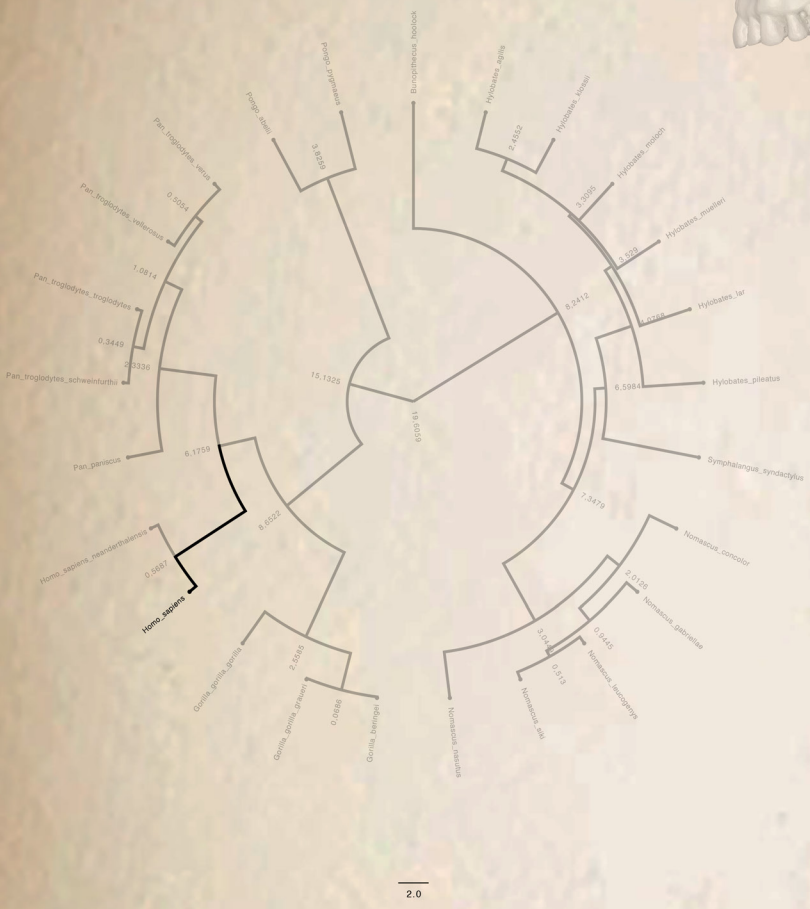
Implicaciones evolutivas. Registro fósil

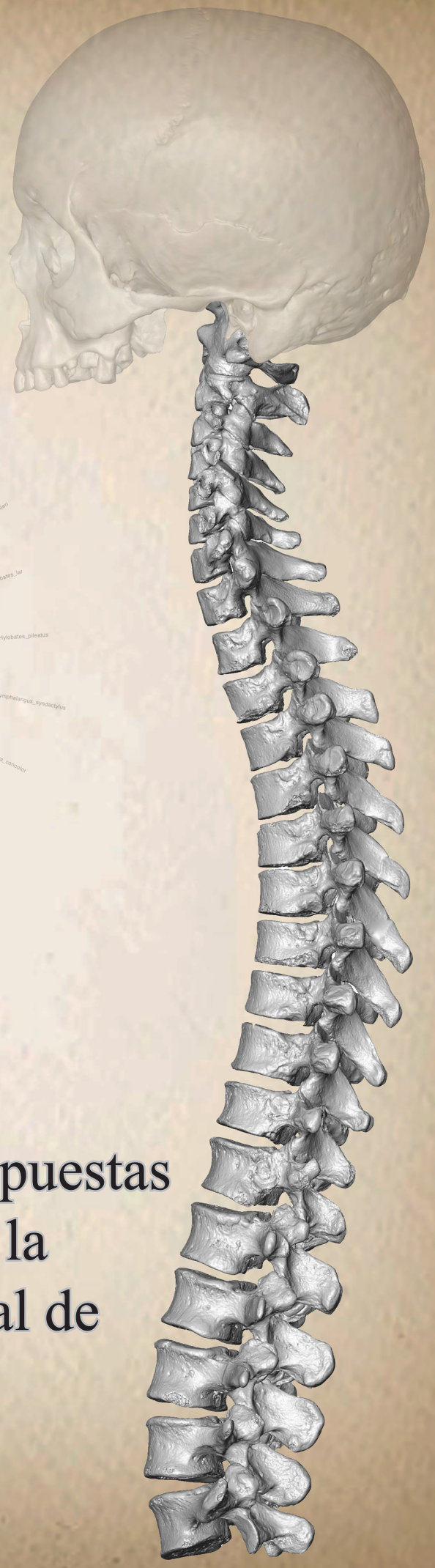
Una de las principales preguntas que se han intentado responder en esta tesis ha sido si las diferencias morfológicas observadas en la región cervical de los neandertales están relacionadas con la morfología craneal. Para ello, además de estudiar los fósiles morfológicamente (capítulo 4) se ha intentado conocer las redes de interrelación morfológica no sólo entre las vértebras cervicales (capítulo 5) sino también con el cráneo (presente capítulo). Esta aproximación parte de un intento de dar una visión más integradora dentro de un organismo a los cambios morfológicos observados en estudios previos (e.g., Gómez-Olivencia et al., 2013a). En este apartado, se pretenden dar algunas breves pinceladas sobre la posible relación de los resultados obtenidos en este estudio con dos debates dentro del campo de la Paleobiología humana: la diversidad postural en los homininos fósiles, y el origen del bipedismo.

El bipedismo supuso una nueva manera de locomoción, pero en base a los estudios de la pelvis (Rak, 1991), base del cráneo (Aiello y Dean, 1990) y columna vertebral (Sanders, 1998), el modo de locomoción y postura en humanos modernos no puede extrapolarse directamente a los homininos fósiles. Es más, se ha propuesto la existencia de al menos tres modelos posturales distintos dentro de los homininos (Been et al., 2017). Dentro de estos estudios posturales, la postura del cuello con respecto a la cabeza es distinta en los australopitecinos respecto al género *Homo*, y dentro éste, existen diferencias entre neandertales y humanos modernos. En el caso de los australopitecinos, las cervicales superiores son más cercanas morfológicamente a los humanos modernos, mientras que las inferiores (C6-C7) son más cercanas morfológicamente a los chimpancés. Es más, en base al estudio de las mandíbulas de *Australopithecus afarensis*, se ha propuesto que esta especie pertenece al linaje de los australopitecinos robustos (generalmente se incluyen dentro del género *Paranthropus*), y no al linaje que dio lugar al género *Homo* (Rak et al., 2007). Por ello, es plausible pensar que los australopitecinos puedan mostrar un modelo de covariación cervicales-cráneo distinto al mostrado por los *Pan* y por los *H. sapiens*. Además, también es posible que existan diferencias morfológicas adicionales dentro de los australopitecinos, y que todavía no han podido ser estudiadas debido al escaso registro fósil. En este estado actual de la cuestión, el nuevo esqueleto completo de *Australopithecus prometheus* llamado *Little foot* (Granger et al., 2015) podría proporcionar nuevas claves para conocer la variación de la región cervical en *Australopithecus* y conocer mejor la evolución de esta región.

Por otro lado, uno de los debates más interesantes en evolución humana es el modo de locomoción del antepasado común entre chimpancés y humanos (LCA, *last common ancestor* en voz inglesa), para poder llegar a entender cómo surgió el bipedismo. Aunque con matices, existen dos escuelas principales. La primera propone que la existencia de un modo de locomoción relativamente similar para los *Gorilla* y los *Pan* (*knuckle-walking*). Este modelo implica que lo más parsimonioso sería que éste fuese el modo de locomoción (con ciertas diferencias) que mostraba el LCA (Richmond y Strait, 2000; Pilbeam, 2004; Pilbeam y Lieberman, 2017). La segunda escuela, en base a los fósiles de *Ardipithecus*, considera que los *Pan* son morfológicamente muy derivados como para representar una buena aproximación al LCA. Alternativamente, proponen un modelo en el que el LCA tendría un modo de locomoción por el cual podría andar sobre las ramas sobre sus palmas y avanzar de manera bípeda entre los árboles (Lovejoy, 2009).

Existen otros autores que proponen la presencia de la postura ortógrada dentro del repertorio postural en orangutanes (e.g., Thorpe et al., 2014), y he ahí el origen del bipedismo. Esta última propuesta no es completamente incompatible con la anterior, pero cabe señalar la gran diferencia morfológica y filogenética entre los orangutanes y el potencial LCA. También hace reflexionar sobre el amplio abanico de repertorios de locomoción que podrían tener los homínidos fósiles. Dentro de este debate, los resultados que aportamos en relación a las diferencias morfológicas de integración y de covariación entre el género *Pan* y el género *Gorilla*, se unirían a las ya existentes en relación a las proporciones corporales (Holliday, 2012), posturales (Strait y Ross, 1999) y biomecánicas en su locomoción (Kivell y Schmidt, 2009, Williams, 2008).





Capítulo 7

Integración y respuestas a la selección en la columna vertebral de *H. sapiens*

ÍNDICE

7.1-INTRODUCCIÓN.....239

7.2-MATERIAL Y MÉTODOS.....245

7.2.1-Muestra y toma de datos.....245

7.2.2 -Estimación de datos.....245

7.2.3-Cálculo de matrices brutas y residuales.....251

7.2.4-Repetibilidad de las matrices.....251

7.2.5-Cálculo del tamaño necesario de la muestra.....253

7.2.6-Precisión estadística (*accuracy*) y márgenes de error.....254

7.2.7-Correlación de matrices entre vértebras.....254

7.2.8-Integración global intra-vertebral.....256

7.2.9-Evolvalidad, Respondabilidad, Flexibilidad y Restricción.....256

7.2.10-Modularidad intra-vertebral. Hipótesis de dos-módulos.....257

7.3 -RESULTADOS.....258

7.3.1-Correlación de matrices ínter-vertebral.....258

7.3.2-Integración intra-vertebral.....262

7.3.3-Medidas de evolvabilidad y restricción.....265

7.3.4-Hipótesis de dos módulos.....272

7.4 -DISCUSIÓN.....272

7.4.1-Evolvabilidad y flexibilidad vertebral.....273

7.4.2 -Integración intra-vertebral.....274

7.4.3-Integración ínter-vertebral y regionalización.....277

7.4.4-Modularidad intra-vertebral. Hipótesis dos-módulos.....279

7.4.5-La influencia del tamaño.....279

7.5-CONCLUSIONES.....282

Este capítulo corresponde con el artículo Arlegi et al., 2019, Apéndice: Artículos (p. 334).

7.1 INTRODUCCIÓN

La columna vertebral pre-sacra en los mamíferos es conservadora en cuanto al número de vértebras cuando se compara con otros amniotas (Narita y Kuratani, 2005; Asher et al., 2011; Buchholtz, 2012; Galis et al., 2014), pero muestra una clara diferenciación en tres regiones: cervical, torácica y lumbar (Gaunt, 1994; Burke et al., 1995; Müller et al., 2010). Los genes *Hox* son responsables de la organización del plano corporal (Kessel y Gruss, 1991; Burke et al., 1995; Wellik y Capecchi, 2007), y regulan el modelo relativamente conservador de la columna vertebral en los mamíferos (Favier y Dollé, 1997; Buchholtz, 2012, 2014; Galis et al., 2014). Se ha hipotetizado que este conservadurismo evolutivo del plan corporal puede estar causado por el papel que las restricciones pleiotrópicas y la selección estabilizadora han jugado en la evolución de esta región, la última de ellas como resultado de los problemas biomecánicos relacionados con la variación merística (Galis y Metz, 2007; Varela-Lasheras et al., 2011). Muchos grupos de mamíferos todavía presentan el que se ha propuesto como patrón primitivo de siete vértebras cervicales y 19 vértebras torácico-lumbares (suma de las vértebras torácicas y lumbares n = 19) (Narita y Kuratani, 2005). En todo caso, varios taxones se desvían ligeramente de este patrón: e.g., Afrotheria se caracteriza por un incremento en el número de vértebras en la región torácico-lumbar alcanzando las 21-30 dependiendo de la especie. En el orden Perissodactyla se ha incrementado el número de vértebras a 22-24, y la familia Carnivora presenta un ligero incremento hasta llegar a las 20 vértebras torácico-lumbares (Narita y Kuratani, 2005). En el caso de los primates, los hominoideos han reducido el número de vértebras torácico-lumbares entre uno y tres elementos por medio de la sacralización de las últimas vértebras lumbares, resultando en 18 vértebras en esta región en *Hylobates lar* y 16 en *Gorilla beringei* (Schultz y Straus, 1945; Schultz, 1961; Pilbeam, 2004; Williams et al., 2016).

En contra de la variación numérica existente en la región torácico-lumbar de los mamíferos, el patrón es extremadamente conservador en la columna cervical. Prácticamente todas las especies de mamíferos, más de 5.000, tienen básicamente siete vértebras cervicales desde el Triásico (Jenkins, 1971; Crompton y Jenkins, 1973). La única excepción son dos géneros de perezosos, el *Bradypus* con un rango de entre 8 y 10 vértebras cervicales, y el *Choloepus* que tiene entre cinco y seis, y un género de manatí (*Trichechus, n* = 6) (Bateson, 1894; Galis, 1999a; Varela-Lasheras et al., 2011; Buchholtz,

2014). Sin embargo, en base al patrón de osificación de *Bradypus*, algunos autores consideran que este género de perezosos tiene siete vértebras cervicales verdaderas, y que las otras dos-tres vértebras identificadas como cervicales se debe en realidad a la ausencia de costillas en las primeras vértebras torácicas (Hautier et al., 2010). Esta explicación sería coherente con un desplazamiento en dirección caudal de la expresión de los genes *Hox* encargados de la formación de las costillas (Buchholtz y Stepien, 2009).

Por otro lado, la columna vertebral ancestral de los mamíferos se ha convertido en un elemento morfológicamente más complejo a través del tiempo debido a factores funcionales y de desarrollo (Müller et al., 2010; Buchholtz, 2012, 2014; Arnold, 2017b; Jones et al., 2018a, b). Durante el proceso de cambio evolutivo, cada región anatómica de la columna vertebral se ha convertido en una estructura diferenciada e internamente integrada. De esta manera, cada región ha conseguido una independencia relativa con respecto a las otras formando módulos especializados, que han podido responder a las demandas de la selección sin un coste aparentemente significativo para el organismo (Buchholtz, 2014).

En base a esto, desde el punto de vista conceptual, la organización de la columna vertebral puede ser tratada como: 1) una estructura global integrada entre sus elementos (i.e., vértebras) y disociada del esqueleto abaxial (aquellos elementos anatómicos que no pertenecen al esqueleto axial) desde el punto de vista evolutivo (Sherman y Burke, 2009); 2) como un sistema modularizado donde cada región morfológica está internamente integrada; y 3) una estructura donde cada una de sus regiones está compuesta de unidades individuales (i.e., vértebras) formadas por a partir de somitas diferentes, pero con dos potenciales módulos intra-vertebrales, el cuerpo vertebral y el arco neural (Fleming et al., 2015). Estas tres ideas de organización están relacionadas con los conceptos de integración y modularidad (ver capítulos 1 y 5). Estos conceptos describen cómo los organismos están organizados en unidades anatómicas correlacionadas entre sí debido a factores funcionales y de desarrollo, y cómo esta integración entre unidades es importante en el proceso evolutivo (Olson y Miller, 1958). La organización de los organismos a nivel ontogenético (desarrollo) y funcional puede ser genéticamente conservadora a nivel poblacional por medio de la influencia pleiotrópica y por desequilibrio del ligamiento (*linkage disequilibrium*), favoreciendo un patrón evolutivo de integración (Cheverud, 1996). Aun así, este patrón de integración puede ser alterado si la selección favorece los caracteres funcionalmente más especializados (Hallgrímsson et al., 2002), lo cual

puede resultar en unos valores más bajos de integración en la estructura y en una mayor capacidad de responder a las demandas de la selección.

Tradicionalmente, se ha hipotetizado que la modularidad facilita la evolución al romper con las restricciones creadas por la pleiotropía, facilitando una relativa independencia a los conjuntos de caracteres para que varíen independientemente unos de otros (e.g., Wagner y Altenberg, 1996). Por otro lado, la integración se ha relacionado como un factor restrictivo de la evolución, ya que la fuerte correlación entre caracteres restringe la libre variación de la estructura en el morfoespacio forzándola a seguir los ejes de máxima variación (e.g., Shirai y Marroig, 2010). En base a estos principios teóricos por los cuales la modularidad favorece la diversidad, se ha sugerido que, por lo tanto, la integración podría representar el patrón primitivo de los organismos (Wagner, 1996). Este patrón de integración se habría ido reduciendo con el tiempo en favor de un incremento de la modularidad durante la evolución, permitiendo nuevas estadios morfológicos por medio de la parcelación de las estructuras de los organismos (Wagner, 1996). Aún así, algunos autores recalcan que esta hipótesis todavía no ha sido testada (Goswami et al., 2014).

En cualquier caso, hay un consenso general en reconocer la importancia del estudio de la integración y la modularidad para entender la evolución de los organismos, pero el debate de cómo influyen en esta última es todavía objeto de debate (Hansen, 2003; Villmoare, 2013; Goswami et al., 2014). Por ejemplo, y contrario a los principios de la teoría de la integración, estudios recientes a partir de simulaciones sugieren que la integración, más que restringir la variación, puede producir morfologías extremas si los ejes principales de variación están alineados con la dirección de la selección en lugar de seguir un modelo de caminos aleatorios (*random walk model* en voz inglesa). Este escenario, en el cual la estructura integrada está alineada con la selección, además de producir morfologías extremas, favorecería la homoplasia y la evolución convergente (Goswami et al., 2014). Aun así, este escenario no incrementaría la rapidez por la cual los organismos evolucionan, pero sí mostraría cómo no sólo la modularidad, sino también la integración, son mecanismos que pueden promover la diversidad por medio de estrategias diversas. Es más, algunos autores sugieren que estos dos conceptos no son necesariamente contradictorios (Bookstein, 2015), ya que estructuras altamente integradas pueden también mostrar cierta modularidad entre conjuntos de caracteres. Esto es posible si dentro del conjunto de caracteres se produce una mayor correlación interna que el nivel

de correlación total existente a nivel de toda la estructura (Goswami, 2006a; Arlegi et al., 2018).

En las últimas décadas se han llevado a cabo muchas investigaciones que han analizado patrones y magnitudes de integración y modularidad en vertebrados (Zelditch y Carmichael, 1989; Strait, 2001; Young y Hallgrímsson, 2005; Bastir y Rosas, 2005; Klingenberg, 2009; Rolian et al., 2009; Williams, 2010; Grabowski et al., 2011). A pesar de esto, y hasta fechas recientes, tan sólo unos pocos autores han prestado atención a la integración fenotípica en la columna vertebral (Randau y Goswami, 2017a, b, 2018), con especial atención en la columna cervical (Buchholtz et al., 2014; Arnold et al., 2016; Villamil, 2018; Arlegi et al., 2018). Los análisis centrados en la columna vertebral pre-sacra en los felinos han revelado que estos poseen una organización modularizada en varios módulos funcionales y de desarrollo, pero al mismo tiempo muestran un división interna (modularización) de las vértebras a nivel individual en cuerpo vertebral y arco neural (Randau y Goswami, 2017 a, b). En esta misma familia (i.e., Felidae), las vértebras más caudales dentro de la columna pre-sacra (T10-L7), muestran las mayores magnitudes de integración, variación y correlación con actividades funcionales/ecológicas. Por su parte, las vértebras de la región cervical muestran una alta señal filogenética y una significativamente menor señal ecológica (Randau y Goswami, 2017a). Otros estudios centrados en la región cervical de la columna vertebral de cánidos y hominoideos han encontrado patrones conservadores de integración (Arnold et al., 2016; Villamil, 2018), con magnitudes que varían tanto a nivel de especie como a nivel de posición anatómica de cada vértebra.

Además, se ha demostrado en esta región anatómica que el tamaño afecta al grado de interacción entre las vértebras, aumentando la magnitud de integración (Arlegi et al., 2018) debido a diferencias alométricas a nivel taxonómico y de posicionamiento vertebral (Arlegi et al., 2017). Sin embargo, el efecto del tamaño puede producir sesgos o errores (*bias* en voz inglesa) en los estudios de integración, ya que el incremento de la magnitud de integración puede encubrir una potencial modularidad (Marroig y Cheverud, 2004a; Mitteroecker y Bookstein, 2007; Marroig et al., 2009; Klingenberg, 2009; Shirai y Marroig, 2010; Goswami y Polly, 2010). Esto sucede de manera especial en conjuntos de caracteres que están muy integrados, ya que la variación concentrada en el eje principal se ha relacionado con el tamaño (Marroig et al., 2009; Porto et al., 2009; Rolian et al., 2009) y determina el camino de menor resistencia evolutiva en el espacio fenotípico

(Schluter, 1996). Es por esto que a menudo, en este tipo de estudios, el factor tamaño se corrige eliminando la variación relativa a éste para explorar los patrones de modularidad e integración. Por otro lado, eliminar el tamaño de las bases de datos puede afectar a la información biológica y evolutiva relativa a los efectos que este factor pueda tener en los organismos (Porto et al., 2013).

Como hemos indicado anteriormente, los cambios en la integración y la modularidad ayudan a entender la evolución morfológica a través del tiempo. Por un lado mediante la restricción de la variación de los caracteres en ciertas direcciones del morfoespacio (i.e., proceso de integración), y por otro permitiendo la parcelación de conjuntos de caracteres para que de forma relativamente libre varíen en el morfoespacio. A pesar de que se ha propuesto que los patrones de integración en el esqueleto de los mamíferos son muy constantes, las diferencias en la magnitud de integración son muy grandes (Hautier et al., 2010; Sánchez-Villagra, 2010; Asher et al., 2011). Los primates en general, muestran magnitudes de integración más bajas en comparación con otros grupos de mamíferos, y entre ellos, al menos para las regiones del esqueleto que han sido evaluadas hasta ahora, los humanos modernos presentan los valores más bajos (Porto et al., 2009; Grabowski et al., 2011).

En este trabajo, nuestro objetivo no es comparar a los humanos modernos con otros primates, sino analizar la integración y la capacidad de evolucionar de una estructura compleja como es la columna vertebral pre-sacra en una sola especie, *Homo sapiens*. Los objetivos principales son por tanto: primero, explorar patrones de relaciones de orden superior entre las regiones de la columna vertebral pre-sacra en humanos modernos. Segundo, explorar magnitudes y patrones de integración a nivel de vértebras individuales a lo largo de la columna vertebral pre-sacra. Tercero, testar la modularización de cada vértebra y finalmente, evaluar la capacidad de las vértebras para responder a las demandas de la selección. Para hacer esto, analizamos las magnitudes de integración y de modularidad a tres niveles jerárquicos estructurales: 1) a nivel de modularización entre regiones ínter-vertebrales, 2) la integración dentro de cada vértebra, 3) a nivel de organización de cada vértebra en dos módulos intra-vertebrales, cuerpo vertebral y arco neural.

De manera adicional, para comprender mejor el sentido evolutivo de la integración en la columna vertebral pre-sacra en los humanos modernos, cuantificamos los siguientes índices de respuesta a la selección: índice de evolvabilidad, de respondabilidad, de

flexibilidad y de restricción. Una explicación más detallada de estos términos se puede encontrar en el capítulo 1 (apartado 1.5), en la sección general de métodos (capítulo 3), o en bien en la sección de material y métodos de este mismo capítulo. Este enfoque metodológico, usado en estudios previos (e.g., Hansen y Houle, 2008; Marroig et al., 2009; Grabowski et al., 2011; Villmoare et al., 2011; Porto et al., 2013; Villmoare, 2013; Goswami et al., 2014), representa la capacidad de las vértebras de responder al vector de selección calculado en base a la ecuación de Lande (1979). El objetivo es explorar diferencias potenciales en la capacidad de responder a la selección a lo largo de la columna vertebral pre-sacra, y analizar si la integración tiene una influencia en la dirección y el grado de cambio evolutivo.

La columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos es particularmente apropiada para explorar estas cuestiones. Primero, es una estructura merística (Galis, 1999b) y, similar a otros sistemas seriados como la dentición (e.g., Hlusko, 2002; Gómez-Robles y Polly, 2012), sus elementos comparten una arquitectura genética y de desarrollo similar. El origen compartido entre elementos homólogos seriados se ha hipotetizado que ha producido una fuerte interacción en estructuras merísticas (Young y Hallgrímsson, 2005; Young et al., 2010). Esta condición ancestral permite comparaciones entre vértebras, donde los niveles de integración han sido modificados por medio de la parcelación en respuesta a demandas funcionales (Young y Hallgrímsson, 2005). En base a esto predecimos que: 1) el patrón de relaciones entre vértebras sigue la anatomía tradicional de las regiones pre-sacras (i.e., cervical, torácica y lumbar), 2) a nivel vertebral todos los elementos están integrados con diferencias entre las regiones que podrían estar relacionadas con factores funcionales y de desarrollo, 3) no se espera que la modularización sea la norma general en la columna vertebral pre-sacra y 4) las vértebras con mayores magnitudes de integración mostrarán niveles más bajos en la capacidad de evolucionar y *vice-versa*.

Los resultados de este estudio serán comparados con la literatura existente referente a la columna vertebral en otros mamíferos, buscando potenciales patrones comunes. En este trabajo también se discutirán si los resultados de este estudio pueden poner en relación los cambios morfológicos surgidos en los humanos modernos a partir de la emergencia de un modo de locomoción y una postura diferentes.

7.2 MATERIAL y MÉTODOS

7.2.1 Muestra y toma de datos

Para analizar la integración morfológica, la modularidad y la capacidad para evolucionar de la columna vertebral de los humanos modernos, 17 medidas lineares fueron tomadas de cada vértebra pre-sacra (C1 a L5) (Figura 7.1 y Tabla 7.1; Bräuer, 1988; Gómez-Olivencia et al., 2007, Gómez-Olivencia et al., 2017 y referencias dentro) en 108 hombres y mujeres adultos utilizando para ello un calibre pie de rey, y produciendo un total aproximado de 39.000 medidas lineares. A pesar de la variabilidad entre las vértebras de las diferentes regiones de la columna vertebral, las variables fueron seleccionadas ya que la mayoría de ellas son homólogas en todas las vértebras con la excepción del atlas y del axis, y reflejan las características principales de desarrollo y funcionalidad además de representar su morfología. En el caso de los caracteres simétricos (izquierda-derecha), las medidas fueron tomadas de forma bilateral siempre que fue posible y la media de ambas fue la medida utilizada en los análisis.

7.2.2 Estimación de datos

Los valores que no pudieron ser tomados por el estado de conservación de los huesos fueron estimados utilizando el paquete MICE (van Buuren y Groothuis-Oudshoorn, 2011) específico para el programa R (R Core Team, 2018). Este método asume que la probabilidad de que un valor esté ausente depende solamente de los datos observados, y por tanto puede ser predecido utilizando la media coincidente. Esta estimación fue aplicada sólo a aquellas vértebras que estaban prácticamente completas, es decir, en aquellas en las cuales faltaban como máximo cinco variables. La estimación con este método supone <3% del total de la base de datos. Para testar si la estimación de los datos pudo haber influenciado los resultados, comparamos los índices de respuesta a la selección obtenidos a partir de la base de datos bruta con la base de datos con valores estimados (Tabla 7.2). La alta y significativa correlación obtenida entre ambas (Tabla 7.3), y la similaridad de los patrones observados en todos los índices demuestran la validez del método para estimar los valores que faltan. La determinación de la edad adulta en los individuos se realizó en base a la fusión completa de las epífisis anulares, de los cuerpos vertebrales y de los centros de osificación secundarios de la apófisis espinosa. Los individuos patológicos fueron excluidos de los análisis. Los especímenes utilizados se encontraban en la Universidad de

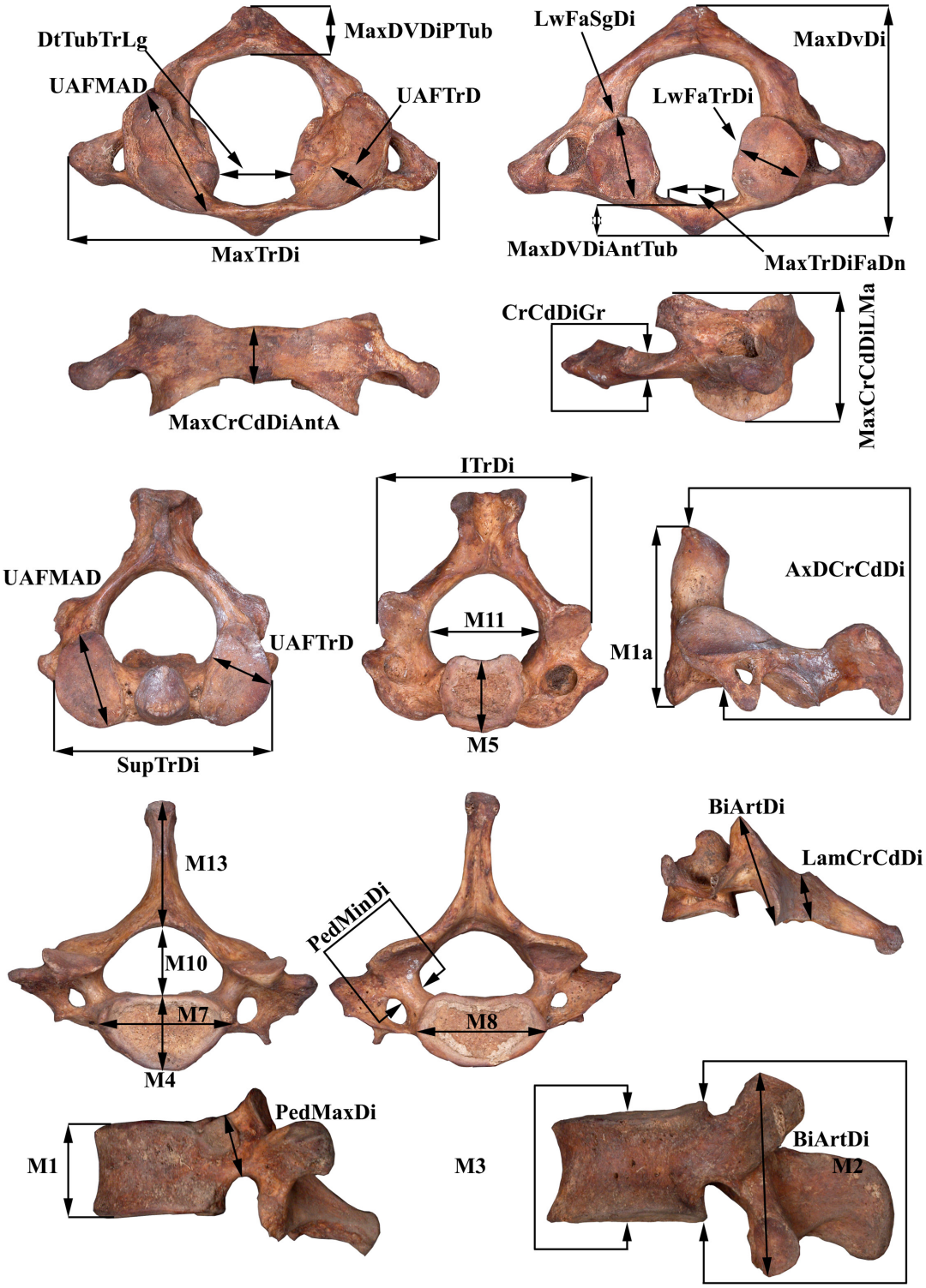


Figura 7.1 Medidas utilizadas en este estudio. A) atlas (C1) en vista craneal (superior izquierda), caudal (superior derecha), ventral (inferior izquierda) y lateral derecha (inferior derecha). B) axis (C2) en vista craneal (izquierda), caudal (centro) y lateral izquierda (derecha). C) C7 en vista craneal (izquierda) y caudal (centro). C6 en vista lateral izquierda. D) T10 (izquierda) y L2 (derecha) en vista lateral izquierda.

Tabla 7.1 Definición de las variables.

Región anatómica	Variable	Abreviatura[a]	Vértebra	Descripción	Referencia
General	Diámetro dorso-ventral máximo	**MaxDVDi**	C1-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el plano medio-sagital. Distancia máxima desde el punto más ventral al punto más dorsal de la vértebra	McCown y Keith, 1939
Diámetro transversal máximo	Diámetro transversal máximo	**MaxTrDi**	C1-C7, T1-T12, L1-L5	Diámetro trasversal máximo entre los puntos más laterales de los procesos transversos. Sólo medido en el atlas debido a la mala preservación en los procesos transversos en el resto de vértebras.	McCown y Keith, 1939
	Diámetro transversal superior	**SupTrDi**	C1-C7, T1-T12, L1-L5	Diámetro trasversal máximo entre los puntos más laterales de las carillas articulares superiores (craneales).	McCown y Keith, 1939
	Diámetro transversal inferior	**ITrDi**	C1-C2	Diámetro trasversal máximo entre los puntos más laterales de las carillas articulares inferiores (caudales).	McCown y Keith, 1939
Foramen vertebral	Diámetro dorso-ventral del agujero vertebral	**M10**	C1-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el plano medio-sagital. Distancia máxima desde el punto más dorsal del cuerpo vertebral (arco anterior en la vértebra C1) y el punto más ventral del arco neural (arco posterior en la vértebra C1). Medido en la parte caudal en la vértebra C2 para evitar problemas con la apófisis odontoides.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro transversal del agujero vertebral	**M11**	C1-C7, T1-T12, L1-L5	Diámetro transversal máximo del foramen magnum.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Distancia entre los tubérculos de inserción para el ligamento transverso	**DtTubTrLg**	C1	Diámetro transversal mínimo entre las tuberosidades que sirven de inserción al ligamento transverso.	McCown y Keith, 1939
Arco anterior	Diámetro cráneo-caudal máximo del tubérculo anterior	**MaxCrCdDiAntA**	C1	Medida en el plano medio-sagital. Máximo diámetro cráneo-caudal desde el punto más caudal al punto más craneal del tubérculo anterior del arco anterior.	McCown y Keith, 1939
	Diámetro dorso-ventral máximo (grosor) del tubérculo anterior del atlas	**MaxDVDiAntTub**	C1	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro dorso-ventral máximo desde el punto más ventral al punto más dorsal del tubérculo anterior del arco anterior.	McCown y Keith, 1939
	Diámetro transversal máximo de la carilla para la apófisis odontoides	**MaxTrDiFaDn**	C1	Medida en la superficie dorsal del arco anterior. Diámetro mínimo trasversal entre los puntos más laterales de las de la carillas para la apófisis odontoides.	Marino, 1995

Cuerpo vertebral y apófisis odontoides	Diámetro cráneo-caudal (altura) ventral del cuerpo vertebral	**M1**	C3-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro cráneo-caudal máximo entre los puntos más ventrales de las superficies más craneales y más caudales, paralela a la superficie del cuerpo vertebral.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro cráneo-caudal (altura) máximo del axis	**M1a**	C2	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro cráneo-caudal máximo entre el punto más caudo-ventral del cuerpo vertebral al punto más craneal de la apófisis odontoides.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro cráneo-caudal (altura) dorsal del axis	**AxDCrCdDi**	C2	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro cráneo-caudal máximo entre el punto más caudo-dorsal del cuerpo vertebral al punto más craneal de la apófisis odontoides.	Stewart, 1962
	Diámetro cráneo-caudal (altura) dorsal del cuerpo	**M2**	C2-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro cráneo-caudal máximo entre los puntos más dorsales de las superficies craneales y caudales, paralela a la superficie dorsal del cuerpo vertebral. En el axis, se mide desde el límite entre la apófisis odontoides y la carillas articular superior derecha al centro del límite más dorsal de la superficie caudal del cuerpo vertebral.	Martin y Saller, 1957; Bräuer. 1988
	Diámetro cráneo-caudal (altura) del centro del cuerpo vertebral	**M3**	C3-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el plano medio-sagital. Diámetro cráneo-caudal máximo entre los puntos centrales de las superficies craneales y caudales del cuerpo vertebral.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro dorso-ventral craneal (superior) del cuerpo vertebral	**M4**	C3-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el plano medio-sagital. Distancia dorso-ventral máximo entre los límites más ventral y más caudal de la superficie craneal (superior) del cuerpo vertebral.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro dorso-ventral caudal (inferior) del cuerpo vertebral	**M5**	C2-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el plano medio-sagital. Distancia dorso-ventral máximo entre los límites más ventral y más caudal de la superficie caudal (inferior) del cuerpo vertebral.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro transversal craneal (superior) del cuerpo vertebral	**M7**	C3-C7, T1-T12, L1-L5	Diámetro trasversal máximo entre el punto más lateral de la superficie craneal (superior) del cuerpo vertebral.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
	Diámetro transversal caudal (inferior) del cuerpo vertebral	**M8**	C2-C7, T1-T12, L1-L5	Diámetro trasversal máximo entre el punto más lateral de la superficie caudal (inferior) del cuerpo vertebral.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988
Pedículos	Diámetro máximo del pedículo	**PedMaxDi**	C3-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en la dirección externa-neural en las vértebras C3-L3. Valor mínimo del pedículo.	Scoles et al., 1988; Gómez-Olivencia et al., 2013, 2017

	Diámetro mínimo del pedículo	**PedMinDi**	L1-L5	Medida en la dirección cráneo-caudal en las vértebras C3-L3. Valor máximo del pedículo.	Scoles et al., 1988; Gómez-Olivencia et al., 2017
Masa lateral/ Pilar articular	Diámetro cráneo-caudal máximo (altura) de la masa lateral del atlas	**MaxCrCdDiLMa**	C1	Medida en el aspecto lateral de la masa lateral articular. Diámetro cráneo-caudal máximo del punto más caudal al punto más craneal de la masa lateral.	McCown y Keith, 1939
	Diámetro bi-articular	**BiArtDi**	C3-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el plano para-sagital. Diámetro máximo desde el punto más ventral y más craneal de la carilla articular superior (craneal al punto más dorsal y más caudal de la articular inferior (caudal).	McCown y Keith, 1939
Facetas articulares	Diámetro sagital de la faceta articular superior	**UAFMAD**	C1-C2	Diámetro del mayor eje de la carilla articular superior (craneal).	Gómez-Olivencia et al., 2007
	Diámetro transversal de la faceta articular superior	**UAFTrD**	C1-C2	Diámetro en angulo recto al mayor eje de la carilla articular superior.	Gómez-Olivencia et al., 2007
	Diámetro sagital de la faceta articular inferior	**LwFaSgDi**	C1-C2	Medida en el plano para-sagital. Diámetro máximo desde el punto más ventral y el punto más dorsal de la carilla articular inferior (caudal).	McCown y Keith, 1939
	Diámetro transversal de la faceta articular inferior	**LwFaTrDi**	C1-C2	Diámetro trasversal máximo desde el punto más medial al más lateral de la carilla articular inferior (caudal).	McCown y Keith, 1939
Laminas	Diámetro cráneo-caudal de la lámina	**LamCrCdDi**	C2-C7, T1-T12, L1-L5	Medida en el centro de la lámina. Diámetro cráneo-caudal máximo paralelo a la superficie dorsal de la lámina.	McCown y Keith, 1939
Arco posterior	Diámetro cráneo-caudal del surco para la arteria vertebral	**CrCdDiGr**	C1	Diámetro cráneo-caudal del surco para la vértebra arterial.	Gómez-Olivencia et al., 2007
	Diámetro dorso-ventral máximo (grosor) del tubérculo posterior del atlas	**MaxDVDiPTub**	C1	Medida en el plano para-sagital. Diámetro dorso-ventral máximo desde el punto más ventral al punto más dorsal del tubérculo posterior del arco posterior.	McCown y Keith, 1939
Apófisis espinosa	Longitud máxima de la apófisis espinosa	**M13/SpPrLe**	C2-C7, T1-T12	En las vértebras C2-C7, T1-T12 (M13): longitud máxima de la apófisis espinosa, colocando uno de los brazos del calibre pie de rey en la unión craneal de las láminas al punto más lejano de la apófisis espinosa. En las vértebras L1-L5 (SpPrLe), medidas en paralelo al borde craneal de la apófisis espinosa.	Martin y Saller, 1957; Bräuer, 1988; Gómez-Olivencia et al., 2017

[a]Siempre que fue posible utilizamos el número de Martin (Bräuer, 1988).

Burgos, la colección osteológica Hamann-Todd (Cleveland Museum of Natural History, EEUU), y en el Departamento de Antropología de la Universidad de Iowa, EEUU.

Tabla 7.2 Resultados de los dos índices de integración, coeficiente de correlación de Wagner (W.C.C. por sus siglas en inglés) y coeficiente de determinación (r^2) y de las medidas de respuesta evolutiva a la selección a partir de las matrices brutas sin estimar los valores no presentes en la base de datos.

Análisis	W.C.C.[a]	r^2	Respondabilidad	Evolvabilidad	Flexibilidad	Restricciones
C1	1,693	0,120	11,666	5,606	0,497	0,829
C2	2,952	0,197	10,510	4,922	0,479	0,841
C3	2,516	0,169	7,897	3,940	0,508	0,803
C4	2,165	0,147	7,212	3,549	0,500	0,814
C5	2,539	0,171	8,980	4,375	0,494	0,822
C6	1,685	0,119	8,782	4,417	0,496	0,757
C7	1,788	0,127	11,599	5,706	0,492	0,812
T1	2,245	0,154	10,473	5,183	0,501	0,801
T2	3,217	0,214	11,931	5,464	0,463	0,851
T3	3,392	0,224	12,467	5,606	0,447	0,872
T4	4,018	0,266	12,296	5,417	0,434	0,857
T5	3,725	0,247	13,049	5,813	0,441	0,837
T6	3,808	0,252	14,202	6,275	0,439	0,849
T7	3,231	0,216	12,977	6,058	0,460	0,822
T8	4,013	0,269	13,971	6,091	0,425	0,838
T9	3,208	0,216	12,306	5,841	0,472	0,814
T10	2,937	0,200	12,352	6,103	0,491	0,776
T11	3,805	0,260	18,049	8,114	0,447	0,845
T12	2,512	0,179	17,342	8,538	0,490	0,790
L1	2,889	0,202	20,657	9,093	0,431	0,847
L2	2,291	0,168	18,438	8,653	0,464	0,812
L3	2,047	0,148	18,477	9,116	0,490	0,775
L4	1,228	0,111	13,448	7,596	0,551	0,651
L5	1,861	0,134	19,499	10,650	0,537	0,700

Tabla 7.3 Resultados de la comparación (correlación de Pearson) entre los índices obtenidos a partir de la base de datos con valores estimados (Tabla 7.8) y no-estimados (Tabla 7.2).

Análisis	W.C.C.	r^2	Respondabilidad	Evolvabilidad	Flexibilidad	Restricciones
r	0,870	0,870	0,895	0,939	0,838	0,850
***p*-valor**	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001

7.2.3 Cálculo de matrices brutas y residuales

Los cálculos en este capítulo se harán a partir de dos tipos de matrices, de correlación y de variación/covariación (V/CV). En ambos casos se computarán de dos formas, con el tamaño no corregido (a partir de aquí matriz bruta) y con el tamaño corregido (a partir de aquí matriz residual). Para realizar esta última deberemos seguir una serie de pasos para evaluar la potencial influencia del tamaño en la forma y realizar las debidas correcciones. En primer lugar, para evaluar la potencial influencia del tamaño en la forma, utilizamos la media geométrica como medida representativa del tamaño (Darroch y Mosimann, 1985; Jungers et al., 1995). Para ello calculamos en primer lugar la media geométrica para cada vértebra de cada individuo utilizando las 17 variables (Figura 7.2). Una vez calculada la media geométrica cuantificamos la cantidad de varianza expresada por el tamaño (media geométrica) en cada primer componente principal (CP1) de cada análisis de componentes principales (ACP) para cada nivel vertebral (i.e., C1-L5). Los resultados del ANOVA revelaron diferencias significativas para todos los análisis (p-valor < 0,01) con una media de un 86% de la varianza explicada por la influencia del tamaño en el CP1 para todas las vértebras (Figura 7.3). En base a estos resultados se puede asumir que el CP1 representa el tamaño general y por tanto lo eliminamos de cada base de datos (i.e., de cada matriz de cada vértebra). Para ello computamos la descomposición de su valor singular y ajustamos el CP1 no deseado a cero (Lemen, 1983; Reist, 1985; Hartman, 1988; Bookstein, 1989; Jungers et al., 1995).

7.2.4 Repetibilidad de las matrices

Debido a que la correlación entre matrices de correlación y de V/CV siempre se estima con errores (Hill y Thompson, 1978), la correlación entre ellas nunca será igual a 1. Por lo tanto, en este trabajo estimamos la estabilidad de las matrices de correlación realizando un *bootstrapping* de cada base de datos 10.000 veces, y calculando una matriz de correlación para cada muestra obtenida. Después, estimamos la repetibilidad calculando el valor medio de la correlación entre la matriz de la muestra aleatoria obtenida a partir del *bootstrapping* y la matriz original (Melo et al., 2016). Los valores estimados obtenidos para las vértebras de la columna vertebral pre-sacra, con un rango de entre 0,91 y 0,95 con una media de 0,93, muestran que la repetibilidad de las matrices de correlación es muy alta. Por lo tanto, estos valores demuestran que la muestra utilizada aquí es lo suficientemente grande como para estimar con precisión estadística las matrices

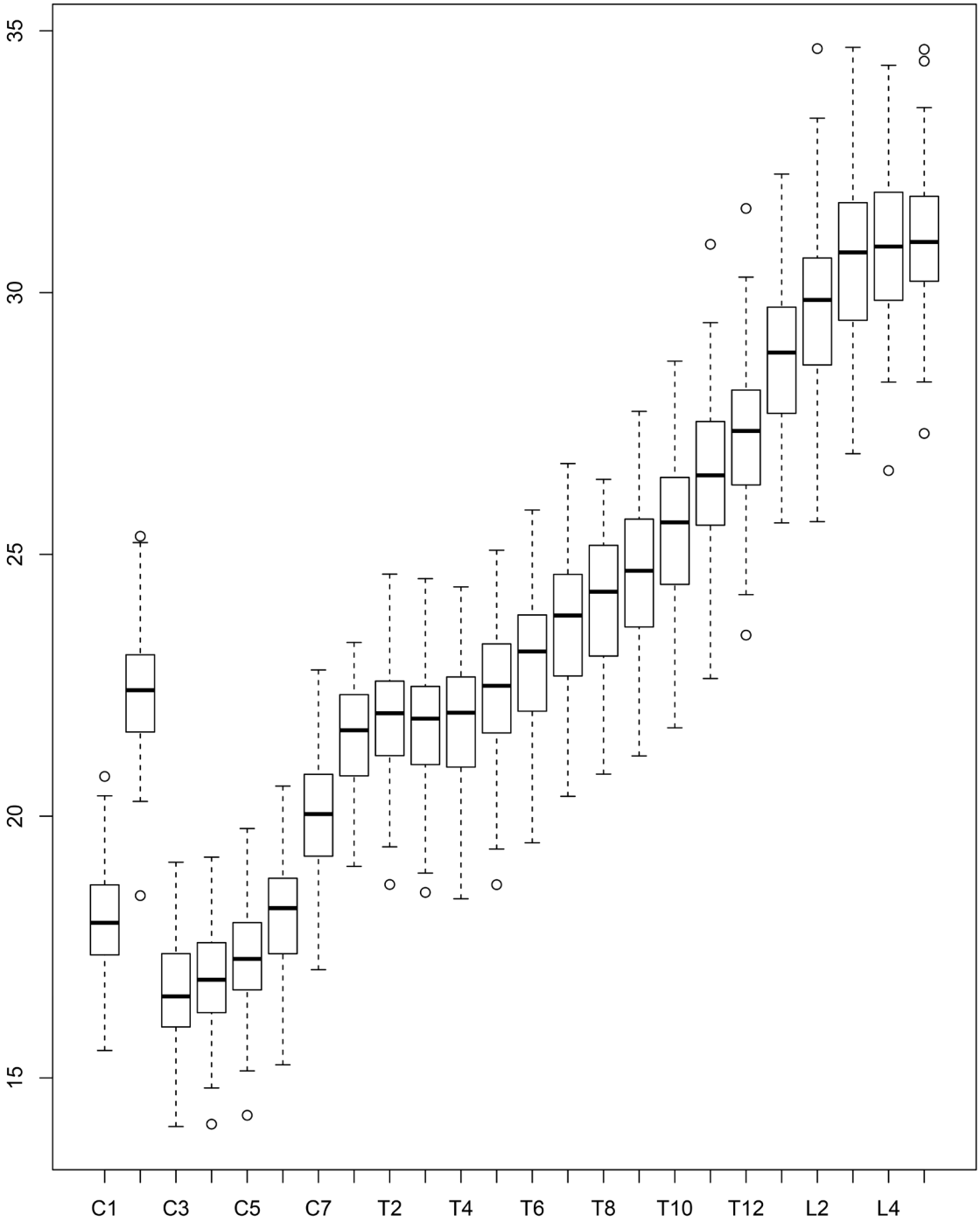


Figura 7.2 El diagrama de cajas muestra el tamaño representado por la media geométrica, y la variación del mismo en cada una de las vértebras pre-sacras. Nótese que para las vértebras C1 y C2 se utilizaron seis variables, mientras que para el resto de vértebras (C3-L5) se utilizaron 11 variables homólogas. En caso de las vértebras lumbares, se han utilizado tres variables alternativas (las más similares) a las utilizadas para las vértebras C3-T12, esto es debido a que morfológicamente no todas las vértebras son completamente homólogas. C = Cervical; T = Torácica; L = Lumbar.

de correlación. Todos los análisis en este estudio se llevaron a cabo tanto para las matrices residuales como para las brutas utilizando el programa R versión 3.4.4 (R Core Team, 2018).

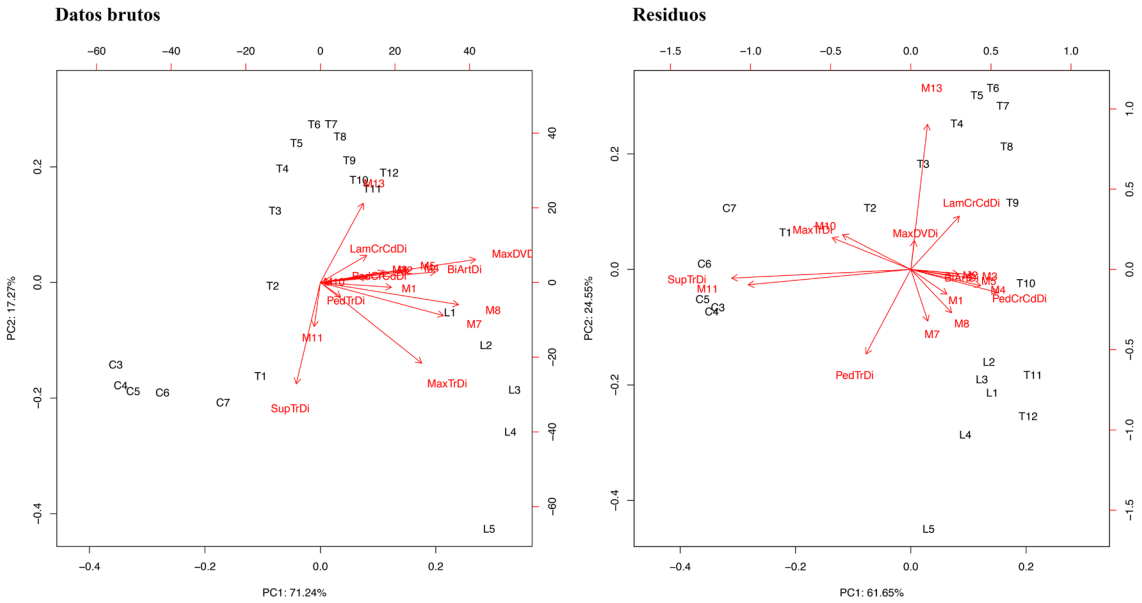


Figura 7.3 El diagrama representa los resultados del ACP (CP1 y CP2) de las vértebras C3-L5 a partir de los datos brutos (izquierda) y de los datos sin la influencia del tamaño o residuales (derecha). En el ACP a partir de los datos brutos se puede observar como las variables se alinean en la dirección del CP1, tendencia que desaparece una vez eliminada la influencia del tamaño (diagrama de la derecha).

7.2.5 Cálculo del tamaño necesario de la muestra

Otros problemas en los estudios de integración morfológica están relacionados con el tamaño de la muestra. Por norma general, los estudios de integración y de respuesta a la selección requieren un número elevado de individuos en relación con el número de variables a analizar para poder llevarlos a cabo con precisión estadística. Tradicionalmente, algunos estudios han propuesto una muestra mínima de 40 individuos para los análisis de integración (Cheverud, 1988; Ackermann, 2009). Hoy en día esta máxima ha quedado obsoleta, y nuevas propuestas estadísticas sugieren un enfoque diferente para calcular el tamaño de la muestra adecuado (Grabowski y Porto, 2017). La fórmula propuesta para llevar a cabo la estimación del número de individuos necesarios para calcular los índices de integración y de respuestas a la selección con las garantías estadísticas necesarias, se basa en el índice de integración (r^2) y en el número de variables (*N)* utilizados en la base de datos. En este trabajo utilizamos la función (*howmany.R*) propuesta por Grabowski y Porto (2017), y los resultados obtenidos mostraron que el número de individuos mínimo requerido para estos análisis era de $n = 81$ para el índice de integración (r^2) en la vértebra C1, y por lo tanto la muestra utilizada en este estudio es adecuada para los parámetros que aquí se analizan (i.e., índices de integración y de respuesta a la selección).

7.2.6 Precisión estadística (*accuracy*) y márgenes de error

Se ha propuesto que en las bases de datos altamente integradas, las magnitudes de integración pueden variar dependiendo de la variación de la población a analizar en la muestra (Young et al., 2010). Para testar si este efecto tiene una influencia en nuestra base de datos testamos el sesgo (*bias*) potencial en la magnitud de integración debido a la variación de la población muestreada. Para eso, hacemos un *bootstrapping* de cada base de datos 100 veces. A partir las nuevas bases de datos obtenidas del *bootstrapping*, calculamos los coeficientes de variación para cada una de ellas, y con estos calculamos unos nuevos (ajustados) coeficientes de determinación (i.e., r^2) para cada base de datos residual. Una vez hecho esto, correlacionamos los valores originales de r^2 con los nuevos (ajustados) valores de r^2. Los resultados obtenidos de la correlación entre ambas muestras revelan una alta correlación significativa (r = 0,997; *p*-valor < 0,01). Por lo tanto, al no haber diferencias significativas entre la muestra ajustada y la original, los resultados presentados aquí serán los basados en los valores originales no-ajustados. Para confirmar la precisión de los análisis, estimamos el potencial grado de imprecisión (*inaccuracy*) para cada índice analizado en este trabajo por medio de la función *howInaccurate.R* (Grabowski y Porto, 2017). Todos los análisis realizados en este trabajo muestran unos valores de imprecisión (*inaccuracy*) obtenidos al 95% de confianza inferiores a 0,05 (Tabla 7.4). Esto quiere decir que los márgenes de error en los parámetros estimados son desdeñables. Por último, calculamos los márgenes de error (SE por sus siglas en Inglés) de todas las medidas de respuesta a la selección (ver más abajo). Para ello utilizamos las 1.000 interacciones generadas para calcular las medias de respuesta a la selección. De manera similar, y para calcular los márgenes de error de los dos índices de integración (ver más abajo), utilizamos un *bootstrapping* (1.000 interacciones) a partir de las bases de datos originales, y calculamos los márgenes de error de estas nuevas matrices al estimar dichas magnitudes.

7.2.7 Correlación de matrices entre vértebras

Para analizar la relación existente entre las distintas vértebras, comparamos las matrices de correlación entre todas las vértebras excluyendo el atlas y el axis, ya que estos no comparten exactamente las mismas variables que el resto de elementos al presentar una morfología distinta (ver capítulo 1.2). Para ello, utilizamos el método de correlación Pearson, y el test de Mantel para la significación (1.000 interacciones). La

significación obtenida se corrigió utilizando el procedimiento de Benjamini–Hochberg (B-H) (Benjamini y Hochberg, 1995), un método alternativo al ampliamente utilizado de corrección de Bonferroni para evitar errores estadísticos de Tipo II. A continuación, un análisis cluster jerárquico basado en los resultados obtenidos de las comparaciones entre las matrices de correlación entre las vértebras fue llevado a cabo. El objetivo era testar si las vértebras se agrupaban siguiendo el modelo de los cuatro módulos en base a los límites de las expresiones de los genes *Hox* (i.e., *Hox5*, *Hox6*, *Hox9*, *Hox10*), o si por el

Tabla 7.4 Márgenes de error en los índices estadísticos de respuesta evolutiva y de integración, utilizando valores de imprecisión (inaccuracy) como índice representativo (proxy). Todos los resultados obtenidos dan valores inferiores a 0,05 y por tanto, esto demuestra la validez estadística de los análisis realizados.

	r^2	Respondabilidad	Evolvabilidad	Flexibilidad
C1	0,035	0,012	0,004	<0,001
C2	0,021	0,017	0,006	<0,001
C3	0,023	0,015	0,005	<0,001
C4	0,021	0,016	0,006	<0,001
C5	0,021	0,016	0,006	<0,001
C6	0,023	0,015	0,005	<0,001
C7	0,022	0,016	0,006	<0,001
T1	0,027	0,016	0,005	<0,001
T2	0,021	0,018	0,007	<0,001
T3	0,017	0,022	0,008	<0,001
T4	0,015	0,025	0,042	<0,001
T5	0,016	0,023	0,009	<0,001
T6	0,020	0,020	0,008	<0,001
T7	0,020	0,020	0,008	<0,001
T8	0,016	0,024	0,009	<0,001
T9	0,021	0,020	0,007	<0,001
T10	0,021	0,019	0,007	<0,001
T11	0,023	0,019	0,007	<0,001
T12	0,028	0,018	0,006	<0,001
L1	0,031	0,017	0,006	<0,001
L2	0,030	0,020	0,007	<0,001
L3	0,034	0,018	0,006	<0,001
L4	0,035	0,017	0,006	<0,001
L5	0,040	0,015	0,005	<0,001

contrario se agrupaban siguiendo un patrón modular regional diferente (e.g., por regiones anatómicas: cervical, torácica y lumbar).

7.2.8 Integración global intra-vertebral

En la literatura se han propuesto múltiples índices fenotípicos para calcular la magnitud de integración entre caracteres (Cheverud, Rutledge y Atchley, 1983; Wagner, 1984; Cane, 1993), todos ellos en base a la varianza de los autovalores (*eigenvalue* en voz inglesa; EV) en las matrices de correlación entre caracteres (Cheverud, Wagner y Dow, 1989; Wagner, 1984). En este trabajo utilizamos dos índices basados en la distribución de los autovectores en la matriz de correlación. El primer método, es el coeficiente de correlación de Wagner (Wagner, 1984), el cual cuantifica la varianza de los autovalores (λ) de la matriz de correlación entre caracteres (Wagner, 1984; Cheverud et al., 1989). La covariación aleatoria esperada entre caracteres depende del número de caracteres (N) y de individuos (n), determinado por la fórmula $(N - 1) / n$ (Wagner, 1984; Cheverud et al., 1989; Pavlicev et al., 2009), por tanto, sustrajimos a cada matriz de correlación la cantidad de integración esperada producida por la covariación aleatoria resultando en un índice expresado por la siguiente fórmula $E(V(\lambda)) - (N\text{-}1) / n$. El segundo método, es el llamado coeficiente de determinación medio (r^2), y representa la magnitud global de integración entre caracteres por medio del calculo del promedio del coeficiente de determinación entre los distintos caracteres (variables) de las distintas matrices de correlación (Cheverud et al., 1989). Finalmente, testamos si las magnitudes integración global obtenidas entre las regiones anatómicas (i.e., cervical, torácica y lumbar) difieren significativamente utilizando un análisis no paramétrico de Mann-Whitney y una permutación de Monte Carlo (9.999 permutaciones) para la obtener el valor de significación.

7.2.9 Evolvalidad, Respondabilidad, Flexibilidad y Restricción

A partir de las matrices de V/CV, y siguiendo Hansen y Houle (2008) y Marroig et al. (2009), calculamos cuatro índices diferentes para determinar la capacidad de una matriz de V/CV para facilitar o restringir la evolución en cualquier dirección del espacio fenotípico. Las medidas de evolvabilidad media, respondabilidad media, flexibilidad media y restricción media utilizadas en este trabajo se basan en la ecuación de Lande ($\Delta Z = G\beta$) (1979). En esta ecuación, la respuesta evolutiva a la selección (ΔZ) es el producto entre la matriz de covariación genética (G) por el vector de selección direccional

(β). En este caso, utilizamos la matriz morfológica (P) en lugar de la matriz genética (G) ya que ambas están estructuradas de manera similar (Cheverud, 1996). Para calcular dichos índices, primeramente generamos 1.000 vectores de distribución normal (β) con una norma de unidad utilizando la función *rnorm* del programa R versión 3.4.4 (R Core Team, 2018). Una vez generados, sometimos cada matriz de V/CV a esta serie de vectores de selección aleatorios, con esto obtuvimos unos vectores de respuesta para cada matriz morfológica de V/CV. A partir de estos vectores de respuesta a la selección, calculamos la media de esta distribución para estimar cada índice de respuesta (a partir de aquí evolvabilidad, flexibilidad, respondabilidad y restricción).

En primer lugar medimos la respondabilidad, calculada como la longitud de la respuesta predicha a la selección (ΔZ) y expresada como ($E[(\beta P^2 \beta)^{1/2}]$). Este índice mide la magnitud bruta de la respuesta a la selección en cualquier dirección, o en otras palabras, cuánto de rápido una población es capaz de responder bajo un escenario de selección direccional. En segundo lugar, calculamos el índice de evolvabilidad, el cual es calculado a partir de la proyección del vector de respuesta sobre el vector de selección y expresado con la fórmula ($E[(\beta P \beta)]$). En términos biológicos, este concepto representa la capacidad de una población para evolucionar en la dirección de la selección en ausencia de la selección estabilizadora (Hansen y Houle, 2008; Marroig et al., 2009). En tercer lugar, medimos el índice de flexibilidad evolutiva calculado como el coseno medio del ángulo entre el vector de selección (β) y el vector de respuesta (ΔZ) (Marroig et al., 2009), y representa la capacidad de una población para seguir de cerca la dirección de selección, sin tener en cuenta la magnitud de respuesta evolutiva (Porto et al., 2013). En cuarto lugar, la restricción evolutiva la computamos a partir de la correlación media del vector entre el primer componente principal (CP1) obtenido de la matriz morfológica, y la respuesta predicha al vector de selección (Marroig et al., 2009; Melo et al., 2016) expresada como $E[cos(P\beta, \Delta_1^P)]_\beta$. Finalmente, correlacionamos uno de los índices de integración (r^2) y el índice de restricción con el resto de índices de respuesta a la selección, tanto de las matrices residuales como brutas, con el objetivo de evaluar la influencia potencial de estos dos índices de restringir la selección.

7.2.10 Modularidad intra-vertebral. Hipótesis de dos-módulos

Con el objetivo de testar la modularidad en las vértebras, para cada base de datos bruta, los caracteres fueron separados en dos hipotéticos módulos basados en el desarrollo

de la vértebra, cuerpo vertebral y arco neural (Tabla 7.5). El atlas y el axis fueron excluidos de los análisis debido a la ausencia de cuerpo vertebral en el primero, y por la presencia de la apófisis odontoides en el segundo, la cual biológicamente representaría un tercer módulo por sí sola. Para llevar a cabo el test, utilizamos el ratio de covarianza (CR por su sigla en inglés), el cual calcula el grado relativo de independencia entre los módulos midiendo el ratio de covariación entre ellos relativo a la covariación dentro del propio módulo (Adams, 2016). Para calcular este ratio utilizamos el paquete *geomorph* de R (Adams et al., 2017). Contrariamente a otros métodos tradicionales para cuantificar la covariación entre estructuras (e.g., *two-block partial least-squares* (Rohlf y Corti, 2000), medidos por medio del *RV* de Escoufier (1973)), el CR describe la covariación entre módulos relativa a la covariación dentro de los mismos (Adams, 2016), lo cual es desde el punto de vista de la modularidad más apropiado que simplemente calculando la covariación entre módulos. Además, el *RV* es sensible estadísticamente al tamaño de la muestra y al número de variables incluidas en la misma, mientras que el CR produce resultados invariables a estos dos factores, lo cual facilita la interpretación biológica y la comparación entre diferentes taxones y/o bases de datos (Adams, 2016).

7.3 RESULTADOS

7.3.1 Correlación de matrices ínter-vertebral

Los resultados de los análisis de correlación entre vértebras en base a las matrices brutas y residuales los presentamos en la Figura 7.4 y en las Tablas 7.6 y 7.7. Todas las interacciones entre vértebras a partir de las matrices brutas son altas (media r = 0,7) y correlacionan de manera positiva significativamente, con más del 90% de las interacciones con valores $p < 0{,}01$ después de las correcciones de B-H. En general, las correlaciones más altas se presentan entre vértebras adyacentes, y las interacciones son menores cuanto más alejadas están las vértebras dentro de la columna vertebral. Teniendo

Tabla 7.5 Variables utilizadas para el cuerpo vertebral y para el arco neural en los análisis de hipótesis de dos-módulos.

Vértebras	Cuerpo vertebral[a]							Arco neural[a]				
Cervicales	M1	M2	M3	M4	M5	M7	M8	BiArtDi	PedCrCdDi	PedTrDi	LamCrCdDi	M13
Torácicas	M1	M2	M3	M4	M5	M7	M8	BiArtDi	PedCrCdDi	PedTrDi	LamCrCdDi	M13
Lumbares	M1	M2	M3	M4	M5	M7	M8	BiArtDi	PedMaxDi	PedMinDi	LamCrCdDi	SpPrLe

[a]La definición de cada una de estas variables puede encontrarse en la Tabla 7.1.

Tabla 7.6 Correlaciones entre vértebras a partir de las matrices brutas. Todos los resultados de las interacciones son significativos (p-valor < 0,05) antes y después de la corrección de Benjamini–Hochberg (B-H). Estos valores se muestran representados gráficamente en la parte superior de la Figura 7.4.

	C3	C4	C5	C6	C7	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	L1	L2	L3	L4	L5
C3																						
C4	0,914																					
C5	0,805	0,904																				
C6	0,737	0,812	0,821																			
C7	0,736	0,762	0,739	0,870																		
T1	0,675	0,652	0,544	0,579	0,697																	
T2	0,724	0,722	0,677	0,690	0,751	0,717																
T3	0,810	0,823	0,789	0,743	0,718	0,564	0,801															
T4	0,737	0,804	0,797	0,714	0,698	0,525	0,756	0,877														
T5	0,719	0,800	0,788	0,720	0,701	0,534	0,716	0,843	0,960													
T6	0,756	0,796	0,763	0,692	0,687	0,548	0,672	0,828	0,892	0,936												
T7	0,737	0,768	0,703	0,704	0,660	0,484	0,671	0,804	0,823	0,863	0,871											
T8	0,717	0,762	0,716	0,654	0,669	0,500	0,689	0,786	0,880	0,911	0,901	0,910										
T9	0,663	0,704	0,654	0,670	0,673	0,513	0,701	0,730	0,801	0,851	0,853	0,851	0,925									
T10	0,600	0,662	0,616	0,635	0,591	0,450	0,656	0,678	0,758	0,799	0,736	0,767	0,821	0,886								
T11	0,616	0,639	0,618	0,603	0,587	0,409	0,613	0,668	0,749	0,769	0,768	0,739	0,793	0,872	0,852							
T12	0,594	0,573	0,512	0,576	0,543	0,406	0,484	0,593	0,582	0,639	0,699	0,666	0,655	0,741	0,710	0,800						
L1	0,639	0,673	0,655	0,671	0,654	0,567	0,643	0,682	0,711	0,743	0,737	0,707	0,694	0,741	0,721	0,778	0,793					
L2	0,693	0,706	0,681	0,678	0,688	0,618	0,710	0,728	0,730	0,747	0,770	0,733	0,726	0,777	0,695	0,765	0,727	0,894				
L3	0,690	0,683	0,619	0,652	0,630	0,591	0,666	0,694	0,685	0,703	0,737	0,704	0,676	0,728	0,656	0,709	0,729	0,865	0,941			
L4	0,612	0,607	0,531	0,584	0,572	0,481	0,573	0,606	0,636	0,679	0,726	0,675	0,708	0,792	0,712	0,751	0,772	0,788	0,836	0,902		
L5	0,579	0,564	0,495	0,552	0,536	0,425	0,509	0,551	0,558	0,581	0,633	0,604	0,655	0,742	0,667	0,710	0,718	0,711	0,727	0,781	0,904	

Tabla 7.7 Correlaciones entre vértebras a partir de las matrices residuales. Todos los resultados de las interacciones son significativos (p-valor < 0,05) antes y después de la corrección de Benjamini–Hochberg (B-H). Estos valores se muestran representados gráficamente en la parte superior de la Figura 7.4.

	C3	C4	C5	C6	C7	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	L1	L2	L3	L4	L5
C3																						
C4	0,873																					
C5	0,698	0,838																				
C6	0,715	0,753	0,734																			
C7	0,717	0,695	0,696	0,756																		
T1	0,649	0,571	0,540	0,552	0,735																	
T2	0,613	0,582	0,596	0,526	0,690	0,698																
T3	0,680	0,710	0,676	0,600	0,615	0,592	0,796															
T4	0,539	0,572	0,594	0,537	0,528	0,494	0,732	0,808														
T5	0,548	0,600	0,623	0,539	0,518	0,465	0,663	0,791	0,899													
T6	0,594	0,637	0,611	0,539	0,547	0,492	0,626	0,774	0,765	0,887												
T7	0,609	0,626	0,598	0,556	0,508	0,476	0,628	0,747	0,757	0,846	0,866											
T8	0,580	0,596	0,554	0,488	0,480	0,507	0,611	0,704	0,693	0,787	0,828	0,886										
T9	0,573	0,584	0,562	0,530	0,507	0,521	0,630	0,673	0,668	0,765	0,818	0,855	0,903									
T10	0,546	0,554	0,564	0,516	0,517	0,560	0,657	0,657	0,663	0,717	0,730	0,738	0,792	0,883								
T11	0,504	0,533	0,534	0,479	0,432	0,447	0,632	0,636	0,724	0,724	0,712	0,748	0,740	0,825	0,851							
T12	0,613	0,616	0,587	0,532	0,434	0,422	0,545	0,683	0,613	0,639	0,687	0,715	0,692	0,770	0,772	0,810						
L1	0,644	0,646	0,659	0,552	0,619	0,552	0,693	0,690	0,640	0,680	0,684	0,690	0,652	0,700	0,752	0,716	0,749					
L2	0,698	0,665	0,630	0,591	0,677	0,616	0,757	0,749	0,673	0,668	0,717	0,712	0,677	0,728	0,732	0,714	0,735	0,866				
L3	0,687	0,657	0,569	0,598	0,631	0,579	0,703	0,733	0,693	0,685	0,685	0,680	0,657	0,714	0,738	0,684	0,739	0,837	0,924			
L4	0,605	0,596	0,505	0,609	0,572	0,562	0,605	0,662	0,623	0,652	0,652	0,596	0,617	0,706	0,749	0,646	0,732	0,739	0,797	0,891		
L5	0,596	0,598	0,525	0,595	0,572	0,534	0,551	0,594	0,525	0,536	0,545	0,477	0,510	0,615	0,681	0,540	0,652	0,668	0,675	0,766	0,894	

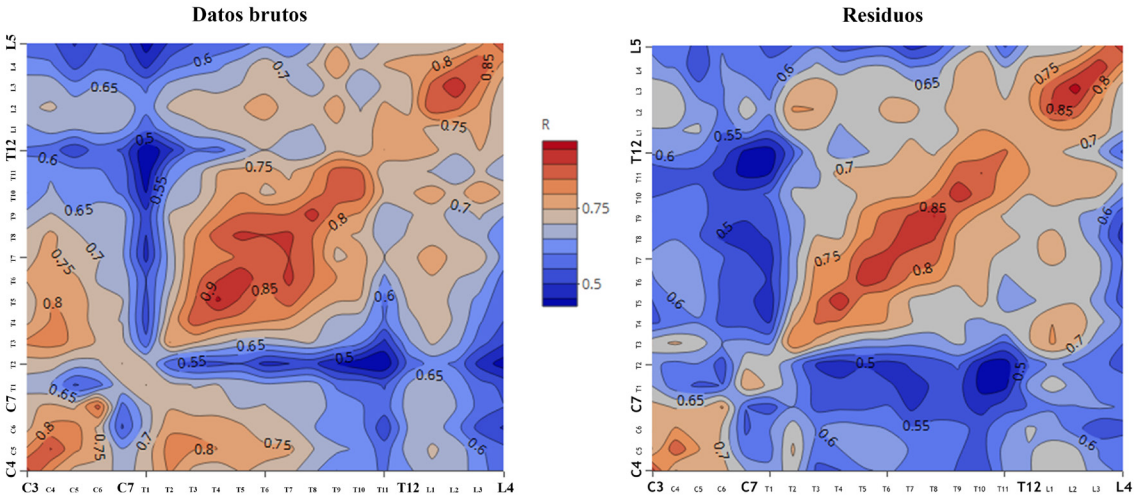


Figura 7.4 El mapa de calor representa la correlación entre vértebras (ínter-vertebral) a partir de las matrices brutas y residuales. En las matrices brutas, las interacciones más altas (r > 0,91) se encuentran en la región torácica de la columna vertebral (T4-T6 y T7-T9), seguido por la región lumbar (L2-L3) y la cervical (C3-C4). Los resultados obtenidos a partir de las matrices residuales no muestran apenas diferencias con los valores a partir de las matrices brutas, si bien en este caso las correlaciones más altas se dan en la región lumbar (L2-L3). En base a esto, podemos decir que en general las áreas centrales de cada región son las más integradas, produciéndose una reducción de las correlaciones entre las vértebras situadas cerca de los límites morfológicos entre regiones anatómicas.

en cuenta tan sólo las interacciones entre vértebras adyacentes, las vértebras lumbares muestran los valores de correlación más altos (*r* media = 0,910), seguido de las vértebras cervicales (*r* media = 0,877) y por las vértebras torácicas (*r* media = 0,848). Con respecto a los resultados incluyendo todas las interacciones entre vértebras (incluyendo las de las vértebras no adyacentes), las vértebras torácicas presentan los valores de *r* más bajos, circunstancia debido al mayor número de vértebras en esta región vertebral (*n* = 12) en comparación con las vértebras cervicales subaxiales (*n* = 5) y las lumbares (*n* = 5). Para corregir esta circunstancia, agrupamos las vértebras de la región torácica en dos bloques de interacciones (T1-T6 y T7-T12) con seis vértebras en cada uno de forma que sean comparables con las regiones cervical y lumbar. Lo resultados basados en las correlaciones medias produjeron el mismo patrón que el obtenido teniendo en cuenta tan sólo las interacciones entre vértebras adyacentes. En cambio, si en lugar de la media tomamos la mediana con el objetivo de eliminar los valores más extremos, aparece un patrón de correlación entre vértebras por el cual el grado de interacción se incrementa desde la región cervical hacia la región lumbar: cervical (0,809) < torácica (0,824) < lumbar (0,850).

Los resultados obtenidos a partir de las matrices residuales muestran cómo se reduce el grado de interacciones en las tres regiones de la columna vertebral en

comparación con los resultados obtenidos a partir de las matrices brutas. Aun así, el patrón general que hemos observado anteriormente por el cual el grado de correlación entre las vértebras se incrementa en dirección cráneo-caudal, i.e., cervical < torácica < lumbar, es el mismo a partir de las matrices residuales. Además del patrón entre regiones, cabe destacar que independientemente de si los análisis se realizan a partir de las matrices brutas o residuales, las mayores interacciones se producen entre vértebras situadas en la parte central de cada una de las cuatro regiones analizadas, esto es: L2-L3, T4-T5, T8-T9 y C3-C4. La regionalización de la columna vertebral en varios bloques o módulos se confirma en el análisis de cluster tanto a partir de las matrices brutas como residuales (Figura 7.5). El dendrograma, la representación visual de los resultados del análisis cluster basado en las similitudes entre la organización entre las vértebras ha sido comparado a la expresión de los genes *Hox.* Esta comparación muestra que los límites de los cuatro módulos vertebrales resultantes del análisis cluster y los límites de las expresiones de los genes *Hox* coinciden perfectamente o caen en la posición vertebral adyacente. Estos resultados apoyan la predicción que hemos hecho al inicio en la introducción por la cual la relación entre vértebras corresponde con las regiones anatómicas tradicionales y están, al mismo tiempo, influenciadas por la expresión de los genes *Hox*.

7.3.2 Integración intra-vertebral

Los resultados de los análisis que calculan las magnitudes de integración a partir de las matrices de correlación brutas y residuales se presentan en las Tablas 7.8 y 7.9 y en la Figura 7.6. Los resultados obtenidos de los dos índices que representan la integración muestran unas magnitudes relativamente similares, mostrando una correlación alta y significativa (r = 0,994, *p*-valor < 0,01) entre ellas. Por lo tanto, esto quiere decir que los resultados presentados en este trabajos son coherentes, independientemente del índice utilizado, lo cual confirma la robustez estadística de los análisis. A partir de aquí, y con el objetivo de simplificar y facilitar la lectura, utilizaremos el coeficiente de determinación (r^2) para referirnos a las magnitudes de integración, ya que es el más utilizado en la literatura (Cheverud et al., 1989; Marroig y Cheverud, 2001; Porto et al., 2009). Los resultados de integración a partir de las matrices brutas, la magnitud media de r^2 de todas las vértebras de la columna vertebral pre-sacra es de 0,168, siendo el valor más bajo 0,099 en la vértebra C1 y 0,238 el más alto en la vértebra T4. La región torácica presenta el valor medio más alto por regiones (0,192), seguido de la región cervical (0,148) y de la lumbar (0,140). Los análisis de Mann-Whitney para buscar diferencias en los niveles de

integración entre las diferentes regiones de la columna analizadas revelan, por un lado, que, las magnitudes de integración en la región torácica difieren significativamente de los datos obtenidos por las vértebras cervicales y las torácicas (*p*-valor < 0,01) y, por otro, que no hay diferencias significativas entre las magnitudes obtenidas por las vértebras cervicales y las lumbares (*p*-valor = 0,287).

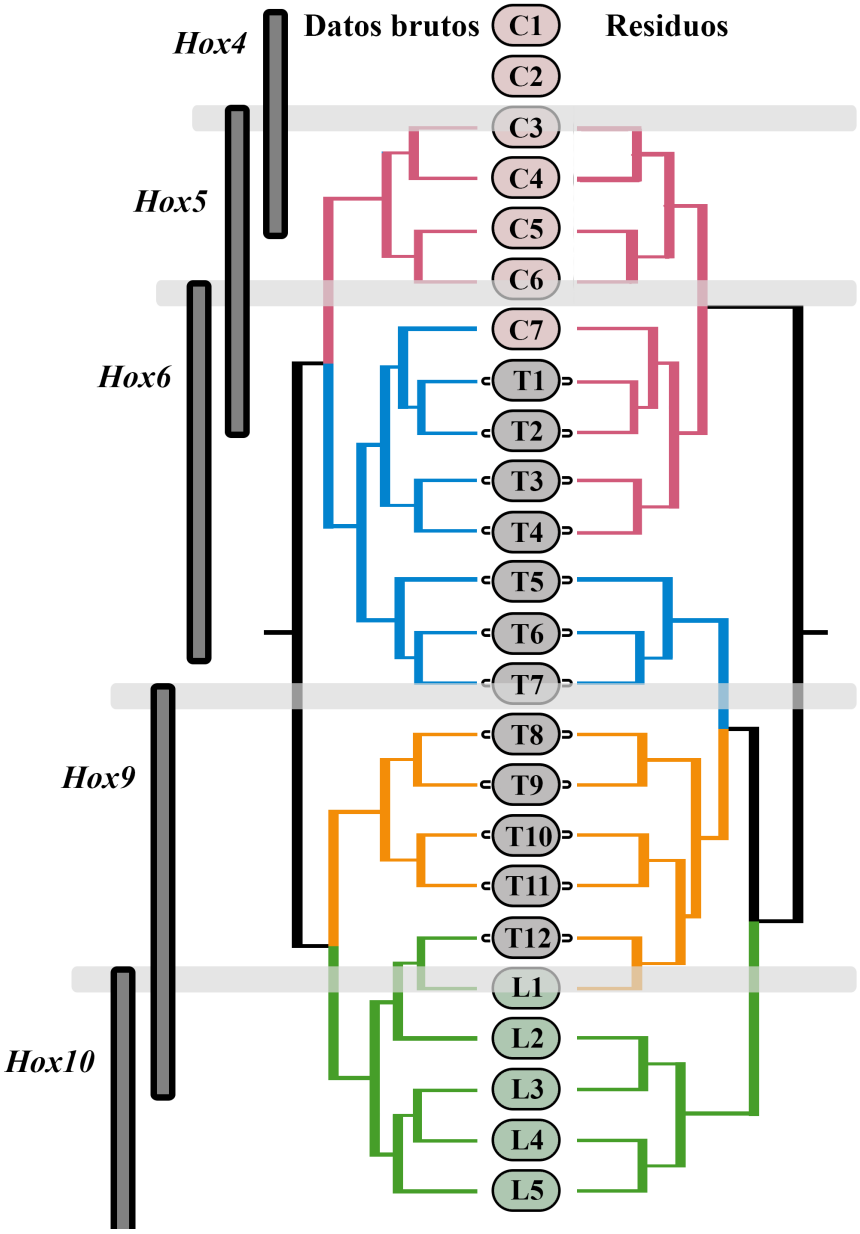


Figura 7.5 El dendrograma describe la agrupación modular ínter-vertebral basada en las correlaciones entre vértebras (C3-L5) a partir de las matrices brutas y residuales. La asociación entre vértebras representa las interacciones entre ellas a nivel funcional y de desarrollo. Las líneas grises horizontales indican los límites de las expresiones de los genes *Hox* (según Kessel y Gruss, 1991; Burke et al., 1995; Wellik y Capecchi, 2007; Mansfield y Abzhanov, 2010; Rolian, 2014; Head y Polly, 2015). Los límites entre módulos basados en la correlación entre vértebras resultantes de este análisis, concuerdan con los límites de las expresiones de los genes *Hox* o, están en la vértebra justo adyacente.

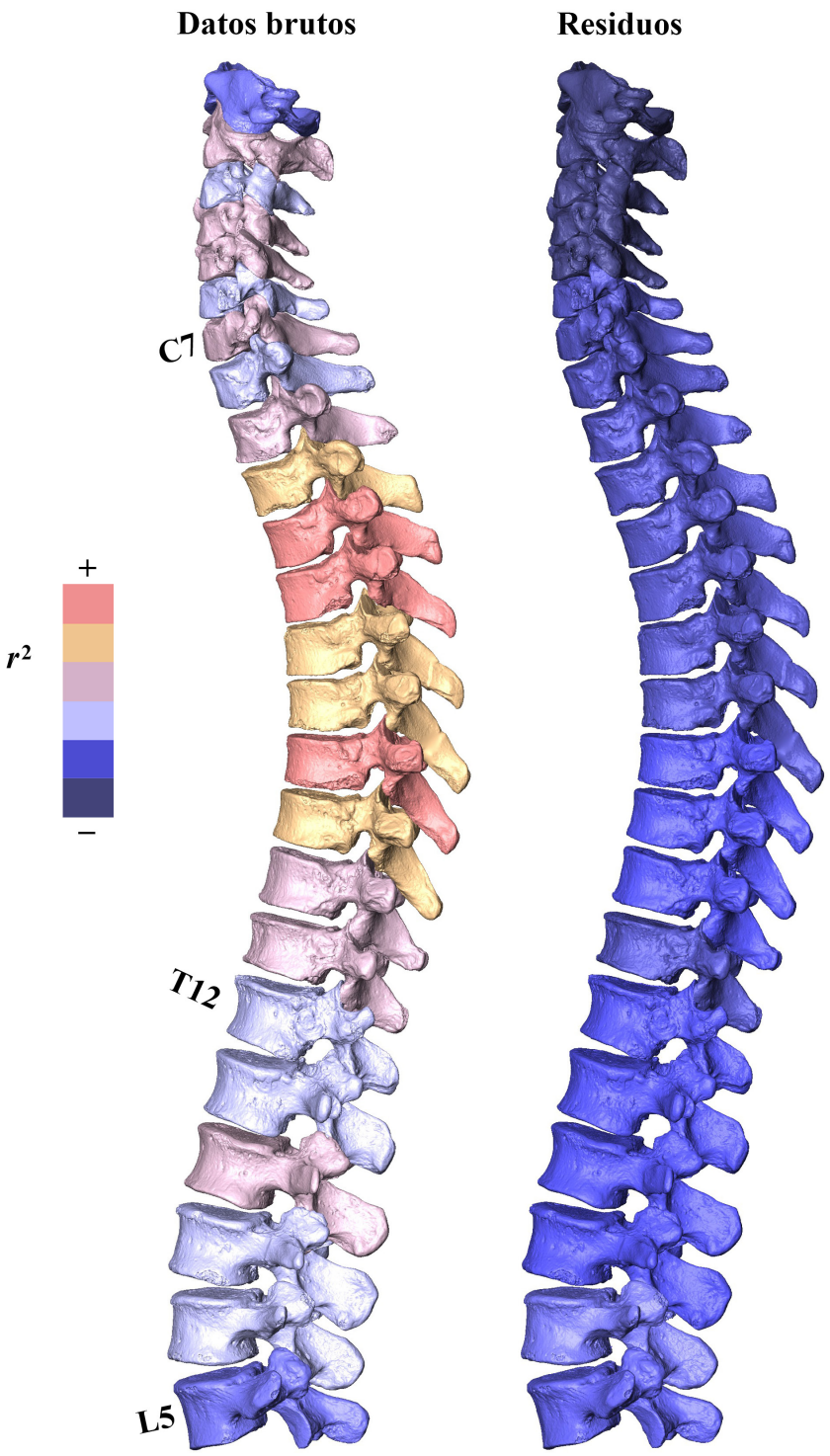


Figura 7.6 Magnitudes globales de integración en cada vértebra a partir de las matrices brutas (izquierda) y residuales (derecha). Estos valores están extrapolados de los valores de integración (r^2) presentados en las Tablas 7.8 y 7.9. En las matrices brutas, la mayor integración se observa en la parte central de la columna vertebral (T3-T9, en colores naranja y amarillo). Se puede observar como los valores de integración decrecen desde la parte central hacia las vértebras C1 y L5, las cuales son las menos integradas de toda la columna vertebral pre-sacra (color azul). Los resultados a partir de las matrices residuales (derecha), muestran como todas las vértebras decrecen en el grado de integración en ausencia de la variación relativa al tamaño. La mayor reducción absoluta de integración debido a la eliminación del factor tamaño afecta principalmente a las vértebras torácicas, justamente las que mostraban mayor integración. Los resultados a partir de las matrices residuales dejan un patrón de integración por el cual los valores se incrementan en dirección cráneo-caudal. Este patrón es similar al observado en la Figura 7.4.

Una vez hecho esto, y con el objetivo de evaluar la influencia del tamaño en la integración, repetimos de nuevo los análisis utilizando las matrices residuales. Los resultados obtenidos a partir de estos nuevos análisis muestran que la magnitud media de integración para todas las vértebras de la columna vertebral pre-sacra es de 0,064, casi un tercio del valor obtenido a partir de las matrices brutas. Los valores mínimos se observan de nuevo en la vértebra C1 (0,040), pero en esta ocasión el valor máximo se produce en la vértebra L4 (0,103) y no en la parte central de la región torácica. Por lo tanto, se observa cómo el tamaño tiene influencia en la magnitud de integración global, ya que la aumenta en todas las vértebras de la columna vertebral pre-sacra, siendo la influencia mayor en la región torácica. Una vez la influencia del tamaño es eliminada, la columna vertebral pre-sacra muestra un claro un claro patrón por el cual hay un incremento de la magnitud de integración en dirección cráneo-caudal (Figura 7.6), es decir: cervical (media = 0,050) < torácica (media = 0,063) < lumbar (media = 0,085). Este patrón difiere del observado a partir de las matrices brutas en el cual las vértebras de la región torácica mostraban los valores más altos, es decir: cervical < torácica > lumbar. Todos los test comparativos (Kruskal-Wallis) muestran que las diferencias de integración entre las regiones anatómicas son significativamente diferentes (p-valor < 0,01). Las diferencias observadas a lo largo de la columna vertebral pre-sacra van en concordancia con la predicción que hemos hecho anteriormente por la cual esperábamos que existiesen diferencias en las magnitudes de integración entre regiones potencialmente debidas a factores funcionales y de desarrollo.

7.3.3 Medidas de evolvabilidad y restricción

Para abordar la cuestión de la capacidad de una matriz de V/CV para facilitar o restringir la evolución, cuatro medidas fueron utilizadas a partir de matrices brutas y residuales, evolvabilidad, flexibilidad, respondabilidad y restricción. Los resultados se presentan en las Tablas 7.8 y 7.9 y en la Figura 7.7. Los resultados a partir de las matrices brutas, muestran un claro patrón por el cual los valores de evolvabilidad y respondabilidad incrementan en la dirección cráneo-caudal a lo largo de la columna vertebral. La tercera medida, flexibilidad, muestra los valores más altos en las regiones cervical y lumbar. Finalmente, los valores del índice de restricción varían en un rango entre 0,840 (T3) y 0,650 (L5), y siguen un patrón similar al mostrado por el índice de integración (ver Tabla 7.8).

Al analizar estos índices a partir de las matrices residuales (i.e., tamaño controlado), hay una disminución notable en los valores de estos índices en comparación con los

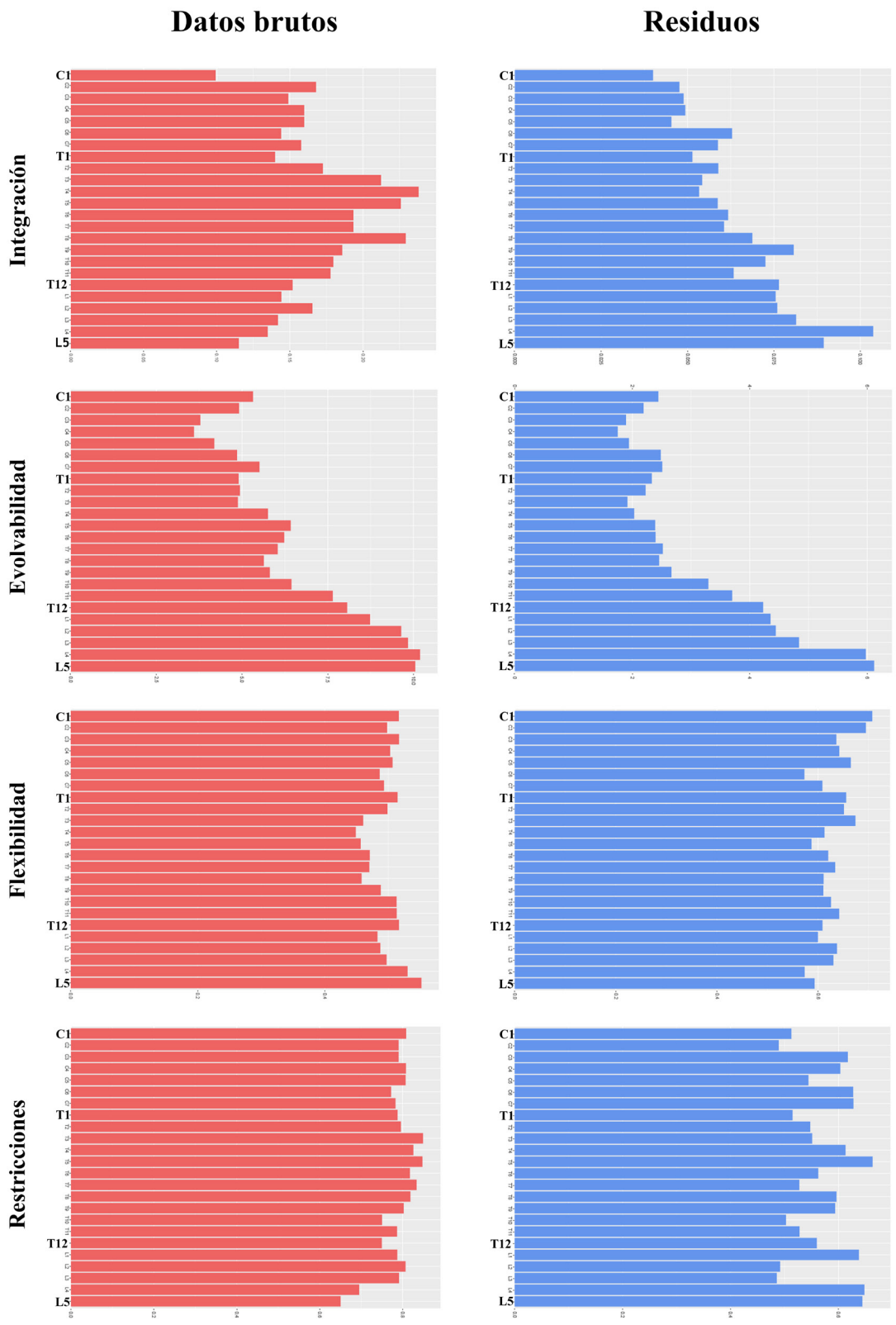


Figura 7.7 Valores de la medida de integración y de las respuestas a la selección a partir de las matrices brutas (columna izquierda) y residuales (columna derecha) extrapolados de las Tablas 7.8 y 7.9. En todos los análisis, con la excepción de la flexibilidad, los valores decrecen una vez la variación relativa al tamaño ha sido eliminada (matrices residuales). Aun así, el patrón general no cambia a lo largo de la columna vertebral en los diferentes índices, excepto en el de integración (ver Figura 7.6).

resultados obtenidos a partir de las matrices brutas. La única excepción es la medida de flexibilidad, la cual obtiene valores ligeramente más altos (Tabla 7.9). A pesar de esta disminución en los valores obtenidos por las medidas de respuesta a la selección, el patrón observado en los análisis a partir de las matrices brutas para los índices de evolvabilidad y respondabilidad (incremento de los valores en dirección cráneo-caudal), no varía una vez eliminado el factor tamaño de las matrices de correlación. En el caso de la medida de restricción a la evolución, la ausencia del factor tamaño resulta en una disminución importante de los valores obtenidos en comparación con los resultados observados en los análisis a partir de las matrices brutas. Es importante destacar que una vez el factor tamaño es eliminado de las matrices de correlación, aquellas que presentan una mayor integración son al mismo tiempo, las que muestran una mayor evolvabilidad.

Para analizar la influencia de la integración en las medidas de respuesta a la selección, correlacionamos esta última con cada una de ellas. Los resultados obtenidos a partir de las matrices brutas muestran que la integración tan sólo tiene una influencia significativa en las medidas de restricción (correlación positiva) y de flexibilidad (correlación negativa). Estos mismos análisis, pero a partir de las matrices residuales arrojan resultados completamente diferentes. Todas las interacciones entre la integración y las medidas de respuesta a la selección son significativas (correlación negativa con la flexibilidad) con la excepción de la restricción (Figura 7.8). Finalmente, con el objetivo de ver la influencia que tiene la restricción en la capacidad de las vértebras de responder en la dirección de la selección, correlacionamos este índice (i.e., restricción) con los de respondabilidad y evolvabilidad. Los resultados para ambos índices, tanto a partir de las matrices brutas como residuales, muestran que la correlación entre la restricción y la capacidad de responder y de evolucionar en la dirección de selección de las vértebras es negativa (p-valor = <0,01). La única excepción se muestra entre la restricción y la evolvabilidad a partir de las matrices residuales, en este caso los resultados presentan una baja correlación positiva, aunque significativa (Figura 7.9).

En resumen, los patrones de evolvabilidad son similares, independientemente de la influencia del tamaño. Eso sí, una vez este factor es eliminado de las matrices de correlación, las magnitudes de integración decrecen, especialmente en aquellas vértebras con magnitudes de integración mayores (Figura 7.7). Finalmente, en los resultados a partir de las matrices brutas, el índice de evolvabilidad no muestra una correlación significativa con la integración, algo que sí sucede una vez el factor del tamaño es

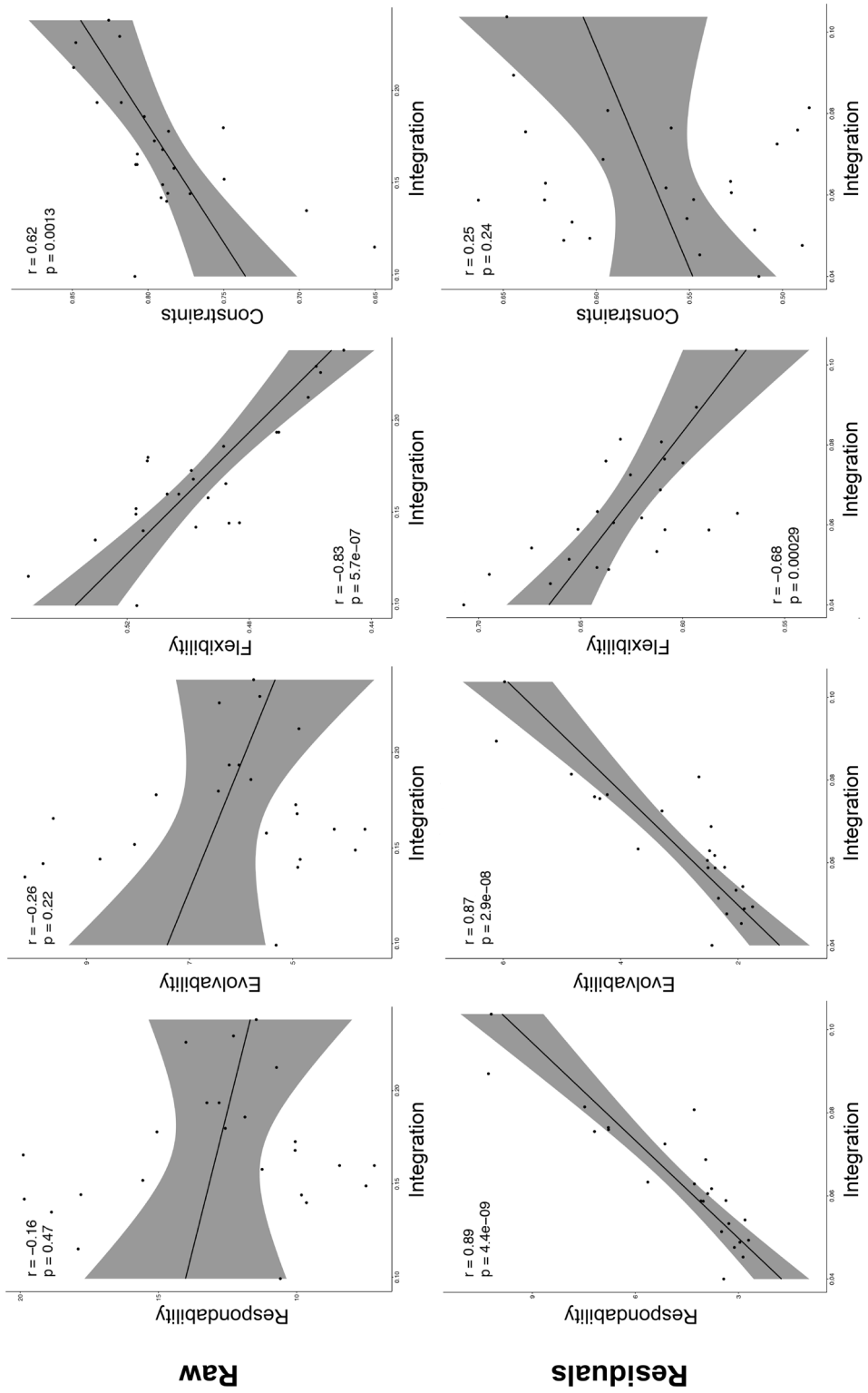


Figura 7.8 Los diagramas de dispersión muestran la correlación (r) entre la integración (r^2) y las medidas de respuesta a la selección a partir de las matrices brutas (fila superior) y residuales (fila inferior) de la columna vertebral pre-sacra.

eliminado de las matrices de correlación. De manera contraria a nuestra predicción, por la cual esperábamos una relación significativa entre las medidas de integración y de evolvabilidad, los resultados obtenidos indican que no existe una correlación significativa entre ellos.

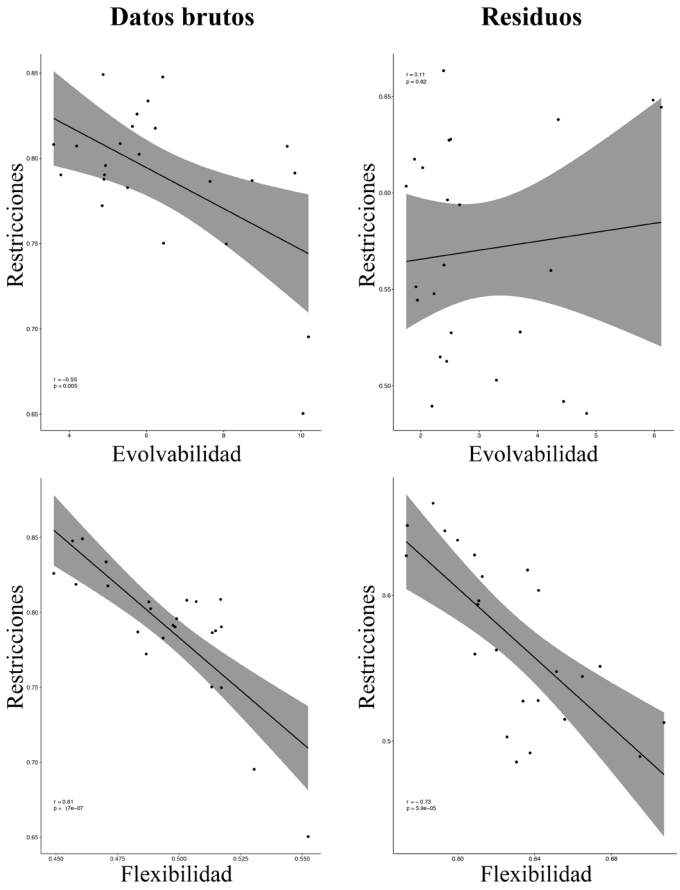


Figura 7.9 Diagrama de dispersión que muestra la relación entre la restricción con otras dos medidas de respuesta a la selección, la evolvabilidad y la flexibilidad a partir de las matrices de correlación brutas (fila superior) y residuales (fila inferior) en las vértebras pre-sacras de la columna vertebral.

Tabla 7.8 Resultados de los índice de integración (W.C.C. y r^2), modularidad (CR) y de las medidas de respuestas evolutivas a la selección a partir de las matrices brutas.

Análisis		W.C.C.[a]		r^2		Respondab.		Evolvab.		Flexibilidad		Restriccion.		CR[b]
	n	Valor	SE	Valor	SE	Valor	SE	Valor	SE	Valor	SE	Valor	SE	Valor
C1	99	1,425	0,024	0,099	0,001	10,588	0,197	5,320	0,111	0,517	0,004	0,809	0,008	NP
C2	102	2,530	0,041	0,168	0,001	10,054	0,196	4,913	0,111	0,498	0,004	0,790	0,007	NP
C3	104	2,229	0,033	0,149	0,001	7,489	0,140	3,783	0,079	0,517	0,004	0,790	0,008	0,998
C4	104	2,403	0,040	0,160	0,001	7,188	0,133	3,596	0,078	0,503	0,003	0,808	0,008	**0,889***
C5	104	2,403	0,042	0,160	0,001	8,446	0,154	4,192	0,088	0,507	0,004	0,807	0,008	**0,902***
C6	104	2,151	0,033	0,144	0,001	9,824	0,181	4,853	0,109	0,487	0,003	0,772	0,008	**0,937***
C7	102	2,368	0,038	0,158	0,001	11,248	0,215	5,508	0,128	0,493	0,004	0,783	0,008	1,063
T1	96	2,072	0,028	0,140	0,001	9,644	0,177	4,900	0,106	0,515	0,004	0,788	0,008	0,986
T2	98	2,599	0,041	0,173	0,001	10,049	0,193	4,939	0,112	0,499	0,004	0,796	0,008	1,142
T3	97	3,233	0,051	0,212	0,001	10,727	0,215	4,877	0,119	0,461	0,004	0,849	0,008	1,028
T4	95	3,640	0,047	0,238	0,001	11,460	0,223	5,756	0,127	0,449	0,004	0,826	0,007	1,096
T5	97	3,698	0,048	0,226	0,001	14,006	0,263	6,422	0,149	0,457	0,004	0,848	0,008	**0,981***
T6	95	3,446	0,047	0,193	0,001	13,247	0,260	6,229	0,139	0,471	0,004	0,818	0,008	**0,987***
T7	95	2,927	0,043	0,193	0,001	12,804	0,248	6,039	0,139	0,470	0,004	0,834	0,007	**0,948***
T8	94	3,498	0,042	0,229	0,001	12,284	0,239	5,636	0,136	0,458	0,003	0,819	0,007	**0,798***
T9	95	2,805	0,038	0,186	0,001	11,869	0,226	5,809	0,134	0,488	0,003	0,802	0,008	**0,811***
T10	95	2,708	0,036	0,180	0,001	12,578	0,220	6,441	0,134	0,513	0,004	0,750	0,008	**0,786***
T11	93	2,674	0,042	0,178	0,001	15,054	0,256	7,646	0,149	0,513	0,004	0,786	0,008	**0,944***
T12	90	2,252	0,038	0,152	0,001	15,565	0,271	8,066	0,166	0,517	0,003	0,750	0,009	0,918
L1	93	2,123	0,031	0,144	0,001	17,805	0,311	8,736	0,185	0,483	0,003	0,787	0,008	0,951
L2	82	2,453	0,046	0,165	0,001	19,889	0,384	9,643	0,229	0,488	0,004	0,807	0,008	0,960
L3	84	2,079	0,036	0,142	0,001	19,853	0,386	9,841	0,239	0,497	0,004	0,791	0,008	0,995
L4	85	1,969	0,025	0,135	0,001	18,869	0,281	10,19	0,190	0,530	0,003	0,695	0,009	**0,801***
L5	85	1,653	0,023	0,115	0,000	10,588	0,253	10,05	0,173	0,552	0,003	0,650	0,009	**0,749***

[a]Coeficiente de correlación de Wagner (W.C.C. por sus siglas en Inglés).
[b]Ratio de covarianza (CR por sus siglas en Inglés).
Valores de CR significativos (**p*-valor < 0,05) con resultados <1 (en negrita) indican una relativa modularización entre el cuerpo vertebral y el arco neural, mientras que los valores = 0, quiere decir que existe una absoluta independencia entre ambos módulos.
Respondab. = Respondabilidad.
Evolvab. = Evolvabilidad.
Restriccion. = Restricciones.

Tabla 7.9 Resultados de los índice de integración (W.C.C. y r^2), modularidad (CR) y de las medidas de respuestas evolutivas a la selección a partir de las matrices residuales.

Análisis		W.C.C.[a]		r^2		Respondab.		Evolvab.		Flexibilidad		Restriccion.		CR[b]
	n	Valor	SE	Valor	SE	Valor	SE	Valor	SE	Valor	SE	Valor	SE	Valor
C1	99	0,479	0,010	0,040	0,000	3,429	0,034	2,444	0,028	0,707	0,003	0,513	0,009	NP
C2	102	0,605	0,007	0,048	0,000	3,117	0,028	2,192	0,024	0,695	0,002	0,489	0,009	NP
C3	104	0,628	0,009	0,049	0,000	2,958	0,035	1,894	0,026	0,636	0,003	0,617	0,009	1,525
C4	104	0,636	0,007	0,049	0,000	2,705	0,030	1,752	0,022	0,642	0,003	0,604	0,009	1,619
C5	104	0,571	0,008	0,045	0,000	2,865	0,027	1,943	0,022	0,665	0,003	0,544	0,009	1,488
C6	104	0,853	0,010	0,063	0,000	4,282	0,058	2,484	0,041	0,573	0,003	0,627	0,009	1,391
C7	102	0,784	0,010	0,059	0,000	4,092	0,053	2,511	0,037	0,609	0,003	0,628	0,009	1,130
T1	96	0,656	0,009	0,051	0,000	3,490	0,036	2,333	0,030	0,656	0,003	0,515	0,008	2,404
T2	98	0,779	0,016	0,059	0,000	3,365	0,035	2,228	0,029	0,651	0,003	0,548	0,009	0,898
T3	97	0,703	0,013	0,054	0,000	2,810	0,029	1,918	0,024	0,674	0,003	0,551	0,009	0,903
T4	95	0,685	0,008	0,053	0,000	3,280	0,041	2,034	0,029	0,613	0,003	0,613	0,009	**0,805**
T5	97	0,775	0,008	0,059	0,000	4,022	0,058	2,390	0,040	0,587	0,003	0,663	0,009	0,937
T6	95	0,820	0,008	0,062	0,000	3,781	0,040	2,397	0,032	0,620	0,003	0,563	0,009	0,995
T7	95	0,801	0,010	0,061	0,000	3,896	0,041	2,521	0,034	0,634	0,003	0,527	0,009	0,892
T8	94	0,930	0,012	0,069	0,000	3,952	0,048	2,458	0,036	0,611	0,003	0,596	0,009	1,252
T9	95	1,124	0,015	0,081	0,000	4,289	0,049	2,666	0,038	0,610	0,003	0,594	0,009	1,572
T10	95	0,992	0,010	0,073	0,000	5,140	0,050	3,295	0,043	0,626	0,003	0,503	0,008	1,602
T11	93	0,841	0,010	0,063	0,000	5,638	0,056	3,702	0,047	0,642	0,003	0,528	0,009	1,510
T12	90	1,046	0,016	0,076	0,000	6,787	0,075	4,228	0,059	0,609	0,003	0,560	0,009	1,239
L1	93	1,024	0,013	0,076	0,000	7,190	0,094	4,354	0,067	0,600	0,003	0,638	0,009	1,474
L2	82	1,020	0,012	0,076	0,000	6,783	0,063	4,445	0,056	0,638	0,003	0,492	0,009	1,388
L3	84	1,112	0,013	0,081	0,000	7,476	0,072	4,839	0,064	0,630	0,003	0,486	0,009	1,260
L4	85	1,472	0,018	0,104	0,000	10,196	0,128	5,978	0,094	0,574	0,003	0,648	0,009	1,105
L5	85	1,242	0,017	0,089	0,000	10,277	0,143	6,118	0,099	0,593	0,003	0,644	0,009	0,883

[a]Coeficiente de correlación de Wagner (W.C.C. por sus siglas en Inglés).
[b]Ratio de covarianza (CR por sus siglas en Inglés).
Valores de CR significativos (**p*-valor < 0,05) con resultados <1 (en negrita) indican una relativa modularización entre el cuerpo vertebral y el arco neural, mientras que los valores = 0, quiere decir que existe una absoluta independencia entre ambos módulos.
Respondab. = Respondabilidad.
Evolvab. = Evolvabilidad.
Restriccion. = Restricciones.

7.3.4 Hipótesis de dos módulos

Los resultados de la hipótesis que testa la independencia relativa entre el cuerpo vertebral y el arco neural a partir de las matrices brutas y residuales se presentan en las Tablas 7.8 y 7.9 (CR). Los resultados de los análisis a partir de las matrices de correlación brutas muestran que no todas las vértebras presentan un modelo de dos módulos (*p*-valor < 0,05). Aquellas vértebras que sí muestran una relativa independencia significativa entre el cuerpo vertebral y el arco neural son vértebras contiguas unas a otras y agrupadas dentro de cada región vertebral, C4-C6 en la región cervical, T5-T11 en la región torácica y L4-L5 en la región lumbar. Cabe destacar que las vértebras T12 y L1 obtienen resultados cercanos al límite de significación asignado para la hipótesis de modularidad (*p*-valor 0,051 y 0,052, respectivamente). Los resultados, una vez eliminado el factor tamaño, revelan que tan sólo la vértebra T4 respalda el modelo de dos-módulos. De estos resultados es destacable el hecho de que, a pesar de que el tamaño es un factor importante en la integración, una vez hemos eliminado su influencia, la hipótesis de la modularidad prácticamente no es respaldada en ninguna vértebra de la columna vertebral pre-sacra. Finalmente, tal y como habíamos hipotetizado, no todas las vértebras pre-sacras muestran una modularidad significativa entre el cuerpo vertebral y el arco neural.

7.4 DISCUSIÓN

Los resultados de esta investigación aportan nuevos datos al conocimiento de la evolución de la columna vertebral en los humanos modernos; más concretamente, en cómo está internamente organizada a nivel vertebral y regional, y sobre cuál es el papel que la selección ha jugado en dar forma a la morfología de esta compleja estructura. Para ello, hemos investigado patrones y magnitudes de integración, modularidad y la capacidad para responder a la selección de la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos. En cualquier caso, es complicado entender todo el proceso que ha influenciado la evolución de una estructura tan compleja. Galis (1999b: 88) comparte igualmente esta perspectiva al definir la complejidad que tiene trabajar con estructuras merísticas: "... uno quiere entender tanto las transformaciones del desarrollo como las evolutivas. El empleo de la homología es una herramienta útil en los análisis de transformación, pero la complejidad de las interacciones involucradas en tal proceso deberían llevar a uno a aceptar que a menudo no existe una conclusión simple en lo referente a la homología de las estructuras..." (traducción del que suscribe).

7.4.1 Evolvabilidad y flexibilidad vertebral

Independientemente de la inclusión del tamaño, los análisis de evolvabilidad (definida como la cantidad de respuesta de un organismo en la dirección de la selección), han mostrado que las vertebras caudales pre-sacras de los humanos modernos tienen mayor capacidad de evolucionar que aquellas situadas en una posición más craneal en la columna vertebral. Este patrón que muestran los índices de evolvabilidad en los humanos modernos podría ser común para todos los mamíferos, y por tanto, podría ayudar a explicar el proceso de evolución fenotípica de la columna vertebral en este clado en regiones diferenciadas. Por lo que sabemos, está claro el papel que juegan los genes *Hox* en la formación del patrón del plan corporal (Burke et al., 1995), pero cómo las regiones de la columna vertebral se han convertido en módulos morfológicamente diferenciados es un tema más controvertido. A pasar de que la regionalización y la heterogeneización de la columna vertebral se ha ido incrementando con el tiempo evolutivo, recientemente se ha propuesto que estos dos procesos han evolucionado de manera independiente (Jones et al., 2018a). El origen de la regionalización de la columna vertebral pre-sacra de los mamíferos parece tener su origen con la aparición del módulo torácico, y termina con la evolución de la región lumbar más tardíamente en los mamíferos terios (Jones et al., 2018a). Factores funcionales relacionados con la locomoción influencian la estructura vertebral en términos del número de vértebras y de la forma de las mismas, con una repercusión especial en la región lumbar debido al papel crítico de ésta en la locomoción de los mamíferos (Jones et al., 2018a, b). Por ejemplo, la postura ortógrada y el bipedismo de los *Homo sapiens* (Spoor et al., 1994) se caracteriza por la presencia de una lordosis lumbar, un carácter relacionado con este modo de locomoción único (Hayama et al., 1992; Gómez-Olivencia et al., 2017). En base a esto, los mayores índices de evolvabilidad observados en este estudio en la región lumbar de la columna de los humanos modernos, podrían proveer el escenario ideal para responder positivamente a la presión de la selección fomentando la variación en esta región, mientras que en la región cervical y en parte en la torácica, los elementos vertebrales responderían en un grado menor a la selección debido las restricciones relacionadas con el desarrollo (Galis, 1999a).

Por el contrario, los valores obtenidos por la flexibilidad, los cuales representan la capacidad de las vértebras para seguir la dirección de selección, son altos y similares en todas las vértebras. Esto quiere decir que la columna vertebral pre-sacra en los humanos modernos puede actuar como una estructura global de respuesta, y seguir las demandas de

la selección bajo un escenario de cambio en la dirección de la misma con el objetivo de evitar problemas funcionales generales. En este escenario, una vez producida la alineación con el vector de selección, cada región de la columna respondería a las demandas de la misma con un grado diferente de intensidad, actuando como módulos relativamente independientes.

Además de los factores funcionales, se ha sugerido que factores relacionados con el desarrollo restringen el número de vértebras en la columna vertebral y su morfología (Asher et al., 2011; Buchholtz et al., 2012; Randau y Goswami, 2017b), y por tanto, también pueden haber influenciado en las disparidades observadas en el grado de evolvabilidad entre las vértebras. Por ejemplo, la columna vertebral muestra distintos tiempos de desarrollo en la formación de las curvaturas que la conforman. En el caso de la lordosis lumbar, una característica propia de los homininos (Been et al., 2012; Gómez-Olivencia et al., 2017), y en contraposición a la curvatura en las regiones cervical y torácica, incrementa su grado de curvatura durante el crecimiento post-natal hasta la pubertad (Cil et al., 2005; Giglio y Volpon, 2007). Randau et al. (2016) también encuentran que las vértebras caudales pre-sacras en los felinos tienen mayor capacidad de respuesta evolutiva que las vértebras situadas más cranealmente. Este patrón lo relacionan con que la morfología de la región lumbar mostraría una señal ecológica más fuerte y la mayor variación en la forma de las vértebras en esta región sería debida a las diferencias en la locomoción entre las diferentes especies. En base a esto, podemos sugerir que el patrón de evolvabilidad (i.e., incremento de los valores en la dirección cráneo-caudal), y la similitud de los valores de flexibilidad presentes a lo largo de la columna vertebral pre-sacra en los humanos modernos podrían ser una característica común en los mamíferos debido al plan corporal tan restringido en este grupo. Aun así, también sugerimos que podrían existir diferencias potenciales en las magnitudes de evolvabilidad entre módulos dependiendo de las características propias de cada grupo/taxón en el desarrollo, en la diversidad ecológica, y en el comportamiento locomotor.

7.4.2 Integración intra-vertebral

Las respuestas evolutivas de las vértebras a las presiones de la selección están condicionadas por múltiples factores. Esta influencia está representada en la variación de los caracteres de las vértebras y en la distribución de dicha variación. Una alta variación concentrada en unos pocos ejes del morfoespacio (i.e., integración) podría restringir las

respuestas a la selección, empujándolas hacia los ejes de máxima variación. Por tanto, se ha hipotetizado que la integración sesga la evolvabilidad, es decir, la capacidad de los organismos de responder en la dirección de la selección (Wagner, 1996). Antes de analizar la influencia potencial que tiene la integración en la respuesta a la selección, calculamos la magnitud de integración de cada vértebra de manera individual a lo largo de toda la columna. Los resultados del índice de integración indican que las vértebras torácicas, especialmente en la parte central de la región (e.g., T4, T5, T8), son las vértebras más integradas. Dos vértebras marcan la excepción en esta región debido a sus relativamente bajos niveles de integración, la primera vértebra torácica (T1) y la última (T12). A partir de esta zona torácica central de máxima integración, las magnitudes de integración decrecen hacia las vértebras más periféricas de la columna vertebral pre-sacra (primera cervical o C1 y quinta lumbar o L5, respectivamente). En base a esto, hipotetizamos que este patrón, por el cual la integración decrece desde la parte central de la columna vertebral pre-sacra hasta alcanzar los mínimos en aquellas vértebras que están próximas a, o articulan con otros elementos anatómicos, podría explicarse por la necesidad de estas vértebras de ser más flexibles en sus respuestas a los cambios morfológicos acaecidos en cráneo (Lieberman et al., 2000) y en la pelvis (Grabowski et al., 2011) durante el proceso de adquisición de la locomoción bípeda en el caso del linaje humano.

Así mismo, igualmente sugerimos que este patrón presente en los humanos modernos, como en otras especies de mamíferos (e.g., Buchholtz, 2011), podría haberse desarrollado a partir de un patrón general presente en los mamíferos. Según esta hipótesis, las vértebras periféricas (es decir, más alejadas del centro del cuerpo) habrían reducido sus niveles de integración por medio de la parcelación de las interacciones entre caracteres (Wagner y Altenberg, 1996), lo cual ocurre en elementos seleccionados funcionalmente (Hallgrímsson et al., 2002), favoreciendo la evolución de estos de manera más independiente (Rolian et al., 2009). Esta influencia y los cambios consecuentes en las zonas más periféricas de la columna vertebral disminuirían hacia la zona central de la columna vertebral situada en el centro del cuerpo, donde se han registrado las mayores magnitudes de integración, un reflejo de la estabilidad evolutiva de esta región. En cualquier caso, es importante subrayar la dificultad de comparar medidas de integración y evolvabilidad en la columna vertebral obtenidos en este estudio, con los resultados en otros elementos anatómicos realizados en otros trabajos debido a diferencias en la metodología y en las muestras utilizadas. Por ello, futuros estudios centrados en otros elementos anatómicos, y aplicando un diseño metodológico similar al realizado en el

presente trabajo son necesarios para poder calibrar los patrones de integración de la columna vertebral en comparación con el resto del esqueleto.

Con el objetivo de entender el papel de la integración en la evolución de la columna vertebral en los humanos modernos, correlacionamos las magnitudes de integración obtenidas con los valores de las distintas medidas de respuesta a la selección. Como primer dato interesante, obtuvimos unos resultados similares a los obtenidos por Marroig et al. (2009) en el estudio sobre el cráneo en mamíferos: la integración arrojó una alta y significativa correlación con la restricción a la selección, unos resultados no significativos con la respondabilidad y la evolvabilidad y, una alta, significativa y negativa correlación con el índice de flexibilidad. Estos resultados indican que, efectivamente, la integración restringe la capacidad de la columna vertebral de los humanos para seguir a la selección, pero que no influye de manera significativa la magnitud de respuesta a la selección, incluso en la dirección de la misma. Es más, esta idea se ve reforzada por la correlación negativa que la integración presenta con la flexibilidad, lo cual viene a recalcar que la integración actúa como una fuerza estabilizadora inhibiendo la capacidad de las vértebras para seguir a la selección. En este escenario de integración y de respuestas a la evolución en el que se encuentra la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos, sugerimos que las vértebras de la región torácica sufrirían mayores restricciones para evolucionar que el resto de las vértebras de la columna vertebral pre-sacra, probablemente debido a la mayor complejidad de las interacciones de estas vértebras con el resto de la caja torácica, básicamente con las costillas (Kapandji, 1980; Gómez-Olivencia et al., 2018).

La selección en la región torácica ha favorecido la eficacia relativa (*relative fitness* en voz inglesa) en comparación con las regiones cervical y lumbar, limitando el grado de movimiento antero-posterior. En los humanos modernos esto es especialmente pronunciado en el área de las vértebras T2-T10 debido a la orientación caudal de las apófisis espinosas (Latimer y Ward, 1993; White y Folkens, 2005; Gómez-Olivencia et al., 2018), lo cual previene un mayor grado de flexión-extensión (Kapandji, 1980). También podría haber influenciado el hecho de que la caja torácica fue el primer módulo en aparecer en los mamíferos (Jones et al., 2018a), resultando en un módulo estable de forma temprana en el tiempo evolutivo. A parte de todo esto, cabe destacar y recordar que según los resultados cosechados en el presente estudio, la primera y la última vértebra torácicas (T1 y T12 respectivamente), se salen de la norma general presente en el resto de vértebras torácicas al mostrar unos niveles más bajos de integración y de restricción a la

selección. A nivel evolutivo, la disminución de los niveles de integración y de restricción les habría permitido ser más adaptables a las presiones de la selección, relajando de esta forma la transición de un módulo regional al otro sin afectar la estructura funcional global. Dicho esto, estas dos vértebras también muestran los niveles más altos de flexibilidad de toda la columna vertebral pre-sacra junto con el atlas (C1), la vértebra C3 y las dos últimas vértebras lumbres (L4 y L5). Todas ellas corresponden con los límites morfológicos (o adyacentes a ellos) del esqueleto axial pre-sacral y que están regulados por la expresión de los genes *Hox* (Buchholtz et al., 2012).

7.4.3 Integración ínter-vertebral y regionalización

La relación existente entre la restricción numérica y la heterogeneidad morfológica entre regiones de la columna vertebral, es un aspecto que ya ha sido previamente observado (Bateson, 1894; Müller et al., 2010; Buchholtz et al., 2012). De manera similar, en este trabajo observamos una estrecha relación entre el papel de los genes *Hox* que regulan los límites morfológicos de la columna vertebral pre-sacra con dos índices de respuesta evolutiva, la flexibilidad y la evolvabilidad. El patrón mostrado por la evolvabilidad, por el cual hay un incremento de los valores de ésta en dirección cráneo-caudal (ver más arriba), podría estar relacionado con la organización del plan corporal. Las regiones más restringidas desde el punto de vista de la variación en el número de vértebras (i.e., región cervical), muestran una menor evolvabilidad que la región torácico-lumbar, donde la variación merística es más flexible (Buchholtz, 2011).

Además, también se puede observar una estrecha asociación entre vértebras de la misma región en el análisis de correlación entre vértebras (*across vertebrae*), con niveles de interacción entre las mismas que claramente diferencian un módulo cervical, uno torácico y uno lumbar. Aun así, los resultados del análisis cluster representado por el dendrograma de la Figura 7.5 muestra cómo la expresión del gen *Hox9* a nivel de la vértebra T7 puede subdividir la región torácica en dos, un módulo torácico craneal y otro caudal. Como resultado, este modelo sugiere una columna vertebral pre-sacra dividida en cuatro módulos regionales. Desde el punto de vista de las interacciones entre la vértebras, el módulo cervical muestra una mayor independencia sobre la región torácica que el módulo lumbar, el cual mantiene una relativa independencia sobre la región torácica pero en menor grado que el cervical. Factores biomecánicos relacionados con la ausencia de estructuras articuladas en el límite torácico-lumbar, podrían explicar la mayor interacción

en este área en comparación con el límite cérvico-torácico (ten Broek et al., 2012). En éste sentido, Arnold et al. (2017) han propuesto recientemente que la región del cuello se ha integrado estrechamente con la organización músculo-esqueletal de las extremidades superiores durante la evolución de los mamíferos. Esta estrecha relación de dependencia, se ha demostrado que responde a una fuerte restricción pleiotrópica asociada a múltiples tipos de cáncer infantil, lo cual impide cualquier cambio en la organización en el límite cérvico-torácico y derivando en una fuerte selección estabilizadora (Galis, 1999a). En cambio, estudios clínicos similares buscando posibles problemas derivados de cambios o movimientos en la organización del límite torácico-lumbar, han concluido que no existen tales restricciones en esta región (ten Broek et al., 2012).

Como hemos visto, los límites entre módulos son las zonas de interacción más débiles entre vértebras, y ahora vamos a ver cómo las zonas de interacción más fuertes se producen entre las vértebras situadas en la parte central de cada región. Esto produce como resultado, un patrón de interacciones creciente en la dirección cráneo-caudal desde el centro de cada módulo. Ese patrón podría estar relacionado con factores funcionales relacionados con la postura, donde las vértebras situadas en el centro del módulo jugarían un papel funcional más importante que el resto. Por regiones, las interacciones más fuertes se producen en la región lumbar, seguida de la torácica y finalmente de la cervical. La postura ortógrada que muestran los humanos modernos implica que la columna vertebral soporte un incremento del estrés gravitacional en la dirección cráneo-caudal, la cual es transmitida a través de las vértebras (Pal y Routal, 1986, 1987; Pal, 1989; Shapiro, 1993). Dicho esto, la región lumbar soporta una gran parte del peso corporal y un gran estrés biomecánico (Lovejoy, 2005; Gómez-Olivencia et al., 2017). Cabe resaltar que el grado de interacciones observado entre las vértebras en cada región anatómica, no corresponde con el grado de integración dentro de cada vértebra individual (i.e., integración global) como hemos visto anteriormente. Mientras que las interacciones más altas entre vértebras se producen en el módulo lumbar, a nivel individual las vértebras torácicas son las más integradas. Esta disminución en el nivel de integración a nivel individual en las vértebras lumbares, les podría haber permitido responder en mayor grado en la dirección de la selección (ver más arriba) favoreciendo cambios en la morfología de las vértebras, como pueden ser unos mayores cuerpos vertebrales, y produciendo al mismo tiempo una gran interacción ínter-vertebral para responder a las necesidades funcionales.

Más allá de esto, a pesar de que hemos enfatizado la existencia de un claro patrón

regional modular en la columna vertebral pre-sacra, es importante remarcar que todos los elementos vertebrales muestran valores altos (y significativos) de integración. Esta circunstancia podría estar ligada a la necesidad que tienen las estructuras con un papel funcional crucial en el organismo de limitar la cantidad de fuertes cambios morfológicos que comprometan la estabilidad funcional (Riedl, 1975).

7.4.4 Modularidad intra-vertebral. Hipótesis dos-módulos

La modularidad no es sólo una propiedad general representada en la columna vertebral pre-sacra a nivel intra-regional, sino que también está presente en las vértebras a nivel individual. En este estudio, la hipótesis de dos-módulos dentro de cada vértebra es respaldada en 12 de las 22 vértebras localizadas en áreas específicas de la columna vertebral. Estas corresponden con vértebras localizadas en la parte central de las regiones cervical y torácicas, es decir, no son vértebras morfológicamente "transicionales" o situadas cerca de los límites anatómicos entre regiones. En cambio, en la región lumbar, las dos últimas vértebras (L4 y L5) son las únicas que presentan modularidad interna. Es interesante destacar que esta ausencia de modularidad intra-vertebral en elementos situados en zonas transicionales entre módulos regionales ya había sido previamente observado en los felinos (Randau y Goswami, 2017a). En este estudio, Randau y Goswami (2017a) sugieren que a nivel evolutivo se habría producido lo que ellas denominan una ruptura en la modularidad de desarrollo (*developmental modularity breakup* en voz inglesa) en las áreas centrales para mantener una mayor organización modular de la columna vertebral. Curiosamente y para terminar, en el presente trabajo hemos encontrado que aquellas vértebras que están fuertemente integradas son también las que respaldan la hipótesis de modularidad propuesta (i.e., la relativa independencia entre el cuerpo vertebral y el arco neural). Esta circunstancia, *a priori* contradictoria con la teoría general de la integración y la modularidad, parece ser una propiedad común de las vértebras tal y como ha sido mostrado en este estudio pero también en otros trabajos previos (Randau y Goswami, 2017a; Arlegi et al., 2018).

7.4.5 La influencia del tamaño

Con el objetivo de observar la influencia potencial del tamaño en la integración y en las respuestas evolutivas a la selección, en este estudio eliminamos el factor tamaño y

comparamos los resultados con los obtenidos previamente a partir de las matrices brutas. Los resultados mostraron cómo la eliminación de la influencia del tamaño reduce las magnitudes de integración y el grado de restricción a la selección, también la capacidad de las vértebras de responder a las demandas de la selección y finalmente, la capacidad de evolucionar en la dirección de la misma. Tan sólo el índice del flexibilidad, el cual representa la capacidad de las vértebras de seguir la dirección de la selección, aumentó sus valores ante la ausencia de la influencia del tamaño. Cabe destacar que la reducción de la magnitud de integración una vez el factor del tamaño se ha reducido no afecta de igual manera a todas las vértebras. En general, aquellas que a partir de las matrices brutas mostraban una mayor integración (i.e., vértebras torácicas), son las que más se han visto influenciadas por la ausencia del tamaño. Como primera consecuencia de esta influencia dispar en el grado de reducción de la integración a lo largo de la columna vertebral pre-sacra, el patrón de distribución observado ya no es el mismo que el obtenido a partir de las matrices brutas.

La reducción de los valores en los índices de evolvabilidad, respondabilidad y restricción a partir de las matrices residuales, indica que el tamaño es una fuerza estabilizadora que actúa como una restricción evolutiva en la columna vertebral. Esta característica del tamaño se ve confirmada por el incremento de los valores de flexibilidad en todas las vértebras, lo cual aumenta la capacidad potencial de éstas de explorar nuevos ejes del morfoespacio en ausencia del tamaño. Se ha propuesto que los organismos con mayor tamaño corporal muestran mayores magnitudes de evolvabilidad y respondabilidad debido a la covarianza producida por diferencias en la escala (Marroig et al., 2009; Grabowski et al., 2011). En este trabajo, y de igual forma a lo propuesto hasta ahora, también encontramos que, efectivamente, las vértebras de mayor tamaño muestran los mayores valores de evolvabilidad y respondabilidad, pero una vez el factor tamaño se ha eliminado, el patrón se mantiene inalterado. Esto puede indicar que las diferencias entre vértebras, en cuanto a la respuesta a la selección, no son producidas por correlaciones relativas al tamaño vertebral.

Además, en este trabajo no encontramos un incremento respecto a los resultados obtenidos a partir de las matrices brutas, de casos en los que las vértebras respalden la hipótesis de modularidad entre el cuerpo vertebral y el arco neural. Estos resultados son coherentes con los obtenidos en el capítulo 5 y publicados recientemente (Arlegi et al., 2018). En ese trabajo mostrábamos como en los análisis a partir de los residuos, los

valores de integración obtenidos para las vértebras cervicales sub-axiales en homininos era menores que los obtenidos a partir de los datos brutos, al mismo tiempo que el número de vértebras modularizadas se veía reducido. De forma contraria a estos resultados, otras investigaciones en otros elementos anatómicos (e.g., cráneo), mostraban que una gran influencia del tamaño en la variación total oscurecía la distinción potencial de módulos (Mitteroecker y Bookstein, 2007; Porto et al., 2013). Los resultados obtenidos en el presente trabajo los podríamos justificar por el hecho de que eliminar la variación relativa al tamaño, reduce la correlación entre caracteres que tiene como consecuencia una reducción de la integración global. La cuestión es que esta disminución en las interacciones también afecta a los caracteres que se encuentran dentro de un mismo módulo, quedando estas últimas supeditadas a las correlaciones globales. En este estudio, la modularidad ha sido cuantificada calculando la interacción entre el cuerpo vertebral y el arco neural relativa a la integración global de cada vértebras, lo cual representa mejor el concepto biológico de modularidad en lugar que simplemente cuantificando la cantidad de interacciones entre dos conjuntos de caracteres.

Por último, tal y como hemos visto previamente, una vez que eliminamos el factor tamaño, la columna vertebral pre-sacra presenta un patrón creciente en la magnitud de integración en la dirección cráneo-caudal. Este patrón es también visible en los índices de evolvabilidad y respondabilidad, los cuales correlacionan de forma positiva y significativa con la integración. Esta alta y significativa correlación entre integración y evolvabilidad en ausencia del factor tamaño, quiere decir que éste actúa como un factor de atracción (*attractor sensu* Porto et al., 2013) de las respuestas evolutivas a la selección (i.e., el tamaño favorece el incremento de los valores en estos índices), pero en ausencia de la variación relativa al tamaño, la integración se alinea en la dirección de la selección. *A priori*, estos resultados parecen contradecir los principios básicos de la integración, los cuales la presentan como un factor limitador a las respuestas evolutivas, pero en ciertas circunstancias, la restricción de la integración puede favorecer la capacidad de respuesta a la presión de la selección (Cheverud, 1984; Chevin, Lande y Mace, 2010). Por ejemplo, algunos estudios recientes tanto a partir de simulaciones (Villmoare, 2013; Goswami et al., 2014), como basados en datos empíricos en la columna vertebral de los felinos (Randau y Goswami, 2017a), han mostrado que la integración también puede favorecer la variación fenotípica si la integración está alineada en la dirección de la selección. En este escenario, la variación sería dirigida exclusivamente en las direcciones preferenciales del morfoespacio, una circunstancia que potencialmente podría resultar en una situación de

homoplasia y convergencia. Quizás, el papel tan crítico, desde el punto de vista evolutivo y funcional, que cumple la columna vertebral en los mamíferos ha promovido esta asociación entre la integración y la evolvabilidad para poder permitir mayores tasas de cambio evolutivo sin comprometer la estructura global.

7.5 CONCLUSIONES

De este trabajo queremos destacar lo que consideramos tres hallazgos importantes referentes a la organización interna y a la capacidad evolutiva de la columna vertebral de los humanos modernos. El primero es que las vértebras pre-sacras situadas más caudalmente tienen mayor capacidad de evolucionar que las situadas más cranealmente dentro de la columna vertebral. Segundo, que las vértebras centrales de la región torácica están internamente las más integradas, mostrando el resto de la columna vertebral menores valores en las magnitudes de integración conforme nos vamos acercando a las vértebras más periféricas (C1 y L5). Tercero y último, que las correlaciones entre las vértebras muestran una fuerte influencia de los genes *Hox* en las interacciones vertebrales, subdividiendo las vértebras pre-sacras en cuatro módulos funcionales y de desarrollo: módulo cervical, dos módulos torácicos y módulo lumbar. El nivel de interacciones dentro de cada módulo difiere, siendo la región cervical la que muestra una menor integración intra-modular en comparación con el área torácico-lumbar.

Estos resultados obtenidos en la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos pueden estar relacionados con tres factores principales: la organización del plan corporal expresada por los genes *Hox*, las fuertes restricciones de desarrollo que determinan el número de vértebras en los mamíferos, y finalmente, los requerimientos funcionales de la adaptación a una locomoción bípeda en el linaje humano. Además, queremos hipotetizar que los patrones encontrados en la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos podrían ser similares o comunes a los de los mamíferos, principalmente debido a la fuerte influencia ancestral en la organización de la columna vertebral pre-sacra. Aun así, las diferencias potenciales que podrían presentar otras especies o clados en las magnitudes de los índices aquí analizados, podrían depender de factores de desarrollo y funcionales, este último principalmente relacionado con las diferencias en el modo de locomoción.

Capítulo 8

Conclusiones generales

CONCLUSIONES

El principal objetivo de esta Tesis Doctoral ha sido aportar nueva información sobre la morfología y la evolución de la región cervical en los hominoideos. Para ello hemos llevado a cabo cuatro trabajos, cada uno de ellos con unos objetivos específicos, que nos han permitido construir una visión global y avanzar en el conocimiento de la evolución en esta región anatómica de este clado.

Cada uno de estos trabajos ha aportado de manera diferente nueva información al objetivo general de esta tesis, por lo tanto, las conclusiones estarán organizadas en torno a estos trabajos. El primer estudio, presentado en el capítulo 4, se centra en la morfología de las vértebras cervicales subaxiales en hominoideos, la influencia que el tamaño tiene en las diferencias morfológicas entre los taxones estudiados, y la relación entre la morfología, la postura y la locomoción. Los resultados obtenidos indican que las diferencias morfológicas entre grupos (*H. sapiens*, *Pan*, *Gorilla*, *Pongo* y gibones) se centran en la longitud y orientación de la apófisis espinosa y en la orientación de las carillas articulares superiores. Además, el tamaño juega un papel significativo en estas diferencias, ya que los patrones alométricos observados son diferentes entre los taxones, y también entre las vértebras cervicales subaxiales. Estas diferencias entre grupos parecen tener relación con la postura del cuello y de la cabeza (i.e., más pronógrada u ortógrada), así como con el modo de locomoción. La inclusión de material fósil de *Australopithecus* en los análisis revela que en este género, las vértebras cervicales subaxiales que se encuentran en una posición más craneal (i.e., C3) son morfológicamente más parecidas a las de los *H. sapiens* que las situadas en una posición más caudal. En cambio, las vértebras C6 y C7, presentan morfologías intermedias entre los humanos modernos y los chimpancés. Esto sugiere que los cambios morfológicos acaecidos en la región cervical en los homínidos se sucedieron antes en la vértebra C3 que en la C6-C7.

En el segundo trabajo presentado en el capítulo 5, analizamos los patrones de integración y modularidad en la columna cervical en la subfamilia Homininae, y la influencia del tamaño como factor de integración. La importancia de este trabajo estriba en que la integración y la modularidad se han relacionado con los modos de evolución, y por tanto pueden ayudar a comprender cómo se han sucedido los cambios morfológicos a nivel evolutivo dentro de un clado. A partir de los resultados obtenidos concluimos que podría existir un patrón de integración ancestral para los homininos en la columna cervical subaxial, en el cual los niveles de integración decrecen de la vértebra C3 hacia la C7. Sin

embargo, los humanos modernos se desvían ligeramente de ese patrón en la vértebra C3, la cual presenta bajos niveles de integración. La teoría evolutiva en base a la integración, plantea que los bajos niveles de integración están relacionados con una mayor capacidad de respuesta evolutiva, por lo tanto, esta ruptura con el patrón de integración ancestral podría sugerir que la selección natural cambió los patrones de integración minimizando las restricciones y la integración en caracteres asociados con el bipedismo. Esto sería coherente con otros trabajos previos en otras partes anatómicas del cuerpo directamente relacionadas con la locomoción como la pelvis, donde también se ha observado esta ruptura del patrón ancestral por parte de los humanos modernos. Aún así, consideramos que hacen falta más análisis para confirmar esta hipótesis. Por último, confirmamos que el tamaño es un factor importante como elemento integrador en las vértebras cervicales subaxiales en los homininos, especialmente en los gorilas, aunque en menor medida en los chimpancés, siendo prácticamente irrelevante en los humanos modernos.

En el tercer trabajo, presentado en el capítulo 6, los objetivos específicos van enfocados a entender la evolución de las vértebras cervicales en los homínidos de manera más estructural, poniendo en relación esta región con un elemento crítico con el cual se articula directamente, el cráneo. De este trabajo concluimos que *Homo sapiens*, *Pan* y *Gorilla* presentan unos patrones de integración entre el cráneo, la cara y el neurocráneo con las vértebras cervicales relativamente diferentes unos de otros, especialmente en el caso de los humanos modernos. Los tres grupos muestran una clara integración entre el cráneo y las siete vértebras cervicales, siendo los *H. sapiens* quienes presentan una integración más fuerte en el conjunto cráneo-cervical. En cambio, la integración de la columna cervical con la cara y el neurocráneo es mucho más variable en cada grupo analizado. En todo caso, los *H. sapiens*, si bien muestran unos valores de covariación mayores que los *Pan* y los *Gorilla*, apenas en algunos de ellos son significativos.

Además, los resultados de la covarición entre las vértebras cervicales muestra que todas las vértebras están integradas entre sí, aunque la magnitud de la misma varía de un nivel vertebral a otro. Al igual que en otros estudios previos, en este trabajo también observamos que la integración más fuerte se produce entre las vértebras adyacentes, y que la integración del atlas y el axis con el resto de vértebras es más débil. En este caso también, el tamaño tiene una importante influencia en la integración, el cual afecta de manera diferente a cada grupo. Por ejemplo, en los humanos modernos actúa como un limitador de la integración, de manera que las vértebras muestran un ligero incremento

de las magnitudes de integración con el cráneo una vez el tamaño ha sido eliminado. En cambio, en los *Pan*, y especialmente en los gorilas, el tamaño parece cumplir una función biológica integradora imprescindible en la relación de la columna cervical con el cráneo. Finalmente, los análisis filogenéticos muestran un patrón evolutivo en las vértebras cervicales subaxiales en el cual, hay un aumento de la distancia de variación entre los homínidos de la vértebra C3 hasta la C5, y una posterior reducción hasta alcanzar los valores más bajos en la C7. Esto quiere decir que las vértebras centrales de la región cervical son probablemente más derivadas, mientras que la vértebra C3 y especialmente la C7, presentan un mayor conservadurismo evolutivo. Estos resultados son coherentes con la propuesta evolutiva para la región cervical de los homininos de los capítulos 4 y 5. En estos trabajos proponíamos que los cambios morfológicos acaecidos en la región cervical subaxial en este clado se habían producido antes en las vértebras cervicales situadas más cranealmente que en las más caudales.

Por último, en el cuarto trabajo presentado en el capítulo 7, los objetivos específicos están enfocados a analizar las respuestas evolutivas y los patrones de integración en la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos. De esta manera pretendíamos ampliar la región anatómica de estudio, pasando de la región cervical a toda la columna vertebral pre-sacra. La dificultad de obtener datos para todas las especies de hominoideos, y la variación presente en la región torácico-lumbar a nivel del número de vértebras en este clado, nos hizo centrarnos en un solo taxón, *H. sapiens*. De los resultados obtenidos en este trabajo concluimos que las vértebras situadas más caudalmente en la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos tienen mayor capacidad de evolucionar que las situadas más cranealmente. Segundo, que las vértebras centrales de la región torácica son internamente las más integradas, mostrando el resto de la columna vertebral menores valores en las magnitudes de integración conforme nos vamos acercando a las vértebras más periféricas (C1 y L5). Tercero y último, que las correlaciones entre las vértebras muestran una fuerte influencia de los genes *Hox* en las interacciones vertebrales, subdividiendo las vértebras pre-sacras en cuatro módulos funcionales y de desarrollo. El nivel de interacciones dentro de cada módulo difiere, siendo la región cervical la que muestra una menor integración intra-modular en comparación con el área torácico-lumbar. Estos resultados obtenidos en la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos pueden estar relacionados con tres factores principales: la organización del plan corporal expresada por los genes *Hox*, las fuertes restricciones de desarrollo que determinan el número de vértebras en los mamíferos, y finalmente, los requerimientos funcionales que

exige el bipedismo. A pesar de haber analizado un solo taxón, hipotetizamos que los patrones evolutivos y de integración encontrados en la columna vertebral pre-sacra de los humanos modernos podrían ser similares o comunes en los mamíferos. Esta justificación se apoya en la fuerte influencia ancestral que existe en la organización de la columna vertebral pre-sacra. Sin embargo, es plausible que otros clados de mamíferos muestren diferencias en las magnitudes de selección o integración, y estas podrían depender de factores de desarrollo y/o funcionales, este último principalmente relacionado con las diferencias en el modo de locomoción.

CONCLUSIONS

The main objective of this PhD dissertation was to provide new information about the morphology and the evolution of the cervical region in hominoids. To do so, four studies were carried out, each of them with specific objectives, that allowed us to build a global vision and advance in the knowledge of the evolution of this anatomical region in this clade.

Each of these works have contributed in a different way to the general objective of this PhD dissertation, thus, the conclusions exposed here are organized based on these four studies. The first one, presented in the chapter number 4, is focussed on the morphology of the subaxial cervical vertebrae in hominoids, on the influence size has in the morphological differences among the studied taxa, and on the relationship between morphology, posture, and locomotion. The results obtained here showed that the morphological differences among groups (humans, *Pan*, *Gorilla*, *Pongo* and gibbons) were mainly due to differences in the length and orientation of the spinous processes and, in the orientation of the superior articular facets. Also, we observed that size plays a significant role in these differences due to the different allometric trends shown by the studied taxa, also observed at the vertebral level (i.e., different allometric trends between different subaxial cervical vertebrae from the same taxon). These differences among groups seem to be related to the neck and head posture (i.e., more pronograde or orthograde) and, with the mode of locomotion. The *Australopithecus* fossil material included in the analyses revealed that those vertebrae located in a more cranial position in the subaxial cervical region (i.e., C3), are morphologically more similar to those of *H. sapiens*. In contrast, those located more caudally (i.e., C6 and C7) show intermediate morphologies between modern humans and chimpanzees. This suggests that the morphological changes observed in the cervical region in hominins during evolution occurred before in the C3 vertebra rather than in the C6-C7.

In the second study, presented in the chapter number 5, we analyzed patterns of integration and modularity in the cervical vertebral column in the subfamily Homininae, and the influence of size in these patterns. The importance of analyzing integration and modularity in evolutionary studies stands in the relationship of these concepts with the modes of evolution, and thus, can help to understand how morphological changes have occurred in this region during the evolution of this clade. From the results obtained here, we conclude that there could exist an ancestral pattern of integration for hominins in the

cervical region, in which the magnitudes of integration decrease from the vertebra C3 towards the C7. However, modern humans slightly deviate from this ancestral pattern in the C3 vertebra, presenting lower magnitudes of integration than the C4-C5 vertebrae. The evolutionary bases of the principle of integration suggests that low levels of integration are related to a larger capacity of response to selection demands. Thus, this rupture with the ancestral pattern of integration in modern humans could suggest that natural selection changed the magnitudes of integration minimizing the restrictions and the integration in traits related to bipedalism. This could be coherent with the previous works in other anatomical elements directly related to locomotion like the pelvis, in which they have also observed this break down of modern humans from the ancestral pattern of integration. However, further analyses are needed to confirm this hypothesis. Finally, we confirm that size has an important integrator role in the subaxial cervical vertebrae in hominins, especially in gorillas, to a lesser degree in chimpanzees and, barely in modern humans.

In the third study, presented in the chapter number 6, the specific objectives were focussed on understanding the evolution of the cervical vertebrae in hominoids in a more structural way, this is, analyzing the relationship between the cervical region and a critical element that directly articulates with, the cranium. From this study we conclude that *H. sapiens*, *Pan* and *Gorilla* present a relatively different patterns of integration between the cranium (including the face and the neurocranium) and, the cervical region, especially in the case of modern humans. The three groups show a clear integration between the cranium and the cervical vertebrae, being modern humans those who presented the stronger integration. In contrast, the levels of integration of the cervical vertebrae with the face and the neurocranium are much more variable on each analyzed group. However, despite *H. sapiens* show higher values of integration than *Pan* and *Gorilla*, just a few of them are significant.

The analyses of integration between cervical vertebrae shows that all vertebrae are integrated among them, with some variation depending on the vertebra level. Similarly to the results from previous studies, we observe that integration is stronger between contiguous vertebrae. The relationship of the atlas and axis with the rest of the cervical region is weaker than the interactions shown among the subaxial cervical vertebrae to one another. Additionally, size has an important influence on integration, and affects differently to each group. For example, in modern humans, size acts as a constraint factor of integration, meaning that cervical vertebrae show a slight increase in the level of integration

with the cranium once the influence of size is removed. In contrast, in *Pan*, and especially in *Gorilla*, size seems to have a biological and integrative function in the relationship between the cranium and the cervical vertebrae. Finally, the phylogenetic analyses show an evolutionary pattern in which, there is an increase in the distance of variation among hominids from the C3 vertebra to the C5, and then this distance of variation decreases in the caudal direction until the C7, where the lowest values are found. This suggest that the vertebrae located in the central region of the cervical spine are probably more derived, whereas the C3 and especially the C7, would be from an evolutionary point of view, more conservative. These results would be coherent with the evolutionary proposal for the cervical region of the hominins in the chapters 4 and 5. In these studies we proposed that the morphological changes that occurred in the subaxial cervical spine in this clade, started before in those vertebrae located more cranially than in those located more caudally.

Finally, in the fourth study presented in the chapter number 7, the specific objectives were focussed on analyzing the evolutionary responses and the patterns of integration in the pre-sacral vertebral column of modern humans. In this study we aimed to expand the anatomical region under study, from the cervical spine to the entire pre-sacral vertebral column. We focussed on a single taxon, *H. sapiens*, due to the difficulty to gather data from all the species of hominoids, and also due to the variation in the number of vertebrae in the thoracolumbar region among the species of this clade. The results of this study indicate that, first, the vertebrae located more caudally in the pre-sacral vertebral column have larger capacity to respond to selection than those located more cranially in the spine. Second, the vertebrae from the central part of the thoracic spine are internally the most integrated. These high levels of integration decrease in the rest of the vertebral column in cranial and caudal direction, reaching the lowest magnitudes in the most peripheral vertebrae (i.e., C1 and L5). Third and last, the correlations among vertebrae show a strong influence of the *Hox* genes in the vertebral interactions, subdividing the pre-sacral vertebrae into four functional and developmental modules. The level of interactions between vertebrae in each module differs throughout the pre-sacral vertebral column, being the cervical region less integrated module regarding the thoraco-lumbar complex. These results could be related to three main factors: the organization of the body plan expressed by the *Hox* genes, the strong developmental constraints that determine the number of vertebrae in mammals, and finally, the functional requirements bipedalism demands. Although we have focussed on a single taxon, we hypothesized that the evolutionary and integration patterns found in the pre-sacral vertebral column of modern humans could be

common or similar to all mammals. This suggestion is supported from the strong ancestral influence that exists in the organization of the pre-sacral vertebral column. However, it also possible that other mammal clades show differences in the magnitudes of selection or integration depending on developmental and/or functional factors, the latter mainly related to differences in the mode of locomotion.

Referencias

Ackermann, R. R. (2009). Morphological integration and the interpretation of fossil hominin diversity. *Evolutionary Biology*, *36*, 149-156.

Ackermann, R. R., & Cheverud, J. M. (2000). Phenotypic covariance structure in tamarins (genus *Saguinus*): a comparison of variation patterns using matrix correlation and common principal component analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, *111*(4), 489-501.

Adams, D. C. (2016). Evaluating modularity in morphometric data: challenges with the RV coefficient and a new test measure. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*, 565-572.

Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, *71*(1), 5-16.

Adams, D. C., & Collyer, M. L. (2016). On the comparison of the strength of morphological integration across morphometric datasets. *Evolution*, *70*, 2623-2631.

Adams, D. C., Collyer, M. L., Kaliontzopoulou A., & Sherratt E. (2017). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.5. https://cran.r-project.org/ package=geomorph.

Adams, L. M., & Moore, W. J. (1975). Biomechanical appraisal of some skeletal features associated with head balance and posture in the Hominoidea. *Acta anatomica*, *92*(4), 580-584.

Aiello, L., & Dean, C. (1990). *An introduction to human evolutionary anatomy*. Academic Press, London.

Alba, D. M. (2012). Fossil apes from the vallès-penedès basin. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *21*(6), 254-269.

Albrecht, G. H. (1980). Multivariate analysis and the study of form, with special reference to canonical variate analysis. *American Zoologist*, *20*(4), 679-693.

Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W. H., Bobe, R., Geraads, D., Reed, D., & Wynn, J. G. (2006). A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature*, *443*(7109), 296-301.

Ankel, F. (2017). Vertebral morphology of fossil and extant primates. In Tuttle, R. (Ed.), *The functional and evolutionary biology of primates* (pp. 223-240). Routledge, New York.

Ankel-Simons, F. (2010). *Primate anatomy: an introduction*. Academic Press, New York.

Archibald, J. D. (2011). *Extinction and radiation: how the fall of dinosaurs led to the rise of mammals*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Arensburg, B. (1991). The vertebral column, thoracic cage and hyoid bone. In Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B. (Eds.) *Le squelette moustérien de Kébara* 2 (pp. 113–147). Éditions du CNRS, Paris.

Arlegi, M., Gómez-Olivencia, A., Albessard, L., Martínez, I., Balzeau, A., Arsuaga, J. L., & Been, E. (2017). The role of allometry and posture in the evolution of the hominin subaxial cervical spine. *Journal of Human Evolution*, *104*, 80-99.

Arlegi, M., Gómez-Robles, A., & Gómez-Olivencia, A. (2018). Morphological integration in the gorilla, chimpanzee, and human neck. *American Journal of Physical Anthropology*, *166*(2), 408-416.

Arnold, P., Forterre, F., Lang, J., & Fischer, M. S. (2016). Morphological disparity, conservatism, and integration in the canine lower cervical spine: insights into mammalian neck function and regionalization. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, *81*, 153-162.

Arnold, P., Esteve-Altava, B., & Fischer, M. S. (2017). Musculoskeletal networks reveal topological disparity in mammalian neck evolution. *BMC Evolutionary Biology*, *17*, 251.

Arsuaga, J. L., & Martínez, I. (2005). *The chosen species: the long march of human evolution*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.

Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W. D., ... & Poza-Rey, E. (2014). Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, *344*(6190), 1358-1363.

Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., ... & Martínez, I. (2015). Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(37), 11524-11529.

Asher, R. J., Lin, K. H., Kardjilov, N., & Hautier, L. (2011). Variability and constraint in the mammalian vertebral column. *Journal of Evolutionary Biology*, *24*, 1080-1090.

Ashton, E. H., & Zuckerman, S. (1956). Age changes in the position of the foramen magnum

in hominoids. *Proceedings of the Zoological Society of London, 126*(2),315-326.

Atchley, W. R., & Anderson, D. (1978). Ratios and the statistical analysis of biological data. *Systematic Zoology*, *27*(1), 71-78.

Bagnall, K. M., Harris, P. F., & Jones, P. R. (1977). A radiographic study of the human fetal spine. 2. The sequence of development of ossification centres in the vertebral column. *Journal of Anatomy*, *124*(Pt 3), 791.

Bailey, J. B. (1997). Neural spine elongation in dinosaurs: sailbacks or buffalo-backs? *Journal of Paleontology*, *71*(6), 1124-1146.

Barrey, C., Jund, J., Noseda, O., & Roussouly, P. (2007). Sagittal balance of the pelvis spine complex and lumbar degenerative diseases. A comparative study about 85 cases. *European Spine Journal, 16,* 1459-1467.

Bastir, M., Rosas, A., & Sheets, H. D. (2005). The morphological integration of the hominoid skull: a partial least squares and PC analysis with implications for European Middle Pleistocene mandibular variation. In Slice, D. E. (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology* (pp. 265-284). Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.

Bastir, M., Martínez, D. G., Recheis, W., Barash, A., Coquerelle, M., Rios, L., Peña-Melián, A. P., García, F. G., & O'Higgins, P. (2013). Differential growth and development of the upper and lower human thorax. *PloS one*, *8*(9), e75128.

Bateson W. (1894). *Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species.* Macmillan and Co., London.

Been, E. (2005). *The anatomy of the lumbar spine of* Homo neanderthalensis *and its phylogenetic and functional implications.* Doctoral dissertation (Unpublished), Tel Aviv University, Tel Aviv.

Been, E., Peleg, S., Marom, A., & Barash, A. (2010). Morphology and function of the lumbar spine of the Kebara 2 Neandertal. *American Journal of Physical Anthropology*, *142*(4), 549-557.

Been, E., Gómez-Olivencia, A., & Kramer, P. A. (2012). Lumbar lordosis of extinct hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, *147*(1), 64-77.

Been, E., & Kalichman, L. (2014). Lumbar lordosis. *The Spine Journal*, *14*(1), 87-97.

Been, E., Gómez-Olivencia, A., & Kramer, P. A. (2014a). Brief Communication: Lumbar

lordosis in extinct hominins: Implications of the pelvic incidence. *American Journal of Physical anthropology*, *154*(2), 307-314.

Been, E., Shefi, S., Soudack, M., Zilka, L. R., Barash, A., Rak, Y. (2014b). Cervical lordosis and the orientation of the foramen magnum, implications to human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, *153*, 75.

Been, E., Shefi, S., Zilka, L. R., & Soudack, M. (2014c). Foramen magnum orientation and its association with cervical lordosis: a model for reconstructing cervical curvature in archeological and extinct hominin specimens. *Advances in Anthropology*, *4*(3), 133.

Been, E., Gómez-Olivencia, A., Shefi, S., Soudack, M., Bastir, M., & Barash, A. (2017). Evolution of Spinopelvic Alignment in Hominins. *The Anatomical Record*, *300*, 900-911.

Been, E. & Bailey, J. F (2019). The Association Between Spinal Posture and Spinal Biomechanics in Modern Humans: Implications for Extinct Hominins. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), *Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution* (pp. 283-299). Springer, Cham.

Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B, Statistical methodology*, *57*(1), 289-300.

Bennett, C. V., & Goswami, A. (2011). Does developmental strategy drive limb integration in marsupials and monotremes?. *Mammalian Biology*, *76*(1), 79-83.

Benton, R. S. (1967). Morphological evidence for adaptations within the epaxial region of the primates. In van der Hoeven, F. (Ed.), *The baboon in medical research, vol. 2* (pp. 201-216). University of Texas Press, Austin.

Berg, R. L. (1960). The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution*, *14*(2), 171-180.

Berger, L. R., De Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Dirks, P. H., & Kibii, J. M. (2010). *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo*-like australopith from South Africa. *Science*, *328*(5975), 195-204.

Berger, L. R., Hawks, J., de Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Delezene, L. K., ... & Skinner, M. M. (2015). *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *Elife*, *4*, e09560.

Biegert, J. (1963). The evaluation of characteristics of the skull, hands and feet for primate taxonomy. In Wahsburn, S. L. (Ed.), *Classification and human evolution* (pp. 116-145). Aldine Transaction, London.

Boaz, N. T., Ciochon, R. L., Xu, Q., & Liu, J. (2004). Mapping and taphonomic analysi of the *Homo erectus* loci at Locality 1 Zhoukoudian, China. *Journal of Human Evolution*, *46*(5), 519-549.

Bolk, L. (1909). Over de ligging en verschuiving van het Foramen magnum bij de Primaten. *Verslag vd Gew. Verg. der Wis-en Natuurkundige afdeeling vd Koninklijke Academie van Wetenschappen*, *26*.

Bonmatí, A., Gómez-Olivencia, A., Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Gracia, A., Martínez, I., Lorenzo, C., Bérmudez 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 of the United States of America*, *107*(43), 18386-18391.

Bookstein, F. L., Gingerich, P. D., & Kluge, A. G. (1978). Hierarchical linear modeling of the tempo and mode of evolution. *Paleobiology*, *4*(2), 120-134.

Bookstein, F. L. (1982). Foundations of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *13*(1), 451-470.

Bookstein, F. L. (1984). A statistical method for biological shape comparisons. *Journal of Theoretical Biology*, *107*(3), 475-520.

Bookstein, F. L. (1989). “Size and shape”: a comment on semantics. *Systematic zoology*, *38*, 173-180.

Bookstein, F. L. (1991). Thin-plate splines and the atlas problem for biomedical images. *In* Colchester, A. C. F., & Hawkes, D. J. *Biennial International Conference on Information Processing in Medical Imaging* (pp. 326-342) Springer, Berlin.

Bookstein, F. L. (1996). Combining the tools of geometric morphometrics. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P., & Slice, D. E. (Eds.), *Advances in morphometrics* (pp. 131-151). Springer, Boston.

Bookstein, F. L. (2015). Integration, disintegration, and self-similarity: characterizing the scales of shape variation in landmark data. *Evolutionary Biology*, *42*, 395-426.

Bookstein, F. L. (2017). A newly noticed formula enforces fundamental limits on

geometric morphometric analyses. *Evolutionary Biology*, *44*(4), 522-541.

Bookstein, F. L., Sampson, P. D., Streissguth, A. P., & Barr, H. M. (1990). Measuring "dose" and "response" with multivariate data using partial least squares techniques. *Communications in Statistics-Theory and Methods*, *19*(3), 765-804.

Boszczyk, B. M., Boszcyk, A. A., & Putz, R. (2001). Comparative and functional anatomy of the mammalian lumbar spine. *The Anatomical Record, 264,* 157-168.

Boulay, C., Tardieu, C., Hecquet, J., Benaim, C., Mouilleseaux, B., Marty, C., Prat-Pradal, D., Legaye, J., Duval-Beaupère, G., & Pélissier, J. (2006). Sagittal alignment of spine and pelvis regulated by pelvic incidence: standard values and prediction of lordosis. *European Spine Journal, 15,* 415-422.

Boule, M., (1911-1913). L'homme fossile de la Chapelle aux Saints. *Annales de Paléontologie, 6*, 111-172; 7, 21-56, 85-192; 8, 1-70.

Bramble, D. M., & Lieberman, D. E. (2004). Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature*, *432*(7015), 345.

Bräuer, G. (1988). Osteometrie. In R. Knussmann (Ed.), *Anthropologie. Hand-buch der vergleichenden Biologie des Menschen* (pp. 160-232). Gustav Fischer, Stuttgart.

Broca, P. (1872). Sur la direction du trou occipital. Description du niveau occipital et du goniomètre occipital. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, *7*(1), 649-668.

Broom, R., & Robinson, J. T. (1949). A new type of fossil man. *Nature*, *164*(4164), 322.

Brown, L. T. (1937). The mechanics of the lumbosacral and sacro-iliac joints. *JBJS*, *19*(3), 770 775.

Brown, F., Harris, J., Leakey, R., & Walker, A. (1985). Early *Homo erectus* skeleton from west lake Turkana, Kenya. *Nature*, *316*(6031), 788-792.

Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M. J., Soejono, R. P., Saptomo, E. W., & Due, R. A. (2004). A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, *431*(7012), 1055-1061.

Bruner, E., & Manzi, G. (2001). Allometric analysis of the skull in *Pan* and *Gorilla* by geometric morphometrics. *Riv. Antropol. (Roma)*, *79*, 45-52.

Buchholtz, E. A. (2011). Vertebral and rib anatomy in *Caperea marginata*: implications for evolutionary patterning of the mammalian vertebral column. *Marine Mammal*

Science, *27*, 382-397.

Buchholtz, E. A. (2012). Flexibility and constraint: patterning the axial skeleton in mammals. *From clone to bone: the synergy of morphological and molecular tools in palaeobiology.* (pp. 230-253). Cambridge, U. K: Cambridge Univ. Press.

Buchholtz, E. A. (2014). Crossing the frontier: a hypothesis for the origins of meristic constraint in mammalian axial patterning. *Zoology*, *117*, 64-69.

Buchholtz, E. A., & Stepien, C. C. (2009). Anatomical transformation in mammals: developmental origin of aberrant cervical anatomy in tree sloths. *Evolution & Development*, *11*, 69-79.

Buchholtz, E. A., Bailin, H. G., Laves, S. A., Yang, J. T., Chan, M. Y., & Drozd, L. E. (2012). Fixed cervical count and the origin of the mammalian diaphragm. *Evolution & Development*, *14*, 399-411.

Buchholtz, E. A., Wayrynen, K. L., & Lin, I. W. (2014). Breaking constraint: axial patterning in *Trichechus* (Mammalia: Sirenia). *Evolution & Development*, *16*, 382-393.

Bürger, R. (1986). Constraints for the evolution of functionally coupled characters: a nonlinear analysis of a phenotypic model. *Evolution*, *40*(1), 182-193.

Burke, A. C., Nelson, C. E., Morgan, B. A., & Tabin, C. (1995). *Hox* genes and the evolution of vertebrate axial morphology. *Development*, *121*, 333-346.

Cane, W. P. (1993). The ontogeny of postcranial integration in the common tern, *Sterna hirundo*. *Evolution*, *47*, 1138-1151.

Carbonell, E., De Castro, J. B., Arsuaga, J. L., Diez, J. C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., ... & Rodríguez, X. P. (1995). Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science*, *269*(5225), 826-830.

Cardini, A. (2019). Integration and modularity in Procrustes shape data: is there a risk of spurious results?. *Evolutionary Biology*, *46*(1), 90-105.

Carretero, J. M., Lorenzo, C., & Arsuaga, J. L. (1999). Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. *Journal of Human Evolution*, *37*(3-4), 459-499.

Carrier, D. R. (1987). The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. *Paleobiology*, *13*(3), 326-341.

Cave, A. J. E. (1975). The morphology of the mammalian cervical pleurapophysis.

Journal of Zoology, *177*(3), 377-393.

Chen, J. Y. (2009). The sudden appearance of diverse animal body plans during the Cambrian explosion. *International Journal of Developmental Biology*, *53*(5-6), 733-751.

Chen, J. Y., Dzik, J., Edgecombe, G. D., Ramsköld, L., & Zhou, G. Q. (1995). A possible Early Cambrian chordate. *Nature*, *377*(6551), 720-722.

Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, *36*(3), 499-516.

Cheverud, J. (1984). Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *Journal of Theoretical Biology, 110*, 155-171.

Cheverud, J. M. (1988). A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, *42*(5), 958-968.

Cheverud, J. M. (1995). Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *The American Naturalist*, *145*(1), 63-89.

Cheverud, J. M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist*, *36*, 44-50.

Cheverud, J. M., Rutledge, J. J., & Atchley, W. R. (1983). Quantitative genetics of development: genetic correlations among age-specific trait values and the evolution of ontogeny. *Evolution*, *37*, 895-905.

Cheverud, J. M., Wagner, G. P., & Dow, M. M. (1989). Methods for the comparative analysis of variation patterns. *Systematic Zoology*, *38*, 201-213.

Chevin, L. M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS biology*, *8*, e1000357.

Choi, H., Keshner, E., & Peterson, B. W. (2003). Comparison of cervical musculoskeletal kinematics in two different postures of primate during voluntary head tracking. *KSME international journal*, *17*(8), 1140-1147.

Christ, B., Huang, R., & Wilting, J. (2000). The development of the avian vertebral column. *Anatomy and Embryology*, *202*(3), 179-194.

Cil, A., Yazici, M., Uzumcugil, A., Kandemir, U., Alanay, A., Alanay, Y., Acaroglu, R. E., & Surat, A. (2005). The evolution of sagittal segmental alignment of the spine during childhood *Spine*. *30*, 93-100.

Clarke, R. J. (2012). The history of research in human evolution in Africa and what lessons have been learned. In Sans, N. (Ed.), *Human origin sites and the World Heritage Convention in Africa* (Vol. 33, pp. 44-67). UNESCO, Paris.

Clarke, R. J. (2013). *Australopithecus* from Sterkfontein Caves, South Africa. In Reed, K. E., Fleagle, J. G., & Leakey, R. E. (Eds.), *The paleobiology of Australopithecus* (pp. 105-123). Springer, Dordrecht.

Clarke, R. J. (2019). Excavation, reconstruction and taphonomy of the StW 573 *Australopithecus prometheus* skeleton from Sterkfontein Caves, South Africa. *Journal of Human Evolution*, *127*, 41.

Clarke, R. J., & Tobias, P. V. (1995). Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science*, *269*(5223), 521-524.

Clarke, R. J., & Kuman, K. (2019). The skull of StW 573, a 3.67 Ma *Australopithecus prometheus* skeleton from Sterkfontein Caves, South Africa. *Journal of Human Evolution*, *134*, 102634.

Coleman, M. N. (2008). What does geometric mean, mean geometrically? Assessing the utility of geometric mean and other size variables in studies of skull allometry. *American Journal of Physical Anthropology, 135*(4), 404-415.

Cook, D. C., Buikstra, J. E., DeRousseau, C. J., & Johanson, D. C. (1983). Vertebral pathology in the Afar australopithecines. *American Journal of Physical Anthropology*, *60*(1), 83-101.

Crompton, A. W., & Jenkins Jr, F. A. (1973). Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *1*, 131-155.

Darroch, J. N., & Mosimann, J. E. (1985). Canonical and principal components of shape. *Biometrika*, *72*, 241-252.

Darwin, C. (1859). *The Origin of Species; And, the Descent of Man*. Modern library, London.

De Beer, G. R. (1937). *The development on the vertebrate skull*. Clarendon Press, Oxford.

de Lumley, M. A. (2015). L'homme de Tautavel. Un *Homo erectus* européen évolué. *Homo erectus tautavelensis*. *l'Anthropologie*, *119*(3), 303-348.

Dean, M. C., & Wood, B. A. (1982). Basicranial anatomy of Plio-Pleistocene hominids from East and South Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, *59*(2),

157-174.

Dirks, P. H., Roberts, E. M., Hilbert-Wolf, H., Kramers, J. D., Hawks, J., Dosseto, A., Duval, M., Elliott, M., Evans, M., Grün, R., Hellstrom, J., Herries, A. I. R., Joannes-Boyau, R., Makhubela, T. V., Placzek, C. J., Robbins, J., Spandler, C., Wiersma,J., Woodhead, J., & Berger L. R. (2017). The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. *Elife*, *6*, e24231.

Drake, A. G., & Klingenberg, C. P. (2008). The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *275*, 71-76.

Dryden, I. L., & Mardia, K. V. (1998). *Statistical analysis of shape*. Wiley, New York.

Eble, G. J. (2000). Contrasting evolutionary flexibility in sister groups: disparity and diversity in Mesozoic atelostomate echinoids. *Paleobiology*, *26*(1), 56-79.

Eble, G. J. (2004). The macroevolution of phenotypic integration. *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*, 253-273.

Ebraheim, N. A., Patil, V., Liu, J., Haman, S. P., & Yeasting, R. A. (2008). Morphometric analyses of the cervical superior facets and implications for facet dislocation. *International Orthopaedics*, *32*(1), 97-101.

Ercoli, M. D., Prevosti, F. J., & Alvarez, A. (2012). Form and function within a phylogenetic framework: locomotory habits of extant predators and some Miocene Sparassodonta (Metatheria). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *165*(1), 224-251.

Ericsson, R., Knight, R., & Johanson, Z. (2013). Evolution and development of the vertebrate neck. *Journal of Anatomy*, *222*(1), 67-78.

Escoufier Y. (1973). Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics, 29*(4)*,* 751-760.

Farris, J. S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Systematic Biology*, *19*(1), 83-92.

Favier, B., & Dolle, P. (1997). Developmental functions of mammalian *Hox* genes. *Molecular Human Reproduction*, *3*, 115-131.

Feipel, V., De Mesmaeker, T., Klein, P., Rooze, M. (2001). Three-dimensional kinematics of the lumbar spine during treadmill walking at different speeds. *European Spine Journal, 10,* 16-22.

Felsenstein, J. (1988). Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability.

Annual Review of Genetics, *22*(1), 521-565.

Ferring, R., Oms, O., Agustí, J., Berna, F., Nioradze, M., Shelia, T., Tappen, T., Vekua, A., Zhvania, D., & Lordkipanidze, D. (2011). Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85-1.78 Ma. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*, 10432-10436.

Fleagle, J. G., Gilbert, C. C., & Baden, A. L. (2010). Primate cranial diversity. *American Journal of Physical Anthropology*, *142*(4), 565-578.

Fleming, A., Kishida, M. G., Kimmel, C. B., & Keynes, R. J. (2015). Building the backbone: the development and evolution of vertebral patterning. *Development*, *142*, 1733-1744.

Fondon, J. W., & Garner, H. R. (2004). Molecular origins of rapid and continuous morphological evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*(52), 18058-18063.

Fraipont, J., & Lohest, M. (1887). La race humaine de Néanderthal ou de Canstadt en Belgique. *Archives de Biologie, 7,* 587-757.

Fromental-Ramain, C., Warot, X., Messadecq, N., LeMeur, M., Dollé, P., & Chambon, P. (1996). *Hox*a-13 and *Hox*d-13 play a crucial role in the patterning of the limb autopod. *Development*, *122*(10), 2997-3011.

Frost, H. M. (1967). *An Introduction to Biomechanics*. Charles C. Thomas, Springfield.

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

Fuhlrott, C. (1859). Menschliche Ueberreste aus einen Felsengrotte des Dusselthals. *Verhandlungen des naturhistorischen Vereines, 60*, 131-153.

Gadow H. F. (1933). *The Evolution of the Vertebral Column. A Contribution to the Study of Vertebrate Phylogeny*. Cambridge University Press, Cambridge.

Galis, F. (1999a). Why do almost all mammals have seven cervical vertebrae? Developmental constraints, *Hox* genes, and cancer. *Journal of Experimental Zoology*, *285*, 19-26.

Galis, F. (1999b). On the homology of structures and *Hox* genes: the vertebral column.

In Bock, G.R., & Cardew, G. (Eds.), *Homology* (pp. 80-94). Academic Press, Chichester.

Galis, F., & Metz, J. A. (2007). Evolutionary novelties: the making and breaking of pleiotropic constraints. *Integrative and Comparative Biology*, *47*, 409-419.

Galis, F., Carrier, D. R., Van Alphen, J., Van Der Mije, S. D., Van Dooren, T. J., Metz, J. A., & Ten Broek, C. M. (2014). Fast running restricts evolutionary change of the vertebral column in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *111*, 11401-11406.

García-Martínez, D., Torres-Tamayo, N., Torres-Sánchez, I., García-Río, F., Rosas, A., & Bastir, M. (2018a). Ribcage measurements indicate greater lung capacity in Neanderthals and Lower Pleistocene hominins compared to modern humans. *Communications biology*, *1*(1), 117.

García-Martínez, D., Nalla, S., Ferreira, M. T., Guichón, R. A., D'Angelo del Campo, M. D., & Bastir, M. (2018b). Eco-geographic adaptations in the human ribcage throughout a 3D geometric morphometric approach. *American Journal of Physical Anthropology*, *166*(2), 323-336.

Gaunt, S. J. (2002). Conservation in the *Hox* code during morphological evolution. *International Journal of Developmental Biology*, *38*, 549-552.

Gebo, D. L. (1996). Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, *101*(1), 55-92.

Gee, H. (2018). *Across the bridge: understanding the origin of the vertebrates*. The University of Chicago Press, Chicago.

Gerber, S. (2013). On the relationship between the macroevolutionary trajectories of morphological integration and morphological disparity. *PLoS One*, *8*, e63913.

Giglio, C. A., & Volpon, J. B. (2007). Development and evaluation of thoracic kyphosis and lumbar lordosis during growth. *Journal of Children's Orthopaedics*, *1*, 187.

Gilbert, S. F. (2003). Opening Darwin's black box: teaching evolution through developmental genetics. *Nature Reviews Genetics*, *4*(9), 735.

Gomez C., Özbudak E. M., Wunderlich J., Baumann D., Lewis J., & Pourquié O. (2008). Control of segment number in vertebrate embryos, *Nature. 454*, 335.

Gómez-Olivencia, A., (2009). Estudios paleobiológicos sobre la columna vertebral y la caja torácica de los humanos fósiles del Pleistoceno, con especial referencia a los fósiles de la Sierra de Atapuerca. Doctoral dissertation (unpublished), Universidad de Burgos, Burgos.

Gómez-Olivencia, A. (2013a). Back to the old man's back: Reassessment of the anatomical determination of the vertebrae of the Neandertal individual of La Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie,* 99(1), 43-65.

Gómez-Olivencia, A. (2013b). The presacral spine of the La Ferrassie 1 Neandertal: a revised inventory. *Bulletins et mémoires de la Societé d'anthropologie de Paris*, *25*(1-2), 19-38.

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

Gómez-Olivencia, A., Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Gracia, A., & Martínez, I. (2011). A complete neck from Sima de los Huesos and the evolution of the cervical spine in Neandertal lineage. *Proceedings of the First annual meeting, European Society for the study of Human Evolution*, 41.

Gómez-Olivencia, A., Been, E., Arsuaga, J.L., & Stock, J.T. (2013a). The Neandertal vertebral column 1: The cervical spine. *Journal of Human Evolution, 64*(6), 608-630.

Gómez-Olivencia, A., Couture-Veschambre, C., Madelaine, S., & Maureille, B. (2013b). The vertebral column of the Regourdou 1 Neandertal. *Journal of Human Evolution*, *64*(6), 582-607.

Gómez-Olivencia, A., & Arsuaga, J. L. (2015). The vertebral column and thorax in the Middle Pleistocene: the case of the Sima de los Huesos. *American Journal of Physical Anthropology*, *156*(S60), 155.

Gómez-Olivencia, A., Arlegi, M., Barash, A., Stock, J. T., & Been, E. (2017). The Neandertal vertebral column 2: The lumbar spine. *Journal of Human Evolution*, *106*, 84-101.

Gómez-Olivencia, A., Barash, A., García-Martínez, D., Arlegi, M., Kramer, P., Bastir, M., & Been, E. (2018). 3D virtual reconstruction of the Kebara 2 Neandertal thorax.

Nature Communications, *9*(1), 4387.

Gómez-Olivencia, A. & Been, E. (2019). The Spine of Late *Homo*. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), *Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution* (pp. 185-211). Springer, Cham.

Gómez-Robles, A., & Polly, P. D. (2012). Morphological integration in the hominin dentition: evolutionary, developmental, and functional factors. *Evolution*, *66*, 1024-1043.

Gommery, D. (1997). Les atlas et les axis des hominides du Plio-Pleistocene: morphologie et systematique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, *325*(8), 639-642.

Gommery, D. (1998). Axe vertébral, Hominoidea fossiles et posture orthograde: préambule à la bipédie. *Primatologie*, *1*, 135-160.

Gomulkiewicz, R., & Houle, D. (2009). Demographic and genetic constraints on evolution. *The American Naturalist*, *174*(6), E218-E229.

Goodall, C. (1991). Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, *53*(2), 285-321.

Gorjanović-Kramberger, D. (1906). *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien: ein Beitrag zur Paläoanthropologie*. CW Kreidel's Verlag, Weisbaden.

Goswami, A. (2006). Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *The American Naturalist*, *168*, 270-280.

Goswami, A., & Polly, P. D. (2010). The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PloS One*, *5*, e9517.

Goswami, A., Smaers, J. B., Soligo, C., & Polly, P. D. (2014). The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: from development to deep time. *Philosophical Transactions Royal Society B*, *369*, 20130254.

Goswami, A., Binder, W. J., Meachen, J., & O'Keefe, F. R. (2015). The fossil record of phenotypic integration and modularity: A deep-time perspective on developmental and evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(16), 4891-4896.

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:*

International Journal of Organic Evolution, *65*, 1336-1356.

Grabowski, M., & Roseman, C. C. (2015). Complex and changing patterns of natural selection explain the evolution of the human hip. *Journal of Human Evolution*, *85*, 94-110.

Grabowski, M., & Porto, A. (2017). How many more? Sample size determination in studies of morphological integration and evolvability. *Methods in Ecology and Evolution*, *8*, 592-603.

Granger, D. E., Gibbon, R. J., Kuman, K., Clarke, R. J., Bruxelles, L., & Caffee, M. W. (2015). New cosmogenic burial ages for Sterkfontein Member 2 *Australopithecus* and Member 5 oldowan. *Nature*, *522*, 85.

Gray, H. (1973). Anatomy of the human body. *Ed. CM Goss. Lea and Febiger, Philadelphia.*

Gray, H. (2009). *Gray's anatomy: with original illustrations by Henry Carter*. Arcturus Publishing, London.

Gunz, P., & Harvati, K. (2007). The Neanderthal "chignon": variation, integration, and homology. *Journal of Human Evolution*, *52*(3), 262-274.

Gunz, P., Neubauer, S., Maureille, B., & Hublin, J. J. (2010). Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Current Biology*, *20*(21), R921-R922.

Gunz, P., Neubauer, S., Golovanova, L., Doronichev, V., Maureille, B., & Hublin, J. J. (2012). A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neandertal newborn from Mezmaiskaya. *Journal of Human Evolution*, *62*(2), 300-313.

Haeusler, M., Martelli, S. A., & Boeni, T. (2002). Vertebrae numbers of the early hominid lumbar spine. *Journal of Human Evolution*, *43*(5), 621-643.

Haeusler, M., Schiess, R., & Boeni, T. (2011). New vertebral and rib material point to modern bauplan of the Nariokotome *Homo erectus* skeleton. *Journal of Human Evolution*, *61*(5), 575-582.

Haile-Selassie, Y., Latimer, B. M., Alene, M., Deino, A. L., Gibert, L., Melillo, S. M., ... & Lovejoy, C. O. (2010). An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(27), 12121-12126.

Haile-Selassie, Y., Latimer, B., Lovejoy, C. O., Melillo, S. M., & Meyer, M. R. (2016). Conclusion: Implications of KSD-VP-1/1 for early hominin paleobiology and insights into the chimpanzee/human last common ancestor. In *The Postcranial Anatomy of Australopithecus afarensis* (pp. 179-187). Springer, Dordrecht.

Hallgrímsson, B., Willmore, K., & Hall, B. K. (2002). Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *American Journal of Physical Anthropology, 119*, 131-158.

Hallgrímsson, B., Lieberman, D. E., Liu, W., Ford-Hutchinson, A. F., & Jirik, F. R. (2007). Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution & Development*, *9*(1), 76-91.

Hallgrímsson, B., Jamniczky, H., Young, N. M., Rolian, C., Parsons, T. E., Boughner, J. C., & Marcucio, R. S. (2009). Deciphering the palimpsest: studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evolutionary Biology*, *36*(4), 355-376.

Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, *4*(1), 9.

Hanot, P., Herrel, A., Guintard, C., & Cornette, R. (2018). The impact of artificial selection on morphological integration in the appendicular skeleton of domestic horses. *Journal of Anatomy*, *232*(4), 657-673.

Hansen, T. F. (2003). Is modularity necessary for evolvability?: Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. *Biosystems*, *69*, 83-94.

Hansen, T. F., & Houle, D. (2008). Measuring and comparing evolvability and constraint in multivariate characters. *Journal of Evolutionary Biology*, *21*, 1201-1219.

Hartman, S. E. (1988). Evaluation of some alternative procedures used in numerical systematics. *Systematic Zoology*, *37*, 1-18.

Hautier, L., Weisbecker, V., Sánchez-Villagra, M. R., Goswami, A., & Asher, R. J. (2010). Skeletal development in sloths and the evolution of mammalian vertebral patterning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*, 18903-18908.

Hawks, J., Elliott, M., Schmid, P., Churchill, S. E., de Ruiter, D. J., Roberts, E. M., ... & Feuerriegel, E. M. (2017). New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. *ELife*, *6*, e24232.

Hayama, S., Nakatsukasa, M., & Kunimatsu, Y. (1992). Monkey performance: the development of bipedalism in trained Japanese monkeys. *Kaibogaku zasshi. Journal of Anatomy*, *67*, 169-185.

Head, J. J., & Polly, P. D. (2015). Evolution of the snake body form reveals homoplasy in amniote *Hox* gene function. *Nature*, *520*, 86-89.

Heim, J. L. (1976). *Les hommes fossiles de La Ferrassie: Tome I. Le gisement. Les squelettes adultes (crâne et squelette du tronc).* Masson, Paris.

Hill, W. G., & Thompson, R. (1978). Probabilities of non-positive definite between-group or genetic covariance matrices. *Biometrics*, *34,* 429-439.

Hlusko, L. J. (2002). Identifying metameric variation in extant hominoid and fossil hominid mandibular molars. *American Journal of Physical Anthropology*, *118*, 86-97.

Hlusko, L. J. (2004). Integrating the genotype and phenotype in hominid paleontology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*, 2653-2657.

Holliday, T. W. (2012). Body size, body shape, and the circumscription of the genus *Homo*. *Current Anthropology*, *53*, S330-S345.

Holt, E., Dirks, P., Placzek, C., & Berger, L. (2016). The stable isotope setting of *Australopithecus sediba* at Malapa, South Africa. *South African Journal of Science*, *112*(7-8), 1-9.

Hublin, J. J., Ben-Ncer, A., Bailey, S. E., Freidline, S. E., Neubauer, S., Skinner, M. M., ... & Gunz, P. (2017). New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature*, *546*(7657), 289.

Huey, R. B., & Bennett, A. F. (1987). Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution*, *41*(5), 1098-1115.

Hunt, K. D. (1991). Positional behavior in the Hominoidea. *International Journal of Primatology, 12,* 95-118.

Hutchinson, J. R. (2011). On the inference of function from structure using biomechanical modelling and simulation of extinct organisms. *Biology Letters*, *8*(1), 115-118.

Ishida, H., Kunimatsu, Y., Takano, T., Nakano, Y., & Nakatsukasa, M. (2004).

Nacholapithecus skeleton from the Middle Miocene of Kenya. *Journal of Human Evolution*, *46*(1), 69-103.

Jenkins Jr, F. A. (1971). The postcranial skeleton of African cynodonts. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, *36*, 1-216.

Johanson, D. C., Taieb, M., & Coppens, Y. (1982). Pliocene hominids from the Hadar Formation, Ethiopia (1973-1977): stratigraphic, chronologic, and paleoenvironmental contexts, with notes on hominid morphology and systematics. *American Journal of Physical Anthropology*, *57*(4), 373-402.

Johanson, D. C., Masao, F. T., Eck, G. G., White, T. D., Walter, R. C., Kimbel, W. H., ... & Suwa, G. (1987). New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, *327*(6119), 205-209.

Jones, K. E., Angielczyk, K. D., Polly, P. D., Head, J. J., Fernandez, V., Lungmus, J. K., Tulga, S., & Pierce, S. E. (2018a). Fossils reveal the complex evolutionary history of the mammalian regionalized spine. *Science*, *361*, 1249-1252.

Jones, K. E., Benitez, L., Angielczyk, K. D., & Pierce, S. E. (2018b). Adaptation and constraint in the evolution of the mammalian backbone. *BMC Evolutionary Biology*, 18(1), 172.

Jungers, W. L., Falsetti, A. B., & Wall, C. E. (1995). Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, *38*(S21), 137-161.

Kapandji, I. A. (1980). *The Physiology of the Joints. Volume 3: The Trunk and Vertebrae Column*. Churchill Livingstone, Edinburgh.

Kaplan, K. M., Spivak, J. M., & Bendo, J. A. (2005). Embryology of the spine and associated congenital abnormalities. *The Spine Journal*, *5*(5), 564-576.

Kappen, C., & Ruddle, F. H. (1993). Evolution of a regulatory gene family: *HOM/HOX* genes. *Current opinion in genetics & development*, *3*(6), 931-938.

Kelly, E. M., & Sears, K. E. (2011). Limb specialization in living marsupial and eutherian mammals: constraints on mammalian limb evolution. *Journal of Mammalogy*, *92*(5), 1038-1049.

Kemp, T. S. (2005). *The origin and evolution of mammals*. Oxford University Press, Oxford.

Kendall, D. G. (1981). The statistics of shape. In Barnett, V. (Ed.), *Interpreting multivariate data* (pp. 75-80).Wiley, New York.

Kendall, D. G. (1984). Shape manifolds, procrustean metrics, and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society*, *16*(2), 81-121.

Kendall, D. G., Barden, D., Carne, T. K., & Le, H. (2009). *Shape and shape theory*. John Wiley & Sons, New York.

Kessel, M., & Gruss, P. (1991). Homeotic transformations of murine vertebrae and concomitant alteration of *Hox* codes induced by retinoic acid. *Cell*, *67*, 89-104.

Kikuchi, Y., Nakano, Y., Nakatsukasa, M., Kunimatsu, Y., Shimizu, D., Ogihara, N., Tsujikawa, H., Takano, T., & Ishida, H. (2012). Functional morphology and anatomy of cervical vertebrae in *Nacholapithecus kerioi*, a middle Miocene hominoid from Kenya. *Journal of Human Evolution*, *62*(6), 677-695.

Kikuchi, Y., Nakatsukasa, M., Nakano, Y., Kunimatsu, Y., Shimizu, D., Ogihara, N., Tsujikawa, H., Takano, T., & Ishida, H. (2015). Morphology of the thoracolumbar spine of the middle Miocene hominoid *Nacholapithecus kerioi* from northern Kenya. *Journal of Human Evolution*, *88*, 25-42.

Kirschner, M., & Gerhart, J. (1998). Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(15), 8420-8427.

Kivell, T. L., & Schmitt, D. (2009). Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 14241-14246.

Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. In *Advances in Morphometrics* (pp. 23-49). Springer, Boston.

Klingenberg, C. P. (2005). Developmental constraints, modules, and evolvability. In *Variation* (pp. 219-247). Academic Press.

Klingenberg, C. P. (2008). Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *39*, 115-132.

Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development*, *11*, 405-421.

Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, *11*(2), 353-357.

Klingenberg, C. P. (2013). Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, *24*(1), 43-58.

Klingenberg, C. (2015). Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications. *Symmetry*, *7*(2), 843-934.

Klingenberg, C. P., & Zaklan, S. D. (2000). Morphological integration between developmental compartments in the Drosophila wing. *Evolution*, *54*(4), 1273-1285.

Klingenberg, C. P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, *56*(10), 1909-1920.

Klingenberg, C. P., & Gidaszewski, N. A. (2010). Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, *59*(3), 245-261.

Klingenberg, C. P., & Marugán-Lobón, J. (2013). Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology*, *62*(4), 591-610.

Krumlauf, R. (1992). Evolution of the vertebrate *Hox* homeobox genes. *Bioessays*, *14*(4), 245-252.

Kurtén, B. (1953). On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. *Acta Zoologica Fennica, 76*, 1-122.

Lande, R. (1979). Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution*, *33*, 402-416.

Larouche, O., Zelditch, M. L., & Cloutier, R. (2018). Modularity promotes morphological divergence in ray-finned fishes. *Scientific Reports*, *8*(1), 7278.

Latimer, B., & Ward, C.V. (1993). The thoracic and lumbar vertebrae. In A. Walker & R. Leakey (Eds.), *The Nariokotome* Homo erectus *Skeleton* (pp. 266-293). Berlin, Springer.

Le Gros Clark, W. E., & Penman, G. G. (1934). The projection of the retina in the lateral geniculate body. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, *114*(788), 291-313.

Leakey, L. S., Tobias, P. V., & Napier, J. R. (1964). A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge.

Leakey, R. E. F., & Walker, A. C. (1985). Further hominids from the Plio-Pleistocene of Koobi Fora, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, *67*(2), 135-163.

Lemen, C. A. (1983). The effectiveness of methods of shape analysis. *Fieldiana Zoology*, *13*, l-17.

Lewton, K. L. (2012). Evolvability of the primate pelvic girdle. *Evolutionary Biology*, *39*(1), 126-139.

Lieberman, D. (2011). *The Evolution of the Human Head*. Harvard University Press, Cambridge.

Lieberman, D. E., Ross, C. F., & Ravosa, M. J. (2000). The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology*, *113*, 117-169.

López-Aguirre, C., Hand, S. J., Koyabu, D., Son, N. T., & Wilson, L. A. (2019). Postcranial heterochrony, modularity, integration and disparity in the prenatal ossification in bats (Chiroptera). *BMC Evolutionary Biology*, *19*(1), 75.

Lovejoy, C. O. (2005). The natural history of human gait and posture: Part 2. Hip and thigh. *Gait and Posture, 21,* 113-124.

Lovejoy, C. O., Johanson, D. C., & Coppens, Y. (1982). Elements of the axial skeleton recovered from the Hadar Formation: 1974-1977 collections. *American Journal of Physical Anthropology*, *57*(4), 631-635.

Lovejoy, C. O., & McCollum, M. A. (2010). Spinopelvic pathways to bipedality: why no hominids ever relied on a bent-hip-bent-knee gait. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*, 3289-3299.

Lu, Z., Meldrum, D. J., Huang, Y., He, J., & Sarmiento, E. E. (2011). The Jinniushan hominin pedal skeleton from the late Middle Pleistocene of China. *Homo*, *62*(6), 389-401.

Maat, G. J., Matricali, B., & van Meerten, E. L. V. P. (1996). Postnatal development and structure of the neurocentral junction: its relevance for spinal surgery. *Spine*, *21*(6), 661-666.

Maddison, W. P. (1991). Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states

for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Systematic Biology*, *40*(3), 304-314.

Manfreda, E., Mitteroecker, P., Bookstein, F. L., & Schaefer, K. (2006). Functional morphology of the first cervical vertebra in humans and nonhuman primates. *The Anatomical Record*, *289*, 184-194.

Mansfield, J. H., & Abzhanov, A. (2010). *Hox* expression in the American alligator and evolution of archosaurian axial patterning. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *314*, 629-644.

Marcot, J. D., & McShea, D. W. (2007). Increasing hierarchical complexity throughout the history of life: phylogenetic tests of trend mechanisms. *Paleobiology*, *33*(2), 182-200.

Mardia, K. V., Kent, J. T., & Bibby, J. M. (1979). *Multivariate Analysis*. Academic Press, London.

Mardia, K. V., Bookstein, F. L., Moreton, I. J. (2000). Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes. *Biometrika*, 285-300.

Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2001). A comparison of phenotypic variation and covariation pat terns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution*, *55*, 2576-2600.

Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2004). Cranial evolution in sakis (Pithecia, Platyrrhini) I: interspecific differentiation and allometric patterns. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, *125*, 266-278.

Marroig, G., Shirai, L. T., Porto, A., de Oliveira, F. B., & De Conto, V. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II: evolutionary consequences. *Evolutionary Biology*, *36*, 136-148.

Martelli, S. A. (2019). The Modern and Fossil Hominoid Spinal Ontogeny. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), *Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution* (pp. 247-281). Springer, Cham.

Martin, H. (1923). *L'homme fossile de la Quina*. Librairie Octave Doin, Paris.

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)*. Doctoral

dissertation (Unpublished). Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

Martins, E. P. (1999). Estimation of ancestral states of continuous characters: a computer simulation study. *Systematic Biology*, *48*(3), 642-650.

Maisey, J. G. (1986). Heads and tails: a chordate phylogeny. *Cladistics*, *2*(4), 201-256.

Margulies, E. H., Kardia, S. L., & Innis, J. W. (2001). A comparative molecular analysis of developing mouse forelimbs and hindlimbs using serial analysis of gene expression (SAGE) *Genome Research*, *11*(10), 1686-1698.

McCarthy, R. C. (2001). Anthropoid cranial base architecture and scaling relationships. *Journal of Human Evolution*, *40*(1), 41-66.

McCollum, M. A., Rosenman, B. A., Suwa, G., Meindl, R. S., & Lovejoy, C. O. (2010). The vertebral formula of the last common ancestor of African apes and humans. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *314*(2), 123-134.

McDougall, I., Brown, F. H., Vasconcelos, P. M., Cohen, B. E., Thiede, D. S., & Buchanan, M. J. (2012). New single crystal 40Ar/39Ar ages improve time scale for deposition of the Omo Group, Omo-Turkana Basin, East Africa. *Journal of the Geological Society*, *169*(2), 213-226.

McGhee, G. R. Jr (1999). *Theoretical morphology: the concept and its applications*. Columbia University Press, New York.

Melo, D., Garcia, G., Hubbe, A., Assis, A. P., & Marroig, G. (2016). EvolQG-An R package for evolutionary quantitative genetics. *F1000Research*, *4,* 1-25.

Meyer, M. (2005). Functional biology of the *Homo erectus* axial skeleton from Dmanisi, Georgia Doctoral dissertation (Unpublished). University of Pennsylvania, Philadelphia.

Meyer, M. R. (2016). The cervical vertebrae of KSD-VP-1/1. In Y. Haile-Selassie & D. F. Su (Eds.), *The Postcranial Anatomy of* Australopithecus afarensis*: New Insights from KSD-VP-1/1* (pp. 63-111). Springer, New York.

Meyer, M. R., & Haeusler, M. (2015). Spinal cord evolution in early *Homo*. *Journal of Human Evolution*, *88*, 43-53.

Meyer, M. R., Williams, S. A., Schmid, P., Churchill, S. E., & Berger, L. R. (2017). The cervical spine of *Australopithecus sediba*. *Journal of Human Evolution, 104*, 32-49.

Meyer, M. R. & Williams, S. A. (2019). The Spine of Early Pleistocene *Homo*. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), *Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution* (pp. 153-183). Springer, Cham.

Mittermeier, R. A., Wilson, D. E., & Rylands, A. B. (Eds.). (2013). *Handbook of the Mammals of the World: Primates*. Lynx Edicions, Barcelona.

Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K., & Bookstein, F. L. (2004). Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution*, *46*(6), 679-698.

Mitteroecker, P., & Bookstein, F. (2007). The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Systematic Biology*, *56*, 818-836.

Mitteroecker, P., Manfreda, E., Bookstein, F. L., & Schaefer, K. (2007). Does the morphology of the human atlas and axis reflect bipedality? A multivariate approach to functional morphology. *American Journal of Physical Anthropology, 132* (S44), 172-173.

Moigne, A. M., Palombo, M. R., Belda, V., Heriech-Briki, D., Kacimi, S., Lacombat, F., ... & Testu, A. (2006). Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *L'Anthropologie*, *110*(5), 788-831.

Monteiro, L. R. (1999). Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. *Systematic Biology*, *48*, 192-199.

Moore, K. L., & Persaud, T. V. N. (2008). *Embriologia clínica*. Elsevier Brasil, Rio de Janeiro.

Morwood, M. J., Brown, P., Sutikna, T., Saptomo, E. W., Westaway, K. E., Due, R. A., ... & Djubiantono, T. (2005). Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, *437*(7061), 1012-1017.

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.

Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D. M., Casanovas-Vilar, I., & Galindo, J. (2004).

Pierolapithecus catalaunicus, a new Middle Miocene great ape from Spain. *Science*, *306*(5700), 1339-1344.

Müller, J., Scheyer, T. M., Head, J. J., Barrett, P. M., Werneburg, I., Ericson, P. G. P., Pol, D., & Sánchez-Villagra, M. R. (2010). Homeotic effects, somitogenesis and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*, 2118-2123.

Nakatsukasa, M. (2008). Comparative study of Moroto vertebral specimens. *Journal of Human Evolution*, *55*(4), 581-588.

Nakatsukasa, M. (2019). Miocene ape spinal morphology: the evolution of orthogrady. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution (pp. 73-96). Springer, Cham.

Nakatsukasa, M., Ward, C. V., Walker, A., Teaford, M. F., Kunimatsu, Y., & Ogihara, N. (2004). Tail loss in *Proconsul heseloni*. *Journal of Human Evolution*, *46*(6), 777-784.

Nakatsukasa, M., Kunimatsu, Y., Nakano, Y., & Ishida, H. (2007). Vertebral morphology of *Nacholapithecus kerioi* based on KNM-BG 35250. *Journal of Human Evolution*, *52*(4), 347-369.

Nakatsukasa, M., & Kunimatsu, Y. (2009). *Nacholapithecus* and its importance for understanding hominoid evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, *18*(3), 103-119.

Nakatsukasa, M., Almécija, S., & Begun, D. R. (2016). The hands of Miocene hominoids. In Kivell, T. L., Lemelin, P., Richmond, B. G., & Schmitt, D. (Eds.), *The Evolution of the Primate Hand* (pp. 485-514). Springer, New York.

Nalley, T. K., & Grider-Potter, N. (2015). Functional morphology of the primate head and neck. *American Journal of Physical Anthropology*, *156*, 531-542.

Nalley, T. K., & Grider-Potter, N. (2017). Functional analyses of the primate upper cervical vertebral column. *Journal of Human Evolution*, *107*, 19-35.

Nalley, T. K., & Grider-Potter, N. (2019). Vertebral Morphology in Relation to Head Posture and Locomotion I: The Cervical Spine. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), *Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution* (pp. 35-50). Springer, Cham.

Narita, Y., & Kuratani, S. (2005). Evolution of the vertebral formulae in mammals: a perspective on developmental constraints. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *304*, 91-106.

Naruse, C., Shibata, S., Tamura, M., Kawaguchi, T., Abe, K., Sugihara, K., ... & Asano, M. (2017). New insights into the role of Jmjd3 and Utx in axial skeletal formation in mice. *The FASEB Journal*, *31*(6), 2252-2266.

Nevell, L., & Wood, B. (2008). Cranial base evolution within the hominin clade. *Journal of Anatomy*, *212*(4), 455-468.

O'Higgins, P. (2000). The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *The Journal of Anatomy*, *197*(1), 103-120.

Ohman, J. C. (1986). The first rib of hominoids. *American Journal of Physical Anthropology*, *70*(2), 209-229.

Olson E. C., & Miller R. L. (1958). *Morphological integration*. Chicago, University of Chicago Press, Chicago.

Pablos, A., Martínez, I., Lorenzo, C., Gracia, A., Sala, N., & Arsuaga, J. L. (2013). Human talus bones from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, *65*(1), 79-92.

Pal, G. P. (1989). Weight transmission through the sacrum in man. *Journal of Anatomy, 162,* 9-17.

Pal, G. P., & Routal, R. V. (1986). A study of weight transmission through the cervical and upper thoracic regions of the vertebral column in man. *Journal of Anatomy, 148,* 245-261.

Pal, G. P., & Routal, R. V. (1987). Transmission of weight through the lower thoracic and lumbar regions of the vertebral column in man. *Journal of Anatomy, 152,* 93-105.

Pal, G. P., Routal, R. V., & Saggu, S. K. (2001). The orientation of the articular facets of the zygapophyseal joints at the cervical and upper thoracic region. *The Journal of Anatomy*, *198*(4), 431-441.

Palmer, A. R., & Strobeck, C. (1986). Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns.*Annual review of Ecology and Systematics*, *17*(1), 391-421.

Parés, J. M., & Pérez-González, A. (1995). Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca archaeological site, Spain. *Science*, *269*(5225), 830-832.

Pavlicev, M., Cheverud, J. M., & Wagner, G. P. (2009). Measuring morphological integration using eigenvalue variance. *Evolutionary Biology*, *36*, 157-170.

Peacock, A. (1951). Observations on the pre-natal development of the intervertebral disc in man. *Journal of Anatomy*, *85*(Pt 3), 260.

Peacock, A. (1952). Observations on the postnatal structure of the intervertebral disc in man. *Journal of Anatomy*, *86*(Pt 2), 162.

Pickering, R., Dirks, P. H. G. M., Jinnah, Z., de Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Herries, A. I. R., Woodhead, J. D., Hellstrom, J. C., Berger, L. R. (2011). *Australopithecus sediba* at 1.977 Ma and implications for the origins of the genus *Homo*. S*cience*, *333*(6048), 1421-1423.

Pierce, S. E., Clack, J. A., & Hutchinson, J. R. (2011). Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. *Journal of Anatomy, 219,* 502-514.

Pigliucci, M. (2003). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters*, *6*(3), 265-272.

Pilbeam, D. (2004). The anthropoid postcranial axial skeleton: comments on development, variation, and evolution. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *302*, 241-267.

Pilbeam, D. R., & Lieberman, D. E. (2017). Reconstructing the last common ancestor of chimpanzees and humans. In Muller, M. N., Wrangham, R. W., Pilbeam, D. (Eds.), *Chimpanzees and Human Evolution* (pp. 22-141). The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts.

Piveteau, J. (1963-1964-1966). La grotte de Regourdou (Dordogne). Paléontologie humaine. *Annales de Paléontologie*, *49*, *50*, *52*, 285-304, 155-194, 163-194.

Polanski, J. M. (2011). Morphological integration of the modern human mandible during ontogeny. *International Journal of Evolutionary Biology*, *2011*.

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.

Ponssa, M. L. (2008). Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *46*(3), 249-266.

Porto, A., de Oliveira, F. B., Shirai, L. T., De Conto, V., & Marroig, G. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology*, *36*, 118-135.

Porto, A., Shirai, L. T., de Oliveira, F. B., & Marroig, G. (2013). Size variation, growth strategies, and the evolution of modularity in the mammalian skull. *Evolution*, *67*, 3305-3322.

Preuschoft, H. (2004). Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: are there biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture?. *Journal of Anatomy*, *204*(5), 363-384.

Preuschoft, H., & Klein, N. (2013). Torsion and bending in the neck and tail of sauropod dinosaurs and the function of cervical ribs: insights from functional morphology and biomechanics. *PloS one*, *8*(10), e78574.

R Core Team (2018). R: a language and environment for statistical computing, version 3.4. 4. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Rak, Y., Ginzburg, A., & Geffen, E. (2007). *Gorilla*-like anatomy on *Australopithecus afarensis* mandibles suggests *Au. afarensis* link to robust australopiths. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*(16), 6568-6572.

Randau, M., & Goswami, A. (2017a). Unravelling intravertebral integration, modularity and disparity in Felidae (Mammalia). *Evolution & Development*, *19*, 85-95.

Randau, M., & Goswami, A. (2017b). Morphological modularity in the vertebral column of Felidae (Mammalia, Carnivora). *BMC Evolutionary Biology*, *17*, 133.

Randau, M., & Goswami, A. (2018). Shape Covariation (or the Lack Thereof) Between Vertebrae and Other Skeletal Traits in Felids: The Whole is Not Always Greater than the Sum of Parts. *Evolutionary Biology*, *45*, 196-210.

Raynal, J. P. (1990). Essai de datation directe. In J.-P. Raynal & Y. Pautrat (Eds.), *La Chapelle-aux-Saints et la préhistoire en Corrèze*. Association pour la Recherche Archéologique en Limousin, Limousin.

Reist, J. D. (1985). An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Canadian Journal of Zoology*, *63*, 1429-1439.

Richardson, M. K., Allen, S. P., Wright, G. M., Raynaud, A., & Hanken, J. (1998). Somite

number and vertebrate evolution. *Development*, *125*(2), 151-160.

Riedl, R., & Auer, D. (1975). *Die Ordnung des Lebendigen: Systembedingungen d. Evolution*. Paul Parey.

Rios, L., & Cardoso, H. F. (2009). Age estimation from stages of union of the vertebral epiphyses of the ribs. *American Journal of Physical Anthropology*, *140*(2), 265-274.

Ríos, L., Rosas, A., Estalrrich, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., Huguet, R., ... & de la Rasilla, M. (2015). Possible further evidence of low genetic diversity in the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal group: Congenital clefts of the atlas. *PloS one*, *10*(9), e0136550.

Ríos, L., Kivell, T. L., Lalueza-Fox, C., Estalrrich, A., García-Tabernero, A., Huguet, R., ... & Rosas, A. (2019). Skeletal Anomalies in the Neandertal Family of el Sidrón (Spain) support A Role of Inbreeding in Neandertal Extinction. *Scientific Reports*, *9*(1), 1697.

Ríos, L., Palancar, C., Pastor, F., Llidó, S., Sanchís-Gimeno, J. A., & Bastir, M. (2017). Shape change in the atlas with congenital midline non-union of its posterior arch: a morphometric geometric study. *The Spine Journal*, *17*(10), 1523-1528.

Robinson, J. T. (1972). *Early hominid posture and locomotion*. University of Chicago Press, Chicago.

Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, *39*, 40-59.

Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, *8*(4), 129-132.

Rohlf, F. J., & Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology*, *49*, 740-753.

Rolian, C. (2009). Integration and evolvability in primate hands and feet. *Evolutionary Biology*, *36*, 100-117.

Rolian, C. (2014). Genes, development, and evolvability in primate evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *23*, 93-104.

Rolian, C., Lieberman, D. E., Hamill, J., Scott, J. W., & Werbel, W. (2009). Walking, running and the evolution of short toes in humans. *Journal of Experimental Biology*,

212, 713-721.

Rolian, C., & Willmore, K. E. (2009). Morphological integration at 50: patterns and processes of integration in biological anthropology. *Evolutionary Biology, 36,* 1-4.

Rolian, C., Lieberman, D. E., & Hallgrímsson, B. (2010). The coevolution of human hands and feet. *Evolution*, *64*, 1558-1568.

Romer, A. S. (1950). The nature and relationships of the Paleozoic microsaurs. *American Journal of Science*, *248*(9), 628-654.

Romer, A. S. (1955). *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, Chicago.

Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., ... & Martínez, E. (2006). Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *103*(51), 19266-19271.

Rosas, A., Estalrrich, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., Garcia-Vargas, S., Sánchez-Meseguer, A., ... & Fortea, J. (2012). Les Néandertaliens d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon. *L'Anthropologie, 116*(1), 57-76.

Rosas, A., Ríos, L., Estalrrich, A., Liversidge, H., García-Tabernero, A., Huguet, R., ... & Dean, C. (2017). The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain). *Science*, *357*(6357), 1282-1287.

Rosenberg, K. R., Zuné, L., & Ruff, C. B. (2006). Body size, body proportions, and encephalization in a Middle Pleistocene archaic human from northern China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *103*(10), 3552-3556.

Ross, C. F., & Ravosa, M. J. (1993). Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology*, *91*(3), 305-324.

Russell, E. S. (1916). *Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology* Murray, London.

Russo, G. A. (2010). Prezygapophyseal articular facet shape in the catarrhine thoracolumbar vertebral column. *American Journal of Physical Anthropology*, *142*(4), 600-612.

Russo, G. A., & Kirk, E. C. (2013). Foramen magnum position in bipedal mammals. *Journal of Human Evolution*, *65*(5), 656-670.

Russo, G. A., & Shapiro, L. J. (2013). Reevaluation of the lumbosacral region of *Oreopithecus bambolii*. *Journal of Human Evolution*, *65*(3), 253-265.

Russo, G. A., & Williams, S. A. (2015). Giant pandas (Carnivora: *Ailuropoda melanoleuca*) and living hominoids converge on lumbar vertebral adaptations to orthograde trunk posture. *Journal of Human Evolution, 88,* 160-179.

Russo, G. A., & Kirk, E. C. (2017). Another look at the foramen magnum in bipedal mammals. *Journal of Human Evolution*, *105*, 24-40.

Russo, A., & Kirk, K. (2019). The Hominoid Cranial Base in Relation to Posture and Locomotion. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), *Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution* (pp. 15-34). Springer, Cham.

Sánchez-Villagra, M. R. (2010). Developmental palaeontology in synapsids: the fossil record of ontogeny in mammals and their closest relatives. *Proceedings of the Royal Society B:Biological Sciences*, *277*, 1139-1147.

Sanders, W. J. (1998). Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H41. *Journal of Human Evolution*, *34*(3), 249-302.

Satoh, N., Rokhsar, D., & Nishikawa, T. (2014). Chordate evolution and the three-phylum system *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1794), 20141729.

Saylor, B. Z., Alene, M., Deino, A., Gibert, L., Haile-Selassie, Y., Melillo, S. M., & Scott, G. (2016). The geologic context of Korsi Dora and the partial skeleton KSD-VP-1/1. In Y. Haile-Selassie & D. F. Su (Eds.), *The Postcranial Anatomy of* Australopithecus afarensis (pp. 13-23). Springer, Dordrecht.

Scheuer L., Black S. M., & Christie A. (2000). *Developmental Juvenil Osteology.* Academic Press, London.

Schluter, D. (1996). Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution*, *50*, 1766-1774.

Schultz, A. H. (1940). Growth and development of the chimpanzee. *Control Embryology*, *28*, 1-63.

Schultz, A. H. (1941). Growth and development of the orangutan. *Control Embryology*, *29*, 57-110.

Schultz, A. H. (1942). Conditions for balancing the head in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, *29*(4), 483-497.

Schultz, A. H. (1944). Age changes and variability in gibbons. A morphological study on a population sample of a man-like ape. *American Journal of Physical Anthropology*, *2*(1), 1-129.

Schultz, A. H. (1955). The position of the occipital condyles and of the face relative to the skull base in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, *13*(1), 97-120.

Schultz, A. H. (1956). Postembryonic age changes. *Primatologia,* 1, 887-964.

Schultz, A. H. (1961). Primatologia. Handbuch der primatenkunde. S. Karger, Basel.

Schultz, A. H., & Straus, W. L. (1945). The numbers of vertebrae in primates. *Proceedings of the American Philosophical Society*, *89*, 601-626.

Schultz, A. H. (1973). The skeleton of the Hylobatidae and other observations on their morphology. *Gibbon and Siamang*, *2*, 1-54.

Şenyürek, M. S. (1938). Cranial equilibrium index. *American Journal of Physical Anthropology*, *24*(1), 23-41.

Shapiro, L. J. (1991). *Functional morphology of the primate spine with special reference to orthograde posture and bipedal locomotion*. Doctoral dissertation, State University of New York at Stony Brook, New York.

Shapiro, L. J. (1993). Functional morphology of the vertebral column in primates. In Gebo, D. L. (Ed.), *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. Northern Illinois University, DeKalb.

Shapiro, L. J. (2007). Morphological and functional differentiation in the lumbar spine of lorisids and galagids. *American Journal of Primatology*, *69*(1), 86-102.

Shapiro, L. J., Seiffert, C. V., Godfrey, L. R., Jungers, W. L., Simons, E. L., & Randria, G. F. (2005). Morphometric analysis of lumbar vertebrae in extinct Malagasy strepsirrhines.*American Journal of Physical Anthropology*, *128*(4), 823-839.

Shea, B. T. (1992). Developmental perspective on size change and allometry in evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *1*, 125-134.

Shearman, R. M., & Burke, A. C. (2009). The lateral somitic frontier in ontogeny and phylogeny. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *312*, 603-612.

Shirai, L. T., & Marroig, G. (2010). Skull modularity in neotropical marsupials and monkeys: size variation and evolutionary constraint and flexibility. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *314*, 663-683.

Shou, S., Scott, V., Reed, C., Hitzemann, R., & Stadler, H. S. (2005). Transcriptome analysis of the murine forelimb and hindlimb autopod. *Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists*, *234*(1), 74-89.

Silcox, M. T., Bloch, J. I., Boyer, D. M., Godinot, M., Ryan, T. M., Spoor, F., & Walker, A. (2009). Semicircular canal system in early primates. *Journal of Human Evolution*, *56*(3), 315-327.

Singh, N., Harvati, K., Hublin, J. J., & Klingenberg, C. P. (2012). Morphological evolution through integration: a quantitative study of cranial integration in *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *Journal of Human Evolution*, *62*(1), 155-164.

Slijper, E. J. (1946). Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen,Verhandelingen (Tweede Sectie), 42*, 1-128.

Slon, V., Mafessoni, F., Vernot, B., de Filippo, C., Grote, S., Viola, B., ... & Douka, K. (2018). The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, *561*(7721), 113-116.

Sockol, M. D., Raichlen, D. A., & Pontzer, H. (2007). Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*(30), 12265-12269.

Spoor, F. (1997). Basicranial architecture and relative brain size of Sts 5. *South African Journal of Science*, *93*(4), 182-186.

Spoor, F., Wood, B., & Zonneveld, F. (1994). Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature*, *369*, 645-648.

Steppan, S. J., Phillips, P. C., & Houle, D. (2002). Comparative quantitative genetics: evolution of the G matrix. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(7), 320-327.

Stern Jr, J. T. (2000). Climbing to the top: a personal memoir of *Australopithecus afarensis*. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews, 9*(3), 113-133.

Stewart, T. D. (1962). Neanderthal scapulae with special attention to the Shanidar

Neanderthals from Iraq. *Anthropos*, *57*, 779-800.

Strait, D. S. (2001). Integration, phylogeny, and the hominid cranial base. *American Journal of Physical Anthropology*, *114*, 273-297.

Strait, D. S., & Ross, C. F. (1999). Kinematicdata on primate head and neck posture: implications for the evolution of basicranial flexion and an evaluation of registration planes used in paleoanthropology. *American Journal of Physical Anthropology*, *108*, 205-222.

Susanna, I., Alba, D. M., Almécija, S., & Moya-Sola, S. (2014). The vertebral remains of the late Miocene great ape *Hispanopithecus laietanus* from Can Llobateres 2 (Valles-Penedes Basin, NE Iberian Peninsula). *Journal of Human Evolution*, *73*, 15-34.

Susman, R. L. (1989). New hominid fossils from the Swartkrans Formation (1979-1986 excavations): postcranial specimens. *American Journal of Physical Anthropology*, *79*(4), 451-474.

Sutikna, T., Tocheri, M. W., Morwood, M. J., Saptomo, E. W., Awe, R. D., Wasisto, S., ... & Storey, M. (2016). Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia. *Nature*, *532*(7599), 366-369.

Sutikna, T., Tocheri, M. W., Faith, J. T., Awe, R. D., Meijer, H. J., Saptomo, E. W., & Roberts, R. G. (2018). The spatio-temporal distribution of archaeological and faunal finds at Liang Bua (Flores, Indonesia) in light of the revised chronology for *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution*, *124*, 52-74.

Tatsuta, H., Takahashi, K. H., & Sakamaki, Y. (2018). Geometric morphometrics in entomology: Basics and applications. *Entomological science*, *21*(2), 164-184.

ten Broek, C. M., Bakker, A. J., Varela-Lasheras, I., Bugiani, M., Van Dongen, S., & Galis, F. (2012). Evo-devo of the human vertebral column: on homeotic transformations, pathologies and prenatal selection. *Evolutionary Biology*, *39*, 456-471.

Testut, L., & Latarjet, A. (1979). Anatomía Humana. Salvat, Barcelona.

Thompson, d'A. W. (1917). *On growth and form*. Cambridge University Press, Cambridge.

Thorpe, S. K., McClymont, J. M., & Crompton, R. H. (2014). The arboreal origins of human bipedalism. *Antiquity*, *88*(341), 906-914.

Torres-Tamayo, N., García-Martínez, D., Lois Zlolniski, S., Torres-Sánchez, I., García-

Río, F., & Bastir, M. (2018). 3D analysis of sexual dimorphism in size, shape and breathing kinematics of human lungs. *Journal of Anatomy*, *232*(2), 227-237.

Trinkaus, E. (1983). Neandertal postcrania and the adaptive shift to modern humans. *The Mousterian Legacy: Human Biocultural Change in the Upper Pleistocene*, *164*, 165-200.

Trinkaus, E. (1985). Cannibalism and burial at Krapina. *Journal of Human Evolution*, *14*(2), 203-216.

Trinkaus, E. (2003). Neandertal faces were not long; modern human faces are short. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(14), 8142-8145.

Tsai, Y. L., Weng, M. C., Chen, T. W., Hsieh, Y. L., Chen, C. S., & Huang, M. H. (2012): Correlation between the ossification of nuchal ligament and clinical cervical disorders. *The Kaohsiung Journal of Medical Sciences*, *28*(10), 538-544.

Tuttle, R. H., & Watts, D. P. (1985). The positional behavior and adaptive complexes of *Pan* (*Gorilla*). In S. Kondo (Ed.), *Primate Morphophysiology, Locomotor Analyses and Human Bipedalism* (pp. 261-288). University of Tokyo Press, Tokyo.

Vallois, H.V. (1926). In A. Nicolas (Ed.), *Poirier et Charpy's Traité d'Anatomie Humaine, Tome 1*. Quat. éd. Masson et Cie., Paris.

van Buuren, S., &, K. Groothuis-Oudshoorn. 2011. mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software*, *45*, 1-67.

Van der Molen, S., Martínez, N. A., & González, J. R. (2007). Introducción a la morfometría geométrica: curso teórico práctico. *Universitat de Barcelona. Barcelona, España*.

Van Son, M., Lopes, M. S., Martell, H. J., Derks, M. F., Gangsei, L. E., Kongsro, J., ... & Harlizius, B. (2019). A QTL for number of teats shows breed specific effects on number of vertebrae in pigs: Bridging the gap between molecular and quantitative genetics. *Frontiers in Genetics*, *10*, 272.

Vandermeersch, B., & Trinkaus, E. (1995). The postcranial remains of the Régourdou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains. *Journal of Human Evolution*, *28*(5), 439-476.

Varela-Lasheras, I., Bakker, A. J., van der Mije, S. D., Metz, J. A., van Alphen, J., & Galis, F. (2011). Breaking evolutionary and pleiotropic constraints in mammals: On

sloths, manatees and homeotic mutations. *EvoDevo*, *2*, 11.

Vidal, P. P., Graf, W., & Berthoz, A. (1986). The orientation of the cervical vertebral column in unrestrained awake animals. *Experimental Brain Research*, *61*(3), 549-559.

Villamil, C. I. (2017). Locomotion and basicranial anatomy in primates and marsupials. *Journal of Human Evolution*, *111*, 163-178.

Villamil, C. I. (2018), Phenotypic integration of the cervical vertebrae in the Hominoidea (Primates). *Evolution, 72*(3), 490-517.

Villmoare, B. (2013). Morphological integration, evolutionary constraints, and extinction: a computer simulation-based study. *Evolutionary Biology*, *40*, 76-83.

Villmoare, B., Fish, J., & Jungers, W. (2011). Selection, morphological integration, and strepsirrhine locomotor adaptations. *Evolutionary Biology*, *38*, 88-99.

Wagner, G. P. (1984). On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion matrices: evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of Mathematical Biology*, *21*, 77-95.

Wagner, G. P. (1986). The systems approach: An interface between development and population genetic aspects of evolution. In Raup, D. M., & Jablonski, D. (Eds.), *Patterns and Processes in the History of Life* (pp. 149-165). Springer, Berlin.

Wagner, G. P. (1988). The influence of variation and of developmental constraints on the rate of multivariate phenotypic evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, *1*(1), 45-66.

Wagner, G. P. (1995). Adaptation and the modular design of organisms. *Advances in Artificial Life*, *929*, 317-328.

Wagner, G. P. (1996). Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *American Zoologist*, *36*, 36-43.

Wagner, G. P., & Altenberg, L. (1996). Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, *50*, 967-976.

Wagner, G. P., & Schwenk, K. (2000). Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability. *Evolutionary biology, 31,* 155-217.

Walker, A., Zimmerman, M. R., & Leakey, R. E. (1982). A possible case of hypervitaminosis

A in *Homo erectus*. *Nature*, *296*(5854), 248-250.

Walker, A., & Leakey, R. E. (Eds.). (1993). *The nariokotome* Homo erectus *skeleton*. Springer, Berlin.

Ward, C. V. (1993). Torso morphology and locomotion in *Proconsul nyanzae*. *American Journal of Physical Anthropology*, *92*(3), 291-328.

Ward, C. V. (2002). Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: where do we stand?. *American Journal of Physical Anthropology*, *119*(S35), 185-215.

Ward, C. V. (2007). Postcranial and locomotor adaptations of hominoids. In Henke, W., & Tattersall, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology* (pp. 1011-1030). Springer, Berlin.

Ward, C. V., Nalley, T. K., Spoor, F., Tafforeau, P., & Alemseged, Z. (2017). Thoracic vertebral count and thoracolumbar transition in *Australopithecus afarensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*(23), 6000-6004.

Warrener, A. G., Lewton, K. L., Pontzer, H., & Lieberman, D. E. (2015). A wider pelvis does not increase locomotor cost in humans, with implications for the evolution of childbirth. *PloSone*, *10*(3), e0118903.

Wellik, D. M., & Capecchi, M. R. (2003). *Hox10* and *Hox11* genes are required to globally patternthe mammalian skeleton. *Science*, *301*, 363-367.

White, A. A., & Panjabi, M. M. (1990). *Clinical biomechanics of the spine*. *JB Lippincott Co, Philadelphia.*

White, T. D., & Folkens, P. A. (2005). *The human bone manual.* Academic Press, New York.

White, T. D., WoldeGabriel, G., Asfaw, B., Ambrose, S., Beyene, Y., Bernor, R. L., ... & Hart, W. K. (2006). Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. *Nature*, *440*(7086), 883.

White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G., & WoldeGabriel, G. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, *326*(5949), 64-86.

Whitcome, K. K., Shapiro, L. J., & Lieberman, D. E. (2007). Fetal load and the evolution

of lumbar lordosis in bipedal hominins. *Nature*, *450*(7172), 1075.

Williams, S. A. (2010). Morphological integration and the evolution of knuckle-walking. *Journal of Human Evolution*, *58*, 432-440.

Williams, S. A. (2012a). Placement of the diaphragmatic vertebra in catarrhines: implications for the evolution of dorsostability in hominoids and bipedalism in hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, *148*(1), 111-122.

Williams, S. A. (2012b). Variation in anthropoid vertebral formulae: implications for homology and homoplasy in hominoid evolution. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *318*(2), 134-147.

Williams, S. A., Ostrofsky, K. R., Frater, N., Churchill, S. E., Schmid, P., & Berger, L. R. (2013). The vertebral column of *Australopithecus sediba*. *Science*, *340*(6129), 1232996.

Williams, S. A., & Russo, G. A. (2015). Evolution of the hominoid vertebral column: the long and the short of it. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *24*(1), 15-32.

Williams, S. A., Middleton, E. R., Villamil, C. I., & Shattuck, M. R. (2016). Vertebral numbers and human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, *159*, 19-36.

Williams, S. A., García-Martínez, D., Bastir, M., Meyer, M. R., Nalla, S., Hawks, J., ... & Berger, L. R. (2017). The vertebrae and ribs of *Homo naledi*. *Journal of Human Evolution*, *104*, 136-154.

Williams, S. A., Meyer, M. R., Nalla, S., García-Martínez, D., Nalley, T. K., Eyre, J., Prang, T. C., Bastir, M., Schmid, P., Churchill, S. E., Berger, L. R. (2018) The vertebrae, ribs, and sternum of *Australopithecus sediba*. *PaleoAnthropology*, *2018*, 156−233.

Williams, S. A., Gómez-Olivencia, A., & Pilbeam, D. R. (2019). Numbers of Vertebrae in Hominoid Evolution. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), *Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution* (pp. 97-124). Springer, Cham.

Williams, S. A., & Meyer, M. R. (2019). The Spine of Australopithecus. In Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (Eds.), *Spinal Evolution, Morphology, Function, and Pathology of the spine in Hominoid Evolution* (pp. 125-151). Springer, Cham.

Wood, B., & Richmond, B. G. (2000). Human evolution: taxonomy and paleobiology. *The Journal of Anatomy*, *197*, 19-60.

Wood, B., & Collard, M. (2001). The meaning of *Homo*. *Ludus Vitalis*, *9*(15), 63-74.

Wood, R. E., Higham, T. F., De Torres, T., Tisnérat-Laborde, N., Valladas, H., Ortiz, J. E., ... & Santamaría, D. (2013). A new date for the Neanderthals from El Sidrón Cave (Asturias, northern Spain). *Archaeometry*, *55*(1), 148-158.

Young, N. M., & Hallgrímsson, B. (2005). Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution*, *59*, 2691-2704.

Young, N. M., Wagner, G. P., & Hallgrímsson, B. (2010). Development and the evolvability of human limbs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*, 3400-3405.

Zelditch, M. L. (1988). Ontogenetic variation in patterns of phenotypic integration in the laboratory rat. *Evolution*, *42*, 28-41.

Zelditch, M. L., & Carmichael, C. (1989). Ontogenetic variation in patterns of developmental and functional integration in skulls of *Sigmodon fulviventer*. *Evolution*, *43*(4), 814-824.

Zelditch, M. L., Wood, A. R., Bonett, R. M., & Swiderski, D. L. (2008). Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth. *Evolution & Development*, *10*, 756-768.

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., Fink, W. L. (2012). *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Academic Press, London.

Zhao, L., Chen, W. Y., Ma, J. F., & Yang, Y. B. (2008). Structural bionic design and experimental verification of a machine tool column. *Journal of Bionic Engineering*, *5*, 46-52.

Apéndice: Artículos

En este apartado se incluyen cinco artículos publicados por el autor de esta Tesis Doctoral en revistas del primer cuartil, tres como primer autor (Arlegi et al., 2017, 2018, 2019) y dos en colaboración con uno de mis directores de la Tesis Doctoral (i.e., Asier Gómez-Olivencia). Cada uno de los tres artículos publicados como primer autor (i.e., Arlegi et al., 2017, 2018, 2019) corresponde con un capítulo de esta Tesis Doctoral, y los otros dos trabajos i.e., Gómez-Olivencia et al., 2017, 2018) complementan el corpus de esta Tesis Doctoral. Las publicaciones y los capítulos correspondientes son los siguientes:

Primer artículo: Capítulo 4

Arlegi, M., Gómez-Olivencia, A., Albessard, L., Martínez, I., Balzeau, A., Arsuaga, J. L., & Been, E. (2017). The role of allometry and posture in the evolution of the hominin subaxial cervical spine. *Journal of Human Evolution*, *104*, 80-99.

Segundo artículo: Capítulo 5

Arlegi, M., Gómez-Robles, A., & Gómez-Olivencia, A. (2018). Morphological integration in the gorilla, chimpanzee, and human neck. *American Journal of Physical Anthropology*, *166*(2), 408-416.

Tercer artículo: Capítulo 7

Arlegi, M., Couture-Veschambre, C., Gómez-Olivencia, A. (2019). Evolutionary selection and morphological integration in the vertebral column of modern humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 1-20. DOI: 10.1002/ajpa.23950.

Cuarto artículo: Capítulo 7

Gómez-Olivencia, A., Arlegi, M., Barash, A., Stock, J. T., & Been, E. (2017). The Neandertal vertebral column 2: The lumbar spine. *Journal of Human Evolution*, *106*, 84-101.

Quinto artículo: Capítulos 6 y 7

Gómez-Olivencia, A., Barash, A., García-Martínez, D., Arlegi, M., Kramer, P., Bastir, M., & Been, E. (2018). 3D virtual reconstruction of the Kebara 2 Neandertal thorax. *Nature Communications*, *9*(1), 4387.

Journal of Human Evolution 104 (2017) 80–99

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Human Evolution

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

The role of allometry and posture in the evolution of the hominin subaxial cervical spine

Mikel Arlegi [a, *], Asier Gómez-Olivencia [a, b, c, d, *], Lou Albessard [c], Ignacio Martínez [e, d], Antoine Balzeau [c, f], Juan Luis Arsuaga [g, c], Ella Been [h, i]

[a] Dept. Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Euskal Herriko Unibertsitatea, UPV-EHU. Apdo. 644, 48080 Bilbao, Spain
[b] IKERBASQUE, Basque Foundation for Science, Spain
[c] Équipe de Paléontologie Humaine, UMR 7194, CNRS, Département de Préhistoire, Muséum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17, Place du Trocadéro, 75016 Paris, France
[d] Centro UCM-ISCIII de Investigación sobre Evolución y Comportamiento Humanos, Avda. Monforte de Lemos 5 (Pabellón 14), 28029 Madrid, Spain
[e] Área de Antropología Física, Depto. de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares 28871, Spain
[f] Department of African Zoology, Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium
[g] Dpto. de Paleontología, Fac. Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Avda. Complutense s/n, Madrid 28040, Spain
[h] Physical Therapy Department, Faculty of Health Professions, Ono Academic College, Kiryat Ono 5545173, Israel
[i] Department of Anatomy and Anthropology, Sackler Faculty of Medicine, Tel Aviv University, 39040 Tel Aviv, Israel

ARTICLE INFO

Article history:
Received 15 February 2016
Accepted 4 January 2017

Keywords:
Postcranium
Traditional morphometrics
Geometric morphometrics
Fossil hominins
Locomotion

ABSTRACT

Cervical vertebrae not only protect the spinal cord but also are the insertion and origin points for muscles related to the movement of the head, upper limb, and trunk, among others, and are thus important elements in primate evolution. While previous work has been undertaken on the first two cervical vertebrae, there is a dearth of studies on the subaxial cervical spine in hominines. In this paper, we provide detailed morphological information on two important aspects of the subaxial cervical vertebrae (C3 – C7): mid-sagittal morphology and superior facet orientation. We studied large samples of African apes including modern humans and the most complete fossil hominin subaxial cervical vertebrae using both traditional and geometric morphometrics. There are significant differences between extant hominoids related to the relative length and orientation of the spinous process as well as to the orientation of the articular facets, which are related to size, locomotion, and neck posture. In fact, fossil hominins do not completely conform to any of the extant groups. Our assessment of mid-sagittal morphology and superior articular facet orientation shows that australopiths have more *Homo*-like upper subaxial cervical vertebrae coupled with more "primitive" lower cervical vertebrae. Based on these results, we hypothesize that those changes, maybe related to postural changes derived from bipedalism, did not affect the entire subaxial cervical spine at once. From a methodological point of view, the combination of traditional and geometric morphometric data provides a more integrative perspective of morphological change and evolution, which is certainly useful in human evolutionary studies.

© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Cervical vertebrae not only protect the spinal cord but also are the attachment sites of muscles related to the movement of the head, upper limb, and trunk. Thus, cervical morphology can potentially provide important information regarding body posture and locomotion in both extant and fossil primates. Surprisingly, while body posture and locomotion are major subjects of interest in primate evolution (Ankel, 1972; Gebo, 1996; Nakatsukasa et al., 2004; Preuschoft, 2004), the analysis of the postcranial axial skeleton has received less attention than other anatomical parts, such as the long bones. In the last decade, there has been growing interest in the morphology and biomechanics of the primate spine, especially in the lumbar area, with particular interest arising from the study of new fossil hominoid remains (Gommery, 1997, 1998; Ishida et al., 2004; Shapiro et al., 2005; Nakatsukasa et al., 2007; Nakatsukasa, 2008; Kikuchi et al., 2012, 2015; Russo and Shapiro,

* Corresponding authors.
E-mail addresses: mikel.arlegui@ehu.eus (M. Arlegi), asier.gomezo@ehu.eus (A. Gómez-Olivencia).

http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.01.002
0047-2484/© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

2013). This renewed interest includes new studies on the evolution of the numbers of vertebrae (Haeusler et al., 2002; Pilbeam, 2004; McCollum et al., 2010; Williams, 2012a, b; Williams et al., 2016) and morphological studies on fossil and recent human collections that are improving our knowledge of the evolution of this anatomical region (Been, 2005; Meyer, 2005, 2016; Gómez-Olivencia et al., 2007, 2013a, b; Gómez-Olivencia, 2009, 2013a, b; Been et al., 2010, 2012, 2014a; Bonmatí et al., 2010; Williams et al., 2013; Arsuaga et al., 2015; Meyer and Haeusler, 2015). However, there remains a dearth of data regarding several aspects of the spine, including the cervical spine of the subfamily Homininae[1] (*Gorilla*, *Pan*, and *Homo*). The knowledge of this region is still based largely on the seminal work by Schultz (1961) and recent work by Manfreda et al. (2006), Nalley and Grider-Potter (2015), and Meyer (2016).

1.1. The Homininae neck

Schultz (1961) described the primate axial skeleton extensively, tackling several problems such as vertebral formula (Schultz and Straus, 1945) and morphology and weight of the different spinal regions, among others. He categorized different patterns of mid-sagittal cervical vertebrae morphology in apes, arguing that these differences were mainly due to the pronounced spinous process of African apes (*Gorilla* and *Pan;* Schultz, 1961). He also considered the long spinous process present in *Gorilla, Pan*, pottos, and a few New World monkeys to be derived, and that the shorter dorso-ventral cervical vertebrae in modern humans are not related to their reduced nuchal musculature mass and the reduced numbers of muscles in this area compared to the rest of the great apes, but were a feature seen in the majority of primates (Schultz, 1961). In the subaxial cervical spine, the relative dorsoventral length of the cervical vertebrae changes following a pattern that differs depending on the taxon: unlike humans and gibbons, in which the seventh cervical vertebra bears the longest spinous process, in the rest of the apes this maximum length is present in the fifth or sixth cervical vertebra (Schultz, 1961). The drawback of Schultz's (1961) work is that it is based on a very low number of individuals (i.e., the relative length of the spinous process is based on one specimen for most primates, and two for *Hylobates*, *Pongo*, *Pan*, *Gorilla*, and *Homo*). Manfreda et al. (2006) performed an in-depth geometric morphometric study of the atlas in nine primate taxa, five of which were hominoids. The three main conclusions of their study were that the studied taxa differed in atlas morphology, that *Homo sapiens* showed an allometric shape change different from the rest of the primates, and that it was possible to identify morphological features related to locomotion (Manfreda et al., 2006). A more recent study by Nalley and Grider-Potter (2015) on the subaxial cervical spine (C3 – C7) also provided evidence for a link between function and form between the cervical morphology and postural behaviors in primates. These authors showed that primates with more pronograde heads and necks showed longer spinous processes. However, there is still a large gap in our knowledge regarding subaxial spine evolution in hominines (i.e., subfamily Homininae: *Gorilla*, *Pan*, and *Homo*) and other hominoids (Hylobatidae, Ponginae, and Homininae). Moreover, to what extent (if any) size, locomotion, and head posture influence cervical morphology is not fully understood. Additionally, there is a dearth of quantitative studies testing whether differences in cervical morphology are related to (or by-products of) adjacent anatomical regions.

This work has three main objectives. The first is to provide detailed morphological information on two important aspects of subaxial cervical (C3–C7) morphology, mid-sagittal morphology and the superior articular facet orientation, in a large sample of hominines using both traditional and geometric morphometrics. The second is to investigate the morphological changes of these two areas in human evolution. The third is to understand the influence of allometry in the morphology of the subaxial cervical spine and the correlation of this with posture and locomotion in Homininae.

2. Materials

The sample studied here comprises both extant and extinct hominoids. The extant hominoid sample is basically composed of individuals from the subfamily Homininae with a few additional *Pongo* and hylobatid specimens. The fossil sample includes extinct members of *Australopithecus* and *Homo.*

2.1. Extant hominoid sample

The subaxial cervical spine (i.e., C3–C7) of 127 adult individuals of the subfamily Homininae from five extant species (*H. sapiens*, *Gorilla gorilla*, *Gorilla beringei*, *Pan troglodytes*, and *Pan paniscus*) pooled in three genera (i.e., *Homo*, *Gorilla, Pan*) were studied. Twelve additional individuals, seven members of *Pongo* (*Pongo pygmaeus*, $n = 6$; *Pongo* sp., $n = 1$) and five hylobatids (*Hylobates lar*, $n = 2$; *Hylobates pileatus*, $n = 1$; *Nomascus concolor*, $n = 1$; *Nomascus gabriellae*, $n = 1$) were also included (Table 1). Only individuals with at least three complete subaxial cervical vertebrae were included. Damaged vertebrae or pathological individuals were not included. Individuals were considered adults when the annular epiphyses were fused to the vertebral body and the secondary center of ossification of the tip of the spinous process was completely fused. In order to represent a wide range of variability, the sample included both extant species of the genus *Gorilla* (i.e., *G. gorilla* and *G. beringei*, the latter of which includes both subspecies), both species of the genus *Pan* (*P. troglodytes* and *P. paniscus*), and a large and heterogeneous sample of modern human populations from South America, Asia, Europe, and Africa, including small-bodied populations such as African Bubinga and Philippine Negritos. The diverse modern human sample was purposefully selected to increase its variation and attempt to compensate for the variation in the *Gorilla* and *Pan* genera, which were composed of more than one species. As there were two immature specimens (the C7s of KNM-WT 15000 and U.W. 88-09, see below) in the fossil sample, a group of 15 immature *H. sapiens* and six *Pan* (five *P. troglodytes* and one *P. paniscus*) were included in the analysis in order to assess whether ontogenetic morphological changes could affect our results.

2.2. Fossil hominin sample

The fossil sample includes eight well preserved subaxial cervical vertebrae (Table 2). This material belongs to four extinct species: *Homo neanderthalensis*, *Homo ergaster*, *Australopithecus afarensis*, and *Australopithecus sediba*. In order to include as many fossil individuals as possible, cervical vertebra belonging to each of two subadult individuals (KNM-WT 15000, *H. ergaster* and U.W. 88-09, *A. sediba*) were included in the sample. The fossil data used in this study was derived from CT or micro-CT scans of the original material and high quality casts or surface scans based on

[1] We follow the taxonomy proposed by Mittermeier et al. (2013) for extant primates: the superfamily Hominoidea is divided into the families Hylobatidae (gibbons) and Hominidae (great apes), the latter of which includes two subfamilies: Ponginae (genus *Pongo*) and Homininae (three genera: *Gorilla, Pan*, and *Homo*). The term "great apes" includes humans and the term "African apes" is a paraphyletic way to refer to two genera: *Gorilla* and *Pan*.

Table 1
Extant hominoid sample used in this study organized by group, species, sex, and collection institution.[a]

Group	Species	MusH	Zool-MNHN	NHM	RMCA	Others	Total mature	Total immature
H. sapiens	*Homo sapiens*	8 ♂						
		4 ♀						
		42 IS				15 IS[b]	**54**	**15**[b]
Pan	*Pan troglodytes*	1 ♂	3 ♂	1 ♂ + 1 ♂[b]	8 ♂	2 ♂[b]		
			5 ♀	1 ♀	3 ♀ + 1♀[b]	1 ♀[b]		
					10 IS		**32**	**5**[b]
	Pan paniscus				4 ♂			
					8 ♀ + 1♀[b]		**12**	**1**[b]
Gorilla	*Gorilla gorilla*	1 ♂	7 ♂	2 ♂	1 ♂			
		1 ♀		5 ♀			**17**	
	Gorilla beringei			1 ♂	7 ♂			
					3 ♀		**11**	
	Gorilla sp.				1 ♀		**1**	
Pongo	*Pongo pygmaeus*		1 ♂	5 ♂			**6**	
	Pongo sp.			1 IS			**1**	
Gibbon	*Hylobates lar*		1 ♂					
			1 IS				**2**	
	Hylobates pileatus		1 IS				**1**	
	Nomascus concolor		1 ♀				**1**	
	Nomascus gabriellae		1 ♂				**1**	
A. afarensis	*Australopithecus afarensis*					1 ♀?	**1**	
A. sediba	*Australopithecus sediba*	1 ♂[b]						**1**[b]
		1 ♀					**1**	
H. ergaster/erectus	*Homo ergaster/erectus*					1 ♂[b]		**1**[b]
Neandertals	*H. neanderthalensis*	1 ♂				1 ♂?	**2**	
Total mature		**59**	**21**	**16**	**45**	**2**	**143**	
Total immature		**1**[b]		**1**[b]	**2**[b]	**19**[b]		**23**[b]

[a] Institutions: MusH = Musée de l'Homme collection, Paris; Zool-MNHN = Dept. Zoology, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; RMCA = Royal Museum for Central Africa, Tervuren; NHM = Natural History Museum, London. Sex: ♂ = males; ♀ = females; IS = indeterminate sex.
[b] These are immature individuals in which the principal ossification centers are fused but the secondary ossification centers are not fused.

these casts (see Table 2). Slight damage to the left superior articular facet of the fifth cervical (C5) vertebra of Regourdou 1 was virtually reconstructed mirroring the right superior articular facet using Avizo 9 Lite (FEI Visualization Sciences Group). The slight damage to the U.W. 88-93 third cervical (C3) spinous process was present only on its right lateral side so did not affect data collection.

3. Methods

3.1. Data collection

A set of 15 three-dimensional (3D) landmarks on each cervical vertebra (C3–C7; Table 3), five on the mid-sagittal plane and five on each of the superior articular facets (Fig. 1), were taken on the

Table 2
Fossil material used in this study.

Taxon	Individual	Sex[a]	Maturity	Date	C3	C4	C5	C6	C7	Data derived from	References
H. neanderthalensis											
	La Chapelle-aux-Saints 1	♂	Adult	Between 56 ± 4ka and 47 ± 3ka BP				X	X	.stl (CT-scan) (Resolution: voxel size = 0.467448 × 0.467448 × 0.5 mm)	Boule, 1911–1913; Raynal, 1990; Gómez-Olivencia, 2013a; Gómez-Olivencia et al., 2013a
	Regourdou 1	♂?; IS	Adult	Late Pleistocene			X		X	.stl (micro CT-scan) (Resolution: C5: voxel size = 0.06560551 mm; C7: voxel size = 0.07821191 mm)	Piveteau, 1963–1966; Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Gómez-Olivencia et al., 2007, 2012, 2013a, b
H. ergaster/erectus											
	KNM-WT 15000	♂	Subadult	1.47 ± 0.03 Ma					X	.stl (CT-scan) (Resolution: pixel size = 0.21 mm; slice interval = 0.30 mm)	Brown et al., 1985; Latimer and Ward, 1993; Haeusler et al., 2002, 2011; McDougall et al., 2012
A. sediba											
	U.W. 88-09	♂	Subadult	1.977 Ma					X	Cast	Berger et al., 2010; Pickering et al., 2011; Williams et al., 2013
	U.W. 88-93	♀	Adult	1.977 Ma	X					Cast	Berger et al., 2010; Pickering et al., 2011; Williams et al., 2013
A. afarensis											
	A.L. 333-106	♀?	Adult	3.2 Ma				X		.stl (high quality cast)	Johanson et al., 1982; Lovejoy et al., 1982; Cook et al., 1983; Meyer, 2016

[a] Sex: ♂ = males, ♀ = females, IS = indeterminate sex.

Table 3
Landmark definitions.

Landmark	Mid-sagittal MS or side	Definitions
L01	MS	The most ventral point at the caudal surface of the vertebral body.
L02	MS	The most ventral point at the cranial surface of the vertebral body.
L03	MS	The most ventral point of the vertebral foramen, taken at the most dorsal point at the cranial surface of the vertebral body.
L04	MS	The most dorsal point of the vertebral foramen (taken at the cranial intersection between the laminae).
L05	MS	The most dorsal point of the spinous process. If the tip of the spinous process is forked, the missing space was filled with modeling clay in order to take the most dorsal point in the mid-sagittal plane.
L06	Left	The most lateral edge of the superior articular facets.
L07	Left	The most medial edge of the superior articular facets.
L08	Left	Caudal edge of the superior articular facet located on the line perpendicular to the line defined by L06 and L07.
L09	Left	Cranial edge of the superior articular facet located on the line perpendicular to the line defined by L06 and L07.
L10	Left	Center of the superior articular facet, calculated as the intersection of the lines defined between L06 and L07, and L08 and L09.
L11	Right	The most lateral edge of the superior articular facets.
L12	Right	The most medial edge of the superior articular facets.
L13	Right	Caudal edge of the superior articular facet located on the line perpendicular to the line defined by L11 and L12.
L14	Right	Cranial edge of the superior articular facet located on the line perpendicular to the line defined by L11 and L12.
L15	Right	Center of the superior articular facets, calculated intersection of the lines defined between L11 and L12, and L13 and L14.

extant hominoid sample using a Microscribe SX2. For most of the fossil specimens, landmarks were captured from virtual models deriving from either CT or laser scans (see Table 2) using Avizo software version 7.1 (FEI Visualization Sciences Group). To compile homologous landmarks, we overcame the obstacle of forked spinous processes present in some *H. sapiens* cervical vertebrae (mostly C3–C5) by filling in the gap with modeling clay. From these landmarks, a series of traditional morphometric variables were also calculated using the coordinate data. These variables refer to the general and mid-sagittal morphology of the vertebra, length and orientation of the spinous process, and the orientation of the articular facets. See Table 4 for a full definition of these variables.

As we used two different methods to capture landmarks, we assessed whether the data recording method could affect our results. Five specimens were digitized twice for each vertebra and sampled directly using the Microscribe SX2 and from the micro-CT scanners using Avizo 9 Lite software (FEI Visualization Sciences Group). Then, the coordinates obtained from both methods were superimposed and plotted together into the same shape space. The distances between the coordinates obtained from both methods did not show differences. Then, we calculated measurement error (see below) and both methods produced similar results: 4.2% for the coordinates captured on 3D virtual objects and 4.5% from those recorded with the Microscribe.

3.2. Statistical analysis

We used both geometric morphometrics (GM) and traditional morphometry (TM) as complementary methods in order to better understand and represent differences in the morphological patterns in the hominoid subaxial cervical spine. Data from TM were used to: (i) understand the variation pattern of each linear and angular variable, (ii) discriminate groups by their shape variability using multivariate analyses, (iii) assess the influence of size on shape (i.e., allometry), and (iv) analyze the correlation between cervical shape and posture and locomotion. The multivariate analyses using TM were performed compiling all the variables from the subaxial cervical spine (C3–C7) together instead of separately, vertebra by vertebra, as in GM analyses. Values from missing vertebrae were calculated using the mean of the corresponding species and their sex. Individuals missing more than two cervical vertebrae were excluded. Geometric morphometric techniques were employed to: (i) quantify shape and size variation, (ii) discriminate and quantify differences among taxa based on shape

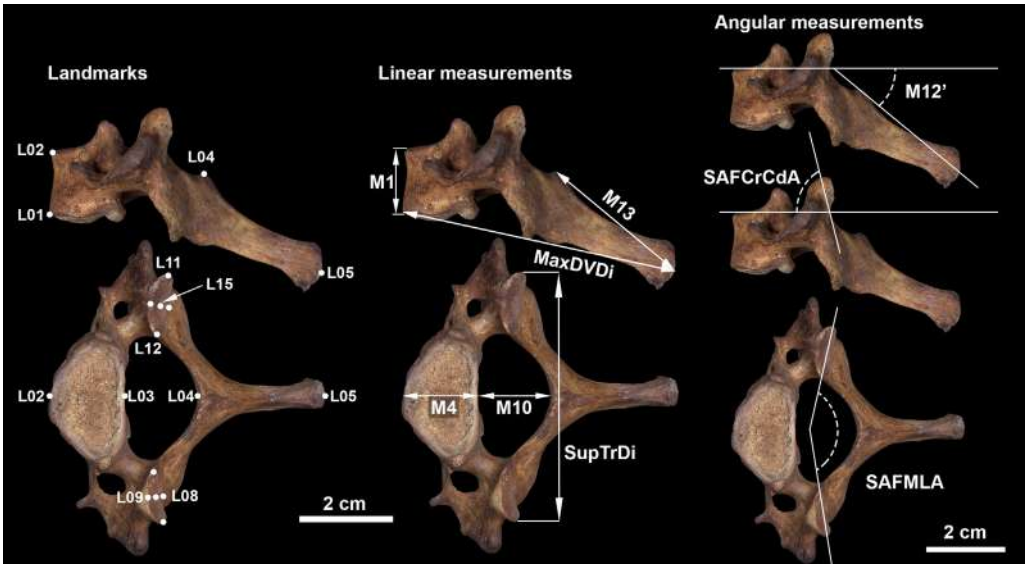


Figure 1. Landmarks and traditional measurements used in this study. See Table 4 for variable definitions.

Table 4
Linear and angular measurement definitions and the landmarks used to determine these measurements.

Variables[a] by vertebra					M number/ Abbreviation[b]	Definition	Calculated between landmarks
C3	C4	C5	C6	C7			
V1	V10	V19	V28	V37	MaxDVDi	Maximum dorsoventral length.	L1 and L5
V2	V11	V20	V29	V38	M13	Spinous process: maximum length.	L4 and L5
V3	V12	V21	V30	V39	M1	Vertebral body ventral craniocaudal diameter.	L1 and L2
V4	V13	V22	V31	V40	M4	Vertebral body superior dorsoventral diameter.	L2 and L3
V5	V14	V23	V32	V41	M10	Vertebral foramen dorsoventral diameter.	L3 and L4
V6	V15	V24	V33	V42	M12′	Spinous process angle (different to M12 as described by Gómez-Olivencia et al., 2013[a]).	L2, L3, L4, and L5
V7	V16	V25	V34	V43	SupTrDi	Superior transverse diameter.	L6 and L11
V8	V17	V26	V35	V44	SAFCrCdA	Superior articular facet craniocaudal angle.	L8, L9, L13, and L14
V9	V18	V27	V36	V45	SAFMLA	Superior articular facet mediolateral angle.	L6, L7, L11, and L112

[a] These variables are derived from landmarks and, thus, do not always correspond exactly to measurements taken with calipers or a regular goniometer. For example, the spinous process angle as calculated here yields slightly higher values than those measurements using a goniometer. Compare, for example, our Neandertal values with those used by Gómez-Olivencia et al., 2013a.
[b] Whenever possible we used Martin's number (Bräuer, 1988).

variation, and (iii) analyze the percentage of variation on shape explained by differences in size (i.e., allometry).

3.3. Traditional morphometry

3.3.1. Descriptive statistics Nine TM variables were selected and univariate (Kruskal–Wallis, Wilcoxon-Mann-Whitney) and multivariate (PERMANOVA; permutational multivariate analysis of variance) analyses were performed using PAST (Hammer et al., 2001) and R (R Development Core Team, 2011) software packages for the three hominin genera. Non-parametric tests were employed because the basic assumptions for doing a parametric test were not met. A z-score analysis was performed between each fossil and the three hominin genera. Due to the fact that the z-score is based on normality assumptions, it was complemented by indicating whether the fossil was outside the range of variation of the comparative sample.

3.3.2. Principal component analysis (PCA) Two PCAs, based on the 45 variables of all the C3–C7 vertebrae (nine for each vertebra, see Table 4) were performed using R software (R Development Core Team, 2011). The first PCA was performed by taking the 45 variables of each individual as a single shape value in order to represent global differences among taxa in the subaxial cervical morphology. A second PCA was computed by dividing the raw values of the variables by the geometric mean of the vertebra in order to remove the influence of size on shape (e.g., Coleman, 2008; Pablos et al., 2013).

3.3.3. Regression analysis A regression analysis was performed in the R statistical environment (lm function; R Development Core Team, 2011) to assess the relationship between shape (using the first two principal components [PCs] from the previous analysis) and the geometric mean as an independent variable.

3.3.4. Partial least squares (PLS) A PLS analysis (Bookstein et al., 1990; Klingenberg and Zaklan, 2000; Rohlf and Corti, 2000) was performed to assess the correlation between head-neck posture and locomotion and cervical vertebrae shape using PAST 3.10 (Hammer et al., 2001). Six variables related to posture and locomotion were included in the first block (Table 5): two variables represent head and neck posture (i.e., neck angle and inclination of the orbital plane) and four are related to locomotion (i.e., brachiation, vertical climbing, bipedalism, and quadrupedalism). Values for posture-related variables used in this work were collected by Strait and Ross (1999) and were obtained from collected kinematic data by filming the primate head and neck during locomotion. For head posture orientation, we used the orbital plane instead of the Frankfort plane as it was considered more suitable for primate studies (Strait and Ross, 1999). The values for the patterns of locomotion were proposed by Gebo (1996; also used by Manfreda et al., 2006). In cases where data for some species were not present, we used the values from the phylogenetically closest species (i.e., *G. gorilla* values were employed for *G. beringei* and the *H. lar* values were used for the other three species of gibbons). The second block was composed of the 45 variables (nine for each cervical vertebra) divided by the geometric mean (Jungers et al., 1995) to represent their morphology without being influenced by size (see Table 4 for the variable definitions).

3.4. Geometric morphometrics

We first performed a generalized Procrustes analysis (GPA; Zelditch et al., 2004) to remove the information related to size, position and orientation. Then the landmark configurations from the C3–C7 cervical vertebrae were projected onto the same Euclidean tangent space. Shape analyses were carried out based on object symmetry (Mardia et al., 2000; Klingenberg et al., 2002; Klingenberg, 2015) to avoid potential problems caused by the interdependence of the left and right halves (Bookstein, 1996). To

Table 5
Locomotor bouts and postural variables used in the comparison with cervical vertebrae morphology using partial least squares.

Group	Inclination orbital plane[a]	Inclination neck[a]	Brachiation[b]	Vertical climbing[b]	Bipedal[b]	Quadrupedal[b]
H. sapiens	9.3	17.9	0	0	100	0
Gorilla	18.4	56.4	1	1	0	99
Pan	23.4	81.5	1	5	6	89
Pongo	17.1	55.0	10	25	0	12
Hylobatidae	2.0	47.0	50	17	5	0

[a] Head and neck statistical values (in degrees) from kinematic measurements following Strait and Ross (1999).
[b] Locomotor bouts after Manfreda et al. (2006), based on data compiled by Gebo (1996).

assess the influence of measurement error, we selected a random individual with a complete set of cervical vertebrae from each major group (*H. sapiens*, *Pan*, *Gorilla*). Coordinates on these vertebrae were digitized every day for five days, thus obtaining 15 new coordinates for each cervical vertebra, which were subjected to GPA. An analysis of variance (ANOVA) based on the Procrustes coordinates was performed (Palmer and Strobeck, 1986; Klingenberg et al., 2002) to obtain the variance related to measurement error. Variation caused by measurement error was negligible, with values ranging from 1.03% (C4) to 3.86% (C7). All GM analyses were performed using MorphoJ software, ver. 1.06d (Klingenberg, 2011), unless otherwise stated.

3.4.1. Size and shape variation Centroid size (CS) and shape variables obtained from the Procrustes analysis were exported from MorphoJ into PAST to analyze size and shape variation among the three major groups and their cervical vertebrae. We tested for normality and homogeneity of variance prior to both ANOVA (analysis of variance, used to analyze size) and MANOVA (multivariate analysis of variance, to analyze shape). For both analyses, we used all cervical vertebrae together. To assess size variation, we employed a two-way ANOVA using CS as the dependent variable and group and vertebra as factors. To assess differences in cervical vertebrae shape, a MANOVA was performed using the symmetric components of shape variation obtained from the GPA as dependent variables and group and vertebra as factors. A post-hoc Bonferroni correction was applied in both analyses.

Because all the subaxial cervical vertebrae used in this study had the same number of landmarks, we could include them all in the same GPA and project their coordinates in the same Euclidean tangent shape space, allowing for further analyses using all the subaxial cervical vertebrae together. This is advantageous not only in characterizing shape differences, but also in detecting variability in cervical morphological patterns.

3.4.2. Principal component analysis (PCA) and canonical variate analysis (CVA) To examine interspecific differences in shape, a PCA was conducted, including all cervical vertebrae from C3 to C7. Additionally, to better understand the differences between the groups, a CVA (Mardia et al., 1979) was performed, which maximizes intergroup variability relative to intragroup variability (Albrecht, 1980) and is appropriate for discriminating among groups (Zelditch et al., 2004). Canonical variates analysis assumes that all groups share similar variance-covariance structures, thus small size groups (*Pongo*, $n = 7$ and Hylobatidae, $n = 5$) were removed to avoid non-significant intragroup variability. The mean shape configuration of each cervical vertebra was calculated for the three major groups (*H. sapiens*, *Gorilla*, and *Pan*) plus the fossil specimens. Procrustes distances among groups were then calculated and a permutation test to assess statistical significance was performed.

3.4.3. Regression analyses To investigate evolutionary allometry, an interspecific pooled within-group (by species and sex) regression analysis, including all the cervical vertebrae from C3 to C7 together, was carried out to assess the influence of size on shape (Klingenberg, 1996). Static allometry was investigated by applying intraspecific regression analysis from each taxon and vertebra separately. We used log-centroid size (log CS) as a proxy for size due to the large variability caused by both species/population diversity and sexual dimorphism in great apes. Angles between regression slopes (vectors) were quantified and compared among taxa to identify different allometric patterns (O'Higgins, 2000; Bastir et al., 2013). A similar test was conducted among the different groups on each subaxial cervical vertebra separately.

4. Results

4.1. Traditional morphometrics: univariate description

The univariate description of the different groups is shown in Figure 2 and Supplementary Online Material (SOM) Tables S1–5. There were significant ($p < 0.0001$) differences among groups and vertebrae (PERMANOVA; permutation test $n = 9999$), which stems from the fact that linear and angular variables show different patterns among hominoids. Two variables, the maximum dorsoventral diameter (MaxDVDi) and the maximum length of the spinous process (M13), unsurprisingly show similar patterns in the different groups. These two variables steadily increase in size from C3 to C7 in gibbons, *H. sapiens*, and *Pan* (although both MaxDVDi and M13 are similar in *Pan* C6 and C7), while in *Pongo* and *Gorilla*, maximum sizes are attained in C4–C5. Neandertals show dorsoventrally longer cervical vertebrae with longer and more horizontal spinous processes than in *H. sapiens*. Extant and Upper Pleistocene *Homo* shows more cranially oriented superior articular facets than in the other groups with the exception of the U.W. 88-93 C3, in which the extreme values are noteworthy. Gibbons and *Pongo* show a decrease in the craniocaudal vertebral body size (variable M1) pattern from cranial to caudal cervical vertebrae, while in *Pan* this craniocaudal body size pattern is homogeneous from C3 to C7, and in modern humans the highest values are present in C3 and C7. In general terms, *H. sapiens* shows larger vertebral bodies, both craniocaudally and dorsoventrally regarding maximum dorsoventral and spinous process length. While Neandertals follow the modern human pattern, the rest of the fossil sample shows craniocaudally shorter vertebral bodies. In the case of U.W. 88-09 and KNM-WT 15000, the small craniocaudal size of the vertebral body is related to their immature age at death. *Gorilla* and *Pongo* show longer and more horizontally oriented spinous processes. Only gibbons and *H. sapiens* show caudally oriented spinous processes (except in C7), while fossil hominins tend to show values that are closer to those of the nonhuman hominids. Hominids display a similar pattern in the craniocaudal orientation of the superior articular facets—more cranially oriented in the middle of the subaxial cervical spine—and with minimum values of C3 and C7. The highest values in the mediolateral orientation of the facets are seen in *H. sapiens*, Neandertals, and the third cervical vertebra (C3) of *A. sediba*. Our results regarding Neandertals are consistent with those published elsewhere (see Gómez-Olivencia et al., 2013a, b for more detailed accounts).

4.2. Traditional morphometrics: PCA

Figure 3 shows the two different PCAs (PCA-1, Fig. 3a and Table 6, and PCA-2, using transformed variables to minimize the influence of size, Fig. 3b) performed with the linear variables extracted from the landmarks (each dot in the plot corresponds to a whole subaxial spine). The first principal component (PC1) of PCA-1 mainly represents the influence of size on the variation (Table 7), with the five groups separated along the first axis depending on their cervical size. The second principal component (PC2) distinguishes *H. sapiens* from the rest of the hominoids (Fig. 3a). The more negative values of *H. sapiens* along PC2 are related to a less horizontal angle of the spinous process and to a more mediolateral orientation of the superior articular facets, especially in the cranialmost subaxial cervical vertebrae (Fig. 3a and Tables 6 and 7). Results of PCA-2 do not vary much from PCA-1, although PCA-2 shows groups further away in the morphospace and a reduction in intragroup variability (Fig. 3b and Tables 6 and 7).

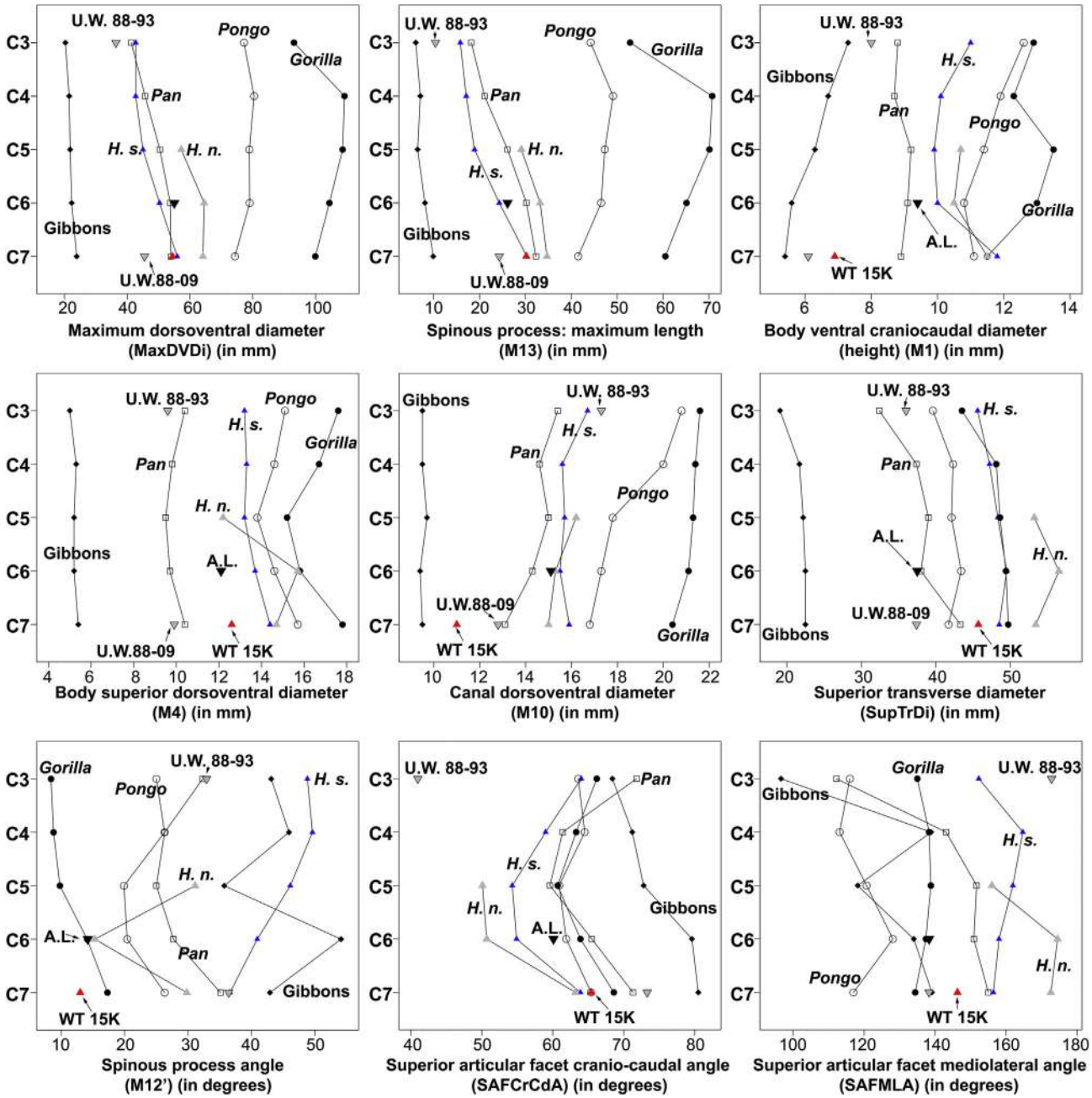


Figure 2. Univariate representation of the mean values of the six linear and three angular variables (see Table 4 for definitions). Vertebral level on *y* axis. The five extant groups and the fossil individuals are represented. The low values of individuals U.W. 88-09 and KNM-WT 15000 in vertebral body ventral craniocaudal diameter variable, when compared to modern humans, are likely due to their immature age-at-death. Note the extreme values of the *A. sediba* U.W. 88-93 (C3) in both the superior articular facet craniocaudal angle and the superior articular facet mediolateral angle. Black diamonds = gibbons, open circles = *Pongo*, black circles = *Gorilla*, open squares = *Pan*, blue triangles = *Homo sapiens*, gray triangles = *Homo neanderthalensis*, red triangles = KNM-WT 15000, inverted gray triangles = *Australopithecus sediba*, inverted black triangles = *Australopithecus afarensis*. *H. s.* = *Homo sapiens*, *H. n.* = *Homo neanderthalensis*, WT 15K = KNM-WT 15000 (*Homo erectus*), A.L. = A.L. 333-106 (*Australopithecus afarensis*), U.W. 88-09 and U.W. 88-93 belong to *Australopithecus sediba*. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

4.3. Traditional morphometrics: allometry

Table 8 shows the significant and strong influence of size on PC1, both inter- and intraspecifically. As expected, PCA-2 (i.e., with the transformed variables) shows a lower degree of correlation than the unmodified PCA-1, especially in those groups in which sexual dimorphism and intragroup variability is larger (i.e., *Gorilla* and *Pan*), but a significant relationship still exists between PC1 and size.

4.4. Traditional morphometrics: cervical morphology, locomotion and posture

Figure 4 displays the PLS results between subaxial cervical morphology (Block 2) and posture and locomotion variables (Block 1). The overall percentage of the association between the two blocks rises to 15.1% and the first axis explains 73.2% of the total covariance between them. Bipedalism (and brachiation to a lesser extent) is related to high values in Block 1, while the rest of the

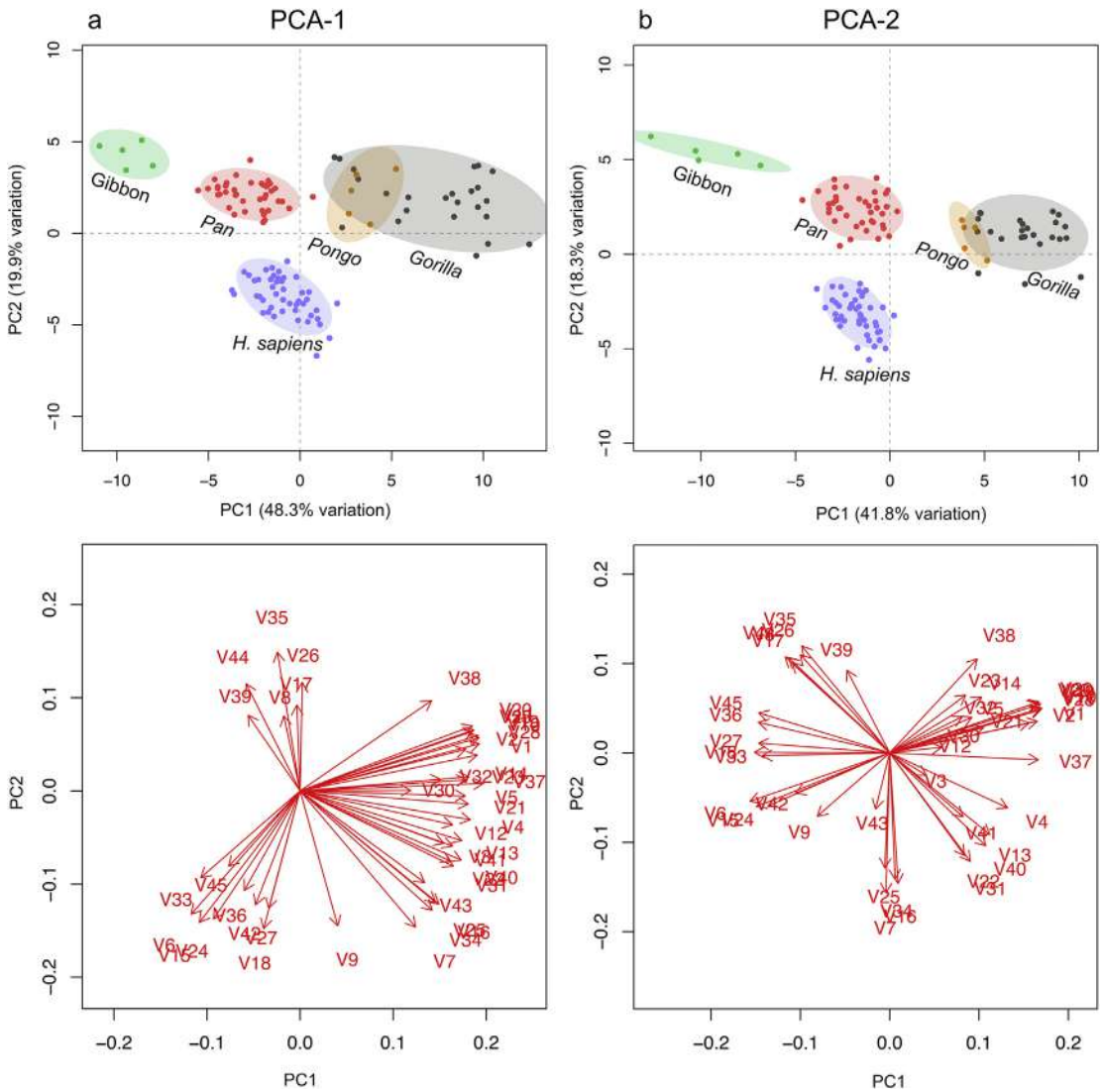


Figure 3. Scatter diagrams based on the principal components analysis (PCA) of the subaxial cervical spine in hominoids ($n = 119$). Two PCAs were performed: A) an unmodified PCA and B) a second PCA in which the raw values were divided by the geometric mean. The bottom graphs represent the direction of the vectors in each PCA. Notice how modern humans are separated from the rest of the groups along the PC2 axis. The modified variables PCA reduces intragroup variability. The equiprobability ellipses represent 90% of the variation.

variables are related to negative values in Block 1 (Fig. 4b). From the second block, related to vertebral shape, four variables show the most positive values: vertebral width, inclination of the spinous process, angle of the superior articular facets in the mediolateral plane, and vertebral body anterioposterior length (Fig. 4c). There are also differences within cervical vertebrae: variables in the cranialmost subaxial cervical vertebrae display more positive values than the caudalmost subaxial cervical vertebrae, especially

Table 6
Eigenvalues and proportions of variance of the first 10 principal components (PCs) from both PC analyses (traditional linear morphometrics).

PCs	PCA-1 (unmodified)			PCA-2[a]		
	Eigenvalues	Proportion of Variance	Cumulative Proportion	Eigenvalues	Proportion of Variance	Cumulative Proportion
PC1	21.7202803	0.4827	0.4827	18.8347320	0.4185	0.4185
PC2	8.9538896	0.1990	0.6816	8.2271449	0.1828	0.6014
PC3	2.9751176	0.0661	0.7478	3.6145995	0.0803	0.6817
PC4	1.7874324	0.0397	0.7875	2.6932420	0.0598	0.7415
PC5	1.1956886	0.0266	0.8140	1.9380538	0.0431	0.7846
PC6	0.9654565	0.0214	0.8355	1.6493751	0.0366	0.8213
PC7	0.9047575	0.0201	0.8556	1.2828960	0.0285	0.8498
PC8	0.7754422	0.0172	0.8728	0.9872410	0.0219	0.8717
PC9	0.7193300	0.0160	0.8888	0.7578399	0.0168	0.8886
PC10	0.6518148	0.0145	0.9033	0.5371717	0.0119	0.9005

[a] Variables divided by the geometric mean.

Table 7
First two principal component (PC) eigenvalues from traditional linear morphometrics.[a]

Variables	PCA-1 (unmodified)		PCA-2[b]	
	PC1	PC2	PC1	PC2
V1	**0.200897810**		**0.208672266**	
V2	0.187877925		0.197053716	
V3	0.163119687			
V4	0.193158566		0.166540368	
V5	0.187341000			
V6		**−0.2176946158**	−0.197417831	
V7		**−0.2405141487**		**−0.298936647**
V8				**0.203195685**
V9		**−0.2383709213**		
V10	**0.203006725**		**0.215327121**	
V11	0.197314728		**0.213426587**	
V12	0.172991203			
V13	0.183369502			−0.174541491
V14	0.191705826			
V15		**−0.2322208491**	−0.188465743	
V16	0.157545113	−0.1997540233		**−0.279204059**
V17		0.1516304177		0.192350232
V18		**−0.2430848731**	−0.191083546	
V19	**0.202055208**		**0.213370378**	
V20	0.195480031		**0.211088519**	
V21	0.190753116			
V22	0.171017924			**−0.219325542**
V23	0.188698607			
V24		**−0.2259580126**	−0.171967481	
V25	0.153560822	−0.1964005799		**−0.245894473**
V26		0.1917808790		**0.209923989**
V27		**−0.2072765380**	−0.185158517	
V28	**0.203271889**		**0.213107639**	
V29	0.195628127		**0.208376715**	
V30				
V31	0.173955523			**−0.231839229**
V32	0.159409676			
V33		−0.1532786911	−0.180019969	
V34		**−0.2106264091**		**−0.270053408**
V35		**0.2450531740**		**0.228899486**
V36		−0.1757719588	−0.185640976	
V37	**0.207923131**		**0.209992301**	
V38		0.1594857192		**0.200996405**
V39				0.176603228
V40	0.182781348			−0.198392890
V41	0.172894665			
V42		**−0.2011369938**		
V43		−0.1617525946		
V44		0.1893030973		**0.205550769**
V45			−0.185147255	

[a] Variable numbers detailed in Table 4. Variables with values over ±0.20 in bold, variables with values lower than ±0.15 are not shown in the table. PC1 is mainly related to vertebral maximum dorsoventral length and PC2 with the spinous process angle and with the mediolateral orientation of the superior articular facet.
[b] Variables divided by the geometric mean.

those associated with maximum mediolateral width and the mediolateral angle of the superior articular facets for the positive values and the length of the spinous process for the negative ones (Fig. 4d).

4.5. Geometric morphometrics: size and shape variation

The two-way ANOVA for size variation shows that there are significant differences among the three hominin groups and across vertebral levels (Table 9). Australopiths show sizes similar to those of *Pan* (Table 10). The PERMANOVA shows that there is significant shape variation among taxonomic groups and vertebrae (Table 11). Pairwise comparisons of Procrustes distances among vertebrae show significant differences among groups in all cases. Distances are significantly larger among the three major groups in C4 and C5 and the shortest are displayed in C7. Distances between Neandertals and *H. sapiens*, though not significant, are smaller in C5 than in both C6 and C7 (Table 12).

4.6. Geometric morphometrics: PCA

The results of the PCA, which includes all subaxial cervical vertebrae, to examine interspecific differences in shape, are shown in Figure 5. Principal component 1 distinguishes between all the taxa: *Gorilla* occupies the most positive values of the axis, *H. sapiens* the most negative, and the genus *Pan* falls between these two taxa. Results for gibbons and *Pongo* should be viewed with caution due to the low number of individuals represented. Gibbons overlap with *H. sapiens*, though they show slightly more positive values for PC2. *Pongo* overlaps with *Gorilla*. When we plot the mean values (centroids) of each subaxial cervical vertebra for each taxon, three main morphological patterns can be distinguished among hominoids. On the one hand, *H. sapiens* and gibbons show a relatively similar pattern, whereby all subaxial cervical vertebrae are separated along the PC2 axis and, in the case of most caudal subaxial cervical vertebrae (C7 in gibbons, C6 and C7 in modern humans), also separated along PC1. In *Pan*, the centroids are regularly dispersed for the most part and C6 and C7 are most similar to one another, whereas the differences between gibbons and *H. sapiens* have the longest distances. On the other hand, the cervical vertebrae of *Gorilla* and *Pongo* are more similar to one another, with the exception of the C3, which is separated from the rest by more positive PC2 values. From C4 to C7, the distances between centroids are relatively short and basically only influenced by differences in PC1 values. The cervical vertebrae of *Gorilla* are relatively longer dorsoventrally and mediolaterally narrower than the rest of the hominoids. Their spinous processes are also longer and more horizontally oriented; the superior articular facets are more dorsally and less cranially oriented and they have relatively lower craniocaudal body sizes. In contrast, the subaxial cervical vertebrae of *H. sapiens* and gibbons are relatively smaller dorsoventrally and relatively wider mediolaterally. Their spinous processes are also shorter and more caudally oriented. Superior articular facets are less dorsally and more cranially oriented than in the rest of the groups. This last characteristic is also more common in caudal subaxial cervical vertebrae than in more cranial ones. All the C6 and C7 fossils plot near the C4 centroid value of *Pan*, with the exception of A.L. 333-106

Table 8
Results of the regression analysis between the first two principal components (PCs) and the geometric mean.

			All Groups	*Homo sapiens*	*Gorilla*	*Pan*
PCA-1 (unmodified)	PC1	*p*	**	**	**	**
		Adjusted R^2	0.802	0.7471	0.8232	0.7175
	PC2	*p*	**	**	*	NS
		Adjusted R^2	0.07886	0.3448	0.1264	0.01855
PCA-2[a]	PC1	*p*	**	**	**	**
		Adjusted R^2	0.6274	0.3438	0.4811	0.3925
	PC2	*p*	**	NS	NS	NS
		Adjusted R^2	0.1357	0.03304	−0.006368	−0.02161

*$p < 0.05$ **$p < 0.01$, NS = non-significant.
[a] Variables divided by the geometric mean.

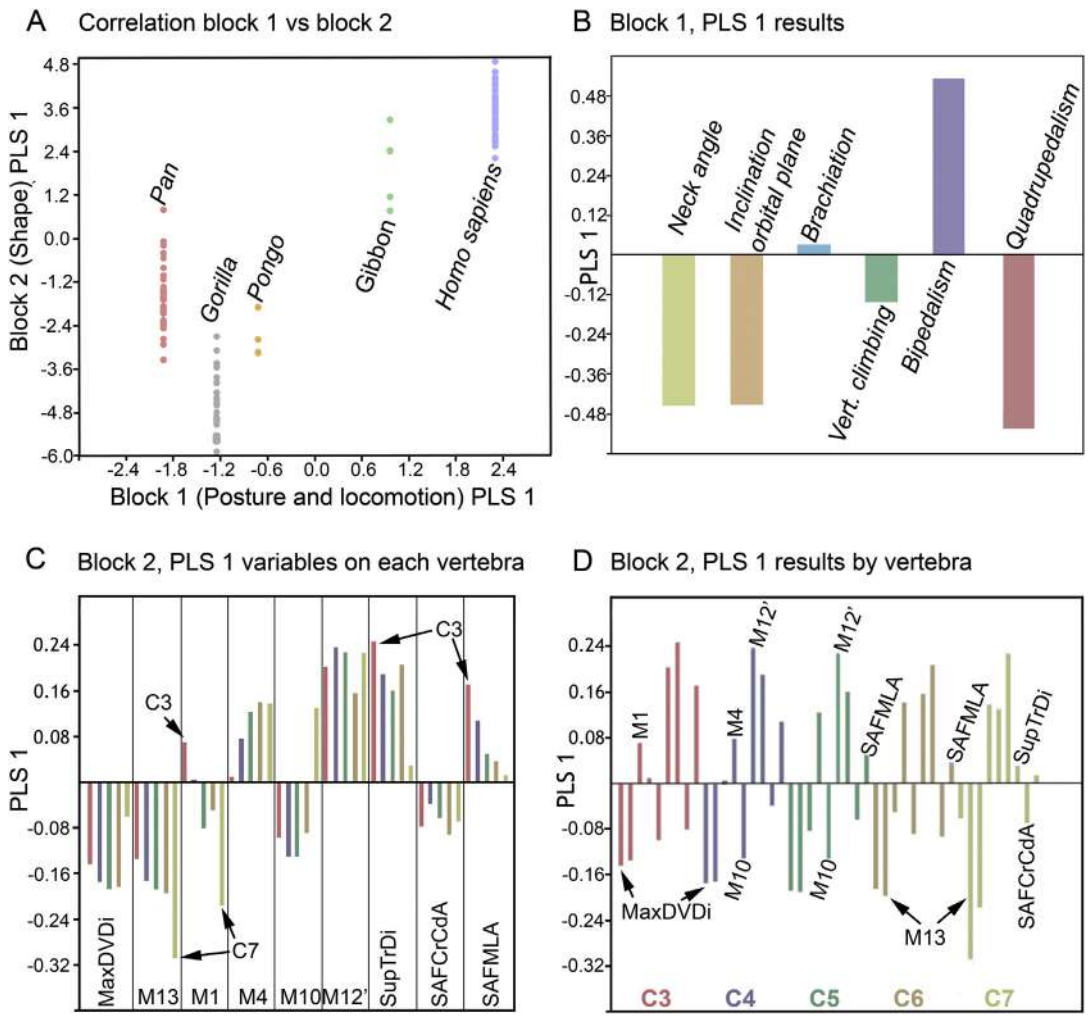


Figure 4. Results of the partial least squares (PLS) analysis. A) Correlation between cervical vertebral shape and head posture and locomotion values. Modern humans show the highest value in both blocks and quadrupedal groups present the lowest values. B) First block, PLS1 head posture and locomotion values. Bipedalism along with brachiation are the only variables with positive values. C and D) These plots represent second block PLS1 values with different ordination of the variables along the *x* axis. C shows the values of each of the nine variables on each cervical and D is a different visual representation of the same PLS when grouping the variables by vertebra instead of by variable. Notice that the highest values of the third cervical vertebra are related to cervical width and the highest values of C7 are associated with spinous process maximum length (M13).

(*A. afarensis*). This C6 plots in the limits of the morphospace occupied by *Pan*, near the values shown by *Pongo* and *Gorilla*. The Neandertal C5 plots in the middle of the *H. sapiens* morphospace near the *H. sapiens* C6 mean. The C3 of *A. sediba* is closer to the gibbon C3 centroid than to the *H. sapiens* C3 centroid (Fig. 5).

4.7. Geometric morphometrics: CVA

Canonical variate 1 (mainly representing differences in the length and orientation of the spinous process and the orientation of the superior articular facets) separates the three groups along its axis (Fig. 6), with *Gorilla* showing the most positive values and *H. sapiens* the most negative, which parallels the PCA. The *Pan* values for CV2 (which mainly represent the mediolateral orientation of the superior articular facets) are more negative than the other two groups, plotting slightly separately along this axis. Whereas fossils representing Neandertals and *H. ergaster* plot between *H. sapiens* and *Pan*, U.W. 88-93 *A. sediba* C3 values plot inside the *H. sapiens* 90% equiprobability ellipse. On the contrary, the *A. sediba* subadult C7 U.W. 88-09 plots in the 90% equiprobability ellipse of *Pan*, while the *A. afarensis* C6 A.L. 333-106 falls just outside the limits of the 90% equiprobability ellipse of *Pan* but towards the morphospace of *Gorilla* (Fig. 6).

Table 9
ANOVA of size variation.

Effect	Sum of squares	Degrees of freedom	F	*p*-value
Groups[a]	156204.396	2	840.609	<0.01
Vertebrae[b]	9550.831	4	25.699	<0.01
Groups*Vertebrae	2311.645	8	3.110	0.002

[a] In this analysis only the extant hominin groups (*Homo sapiens*, *Pan* and *Gorilla*) were included.
[b] Five categories, from the third (C3) to the seventh (C7) cervical vertebrae.

4.8. Geometric morphometrics: evolutionary allometry

The results of the evolutionary (i.e., interspecific) allometry analysis of the five different taxa (pooled by species and sex) displayed in Figure 7 indicate that 5.2% ($p < 0.01$) of the total shape variability can be explained by size variation. In general terms, nonhuman hominoids seem to have more positive regression scores, relative to their size, than *H. sapiens*. This pattern can be observed not only when all the vertebrae are represented together

Table 10
Descriptive statistics (mean ± standard deviation; range) of the centroid size (CS) by cervical vertebrae and by group.[a]

Vertebra	C3	C4	C5	C6	C7
H. sapiens	71.10 ± 5.37 (58.98–81.41)	73.72 ± 6.16 (58.13–88.28)	75.91 ± 6.92 (57.90–90.50)	79.49 ± 6.71 (62.91–93.57)	81.32 ± 7.36 (65.61–97.14)
Pan	56.94 ± 5.67 (47.64–71.87)	62.70 ± 6.34 (52.37–77.92)	66.12 ± 5.63 (56.47–81.14)	67.48 ± 5.98 (57.37–82.88)	67.42 ± 5.68 (57.08–84.44)
Gorilla	96.02 ± 15.35 (66.11–118.85)	110.88 ± 16.50 (79.05v136.78)	113.00 ± 16.54 (83.28–138.79)	111.75 ± 17.49 (81.11–142.84)	107.76 ± 16.84 (79.59–136.77)
La Chapelle-aux-Saints 1				**90.09** [2]	**90.68** [2]
Regourdou 1		**85.12** [2]			**85.22** [2]
KNM-WT 15000 (*Homo ergaster*)					75.00
U.W. 88-93 (*Australopithecus sediba*)	**59.21** [1,3]				**62.55** [1,3]
U.W. 88-09 (*Australopithecus sediba*)				**67.57** [3]	
A.L. 333-106 (*Australopithecus afarensis*)				88.89 ± 4.79	87.89 ± 5.15
Pongo	83.65 ± 6.35	88.86 ± 5.89	88.65 ± 4.42	37.37 ± 2.68	37.82 ± 3.24
Gibbons	32.89 ± 2.83	35.05 ± 3.38	36.40 ± 2.44		

[a] Values in bold are significantly different in the *z*-score analysis from at least one of the three hominin comparative sample. Numbers in [square brackets] indicate the group from which it is different: 1) *Homo sapiens*, 2) *Pan*, 3) *Gorilla*. Values underlined are outside the range of at least one of the three hominin comparative groups.

Table 11
PERMANOVA analysis for shape variation by group[a] and vertebra using Procrustes coordinates.

Effect	Sum of squares	Degrees of freedom	F	*p*-value
Group	3.96E + 26	2	2.579	0.0243
Vertebra	4.97E + 26	4	1.618	0.0354
Group * Vertebra	2.44E + 28	8	39.697	0.0354

[a] In this analysis only the extant hominin groups (*Homo sapiens*, *Pan*, and *Gorilla*) were included.

(i.e., Fig. 7), but also when each of the subaxial cervical vertebrae is represented individually (Fig. 8). Neandertals are within the *H. sapiens* morphospace, towards its highest values for both log CS and Regression score 1 (Fig. 7), but closer to the *Gorilla* morphospace in the C6 and C7 (Fig. 8). This is likely related to the longer and more horizontal spinous process of Neandertals when compared to modern humans. Both the C6 of *A. afarensis* and the C7 of *A. sediba* (U.W. 88-09) plot within the *Pan* morphospace. The KNM-WT 15000 C7 plots within the *H. sapiens* morphospace. Due to the immature status of U.W. 88-09 and KNM-WT 15000, we added immature individuals from both *Pan* and *H. sapiens*, and plotted again only the seventh cervical vertebrae. In this case, U.W. 88-09 occupies the morphospace between immature *Pan* and adult *H. sapiens* (Fig. 9). Should this individual follow the *Pan* ontogeny (calculated uniting the immature and adult morphospace centroids), it would probably be within *Pan* variation as an adult. The KNM-WT 15000 vertebra plot close to the limits of the *H. sapiens* adults and right on the ontogenetic line between the centroids for the immature and adult morphospaces.

The angles between the vectors obtained from static regression analyses show significant differences among the three major groups (angles vary between 14.68 and 19.65, $p < 0.01$). However,

Table 12
Procrustes distances among the three major groups and the fossil sample.[a]

C3	*Gorilla*	*Pan*	*H. sapiens*
Pan	0.251**		
H. sapiens	0.379**	0.151**	
A. sediba	0.380*	0.162	0.106

C4	*Gorilla*	*Pan*	*H. sapiens*
Pan	0.278**		
H. sapiens	0.439**	0.168**	

C5	*Gorilla*	*Pan*	*H. sapiens*
Pan	0.256**		
H. sapiens	0.439**	0.188**	
H. neander.	0.386*	0.138*	0.079

C6	*Gorilla*	*Pan*	*H. sapiens*	*H. neanderthalensis*
Pan	0.202**			
H. sapiens	0.382**	0.187**		
H. neander.	0.324*	0.158*	0.122*	
A. afarensis	0.245*	0.131*	0.209*	0.135

C7	*Gorilla*	*Pan*	*H. sapiens*	*H. neanderthalensis*	*H. erectus*
Pan	0.136**				
H. sapiens	0.299**	0.137**			
H. neander.	0.273	0.143**	0.087**		
H. erectus	0.29*	0.176**	0.133**	0.090	
A. sediba	0.265*	0.136**	0.096	0.086	0.094

**p-value < 0.001, *p-value<0.05 denote significant differences. Notice that the largest distances among groups are evident in C4–C5 and the shortest in the seventh vertebra (C7). In C7, the smallest distances between *Homo sapiens* and fossil hominins are found in Neandertals, *Homo erectus*, and *Australopithecus sediba* in that order, although in the latter the differences are not significant.

[a] Pairwise Procrustes' distances among the three major groups (*Gorilla*, *Pan*, and *Homo sapiens*) and the fossil record.

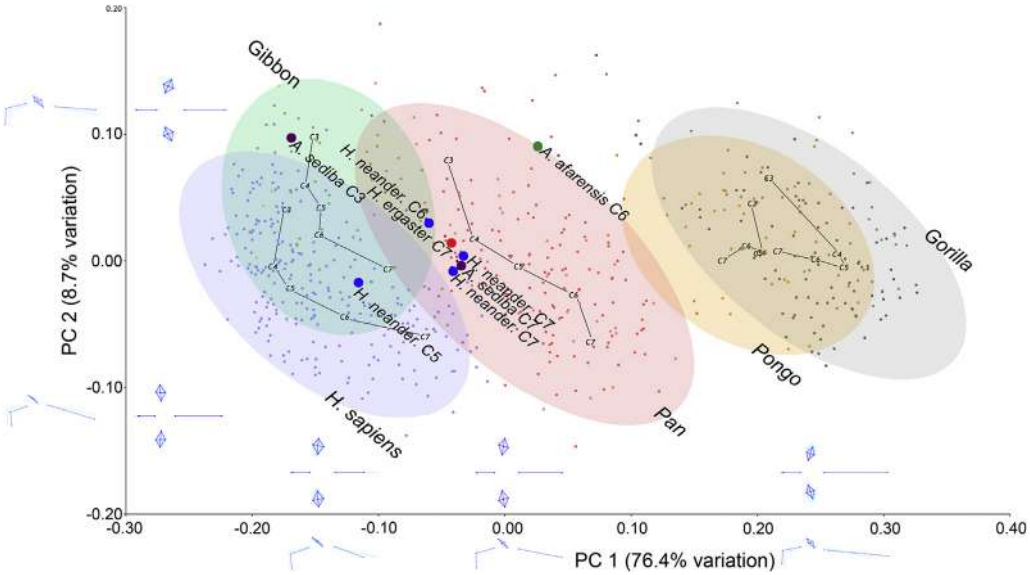


Figure 5. Scatter plot of the principal components (PC) analysis (PC1 and PC2 shown) based on the symmetric Procrustes coordinates from all the C3–C7 cervical vertebrae ($n = 643$). The dark lines in each group link the centroid of each cervical vertebra to the adjacent vertebra for each taxonomic group. The wireframes represent how the morphology of the vertebra changes in the morphospace in cranial and lateral views. The equiprobability ellipses represent 90% of variation. *H. neander.* = Neandertal.

although angles among vectors are not very large, the results obtained by evolutionary allometry analysis imply that the regression slopes are not completely parallel (a required assumption in this analysis) and thus they should be taken with caution.

In the intragroup static allometry analysis between cervical vertebrae, the three hominin groups show a similar pattern in which differences in size are mainly related to the relative length of the spinous process; however, the degree of change varies from one group to another (Fig. 10). The amount of variance explained by size is extremely different depending on the group and on the vertebra, with values ranging from 51% in the C3 of *Gorilla* to 3.8% in the C7 of *H. sapiens* (Table 13). Significant differences also exist in the allometric vectors all across comparison cervical vertebrae (Table 14). These differences are larger in *H. sapiens* and *Pan* than in *Gorilla*, in which the different subaxial cervical vertebrae show more similar allometric patterns (Fig. 11). This is consistent with the smaller dispersion of the centroids in each of the *Gorilla* vertebrae in the PCA (Fig. 5).

5. Discussion

The analyses carried out in this study suggest that the main morphological differences in the subaxial cervical vertebrae among hominoids are (i) the length and orientation of the spinous processes, which are longer and more horizontally oriented in *Pan*, *Gorilla*, and *Pongo*; (ii) the maximum mediolateral breadth, which is

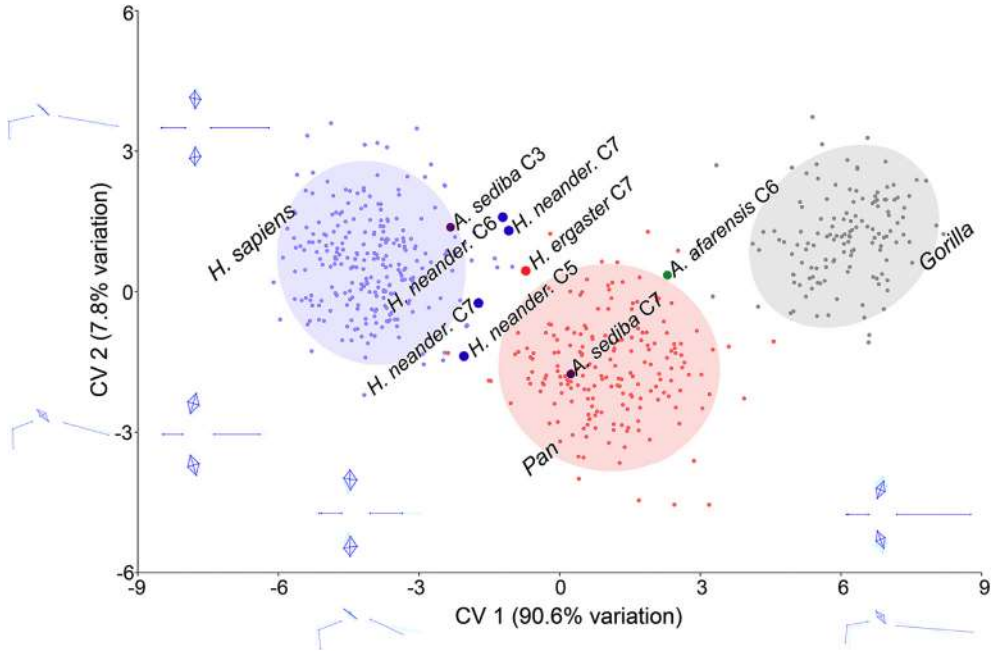


Figure 6. Scatter plot based on the canonical variate analysis. Most of the fossil individuals lie between modern humans and *Pan*. The equiprobability ellipses represent 90% of variation. *H. neander.* = Neandertal.

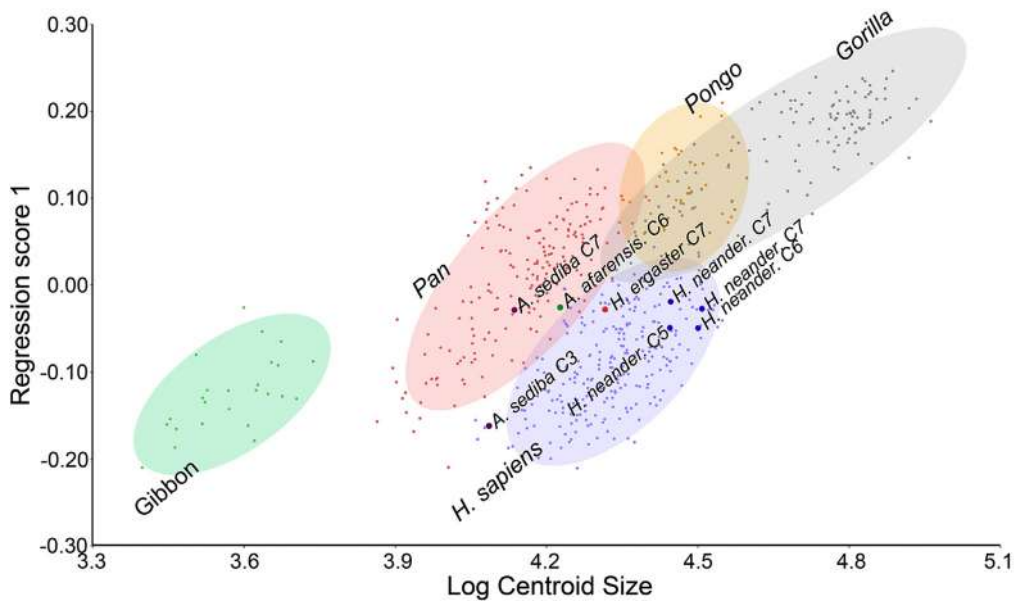


Figure 7. Plot depicting evolutionary allometry. Note how the *Australopithecus sediba* C7 (U.W. 88-09) and the *Australopithecus afarensis* C6 A.L. 333-106 are within the *Pan* equiprobability ellipse, while the *A. sediba* C3 (U.W. 88-93) is closer to *Homo sapiens*. Neandertals only occupy a certain part of the modern human morphospace. The equiprobability ellipses represent 90% of variation. *H. neander.* = Neandertal.

larger in *H. sapiens* (in both absolute and relative terms) and *Gorilla* (in absolute terms); (iii) the orientation of the articular facets, more craniocaudally and mediolaterally oriented in *H. sapiens*; and (iv) the relative height and length of the vertebral body, shorter in nonhuman taxa. Allometry analyses indicate complex and different patterns among hominines at both levels, within groups and between vertebrae. Evolutionary allometry analysis results, even if they should be viewed with caution, show different trends for all three groups studied here. Fossils from the genus *Homo* seem to share more similar morphological and allometric patterns with *H. sapiens* than with *Australopithecus*. The differences between *H. sapiens* and extinct species are smaller in more cranial cervical vertebrae (i.e., the Neandertal C5 and the *A. sediba* C3). A PLS analysis suggests that there is a relationship between caudal cervical morphology and posture and locomotion. On the one hand, the morphology of the most cranial subaxial cervical vertebrae is mostly related to bipedalism and, on the other hand, the morphology of the most caudal subaxial cervical vertebrae is more associated with head and neck posture and non-bipedal locomotion.

5.1. Evolution of the subaxial cervical spine

The differences observed between the extant hominoid taxa studied refer to differences in bone morphology, but also musculature and other soft tissues. An example is the atlanto-clavicularis muscle, which is present in all apes and most other mammals but is absent in humans. It is not clear when this muscle, which was probably present in the last common ancestor (LCA), was lost in the human lineage, but it was probably linked to the change from quadrupedal to bipedal locomotion (Aiello and Dean, 1990). On the other hand, modern humans and the extinct species of the genus *Homo* show a well-developed nuchal ligament, which is present in other mammals adapted to running but not present (or poorly developed following Vallois [1926]) in the rest of the primates, and probably not found in australopiths either (Bramble and Lieberman, 2004). The nuchal ligament is important in modern humans for maintaining cervical lordosis, decreasing the muscle lever arm necessary in head balance (Tsai et al., 2012). Modern humans show a well-developed cervical curvature (lordosis), which is related to a greater range of motion during neck flexion and extension compared to other primates. Additionally, some spinal morphological features related to orthograde locomotor behavior are shared by extant hominoids (Williams and Russo, 2015). From an evolutionary point of view, *Morotopithecus bishopi* (Nakatsukasa, 2008 and references therein) and *Nacholapithecus* were the first fossil hominoids to show incipient features, also reflected in the cervical spine (Kikuchi et al., 2012, 2015), implying a more orthograde behavior.

One interesting question is whether osseous cervical morphology evident in any of the extant hominoids reflects that of the LCA of chimpanzees and modern humans. Although this cannot be addressed fully in our current study, the similarities in morphological pattern in lowermost subaxial cervical vertebrae (C6–C7) of *Australopithecus* (both *A. afarensis* and *A. sediba*) and *Pan* could represent the LCA morphology. However, the *A. sediba* U.W. 88-93 C3 shows a more modern human-like pattern. Based on this, it is possible that more *Homo*-like morphologies were attained first in the cranialmost subaxial cervical spine and were present in the genus *Australopithecus* while australopith C7s were still primitive. Whether the more modern C3 morphology evident in *A. sediba* occurred in earlier australopiths would require data from additional fossils. There are differences in the superior facet orientation between the third cervical vertebra of *A. afarensis* KSD-VP-1/1 (Meyer, 2016) and *A. sediba* U.W. 88-93, with KSD-VP-1/1 showing more dorso-medially oriented superior facets (see Fig. 5.3 in Meyer, 2016), while U.W. 88-93 shows mediolaterally oriented facets, with the superior articular facet mediolateral angle values above the mean for modern humans (SOM Table 1). In this study we have not been able to include KSD-VP-1/1 due to its incompleteness and thus we cannot assess whether, despite obvious differences in facet orientation, the C3s of both australopiths share a more modern human-like shape. Alternatively, if KSD-VP-1/1 showed a primitive C3 pattern, the proposed more modern upper and more primitive lower subaxial cervical spine could be unique to *A. sediba*. It should be noted that, based on Figure 5.5 from Meyer (2016), the Dmanisi C3 shows a very modern human-like appearance, at least with regard to the superior facet orientation. Future study of this material using

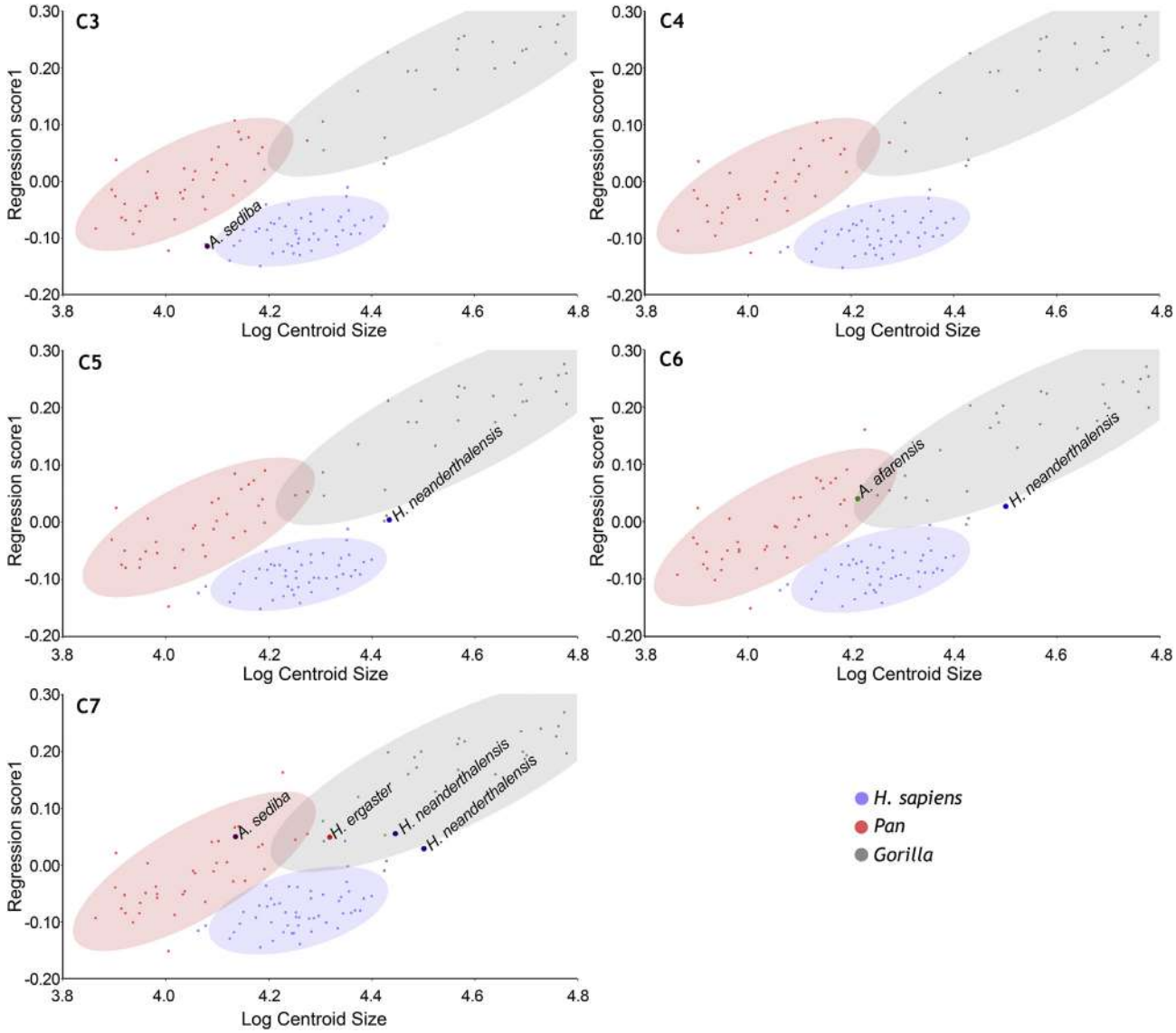


Figure 8. Evolutionary allometry of the three hominin groups for each vertebra. Note that this figure is consistent with the general pattern observed in Figure 7. Modern humans progressively get closer to *Gorilla* and *Pan* in a caudal direction through the subaxial cervical spine.

geometric morphometrics will clarify the morphology of the subaxial cervical spine of early *Homo* further.

We could hypothesize that morphological changes (maybe related to bipedalism) did not affect the whole subaxial cervical spine at once. In fact, for the anatomical regions studied here, i.e., mid-sagittal profile and superior facet orientation, it is possible that the C3 changed first (at least in *A. sediba*), while additional changes in the caudal part of the subaxial cervical spine (i.e., C6 and C7) occurred afterwards in the genus *Homo*. It is notable that, within the extant hominines, C7 is the cervical vertebra that is most similar among taxa in the allometric analysis (see Fig. 8), while C3 is the most different one. At the same time, in the PLS analysis, some C3 variables (superior transverse diameter, superior articular facet mediolateral angle) show the highest correlation with bipedalism across the whole subaxial cervical spine, while some variables of C7 (i.e., spinous process maximum length and vertebral body ventral craniocaudal diameter) show the highest correlations with quadrupedalism.

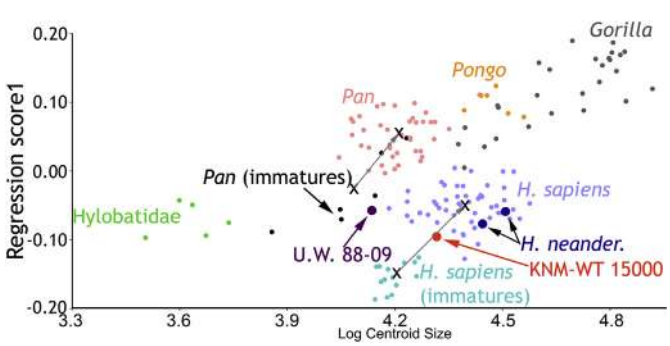


Figure 9. Evolutionary allometry for the seventh cervical (C7) vertebra including immature individuals of *Pan* and *Homo sapiens*. "X" represents centroids of the groups in the morphospace, and the lines uniting these centroids represent idealized ontogenetic paths based on our studied sample.

Meyer (2016) concluded that the most cranial cervical levels of KSD-VP-1/1 are smaller and more ape-like in shape than the caudal levels, which are both larger and more derived (Haile-Selassie et al., 2016). In our opinion, there are several limitations to Meyer's (2016) conclusions (though they do not invalidate them), derived from the fact that, even being the most complete adult australopith cervical spine found to date, none of the cervical vertebrae of this

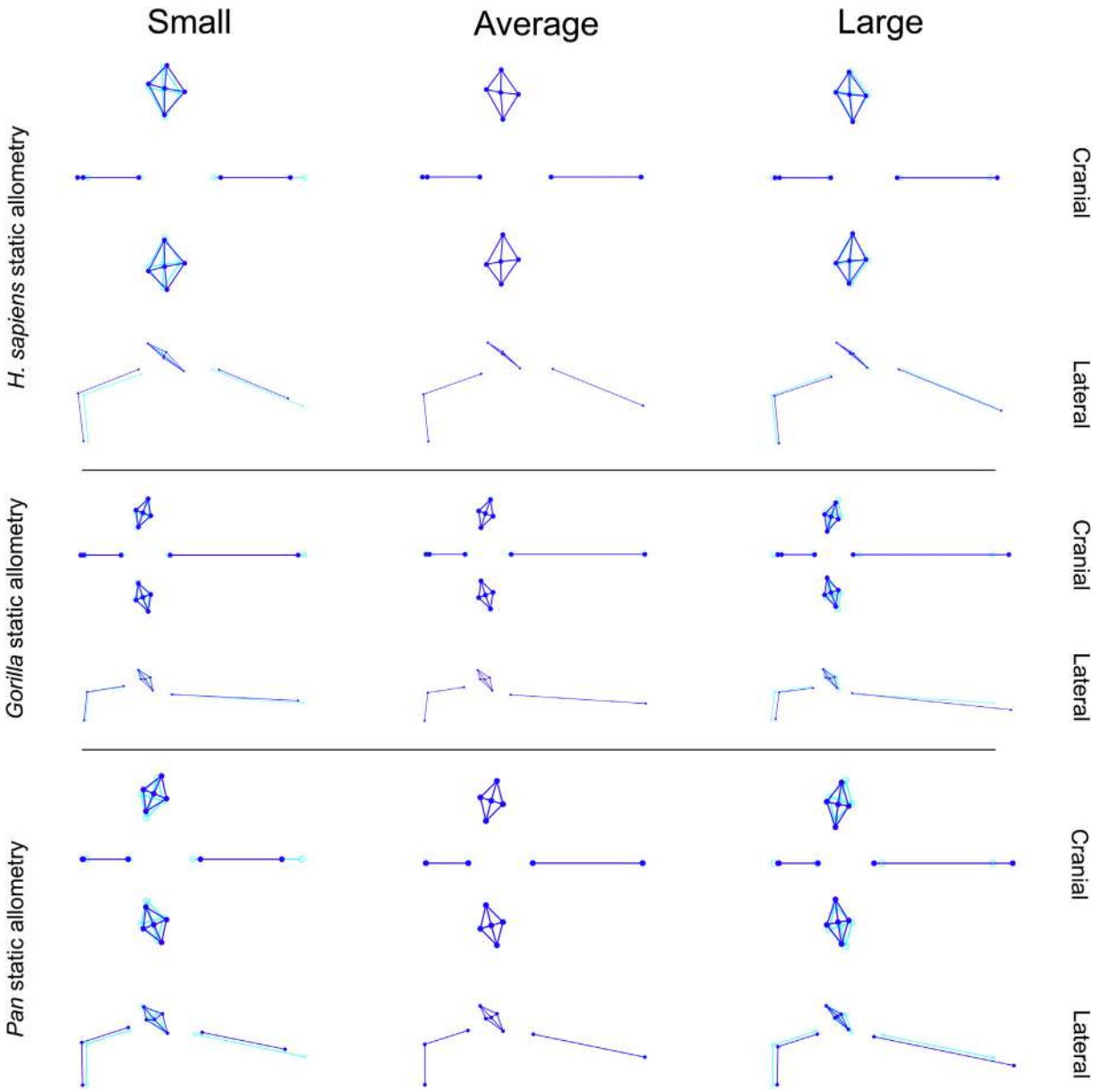


Figure 10. Static allometry: morphological changes due to size in the three hominin groups in cranial and lateral views. All cervical vertebrae were included in the analysis together.

individual are complete (see Fig. 5.1 of Meyer, 2016). Moreover, due to the incompleteness of these vertebrae and the fact that different anatomical traits are preserved in each vertebra, Meyer (2016) used different variables for each cervical vertebra in his multivariate analysis of shape of the KSD-VP-1/1 cervical spine. Thus, when Meyer (2016) concluded that its most cranial cervical levels are smaller and more ape-like in shape than the caudal levels, which are both larger and more derived (Haile-Selassie et al., 2016), it should be taken into account that different features were being assessed in each of the cervical vertebrae. However, our results and those of Meyer are not incompatible: first, Meyer (2016) includes the axis in his study, which is not studied here; second, whereas we studied two aspects of complete subaxial cervical vertebrae, Meyer (2016) assessed additional morphological aspects, such as a more comprehensive metrical study of the vertebral body, or pedicle dimensions.

Table 13
Intragroup allometry analyses[a] for all cervical vertebrae together and separately.

	All cervical vertebrae	C3	C4	C5	C6	C7
Homo sapiens	12.16%**	5.57%**	6.66%**	5.31%*	5.63%*	3.48%
Gorilla	32.00%**	51.50%**	17.57%**	15.06%**	13.94%**	8.60%*
Pan	26.10%**	8.78%**	10.52%**	5.11%	7.39%**	6.42%*

**p-value <0.001, *p-value<0.05.
[a] A symmetric Procrustes superimposition was performed. Results in percentage of the total shape variation explained by size differences.

The C3 of *A. sediba* U.W. 88-93 is unusual in its low value of the superior articular facet craniocaudal angle. Additional fossils from Malapa and from other australopiths may help to elucidate this issue. *Australopithecus* shows a degree of lumbar lordosis that is similar to but below the mean of modern humans (Been et al., 2012, 2014a). Based on the orientation of the foramen magnum, Been et al. (2014b, c) have suggested that australopiths would show a lower degree of cervical lordosis. Australopiths also show a longer post-transitional spine (Haeusler et al., 2002; Williams, 2012a; Williams et al., 2013; Williams and Russo, 2015) and vertebral bodies that are smaller relative to their body mass, which suggest a

Table 14
Angular comparison[a] of the regression vectors across vertebrae.

H. sapiens	C4	C5	C6	C7
C3	36.08**	45.61**	63.42*	79.59
C4		41.40**	53.81**	32.09**
C5			47.71**	47.22**
C6				62.30*
Gorilla	C4	C5	C6	C7
C3	20.05**	20.89**	26.92**	25.51**
C4		6.12**	14.64**	17.94**
C5			11.88**	16.69**
C6				16.32**
Pan	C4	C5	C6	C7
C3	4.985**	18.90**	28.51**	62.13*
C4		17.56**	25.42**	59.62**
C5			19.70**	57.60**
C6				44.72**

**p-value <0.001, *p-value <0.05.
[a] The values represent the angle between the vectors representing the regression of each vertebra.

more important role of the neural arch in weight transmission (Sanders, 1998). While the first representatives of the genus *Homo* have relatively larger vertebral bodies compared to their body size (Meyer, 2005), they nonetheless preserve a long post-transitional spine (Haeusler et al., 2002), at least if the number of vertebrae of KNM-WT 15000 is considered to be representative of the early (i.e., Early Pleistocene) members of the genus *Homo*. In this context, the oldest representative of the genus *Homo* in our sample, the C7 of KNM-WT 15000, shows in PCA a more *Pan*-like morphology (Fig. 5), but groups more closely to *H. sapiens* in the evolutionary allometry plot (Fig. 7). The low values (though not significantly different from modern humans—SOM Table S5) of the superior articular facet mediolateral angle are probably a primitive feature of this specimen. We thus could consider its morphology to be intermediate between *Australopithecus* and extant *Homo*. Both australopiths and earlier members of the genus *Homo* show very horizontal spinous processes, not only compared to modern humans, but also to *Pan*. We hypothesize that the values in earlier hominins are the primitive condition and, thus, an increase in this value has occurred in parallel in the *Homo* and *Pan* lineages. Alternatively, *Pan* could represent the primitive condition and, thus, the evolution of the orientation of the spinous process has not followed a linear trend, with an initial decrease in early hominins and a subsequent increase. In any case, due to the biomechanical relationship of the spinous processes with head as well as upper limb movement, a complex evolutionary scenario would not be surprising, and additional Plio-Pleistocene fossils are necessary in order to understand the evolution of the length and orientation of the spinous processes. Based on some characters of the mandible and temporal, it has been proposed that *A. afarensis* is derived with some *Paranthropus* derived features and, thus, is not the LCA of *Paranthropus* and *Homo* (Arsuaga and Martínez, 2006; Rak et al., 2007). Whether the *A. afarensis* cervical spine is also derived cannot currently be assessed due to the paucity of material in the fossil record, and this should be kept in mind when assessing the morphology of A.L. 333-106.

Regarding Late Pleistocene hominins, our results are consistent with a recent in-depth study on the morphological differences between the Neandertal and modern human cervical spines (Gómez-Olivencia et al., 2013a), in which it was suggested that both Neandertals and modern humans show "unique" neck morphologies, which are not present in the LCA of these two groups. This in turn supports preliminary analyses of the material from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene and Gran Dolina-TD6 sites at the Sierra de Atapuerca (Carretero et al., 1999; Gómez-Olivencia et al., 2007; Arsuaga et al., 2015). For example, the less horizontal spinous processes of modern humans are a derived characteristic within hominoids (although similar to gibbons, see Fig. 5). On the other hand, Neandertals preserve the primitive, more horizontal spinous processes, though they are very long and have very high superior transverse diameter values, which are related to wider canals (see Gómez-Olivencia et al., 2013a). In the present study, we have detected that Neandertals also show very laterally oriented superior articular facets that could also account for their wide superior transverse diameter values.

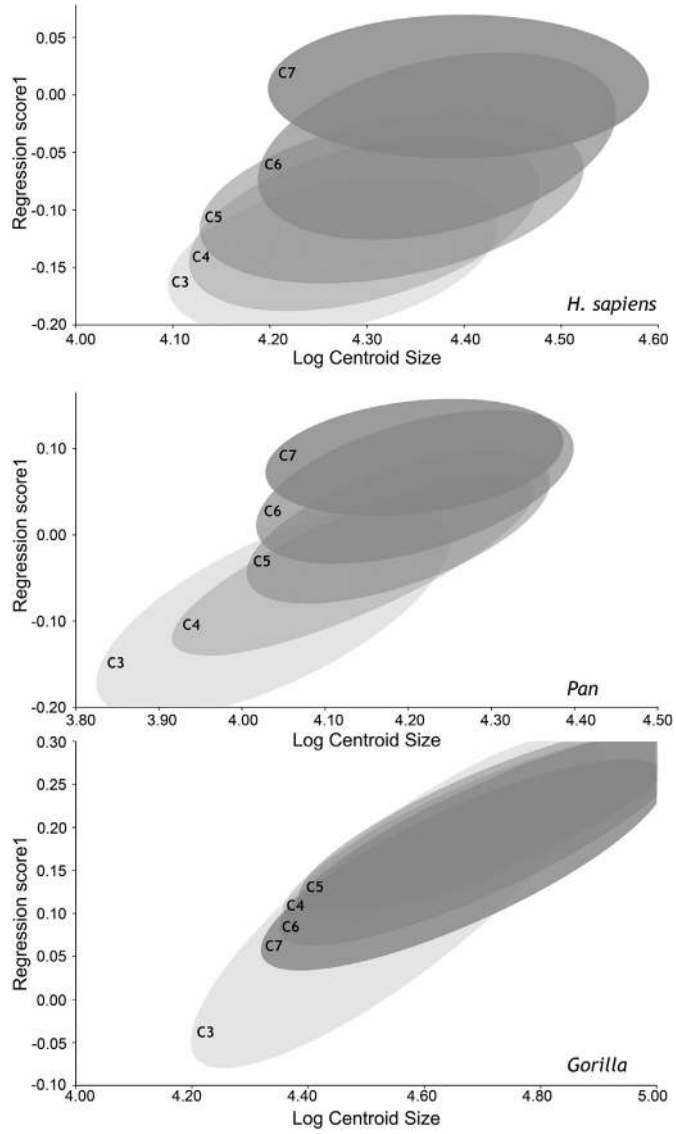


Figure 11. Cervical vertebrae static allometry in hominines. In *Homo sapiens*, a more homogeneous allometric pattern change from C3 to C7 is present. In *Pan*, C3 and C4 change in both size and shape, and then from C5 to C7 there is only change in shape. In *Gorilla*, except for C3, the rest of the vertebrae show a large degree of overlap in both size and shape.

5.2. Biomechanical and postural implications of the orientation of the superior articular facets

The mediolateral orientation of the superior articular facets is likely related to the position of the neck, head motion, and the absolute size of the head. Despite large ranges of variation, the mean values of this angle change from one subaxial cervical to

another (SOM Tables S1–5). In modern humans, there is an increase in the value of this angle from C3 to C4 and then a very steady decline. *Pan* shows the least transversally oriented superior articular facets in C3 among hominines, with an abrupt change between C3 and C4, and more transverse oriented facets in the rest of the subaxial cervical vertebrae, with values close to modern humans in C7. *Gorilla* shows similar values throughout the subaxial cervical spine, with more para-sagittally oriented upper facets in C4–C7 than *Pan* and modern humans, as well as intermediate values in C3. In the case of KSD-VP-1/1 (Meyer, 2016), the superior articular facets are more dorso-ventrally oriented than both the C3 of Dmanisi and U.W. 88-93 (C3), attributed to *A. sediba*, which shows mediolaterally oriented facets, with the superior articular facet mediolateral angle values above the mean for modern humans.

The orientation in C3 is different from that of C4 in both *H. sapiens* and *Pan*, so below we refer to C4–C7. Lower values of the superior articular facet mediolateral angle, or more medially oriented facets (as seen in gorillas), are probably related to more mediolateral stability (which makes lateral subluxation more difficult) that could be associated with a more horizontal position of the neck and their large head. This would also facilitate higher sagittal plane motion (flexion-extension; though long spinous processes would restrict such motion) and smaller axial rotation. Low values of the superior articular facet mediolateral angle are likely the primitive condition in human evolution, which is the condition present in australopiths such as A.L. 333-106 (C6; Fig. 12) and U.W. 88-09 (C7), though the reconstructions of the C5 and C7 of KSD-VP-1/1 show more modern human-like values (see Meyer, 2016: Figs. 5.5 and 5.7). Higher values representing more laterally oriented facets (i.e., larger angles like in modern humans and Neandertals; Fig. 12) probably indicate higher axial rotation and coronal plane motion (side flexion), better resistance to anterior shear force, and higher anteroposterior stability.

Coronally oriented articular processes prevent anterior slippage of the consecutive superior vertebra and, therefore, are important in maintaining stable cervical lordosis (Ebraheim et al., 2008). Modern humans have coronally oriented articular processes (C3–C7) that help stabilize their cervical lordotic curvature. The rest of the apes, which display small cervical curvature, also have more sagittally oriented processes, except on the C7 of *Pan*. Modern humans show lower values (i.e., less vertical facets compared to the vertebral body) of the superior articular facet craniocaudal angle than *Pan* and *Gorilla*. It can be hypothesized that the value of KNM-WT 15000 below the modern humans mean (towards the lower limits of the modern human range but not significantly different, see Table 10) could be derived from the absence of fusion of the annular epiphyses, which fuse later in ontogeny (Ríos and Cardoso, 2009) and that would have resulted in slightly higher values if this individual had reached adulthood. It should be noted that the superior articular facet craniocaudal angle reflects the facet orientation compared to the cranial surface of the vertebral body, but does not reflect the orientation of the facets regarding the transverse plane when standing (in humans). Based on data from CT scans of 30 modern humans, the angle between the superior facet and the transverse (i.e., horizontal) plane decreases from C3 to C7, with superior articular facets becoming more horizontally oriented in the caudal direction (Ebrahim et al., 2008).

The superior articular facets are active components in lordosis, and modern humans are different from African apes in both the superior articular facet craniocaudal angle and the superior articular facet mediolateral angle, with African apes showing less cervical lordosis than modern humans. Based on this, it is possible that the orientations of the *A. sediba* C3 (U.W. 88-93) and the Neandertal C6 and C7 indicate high cervical lordosis, while the *A. afarensis* C6 and the *A. sediba* C7 (U.W. 88-09) indicate smaller cervical lordosis. A smaller cervical lordosis in australopiths has been proposed by Been et al. (2014b) based on the relationship between cervical lordosis and the orientation of the foramen magnum (Been et al., 2014c). Future studies should quantify the specific role of the superior articular facets in cervical spine lordosis and determine the exact contribution of the axis (C2) and the subaxial cervical spine in such morphology.

5.3. Allometry

We have shown in this study that differences in size can explain a certain amount of shape variance in cervical vertebra, with the magnitude depending on the method used (TM or GM). Despite the significant differences in the vector angles between the allometric patterns between *Pan* and *Gorilla*, these two genera seem to follow

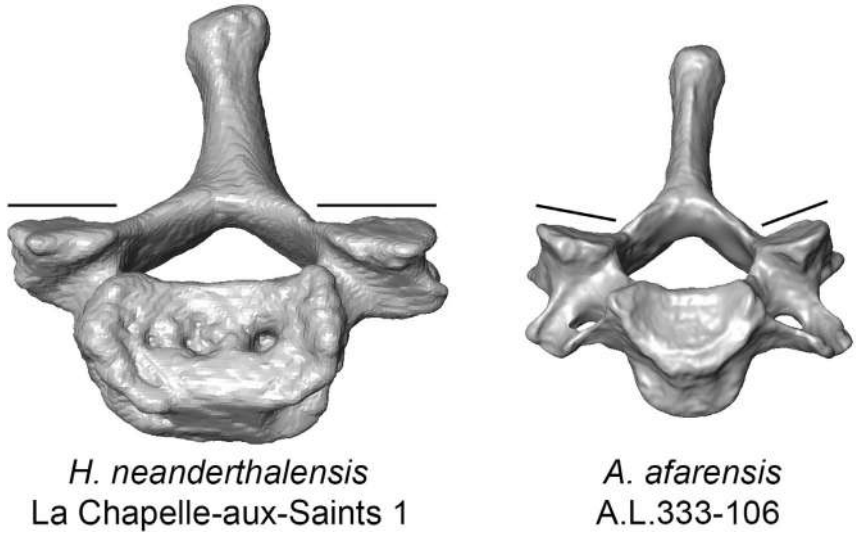


Figure 12. Comparison of the orientation (black lines) of the superior articular facets between two fossil hominin C6s. Note the more medial orientation of the *Australopithecus afarensis* C6. Neandertals show a more transverse orientation than modern humans, likely related to the more lateral position of the articular pillars in Neandertals and also associated with wider vertebral canals and higher superior transverse diameter values (see Gómez-Olivencia et al., 2013a). Please note that the facet orientation in A.L. 333-106 may not be representative of all *A. afarensis*, as the reconstructions of the C5 and C7 of KSD-VP-1/1 show more transverse orientation of the superior articular facets in this individual (Meyer, 2016).

an allometric pattern from which modern humans depart. Based on a TM study of the basicranium, a similar pattern among African apes (*Gorilla* and *Pan*) was identified (Martínez, 1995), with 12 out of 13 linear variables (seven in the mid-sagittal plane and six widths) correlated (with coefficients ranging between 0.81 and 0.98), the only exception being the length of the foramen magnum, which escalated more rapidly in *Gorilla* than in *Pan*. Modern humans, on the contrary, did not share the *Pan-Gorilla* allometric pattern and grouped outside their regression line (Martínez, 1995). Different studies (Bruner and Manzi, 2001; Mitteroecker et al., 2004) have pointed to the influence of allometry in African ape cranial shape using GM. A three-dimensional GM approach with larger sample sizes showed that when the first shape component is regressed by size, *Gorilla* and *Pan* share a single ontogenetic trajectory, although differences were evident in the second shape component and developed postnatally (Mitteroecker et al., 2004). This study suggested that there is "an earlier divergence of the human growth trajectory from the common hominid allometry" (Mitteroecker et al., 2004: 692). In summary, allometry is an important component for explaining shape variation in hominoids, and similar trends can be found in studies on the cranium and the subaxial cervical vertebrae. These parallels warrant further studies to provide a deeper understanding of the covariation between the two anatomical regions.

5.4. Limitations of this study

We are well aware that our study has some limitations. First, the study focuses on the subaxial cervical spine (C3–C7) and does not include C1 or C2, which are morphologically distinct. However, a study based exclusively on the C1 (Manfreda et al., 2006) shows that its morphology is also related to locomotion and affected by allometry, which is consistent with our own results. Furthermore, similar results could reasonably be expected from the analysis of the C2. A second limitation is that the information related to cervical morphology is restricted to the mid-sagittal plane and the size and orientation of the superior articular facets. Future studies should also include a more in-depth assessment of the rest of the morphology of the vertebrae. From a methodological point of view, it should be noted that the traditional variables derived from the landmark configuration are not always directly comparable to variables measured with calipers (see differences in the Neandertal linear values between this study [SOM] and Gómez-Olivencia et al., 2013a). For example, the method used in our present study tends to increase the size of the dorsoventral diameter of the vertebral canal (M10) and we have used a different method of referring to the measurement of the angle of the spinous process (M12′ instead of M12), because the latter is measured on the spinous process, while M12′ takes into account the most dorsal point of the vertebra usually placed in the center of the tip of the spinous process (see Fig. 1). Also, it should be noted that more research is needed to quantify the orientation of the superior articular facets, either to one another (superior articular facet mediolateral angle) or in relation to the vertebral body. Asymmetries on the orientation of the facets (facet tropism) in modern humans are well known (e.g., Pal et al., 2001).

Finally, in this work we concentrated on hominines. In future work, sample sizes of *Pongo* and gibbons should be increased, and cercopithecoids included as an outgroup in order to understand the peculiarities of hominoids better. Moreover, in this study both *Pan* and *Gorilla* genera encompass species that show: a) morphological differences in the cranium (see Mitteroecker et al., 2004) and b) differences in the number of vertebrae (there is a higher percentage of individuals with 14 thoracic vertebrae in bonobos than in chimpanzees, and eastern gorillas show higher percentage of individuals with 23 pre-sacral vertebrae than western gorillas [Williams et al., 2016]). Thus, a deeper investigation of interspecific variation in morphology at lower taxonomic levels (i.e., *P. troglodytes* versus. *P. paniscus*) and also of sexual dimorphism in these taxa is warranted. Additional fossil vertebrae (e.g., Dmanisi) will also enhance our understanding of the evolution of this important anatomical region.

6. Summary and conclusions

This study uses a dual methodological approach, i.e., the combined use of TM and GM, in order to study size and shape variation in a large sample of African apes, including modern humans, and to explore the evolution of the subaxial cervical spine in fossil hominins. We have found that there are significant differences between extant hominoids that are related to size, locomotion, and neck position. Unsurprisingly, fossil hominins do not completely conform to any of the extant groups. Based on the more *Homo*-like cranialmost subaxial cervical spine and more "primitive" caudalmost subaxial cervical spine in australopiths, we hypothesize that changes did not occur in the whole subaxial cervical spine at once. Instead, the uppermost subaxial cervical vertebra (i.e., C3) may have changed first (in australopiths or at least in *A. sediba*), while additional changes in C6 and C7 occurred afterwards in the genus *Homo*. Allometry plays an important role in explaining shape variation and different extant hominin groups show differences in their own allometric patterns. From a methodological point of view, the combination of TM and GM data provides a more integrative perspective of morphological change and evolution, which is certainly useful in human evolutionary studies.

Acknowledgments

We would like to express our gratitude for access and technical help with the collections to Alain Froment, Véronique Laborde, Aurélie Fort, Liliana Huet, and the collection of anthropology (Musée de l'Homme, Museum national d'Histoire naturelle); Christine Lefèvre and the collection of anatomie comparée (MNHN); Emmanuel Gilissen and Wim Wendelen (Royal Museum for Central Africa); and Roberto Portela (Natural History Museum). Thanks to C. Couture and B. Maureille for the access to the Regourdou material. Thanks to the National Museums of Kenya and Fred Spoor for access to the KNM-WT 15000 data. Thanks also to J.M. Carretero and R. García (UBU).

We would like to thank the Editor, the AE, and the reviewers for very useful comments that have helped to improve this paper. Further thanks for fruitful discussions and/or help on different parts of this project to our colleagues and friends at the Euskal Herriko Unibertsitatea, Musée de l'Homme, Radiology Department Sheba Medical Center, Ono Academic College, Tel Aviv University, and especially to Yoel Rak, Alon Barash, Scott Williams, Marc Meyer, Harkaitz Eguiraun, Florent Détroit, Laurent Puymerail, Patricia Wils, Madda Cataldi, and Miguel García. Special thanks to K. Eseberri for his evolutionary insights and discussions. The study was supported by the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2012-38434-C03-01 and CGL2015-65387-C3-2-P -MINECO/FEDER-) and by the Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza (Research Groups IT834-13 and IT-1044-16). The micro-CT scans of the Regourdou 1 Neandertal individual were done through a Leakey Foundation grant thanks to the generous donation of Gordon Getty and Cole Thompson.

Supplementary Online Material

Supplementary online material related to this article can be found at http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.01.002.

References

Aiello, L., Dean, C., 1990. An introduction to Human Evolutionary Anatomy. Academic Press, London.

Albrecht, G.H., 1980. Multivariate analysis and the study of form with special reference to canonical variate analysis. Am. Zool. 20, 679–693.

Ankel, F., 1972. Vertebral morphology of fossil and extant primates. In: Tuttle, R. (Ed.), The Functional and Evolutionary biology of Primates. Aldine Atherton, Chicago, pp. 223–240.

Arsuaga, J.L., Martinez, I., 2006. The Chosen Species. Blackwell, Oxford.

Arsuaga, J.L., Carretero, J.-M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-González, R., Bonmatí, A., Quam, R.M., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. Proc. Natl. Acad. Sci. 112, 11524–11529.

Bastir, M., García Martínez, D., Recheis, W., Barash, A., Coquerelle, M., Rios, L., 2013. Differential Growth and Development of the Upper and Lower Human Thorax. PLoS One 8 (9), e75128.

Been, E., 2005. The anatomy of the lumbar spine of *Homo neanderthalensis* and its phylogenetic and functional implications. Ph.D. Dissertation, Tel Aviv University.

Been, E., Peleg, S., Marom, A., Barash, A., 2010. Morphology and function of the lumbar spine of the Kebara 2 Neandertal. Am. J. Phys. Anthropol. 142, 549–557.

Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P.A., 2012. Lumbar lordosis of extinct hominins. Am. J. Phys. Anthropol. 147, 64–77.

Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P.A., 2014a. Brief Communication: Lumbar lordosis in extinct hominins: Implications of the pelvic incidence. Am. J. Phys. Anthropol. 154, 307–314.

Been, E., Shefi, S., Soudack, M., Zilka, L.R., Barash, A., Rak, Y., 2014b. Cervical lordosis and the orientation of the foramen magnum, implications to human evolution. Am. J. Phys. Anthropol. S154, 75.

Been, E., Shefi, S., Zilka, L.R., Soudack, M., 2014c. Foramen magnum orientation and its association with cervical lordosis: a model for reconstructing cervical curvature in Archeological and extinct hominin specimens. Adv. Anthropol. 4, 133–140.

Berger, L.R., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Carlson, K.J., Dirks, P.H.G.M., Kibii, J.M., 2010. *Australopithecus sediba*: A new species of *Homo*-like australopith from South Africa. Science 328, 195–204.

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. Proc. Natl. Acad. Sci. 107, 18386–18391.

Bookstein, F., Sampson, P.D., Streissguth, A.P., Barr, H.M., 1990. Measuring dose and response with multivariate data using partial least squares techniques. Commun. Stat. Theor. M 19, 765–804.

Bookstein, F.L., 1996. Combining the tools of geometric morphometrics. In: Advances in Morphometrics, vol. 284. Plenum Press, New York, pp. 131–151.

Boule, M., 1911–1913. L'homme fossile de la Chapelle aux Saints. Ann. Paléontol. 6, 111–172; 7, 21–56, 85–192; 8, 1–70.

Bramble, D.M., Lieberman, D.E., 2004. Endurance running and the evolution of *Homo*. Nature 432, 345–352.

Bräuer, G., 1988. Osteometrie. In: Knussmann, R. (Ed.), Anthropologie. Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 160–232.

Brown, F.H., Harris, J., Leakey, R., Walker, A., 1985. Early *Homo erectus* skeleton from West Lake Turkana, Kenya. Nature 316, 788–792.

Bruner, E., Manzi, G., 2001. Allometric analysis of the skull in *Pan* and *Gorilla* by geometric morphometrics. Riv. Antropol. (Roma) 79, 45–52.

Carretero, J.M., Lorenzo, C., Arsuaga, J.L., 1999. Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. J. Hum. Evol. 37, 459–499.

Coleman, M.N., 2008. What does geometric mean, mean geometrically? Assessing the utility of geometric mean and other size variables in studies of skull allometry. Am. J. Phys. Anthropol. 135, 404–415.

Cook, D.C., Buikstra, J.E., DeRousseau, C.J., Johanson, D.C., 1983. Vertebral pathology in the Afar australopithecines. Am. J. Phys. Anthropol. 60, 83–102.

Ebraheim, N.A., Patil, V., Liu, J., Haman, S.P., Yeasting, R.A., 2008. Morphometric analyses of the cervical superior facets and implications for facet dislocation. Int. Orthopaed. 32, 97–101.

Gebo, D.L., 1996. Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. Am. J. Phys. Anthropol. 101, 55–92.

Gómez-Olivencia, A., 2009. Estudios paleobiológicos sobre la columna vertebral y la caja torácica de los humanos fósiles del Pleistoceno, con especial referencia a los fósiles de la Sierra de Atapuerca. Ph.D. Dissertation, Universidad de Burgos.

Gómez-Olivencia, A., 2013a. Back to the old man's back: Reassessment of the anatomical determination of the vertebrae of the Neandertal individual of La Chapelle-aux-Saints. Ann. Paléontol. 99, 43–65.

Gómez-Olivencia, A., 2013b. The presacral spine of the La Ferrassie 1 Neandertal: a revised inventory. Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris 25, 19–38.

Gómez-Olivencia, A., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Rodríguez-García, L., García-González, R., Martínez, I., 2007. Metric and morphological study of the upper cervical spine from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). J. Hum. Evol. 53, 6–25.

Gómez-Olivencia, A., Been, E., Arsuaga, J.L., Stock, J.T., 2013a. The Neandertal vertebral column 1: The cervical spine. J. Hum. Evol. 64, 608–630.

Gómez-Olivencia, A., Couture-Veschambre, C., Madelaine, S., Maureille, B., 2013b. The vertebral column of the Regourdou 1 Neandertal. J. Hum. Evol. 64, 582–607.

Gommery, D., 1997. Les atlas et les axis des Hominidés du Plio-Pléistocène: morphologie et systématique. C.R. Acad. Sci. Paris 325, 639–642.

Gommery, D., 1998. Axe vertébral, Hominoidea fossiles et posture orthograde: préambule à la bipédie. Primatologie 1, 135–160.

Haeusler, M., Martelli, S.A., Boeni, T., 2002. Vertebrae numbers of the early hominid lumbar spine. J. Hum. Evol. 43, 621–643.

Haeusler, M., Schiess, R., Boeni, T., 2011. New vertebral and rib material point to modern Bauplan of the Nariokotome *Homo erectus* skeleton. J. Hum. Evol. 61, 575–582.

Haile-Selassie, Y., Latimer, B., Lovejoy, C.O., Melillo, S.M., Meyer, M.R., 2016. Conclusion: Implications of KSD-VP-1/1 for Early Hominin Paleobiology and Insights into the Chimpanzee/Human Last Common Ancestor. In: Haile-Selassie, Y., Su, D.F. (Eds.), The Postcranial Anatomy of *Australopithecus afarensis*: New Insights from KSD-VP-1/1. Springer, New York, pp. 179–187.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontol. Electron 4(1), 9.

Ishida, H., Kunimatsu, Y., Takana, T., Nakano, Y., Nakatsukasa, M., 2004. *Nacholapithecus* skeleton from the Middle Miocene of Kenya. J. Hum. Evol. 46, 69–103.

Johanson, D.C., Taieb, M., Coppens, Y., 1982. Pliocene hominids from the Hadar Formation, Ethiopia (1973–1977): Stratigraphic, chronologic, and paleoenvironmental contexts, with notes on hominid morphology and systematics. Am. J. Phys. Anthropol. 57, 373–402.

Jungers, W.L., Falsetti, A.B., Wall, C.E., 1995. Shape, Relative Size, and Size-Adjustments in Morphometrics. Yearb. Phys. Anthropol. 38, 137–161.

Kikuchi, Y., Nakano, Y., Nakatsukasa, M., Kunimatsu, Daisuke Shimizu, D., Ogihara, N., Tsujikawa, H., Takano, T., Ishida, H., 2012. Functional morphology and anatomy of cervical vertebrae in *Nacholapithecus kerioi*, a middle Miocene hominoid from Kenya. J. Hum. Evol. 62, 677–695.

Kikuchi, Y., Nakatsukasa, M., Nakano, Y., Kunimatsu, Y., Shimizu, D., Ogihara, N., Tsujikawa, H., Takano, T., Ishida, H., 2015. Morphology of the thoracolumbar spine of the middle Miocene hominoid *Nacholapithecus kerioi* from northern Kenya. J. Hum. Evol. 88, 25–42.

Klingenberg, C.P., 1996. Multivariate allometry. In: Marcus, L.F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P., Slice, D.E. (Eds.), Advances in morphometrics. Springer, New York, pp. 23–49.

Klingenberg, C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. Mol. Ecol. Res. 11, 353–357.

Klingenberg, C.P., 2015. Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications. Symmetry 7, 843–934.

Klingenberg, C.P., Zaklan, S.D., 2000. Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing. Evolution 54, 1273–1285.

Klingenberg, C.P., Barluenga, M., Meyer, A., 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. Evolution 56(10), 1909–1920.

Latimer, B., Ward, C.V., 1993. The thoracic and lumbar vertebrae. In: Walker, A., Leakey, R. (Eds.), The Nariokotome *Homo erectus* skeleton. Springer, Berlin, pp. 266–293.

Lovejoy, C.O., Johanson, D.C., Coppens, Y., 1982. Elements of the axial skeleton recovered from the Hadar Formation: 1974–1977 collections. Am. J. Phys. Anthropol. 57, 631–635.

Manfreda, E., Mitteroecker, P., Bookstein, F.L., Schaefer, K., 2006. Functional morphology of the first cervical vertebra in humans and nonhuman primates. Anat. Rec. (Part B: New Anat.) 289B, 184–194.

Mardia, K.V., Kent, J.T., Bibby, J.M., 1979. Multivariate Analysis. Academic Press, London.

Mardia, K.V., Bookstein, F.L., Moreton, I.J., 2000. Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes. Biometrika 285–300.

Martínez, I., 1995. La base del cráneo y el hueso temporal en la evolución de los homínidos, con especial referencia a los fósiles de la Sierra de Atapuerca (Burgos). Ph.D. Dissertation, Universidad Complutense de Madrid.

McCollum, M., Rosenman, B.A., Suwa, G., Meindl, R.S., Lovejoy, C.O., 2010. The vertebral formula of the last common ancestor of african apes and humans. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 314B, 123–134.

McDougall, I., Brown, F.H., Vasconcelos, P.M., Cohen, B.E., Thiede, D.S., Buchanan, M.J., 2012. New single crystal 40Ar/39Ar ages improve time scale for deposition of the Omo Group, Omo–Turkana Basin, East Africa. J. Geol. Soc. 169, 213–226.

Meyer, M., 2005. Functional biology of the *Homo erectus* axial skeleton from Dmanisi, Georgia. Ph.D. Dissertation, University of Pennsylvania.

Meyer, M.R., 2016. The cervical vertebrae of KSD-VP-1/1. In: Haile-Selassie, Y., Su, D.F. (Eds.), The Postcranial Anatomy of *Australopithecus afarensis*: New Insights from KSD-VP-1/1. Springer, New York, pp. 63–111.

Meyer, M.R., Haeusler, M., 2015. Spinal cord evolution in early *Homo*. J. Hum. Evol. 88, 43–53.

Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Wilson, D.E. (Eds.), 2013. Handbook of the Mammals of the World. 3. Primates. Lynx Edicions, Barcelona.

Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K., Bookstein, F.L., 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. J. Hum. Evol. 46, 679–698.

Nakatsukasa, M., 2008. Comparative study of Moroto vertebral specimens. J. Hum. Evol. 55, 581–588.

Nakatsukasa, M., Ward, C.V., Walker, A., Teaford, M.F., Kunimatsu, Y., Ogihara, N., 2004. Tail loss in *Proconsul heseloni*. J. Hum. Evol. 46, 777–784.
Nakatsukasa, M., Kunimatsu, Y., Nakano, Y., Ishida, H., 2007. Vertebral morphology of *Nacholapithecus kerioi* based on KNM-BG 35250. J. Hum. Evol. 52, 347–369.
Nalley, T.K., Grider-Potter, N., 2015. Functional morphology of the primate head and neck. Am. J. Phys. Anthropol. 156, 531–542.
O'Higgins, P., 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. J. Anat. 197, 103–120.
Pablos, A., Martínez, I., Lorenzo, C., Gracia, A., Sala, N., Arsuaga, J.L., 2013. Human talus bones from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). J. Hum. Evol. 65, 79–92.
Pal, G.P., Routal, R.V., Saggu, S.K., 2001. The orientation of the articular facets of the zygapophyseal joints at the cervical and upper thoracic region. J. Anat. 198, 431–441.
Palmer, A.R., Strobeck, C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 391–421.
Pickering, R., Dirks, P.H.G.M., Jinnah, Z., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Herries, A.I.R., Woodhead, J.D., Hellstrom, J.C., Berger, L.R., 2011. *Australopithecus sediba* at 1.977 Ma and Implications for the Origins of the Genus *Homo*. Science 333, 1421–1423.
Pilbeam, D., 2004. The anthropoid postcranial axial skeleton: comments on development, variation, and evolution. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 302B, 241–267.
Piveteau, J., 1963-1964-1966. La grotte de Regourdou (Dordogne). Paléontologie humaine. Annal. Paléontol. XLIX, L, LII, 285–304, 155–194, 163–194.
Preuschoft, H., 2004. Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: are there biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture? J. Anat. 204, 363–384.
R Development Core Team, 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing. the R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
Rak, Y., Ginzburg, A., Geffen, E., 2007. Gorilla-like anatomy on *Australopithecus afarensis* mandibles suggests *Au. afarensis* link to robust australopiths. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104, 6568–6572.
Raynal, J.-P., 1990. Essai de datation directe. In: Raynal, J.-P., Pautrat, Y. (Eds.), La Chapelle-aux-Saints et la préhistoire en Corrèze. Association pour la Recherche Archéologique en Limousin, Limousin.
Ríos, L., Cardoso, F.V., 2009. Age estimation from stages of union of the vertebral epiphyses of the ribs. Am. J. Phys. Anthropol. 140, 265–274.
Rohlf, F.J., Corti, M., 2000. The use of two block partial least-squares to study covariation in shape. Syst. Biol. 49, 740–753.
Russo, G.A., Shapiro, L.J., 2013. Reevaluation of the lumbosacral region of *Oreopithecus bambolii*. J. Hum. Evol. 65, 253–265.
Sanders, W.J., 1998. Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H41. J. Hum. Evol. 34, 249–302.
Schultz, A.H., 1961. Primatologia. Handbuch der primatenkunde. S. Karger, Basel.
Schultz, A.H., Straus, W.L., 1945. The numbers of vertebrae in primates. Proc. Am. Phil. Soc. 89, 601–626.
Shapiro, L.J., Seiffert, C.V.M., Godfrey, L.R., Jungers, W.L., Simons, E.L., Randria, G.F.N., 2005. Morphometric analysis of lumbar vertebrae in extinct Malagasy strepsirrhines. Am. J. Phys. Anthropol. 128, 823–839.
Strait, D.S., Ross, C.F., 1999. Kinematic Data on Primate Head and Neck Posture: Implications for the Evolution of Basicranial Flexion and an Evaluation of Registration Planes Used in Paleoanthropology. Am. J. Phys. Anthropol. 108, 205–222.
Tsai, Y.L., Weng, M.C., Chen, T.W., Hsieh, Y.L., Chen, C.S., Huang, M.H., 2012. Correlation between the ossification of nuchal ligament and clinical cervical disorders. Kaohsiung J. Med. Sci. 28, 538–544.
Vallois, H.V., 1926. Arthrologie. In: Nicolas, A. (Ed.), Poirier et Charpy's Traité d'Anatomie Humaine, Quat. éd. Tome 1, Masson et Cie, Paris.
Vandermeersch, B., Trinkaus, E., 1995. The postcranial remains of the Regourdou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains. J. Hum. Evol. 28, 439–476.
Williams, S.A., 2012a. Placement of the diaphragmatic vertebra in Catarrhines: Implications for the Evolution of dorsostability in Hominoids and bipedalism in hominins. Am. J. Phys. Anthropol. 148, 111–122.
Williams, S.A., 2012b. Variation in anthropoid vertebral formulae: implications for homology in hominoid evolution. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 318, 134–147.
Williams, S.A., Russo, G.A., 2015. Evolution of the hominoid vertebral column: The long and the short of it. Evol. Anthropol. 24, 15–32.
Williams, S.A., Ostrofsky, K.R., Frater, N., Churchill, S.E., Schmid, P., Berger, L.R., 2013. The Vertebral Column of *Australopithecus sediba*. Science 340, 1232996.
Williams, S.A., Middleton, E.R., Villamil, C.I., Shattuck, M.R., 2016. Vertebral numbers and human evolution. Am. J. Phys. Anthropol. 159, 19–36.
Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D., Fink, W.L., 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. Elsevier Academic Press, London.

Received: 15 September 2017 | Revised: 31 January 2018 | Accepted: 1 February 2018

DOI: 10.1002/ajpa.23441

RESEARCH ARTICLE

WILEY American Journal of PHYSICAL ANTHROPOLOGY

Morphological integration in the gorilla, chimpanzee, and human neck

Mikel Arlegi[1,2] | Aida Gómez-Robles[3,4] | Asier Gómez-Olivencia[1,5,6]

[1]Department of Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU), Barrio Sarriena s/n, Leioa, 48940, Spain

[2]Université de Bordeaux, PACEA UMR 5199, Bâtiment B8, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, Pessac 33615, France

[3]Department of Genetics, Evolution, and Environment, University College London, London WC1E 6BT, United Kingdom

[4]Department of Life Sciences, Natural History Museum, London SW7 5BD, United Kingdom

[5]IKERBASQUE. Basque Foundation for Science, Spain

[6]Centro UCM-ISCIII de Investigación sobre Evolución y Comportamiento Humanos, Avda. Monforte de Lemos 5 (Pabellón 14), Madrid 28029, Spain

Correspondence
Mikel Arlegi, Department of Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU), Barrio Sarriena s/n 48940 Leioa, Spain.
Email: mikel.arlegui@ehu.eus

Funding information
Spanish Ministerio de Economía y Competitividad; Grant Number: CGL2015-65387-C3-2-P-MINECO/FEDER-; Eusko Jaurlaritza-Gobierno Vasco, Grant Number: IT1044-16; Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea, Grant Number: PPG17/05

Abstract

Objectives: Although integration studies are important to understand the evolution of organisms' traits across phylogenies, vertebral integration in primates is still largely unexplored. Here we describe and quantify patterns of morphological integration and modularity in the subaxial cervical vertebrae (C3–C7) in extant hominines incorporating the potential influence of size.

Materials and Methods: Three-dimensional landmarks were digitized on 546 subaxial cervical vertebrae from 141 adult individuals of *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, and *Homo sapiens*. Integration and modularity, and the influence of size effects, were quantified using geometric morphometric approaches.

Results: All subaxial cervical vertebrae from the three species show a strong degree of integration. Gorillas show the highest degree of integration; conversely, humans have the lowest degree of integration. Analyses of allometric regression residuals show that size is an important factor promoting integration in gorillas, with lesser influence in chimpanzees and almost no effect in humans.

Discussion: Results point to a likely ancestral pattern of integration in non-human hominines, whereby the degree of integration decreases from cranial to caudal positions. Humans deviate from this pattern in the cranialmost (C3) and, to a lesser extent, in the caudalmost (C7) vertebrae, which are less integrated. These differences can be tentatively related to the emergence of bipedalism due to the presence of modern human-like C3 in australopiths, which still preserve a more chimpanzee-like C7.

KEYWORDS
allometry, cervical vertebrae, hominine, modularity

1 | INTRODUCTION

The morphology of the spine is directly related to, and has an influence on, both body posture and locomotion (Arlegi et al., 2017; Barrey, Jund, Noseda & Roussouly, 2007; Boszczyk, Boszcyk, & Putz, 2001; Boulay et al., 2006; Gadow, 1933; Nalley & Grider-Potter, 2017; Pierce, Clack & Hutchinson, 2011; Russo & Williams, 2015). Extant hominines (*Homo*, *Pan*, and *Gorilla* genera) display different body postures and a varied locomotor repertoire. While *Homo* is characterized by a bipedal mode of locomotion, *Gorilla* and *Pan* display a knuckle-walking mode of locomotion. However, these two genera have been modeled to differ in their engagement in bipedalism and vertical climbing (Manfreda et al., 2006), which is consistent with their different percentages of the use of vertical and overall climbing when all the activities are taken into account (Hunt, 1991; Tuttle & Watts, 1985). There is a link between the spine and locomotion (Feipel, De Mesmaeker, Klein & Rooze, 2001; Zhao et al., 2008). An example of it can be found in the fact that the bent-hip-bent-knee gait of *Pan* and *Gorilla*

 © 2018 Wiley Periodicals, Inc.

is a direct consequence of an absence of lumbar spine mobility caused by a short post-transitional spine and the "entrapment" of the most caudal lumbar vertebra(e), and not a function of limitations imposed by hip or knee anatomy (Lovejoy & McCollum, 2010).

Morphological differences related to locomotion and posture are not only circumscribed to the lumbar spine (Lovejoy & McCollum, 2010), but are also present in the cervical region (Arlegi et al., 2017; Manfreda, Mitteroecker, Bookstein & Schaefer, 2006; Meyer, Williams, Schmid, Churchill & Berger, 2017; Nalley & Grider-Potter, 2015). The study of the cervical spine shows an advantage when compared to the lumbar spine: whereas the number of seven cervical vertebrae is remarkably constant in almost all species of mammals regardless of their neck length (Varela-Lasheras et al., 2011), the lumbar spine shows differences in the number of vertebrae even within the same genus (e.g., genus *Gorilla*; Pilbeam, 2004; Schultz & Straus, 1945; Williams, Middleton, Villamil & Shattuck, 2016). The constant number of cervical vertebrae in mammals is controlled by Hox gene patterning during development, providing stability in the developing axial skeletal and nervous systems (Galis, 1999). It has been hypothesized that this constancy in the number of cervical vertebrae may result from stabilizing selection and pleiotropic constraints resulting in an evolutionary conservation of body plans (Galis & Metz, 2007). This evolutionary stasis in the number of cervical vertebrae across mammals means that variation in the anatomy of the neck relies only on shape and size modification of those vertebrae rather than on variation in the number of vertebrae. This constraint in the number of vertebrae may favor a higher degree of integration in the cervical spine than in the thoracic and lumbar areas. These characteristics of the cervical spine make it suitable to explore its patterns of integration and modularity across species, which will be compared with the patterns of integration of the thoracic and lumbar spine in future studies.

The concept of merism makes reference to the repetition of segments in an organism, and the variation resulting in this seriation of elements is commonly known as metameric variation (Bateson, 1894; Hlusko, 2002). The vertebral column is one of the clearest examples of seriated structures in mammals and other vertebrates. Meristic elements play an important role in paleontological studies because they express variation that is not related to phylogeny (Bateson, 1894) and can shed light on differences related to developmental and functional factors. Specializations of teeth and digits are good examples that show how selection can modify anatomical structures that have a similar morphological origin and configuration (Gómez-Robles & Polly, 2012; Rolian, 2009). In the case of the vertebrae, anatomical variation originated during development is critically constrained by functional factors, limiting variation in vertebral morphology and avoiding strong changes in the global structure that could cause severe functional disruption (Riedl, 1975). Patterns of integration can evolve in response to natural selection (Grabowski, Polk & Roseman, 2011), so their study in seriated structures can shed light on both evolutionary differences between taxa and between elements from the same structure.

Morphological integration and modularity (Olson & Miller, 1958) are related concepts associated with phenotypic covariation between traits of an organism, which may reflect a common influence from genetic, developmental and/or functional factors (Hlusko, 2004; Rolian & Willmore, 2009). Morphological integration occurs when traits covary to a strong degree due to common influences, which may result in long-term coevolution (Cheverud, 1996). Modularity favors a relative independence of traits that are part of different developmental or functional regions, which are termed modules. These modules can be defined as sets of traits that are more tightly integrated with one another than they are with traits in other modules, from which they evolve relatively independently. Modularity and integration strongly influence evolutionary change; the relative independence of the modules can lead to different evolutionary trajectories among body features and is linked with greater evolvability (Rolian & Willmore, 2009). On the other hand, integration, which describes high levels of interaction among traits, will constrain evolutionary change because changes in one trait will have to be associated with phenotypic changes in other correlated traits, restricting variation.

Integration and modularity studies are important to understanding how organisms' traits have evolved across phylogenies (Goswami, Smaers, Soligo, & Polly, 2014). Multiple studies have been carried out to analyze patterns of integration and modularity in cranial and postcranial features (Bastir, Rosas & Sheets, 2005; Gómez-Robles & Polly, 2012; Grabowski, Polk & Roseman, 2011; Polanski, 2011; Polanski & Franciscus, 2006; Williams, 2010). Integration in the context of meristic variation in hominins and other primates has been analyzed in the dental complex, digits and limbs (Gómez-Robles & Polly, 2012; Rolian, 2009; Rolian, Lieberman & Hallgrímsson, 2010; Young and Hallgrímsson, 2005). However, morphological integration in the vertebral column of primates has remained unexplored until recently (Villamil, in press), although vertebral integration has been studied in detail in felids and dogs (Arnold, Forterre, Lang & Fischer, 2016; Randau & Goswami, 2015, 2017b). Several studies have shown that size is an important factor of integration (Marroig, Shirai, Porto, de Oliveira & De Conto, 2009; Zelditch, 1988) and allometry generally influences patterns of shape variation in hominines (Shea, 1992). Thus, we have quantified integration and modularity in two important aspects of the subaxial cervical spine, the mid-sagittal morphology and facet relative size, shape and orientation, before and after accounting for the potential influence of size. We have focused on the five subaxial cervical vertebrae, from the third to the seventh, as they show a homologous morphological pattern, with a vertebral body and a neural arch. In this first study we did not include the first two vertebrae—atlas and axis—because they differ substantially in morphology and the identification of homologous landmarks that are comparable with the other cervical vertebrae is particularly challenging.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Data

The sample studied here comprises 141 male and female adult extant individuals from three extant hominine species: *Homo sapiens*, $n = 54$; *Pan troglodytes*, $n = 58$ and *Gorilla gorilla*, $n = 29$ (Supporting Information Table S1). Only individuals with at least three complete subaxial

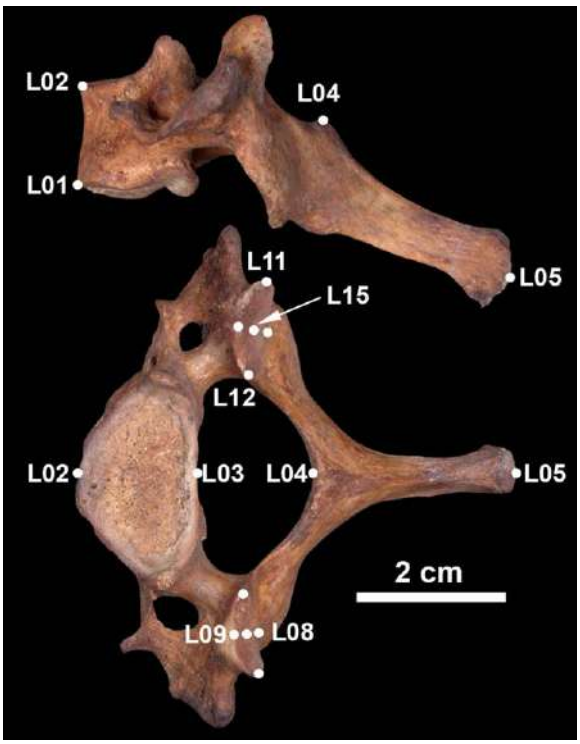


FIGURE 1 Landmarks used in this study. For landmark definitions see Supporting Information Table S3. The figure represents a seventh cervical vertebra (C7) in left lateral (top) and cranial (bottom) views

cervical vertebrae were included. A table with the number of vertebrae per taxa and anatomical element included in the analyses is provided (Supporting Information Table S2). Damaged vertebrae or pathological individuals were excluded.

A set of fifteen three-dimensional landmarks (L01-L15) on each subaxial cervical vertebra (C3–C7) was obtained using a Microscribe SX2: five on the mid-sagittal plane and five on each of the superior articular facets (Figure 1; Supporting Information Table S3). To overcome the obstacle of bifurcated tips of the spinous processes present in some *H. sapiens* cervical vertebrae (mostly C3–C5), we filled the space with modeling clay. In a previous study using the same landmarks and species we demonstrated that the effect of measurement error was negligible (Arlegi et al., 2017). All geometric morphometric (GM) analyses were performed in R 3.2.0 (R Core Team, 2015) using the package *geomorph* version 3.0.5 (Adams, Collyer, Kaliontzopoulou & Sherratt, 2017).

2.2 | Statistical analyses

First, a generalized procrustes analysis (GPA) (Rohlf & Slice, 1990) was performed for each vertebra and taxon to remove the information related to scale, position and orientation of specimens in the digitizing space.

2.2.1 | Integration within cervical vertebrae and modularity

The amount of integration within each landmark dataset was quantified using the "globalIntegration" function from *geomorph* package (Adams & Otárola-Castillo, 2013). In this function, the degree of integration is quantified using the global integration coefficient (Bookstein, 2015). The function examines in a set of Procrustes coordinates the regression coefficient for log partial warp variance against log bending energy in the standard thin-plate spline setup. The values obtained with the regression slope were used to distinguish between three possible models: (a) the self-similarity model where neither nonintegration nor disintegration was detected (value of the regression slope $= -1$); (b) the integration model (values < -1) and (c), the disintegration model (values > -1).

Hypotheses of modularity were tested between three *a priori* proposed modules: vertebral body (L01–L03), spinous process (L04–L05) and the superior articular facets (L06–L15). Additionally, an alternative second hypothesis of modularity addressed the question of whether the vertebral body (L01–L03) and the neural arch (L04–L15) correspond to units with a low degree of covariation. Note that these analyses of modularity were performed with the caveat of an unequal number of landmarks on each module. For these analyses, we used the covariance ratio (CR), which calculates the degree of relative independence between modules by measuring the ratio of covariation between modules relative to the covariation within them (Adams, 2016). Significant CR values that are <1 suggest that there is a relative independence between the modules. We chose to use this approach rather than the broadly used *RV*-coefficient (Escoufier, 1973) because it yields results that are unaffected by sample size or by the number of variables (Adams, 2016), which, as mentioned above, differ in our study. A test to estimate the degree of morphological integration among modules using partial least square correlation (PLScorr) coefficients (Adams & Collyer, 2016) was also performed. The function uses two-block partial least squares analysis (2B-PLS), which is based on a singular value decomposition of the between-block covariance matrix (Rohlf & Corti, 2000). Through this procedure, new pairs of axes are found that account for the maximum amount of covariance between the sets of variables. Because we used more than two sets of variables, the average pairwise PLS correlation was used as the test statistic (Adams & Collyer, 2016).

2.2.2 | Covariance comparisons across cervical vertebrae

Integration across different vertebrae and differences in the degree of covariation displayed by diverse taxa were assessed using a partial least square (PLS) analysis. For both correlation analyses (i.e., integration among modules and integration across vertebrae) we used the PLScorr coefficient proposed by Adams & Collyer (2016).

2.2.3 | Allometry

Allometry is the statistical association between size and shape (Mosimann, 1970). The effect of allometry was calculated using a multivariate regression analysis (Drake & Klingenberg, 2008; Monteiro, 1999) of Procrustes shape coordinates on the natural logarithm of centroid size (log-CS). Centroid size (CS), calculated as the square root of the summed squared distances of each landmark from the centroid of the landmark configuration, was used as an independent variable and the shape coordinates as dependent ones. The residuals obtained from

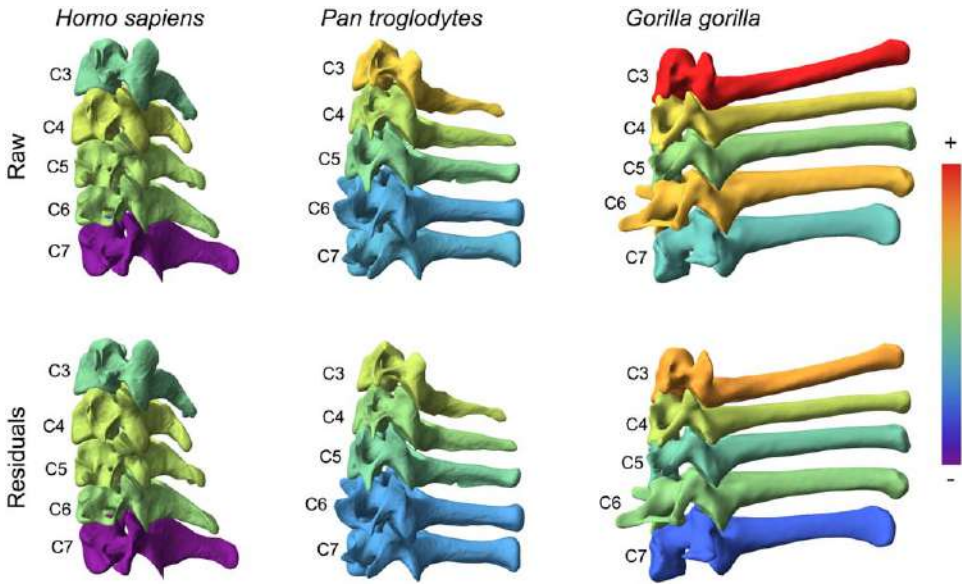


FIGURE 2 Colored vertebrae representing the strength of integration within each subaxial cervical vertebra. Top: integration from raw data; bottom: integration as calculated from allometry residuals. All represented vertebrae are globally integrated (see the Supporting Information Table S3). Red color represents strong integration and purple represents weaker integration. Gorillas display higher integration followed by chimpanzees and humans. A decreasing cranio-caudal pattern of integration can be observed, which is more evident when size is removed. Humans depart from this decreasing cranio-caudal pattern by showing lower integration values in the C3 than in more caudal elements. Results from residuals show lower values of integration in all subaxial cervical vertebrae in gorillas and chimpanzees, demonstrating that size has an important effect on integration in nonhuman hominines. In humans, results from residuals are very similar to those obtained from raw data, which means that size is not a factor of integration in this group. Different images are not to the same scale

this regression analyses were used to re-compute all the analyses explained previously after removing allometric effects.

3 | RESULTS

3.1 | Integration and modularity within vertebrae

3.1.1 | Global integration

All the subaxial cervical vertebrae from the three species are globally integrated (Figure 2; Supporting Information Table S4). In general terms, gorillas tend to show the highest values of integration, followed by chimpanzees in the cranialmost (C3) and caudalmost (C7) subaxial cervical vertebrae, and by humans in the more "centrally" located vertebrae (C4–C6). The magnitude of integration decreases from the cranialmost vertebra (C3) to the caudalmost (C7) in gorillas and chimpanzees, with the C6 of gorillas departing from this trend. In humans, the degree of integration increases from C3 to C4, and then decreases caudally, also following the pattern observed in nonhuman hominines.

Allometry analyses (Table 1) reveal that the influence of size on shape is larger in gorillas than in chimpanzees and humans. In the three species the largest values are shown in the C3 and smallest in the C7. Humans and chimpanzees show similar percentages, although in some vertebrae (i.e., C6 and C7 in humans and C5 and C6 in chimpanzees) values are not significant. Global integration values are more similar across different taxa once size is removed. Removing the allometric component of variation mainly influences gorillas and, to a lesser degree, chimpanzees, and it has the strongest impact on the cranialmost (C3) and caudalmost (C6–C7) subaxial cervical vertebrae (Figure 2; Supporting Information Table S4).

3.1.2 | Modularity analysis

In the analysis of modularity among the three subsets of landmarks within each vertebra (Supporting Information Table S5), only the C6 in gorillas yielded a significant CR value below 1.0 (which is the limit for modularized structures). These results are consistent with those obtained in the integration analysis among modules (PLScorr), which yield highly significant values in all cases, confirming the strong

TABLE 1 Percentage of the total shape variation explained by size differences (allometry) for the subaxial cervical spine (C3–C7) for the three Hominine groups studied here

Vertebra	*H. sapiens*	*P. troglodytes*	*G. gorilla*
C3	6.1**	6.7**	34.5**
C4	5.5**	4.9**	17.9**
C5	5**	3.2	18.3**
C6	2.8	3.4	28.5**
C7	3.8	5.1*	15.7**

* = p value < .05; ** = p value < .01.
Allometry is larger in gorillas than in chimpanzees and humans with the largest values in the C3 and smallest in the C7. Humans and chimpanzees show similar percentages, some of which (i.e., C6 and C7 in humans and C5 and C6 in chimpanzees) are not significant. In all the three species, the strongest allometric effects are found in the C3.

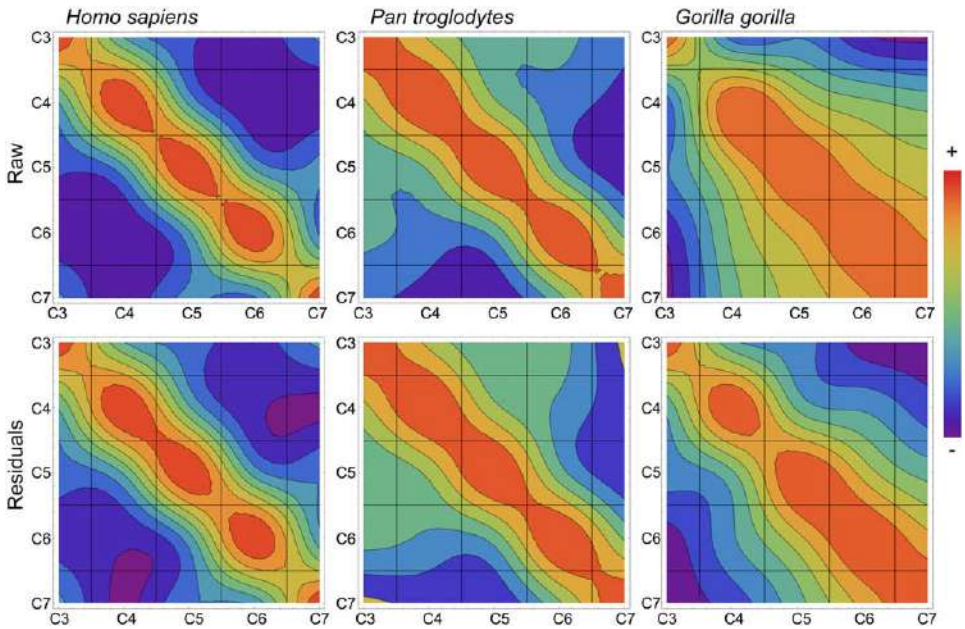


FIGURE 3 Contour line diagrams represent correlation fields (Kurtén, 1953) across subaxial cervical vertebrae (C3–C7) in hominines based on raw data (top) and on allometry residuals (bottom). The numerical values on which these figures are based are displayed in the Supporting Information Table S7). Plots are symmetric such that redundant information is represented in the upper-right and lower-left half of each plot. Red color represents strong integration between vertebrae and purple represents weak integration. Gorillas show the highest integration across all cervical vertebrae, whereas humans show lower values and only adjacent vertebrae covary significantly. Size is not an important integration factor in humans and chimpanzees. In gorillas, however, removing size reduces the level of integration between non-adjacent elements and increase the degree of integration of the C3 within the cervical spine

integration among the three proposed modules. Although gorillas show lower PLScorr values than chimpanzees and humans (especially in C3 and C6), differences in the strength of integration across taxa are minor (Supporting Information Table S5).

A second test of modularity was carried out to test whether a separation into two units, the vertebral body and the neural arch (comprising the spinous process and superior articular facets), shows significant modularity. The null hypothesis of no modular structure was rejected in all the subaxial cervical vertebrae of gorillas, in C4–C6 of chimpanzees, and only in the C6 of humans (Supporting Information Table S6). From a biological point of view, the modularized nature of some of the hominine vertebrae when two modules (vertebral body and neural arch) are proposed seems to parallel ontogeny. The subaxial cervical vertebrae are formed by the fusion of three principal centers of ossification: one for the vertebral body and one for each half of neural arch (and the portion of the vertebral body to which the pedicles are attached) (Scheuer, Black, & Christie, 2000).

In summary, the results of the global integration test (Supporting Information Table S4 and Figure 2) and the results obtained from testing the three-module hypothesis (Supporting Information Table S5) reveal that subaxial cervical vertebrae are not internally subdivided into three different modules. However, the analysis of modularity for two anatomical modules revealed a different scenario where all the gorilla vertebrae were modularized, as well as C4–C6 of chimpanzees and the C6 of humans. The two- and three-module analyses based on allometry residuals reveal a reduction of the degree of modularity and its significance when removing size-related variation (Supporting Information Tables S5 and S6).

3.2 | Covariation across vertebrae

In all the taxa, the highest degree of covariation between vertebrae is shown by contiguous elements (Figure 3; Supporting Information Table S7). With the exception of the C3, gorillas display the highest PLScorr values, followed by chimpanzees. In humans, however, covariation values across nonadjacent vertebrae are not significant in most cases. Humans also show the most uniform values in all comparisons. As opposed to chimpanzees and humans, gorillas evince a pattern of covariation where the strength of covariance between pairs of subaxial cervical vertebrae increases from the cranial to the caudal direction, showing the highest values of covariance between C6 and C7, and the lowest between C3 and C4 (Supporting Information Table S7). Removing size-related variation has a particularly strong effect on gorillas, and especially on their C3. After removing allometric effects, covariation values in gorillas look more homogenous and more similar to chimpanzees'. The general patterns of cross-vertebrae comparison, however, remain unchanged.

In summary, the three species show different patterns of covariation across vertebrae. Chimpanzees show high covariation across all cervical subaxial vertebrae. This pattern is also observed in gorillas with the exception of C3, which shows lower degrees of covariation when

compared to the other vertebrae. In humans, only adjacent vertebrae tend to show significant covariation.

4 | DISCUSSION

Previous studies have demonstrated that species with low degrees of integration show strong responses that are aligned with the direction of selection, whereas more integrated species show strong responses along the direction of size-related variation (Grabowski et al., 2011; Marroig et al., 2009; Porto, de Oliveira, Shirai, De Conto & Marroig, 2009). In fact, for the evolution of the hip bone, it has been suggested that the transition from nonhuman great ape-like morphology to that of humans would have been attained more easily with a modern human pattern of integration (Grabowski et al., 2011). Here, we have also observed this differences in the degree of integration between human and African great apes, with the lowest values shown by modern humans. Nevertheless, in this case it is difficult to ascertain whether lower integration also implies greater evolvability as in these previous studies. These differences highlight the importance of integration patterns in facilitating evolutionary transitions and have important implications for the emergence of bipedalism. In addition, we consider that the study of the patterns of integration in the subaxial cervical spine has some implications that can further our understanding of the evolutionary changes observed in the fossil record (see below).

4.1 | Integration within vertebrae

A recently published study of vertebral integration in hominoids has shown, in concordance with our results, high integration in their neck, with the lowest values of integration in all the taxa in the seventh cervical vertebra (Villamil, in press). Another study of the subaxial cervical spine of dogs revealed a strong integration in the neck, and proposed that this could be the general pattern for all mammals (Arnold et al., 2016). Nevertheless, felidae display a moderate level of integration in the cervical region, and their pattern of integration, as in this study, is consistent with the hypothesis of developmental modularity non-central (Randau & Goswami, 2017a).

More specifically, in this study we have observed a similar pattern of cranio-caudal decrease in integration in gorillas and chimpanzees from C3 to C7. Humans follow this model from C4 to C7, but the third cervical vertebra shows lower values of integration than the central vertebrae (C4–C6), thus departing from the nonhuman pattern of integration. The strong integration of the third cervical vertebra in gorillas and chimpanzees may be related to the high variability of the mediolateral angle of the superior articular facets and/or the high variability in the length of the spinous processes (Arlegi et al., 2017). The two latter variables are both related to size, which is reflected in the decrease of the levels of integration when this factor is removed (Figure 2). Human C3s differ from the morphological pattern of African great apes because they are mediolaterally wider and have a more cranial orientation of the superior articular facets. These traits are correlated with bipedal locomotion, so they are thought to play a major functional role (Arlegi et al., 2017). We suggest that the caudally decreasing pattern of integration observed in nonhuman hominines could represent the ancestral pattern for the clade, and could be related to the functional role played by each vertebra in the cervical spine. In humans, the joints of the C3 and C7 with their adjacent vertebrae do not allow for a large degree of flexion/extension, lateral bending and axial rotation in the cervical spine (White & Panjabi, 1978). For these reasons, these vertebrae play a minor functional role in the movement of the neck. Conversely, C4 and C5, with the highest values of integration, are associated with the largest degree of range motion.

The departure of the human C3 from the likely ancestral hominine pattern of integration could be related to its functional role regarding head posture in relation with the emergence of bipedalism. It has been proposed that differences in patterns of integration are concentrated in traits that are functionally involved in bipedalism (Grabowski et al., 2011). This suggests that natural selection changed patterns of integration by minimizing constraints and integration in traits associated with bipedalism, which would allow them to respond to further selective pressures in a relatively independent way. We hypothesize that the low level of integration in the human C3 may have facilitated the emergence of new phenotypes more adapted to bipedalism. This hypothesis is supported by the more modern human-like C3 observed in australopiths compared to gorillas and chimpanzees, which would be consistent with a breakdown of the ancestral hominine pattern of integration, similar to that suggested by Grabowski et al. (2011) in the coxal bone. However, australopiths like *A. sediba* still preserve a more chimpanzee-like C7, and still retained a stiff, ape-like neck, essentially part of the shoulder complex (Arlegi et al., 2017; Meyer et al., 2017; Williams et al., 2013). Observations made on some early representatives of the genus *Homo*, such as those from Dmanisi (C3 D2674), are consistent with our hypothesis, showing a modern human-like reduced uncinate process that would have increased the range of movements (Meyer, 2005). Not only the C3, but also the C7 of humans displays much lower levels of integration than nonhuman hominines, which would be also a derived condition. The modern human-like C7 of KNM-WT 15000 (*Homo erectus*), suggests that the low degree of integration in the human C7 appeared in early *Homo*. This lower degree of integration could have favored the selection of morphological traits related to a more mobile neck associated with the emergence of endurance running (Bramble & Lieberman, 2004; Meyer, 2005). This evolutionary modification is related to changes in the vertebral body and in the orientation of the superior articular facets, which can be also related to differences in the head equilibrium and neck posture between australopiths and *Homo* (Been et al., 2017).

4.2 | Covariation across vertebrae

Regarding covariation across vertebrae, the highest levels of covariation are observed between adjacent vertebrae. These interactions are in general stronger in gorillas, whereas they are weaker in humans and have intermediate values in chimpanzees. These results are consistent with the principles of functional integration. Indeed, anatomical elements playing important functional roles and working in concert with other elements are expected to be highly integrated, since changes in

one element without associated changes in the other elements of a system can compromise functionality (Riedl, 1975). According to our results, adjacent vertebrae are the only ones that show significant integration in humans, whereas non-adjacent vertebrae are not significantly integrated. This human-specific pattern can be tentatively related to the more vertical transmission of the weight of the head throughout the subaxial cervical spine that is typical of our species. Functional interaction among nonadjacent cervical vertebrae balancing the head may not be as strong as in the more pronograde African apes. In the case of gorillas, their more dorso-ventrally oriented upper articular facets likely result in a limitation of the movement between the subaxial cervical vertebrae, which would be paralleled by the limitation in the flexion-extension movement due to their long spinous processes (Arlegi et al., 2017). This difference may add to the allometric effect and increase the level of integration and stability of the gorilla neck. A more stable neck may be required by the large absolute mass of the gorilla cranium, whose movements will result in larger moments of inertia. This phenomenon, which is common in quadrupedal large-sized taxa, is observed because, whereas body mass increases in a volumetric ratio, the muscle force increases in a power of two. This results in an increase of the length of the spinous processes and requires and increase of the associated muscle masses to compensate the created disequilibrium (Slijper, 1946).

4.3 | The influence of size

Allometry has been claimed to be an important factor of integration (Klingenberg, 2009; Mitteroecker & Bookstein, 2007; Zelditch, 1988). This is consistent with our results in chimpanzees and, especially, in gorillas, which show that the degree of integration decreases when the effect of allometry is removed. On the contrary, the effect of size as an integration factor in humans is negligible. In hominines, phenotypic variation in the direction of size mainly occurs in the spinous processes (Arlegi et al., 2017), so the longer spinous processes of gorillas and chimpanzees may play an important functional role promoting integration (Cheverud, 1996) in the cervical spine.

4.4 | Evolutionary implications

Neck posture and subaxial cervical morphology are derived in *Homo sapiens* (Arlegi et al., 2017; Been et al., 2017; Meyer, 2005, 2016; Meyer et al., 2017), and so is bipedalism. In fact, the differences we have found in the patterns of integration in *Homo sapiens* with respect to chimpanzees and gorillas are in line with the patterns of variation observed in the limited cervical fossil record (see above). However, whether neck morphology and posture of chimpanzees and gorillas are primitive or derived is currently unknown. Gorillas have been proposed to represent allometric variants from chimpanzees for certain cranial characteristics (e.g., cranial base; Martínez, 1995). However, in certain postcranial features, such as the ratio between femoral to humeral length (Holliday, 2012), chimpanzees and gorillas show different patterns. In fact, the allometric pattern of the subaxial cervical spine differs in chimpanzees and gorillas (Arlegi et al., 2017), which is consistent with the differences we have found in this study between these two taxa. These differences between *Pan* and *Gorilla* are also consistent with postural differences, including the inclination of the neck, which shows differences of about 25° between these taxa (Strait & Ross, 1999) and parallels other differences in knuckle-walking between these two genera (Kivell & Schmitt, 2009). The differences in both morphology and integration patterns of the subaxial cervical spine, which is *a priori* the most stable region of the vertebral column, point to a complex evolutionary scenario where developmental constraints and functional demands interact in different ways.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors express their gratitude for access to collections and technical help to Alain Froment, Veronique Laborde, Aurélie Fort and Liliana Huet (Musée de l'Homme, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris); Christine Lefèvre (MNHN, Paris); Emmanuel Gilissen and Wim Wendelen (Royal Museum for Central Africa, Tervuren); Roberto Portela (Natural History Museum, London); Javier Quesada (Nat-Museu de Ciències Naturals, Barcelona) and Juan Francisco Pastor (Universidad de Valladolid). Also, special thanks to E. Páramos for his evolutionary insights and discussions. This research received support from the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (project CGL2015–65387-C3-2-P-MINECO/FEDER-), Research Group IT1044-16 from the Eusko Jaurlaritza-Gobierno Vasco and Group PPG17/05 from the Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea.

ORCID

Mikel Arlegi http://orcid.org/0000-0001-5665-9275
Aida Gómez-Robles https://orcid.org/0000-0002-8719-2660
Asier Gómez-Olivencia http://orcid.org/0000-0001-7831-3902

REFERENCES

Adams, D. C. (2016). Evaluating modularity in morphometric data: Challenges with the RV coefficient and a new test measure. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*, 565–572.

Adams, D. C., & Otárola-Castillo E. (2013). Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*, 393–399.

Adams, D. C., & Collyer, M. L. (2016). On the comparison of the strength of morphological integration across morphometric datasets. *Evolution*, *70*, 2623–2631.

Adams, D. C., Collyer, M. L., Kaliontzopoulou, A., & Sherratt, E. (2017). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.5. Available at: https://cran.r-project.org/package=geomorph.

Arlegi, M., Gómez-Olivencia, A., Albessard, L., Martínez, I., Balzeau, A., Arsuaga, J. L., & Been, E. (2017). The role of allometry and posture in the evolution of the hominin subaxial cervical spine. *Journal of Human Evolution*, *104*, 80–99.

Arnold, P., Forterre, F., Lang, J., & Fischer, M. S. (2016). Morphological disparity, conservatism, and integration in the canine lower cervical spine: Insights into mammalian neck function and regionalization. *Mammalian Biology-Zeitschrift Für Säugetierkunde*, *81*, 153–162.

Barrey, C., Jund, J., Noseda, O., & Roussouly, P. (2007). Sagittal balance of the pelvis-spine complex and lumbar degenerative diseases. A comparative study about 85 cases. *European Spine Journal*, *16*, 1459–1467.

Bastir, M., Rosas, A., & Sheets, H. D. (2005). The morphological integration of the hominoid skull: A partial least squares and PC analysis with implications for European Middle Pleistocene mandibular variation. In D. Slice (Ed.) *Modern morphometrics in physical anthropology* (pp. 265–284). US: Springer.

Bateson, W. (1894). *Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. London, New York: Macmillan and Co.

Been, E., Gómez-Olivencia, A., Shefi, S., Soudack, M., Bastir, M., & Barash, A. (2017). Evolution of spinopelvic alignment in hominins. *The Anatomical Record*, *300*, 900–911.

Bookstein, F. L. (2015). Integration, disintegration, and self-similarity: Characterizing the scales of shape variation in landmark data. *Evolutionary Biology*, *42*, 395–426.

Boszczyk, B. M., Boszcyk, A. A., & Putz, R. (2001). Comparative and functional anatomy of the mammalian lumbar spine. *The Anatomical Record*, *264*, 157–168.

Boulay, C., Tardieu, C., Hecquet, J., Benaim, C., Mouilleseaux, B., Marty, C., . . . Pélissier, J. (2006). Sagittal alignment of spine and pelvis regulated by pelvic incidence: standard values and prediction of lordosis. *European Spine Journal*, *15*, 415–422.

Bramble, D. M., & Lieberman, D. E. (2004). Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature*, *432*, 345.

Cheverud, J. M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist*, *36*, 44–50.

Drake, A. G., & Klingenberg, C. P. (2008). The pace of morphological change: Historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *275*, 71–76.

Escoufier, Y. (1973). Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, *29*, 751–760.

Feipel, V., De Mesmaeker, T., Klein, P., & Rooze, M. (2001). Three-dimensional kinematics of the lumbar spine during treadmill walking at different speeds. *European Spine Journal*, *10*, 16–22.

Gadow, H. F. (1933). *The evolution of the vertebral column. A contribution to the study of vertebrate phylogeny*. Cambridge: Cambridge University Press.

Galis, F. (1999). Why do almost all mammals have seven cervical vertebrae? Developmental constraints, Hox genes, and cancer. *Journal of Experimental Zoology*, *285*, 19–26.

Galis, F., & Metz, J. A. (2007). Evolutionary novelties: The making and breaking of pleiotropic constraints. *Integrative and Comparative Biology*, *47*, 409–419.

Gómez-Robles, A., & Polly, P. D. (2012). Morphological integration in the hominin dentition: Evolutionary, developmental, and functional factors. *Evolution*, *66*, 1024–1043.

Goswami, A., Smaers, J. B., Soligo, C., & Polly, P. D. (2014). The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: From development to deep time. *Philosophical Transactions Royal Society B*, *369*, 20130254.

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.

Hlusko, L. J. (2002). Identifying metameric variation in extant hominoid and fossil hominid mandibular molars. *American Journal of Physical Anthropology*, *118*, 86–97.

Hlusko, L. J. (2004). Integrating the genotype and phenotype in hominid paleontology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*, 2653–2657.

Holliday, T. W. (2012). Body size, body shape, and the circumscription of the genus Homo. *Current Anthropology*, *53*, S330–S345.

Hunt, K. D. (1991). Positional behavior in the Hominoidea. *International Journal of Primatology*, *12*, 95–118.

Kivell, T. L., & Schmitt, D. (2009). Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 14241–14246.

Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: Tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development*, *11*, 405–421.

Kurtén, B. (1953). On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. *Acta Zoologica Fennica*, *76*, 1–122.

Lovejoy, C. O., & McCollum, M. A. (2010). Spinopelvic pathways to bipedality: Why no hominids ever relied on a bent-hip–bent-knee gait. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*, 3289–3299.

Manfreda, E., Mitteroecker, P., Bookstein, F. L., & Schaefer, K. (2006). Functional morphology of the first cervical vertebra in humans and nonhuman primates. *The Anatomical Record*, *289*, 184–194.

Marroig, G., Shirai, L. T., Porto, A., de Oliveira, F. B., & De Conto, V. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II: Evolutionary consequences. *Evolutionary Biology*, *36*, 136–148.

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)* (Unpublished doctoral dissertation). Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

Meyer, M. (2005). Functional biology of the *Homo erectus* axial skeleton from Dmanisi, Georgia (Unpublished doctoral dissertation). University of Pennsylvania.

Meyer, M. R. (2016). The cervical vertebrae of KSD-VP-1/1. In Y. Haile-Selassie & D. F. Su (Eds.), *The postcranial anatomy of Australopithecus afarensis: New insights from KSD-VP-1/1* (pp. 63–111). New York: Springer.

Meyer, M. R., Williams, S. A., Schmid, P., Churchill, S. E., & Berger, L. R. (2017). The cervical spine of *Australopithecus sediba*. *Journal of Human Evolution*, *104*, 32–49.

Mitteroecker, P., & Bookstein, F. (2007). The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Systematic Biology*, *56*, 818–836.

Monteiro, L. R. (1999). Multivariate regression models and geometric morphometrics: The search for causal factors in the analysis of shape. *Systematic Biology*, *48*, 192–199.

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.

Nalley, T. K., & Grider-Potter, N. (2015). Functional morphology of the primate head and neck. *American Journal of Physical Anthropology*, *156*, 531–542.

Nalley, T. K., & Grider-Potter, N. (2017). Functional analyses of the primate upper cervical vertebral column. *Journal of human evolution*, *107*, 19–35.

Olson, E. C., & Miller, R. L. (1958). *Morphological integration*. Chicago, University of Chicago Press.

Pierce, S. E., Clack, J. A., & Hutchinson, J. R. (2011). Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. *Journal of Anatomy*, *219*, 502–514.

Pilbeam, D. (2004). The anthropoid postcranial axial skeleton: Comments on development, variation, and evolution. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *302*, 241–267.

Polanski, J. M. (2011). Morphological integration of the modern human mandible during ontogeny. *International Journal of Evolutionary Biology*, *2011*, Article ID 545879.

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.

Porto, A., de Oliveira, F. B., Shirai, L. T., De Conto, V., & Marroig, G. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: Morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology*, *36*, 118–135.

R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing, version 3.2. 3. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Randau, M., & Goswami, A. (2017a). Unravelling intravertebral integration, modularity and disparity in Felidae (Mammalia). *Evolution & Development*, *19*, 85–95.

Randau, M., & Goswami, A. (2017b). Morphological modularity in the vertebral column of Felidae (Mammalia, Carnivora). *BMC Evolutionary Biology*, *17*, 133.

Rohlf, F. J., & Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology*, *49*, 740–753.

Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, *39*, 40–59.

Rolian, C. (2009). Integration and evolvability in primate hands and feet. *Evolutionary Biology*, *36*, 100–117.

Rolian, C., Lieberman, D. E., & Hallgrímsson, B. (2010). The coevolution of human hands and feet. *Evolution*, *64*, 1558–1568.

Rolian, C., & Willmore, K. E. (2009). Morphological integration at 50: Patterns and processes of integration in biological anthropology. *Evolutionary Biology*, *36*, 1–4.

Russo, G. A., & Williams, S. A. (2015). Giant pandas (Carnivora: Ailuropoda melanoleuca) and living hominoids converge on lumbar vertebral adaptations to orthograde trunk posture. *Journal of Human Evolution*, *88*, 160–179.

Scheuer, L., Black, S. M., & Christie, A. (2000). *Developmental juvenil osteology*. London: Elsevier Academic Press.

Schultz, A. H., & Straus, W. L. (1945). The numbers of vertebrae in primates. *Proceedings of the American Philosophical Society*, *89*, 601–626.

Shea, B. T. (1992). Developmental perspective on size change and allometry in evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *1*, 125–134.

Slijper, E. J. (1946). Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Verhandelingen (Tweede Sectie)*, *42*, 1–128.

Strait, D. S., & Ross, C. F. (1999). Kinematicdata on primate head and neck posture: Implications for the evolution of basicranial flexion and an evaluation of registration planes used in paleoanthropology. *American Journal of Physical Anthropology*, *108*, 205–222.

Tuttle, R. H., & Watts, D. P. (1985). The positional behavior and adaptive complexes of *Pan* (*Gorilla*). In S. Kondo (Ed.), *Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism* (pp. 261–288). Tokyo: University of Tokyo Press.

Varela-Lasheras, I., Bakker, A. J., van der Mije, S. D., Metz, J. A., van Alphen, J., & Galis, F. (2011). Breaking evolutionary and pleiotropic constraints in mammals: On sloths, manatees and homeotic mutations. *EvoDevo*, *2*, 11.

Villamil, C. I. (in press), Phenotypic integration of the cervical vertebrae in the Hominoidea (Primates). Evolution. Accepted Author Manuscript. DOI: 10.1111/evo.13433.

Williams, S. A. (2010). Morphological integration and the evolution of knuckle-walking. *Journal of Human Evolution*, *58*, 432–440.

Williams, S. A., Middleton, E. R., Villamil, C. I., & Shattuck, M. R. (2016). Vertebral numbers and human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, *159*, 19–36.

Williams, S. A., Ostrofsky, K. R., Frater, N., Churchill, S. E., Schmid, P., & Berger, L. R. (2013). The vertebral column of *Australopithecus sediba*. *Science*, *340*, 1232996.

White, A. A., & Panjabi, M. (1978). *Clinical biomechanics of the spine. 1978*. Philadelphia, JP Lippincot.

Young, N. M., & Hallgrímsson, B. (2005). Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution*, *59*, 2691–2704.

Zelditch, M. L. (1988). Ontogenetic variation in patterns of phenotypic integration in the laboratory rat. *Evolution*, *42*, 28–41.

Zhao, G.-R., Ren, L., Ren, L.-Q., Hutchinson, J. R., Tian, L.-M., & Dai, J. S. (2008). *Journal of Bionic Engineering*, *5*, 328–334.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

How to cite this article: Arlegi M, Gómez-Robles A, Gómez-Olivencia A. Morphological integration in the gorilla, chimpanzee, and human neck. *Am J Phys Anthropol*. 2018;00:1–9. https://doi.org/10.1002/ajpa.23441

Received: 21 December 2018 | Revised: 3 July 2019 | Accepted: 26 September 2019

DOI: 10.1002/ajpa.23950

RESEARCH ARTICLE

American Journal of PHYSICAL ANTHROPOLOGY WILEY

Evolutionary selection and morphological integration in the vertebral column of modern humans

Mikel Arlegi[1,2] | Christine Veschambre-Couture[2] | Asier Gómez-Olivencia[1,3,4]

[1]Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU), Leioa, Spain

[2]Université de Bordeaux, PACEA UMR 5199, Pessac, France

[3]IKERBASQUE. Basque Foundation for Science, Bizkaia, Spain

[4]Centro UCM-ISCIII de Investigación sobre Evolución y Comportamiento Humanos, Madrid, Spain

Correspondence
Mikel Arlegi, Dept. Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Euskal Herriko Unibertsitatea, UPV-EHU. Barrio Sarriena s/n 48940 Leioa, Spain.
Email: mikel.arlegui@ehu.eus

Funding information
Eusko Jaurlaritza-Gobierno Vasco, Grant/Award Number: IT1418-19; Ramón y Cajal fellowship, Grant/Award Number: RYC-2017-22558; Spanish Ministerio de Economía y Competitividad, Grant/Award Number: PGC2018-093925-B-C33

Abstract

Objectives: The main objective is to quantify integration, modularity, and response to selection in the presacral vertebral column of modern humans.

Materials and methods: Seventeen linear variables on each presacral vertebra were collected in 108 modern humans producing a total of ~39,000 measurements. Then, we studied patterns and magnitudes of integration at regional, vertebral, and intra-vertebral levels. Additionally, we calculated the ability of vertebrae to respond to selection by quantifying differences in evolvability, flexibility, and constraint throughout the spine.

Results: The results indicate that caudal vertebrae are more evolvable than those located more cranially in the presacral vertebral column, following an increasing pattern of evolvability from the cervical to the lumbar region. Additionally, the atlas and fifth lumbar vertebra show the lowest values of integration, while central thoracic vertebrae display the highest magnitudes of integration.

Discussion: These results could be related to three main factors: body plan organization expressed by the *Hox* genes, the strong developmental constraints that determine the number of mammalian vertebrae, and, finally, the functional requirements of an adaptation to bipedal locomotion in the human lineage.

KEYWORDS

adaptation, constraints, evolvability, flexibility, modularity

1 | INTRODUCTION

The evolution of the vertebral column in mammals is conservative with regard to the number of vertebrae in amniotes (Asher, Lin, Kardjilov, & Hautier, 2011; Buchholtz, 2012; Galis et al., 2014; Narita & Kuratani, 2005), and displays a clear morphological regionalization of the presacral vertebral column into cervical, thoracic and lumbar regions (Burke, Nelson, Morgan, & Tabin, 1995; Gaunt, 1994; Müller et al., 2010). *Hox* genes are responsible for the organization of the body plan (Burke et al., 1995; Kessel & Gruss, 1991; Wellik & Capecchi, 2003) and regulate the relatively conservative model of the mammalian vertebral column (Buchholtz, 2012, 2014; Favier & Dolle, 1997; Galis et al., 2014). This evolutionary conservatism of the body plan is hypothesized to be caused by the role pleiotropic constraints and stabilizing selection have played in evolution, the latter resulting from biomechanical problems linked to meristic variation (Galis & Metz, 2007; Varela-Lasheras et al., 2011). Many groups of mammals still present the primitive pattern of seven cervical and 19 thoracolumbar vertebrae (Narita & Kuratani, 2005). However, several groups slightly deviate from this evolutionary meristic stasis: for example, Afrotheria is characterized by an increase of thoracolumbar vertebrae to 21–30, Perissodactyla have increased the number to 22–24 and Carnivora show an increase to the fixed number of 20 (Narita & Kuratani, 2005). In the case of primates, crown hominoids have reduced the number of thoracolumbar vertebrae by one to three vertebrae via sacralization of lumbar vertebrae, with 18 in *Hylobates lar* and 16 in *Gorilla beringei* (Pilbeam, 2004; Schultz, 1961; Schultz & Straus, 1945; Williams, Middleton, Villamil, & Shattuck, 2016).

 © 2019 Wiley Periodicals, Inc.

Contrary to the numerical variation of the thoracolumbar region, the mammalian cervical spine is extremely conservative, with seven vertebrae in the approximately more than 5,000 species of mammals since the Triassic (Crompton & Jenkins Jr, 1973; Jenkins Jr, 1971). The only exceptions to this numerical constraint are two genera of sloths, the *Bradypus* with a range between 8 and 10 cervical vertebrae and the *Choloepus* (5–6), and a manatee genus (*Trichechus*, six) (Bateson, 1894; Buchholtz, 2014; Galis, 1999a; Varela-Lasheras et al., 2011). However, based on the ossification pattern in the case of *Bradypus*, some authors consider the presence of seven true cervical vertebrae in addition to one to three rib-less thoracic vertebrae (Goswami & Polly, 2010), which would be consistent with a primaxial-abaxial shift (Buchholtz & Stepien, 2009). In contrast to the numerical constraint, the ancestral mammalian vertebral column has become morphologically more complex through time, permitting the relative independence of each region due to developmental and functional factors (Arnold, Esteve-Altava, & Fischer, 2017; Buchholtz, 2012, 2014; Jones et al., 2018; Müller et al., 2010). As evolution proceeded, each region became differentiated and internally integrated, maintaining a relative independence from one another and thus forming specialized modules that responded to selection without apparently any significant cost to the organism (Buchholtz, 2014).

Thus, conceptually, the organization of the vertebral column can be treated either as a whole integrated structure evolutionarily dissociated from the abaxial skeleton (Shearman & Burke, 2009), or as a modularized system where each morphological region is internally integrated. At the same time, each of these regions is composed of individual units (i.e., vertebrae) formed from different somite origins, but with two potential intra-vertebral modules, the body and the neural arch (Fleming, Kishida, Kimmel, & Keynes, 2015). These two ideas of organization refer to the related concepts of integration and modularity. They describe how organisms are organized into anatomical units that correlate due to developmental and functional factors, and how this morphological integration is important in evolutionary processes (Olson & Miller, 1958). This developmental and functional organization of organisms can be genetically conserved at the population level via pleiotropy and linkage disequilibrium into a pattern of evolutionary integration (Cheverud, 1996). However, this integration can be altered by favoring selection of functionally specialized traits (Hallgrímsson, Willmore, & Hall, 2002), which would result in a lower degree of integration and in an increase in evolvability of the structure.

Traditionally, modularity has been hypothesized to facilitate evolution by breaking pleiotropic constraints, allowing relatively independent sets of traits to vary independently from one another (e.g., Wagner & Altenberg, 1996). On the other hand, integration has been related to evolutionary stasis because high correlation among traits constrains their freedom to vary in the morphospace by forcing them into the first axes of maximum variation (e.g., Shirai & Marroig, 2010). Based on these principles, integration has been suggested to be the primitive pattern of organisms with an increase in modularity during evolution allowing new morphological states via parcellation (Wagner, 1996), though this hypothesis remains untested (Goswami, Smaers, Soligo, & Polly, 2014). Nevertheless, even if the study of modularity and integration is a key to understanding the evolution of organisms, the influence of them on evolution is still the subject of debate (Goswami et al., 2014; Hansen, 2003; Villmoare, 2013). For example, and contrary to the basis of the theory of integration, recent studies from simulations suggest that integration, rather than constrained variation, can produce more extreme morphologies in organisms if the main axis of variation is aligned with the direction of selection rather than under random walk models (Goswami et al., 2014; Villmoare, 2013). This scenario would favor homoplasy and convergent evolution, and while it would not necessarily increase the rapidity with which organisms evolve, it would show how both modularity and integration can promote shape diversity using different mechanisms. Some argue that the two concepts are not necessarily contradictory (Bookstein, 2015), and highly integrated elements can also display modularity among sets of traits by having tighter intra-set correlation than overall integration (Arlegi, Gómez-Robles, & Gómez-Olivencia, 2018; Goswami, 2006).

In the last few decades much research has been carried out analyzing patterns and magnitudes of integration and modularity in vertebrates (Bastir & Rosas, 2005; Grabowski, Polk, & Roseman, 2011; Klingenberg, 2009; Rolian, Lieberman, Hamill, Scott, & Werbel, 2009; Strait, 2001; Williams, 2010; Young & Hallgrímsson, 2005; Zelditch & Carmichael, 1989). However, only recently have some authors paid attention to phenotypic integration in the vertebral column (Randau & Goswami, 2017a, 2017b, 2018), with special interest in the cervical region of the vertebral column (Arlegi et al., 2018; Arnold, Forterre, Lang, & Fischer, 2016; Buchholtz, Wayrynen, & Lin, 2014; Villamil, 2018). Analyses in the presacral vertebral column in felids revealed a modular organization into several functional and developmental modules with, at the same time, most of the vertebrae internally modularized into body and arch (Randau & Goswami, 2017a, 2017b). In this clade, posterior vertebrae (T10–L7) displayed the largest magnitudes of overall integration, variation and correlation with functional/ecological activities, while vertebrae in the neck region showed a high phylogenetic signal and a significantly lower ecological signal (Randau & Goswami, 2017a). Other studies focused on the cervical vertebral column found a conservative pattern of integration in canids and hominoids (Arnold et al., 2016; Villamil, 2018) with magnitudes varying across groups and vertebral level. Moreover, larger size species and vertebrae were more integrated (Arlegi et al., 2018) due to taxonomic and vertebral allometric differences (Arlegi et al., 2017). However, a size effect can produce problematic bias in integration studies by increasing magnitudes of integration and obscuring modularity (Goswami & Polly, 2010; Klingenberg, 2009; Marroig & Cheverud, 2004; Marroig, Shirai, Porto, de Oliveira, & De Conto, 2009; Mitteroecker & Bookstein, 2007; Shirai & Marroig, 2010). Highly integrated sets of traits are mainly aligned along the axis of size-related variation (Marroig et al., 2009; Porto, de Oliveira, Shirai, De Conto, & Marroig, 2009; Rolian et al., 2009) determining the path of the least evolutionary resistance in phenotypic space (Schluter, 1996) and is thus, very often, removed/corrected from data sets to explore modularity and integration. On the other hand, eliminating

size from the analyses might remove biological and evolutionary information related to its effects on organisms (Porto, Shirai, de Oliveira, & Marroig, 2013; Randau & Goswami, 2018).

As we indicate above, integration and modularity are significant processes in understanding morphological evolution through time by constraining trait variation in certain directions or allowing parcellation of sets of traits to vary relatively freely in the morphospace. Although patterns of integration in the mammalian skeleton have been proposed to be very constant, differences in magnitudes of morphological integration are very large (Asher et al., 2011; Hautier, Weisbecker, Sánchez-Villagra, Goswami, & Asher, 2010; Sánchez-Villagra, 2010). Primates, in general, show lower magnitudes of integration compared to other mammalian groups and, among them, for the regions of the skeleton that have been evaluated so far, modern humans present the lowest values (Grabowski et al., 2011; Porto et al., 2009). In this work we are not comparing modern humans with other primates, but analyzing integration and evolvability in a complex structure like the presacral vertebral column in a single species, *Homo sapiens*. Our aim is to: first, explore higher order patterns of relationships across the modern human presacral vertebral regions, second, explore the patterns of integration for individual vertebrae across the vertebral column, third test for modularization within each vertebra, and fourth, evaluate the ability of the vertebrae to respond to selection. To do that, we analyze magnitudes of integration and modularity in the modern human presacral vertebral column at three hierarchical structural levels: (a) intervertebral regional modularization, (b) within vertebral integration, and (c) two intra-vertebral module organizations, body and arch. Additionally, to better understand the evolutionary meaning of integration in the presacral vertebral column in modern humans, we quantify the indexes of evolvability, respondability, flexibility, and constraints (further explanation can be found in the Material and Methods section). This approach, used in previous studies (Goswami et al., 2014; Grabowski et al., 2011; Hansen & Houle, 2008; Marroig et al., 2009; Porto et al., 2013; Villmoare, 2013; Villmoare, Fish, & Jungers, 2011), represents the ability of vertebrae to respond to the selection vector calculated based on Lande [1979]). The goal is to explore potential differences in the ability to respond to selection throughout the presacral vertebral column and if integration has an influence in the direction and extent of evolutionary change.

The modern human presacral vertebral column is particularly suited to exploring integration, modularity and response to selection. First, it is a meristic structure (Galis, 1999b) and similar to other serial systems (such as the dentition; Gómez-Robles & Polly, 2012; Hlusko, 2002), its elements share similar genetic and developmental architecture. The shared origin between serially homologous elements is hypothesized to have produced strong integration in meristic structures (Young & Hallgrímsson, 2005; Young, Wagner, & Hallgrímsson, 2010). This ancestral condition permits comparisons between vertebrae, where levels of integration have been modified via parcellation in response to functional demands (Young & Hallgrímsson, 2005). Based on these principles and in order to address our aims (see above) we predict that: (a) the pattern of relationship across vertebrae follows the traditional presacral anatomical regions, cervical, thoracic and lumbar, (b) at the vertebral level all the elements will be integrated with differences between regions that could be related to developmental and functional factors, (c) modularization is not expected to be the general norm in the presacral vertebral column, and (d), vertebrae with higher magnitudes of integration will show lower values of evolvability and vice-versa. The results of this study will be compared to the existing literature regarding the vertebral column in other mammals to identify potential communalities and/or patterns. Whether the results of this study can be the related to evolutionary changes emerging from the distinct locomotion and posture of modern humans will also be discussed.

2 | MATERIALS AND METHODS

To analyze morphological integration, modularity and the ability to evolve of the modern human vertebral column, 17 linear measurements on each vertebra (Figure 1 and Table S1; Bräuer, 1988; Gómez-Olivencia et al., 2007, Gómez-Olivencia, Arlegi, Barash, Stock, & Been, 2017 and references therein) were collected in 108 male and female adults using digital calipers, producing a total of ~39,000 linear measurements. Despite the variability among vertebral column regions these variables were selected because they are mostly homologous in all the vertebral elements with the exception of the atlas and axis, and reflect their developmental and functional characteristics and capture their morphology. For the symmetric vertebral traits, the measurements were bilaterally collected when possible and the mean was used in the analyses. Missing values were estimated using the MICE package (van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011). This method assumes that the probability that a value is missing depends only on observed data and can be predicted using mean matching. This estimation was applied only to almost complete vertebrae in which a maximum of five variables were missing and the estimation supposed <3% of the total database. To test whether data estimation could have influenced the results, we compared the evolutionary indexes obtained from estimated and non-estimated data (Table S2). The high significant correlation obtained (Table S3) and the similarity of the patterns observed in all the indexes show the validity of the method used to estimate missing values. Pathological individuals were excluded from the analyses. Classification of adulthood was based on the complete fusion of both the annular epiphyses and the vertebral body and the secondary center of ossification of the spinous process tip. Measured specimens were housed at the University of Burgos (Spain), the Hamann-Todd osteological collection (Cleveland Museum of Natural History) and the Department of Anthropology (University of Iowa).

To assess the potential influence of size on shape, we used the geometric mean (GM) as a proxy for size (Figure S1) (Darroch & Mosimann, 1985; Jungers, Falsetti, & Wall, 1995). We first calculated the GM for each vertebra of each individual using all the variables. We then quantified the amount of variance expressed by size (GM) for each PC1 for each vertebra (i.e., C1–L5). The ANOVA revealed significant results for all analyses ($p < .001$) with an average for

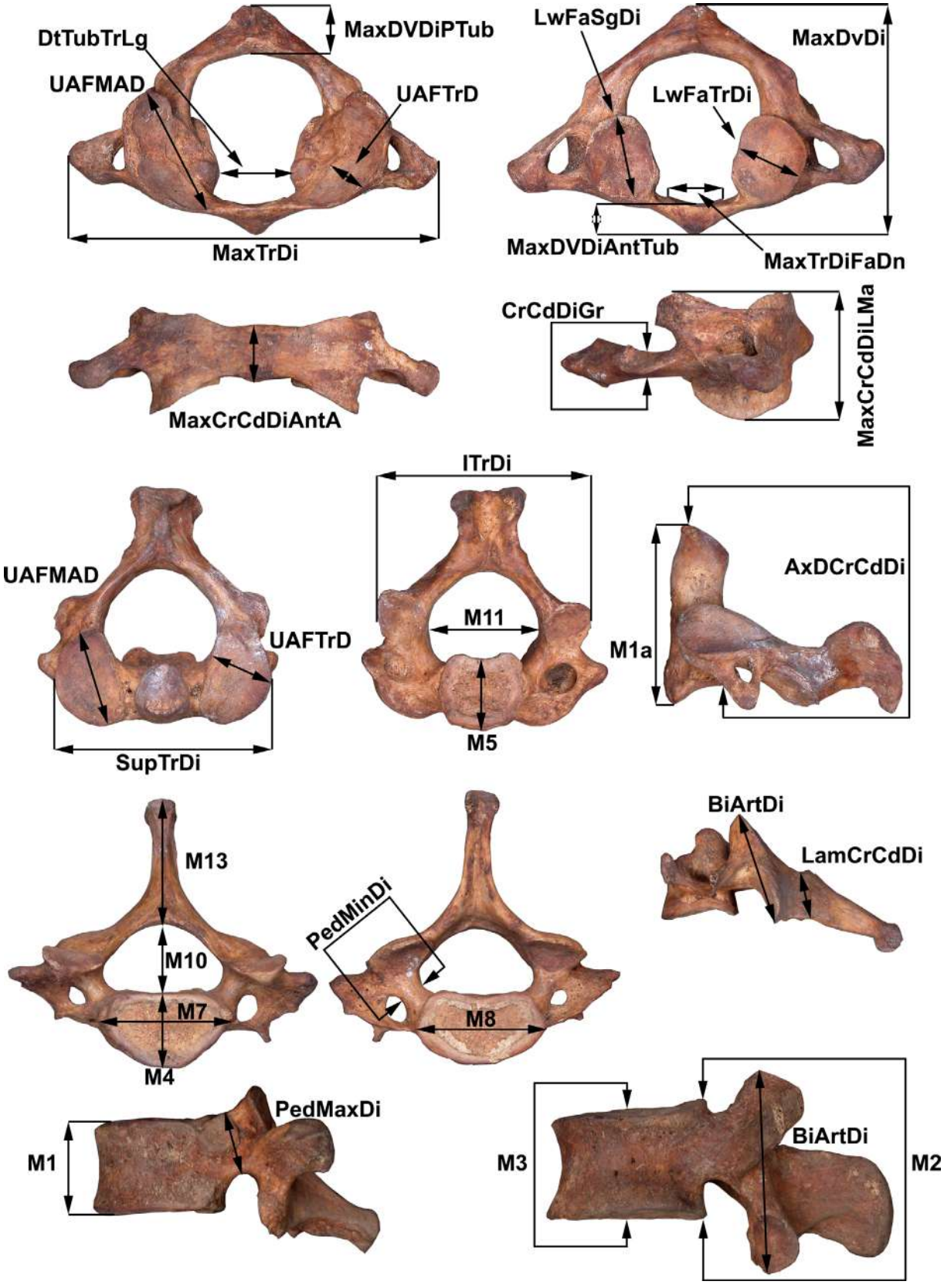


FIGURE 1 Measurements used in this study. (a) Atlas (C1) in cranial (upper left), caudal (upper right), ventral (bottom left), and right lateral (bottom right) views. (b) Axis (C2) in cranial (left), caudal (middle), and left lateral (right) views. (c) C7 in cranial (left) and caudal (middle) views. C6 in left lateral view. (d) T10 (left) and L2 (right) in left lateral view

all vertebrae of 86% of variance explained by size on PC1. As a consequence we removed the PC1 representing general size (Bookstein, 1989; Hartman, 1988; Jungers et al., 1995; Lemen, 1983; Reist, 1985) from each data set by computing their singular-value decomposition and setting the unwanted PC1 to zero. Then, from each "size corrected" (hereafter residual) and "size uncorrected" (hereafter raw) vertebra, correlation and variance/covariance matrices (V/CV) were estimated. Because matrices are always estimated with errors (Hill & Thompson, 1978), their correlations will never be one. Thus, here we tested the stability of the correlation matrices by bootstrapping each data set over 10,000 times and calculating a correlation matrix from each sample. Then, we estimated the repeatability by calculating the mean value of the correlation between the random sample matrix and the original estimated matrix (Melo, Garcia, Hubbe, Assis, & Marroig, 2016). The estimated values obtained for the presacral vertebral elements, ranging from 0.91 to 0.95 with a median of 0.93, show that correlation matrix repeatability was very high. Thus, these values demonstrate that the sample used was large enough to estimate with accuracy the correlation matrices. All analyses in this study were performed from both raw and residual matrices using R software version 3.4.4 (R Core Team, 2018).

Other problems in phenotypic integration studies relate to the sample size and the accuracy of the analyses. Usually a high number of individuals relative to trait numbers are required to estimate integration and evolvability statistically with accuracy. A minimum sample size of 40 individuals has been proposed to obtain an accurate population value in integration analyses (Ackermann, 2009; Cheverud, 1988). However, new statistical proposals suggest an approach to calculate the adequate sample size based on the r^2 parameter obtained for a given correlation matrix of N traits (Grabowski & Porto, 2017). This algorithm, based on the r^2 value and the number of traits, estimates the necessary sample size to estimate a variety of evolvability and integration approaches accurately. We tested our database following this procedure using the formula *howmany.R* (Grabowski & Porto, 2017), and the results we obtained show that 81 is the minimum number of individuals required for these analyses for the r^2 in the vertebra C1, and thus the sample used in this study is adequate for the parameters we analyze. Additionally, it has been proposed that in highly integrated data sets the magnitude of integration can vary with the sample population variance (Young et al., 2010). To test if this effect has an influence on our data set we also tested for the potential bias in the magnitude of integration due to sampled population variation. To do so, we bootstrapped each vertebra data set 100 times. From these, we calculated new coefficients of variation for each data set, and new (adjusted) coefficients of determination (r^2) were calculated for each residual data set. We correlated the previously obtained r^2 with the new (adjusted) r^2 for all the vertebrae and a significant ($p < .001$) correlation R = 0.997 was found between both procedures. Therefore, all the results presented here are the non-adjusted original values. Also, and because these evolutionary statistics produce high margins of error, we estimate the potential degree of inaccuracy of each index using the function *howInaccurate.R* (Grabowski & Porto, 2017). In all the analyses, the level of inaccuracy obtained at 95% of confidence was below 0.05 (Table S4). Finally, we calculated the *SE* of all the measurements of response to selection (see below). To do so, we used the 1,000 iterations performed to calculate these indexes mean. Similarly, we also calculated the *SE* of the indexes of integration using bootstrap resampling (1,000 iterations) techniques.

2.1 | Across vertebrae correlation matrices

Comparisons between correlation matrices of the different vertebrae, that is, across vertebrae, excluding C1 and C2 due to the differences in the measurements taken of these elements, were calculated using Pearson correlation and Mantel's test for significance (1,000 permutations). Significance was corrected using the *Benjamini–Hochberg* (B–H) procedure (Benjamini & Hochberg, 1995), an alternative to Bonferroni correction that avoids type II errors. Then, a hierarchical cluster analysis based on the results obtained from the comparisons of the correlation matrices across all vertebrae was performed to test whether vertebrae group into four main modules following the *Hox* gene (i.e., *Hox5*, *Hox6*, *Hox9*, and *Hox10*) expression boundaries or form different modules. To do that we used the complete linkage method for hierarchical clustering of hclust function in R.

2.2 | Overall integration

Multiple phenotypic indexes have been used to calculate the magnitude of integration among traits (Cane, 1993; Cheverud, Rutledge, & Atchley, 1983; Wagner, 1984) based on the variance of the eigenvalues (EV) of the correlation matrix between traits (Cheverud, Wagner, & Dow, 1989; Wagner, 1984). Here, we used two different approaches based on the distribution of eigenvalues from the correlation matrix. The first method, Wagner's correlation coefficient (Wagner, 1984), is an index that quantifies the variance of the eigenvalues (λ) of the correlation matrix between traits (Cheverud et al., 1989; Wagner, 1984). The expected random covariation among traits depends on the number of traits (N) and individuals (n) determined by $(N - 1)/n$ (Cheverud et al., 1989; Pavlicev, Cheverud, & Wagner, 2009; Wagner, 1984), thus we subtracted the expected amount of integration produced by random covariation resulting in an index expressed by $E(V[\lambda]) - (N-1)/n$. The second approach is the average coefficient of determination (r^2) and represents the overall magnitude of integration among traits by averaging the squared correlations in correlation matrices (Cheverud et al., 1989). Finally, we tested whether the magnitudes of overall integration between the anatomical regions significantly differ using a Mann–Whitney nonparametric analysis and Monte Carlo permutation (9,999 rounds).

2.3 | Evolvability, respondability, flexibility, and constraints

From V/CV matrices, and following Hansen and Houle (2008) and Marroig et al., (2009), we calculated four different indexes to ascertain the ability of a V/CV matrix to allow or constrain evolution in any direction in phenotype space. The measures of mean evolvability,

mean flexibility, mean respondability, and mean constraints used here are based on Lande's equation ($\Delta\acute{z} = G\beta$) (1979), where G is the genetic covariance matrix, β is the directional selection vector, and $\Delta\acute{z}$ is the evolutionary response to selection. We used the phenotypic matrices (P) instead of the genetic matrix (G) because they are similarly structured (Cheverud, 1996). We generated 1,000 normal distribution random selection vectors (β) with a unit norm using the rnorm function of R software version 3.4.4 (R Core Team, 2018) to calculate the response vectors for each phenotypic V/CV matrix. Then, the mean from this distribution was calculated to estimate each index of response to selection (hereafter evolvability, flexibility, respondability, and constraints). First, we measured respondability, calculated as the length of the predicted response to selection ($\Delta\acute{z}$) and expressed as $E\left[\left(\acute{\beta}P^2\beta\right)^{1/2}\right]$. This measures the raw magnitude of response in any direction, or, in other words, how rapidly a population will respond under directional selection. Secondly, we measured evolvability, which is calculated from the projection of the response vector over the selection vector $E\left[\acute{\beta}P\beta\right]$. In biological terms, this concept represents the ability of a population to evolve in the direction of selection when stabilizing selection is absent (Hansen & Houle, 2008; Marroig et al., 2009). Third, evolutionary flexibility was measured as the mean cosine of the angle between the selection vector (β) and the response vector ($\Delta\acute{z}$) (Marroig et al., 2009), and represents the ability of a population to track the direction of selection closely, without taking into account the magnitude of evolutionary response (Porto et al., 2013). Finally, constraints were computed from the average vector correlation between the first principal component obtained from the phenotypic matrix and the predicted response to selection vector (Marroig et al., 2009; Melo et al., 2016) expressed as $E\left[\cos\left(P\beta,\Delta_1^P\right)\right]_\beta$. Finally, we correlated integration (r^2) and constraints with the other responses to selection indexes from raw and residual matrices in order to evaluate their potential influence on constraining selection.

2.4 | Modularity within vertebral elements

For each raw data set, traits were separated into two hypothetical developmental modules, neural arch, and body (Table S5). The atlas and axis were excluded for this analysis because of the absence of an anatomical vertebral body in the former and the presence of a dens in the latter, which biologically would represent a third module itself. We used the covariance ratio (CR), which calculates the degree of relative independence between modules by measuring the ratio of covariation between modules relative to the covariation within them (Adams, 2016) using the "geomorph" package in R (Adams, Collyer, Kaliontzopoulou, & Sherratt, 2017). Contrary to other traditional methods to quantify covariation between structures (e.g., two-block partial least-squares [Rohlf & Corti, 2000], measured by the RV of Escoufier, [1973]), the CR describes covariation between modules relative to covariation within modules (Adams, 2016), which is from the biological point of view of modularity more appropriate than solely quantifying covariation between units. Additionally, contrary to the CR, which has been shown to be unaffected by sample size or the number of variables, the RV is sensitive to them, rendering it difficult to obtain meaningful biological interpretations and comparisons across taxa from this coefficient (Adams, 2016).

3 | RESULTS

3.1 | Across vertebrae correlation matrices

The results from the correlation analyses across vertebrae based on the raw and residual matrices are presented in Figure 2 and Tables 1 and 2. All interactions across vertebrae from raw matrices are highly (r mean = 0.7) and significantly positively correlated, more than 90% of the interactions with values $p < .001$ after B–H corrections. Generally, the highest correlations are present between adjacent vertebrae, and the interaction decreases with vertebrae positioned further away. Taking into account exclusively contiguous interactions, lumbar vertebrae show the highest correlation values (r mean = 0.910), followed by the cervical vertebrae (r mean = 0.877) and the thoracic vertebrae (r mean = 0.848). With reference to all across correlations, the thoracic vertebrae present the lowest *r-values* notably due to larger number of vertebrae (n = 12) compared to the subaxial cervical (n = 5) and lumbar (n = 5) segments of the vertebral column. We thus divided the thoracic vertebrae into two blocks of interactions (T1–T5 and T6–T12) to be comparable with the cervical and lumbar vertebrae. Results based on the mean yielded the same pattern obtained from contiguous interactions but, when we used the median in order to eliminate extreme values, a pattern of increasing correlation among vertebrae from cervical to lumbar regions arose: cervical (0.809) < thoracic (0.824) < lumbar (0.850).

Results obtained from residual matrices reduce the degree of interactions in the three regions when compared to the raw matrices. However the general pattern of an increasing correlation in the caudal direction, that is, cervical < thoracic < lumbar, is the same as obtained from the raw matrices. In addition to regional patterns, it is worth remarking that independently of raw or residual matrices, the highest interactions occur between vertebrae located in the central parts of each region, this is L2–L3, T4–T5, and T8–T9, and C3–C4. The regionalization of the spine into several blocks is confirmed in the cluster analysis from raw and residual matrices (Figure 3). The dendrogram, visually representing the results of the cluster analysis based on similarities between the intervertebral organization and the expression of the *Hox* genes shows that the limits of the four vertebral modules proposed and the *Hox* gene expression boundaries match or fall at the adjacent vertebral position. These results support the prediction we made in which the relationship across vertebrae correspond to the traditional anatomical regions that are, at the same time, influenced by the expression of the *Hox* genes.

3.2 | Integration within vertebra

The magnitudes of integration in raw and residual correlation matrices are presented in Tables 3 and 4 and in Figure 4. The results obtained

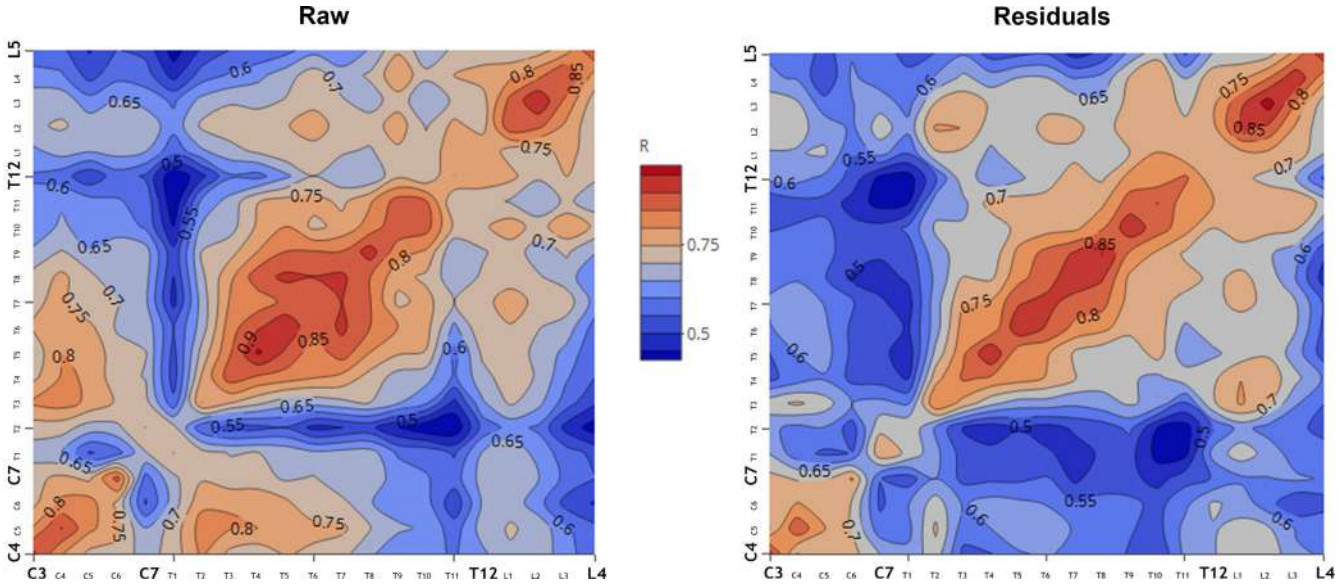


FIGURE 2 Heat-map representing across vertebrae correlation from raw and residual matrices. In raw matrices the highest interactions (R > 0.91) are found in the thoracic portion of the vertebral column (T4–T6 and T7–T9), followed by the lumbar (L2–L3) and cervical (C3–C4) regions, with slight differences in residual matrices where lumbar vertebrae (L2–L3) present the highest values. Thus, central areas of each region are the most integrated, with decreasing amounts of interaction between vertebrae located near morphological boundaries

from the two indexes show that data sets maintain their relative magnitudes under both procedures, showing a highly significant correlation (0.994, *p*-value < .001) between them. Thus, the results presented here are consistent independently of the index used, which confirms the robustness of the analysis. Hereafter, and in order to simplify the approach, we use the coefficient of determination (r^2) when referring to magnitudes of integration because it is frequently used in the literature (Cheverud et al., 1989; Marroig & Cheverud, 2001; Porto et al., 2009). In raw matrices, the mean r^2 magnitude for the entire vertebral column is 0.168, ranging from 0.099 (C1) to 0.238 (T4). The thoracic region presents the highest mean value (0.192), followed by the cervical (0.148) and lumbar (0.140) regions. The magnitudes of integration in the thoracic region differ significantly from those of the cervical and the lumbar regions (*p*-value < .01). However, there are no significant differences between the former two (*p*-value = 0.287). With the aim to evaluate the influence of size on integration, we repeated the analyses using the residual matrices. The mean magnitude of integration obtained for the whole vertebral column is 0.064, almost a third of the value obtained from raw matrices. Minimum values are again observed in C1 (0.040), but the maximum is obtained in L4 (0.103) and not in the mid-thoracic region, as noted previously in the raw matrices. Thus, there is a clear influence of size in the overall magnitudes of integration of the entire vertebral column, but its impact is stronger in the thoracic region, which no longer shows the highest values of integration. Once size is removed, the vertebral column displays a clear pattern of cranio-caudal increase in the magnitude of integration (Figure 4): cervical (mean = 0.050) < thoracic (mean = 0.063) < lumbar (mean = 0.085), differing from that observed from raw matrices: cervical < thoracic > lumbar. All comparative tests show that differences of integration among anatomical regions were significantly different (*p*-value < .01). The observed differences along the presacral vertebral column are in concordance with our prediction in which we expected differences in the magnitudes of integration between regions that could be due to developmental and functional factors.

3.3 | Measurements of evolvability and constraints

To address the question of the ability of a V/CV matrix to allow or constrain evolution, four measures, evolvability, flexibility, respondability, and constraints, were used from raw and residual matrices. Results are presented in Tables 3 and 4 and Figure 5. From raw matrices, a clear pattern of increasing values of evolvability and respondability is present as we move cranio-caudally across the spine. The third measure, flexibility, shows the highest values in the cervical and lumbar regions. On the other hand, the constraint values range from 0.840 (T3) to 0.650 (L5) and follow a similar pattern observed for integration magnitudes (see Table 3). When analyzing these indexes from the residual matrices (i.e., size-controlled), there is a notable decrease in their values compared to the results from raw matrices, with the exception of flexibility, which presents slightly higher values. Despite this decrease in the values, the cranio-caudal pattern observed in raw matrices for evolvability and respondability is also found in integration in residual matrices. Without the influence of size, constraints show an important decrease in the values compared to the results observed in raw matrices. It is noteworthy to remark that once size is removed, matrices with higher magnitudes of integration are also the most evolvable. When we analyze the correlation of integration to these measurements as based on raw matrices, the only significant results are for constraints, which show a positive correlation with integration, and for flexibility,

TABLE 1 Correlations across vertebrae from raw correlation matrices

	C3	C4	C5	C6	C7	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	L1	L2	L3	L4	L5
C3																						
C4	0.914																					
C5	0.805	0.904																				
C6	0.737	0.812	0.821																			
C7	0.736	0.762	0.739	0.870																		
T1	0.675	0.652	0.544	0.579	0.697																	
T2	0.724	0.722	0.677	0.690	0.751	0.717																
T3	0.810	0.823	0.789	0.743	0.718	0.564	0.801															
T4	0.737	0.804	0.797	0.714	0.698	0.525	0.756	0.877														
T5	0.719	0.800	0.788	0.720	0.701	0.534	0.716	0.843	0.960													
T6	0.756	0.796	0.763	0.692	0.687	0.548	0.672	0.828	0.892	0.936												
T7	0.737	0.768	0.703	0.704	0.660	0.484	0.671	0.804	0.823	0.863	0.871											
T8	0.717	0.762	0.716	0.654	0.669	0.500	0.689	0.786	0.880	0.911	0.901	0.910										
T9	0.663	0.704	0.654	0.670	0.673	0.513	0.701	0.730	0.801	0.851	0.853	0.851	0.925									
T10	0.600	0.662	0.616	0.635	0.591	0.450	0.656	0.678	0.758	0.799	0.736	0.767	0.821	0.886								
T11	0.616	0.639	0.618	0.603	0.587	0.409	0.613	0.668	0.749	0.769	0.768	0.739	0.793	0.872	0.852							
T12	0.594	0.573	0.512	0.576	0.543	0.406	0.484	0.593	0.582	0.639	0.699	0.666	0.655	0.741	0.710	0.800						
L1	0.639	0.673	0.655	0.671	0.654	0.567	0.643	0.682	0.711	0.743	0.737	0.707	0.694	0.741	0.721	0.778	0.793					
L2	0.693	0.706	0.681	0.678	0.688	0.618	0.710	0.728	0.730	0.747	0.770	0.733	0.726	0.777	0.695	0.765	0.727	0.894				
L3	0.690	0.683	0.619	0.652	0.630	0.591	0.666	0.694	0.685	0.703	0.737	0.704	0.676	0.728	0.656	0.709	0.729	0.865	0.941			
L4	0.612	0.607	0.531	0.584	0.572	0.481	0.573	0.606	0.636	0.679	0.726	0.675	0.708	0.792	0.712	0.751	0.772	0.788	0.836	0.902		
L5	0.579	0.564	0.495	0.552	0.536	0.425	0.509	0.551	0.558	0.581	0.633	0.604	0.655	0.742	0.667	0.710	0.718	0.711	0.727	0.781	0.904	

Note: All interactions yielded significant ($p < .05$) results before and after *Benjamini–Hochberg* (B–H) procedure correction.

TABLE 2 Correlations across vertebrae from residual correlation matrices

	C3	C4	C5	C6	C7	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	L1	L2	L3	L4	L5
C3																						
C4	0.873																					
C5	0.698	0.838																				
C6	0.715	0.753	0.734																			
C7	0.717	0.695	0.696	0.756																		
T1	0.649	0.571	0.540	0.552	0.735																	
T2	0.613	0.582	0.596	0.526	0.690	0.698																
T3	0.680	0.710	0.676	0.600	0.615	0.592	0.796															
T4	0.539	0.572	0.594	0.537	0.528	0.494	0.732	0.808														
T5	0.548	0.600	0.623	0.539	0.518	0.465	0.663	0.791	0.899													
T6	0.594	0.637	0.611	0.539	0.547	0.492	0.626	0.774	0.765	0.887												
T7	0.609	0.626	0.598	0.556	0.508	0.476	0.628	0.747	0.757	0.846	0.866											
T8	0.580	0.596	0.554	0.488	0.480	0.507	0.611	0.704	0.693	0.787	0.828	0.886										
T9	0.573	0.584	0.562	0.530	0.507	0.521	0.630	0.673	0.668	0.765	0.818	0.855	0.903									
T10	0.546	0.554	0.564	0.516	0.517	0.560	0.657	0.657	0.663	0.717	0.730	0.738	0.792	0.883								
T11	0.504	0.533	0.534	0.479	0.432	0.447	0.632	0.636	0.724	0.724	0.712	0.748	0.740	0.825	0.851							
T12	0.613	0.616	0.587	0.532	0.434	0.422	0.545	0.683	0.613	0.639	0.687	0.715	0.692	0.770	0.772	0.810						
L1	0.644	0.646	0.659	0.552	0.619	0.552	0.693	0.690	0.640	0.680	0.684	0.690	0.652	0.700	0.752	0.716	0.749					
L2	0.698	0.665	0.630	0.591	0.677	0.616	0.757	0.749	0.673	0.668	0.717	0.712	0.677	0.728	0.732	0.714	0.735	0.866				
L3	0.687	0.657	0.569	0.598	0.631	0.579	0.703	0.733	0.693	0.685	0.685	0.680	0.657	0.714	0.738	0.684	0.739	0.837	0.924			
L4	0.605	0.596	0.505	0.609	0.572	0.562	0.605	0.662	0.623	0.652	0.652	0.596	0.617	0.706	0.749	0.646	0.732	0.739	0.797	0.891		
L5	0.596	0.598	0.525	0.595	0.572	0.534	0.551	0.594	0.525	0.536	0.545	0.477	0.510	0.615	0.681	0.540	0.652	0.668	0.675	0.766	0.894	

Note: All interactions yielded significant ($p < .05$) results before and after *Benjamini–Hochberg* (B–H) procedure correction.

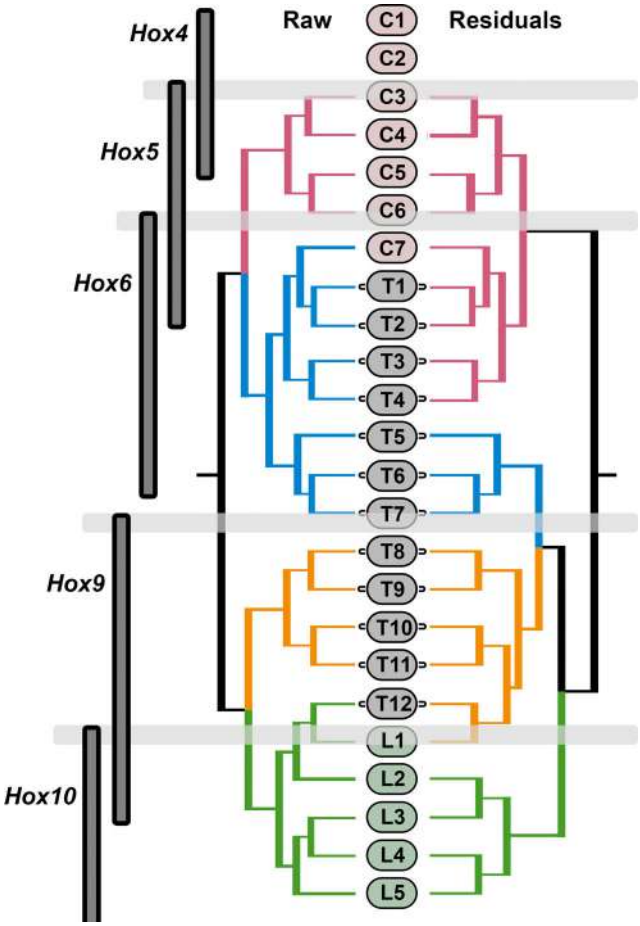


FIGURE 3 Dendrogram describing intervertebral modular grouping based on across vertebrae correlations (C3–L5) from raw and residual matrices. Association between vertebrae represents functional and developmental interactions. Gray horizontal lines indicate *Hox* expression boundaries (after Kessel & Gruss, 1991; Burke et al., 1995; Wellik & Capecchi, 2003; Mansfield & Abzhanov, 2010; Rolian, 2014; Head & Polly, 2015). The limits between correlation modules resulted from this analysis match *Hox* gene expression boundaries or fall at the adjacent vertebral position. Part of the figure was adopted from Rolian, 2014

which show a negative correlation. Once we remove the influence of size, the scenario changes radically, and only constraints do not show significant correlation with integration (Figure 6). Finally, we test the influence of constraints on the ability of response in the direction of selection by correlating this factor with evolvability and flexibility. In all the cases, we obtained negative significant correlations from both raw and residual matrices, with the exception of evolvability from residual matrices, which shows low, but significant positive correlation with constraints (Figure S3). In summary, we can observe similar patterns of evolvability regardless of the influence of size. Once this factor is controlled for, the magnitudes of integration decrease, especially in those vertebrae with greater strength of integration (Figure 5). Additionally, in raw matrices evolvability does not significantly correlate with the integration of the vertebrae, which does so once size is removed. In contrast to our prediction in which we expected a significant relationship between integration and evolvabilty, the results presented here indicate that there is no significant correlation between them.

3.4 | Two-module hypothesis

Results of the hypothesis testing the relative independence between the body and the neural arch from raw and residual data sets are presented in Tables 3 and 4 (CR). Results from raw analyses show that not all vertebrae support the two-module model ($p < .05$). Those vertebrae that support the hypothesis of modularity are contiguous and grouped, C4–C6 in the cervical region, T5–T11 in the thoracic region and L4–L5 in the lumbar area. Notice that T12 and L1 fall near the threshold of significance (p-values are .051 and .052, respectively). Results from residual matrices reveal that only T4 supports the two-module model. In addition, it is notable from these results that, although size is an important factor for integration, when removing its influence from the data sets, the hypothesis of modularity is not supported along the full length of the vertebral column. Finally, as we hypothesized, not all the presacral vertebrae display significant modularity between the body and the neural arch.

4 | DISCUSSION

This research sheds light on how the vertebral column in humans is internally organized at vertebral and regional levels, and what role selection has played in shaping the morphology of this complex structure. To do so, we investigated magnitudes and patterns of integration and modularity in the modern human presacral vertebral column and its responses to selection, taking into account the influence of size, which has a major effect on population variation. However, understanding all the processes that have influenced the evolution of such a complex structure is complicated. Galis (1999b, pp. 88) supported this perspective while defining the complexity of working with meristic structures very well: "…one wants to understand both developmental and evolutionary transformations. The assignment of homology is a useful tool in the analysis of transformation, but the complexity of interactions involved should lead one to accept that often there is no simple conclusion with respect to the homology of structures …."

4.1 | Vertebral evolvability and flexibility

Independent of the inclusion of size, analyses of evolvability (defined as the amount of response of an organism in the direction of selection) have shown that caudal presacral vertebrae of modern humans are more evolvable than those located more cranially in the vertebral column. This pattern of indexes of evolvability in this species could be common to all mammals and, therefore, could help to explain the phenotypic evolution of the vertebral column of this clade into differentiated regions. The role of *Hox* genes is clear in patterning the body plan, but how these modular regions become morphologically differentiated is more controversial. Although regionalization and shape heterogeneity of the vertebral column increase through time, it has

TABLE 3 Integration (W.C.C. and r^2), modularity (CR), and indexes of evolutionary response values from raw matrices

		W.C.C.[a]		r^2		Respondability		Evolvability		Flexibility		Constraints		CR[b]
	n	Value	*SE*	Value	*SE*	Value	*SE*	Value	*SE*	Value	*SE*	Value	*SE*	Value
C1	99	1.425	0.024	0.099	0.0005	10.588	0.1970	5.320	0.1113	0.517	0.0037	0.809	0.0077	NP
C2	102	2.530	0.041	0.168	0.0009	10.054	0.1955	4.913	0.1107	0.498	0.0037	0.790	0.0068	NP
C3	104	2.229	0.033	0.149	0.0007	7.489	0.1397	3.783	0.0785	0.517	0.0036	0.790	0.0079	0.998
C4	104	2.403	0.040	0.160	0.0008	7.188	0.1329	3.596	0.0777	0.503	0.0034	0.808	0.0075	**0.889***
C5	104	2.403	0.042	0.160	0.0008	8.446	0.1543	4.192	0.0878	0.507	0.0037	0.807	0.0078	**0.902***
C6	104	2.151	0.033	0.144	0.0006	9.824	0.1808	4.853	0.1087	0.487	0.0033	0.772	0.0080	**0.937***
C7	102	2.368	0.038	0.158	0.0007	11.248	0.2146	5.508	0.1275	0.493	0.0035	0.783	0.0081	1.063
T1	96	2.072	0.028	0.140	0.0005	9.644	0.1767	4.900	0.1063	0.515	0.0035	0.788	0.0081	0.986
T2	98	2.599	0.041	0.173	0.0008	10.049	0.1927	4.939	0.1123	0.499	0.0036	0.796	0.0081	1.142
T3	97	3.233	0.051	0.212	0.0010	10.727	0.2151	4.877	0.1187	0.461	0.0038	0.849	0.0075	1.028
T4	95	3.640	0.047	0.238	0.0009	11.460	0.2234	5.756	0.1274	0.449	0.0035	0.826	0.0072	1.096
T5	97	3.698	0.048	0.226	0.0009	14.006	0.2626	6.422	0.1489	0.457	0.0036	0.848	0.0078	**0.981***
T6	95	3.446	0.047	0.193	0.0009	13.247	0.2597	6.229	0.1387	0.471	0.0036	0.818	0.0075	**0.987***
T7	95	2.927	0.043	0.193	0.0008	12.804	0.2481	6.039	0.1385	0.470	0.0035	0.834	0.0074	**0.948***
T8	94	3.498	0.042	0.229	0.0008	12.284	0.2394	5.636	0.1361	0.458	0.0034	0.819	0.0073	**0.798***
T9	95	2.805	0.038	0.186	0.0008	11.869	0.2261	5.809	0.1343	0.488	0.0034	0.802	0.0079	**0.811***
T10	95	2.708	0.036	0.180	0.0007	12.578	0.2196	6.441	0.1341	0.513	0.0035	0.750	0.0083	**0.786***
T11	93	2.674	0.042	0.178	0.0008	15.054	0.2561	7.646	0.1488	0.513	0.0035	0.786	0.0079	**0.944***
T12	90	2.252	0.038	0.152	0.0007	15.565	0.2706	8.066	0.1663	0.517	0.0033	0.750	0.0086	0.918
L1	93	2.123	0.031	0.144	0.0006	17.805	0.3107	8.736	0.1845	0.483	0.0033	0.787	0.0084	0.951
L2	82	2.453	0.046	0.165	0.0008	19.889	0.3842	9.643	0.2294	0.488	0.0036	0.807	0.0080	0.960
L3	84	2.079	0.036	0.142	0.0006	19.853	0.3858	9.841	0.2391	0.497	0.0035	0.791	0.0081	0.995
L4	85	1.969	0.025	0.135	0.0005	18.869	0.2814	10.193	0.1903	0.530	0.0031	0.695	0.0089	**0.801***
L5	85	1.653	0.023	0.115	0.0004	17.904	0.2533	10.052	0.1731	0.552	0.0029	0.650	0.0090	**0.749***

Note: Significant CR values (*$p < .05$) that are <1 (in bold) imply a relative modularization between the body and arch. Values equal to zero means absolute independence between both modules.
[a]Wagner correlation coefficient.
[b]Covariance ratio.

been recently proposed they have evolved independently (Jones et al., 2018). The origin of mammalian presacral column regionalization seems to have started with the appearance of the thoracic module and ended with the evolution of the lumbar region later in therian mammals (Jones et al., 2018). Functional factors related to locomotion influence vertebral structure both in terms of number of vertebrae and shape, with special repercussions for the lumbar region due to the critical role of this region in mammalian locomotion. For example, upright posture and obligatory bipedalism of *Homo sapiens* (Spoor, Wood, & Zonneveld, 1994) is characterized by the presence of lumbar lordosis, a trait related to this unique mode of locomotion (Hayama, Nakatsukasa, & Kunimatsu, 1992). The higher index of evolvability in lumbar vertebrae could have likely provided the ideal scenario to respond positively to selection pressure promoting variation, whereas in the cervical region vertebral elements would respond to a smaller degree to selection due to developmental constraints (Galis, 1999a).

In contrast, values of flexibility, representing the ability of vertebrae to track the direction of selection, are high and very similar in all vertebrae. This means that the vertebral column in humans can act as an overall responsive structure under a scenario where a shift is produced in the direction of selection in order to avoid functional disruption. Once the alignment with the selection vector is produced, each spinal region responds to it with a different degree of intensity, acting as relatively independent modules. In addition to functional factors, developmental forces have been suggested to constrain the vertebral column in terms of number of vertebrae and their morphology (Asher et al., 2011; Buchholtz et al., 2012; Randau & Goswami, 2017b) and, thus, they can also have influenced disparities in magnitudes of evolvability. For example, the vertebral column displays distinct developmental times of curvature formation. Lumbar lordosis, a unique characteristic in hominins among primates (Been, Gómez-Olivencia, & Kramer, 2012), unlike the cervical and thoracic curvatures, increases in its degree of curvature during growth until later childhood and puberty (Cil et al., 2005; Giglio & Volpon, 2007). Randau, Goswami, Hutchinson, Cuff, and Pierce (2016) also found that the caudal presacral vertebrae in felids were more evolutionarily responsive than

TABLE 4 Integration (W.C.C. and r^2), modularity (CR), and indexes of evolutionary response values from residual matrices

		W.C.C.[a]		r^2		Respondability		Evolvability		Flexibility		Constraints		CR[b]
	n	Value	*SE*	Value	*SE*	Value	*SE*	Value	*SE*	Value	*SE*	Value	*SE*	Value
C1	99	0.479	0.010	0.040	0.0002	3.429	0.0337	2.444	0.0277	0.707	0.0026	0.513	0.0087	NP
C2	102	0.605	0.007	0.048	0.0001	3.117	0.0283	2.192	0.0239	0.695	0.0024	0.489	0.0085	NP
C3	104	0.628	0.009	0.049	0.0000	2.958	0.0352	1.894	0.0258	0.636	0.0029	0.617	0.0088	1.525
C4	104	0.636	0.007	0.049	0.0001	2.705	0.0303	1.752	0.0223	0.642	0.0029	0.604	0.0092	1.619
C5	104	0.571	0.008	0.045	0.0002	2.865	0.0271	1.943	0.0221	0.665	0.0027	0.544	0.0087	1.488
C6	104	0.853	0.010	0.063	0.0002	4.282	0.0575	2.484	0.0411	0.573	0.0030	0.627	0.0088	1.391
C7	102	0.784	0.010	0.059	0.0002	4.092	0.0529	2.511	0.0371	0.609	0.0029	0.628	0.0090	1.130
T1	96	0.656	0.009	0.051	0.0002	3.490	0.0360	2.333	0.0302	0.656	0.0028	0.515	0.0083	2.404
T2	98	0.779	0.016	0.059	0.0003	3.365	0.0351	2.228	0.0285	0.651	0.0029	0.548	0.0088	0.898
T3	97	0.703	0.013	0.054	0.0002	2.810	0.0291	1.918	0.0235	0.674	0.0028	0.551	0.0088	0.903
T4	95	0.685	0.008	0.053	0.0001	3.280	0.0409	2.034	0.0294	0.613	0.0029	0.613	0.0089	**0.805***
T5	97	0.775	0.008	0.059	0.0001	4.022	0.0576	2.390	0.0400	0.587	0.0031	0.663	0.0090	0.937
T6	95	0.820	0.008	0.062	0.0002	3.781	0.0395	2.397	0.0317	0.620	0.0028	0.563	0.0089	0.995
T7	95	0.801	0.010	0.061	0.0002	3.896	0.0407	2.521	0.0342	0.634	0.0028	0.527	0.0087	0.892
T8	94	0.930	0.012	0.069	0.0002	3.952	0.0479	2.458	0.0361	0.611	0.0029	0.596	0.0091	1.252
T9	95	1.124	0.015	0.081	0.0003	4.289	0.0493	2.666	0.0376	0.610	0.0028	0.594	0.0091	1.572
T10	95	0.992	0.010	0.073	0.0002	5.140	0.0503	3.295	0.0429	0.626	0.0029	0.503	0.0084	1.602
T11	93	0.841	0.010	0.063	0.0002	5.638	0.0557	3.702	0.0467	0.642	0.0028	0.528	0.0087	1.510
T12	90	1.046	0.016	0.076	0.0003	6.787	0.0751	4.228	0.0592	0.609	0.0028	0.560	0.0089	1.239
L1	93	1.024	0.013	0.076	0.0002	7.190	0.0944	4.354	0.0669	0.600	0.0030	0.638	0.0085	1.474
L2	82	1.020	0.012	0.076	0.0002	6.783	0.0630	4.445	0.0564	0.638	0.0029	0.492	0.0087	1.388
L3	84	1.112	0.013	0.081	0.0002	7.476	0.0724	4.839	0.0636	0.630	0.0031	0.486	0.0086	1.260
L4	85	1.472	0.018	0.104	0.0003	10.196	0.1279	5.978	0.0935	0.574	0.0030	0.648	0.0089	1.105
L5	85	1.242	0.017	0.089	0.0003	10.277	0.1425	6.118	0.0985	0.593	0.0030	0.644	0.0089	0.883

Note: Significant CR values (*p < .05) that are <1 (in bold) imply a relative modularization between the body and arch. Values equal to zero means absolute independence between both modules.
[a]Wagner correlation coefficient.
[b]Covariance ratio.

cranial vertebrae, relating this pattern to a stronger ecological signal in the lumbar region and to the larger shape variation due to differences in locomotor behavior among species. The pattern of increasing evolvability in crania-caudal direction and the similar flexibility in the human vertebral column could be a common feature in mammals due to a constrained body plan in this group, but with potential differences in the magnitudes of evolvability between modules depending on development, ecological diversity, and locomotor behaviors.

4.2 | Integration within vertebrae

These evolutionary responses of vertebrae to selection pressures are conditioned by multiple factors. This influence is represented in the variation of their traits and the distribution of it over the total variation of the vertebral column. High variation concentrated in few axes of the morphospace (i.e., integration) would constrain responses to selection, pulling them toward the axes of maximum variation. Thus, integration has been hypothesized to bias evolvability, the ability of organisms to respond in the direction of selection (Wagner, 1996). Prior to analyzing this potential influence of integration in response to selection we calculated its magnitude for each vertebra individually throughout the vertebral column. Integration results indicate that thoracic vertebrae, especially in the central part of the region (e.g., T4, T5, and T8), are the most integrated vertebrae of the column. Two exceptions in this region, due to their low values, are the first (T1) and the last thoracic (T12) vertebrae. The magnitudes of integration decrease from the central thoracic vertebrae toward those located more peripherally in the spine (C1 and L5). We hypothesize that this pattern of decreasing integration magnitudes in the vertebrae that are close to, or that articulate with other anatomical elements, could be explained by the necessity of these vertebrae to be more flexible in response to morphological changes that occur in the cranium (Lieberman, Ross, & Ravosa, 2000) and in the pelvis (Grabowski et al., 2011) during the bipedal acquisition process in the case of the human lineage. This pattern could be the general state for mammals, especially in the lumbar region, due to the high variability present in this

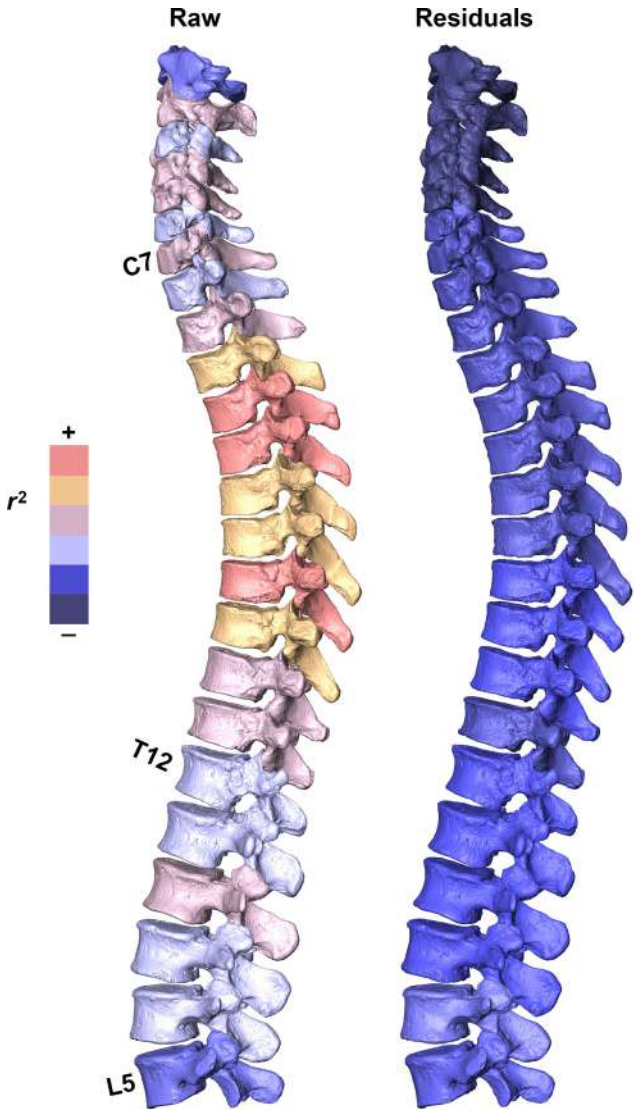


FIGURE 4 Overall magnitudes of integration of each vertebra from raw (left) and residual (right) matrices based on the overall integration values (r^2) from Tables 3 and 4. In raw matrices, the greatest integration is present in the central part of the vertebral column (T3–T9, orange and yellow colors). Values of integration decrease toward C1 and L5, which are the less internally integrated vertebrae (blue color). In residual matrices, all vertebrae show lower magnitudes of integration compared to those based on raw matrices due to the absence of size variation. The largest absolute reduction of integration due to the removal of the size effect especially affects the thoracic vertebrae. Once size is removed the vertebral column shows an increasing pattern of integration from the cranial-most to caudal-most vertebrae. This pattern parallels that observed in Figure 2

region related to adaptation to the different locomotor modes they show (Jones et al., 2018). Thus, we hypothesize that the modern human pattern, as well as in other mammal species (e.g., Buchholtz, 2011) arose from a common primitive pattern present in the early members of this class. Peripheral vertebrae would have reduced their levels of integration via parcellation of trait interactions (Wagner & Altenberg, 1996), which occurs in functionally selected elements (Hallgrímsson et al., 2002), which then become more independently evolvable (Rolian et al., 2009). The highest magnitudes of integration are present in the central part of the vertebral column, which would constitute the most stable region, in evolutionary terms. Thus, most peripheral parts of the vertebral column, with lower degrees of integration, would be less stable, and thus more prone to be affected by evolutionary changes. In fact, a pattern of diminishing magnitudes of integration is observed from the central part of the vertebral column both cranially and caudally. However, it is important to underline the difficulty of comparing the measures of integration and evolvability in the vertebral column to those of other studies due to differences in the sample used and in the methods applied. Because of this, future studies focused on other anatomical regions and applying a similar methodological design are necessary in order to be able to calibrate the integration pattern present in the vertebral column compared to the rest of the skeleton.

To understand the role of integration in the evolution of the human vertebral column we correlated the overall magnitudes with response to selection measurements. Interestingly, we obtained similar results to those obtained by Marroig et al. (2009) for the mammalian skull: significant high positive values with constraints on selection, no significant results with respondability and evolvability and, significant high negative correlation with flexibility. This indicates that, effectively, integration constrains the ability of the human vertebral column to track selection but does not significantly influence the magnitude of the response to selection, even in the direction of it. Furthermore, this is reinforced by the negative correlation with flexibility, which highlights that integration acts as a stabilizing force inhibiting vertebrae to track selection. In this scenario of integration and evolutionary responses, we hypothesize that the thoracic portion of the vertebral column would suffer stronger constraints than the rest of the vertebrae, probably due to the functional stresses applied by articulation with the thorax and the functional role that it plays in the respiratory system (Kapandji, 1980). Selection in the thoracic region has favored relative fitness compared to cervical and lumbar regions by limiting the anteroposterior degree of motion. In modern humans, this is especially pronounced in the T2–T10 area due to the downward orientation of their spinous processes (Latimer & Ward, 1993; White & Folkens, 2005), which prevent greater degrees of flexion-extension (Kapandji, 1980). Also, it could be influenced by the fact that the thorax was the first module to appear in mammals (Jones et al., 2018), resulting in an early stable module. It is worth remarking how the first (T1) and the last thoracic (T12) vertebrae of our sample depart from the norm by showing lower magnitudes of integration and lower constraints than the rest of the thoracic vertebrae. Lowering their values of integration and constraints would allow them to be more adaptable to selection pressure, smoothing the transition from one regional module to another without affecting the whole functional structure. Having said this, these two vertebrae also show the highest values of flexibility within the entire vertebral column, together with the atlas (C1), the C3 and the last two lumbar vertebrae (L4 and L5). All of them correspond with the morphological boundaries of (or adjacent to) the presacral axial skeleton that are regulated by *Hox* gene expression (Buchholtz et al., 2012).

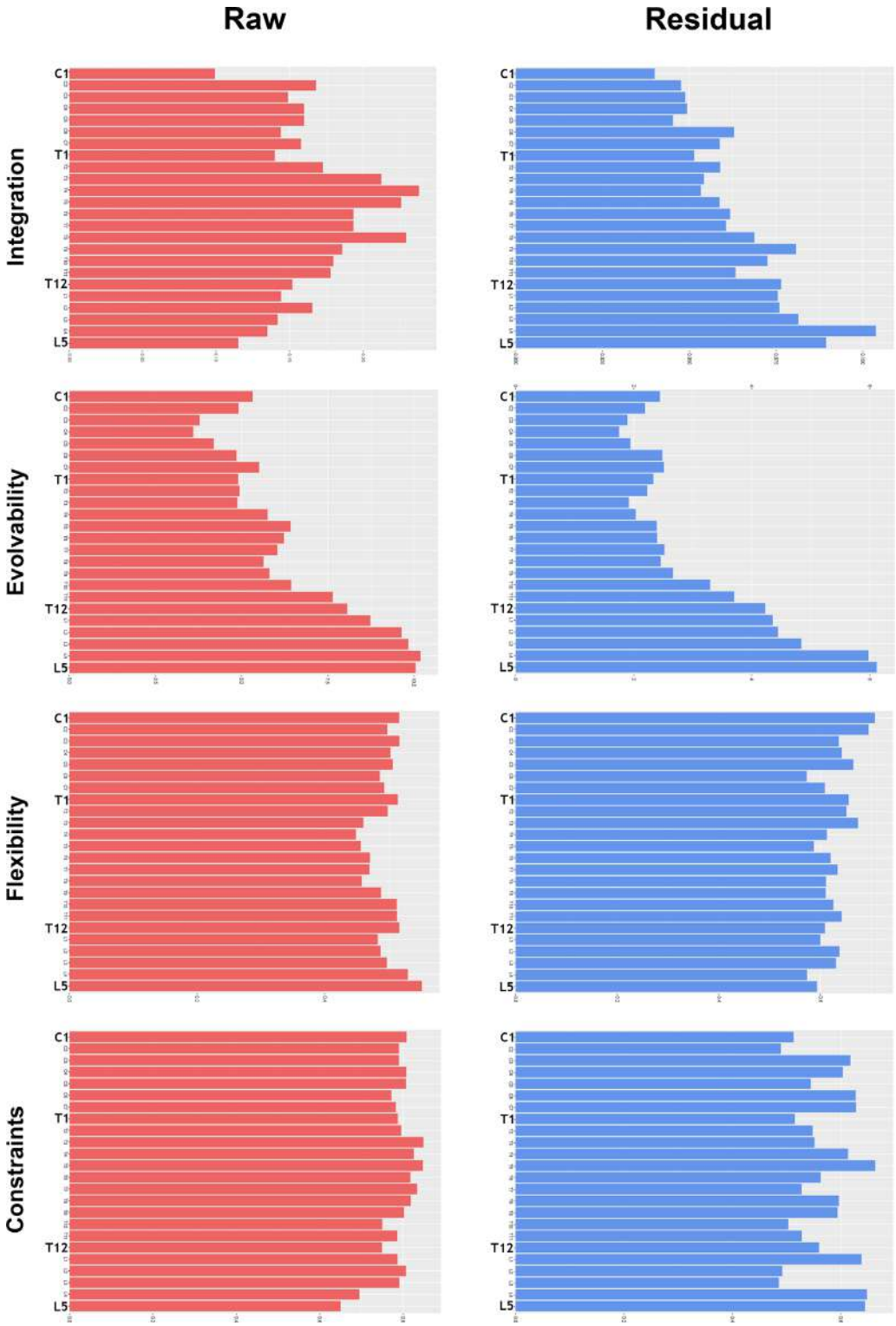


FIGURE 5 Integration and measures of selection response from raw (left column) and residual (right column) matrices based on the data from Tables 3 and 4. In all analyses, with the exception of flexibility, values decrease once size variation is removed (residual matrices). However, the general patterns do not change throughout the vertebral column in the different indexes, except in integration (see Figure 4)

4.3 | Interaction across vertebrae and regionalization

The relationship between vertebral column numerical constraint and shape heterogeneity has already been proposed (Bateson, 1894; Buchholtz et al., 2012; Müller et al., 2010). Similarly, here we observe a close relationship between *Hox* genes regulating presacral vertebral column morphological boundaries and flexibility, but also evolvability. The increasing cranio-caudal pattern of evolvability (see above) can be related to body plan organization. More constrained regions in vertebral count (i.e., cervical) show lower evolvability than the

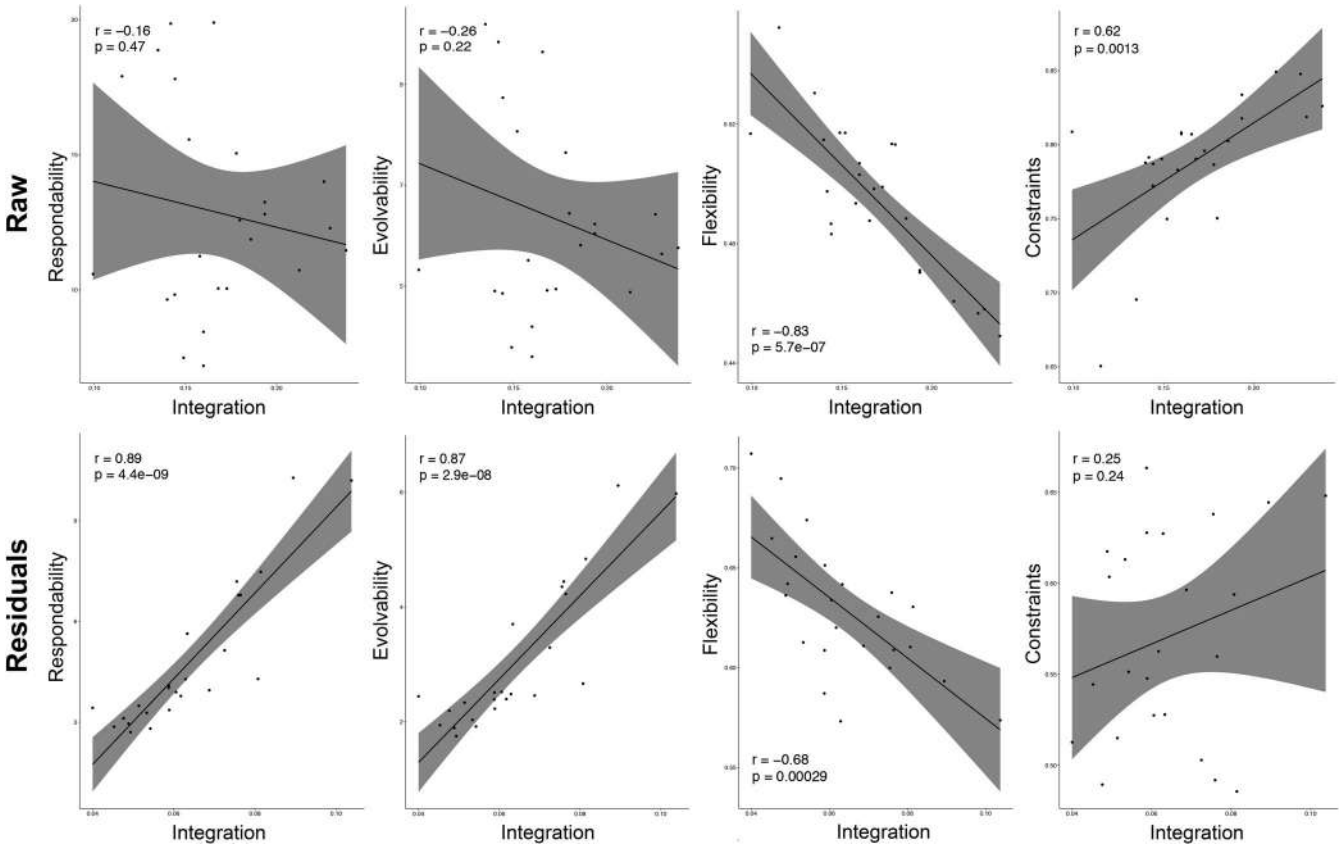


FIGURE 6 Scatterplots showing the relationship (r) between integration (r^2) and measures of response to selection from raw (upper row) and residual (bottom row) presacral vertebral column correlation matrices

thoracolumbar region, where meristic variation is more flexible (Buchholtz, 2011).

Additionally, tight association is also observable in correlations among vertebrae, with levels of interaction clearly differentiating cervical, thoracic, and lumbar modules. Nevertheless, dendrogram analysis has shown that expression of the *Hox9* at the T7 level might subdivide the thoracic region into upper and lower thoracic modules, resulting in a four module presacral vertebral column. The cervical module shows greater independence from the thoracic vertebrae than does the lumbar region. Biomechanical factors related to the absence of articulating structures at the thoracolumbar boundary (e.g., the shoulder girdle/clavicle) can explain the higher correlations at the cervicothoracic boundary (ten Broek et al., 2012). Arnold et al. (2017) have recently proposed the neck to be closely integrated to the musculoskeletal forelimb organization during mammalian evolution. Indeed, it has been demonstrated that strong pleiotropic constraints avoid shifts in the cervicothoracic transition associated with several types of cancer in young children and, thus, leading to strong stabilizing selection against shifts and interactions in this boundary (Galis, 1999a). Conversely, no medical problems have been found in the thoracolumbar transition (ten Broek et al., 2012).

Whereas the fewest number of interactions occur in the transition between vertebral regions, the largest number of interactions are produced among vertebrae located in the middle parts of the region. The highest interactions among vertebrae are present in the lumbar region, followed by thoracic and cervical regions. This increasing cranio-caudal pattern of intervertebral modular integration can be related to postural functional factors, where centrally located vertebrae play a more important role for each module. Modern human orthograde posture implies that the vertebral column supports an increasing gravitational stress in the cranio-caudal direction, which is transmitted through the vertebrae (Pal, 1989; Pal & Routal, 1986, 1987; Shapiro, 1993). Thus, the lumbar spine supports much of the body weight and biomechanical stress (Lovejoy, 2005). It is worth noting that whereas the thoracic region shows high within and among integration, the lumbar region seems to have lowered its individual vertebral magnitudes of integration. This circumstance would have permitted lumbar vertebrae to respond to a greater degree in the direction of selection (see above) by favoring large vertebral bodies, and producing at the same time high intervertebral modular interactions to respond to functional necessities. Furthermore, although we have been emphasizing the clear regional modular patterning of the vertebral axial skeleton, it is important to remark that all vertebral elements are highly and significantly integrated, a circumstance that could be linked to the necessity of critical structures to limit strong morphological changes that compromise functional stability (Riedl, 1975).

4.4 | Two-module hypothesis

Modularity it not just a general property of the vertebral regions but is also present in individual vertebrae. The two modules within vertebra hypothesis of modularity are supported by 12 of 22 vertebrae located in specific areas of the vertebral column in this study. These correspond to vertebrae located in the central parts of the cervical and thoracic regions- that is, not in transitional vertebrae or near anatomical boundaries. In contrast, in the lumbar region the last two vertebrae were the only ones that presented modularity. Interestingly, this absence of modularity in transitional borders had previously been observed in felids, and it has been suggested to be a developmental modularity breakup in those areas in order to maintain the larger modular organization of the vertebral column (Randau & Goswami, 2017a). In addition, contrary to the theory of integration, we found at the same time that highly integrated vertebrae support the hypothesis of modularity, a common property in vertebrae as has shown in this research but also in previous work (Arlegi et al., 2018; Randau & Goswami, 2017a).

4.5 | Size influence

In these results, we found that removing size reduced the magnitudes of integration and the degree of constraint, reduced the ability of the vertebrae to respond to selection and to evolve in the direction of selection. Only flexibility, the potential capacity to track with the direction of selection, increased its values. Nevertheless, reduction in the magnitudes of integration when size variation is removed does not affect all vertebral elements equally, altering more commonly those elements that exhibit higher integration magnitudes in raw matrices (i.e., thoracic vertebrae) and, consequently, the distribution of values observed along the vertebral column from raw to residual analyses. The lowering of values yielded by evolvability, respondability, and constraints indicate that size is a stabilizing force that acts as an evolutionary constraint on the human vertebral column. This is also confirmed by the increase in flexibility in all vertebrae, which augments the potential capacity to explore new axes of the morphospace. Organisms with larger body sizes display greater magnitudes of evolvability and respondability due to covariances related to differences in scale (Grabowski et al., 2011; Marroig et al., 2009). Here, we observe that larger vertebrae effectively show higher values of evolvability and respondability, but once size is removed, the pattern is not altered, indicating that differences between vertebrae in their responses to selection are not caused by correlations related to vertebral size.

Additionally, we do not find an increase of cases supporting the hypothesis of body and arch modularity once size is removed. This is in agreement with previous research in the cervical region (Arlegi et al., 2018), in which analyses from residuals yielded lower magnitudes of integration at the same time that the number of modular vertebrae were reduced. Unlike these results, analyses in other anatomical elements (e.g., cranium) showed that a greater influence of size on total variation blurs the potential distinction of modules (Mitteroecker & Bookstein, 2007; Porto et al., 2013). Removing size variation decreases correlation among traits that reduces overall integration, but also affects to interactions among traits within the same module. In this research, modularity was quantified as the interaction between body and arch relative to the internal integration of each element, which represents a biological meaning of modularity rather than taking into account only the interactions between the two sets of traits.

Finally, once size is removed the modern human presacral vertebral column presents a pattern of increasing magnitude of integration from cranial to caudal. This pattern is also present in evolvability and respondability, both of which positively and significantly correlate with integration. There is a high and significant correlation between integration and evolvability, meaning that size works as an "attractor" (sensu Porto et al., 2013) of evolutionary responses to selection (i.e., size favoring its increase) but, in absence of size variation, integration is aligned in the direction of selection. These results seem to contradict the traditional view of integration as a limiting factor to evolutionary responses but, in some circumstances, the constraint of integration can enhance the ability to respond to selection pressure (Cheverud, 1984; Chevin, Lande, & Mace, 2010). Recent research from simulations (Goswami et al., 2014; Villmoare, 2013) and from empirical data in the vertebral columns of Felidae (Randau & Goswami, 2017a) showed that integration can also promote phenotypic variation if integration is aligned in the direction of selection. In this situation, variation will be exclusively driven in preferred directions of the morphospace, a circumstance that potentially can result in homoplasy and convergence. Perhaps the critical evolutionary and functional role of the vertebral column in mammals has promoted this association between integration and evolvability in order to permit high rates of evolutionary change without compromising the overall structure.

5 | CONCLUSIONS

We highlight three crucial findings in this study of the modern human vertebral column. The first is that caudal presacral vertebrae are more evolvable than those located more cranially in the vertebral column. Secondly, central thoracic vertebrae are internally the most integrated, with decreasing magnitudes of overall integration toward the most peripheral vertebrae (C1 and L5). Thirdly, correlations across vertebrae show the high influence of the *Hox* genes in vertebral interactions, subdividing the presacral vertebrae into four functional and developmental modules, in which the fewest number of interactions across vertebrae occur in the cervical region, rather than in the thoracolumbar region. These results obtained for the modern human presacral vertebral column can be related to three main factors: body plan organization expressed by the *Hox* genes, the strong developmental constraints that determine the number of mammalian vertebrae, and, finally, the functional requirements of an adaptation to bipedal locomotion in the human lineage. Additionally, we hypothesized that the patterns found in the presacral vertebrae of modern

humans could be similar or common to those of mammals, in general, due to the strong ancestral influence of the organization of the presacral vertebral column. However, differences in the magnitudes of the analyzed indexes between species and clades could depend on developmental and functional factors, the latter mainly related to differences in mode of locomotion.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to express our gratitude for access and technical help with the collections to Y. Haile-Selassie and L. Jellema (Cleveland Museum of Natural History, Cleveland) J. M. Carretero (University of Burgos, Burgos), and R. G. Franciscus (University of Iowa, Iowa City). Thanks to C. J. Knüsel for his help and comments. Also, thanks to A. García-Sagastibelza and finally, special thanks to M. Lamberto for her evolutionary insights and discussions. This research received support from the Spanish Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (project PGC2018-093925-B-C33), Research Group IT1418-19 from the Eusko Jaurlaritza-Gobierno Vasco and Ramón y Cajal fellowship: RYC-2017-22558. Thanks to the editor, the associate editor and the reviewers for their helpful comments that have improved this article.

Data Availability Statement

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

ORCID

Mikel Arlegi https://orcid.org/0000-0001-5665-9275
Asier Gómez-Olivencia https://orcid.org/0000-0001-7831-3902

REFERENCES

Ackermann, R. R. (2009). Morphological integration and the interpretation of fossil hominin diversity. *Evolutionary Biology*, *36*, 149–156.

Adams, D. C. (2016). Evaluating modularity in morphometric data: Challenges with the RV coefficient and a new test measure. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*, 565–572.

Adams D. C., Collyer M. L., Kaliontzopoulou A., & Sherratt E. (2017). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R Package Version 3.0.5. https://cran.r-project.org/package=geomorph.

Arlegi, M., Gómez-Olivencia, A., Albessard, L., Martínez, I., Balzeau, A., Arsuaga, J. L., & Been, E. (2017). The role of allometry and posture in the evolution of the hominin subaxial cervical spine. *Journal of Human Evolution*, *104*, 80–99.

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.

Arnold, P., Esteve-Altava, B., & Fischer, M. S. (2017). Musculoskeletal networks reveal topological disparity in mammalian neck evolution. *BMC Evolutionary Biology*, *17*, 251.

Arnold, P., Forterre, F., Lang, J., & Fischer, M. S. (2016). Morphological disparity, conservatism, and integration in the canine lower cervical spine: Insights into mammalian neck function and regionalization. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, *81*, 153–162.

Asher, R. J., Lin, K. H., Kardjilov, N., & Hautier, L. (2011). Variability and constraint in the mammalian vertebral column. *Journal of Evolutionary Biology*, *24*, 1080–1090.

Bastir, M., & Rosas, A. (2005). Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *American Journal of Physical Anthropology*, *128*, 26–34.

Bateson, W. (1894). *Materials for the study of variation: treated with especial regard to discontinuity in the origin of species. London*. New York: Macmillan & Co.

Been, E., Gómez-Olivencia, A., & Kramer, P. A. (2012). Lumbar lordosis of extinct hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, *147*, 64–77.

Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B, Statistical Methodology*, *57*, 289–300.

Bookstein, F. L. (1989). "Size and shape": A comment on semantics. *Systematic Zoology*, *38*, 173–180.

Bookstein, F. L. (2015). Integration, disintegration, and self-similarity: Characterizing the scales of shape variation in landmark data. *Evolutionary Biology*, *42*, 395–426.

Bräuer, G. (1988). Osteometrie. In R. Knussmann (Ed.), *Anthropologie. Hand-buch der vergleichenden Biologie des menschen* (pp. 160–232). Gustav Fischer: Stuttgart, Germany.

Buchholtz, E. A. (2011). Vertebral and rib anatomy in *Caperea marginata*: Implications for evolutionary patterning of the mammalian vertebral column. *Marine Mammal Science*, *27*, 382–397.

Buchholtz, E. A. (2012). Flexibility and constraint: patterning the axial skeleton in mammals. In *From Clone to Bone: The Synergy of Morphological and Molecular Tools in Palaeobiology* (pp. 230–253). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Buchholtz, E. A. (2014). Crossing the frontier: A hypothesis for the origins of meristic constraint in mammalian axial patterning. *Zoology*, *117*, 64–69.

Buchholtz, E. A., Bailin, H. G., Laves, S. A., Yang, J. T., Chan, M. Y., & Drozd, L. E. (2012). Fixed cervical count and the origin of the mammalian diaphragm. *Evolution & Development*, *14*, 399–411.

Buchholtz, E. A., & Stepien, C. C. (2009). Anatomical transformation in mammals: Developmental origin of aberrant cervical anatomy in tree sloths. *Evolution & Development*, *11*, 69–79.

Buchholtz, E. A., Wayrynen, K. L., & Lin, I. W. (2014). Breaking constraint: Axial patterning in *Trichechus* (Mammalia: Sirenia). *Evolution & Development*, *16*, 382–393.

Burke, A. C., Nelson, C. E., Morgan, B. A., & Tabin, C. (1995). *Hox* genes and the evolution of vertebrate axial morphology. *Development*, *121*, 333–346.

Cane, W. P. (1993). The ontogeny of postcranial integration in the common tern, *Sterna hirundo*. *Evolution*, *47*, 1138–1151.

Cheverud, J. (1984). Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *Journal of Theoretical Biology*, *110*, 155–171.

Cheverud, J. M. (1988). A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, *42*, 958–968.

Cheverud, J. M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist*, *36*, 44–50.

Cheverud, J. M., Rutledge, J. J., & Atchley, W. R. (1983). Quantitative genetics of development: Genetic correlations among age-specific trait values and the evolution of ontogeny. *Evolution*, *37*, 895–905.

Cheverud, J. M., Wagner, G. P., & Dow, M. M. (1989). Methods for the comparative analysis of variation patterns. *Systematic Zoology*, *38*, 201–213.

Chevin, L. M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biology*, *8*, e1000357.

Cil, A., Yazici, M., Uzumcugil, A., Kandemir, U., Alanay, A., Alanay, Y., … Surat, A. (2005). The evolution of sagittal segmental alignment of the spine during childhood. *Spine*, *30*, 93–100.

Crompton, A. W., & Jenkins, F. A., Jr. (1973). Mammals from reptiles: A review of mammalian origins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *1*, 131–155.

Darroch, J. N., & Mosimann, J. E. (1985). Canonical and principal components of shape. *Biometrika*, *72*, 241–252.

Escoufier, Y. (1973). Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, *29*, 751–760.

Favier, B., & Dolle, P. (1997). Developmental functions of mammalian *Hox* genes. *Molecular Human Reproduction*, *3*, 115–131.

Fleming, A., Kishida, M. G., Kimmel, C. B., & Keynes, R. J. (2015). Building the backbone: The development and evolution of vertebral patterning. *Development*, *142*, 1733–1744.

Galis, F. (1999a). Why do almost all mammals have seven cervical vertebrae? Developmental constraints, *Hox* genes, and cancer. *Journal of Experimental Zoology*, *285*, 19–26.

Galis, F. (1999b). In G. R. Bock & G. Cardew (Eds.), *On the homology of structures and Hox genes: The vertebral column. In Homology (Novartis Foundation symposium 222)* (pp. 80–94). Chichester: Wiley.

Galis, F., Carrier, D. R., Van Alphen, J., Van Der Mije, S. D., Van Dooren, T. J., Metz, J. A., & Ten Broek, C. M. (2014). Fast running restricts evolutionary change of the vertebral column in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*, 11401–11406.

Galis, F., & Metz, J. A. (2007). Evolutionary novelties: The making and breaking of pleiotropic constraints. *Integrative and Comparative Biology*, *47*, 409–419.

Gaunt, S. J. (1994). Conservation in the *Hox* code during morphological evolution. *International Journal of Developmental Biology*, *38*, 549–552.

Giglio, C. A., & Volpon, J. B. (2007). Development and evaluation of thoracic kyphosis and lumbar lordosis during growth. *Journal of Children's Orthopaedics*, *1*, 187–193.

Gómez-Olivencia, A., Arlegi, M., Barash, A., Stock, J. T., & Been, E. (2017). The Neandertal vertebral column 2: The lumbar spine. *Journal of Human Evolution*, *106*, 84–101.

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

Gómez-Robles, A., & Polly, P. D. (2012). Morphological integration in the hominin dentition: Evolutionary, developmental, and functional factors. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, *66*, 1024–1043.

Goswami, A. (2006). Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *The American Naturalist*, *168*, 270–280.

Goswami, A., & Polly, P. D. (2010). The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and primates (Mammalia). *PLoS ONE*, *5*, e9517.

Goswami, A., Smaers, J. B., Soligo, C., & Polly, P. D. (2014). The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: From development to deep time. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, *369*, 20130254.

Grabowski, M., & Porto, A. (2017). How many more? Sample size determination in studies of morphological integration and evolvability. *Methods in Ecology and Evolution*, *8*, 592–603.

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: International Journal of Organic Evolution*, *65*, 1336–1356.

Hallgrímsson, B., Willmore, K., & Hall, B. K. (2002). Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *American Journal of Physical Anthropology*, *119*, 131–158.

Hansen, T. F. (2003). Is modularity necessary for evolvability?: Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. *Biosystems*, *69*, 83–94.

Hansen, T. F., & Houle, D. (2008). Measuring and comparing evolvability and constraint in multivariate characters. *Journal of Evolutionary Biology*, *21*, 1201–1219.

Hartman, S. E. (1988). Evaluation of some alternative procedures used in numerical systematics. *Systematic Zoology*, *37*(1), 18.

Hautier, L., Weisbecker, V., Sánchez-Villagra, M. R., Goswami, A., & Asher, R. J. (2010). Skeletal development in sloths and the evolution of mammalian vertebral patterning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*, 18903–18908.

Hayama, S., Nakatsukasa, M., & Kunimatsu, Y. (1992). Monkey performance: The development of bipedalism in trained Japanese monkeys. *Kaibogaku Zasshi. Journal of Anatomy*, *67*, 169–185.

Head, J. J., & Polly, P. D. (2015). Evolution of the snake body form reveals homoplasy in amniote *Hox* gene function. *Nature*, *520*, 86–89.

Hill, W. G., & Thompson, R. (1978). Probabilities of non-positive definite between-group or genetic covariance matrices. *Biometrics*, *34*, 429–439.

Hlusko, L. J. (2002). Identifying metameric variation in extant hominoid and fossil hominid mandibular molars. *American Journal of Physical Anthropology*, *118*, 86–97.

Jenkins Jr, F. A. (1971). The postcranial skeleton of African cynodonts. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, Yale University, *36*, 1–216.

Jones, K. E., Angielczyk, K. D., Polly, P. D., Head, J. J., Fernandez, V., Lungmus, J. K., … Pierce, S. E. (2018). Fossils reveal the complex evolutionary history of the mammalian regionalized spine. *Science*, *361*, 1249–1252.

Jungers, W. L., Falsetti, A. B., & Wall, C. E. (1995). Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, *38*, 137–161.

Kapandji, I. A. (1980). The physiology of the joints. In *Volume 3: The trunk and vertebrae column*. Churchill: Livingstone.

Kessel, M., & Gruss, P. (1991). Homeotic transformations of murine vertebrae and concomitant alteration of *Hox* codes induced by retinoic acid. *Cell*, *67*, 89–104.

Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: Tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development*, *11*, 405–421.

Lande, R. (1979). Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: Body size allometry. *Evolution*, *33*, 402–416.

Latimer, B., & Ward, C. V. (1993). The thoracic and lumbar vertebrae. In A. Walker & R. Leakey (Eds.), *The nariokotome homo erectus skeleton* (pp. 266–293). Berlin, Germany: Springer.

Lemen, C. A. (1983). The effectiveness of methods of shape analysis. *Fieldiana Zoology*, *13*, l–17.

Lieberman, D. E., Ross, C. F., & Ravosa, M. J. (2000). The primate cranial base: Ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology*, *113*, 117–169.

Lovejoy, C. O. (2005). The natural history of human gait and posture: Part 2. Hip and thigh. *Gait and Posture*, *21*, 113–124.

Mansfield, J. H., & Abzhanov, A. (2010). *Hox* expression in the American alligator and evolution of archosaurian axial patterning. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *314*, 629–644.

Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2001). A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution*, *55*, 2576–2600.

Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2004). Cranial evolution in sakis (Pithecia, Platyrrhini) I: Interspecific differentiation and allometric patterns. *American Journal of Physical Anthropology: The Official*

Publication of the American Association of Physical Anthropologists, *125*, 266–278.

Marroig, G., Shirai, L. T., Porto, A., de Oliveira, F. B., & De Conto, V. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II: Evolutionary consequences. *Evolutionary Biology*, *36*, 136–148.

Melo, D., Garcia, G., Hubbe, A., Assis, A. P., & Marroig, G. (2016). EvolQG-an R package for evolutionary quantitative genetics. *F1000Research*, *4*, 1–25.

Mitteroecker, P., & Bookstein, F. (2007). The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Systematic Biology*, *56*, 818–836.

Müller, J., Scheyer, T. M., Head, J. J., Barrett, P. M., Werneburg, I., Ericson, P. G. P., … Sánchez-Villagra, M. R. (2010). Homeotic effects, somitogenesis and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*, 2118–2123.

Narita, Y., & Kuratani, S. (2005). Evolution of the vertebral formulae in mammals: A perspective on developmental constraints. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *304*, 91–106.

Olson, E. C., & Miller, R. L. (1958). *Morphological integration*. Chicago: University of Chicago Press.

Pal, G. P. (1989). Weight transmission through the sacrum in man. *Journal of Anatomy*, *162*, 9–17.

Pal, G. P., & Routal, R. V. (1986). A study of weight transmission through the cervical and upper thoracic regions of the vertebral column in man. *Journal of Anatomy*, *148*, 245–261.

Pal, G. P., & Routal, R. V. (1987). Transmission of weight through the lower thoracic and lumbar regions of the vertebral column in man. *Journal of Anatomy*, *152*, 93–105.

Pavlicev, M., Cheverud, J. M., & Wagner, G. P. (2009). Measuring morphological integration using eigenvalue variance. *Evolutionary Biology*, *36*, 157–170.

Pilbeam, D. (2004). The anthropoid postcranial axial skeleton: Comments on development, variation, and evolution. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *302*, 241–267.

Porto, A., de Oliveira, F. B., Shirai, L. T., De Conto, V., & Marroig, G. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: Morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology*, *36*, 118–135.

Porto, A., Shirai, L. T., de Oliveira, F. B., & Marroig, G. (2013). Size variation, growth strategies, and the evolution of modularity in the mammalian skull. *Evolution*, *67*, 3305–3322.

Randau, M., & Goswami, A. (2017a). Morphological modularity in the vertebral column of Felidae (Mammalia, Carnivora). *BMC Evolutionary Biology*, *17*, 133.

Randau, M., & Goswami, A. (2017b). Unravelling intravertebral integration, modularity and disparity in Felidae (Mammalia). *Evolution & Development*, *19*, 85–95.

Randau, M., & Goswami, A. (2018). Shape covariation (or the lack thereof) between vertebrae and other skeletal traits in felids: The whole is not always greater than the sum of parts. *Evolutionary Biology*, *45*, 196–210.

Randau, M., Goswami, A., Hutchinson, J. R., Cuff, A. R., & Pierce, S. E. (2016). Cryptic complexity in felid vertebral evolution: Shape differentiation and allometry of the axial skeleton. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *178*, 183–202.

Riedl, R. (2016). *Die Ordnung des Lebendigen: Systembedingungen der Evolution*. Parey, Hamburg.

Reist, J. D. (1985). An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Canadian Journal of Zoology*, *63*, 1429–1439.

Rohlf, F. J., & Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology*, *49*, 740–753.

Rolian, C. (2014). Genes, development, and evolvability in primate evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *23*, 93–104.

Rolian, C., Lieberman, D. E., Hamill, J., Scott, J. W., & Werbel, W. (2009). Walking, running and the evolution of short toes in humans. *Journal of Experimental Biology*, *212*, 713–721.

Sánchez-Villagra, M. R. (2010). Developmental palaeontology in synapsids: The fossil record of ontogeny in mammals and their closest relatives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*, 1139–1147.

Schluter, D. (1996). Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution*, *50*, 1766–1774.

Schultz, A. H. (1961). Vertebral column and thorax. *Primatologia*, *4*, 1–66.

Schultz, A. H., & Straus, W. L. (1945). The numbers of vertebrae in primates. *Proceedings of the American Philosophical Society*, *89*, 601–626.

Shapiro, L. J. (1993). Functional morphology of the vertebral column in primates. In D. L. Gebo (Ed.), *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. DeKalb, IL: Northern Illinois University.

Shearman, R. M., & Burke, A. C. (2009). The lateral somitic frontier in ontogeny and phylogeny. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *312*, 603–612.

Shirai, L. T., & Marroig, G. (2010). Skull modularity in neotropical marsupials and monkeys: Size variation and evolutionary constraint and flexibility. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *314*, 663–683.

Spoor, F., Wood, B., & Zonneveld, F. (1994). Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature*, *369*, 645–648.

Strait, D. S. (2001). Integration, phylogeny, and the hominid cranial base. *American Journal of Physical Anthropology*, *114*, 273–297.

Team, R. C. (2018). R: A language and environment for statistical computing, version 3.4. 4. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

ten Broek, C. M., Bakker, A. J., Varela-Lasheras, I., Bugiani, M., Van Dongen, S., & Galis, F. (2012). Evo-devo of the human vertebral column: On homeotic transformations, pathologies and prenatal selection. *Evolutionary Biology*, *39*, 456–471.

van Buuren, S., & Groothuis-Oudshoorn, K. (2011). Mice: Multivariate imputation by chained equations in R. *Journal of Statistical Software*, *45*, 1–67.

Varela-Lasheras, I., Bakker, A. J., van der Mije, S. D., Metz, J. A., van Alphen, J., & Galis, F. (2011). Breaking evolutionary and pleiotropic constraints in mammals: On sloths, manatees and homeotic mutations. *EvoDevo*, *2*, 11.

Villamil, C. I. (2018). Phenotypic integration of the cervical vertebrae in the Hominoidea (primates). *Evolution*, *72*, 490–517.

Villmoare, B. (2013). Morphological integration, evolutionary constraints, and extinction: A computer simulation-based study. *Evolutionary Biology*, *40*, 76–83.

Villmoare, B., Fish, J., & Jungers, W. (2011). Selection, morphological integration, and strepsirrhine locomotor adaptations. *Evolutionary Biology*, *38*, 88–99.

Wagner, G. P. (1984). On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion matrices: Evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of Mathematical Biology*, *21*, 77–95.

Wagner, G. P. (1996). Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *American Zoologist*, *36*, 36–43.

Wagner, G. P., & Altenberg, L. (1996). Perspective: Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, *50*, 967–976.

Wellik, D. M., & Capecchi, M. R. (2003). *Hox10* and *Hox11* genes are required to globally pattern the mammalian skeleton. *Science*, *301*, 363–367.

White, T. D., & Folkens, P. A. (2005). *The human bone manual*. New York: Elsevier Academic Press.

Williams, S. A. (2010). Morphological integration and the evolution of knuckle-walking. *Journal of Human Evolution*, *58*, 432–440.

Williams, S. A., Middleton, E. R., Villamil, C. I., & Shattuck, M. R. (2016). Vertebral numbers and human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, *159*, 19–36.

Young, N. M., & Hallgrímsson, B. (2005). Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution*, *59*, 2691–2704.

Young, N. M., Wagner, G. P., & Hallgrímsson, B. (2010). Development and the evolvability of human limbs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*, 3400–3405.

Zelditch, M. L., & Carmichael, C. (1989). Ontogenetic variation in patterns of developmental and functional integration in skulls of *Sigmodon fulviventer*. *Evolution*, *43*, 814–824.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Arlegi M, Veschambre-Couture C, Gómez-Olivencia A. Evolutionary selection and morphological integration in the vertebral column of modern humans. *Am J Phys Anthropol*. 2019;1–20. https://doi.org/10.1002/ajpa.23950

Journal of Human Evolution 106 (2017) 84–101

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Human Evolution

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

The Neandertal vertebral column 2: The lumbar spine

Asier Gómez-Olivencia [a, b, c, d, *], Mikel Arlegi [a], Alon Barash [e], Jay T. Stock [f], Ella Been [g, h]

[a] Dept. Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Euskal Herriko Unibertsitatea, UPV-EHU. Apdo. 644, 48080 Bilbao, Spain
[b] IKERBASQUE, Basque Foundation for Science, Spain
[c] Équipe de Paléontologie Humaine, UMR 7194, CNRS, Département de Préhistoire, Muséum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17, Place du Trocadéro, 75016 Paris, France
[d] Centro UCM-ISCIII de Investigación sobre Evolución y Comportamiento Humanos, Avda. Monforte de Lemos 5 (Pabellón 14), 28029 Madrid, Spain
[e] Faculty of Medicine in the Galilee, Bar Ilan University, Zefat 1311502, Israel
[f] PAVE Research Group, Department of Archaeology and Anthropology, University of Cambridge, Pembroke Street, Cambridge CB2 3DZ, UK
[g] Physical Therapy Department, Faculty of Health Professions, Ono Academic College, Kiryat Ono 5545173, Israel
[h] Department of Anatomy and Anthropology, Sackler Faculty of Medicine, Tel Aviv University, 39040 Tel Aviv, Israel

ARTICLE INFO

Article history:
Received 23 April 2016
Accepted 20 January 2017

Keywords:
Postcranium
Vertebrae
Homo neanderthalensis
Late Pleistocene
Posture

ABSTRACT

Here we provide the most extensive metric and morphological analysis performed to date on the Neandertal lumbar spine. Neandertal lumbar vertebrae show differences from modern humans in both the vertebral body and in the neural arch, although not all Neandertal lumbar vertebrae differ from modern humans in the same way. Differences in the vertebral foramen are restricted to the lowermost lumbar vertebrae (L4 and L5), differences in the orientation of the upper articular facets appear in the uppermost lumbar vertebrae (probably in L1 and L2–L3), and differences in the horizontal angle of the transverse process appear in L2–L4. Neandertals, when compared to modern humans, show a smaller degree of lumbar lordosis. Based on a still limited fossil sample, early hominins (australopiths and *Homo erectus*) had a lumbar lordosis that was similar to but below the mean of modern humans. Here, we hypothesize that from this ancestral degree of lumbar lordosis, the Neandertal lineage decreased their lumbar lordosis and *Homo sapiens* slightly increased theirs. From a postural point of view, the lower degree of lordosis is related to a more vertical position of the sacrum, which is also positioned more ventrally with respect to the dorsal end of the pelvis. This results in a spino-pelvic alignment that, though different from modern humans, maintained an economic postural equilibrium. Some features, such as a lower degree of lumbar lordosis, were already present in the middle Pleistocene populations ancestral to Neandertals. However, these middle Pleistocene populations do not show the full suite of Neandertal lumbar morphologies, which probably means that the characteristic features of the Neandertal lumbar spine did not arise all at once.

© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The development of lumbar lordosis is a hallmark in human evolution as it is related to the acquisition of bipedal posture (Aiello and Dean, 1990) and is present in australopiths (Robinson, 1972; Shapiro, 1990; Sanders, 1995, 1998; Whitcome et al., 2007; Williams et al., 2013). However, modern human lumbar morphology did not appear alongside the emergence of lumbar lordosis. Study of the australopith lumbar spine reveals that these hominins had a relatively smaller vertebral body compared to their neural arch. Sanders (1998) suggested that weight transmission in australopith vertebrae relied more heavily on the neural arch than is the case in modern humans. The oldest lumbar remains of genus *Homo* (from Dmanisi, ~1.8 Ma; Lordkipanidze et al., 2007), when compared to australopiths, show an enlarged vertebral body that suggests greater weight transmission through the vertebral body, a characteristic more similar to modern humans (Meyer, 2005, 2008).

At the beginning of the 20th century, Boule (1911–1913) proposed that Neandertals showed a lower degree of lumbar lordosis when compared to modern humans, which would indicate an intermediate state between chimpanzees and modern humans. The first studies of the Shanidar Neandertals (Trinkaus, 1983) and Kebara 2 (Arensburg, 1991) suggested that there were no

DOI of original article: http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.02.008.
* Corresponding author.
E-mail address: asier.gomezo@ehu.eus (A. Gómez-Olivencia).

http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.01.006
0047-2484/© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

differences between Neandertals and modern humans in the lumbar region. Sanders (1995) showed that the Neandertal individual Shanidar 3 has lumbar vertebral bodies more kyphotic than the average for modern humans at all lumbar levels except for L5, in which it is more lordotic. More recent analysis of the Kebara 2 lumbar spine identified many metric and morphological differences between Neandertals and modern humans (Been, 2005). These differences were not limited to the size and orientation of the transverse process, orientation of the upper articular facet, or the vertebral foramen, but were also found in the vertebral body. The lower ventral heights resulted in more kyphotic vertebral bodies in L1–L3 (Been et al., 2010). This was previously noted by Weber and Pusch (2008) and is consistent with the observations made by Boule (1911–1913), as more kyphotic vertebral bodies in the upper lumbar spine result in a less lordotic spine (Been et al., 2012). A less lordotic spine is linked to the lower degree of pelvic incidence of the sacrum in Neandertals (Been et al., 2014), a characteristic already present in the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain) middle Pleistocene population, which is phylogenetically related to Neandertals (Gómez-Olivencia, 2009; Bonmatí et al., 2010; Arsuaga et al., 2014, 2015; Meyer et al., 2016). Neandertal lumbar lordosis appears lower than that estimated for australopiths and *Homo erectus* (Been et al., 2012, 2014), assuming that KNM-WT 15000 (Latimer and Ward, 1993) represents the modal value for *H. erectus*. Thus, lower lumbar lordosis in Neandertals represents a derived characteristic of the lineage. Additionally, the preliminary analysis of the middle Pleistocene fossils from Sima de los Huesos suggests that the Neandertal characteristics in the lumbar spine probably arose in a mosaic fashion (Gómez-Olivencia, 2009; Arsuaga et al., 2015; Gómez-Olivencia and Arsuaga, 2015; see below). In *Homo sapiens*, the slight increase in lumbar lordosis compared to australopiths and *H. erectus* could be also considered derived (Been et al., 2012, 2014).

This paper continues previous work (Gómez-Olivencia et al., 2013a) on the Neandertal vertebral column (the first paper being an in-depth analysis of the cervical spine). The main objective of this second paper is to quantify and further refine our understanding of the extent of: a) morphological variation within the Neandertal lumbar spine, and b) morphological differences between the lumbar regions of Neandertals and modern humans. Previous studies concentrated on more limited aspects of vertebral morphology (e.g., Been et al., 2010). Here we use the corrected anatomical determinations for the La Chapelle-aux-Saints 1 (LC1) individual (Gómez-Olivencia, 2013a), enlarge the Neandertal sample, explore a larger number of metric variables in order to investigate the extent of the morphological differences in the Neandertal lumbar spine, and, if differences are identified, whether or not they are limited to individual vertebrae. The null hypothesis (H0) of morphological similarity between Neandertals and modern humans, as proposed by Trinkaus (1983) and Arensburg (1991), is tested. The alternative hypothesis (H1) is that there are indeed differences in the lumbar spine between Neandertals and modern humans.

2. Materials and methods

2.1. Assumptions and terminology

In this study, it is assumed that the Neandertal presacral spine is composed of 24 elements based on the fact that the most complete Neandertal spine (Kebara 2; Arensburg, 1991) has this number. Moreover, some studies also propose that the last common ancestor of chimpanzees and modern humans had 24 presacral vertebrae (Pilbeam, 2004; Gómez-Olivencia and Gómez-Robles, 2016; Williams et al., 2016 and references therein; contra McCollum et al., 2010), which has also been assumed for the European middle Pleistocene populations ancestral to Neandertals (Gómez-Olivencia, 2009; Bonmatí et al., 2010). In this paper, the last five pre-sacral, post-transitional vertebrae of Neandertals are studied. In modern humans, these correspond (from a modal point of view) to the lumbar vertebrae. However, the thoraco-lumbar border has shifted caudally (sensu Barnes, 1994), resulting in the presence of "lumbar ribs" in the L1s of Kebara 2 and Shanidar 3 (Ogilvie et al., 1998), half of the currently-known Neandertal L1 (or fifth pre-sacral vertebra) hypodigm. Although in the medical literature the term "lumbar rib" is used (e.g., Nakajima et al., 2014), some authors, following Schultz and Straus (1945), consider these to be thoracic vertebrae (e.g., Williams et al., 2016 and references therein). Thus, for the sake of simplicity, and in order not to compare vertebrae from different absolute levels, we assume (with a count starting from the atlas – C1) that Neandertals had a vertebral formula similar to that of modern humans (7:12:5:5) and call the last five presacral vertebrae "lumbar vertebrae" (see also Trinkaus, 1983; Ogilvie et al., 1998), which in all cases are post-transitional, irrespective of the presence of shifts in the thoraco-lumbar border.

2.2. Materials

The Neandertal sample was composed of the same eight individuals that were studied in the previous study of the cervical vertebrae (Gómez-Olivencia et al., 2013a): Kebara 2 (K2), La Ferrassie 1 (LF1), Regourdou 1 (R1), and Shanidar 1 to 4 (Sh.1 to Sh.4). Where possible, the original fossils or casts were studied directly but in some cases radiographs and data from the literature were used. Table 1 provides general information about these Neandertal individuals, the source of data, and the comparative samples, comprising recent and fossil modern humans, KNM-WT 15000 (*H. erectus*), and specimens from the middle Pleistocene site of Sima de los Huesos.

The recently revised anatomical determinations for the lumbar vertebrae of La Chapelle-aux-Saints 1 (LC1) are followed (Gómez-Olivencia, 2013a). Previous studies provided a good description of individuals K2, LC1, LF1, and R1 (Arensburg, 1991; Gómez-Olivencia, 2013a, b; Gómez-Olivencia et al., 2013b). Shanidar 3 is known to have reconstructed parts (Trinkaus, 1983) but has been only partially depicted, and the degree of reconstruction of this individual is not known. Thus we provide photos in different views for these fossils (see Supplementary Online Material [SOM] Figure S1).

The recent modern human comparative sample ($n = 73$) is composed of European ($n = 41$) and European American ($n = 32$) adult males. Individuals older than 45 years were avoided to minimize the presence of degenerative changes. The modern comparative sample was selected to have statures (based on humerus and femur bicondylar length) similar to the Neandertal sample studied here (see Table 1). The Neandertals used in this study are male or of uncertain sex but with a size similar to males. Thus, we only used male modern humans in the general metric comparison that are similar in size to the studied sample in order to avoid confounding issues of sexual dimorphism and general size. Additionally, radiographs of a modern Israeli male sample ($n = 56$) were used to assess two aspects related to the lumbar lordosis: the direct wedging angle of the vertebral body and the inferior articular facet angle (Been et al., 2012). Finally, a pooled ancestry sample was used to assess the orientation of the transverse process in cranial and dorsal views, and the orientation of the upper articular facets in cranial view (Been, 2005; Been et al., 2010). For certain measurements, additional fossil samples were used (Table 1). These include published data from the Pelvis 1 individual from the middle Pleistocene Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca; Gómez-

Table 1
Comparative specimens and samples.

Species/chronology Specimen/sample	Sex	*n*	Source of data	Lumbar vertebrae used in this study	Humerus length (in mm) mean ± SD (minimum–maximum)	Bi-iliac breadth (in mm) mean ± SD (minimum–maximum)[a]	Femur bicondylar length (in mm) mean ± SD (minimum–maximum)	Femoral head diameter (in mm) mean ± SD (minimum–maximum)[a]	Cranial capacity (cc)	Chronological attribution	Additional references
Homo neanderthalensis											
Kebara 2	Male	1	Original[b]	L1–L5	–/324	(313)	–	(47.8)	–	60 ± 3.5 ka	Arensburg (1991), Valladas and Valladas (1991)
La Chapelle-aux-Saints 1	Male	1	Original[c]	L1, L3–L5	312 (Right)	(292)	(430–440) (Right)	52.4	1593	56 ± 4 and 47 ± 3 ka	Boule (1911–1913), Trinkaus (1985, 2011), Heim (1989), Raynal (1990), Gómez-Olivencia (2013a)
La Ferrassie 1	Male	1	Original[c]	L1–L5	339/335		–/(458)	54.0	1626	72 ka	Heim (1976, 1982), Ruff et al. (1997), Gómez-Olivencia (2013b)
Regourdou 1		1	Original[d]	L1, L5	310 (Right)		–	(45.9)	–	MIS5?	Piveteau (1963–1966), Vandermeersch and Trinkaus (1995), Delpech (1996), Gómez-Olivencia et al. (2013b), Maureille et al. (2015)
Shanidar 1	Male	1	Published data	L1, L2–L5	–		(458)/–		1600	50 ka	Trinkaus (1983)
Shanidar 2	Male	1	Cast[b]	L1–L4	–		–		–	100 ka	Trinkaus (1983)
Shanidar 3	Male	1	Original[d]	L1–L5	(319)/–		–		–	50 ka	Trinkaus (1983), Ogilvie et al. (1998)
Shanidar 4	Male	1	Published data	L1, L4	(305)/–		–	49.2	–	100 ka	Trinkaus (1983)
Middle Pleistocene *Homo*											
Sima de los Huesos-Pelvis 1 individual	Male	1	Published data	L3, L5	–	335	–	(50.8)	–	430 ka	Gómez-Olivencia (2009), Bonmatí et al. (2010), Arsuaga et al. (2014, 2015)
African *Homo erectus*											
KNM-WT 15000	Male	1	Cast[e]	L4–L5	Immature		Immature		Immature	1.6 Ma	Brown et al. (1985), Latimer and Ward (1993), Haeusler et al. (2002, 2011), Schiess et al. (2014)
Homo sapiens											
European American	Male	26	Original[e]	L1–L5	326.74 ± 16.45 (288.5–357.1)	281.04 ± 15.37 (245–318)	450.11 ± 23.58 (387.6–485.1)	48.03 ± 2.24 (44.6–52.4)	1489.40 ± 112.08 (1278.8–1693.8) *n* = 25	Modern	
European American	Male	6	Original[f]	L1–L5	326.08 ± 20.30 (301.5–356.0)		442.83 ± 35.18 (386.5–477.5)	49.35 ± 4.65 (44.7–54.6)	–	Modern	
European	Male	41	Original[g]	L1–L5	314.80 ± 9.38 (302.0–330.0)		428.71 ± 19.36 (388.0–475.0)	48.03 ± 2.24 (44.6–52.41)	–	Modern	
Israeli	Male	56	Radiographs[h]	L1–L5						Modern	Been et al. (2012)
Pooled ancestry (India, Egypt, Israel, Japan, sub-Saharan Africa)	Male	41	Original[b,i,j,k]	L1–L5							Been et al. (2010)
Cro-Magnon (CM 4281, CM 4289)	Male	2	Original[c]	L5	–		–		–	27,680 ± 270 years BP	Vallois and Billy (1965a, b), Henry-Gambier (2002)
Dolní Věstonice	Male?	2/1	Published data	L4–L5	–	264 (DV13), 260 (DV14)	–		–	26,640 ± 110 years BP	Sládek et al. (2000)

[a] Data for Neandertals and the estimation of the FHD for Pelvis 1 from Sima de los Huesos from Trinkaus (2011) and Plavcan et al. (2014). Data for the modern human comparative sample collected by AGO.
[b] Dept. of Anatomy and Anthropology, Tel Aviv University, Tel Aviv (Israel).
[c] Musée de l'Homme, Paris (France).
[d] Musée d'art et d'archéologie du Périgord, Perigueux (France).
[e] Smithsonian Institution-National Museum of Natural History, Washington (DC, USA).
[f] Cleveland Museum of Natural History (Hamann-Todd Collection), Cleveland (Ohio, USA).
[g] Department of Anthropology, University of Iowa, Iowa City (Iowa, USA).
[h] Laboratorio de Evolución Humana, Universidad de Burgos, Burgos (Spain).
[i] Private Clinic, Ra'anana (Israel).
[j] Tel Aviv University osteological collection, Tel Aviv (Israel).
[k] Duckworth collection, University of Cambridge, Cambridge (United Kingdom).

Table 2
Measurement definitions.[a]

Anatomical region	Variable	Abbreviation[b]	Measurement: Unilateral [U]/Bilateral [B] (measurement taken on right and/or left)/ Calculated using formula [F]	Description
General	Maximum dorso-ventral diameter	MaxDVDi	U	Measured in the mid-sagittal plane. Maximum measurement from the most ventral point to the most distal point of the vertebra.
	Maximum transverse diameter	MaxTrDi	U	Maximum transverse diameter between the most lateral points of the transverse processes.
	Superior transverse diameter	SupTrDi	U	Maximum transverse diameter between the most lateral points of the cranial (upper) articular facets, including the mammillary processes.
	Inferior transverse diameter	ITrD	U	Maximum transverse diameter between the most lateral points of the caudal (lower) articular facets.
Vertebral foramen	Canal dorso-ventral diameter	M10	U	Measured in the mid-sagittal plane. Maximum distance from the dorsalmost point of the vertebral body to the ventralmost point of the neural arch.
	Canal transverse diameter	M11	U	Maximum transverse diameter of the vertebral foramen.
Vertebral body	Body ventral cranio-caudal diameter (height)	M1	U	Measured in the mid-sagittal plane. Maximum cranio-caudal diameter between the ventralmost points of the cranial and caudal surfaces, parallel to the ventral surface of the vertebral body.
	Body dorsal cranio-caudal diameter (height)	M2	U	Measured in the mid-sagittal plane. Maximum cranio-caudal diameter between the dorsalmost points of the cranial and caudal surfaces, parallel to the dorsal surface of the vertebral body. In the axis, it is measured from the limit between the dens and the upper right articular facet to the center of the dorsalmost edge of the caudal surface of the vertebral body.
	Body median cranio-caudal diameter (height)	M3	U	Measured in the mid-sagittal plane. Maximum cranio-caudal diameter between the central points of the cranial and caudal surfaces of the vertebral body.
	Body superior dorso-ventral diameter	M4	U	Measured in the mid-sagittal plane. Maximum dorso-ventral distance between the ventralmost and caudalmost edges of the superior (cranial) surface of the vertebral body.
	Body inferior dorso-ventral diameter	M5	U	Measured in the mid-sagittal plane. Maximum dorso-ventral distance between the ventralmost and caudalmost edges of the inferior (caudal) surface of the vertebral body.
	Body median dorso-ventral diameter	M6	U	Measured in the mid-sagittal plane. Dorso-ventral distance between the ventral and dorsal walls of the vertebral body.
	Body superior transverse diameter	M7	U	Maximum transverse distance between the most lateral points of superior (cranial) surface of the vertebral body.
	Body inferior transverse diameter	M8	U	Maximum transverse distance between the most lateral points of inferior (caudal) surface of the vertebral body.
	Body median transverse diameter	M9	U	Transverse distance in the middle part of the vertebral body.
	Wedging angle	WAng	F	Following Digiovanni et al. (1989): 2 arc tan {[(M2 − M1)/2]/M4}
	Direct wedging angle	DiWAng	U	Radiograph/photograph. In lateral view, angle between the line formed by the cranial surface of the vertebral body and the line formed by the caudal surface of the vertebral body (see Been et al., 2012).
Pedicles	Pedicles: maximum diameter	PedMaxDi	B	Maximum value of the pedicle.
	Pedicles: minimum diameter	PedMinDi	B	Minimum value of the pedicle.
Transverse process	Transverse process maximum length (TrPrMaxLe)	TrPrMaxLe	B	Maximum value from the internal part of the vertebral foramen to the furthest point of the tip of the transverse process.
	Transverse process horizontal angle	TrPrHAng	B	In cranial view, angle between the mid-sagittal plane and the axis of the transverse process. Lower values indicate more ventrally oriented transverse processes; higher values indicate more dorsally oriented transverse processes; values around 90° indicate laterally oriented transverse processes.
	Transverse process coronal angle	TrPrCAng	B	In dorsal view, angle between the mid-sagittal plane and the axis of the transverse process. Lower values indicate more cranially oriented transverse processes; higher values indicate more caudally oriented transverse processes; values around 90° indicate laterally oriented transverse processes.

(*continued on next page*)

Table 2 (*continued*)

Anatomical region	Variable	Abbreviation[b]	Measurement: Unilateral [U]/Bilateral [B] (measurement taken on right and/or left)/ Calculated using formula [F]	Description
Neural arch	Bi-articular diameter	BiArtDi	B	Maximum diameter from the cranialmost point of the upper articular facet to the caudalmost point of the lower articular facet.
	Minimum transverse diameter of the neural arch	MinTrDiNeAr	U	Minimum value measured at the lateral parts of the pars interarticularis.
Articular facets	Upper articular facet: cranio-caudal diameter	UFaCrCdDi	B	Maximum diameter from the cranialmost point and the caudalmost point of the upper articular facet.
	Upper articular facet transverse diameter	UFaTrDi	B	Maximum transverse diameter from the medialmost point to the lateralmost point of the upper articular facet.
	Upper articular facet angle	UFaAng	B	In cranial view, angle between the mid-sagittal plane and the line formed by the medialmost and lateralmost points of the upper articular facet (see also Been et al., 2010). Lower values indicate more medio-laterally oriented facets; higher values indicate more para-sagitally oriented facets.
	Lower articular facet: cranio-caudal diameter	LwCrCdDi	B	Maximum diameter from the cranialmost point and the caudalmost point of the lower articular facet.
	Lower articular facet transverse diameter	LwFaTrDi	B	Maximum transverse diameter from the medialmost point to the lateralmost point of the lower articular facet.
	Lower articular facet angles	LwFaAng	U	Radiograph/photograph. In lateral view, angle between the line formed by the cranial surface of the vertebral body and the axis formed by the lower articular facets (see Been et al., 2012)
Laminae	Laminae: cranio-caudal diameter	LamCrCdDi	B	Measured at the center of the lamina. Maximum cranio-caudal diameter parallel to the dorsal surface of the lamina.
	Laminae: thickness	LamTh	B	Measured at the center of the lamina. Thickness of the lamina perpendicular to the dorsal surface of the lamina.
Spinous process	Spinous process length	SpPrLe	U	Maximum length of the spinous process, measured parallel to the cranial border of the spinous process.
	Spinous process: minimum cranio-caudal diameter	SpPrMinCrCdDi	U	Minimum cranio-caudal diameter of the spinous process measured at the narrowest point before the mediolateral expansion of the tip.
	Spinous process: minimum transverse diameter	SpPrMinTrDi	U	Minimum transverse diameter of the spinous process measured at the narrowest point before the mediolateral expansion of the tip.
	Spinous process: cranio-caudal diameter of the tip	SpPrCrCdDiTp	U	Cranio-caudal diameter of the tip of the spinous process.

[a] In some cases, some measurements have not been taken due to poor preservation of the specimens.
[b] Whenever possible we have used Martin's (M) numbers (Bräuer, 1988).

Olivencia, 2009; Bonmatí et al., 2010; Arsuaga et al., 2015), as well as data from fossil *H. sapiens* (Cro-Magnon and Dolní Věstonice; see Table 1).

2.3. Metric variables, non-metric traits, and analysis

The metric variables are defined in Table 2, with most depicted in Figure 1. Measurements on bones/fossils/casts were taken using digital callipers except for angles that were taken using a goniometer. Additional measurements were recorded from radiographs or photographs using a goniometer. The wedging angle was calculated following Digiovanni et al. (1989), with positive values indicating lordotic wedging while negative values indicate kyphotic wedging. The existence of pathological lesions in some of the Neandertals studied here has been well-documented (e.g., La Chapelle-aux-Saints 1, see Boule, 1911–1913; Trinkaus, 1985; Dawson and Trinkaus, 1997; or La Ferrassie 1, Gómez-Olivencia, 2013b). The measurements affected by pathology have been reported. If possible "non-pathological" values were estimated and used in the subsequent analyses. The estimated values were reported when the original morphology was discernible. When this was not possible, the value affected by pathology is reported, noted as pathological, but excluded from subsequent analyses. All the measurements and estimations were taken by AGO, except those related to the direct wedging angle (DiWAng) of the vertebral body, the lower articular facet angle, the orientation of the transverse process (in both views), and the articular facet, all of which were taken by EB.

Univariate analyses were performed in two steps. First, each of the Neandertal individuals was compared to our modern male comparison sample using z-scores. Significant values, i.e., z-score values beyond 1.96 ($p < 0.05$) and 2.576 ($p < 0.01$) standard deviations (Sokal and Rohlf, 1981) and/or beyond the range of our modern comparative sample were highlighted. Second, when the Neandertal sample was $n > 1$, it was compared as a whole to the modern male comparative sample, using the two-tailed Wilcoxon signed rank test, which in this case is equivalent to Mann–Whitney's U-test (Wilcoxon, 1945; Mann and Whitney, 1947). We have chosen a non-parametric statistical analysis to provide more conservative tests, due to the small sample size of Neandertals, although this makes it more difficult to reject the null hypothesis of equality between the median of the samples. Univariate and bivariate plots were used to illustrate and characterize vertebral

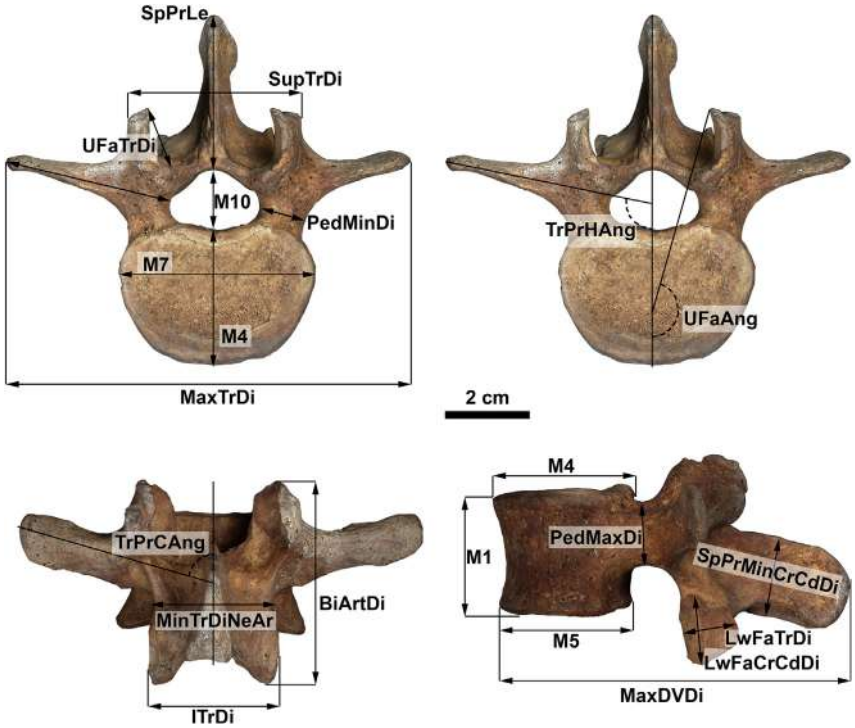


Figure 1. Some of the variables used in the osteometric analysis as defined in Table 2. Recent human L3 in cranial (top), dorsal (bottom left), and left lateral (bottom right) views.

size and shape. Statistical analyses and graphics were performed in the R statistical environment (R Core Team, 2016).

3. Results

Significant metric and morphological differences between the Neandertal sample and the modern human sample were found in all the lumbar vertebrae (see Tables 3 (L1), 4 (L2), 5 (L3), 6 (L4), 7 (L5), 8–10). Neandertals had a lower ventral height of the body (Martin number [M]1) that was statistically significant in L2–L3 but marginally non-significant in L1 (Tables 3–5). Neandertals also showed dorso-ventrally enlarged diameters (M4, M5, M6) of the vertebral bodies in L1–L5 with different degrees of significance (Tables 3–7). The marginally wider vertebral bodies (M7) in L4–L5 were due to the large values evident in LC1. The lower values in the ventral height of the body (M1) resulted in significant differences in the wedging of the L1–L3 vertebral body, regardless of how it was measured (Table 8). The Neandertal L4 specimens showed wedging angles that were closer to the modern human samples, being marginally not significantly or unequivocally not significantly different depending on whether the wedging angle (Digiovanni et al., 1989) or the direct wedging angle (Been et al., 2012), respectively, was used. Neandertal L5s showed a wedging angle that was not significantly different from that of modern humans. The sum of the Neandertal wedging in L1–L5 was significantly different from that of modern humans. Neandertals showed lower values than modern humans (Table 8) in the angle between the lower articular facet and the upper surface of the vertebral body, a variable also related to lumbar lordosis (see Been et al., 2012). The estimated values of lumbar lordosis for each Neandertal individual were at the lower end of the modern human range and, in the case of Kebara 2, also significantly below the modern human mean (Table 8; Been et al., 2012, 2014).

The Neandertal vertebral foramen was dorso-ventrally large in L4 and L5 (Fig. 2), but not in Sima de los Huesos. In L4, the Neandertal foramina were significantly larger in both medio-lateral and dorso-ventral dimensions. In fact, for both variables, Neandertals were toward the upper limits of the recent human comparative sample. Neandertal canal transverse diameter (M11) values in L5 were above those of the modern comparative sample. This morphology in L5 was related to the increased length (in the dorso-medial direction) of the lamina noted by Been et al. (2010). It should also be noted that the union of the laminae in L5 was different in some Neandertals (e.g., LC1, Kebara 2) when compared to modern humans. In modern humans, the cranial edge of the union of the laminae is the ventralmost point of the dorsal edge of the vertebral foramen and the laminae move further (i.e., dorsally) apart in a caudal direction. In some Neandertals, this point was located about one third caudally from the cranial edge of the union of the laminae (Fig. 2). La Ferrassie 1 does not show this morphology, while in Shanidar 3 this region is not preserved.

Neandertals showed wider neural arches (MinTrDiNeAr) in L1–L5 (Tables 3–7). However, the superior and inferior transverse diameters were not statistically different from those of the modern human sample. Additionally, the arches were cranio-caudally (BiArtDi) longer in L1–L3 (Tables 3–5). Data on the maximum length of the transverse processes (TPs) are very limited, but Neandertals showed significantly longer TPs in L4 and L5 (Table 9). The Sima de los Huesos Pelvis 1 individual showed even longer TPs in the preserved vertebrae (L3 and L5; Gómez-Olivencia, 2009; Bonmatí et al., 2010). On the contrary, the immature KNM-WT 15000 shows a L4 TP length similar to the modern human mean and a L5 TP length significantly smaller than modern humans. Only in Kebara 2 could TP maximum length be measured for all lumbar vertebrae. In this individual, the largest maximum TP length was located at the L4 and not at the L3, as in modern humans (Table 9). Neandertals also showed more laterally oriented TPs in L2–L4, and more cranially oriented TPs in L1–L3 (Fig. 3; Table 9), as was shown by Been et al. (2010).

Table 3
Raw dimensions (in mm) of the Neandertal first lumbar vertebra (L1), summary statistics of the recent human sample, and results of the z-score analysis and the Mann–Whitney (M–W) test between Neandertals and recent humans.[a]

Variable	Kebara 2	La Chapelle -aux-Saints 1	La Ferrassie 1	Regourdou 1	Shanidar 1	Shanidar 2	Shanidar 3	Shanidar 4	Modern humans					M–W
									Mean	SD	Min	Max	*n*	
Preserved maximum dorso-ventral diameter		59.5		63.8		48.9								
Maximum dorso-ventral diameter (MaxDVDi)	73.8						81.6		77.86	3.73	70.0	86.8	53	NS
Maximum transverse diameter (MaxTrDi)	(70.0)								70.78	5.78	61.9	85.9	40	–
Superior transverse diameter (SupTrDi)	39.6	(42.5)							40.68	3.45	30.1	49.4	53	NS
Superior transverse minimum diameter (SupTrMinDi)	20.0	20.0							18.43	1.52	15.7	21.7	55	NS
Inferior transverse diameter (ITrD)	29.6	27.7					28.7		27.61	3.27	20.0	36.9	27	NS
Canal dorso-ventral diameter (M10)	18.0	16.8		17.3			18.1		17.44	1.13	13.5	19.4	58	NS
Canal transverse diameter (M11)	19.8	22.4		23.3		19.9	20.2		21.94	1.54	19.3	27.3	58	NS
Body cranio-caudal ventral diameter (height) (M1)	24.4	23.4		25.8			23.4		25.60	1.77	21.5	29.1	52	Marg
Body cranio-caudal dorsal diameter (height) (M2)	27.5	28.2		(28.4)			28.5		27.28	1.40	22.2	31.5	57	NS
Body cranio-caudal median diameter (height) (M3)	22.5			21.0			21.9		24.09	1.64	20.0	28.7	48	*
Body superior dorso-ventral diameter (M4)	31.9	**(35.0)***		(32.4)			34.6† (32.5)		30.76	2.02	26.7	35.4	56	Marg
Body inferior dorso-ventral diameter (M5)	34.8			34.6			34.9† (34.4)		31.22	2.06	26.5	36.1	56	*
Body median dorso-ventral diameter (M6)	**32.1***			31.3			28.0		28.28	1.87	24.6	32.0	56	Marg
Body superior transverse diameter (M7)	42.0			45.5			49.5† (47.0)		44.13	2.80	39.1	52.1	57	NS
Body inferior transverse diameter (M8)	45.3			(48.0)			55.1† (48.0)		46.96	2.99	41.6	55.7	56	NS
Body median transverse diameter (M9)	37.8			40.3			39.1		38.00	2.71	32.2	45.1	55	NS
Pedicles: maximum diameter (PedMaxDi) (right/left)	**18.1***/17.4	14.3/15.3		16.5/17.3		15.2/15.9	17.2/16.2		15.55	1.19	12.9	20.3	58	NS/Marg
Pedicles: minimum diameter (PedMinDi) (right/left)	7.4/7.3	10.5/10.7		8.8/10.3		6.1/6.6	9.0/9.6		7.61	1.76	4.6	11.2	57	NS/NS
Bi-articular diameter (BiArtDi) (right/left)	47.8/48.9	51.2/–				48.8/–	**53.3***/–		46.96	2.89	40.4	53.6	58	*/–
Minimum transverse diameter of the neural arch (MinTrDiNeAr)	27.4	**29.7****	24.6	**30.3****		**(28.8)***	25.2		24.20	1.98	20.3	28.5	57	**
Upper articular facet cranio-caudal diameter (UFaCrCdDi) (right/left)	14.2/13.2	13.0/12.3		–/10.6		14.3/12.6			12.77	1.89	9.1	16.6	51	NS/NS
Upper articular facet transverse diameter (UFaTrDi) (right/left)	9.8/11.5	–/13.8		–/12.5		11.7/12.1			12.10	1.48	9.7	16.8	49	NS/NS
Lower articular facet cranio-caudal diameter (LwCrCdDi) (right/left)	15.7/18.2	**21.0****/–		14.3/–			**20.7****/15.9		15.12	1.83	12.4	20.1	24	*/NS
Lower articular facet transverse diameter (LwFaTrDi) (right/left)	10.5/10.4	**14.1****/–		11.9/–		10.5/–	13.2/**14.8****		11.09	1.14	9.0	13.8	24	NS/NS
Laminae: cranio-caudal diameter (LamCrCdDi) (right/left)	20.9/21.3	21.5/22.3		20.2/–		(19.2)/–	23.0/23.3		21.15	1.95	17.9	27.8	55	NS/NS
Laminae: thickness (LamTh) (right/left)	4.4/4.3	**3.2***/4.1		3.9/4.1			5.1/5.9		5.26	0.95	3.4	7.2	29	*/NS
Spinous process length (SpPrLe)	**23.6***				31.0	(31.8)	32.7	**25.0***	30.35	2.72	24.8	37.7	55	NS
Spinous process: minimum cranio-caudal diameter (SpPrMinCrCdDi)			**12.8****			15.7	17.1		18.25	2.11	14.4	23.9	56	*
Spinous process: minimum transverse diameter (SpPrMinTrDi)	5.7		6.7			7.6	6.3		6.37	1.06	4.7	9.3	56	NS
Spinous process: cranio-caudal diameter of the tip (SpPrCrCdDiTp)	(17.0)					**14.2***	18.4		21.49	2.98	16.1	28.7	52	*

[a] Values in parentheses are estimated. Values underlined are outside the range of the modern human comparative sample. SD = standard deviation; Min = minimum; Max = maximum. Values with a † are affected by pathology. The z-score and Mann–Whitney analyses values with a * or ** are significantly different from the modern male comparative sample (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$). Values in bold indicate those values that are significantly different and/or outside of the range of the modern human sample. Cells that contain two entries are for the right and left sides (right/left), unless in modern humans in which only the right side has been taken. In the Mann–Whitney analysis, a "–" means that the analysis was not performed because the Neandertal sample was $n < 2$. NS = non-significant ($p > 0.1$). Marg = Marginally significant ($0.1 > p > 0.05$).

Table 4
Raw dimensions (in mm) of the Neandertal second lumbar vertebra (L2), summary statistics of the recent human sample, and results of the z-score analysis and the Mann–Whitney (M–W) test between Neandertals and recent humans.[a]

Variable	Kebara 2	La Ferrassie 1 (#21)	Shanidar 2	Shanidar 3	Modern humans					M–W
					Mean	SD	Min	Max	*n*	
Preserved maximum dorso-ventral diameter	68.0		53.0	71.0						
Maximum dorso-ventral diameter (MaxDVDi)					81.31	4.04	72.9	90.7	54	
Maximum transverse diameter (MaxTrDi)	**90.2***				78.92	4.79	70.0	88.5	39	–
Superior transverse diameter (SupTrDi)	41.8				42.86	3.43	35.9	50.8	56	–
Superior transverse minimum diameter (SupTrMinDi)	20.9				18.82	1.85	13.4	23.6	59	–
Inferior transverse diameter (ITrD)	29.5			32.9	29.67	3.76	21.6	36.9	31	NS
Canal dorso-ventral diameter (M10)	16.9				16.48	1.18	13.0	18.6	59	–
Canal transverse diameter (M11)	20.7				21.93	1.48	19.2	26.9	59	–
Body cranio-caudal ventral diameter (height) (M1)	23.8			24.8	26.92	1.74	23.2	30.7	56	*
Body cranio-caudal dorsal diameter (height) (M2)	27.9			(29.5)	27.61	1.56	24.5	31.1	58	NS
Body cranio-caudal median diameter (height) (M3)	22.0			20.8	23.97	1.77	19.7	28.3	50	Marg
Body superior dorso-ventral diameter (M4)	34.6			37.0† (34.3)	31.69	2.10	26.5	36.5	55	Marg
Body inferior dorso-ventral diameter (M5)	36.2			(33.0)	32.13	2.09	28.2	37.3	55	NS
Body median dorso-ventral diameter (M6)	33.1				29.11	2.04	26.2	34.3	56	–
Body superior transverse diameter (M7)	44.2			(50.6)	45.68	2.94	40.9	54.3	56	NS
Body inferior transverse diameter (M8)	46.8			55.5† (51.7)	48.97	3.26	44.0	59.4	56	NS
Body median transverse diameter (M9)	38.2			41.9	38.95	2.96	32.9	48.1	57	NS
Pedicles: maximum diameter (PedMaxDi) (right/left)	**18.1***/16.4		16.1/–		15.07	1.32	12.0	18.6	59	Marg/–
Pedicles: minimum diameter (PedMinDi) (right/left)	8.4/9.0		7.3/–		7.85	1.52	3.8	10.7	59	NS/–
Bi-articular diameter (BiArtDi) (right/left)	49.9/51.3		52.3/–	–/(51.5)	48.75	3.08	41.2	57.0	59	NS/NS
Minimum transverse diameter of the neural arch (MinTrDiNeAr)	28.0			**31.9****	25.83	1.89	21.7	29.6	59	*
Upper articular facet cranio-caudal diameter (UFaCrCdDi) (right/left)	13.8/15.3		16.3/14.8	–/17.2	15.09	2.17	8.9	21.2	55	NS/NS
Upper articular facet transverse diameter (UFaTrDi) (right/left)	11.8/12.3		14.8/13.6	–/15.5	13.77	1.57	11.2	17.9	55	NS/NS
Lower articular facet cranio-caudal diameter (LwCrCdDi) (right/left)	16.8/18.9	–/16.6	17.9/–	–/26.5†	16.93	2.48	11.5	22.4	27	NS/NS
Lower articular facet transverse diameter (LwFaTrDi) (right/left)	11.1/10.6	–/**(16.0)****	11.7/–	13.6/16.7†	12.32	1.34	10.4	15.5	27	NS/–
Laminae: cranio-caudal diameter (LamCrCdDi) (right/left)	22.5/23.4	–/22.3	22.7/–	26.6/25.3	22.10	3.11	17.6	38.8	59	NS/NS
Laminae: thickness (LamTh) (right/left)	5.2/4.7		5.8/–		5.65	1.03	3.7	8.4	31	NS/–
Spinous process length (SpPrLe)			33.5		34.32	3.49	20.5	40.9	57	–
Spinous process: minimum cranio-caudal diameter (SpPrMinCrCdDi)			**(23.0)***		18.69	1.88	14.2	23.3	58	–
Spinous process: minimum transverse diameter (SpPrMinTrDi)			(6.1)		6.08	1.11	4.0	9.2	57	–
Spinous process: cranio-caudal diameter of the tip (SpPrCrCdDiTp)			26.6		23.37	2.80	18.0	29.5	51	–

[a] Values in parentheses are estimated. Values underlined are outside the range of the modern human comparative sample. SD = standard deviation; Min = minimum; Max = maximum. Values with a † are affected by pathology. The z-score and Mann–Whitney analyses values with a * or two ** are significantly different from the modern male comparative sample (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$). Values in bold indicate those values that are significantly different and/or outside of the range of the modern human sample. Cells that contain two entries are for the right and left sides (right/left), unless in modern humans in which only the right side has been taken. In the Mann–Whitney analysis, a "–" means that the analysis was not performed because the Neandertal sample was $n < 2$. NS = non-significant ($p > 0.1$). Marg = Marginally significant ($0.1 > p > 0.05$).

Neandertal upper articular facets were more sagittally oriented in L2 and L3, while there was not such a clear pattern in L1 (Table 10). This more sagittal orientation indicates a rotation of the upper articular facets that results in increased minimum distances between the upper articular facets (SupTrMinDi) in L2–L3 (statistically significant only in the latter as L2 is represented only by Shanidar 2; see the dorsal views of the L3s of K2 Neandertal and a modern human in Fig. 3).

In part due to incompleteness (seen for example in most lumbar vertebrae of the K2 individual), there is a dearth of data regarding the Neandertal lumbar spinous process (Duday and Arensburg, 1991). Another problem is the presence of Baastrup disease (or "kissing spines"), which affects the thickness of the L4 spinous process in LC1 (Table 6) and the thickness of the tip of the spinous process in the L3 and L4 of Shanidar 3 (see Ogilvie et al., 1998). Notwithstanding the reduced sample, the cranio-caudal dimension of the Neandertal spinous process was smaller in L1 (significantly; Table 3) and L5 (marginally non-significant; Table 7) but significantly larger in L2–L3 (Tables 4 and 5).

4. Discussion

There are significant metric and morphological differences between Neandertals and the modern human comparative samples for all lumbar vertebrae, but not all differ in the same way. Whereas differences in the vertebral foramen are confined to the lowermost lumbar vertebrae (L4 and L5), differences in the orientation of the upper articular facets appear in the uppermost lumbar vertebrae (L2–L3 and possibly L1) and differences in the transverse process horizontal angle appear in L2–L4. Our results are consistent with other studies that found significant differences in other regions of the Neandertal spine (e.g., Been, 2005, 2012, 2014, 2017, in press; Gómez-Olivencia et al., 2007, 2013a, b; Gómez-Olivencia, 2009; Toussaint et al., in press), but through our more in-depth metric analysis, enlarged Neandertal sample, and use of inferential statistics, we now have a more comprehensive understanding of how Neandertal and modern human spines are different. Although not formally included here because of uncertainties over its exact anatomical position and to which of the two adult individuals it belongs, the fragmentary adult lumbar vertebra recently found at Spy, which has been directly dated as contemporaneous with the adult specimens previously dated by Semal et al. (2009), corresponds to the morphological patterns noted here (Toussaint et al., in press).

While this study compared vertebrae of broadly similar overall sizes, the question of whether the identified differences in lumbar morphology between Neandertals and modern humans are due to differences in general body size remains. In this study, the modern human comparative sample had (in general terms) statures that are similar to the Neandertal sample studied, as inferred by similarities between humerus and femur bicondylar length (Table 1). However, when compared to modern humans, Neandertals have, on average, slightly wider bodies and larger articulations of the long bones, which have been related to

Table 5
Raw dimensions (in mm) of the Neandertal third lumbar vertebra (L3), summary statistics of the recent human sample, and results of the z-score analysis and the Mann–Whitney (M–W) test between Neandertals and recent humans.[a]

Variable	Kebara 2	La Chapelle-aux-Saints 1	La Ferrassie 1	Shanidar 1	Shanidar 2	Shanidar 3	Modern humans					M–W
							Mean	SD	Min	Max	*n*	
Preserved maximum dorso-ventral diameter		63.8	45.0		52.8							
Maximum dorso-ventral diameter (MaxDVDi)						82.5	82.36	4.05	74.4	91.4	51	–
Maximum transverse diameter (MaxTrDi)	96.3						87.48	6.29	72.2	101.1	44	–
Superior transverse diameter (SupTrDi)	39.4	(46.5)					43.51	3.84	35.6	51.1	56	NS
Superior transverse minimum diameter (SupTrMinDi)	21.8	22.9					18.25	2.49	12.5	23.1	59	*
Inferior transverse diameter (ITrD)	33.0						32.85	3.79	23.7	41.4	30	–
Canal dorso-ventral diameter (M10)	17.2	16.4				(16.0)	15.53	1.47	12.3	19.0	59	NS
Canal transverse diameter (M11)	22.3	24.3		**18.8***		22.4	21.93	1.50	19.6	27.1	59	NS
Body cranio-caudal ventral diameter (height) (M1)	**23.4****	(24.7)	(25.5)	25.0		27.0	27.82	1.69	24.0	31.1	56	**
Body cranio-caudal dorsal diameter (height) (M2)	28.0	27.2	28.8			29.2	27.27	1.79	24.1	31.7	58	NS
Body cranio-caudal median diameter (height) (M3)	20.9	21.2	(21.0)			20.5	23.76	1.95	19.5	27.5	49	**
Body superior dorso-ventral diameter (M4)	36.4	**(36.8)***	>44.7† **(37.0)***			33.1	32.54	1.99	28.7	38.1	56	**
Body inferior dorso-ventral diameter (M5)	35.3	**(37.0)***	44.5† **(37.0)***			33.2	32.70	2.15	29.0	38.1	56	*
Body median dorso-ventral diameter (M6)	34.4† **(33.9)***	**36.9****				29.6	30.02	1.80	26.8	35.1	56	Marg
Body superior transverse diameter (M7)	47.3	50.4	53.5† (49.8)			52.0	48.12	3.00	43.0	57.6	55	NS
Body inferior transverse diameter (M8)	53.2† (51.3)	53.5	57.0† (52.5)	45.5		52.3	51.54	3.18	45.6	61.5	55	NS
Body median transverse diameter (M9)	40.1	45.0	**47.6***				40.95	2.94	36.7	50.6	56	NS
Pedicles: maximum diameter (PedMaxDi) (right/left)	16.2/18.2	15.2/15.0			15.5/–	(15.5)/15.6	14.95	1.76	8.4	18.6	59	NS/NS
Pedicles: minimum diameter (PedMinDi) (right/left)	9.7/9.4	12.1/12.5			8.5/–	–/(12.5)	9.51	1.60	5.9	14.0	59	NS/Marg
Bi-articular diameter (BiArtDi) (right/left)	50.4† (49.0)/49.3		–/(51.0)		48.3/–	–/52.7	47.33	3.04	40.6	55.8	58	NS/*
Minimum transverse diameter of the neural arch (MinTrDiNeAr)	31.8		30.1		**33.9***		28.70	2.23	24.1	33.9	59	*
Upper articular facet cranio-caudal diameter (UFaCrCdDi) (right/left)	15.7/15.8	17.4/–			–/14.9	–/19.2	15.62	2.40	9.9	22.7	55	NS/NS
Upper articular facet transverse diameter (UFaTrDi) (right/left)	**12.2**/12.6	15.8/–			–/15.7	–/16.9	15.12	1.58	12.3	18.5	55	NS/NS
Lower articular facet cranio-caudal diameter (LwCrCdDi) (right/left)	19.5† (17.4)/16.4		21.5/27.0†		18.6/–	–/**(23.0)****	16.96	1.60	13.6	19.9	26	NS/NS
Lower articular facet transverse diameter (LwFaTrDi) (right/left)	11.2† (9.4)/**9.5***		–/16.7†		12.0/–	–/**16.0****	12.34	1.32	8.8	14.4	26	NS/NS
Laminae: cranio-caudal diameter (LamCrCdDi) (right/left)	24.1/23.6		22.5/22.7		23.5/23.4	–/(23.3)	22.44	2.50	16.7	29.4	59	NS/NS
Laminae: thickness (LamTh) (right/left)	4.3/4.5		**7.5***/6.4		6.2/7.0	–/5.6	5.57	0.87	4.1	7.6	28	NS/NS
Spinous process length (SpPrLe)				**29.5***	32.0	(36.4)	36.75	2.97	30.8	43.3	53	Marg
Spinous process: minimum cranio-caudal diameter (SpPrMinCrCdDi)					**24.7***	**25.1****	18.86	2.35	14.2	25.9	56	*
Spinous process: minimum transverse diameter (SpPrMinTrDi)			7.0		6.4	6.6	6.62	1.17	4.3	9.4	53	NS
Spinous process: cranio-caudal diameter of the tip (SpPrCrCdDiTp)					(25.5)	26.9	23.37	3.01	17.8	30.6	51	NS

[a] Values in parentheses are estimated. Values underlined are outside the range of the modern human comparative sample. SD = standard deviation; Min = minimum; Max = maximum. Values with a † are affected by pathology. The z-score and Mann–Whitney analyses values with a * or two ** are significantly different from the modern male comparative sample (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$). Values in bold indicate those values that are significantly different and/or outside of the range of the modern human sample. Cells that contain two entries are for the right and left sides (right/left), unless in modern humans in which only the right side has been taken. In the Mann–Whitney analysis, a "–" means that the analysis was not performed because the Neandertal sample was $n < 2$. NS = non-significant ($p > 0.1$). Marg = Marginally significant ($0.1 > p > 0.05$).

larger body masses in this species. It could be hypothesized that some of the differences detected in Neandertal lumbar morphology are related to the larger body mass (relative to stature) of Neandertals. While some of the differences detected could be allometric, the fact that Neandertal vertebrae show variables that are significantly larger, significantly smaller, or similar to modern humans, points to general morphological differences. In our view these differences are related to changes in posture coupled with differences in body shape and are not simply a matter of differences of size/robustness.

4.1. Lumbar lordosis in Neandertals, covariation within the lumbar spine, and comparison with other anatomical regions

The development of lumbar lordosis is a hallmark in human evolution, related to the acquisition of bipedal posture (Aiello and Dean, 1990). The degree of wedging of the vertebral bodies (measured using two different methods) and the orientation of the lower articular facets, which are correlated with the lumbar lordosis, are also consistent with studies based on sacral orientation that indicate the Neandertal estimated mean lumbar lordosis

Table 6
Raw dimensions (in mm) of the Neandertal fourth lumbar vertebra (L4), summary statistics of the recent human sample, and results of the z-score analysis and the t Mann–Whitney (M–W) test between Neandertals and recent humans.[a]

Variable	Kebara 2	La Chapelle-aux-Saints 1	La Ferrassie 1	Shanidar 1	Shanidar 2	Shanidar 3	Shanidar 4	Modern humans					M–W
								Mean	SD	Min	Max	*n*	
Preserved maximum dorso-ventral diameter	68.4	80.8	33.3		50.5	61.9							
Maximum dorso-ventral diameter (MaxDVDi)		(83.0)						81.05	4.25	72.7	90.4	56	–
Superior transverse diameter (SupTrDi)	43.6	(47.5)						47.06	4.15	36.0	56.5	57	NS
Superior transverse minimum diameter (SupTrMinDi)	22.9	21.5						18.70	2.52	14.1	25.7	59	*
Inferior transverse diameter (ITrD)	41.4	46.0						40.42	4.32	30.1	49.3	31	NS
Canal dorso-ventral diameter (M10)	19.0	**20.9****						15.84	1.73	13.1	20.7	59	*
Canal transverse diameter (M11)	23.8	**26.4***	25.5			24.5		22.12	1.75	18.8	27.0	59	**
Body cranio-caudal ventral diameter (height) (M1)	26.0	(26.5)		27.0		28.9		28.00	1.64	22.4	31.9	51	NS
Body cranio-caudal dorsal diameter (height) (M2)	27.9	26.1				29.0		26.47	2.04	22.0	31.4	57	NS
Body cranio-caudal median diameter (height) (M3)	20.8	**19.3***				21.8		23.79	2.05	19.6	29.4	51	*
Body superior dorso-ventral diameter (M4)	35.4	**(39.5)****				33.8		32.84	2.23	29.3	38.4	52	Marg
Body inferior dorso-ventral diameter (M5)	35.4	**(38.6)***				34.6		33.72	2.22	30.0	37.7	56	NS
Body median dorso-ventral diameter (M6)	33.0					30.3		30.93	2.00	27.1	35.7	56	NS
Body superior transverse diameter (M7)	54.0† (50.7)	**(57.0)***				(54.0)		50.0	3.18	43.5	60.4	55	Marg
Body inferior transverse diameter (M8)	55.8† (52.9)	56.4		51.1		54.3		52.47	3.23	45.0	62.7	56	NS
Body median transverse diameter (M9)	43.1	**49.5***				45.3		43.41	2.79	38.0	53.2	58	NS
Pedicles: maximum diameter (PedMaxDi) (right/left)	15.2/15.6	18.7/19.1			15.9/–	(18.4)/18.8		15.80	1.83	12.4	21.1	59	NS/Marg
Pedicles: minimum diameter (PedMinDi) (right/left)	12.1/11.4	11.0/11.3			9.8/–	(10.6)/12.8		10.74	1.58	7.0	15.7	59	NS/NS
Bi-articular diameter (BiArtDi) (right/left)	44.1/43.3	–/48.1	49.1/47.8†		43.6/46.7† (43.5)	–/46.3		44.64	2.85	37.6	50.4	57	NS/NS
Minimum transverse diameter of the neural arch (MinTrDiNeAr)	34.0	**43.2****	33.8† (35.0)		36.6			33.36	3.28	26.7	40.3	59	Marg
Upper articular facet cranio-caudal diameter (UFaCrCdDi) (right/left)	17.4/16.1		17.8/**19.7***		15.2/16.3	–/**21.4****		15.70	1.76	11.5	20.6	55	NS/*
Upper articular facet transverse diameter (UFaTrDi) (right/left)	14.4/**12.0***		(19.0)/(19.0)		–/13.5	–/18.1		15.74	1.75	11.2	20.5	55	NS/NS
Lower articular facet cranio-caudal diameter (LwCrCdDi) (right/left)	13.7/14.1	–/16.7	14.0/23.9†		17.0/18.5†	–/18.9		16.44	1.63	13.2	20.2	27	NS/NS
Lower articular facet transverse diameter (LwFaTrDi) (right/left)	11.7/11.6	–/13.8	(15.5)/18.8†		**10.9***/13.6	–/14.3		13.46	1.29	11.4	15.9	27	NS/NS
Laminae: cranio-caudal diameter (LamCrCdDi) (right/left)	18.9/19.6	26.2†/19.1	18.7/20.3		18.5/19.3			20.57	2.77	14.6	27.6	59	NS/NS
Laminae: thickness (LamTh) (right/left)	6.3/5.3	3.6/3.7	**7.6***/**8.3****		5.4/6.1	–/7.3		5.23	1.07	3.3	6.6	23	NS/NS
Spinous process length (SpPrLe)				35.0	30.3	>28.0	**(26.0)***	34.28	3.45	26.5	40.8	56	*
Spinous process: minimum cranio-caudal diameter (SpPrMinCrCdDi)		(18.5)			19.0			18.15	2.44	12.9	22.9	57	NS
Spinous process: minimum transverse diameter (SpPrMinTrDi)		13.2†	6.8		8.8			6.67	1.24	4.0	9.6	58	NS
Spinous process: cranio-caudal diameter of the tip (SpPrCrCdDiTp)					21.0	23.8†		20.90	2.80	13.3	26.8	54	–

[a] Values in parentheses are estimated. Values underlined are outside the range of the modern human comparative sample. SD = standard deviation; Min = minimum; Max = maximum. Values with a † are affected by pathology. The z-score and Mann–Whitney analyses values with a * or two ** are significantly different from the modern male comparative sample (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$). Values in bold indicate those values that are significantly different and/or outside of the range of the modern human sample. Cells that contain two entries are for the right and left sides (right/left), unless in modern humans in which only the right side has been taken. In the Mann–Whitney analysis, a "–" means that the analysis was not performed because the Neandertal sample was $n < 2$. NS = non-significant ($p > 0.1$). Marg = Marginally significant ($0.1 > p > 0.05$).

value between L1 and L5 is lower than the mean for modern humans (Been et al., 2012, 2014; Figs. 4 and 5). The consistency of the results that arise from the study of the lumbar spine and sacrum are not surprising given the tight inter-relationship between sacral orientation (using pelvic incidence as proxy) and lumbar lordosis (Boulay et al., 2006), in which less vertical (i.e., more tilted) sacra are associated with greater lordosis. Neandertals follow this pattern: their lower degree of lumbar lordosis is related to their more vertically oriented sacra (as reflected by lower values of pelvic incidence; Been et al., 2012, 2014) and a sacrum more ventrally located in the pelvis (Been et al., 2016), which results in a spine more invaginated into the thorax (Gómez-Olivencia et al., 2015; see Been et al., in press for a full review). In fact, the lower degree of angulation of the lower articular facets in L5 is related to the more vertical position of the sacrum as shown by the differences in the pelvic incidence values observed by Been et al. (2014).

The extent to which the differences found in this study are all related to posture in the Neandertal lineage is a matter of great interest. A lower degree of lordosis could also explain the longer bi-articular diameters (i.e., the distance between the cranial-most point of the upper articular facet and the most caudal point of the lower articular facet) in L1–L3. More lordotic lumbar

Table 7
Raw dimensions (in mm) of the Neandertal fifth lumbar vertebra (L5), summary statistics of the recent human sample, and results of the z-score analysis and the Mann–Whitney (M–W) test between Neandertals and recent humans.[a]

Variable	Kebara 2	La Chapelle-aux-Saints 1	La Ferrassie 1	Regourdou 1	Shanidar 1	Shanidar 3	Modern humans					M–W
							Mean	SD	Min	Max	*n*	
Preserved maximum dorso-ventral diameter	68.6		60.0	35.5		57.9						
Maximum dorso-ventral diameter (MaxDVDi)		81.0					76.08	3.79	69.5	83.4	53	–
Maximum transverse diameter (MaxTrDi)	99.9	(89.0)				**104.6****	88.15	6.14	74.7	104.2	45	Marg
Superior transverse diameter (SupTrDi)	52.2	56.3				(52.0)	53.44	4.47	42.1	62.2	57	NS
Superior transverse minimum diameter (SupTrMinDi)	24.9	25.6				**(28.9)***	21.41	3.61	15.1	30.7	58	*
Inferior transverse diameter (ITrD)	57.3†				45.5		50.81	6.99	30.4	61.2	29	–
Canal dorso-ventral diameter (M10)	**23.0****	**23.5****					16.96	2.18	11.4	22.5	57	*
Canal transverse diameter (M11)	23.2	**29.7***	26.2			**(31.2)****	24.56	2.54	19.1	34.1	59	Marg
Body cranio-caudal ventral diameter (height) (M1)	29.8	(29.0)		(29.2)	(27.5)	30.6	28.34	1.71	23.3	32.2	56	NS
Body cranio-caudal dorsal diameter (height) (M2)	24.5	24.6		25.3		25.3	24.32	1.77	20.8	28.7	56	NS
Body cranio-caudal median diameter (height) (M3)	20.2	20.6		**18.3***		20.3	22.31	1.71	18.5	27.8	55	**
Body superior dorso-ventral diameter (M4)	34.9	(38.0)				36.1	33.69	2.24	28.9	39.8	56	*
Body inferior dorso-ventral diameter (M5)	32.9			(36.5)		**37.7***	33.45	2.14	28.4	39.1	56	NS
Body median dorso-ventral diameter (M6)	31.6					33.0	31.07	1.94	27.6	35.1	57	NS
Body superior transverse diameter (M7)	51.8	**(59.0)***				(55.9)	51.81	3.59	45.6	62.5	56	Marg
Body inferior transverse diameter (M8)	49.4	**(58.0)***				56.2	51.71	2.67	45.1	58.8	54	NS
Body median transverse diameter (M9)	43.9	47.0				47.5	47.95	3.16	41.7	57.4	57	NS
Pedicles: maximum diameter (PedMaxDi) (right/left)	19.5/18.7	22.3/19.6	–/18.3			(18.4)/21.9	20.51	2.38	10.1	25.0	59	NS/NS
Pedicles: minimum diameter (PedMinDi) (right/left)	12.3/11.2	13.4/13.5	–/9.7			(10.6)/9.8	11.26	1.15	9.2	14.8	59	NS/NS
Bi-articular diameter (BiArtDi) (right/left)	39.8/40.6	–/41.8	–/45.1†				40.96	2.41	35.9	47.6	57	–/NS
Minimum transverse diameter of the neural arch (MinTrDiNeAr)	47.9	**51.1****	43.7			**53.7****	41.91	3.32	36.3	50.0	58	**
Upper articular facet cranio-caudal diameter (UFaCrCdDi) (right/left)	13.2/12.6	16.2†/18.2	–/19.0†			–/**19.4***	15.77	1.65	12.0	20.2	54	–/NS
Upper articular facet transverse diameter (UFaTrDi) (right/left)	14.6/14.9	17.8/16.6	–/20.5†			–/(14.6)	16.53	1.65	13.3	21.3	54	NS/NS
Lower articular facet cranio-caudal diameter (LwCrCdDi) (right/left)	23.4†/19.2	–/18.1	19.7/(19.5)				17.54	1.68	15.0	21.2	27	–/NS
Lower articular facet transverse diameter (LwFaTrDi) (right/left)	21.1†/17.1		14.6/20.7†				15.55	1.90	11.4	19.0	26	–/–
Laminae: cranio-caudal diameter (LamCrCdDi) (right/left)	16.9/17.3	18.5/18.0	–/16.0				16.58	2.44	11.5	23.6	57	NS/NS
Laminae: thickness (LamTh) (right/left)	3.8/4.6	2.5/3.3	5.2/8.0†				4.88	1.39	2.5	7.7	17	NS/NS
Spinous process length (SpPrLe)		**20.6***			30.0		29.05	3.71	19.6	36.3	54	NS
Spinous process: minimum cranio-caudal diameter (SpPrMinCrCdDi)		21.0	17.7				15.79	3.13	11.4	30.4	49	Marg
Spinous process: minimum transverse diameter (SpPrMinTrDi)		**12.2****	7.3				6.30	2.10	3.4	15.5	49	Marg
Spinous process: cranio-caudal diameter of the tip (SpPrCrCdDiTp)		14.6					17.80	3.12	12.4	26.0	50	–

[a] Values in parentheses are estimated. Values underlined are outside the range of the modern human comparative sample. SD = standard deviation; Min = minimum; Max = maximum. Values with a † are affected by pathology. The z-score and Mann–Whitney analyses values with a * or two ** are significantly different from the modern male comparative sample (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$). Values in bold indicate those values that are significantly different and/or outside of the range of the modern human sample. Cells that contain two entries are for the right and left sides (right/left), unless in modern humans in which only the right side has been taken. In the Mann–Whitney analysis, a "–" means that the analysis was not performed because the Neandertal sample was $n < 2$. NS = non-significant ($p > 0.1$). Marg = Marginally significant ($0.1 > p > 0.05$).

spines will show larger cranio-caudal diameters at the ventral part of the vertebra (i.e., at the ventral height of the vertebral body—M1) and smaller diameters in the dorsal part of the vertebra (i.e., the bi-articular dimension). However, further evidence will be required to determine whether the wider neural arches of Neandertals are related to their lower lordosis. Among modern humans, individuals with a reduced lordosis also show significantly longer and more laterally oriented transverse processes, although they do not reach the extremes of Neandertal morphology (Fox, 2013). In the case of the middle Pleistocene Sima de los Huesos population, the pelvic incidence of two pelves suggests a lower degree of lordosis (Bonmatí et al., 2010; Been et al., 2014); the transverse processes of the mid-lumbar vertebrae are not laterally oriented as in Neandertals. Thus, we can hypothesize that the extremely lateral orientation of the transverse processes in Neandertals is not just a by-product of their reduced lumbar lordosis. Moreover, it can be hypothesized that the presence of longer transverse processes in Neandertals may

Table 8
Raw dimensions of the variables implicated in, and/or used to calculate lumbar lordosis in Neandertals, lumbar lordosis values and estimations in Neandertals, summary statistics for the modern human sample, and the results of the z-score and Mann–Whitney (MW) test between Neandertals and recent humans.[a]

Variable	Kebara 2	La Chapelle-aux-Saints 1	La Ferrassie 1	Regourdou 1	Shanidar 3	Modern humans					M–W
						Mean	SD	Min	Max	*n*	
Wedging angle of the vertebral body[b]											
L1	5.6	7.8		4.6	**9.0***	3.27	2.56	−3.4	9.0	51	*
L2	**6.8***				**7.8****	1.19	2.33	−4.2	5.6	55	*
L3	**7.2****	3.9	**5.1***		3.8	−0.97	2.63	−6.0	4.6	56	**
L4	3.1	−0.6			0.2	−2.60	3.07	−10.6	4.1	51	Marg
L5	−8.7	−6.6			−8.4	−6.96	2.99	−14.0	−1.0	54	NS
Sum L1-L5	**14.0***				**12.4**	−7.18	10.49	−35.5	12.3	45	*
Direct wedging angle of the vertebral body[c]											
L1	−7	−6		**−9***	**−9***	−3.8	2.6	−10	0	55	**
L2	**−7****				−5	−1.5	2.8	−8	5	55	**
L3	**−7****	−5			−4	−0.5	2.5	−10	4	55	**
L4	−2	1			1	1.7	2.8	−5	7	55	NS
L5	9	10			10	8.0	3.5	0	15	55	NS
Sum L1-L5	−14				−7	3.9	9.3	−19	24	55	**
Lower articular facet angle[b]											
L1	88	87		93	89	93.2	4.7	81	111	56	*
L2	87					96.8	5.5	85	111	56	–
L3	89				95	100.2	6.2	88	116	56	Marg
L4	98	102			99	105.5	5.3	94	120	56	*
L5	103	101				113.6	6.8	95	129	56	**
Sum L1-L5	**465****					509.4	14.9	479	544	56	–
Lumbar lordosis											
Lumbar spine[d]	**25***	32			31	51.1	11.0	24	75		**
Pelvic incidence[e]	**29***/36					51.2	11.1	32	78	47	–

[a] Values underlined are outside the range of the modern human comparative sample. SD = standard deviation; Min = minimum; Max = maximum. The z-score and Mann–Whitney analyses values with a * or two ** are significantly different from the modern male comparative sample (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$). Values in bold indicate those values that are significantly different and/or outside of the range of the modern human sample. In the Mann–Whitney analysis, a "–" means that the analysis was not performed because the Neandertal sample was $n < 2$. NS = non-significant ($p > 0.1$). Marg = Marginally significant ($0.1 > p > 0.05$).
[b] Following Digiovanni et al. (1989). Positive values indicate lordotic wedging, while negative values indicate kyphotic wedging.
[c] Following Been et al. (2012). Contrary to the previous method, positive values indicate kyphotic wedging, while negative values indicate lordotic wedging. Spy 737a L1 (less likely a L2) has a wedging angle of 9.65° (using the Digiovanni et al., 1989 method), which is the largest value in the Neandertal sample, and would be consistent with the rest of the Neandertals.
[d] Following Been et al. (2012).
[e] Following Been et al. (2014).

Table 9
Raw dimensions of the variables related to the length and orientation of the transverse processes in Neandertals and two additional fossil specimens, summary statistics for the modern human sample, and the result of the z-score and the Mann–Whitney (M–W) test between Neandertals and recent humans.[a]

Variable	Neandertals			Modern humans					M–W	Middle Pleistocene *Homo*	African *Homo erectus*
	Kebara 2	La Chapelle-aux-Saints 1	Shanidar 3	Mean	SD	Min	Max	*n*		Sima de los Huesos Pelvis 1 specimen	KNM-WT 15000
Transverse process maximum length (TrPrMaxLe) (in mm) (right/left)[b]											
L1	–/27.6 (lumbar rib)			26.31	3.57	17.6	34.8	45	–		
L2	35.7/35.2			31.15	2.64	25.1	36.7	42	–		
L3	37.3/39.7			35.25	3.55	28.7	43.2	45	–	**46.3****/–	
L4	–/**42.7***		–/**(43.4)***	34.02	3.62	27.3	41.9	36	**		35.2/–
L5	**39.1****/**40.3****		36.7/**38.2***	32.60	2.52	27.7	37.7	48	**/**	–/**(40.5)****	**22.1****/–
Transverse process horizontal angle (TrPrHAng) (in °) (right/left)[c]											
L1	111/109			109	9	87	123	38	–		
L2	**95***/**96***			111	7	100	130	39	–		
L3	**92****/**90****	**(88)****/**(87)****		111	7	95	128	41	*/**	111.2/–	
L4	**90****/**93***		–/(97)	112	8	95	132	40	–/*		106/–
L5	100/105		109/128	114	9	92	131	40	NS/NS		127/–
Transverse process coronal angle (TrPrCAng) (in °) (right/left)[c]											
L1	**60****/**60****			89	7	70	99	38	–		
L2	**71***/**71***			85	7	75	95	39	–		
L3	**64****/**62****	[78]/**[76*]**		86	5	68	96	41	NS/NS		
L4	73/74		–/(77)	79	5	62	90	40	–/NS		86/–
L5	74/74		(73)/81	82	6	68	95	40	**/NS		90/–

[a] Values in parentheses are estimated. Values underlined are outside the range of the modern human comparative sample. SD = standard deviation; Min = minimum; Max = maximum. Cells that contain two entries are for the right and left sides (right/left). The z-score and Mann–Whitney analyses values with a * or two ** are significantly different from the modern male comparative sample (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$). Values in bold indicate those values that are significantly different and/or outside of the range of the modern human sample. In the Mann–Whitney analysis, a "–" means that the analysis was not performed because the Neandertal sample was $n < 2$. NS = non-significant ($p > 0.1$).
[b] Recent human data from this study.
[c] Recent human data from Been et al. (2010).

Table 10
Raw dimensions (in °) of the Neandertal upper facet orientation and results of the z-score and the Mann–Whitney (M–W) test between Neandertals and modern humans.[a]

Vertebra	K2	LC1	Shanidar 2	Shanidar 3	Modern humans					
					Mean	SD	Min	Max	*n*	M–W
L1	152/163	136/151	–/158		147/144	14.8/14.6	98/95	169/165	31/31	NS/*
L2	156/161		158/–		150/147	9.7/9.0	127/130	171/167	31/31	**/–
L3	162/168	160/160	160/162	–/173	149/147	8.8/9.0	130/133	168/172	33/33	**/**
L4	150/154	141/141	168/168		141/140	11.0/12.0	118/118	163/163	33/33	NS/NS
L5	134/119	128/144		–/134	133/131	9.8/11.7	118/104	155/150	33/32	NS/NS

[a] Cells that contain two entries are for the right and left sides (right/left). In the Mann–Whitney analysis, a "–" means that the analysis was not performed because the Neandertal sample was $n < 2$. NS = non-significant ($p > 0.1$). Marg = Marginally significant ($0.1 > p > 0.05$), * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$.

be related to other general body-size variables such as a wide pelvis. This could explain the even longer transverse processes present in the Sima de los Huesos L3 of the Pelvis 1 individual (Gómez-Olivencia, 2009; Bonmatí et al., 2010), as the pelves of Sima de los Huesos are even wider than those of Neandertals (Bonmatí et al., 2010; Arsuaga et al., 2015).

Neandertals show enlarged canals in the anteroposterior direction in L4 and L5, however, this is not found among the middle Pleistocene population of Sima de los Huesos, which is ancestral to Neandertals (Bonmatí et al., 2010; Arsuaga et al., 2015). Due to the inferred small lordosis present in both Neandertals and Sima de los Huesos hominins, we speculate that this trait is likely not

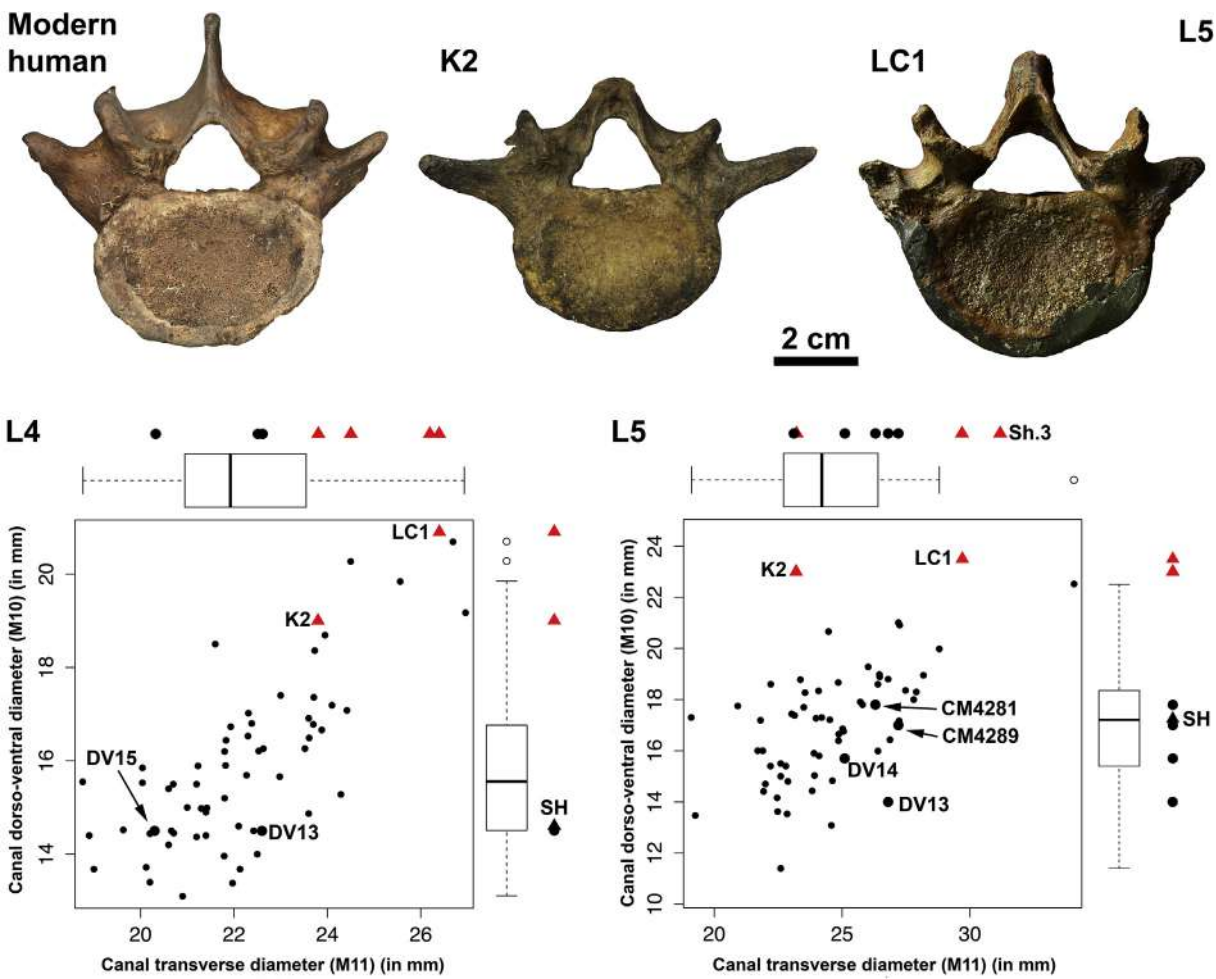


Figure 2. Cranial views of the fifth lumbar vertebra (L5) of the Kebara 2 (K2) and La Chapelle-aux-Saints 1 (LC1) Neandertals compared to a modern human fifth lumbar vertebra and bivariate and univariate plots of the vertebral foramen variables for L4 and L5. Neandertals show dorso-ventrally significantly longer vertebral foramina in L4 and L5. In the case of L4, this is probably related to the large mediolateral dimension of the vertebral foramen. Conversely, in L5, Neandertals show values that are outside the range of our modern human comparative sample regardless of the transverse diameter of the foramen. Upper Paleolithic modern humans from Dolní Věstonice (DV) and Cro-Magnon (CM) are well within recent modern human variation. It should be noted that the current information for the European middle Pleistocene (Sima de los Huesos = SH) shows that this population has a dorso-ventral dimension of the vertebral foramen (M10) more similar to modern humans (currently only the M10 values are available for these fossils; Bonmatí et al., 2010). Thus, we propose that the enlarged dorso-ventral diameter of the vertebral foramen is a derived characteristic only present in Neandertals. Black dots represent modern human means; larger black dots represent fossil modern humans; red triangles represent Neandertals; the black triangles represent the SH Pelvis 1 individual. Box and whiskers represent the modern human univariate descriptive statistics (median, Q1, Q3, etc.) for each of the variables. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

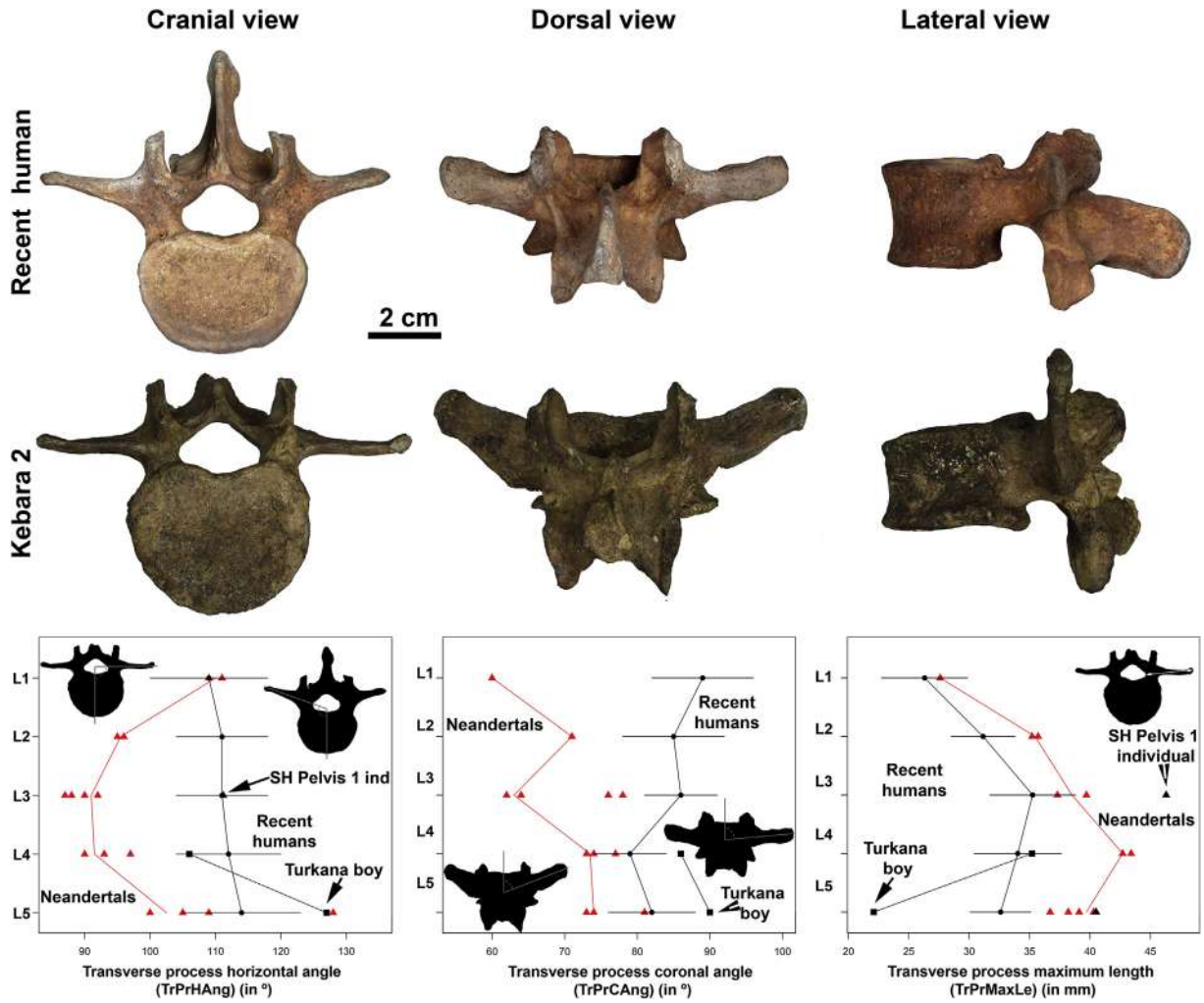


Figure 3. Comparison of a recent human L3 to Kebara 2 in cranial, dorsal, and lateral views. Note that Kebara 2 does not preserve the spinous process, and the transverse processes show a more lateral orientation in cranial view and a more cranial orientation in both dorsal and lateral views. In the univariate analysis below, it is possible to see the differences in the transverse process horizontal angle at L2–L4 and differences in the transverse process coronal angle at L1–L3. Information on maximum length is very limited, as only Kebara 2 preserves all the transverse processes. Neandertals show significantly longer transverse processes in L4 and L5, with the maximum value in the only individual that preserves all the TPs (i.e., Kebara 2) being at L4, and not L3 as in modern humans. Black dots represent modern human means and the horizontal lines represent one standard deviation; black squares represent KNM-WT 15000 (Turkana boy); red triangles represent Neandertals; the black triangles represent the SH Pelvis 1 individual. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

associated with their small lumbar lordosis, although explanations for the presence of this trait remain elusive at this point.

4.2. Significance of the morphology of the Neandertal lumbar spine: biomechanical and postural implications

In order to preliminarily assess the biomechanical implications of the distinct Neandertal lumbar morphology, we compared the literature regarding modern human individuals with hypolordosis (i.e., a low degree of lordosis) and a high degree of lordosis (hyperlordosis; Table 11). Flattening of the lumbar spine gives the spine a high compressive strength and reduces stress on intervertebral joints and intervertebral discs (Adams and Hutton, 1985). Under large axial loads, modern humans exert slight flattening of the lumbar spine to protect the passive spinal structures (intervertebral discs and ligaments). Small lordosis angles reduce the shear forces acting on the lower lumbar spine under axial loading, therefore minimizing the risk of anterior slippage of the lower lumbar vertebrae (spondylolisthesis; Shirazi-Adl and Parnianpour, 1999; Neumann, 2013). High lordosis angles exert high shear force on the lower lumbar spine and increase risk for spondylolisthesis (Neumann, 2013) under axial loading. On the other hand, the normal curves of the spine help it to act as a shock absorber by reducing its longitudinal stiffness. Therefore, the lower degree of lordosis present in Neandertals likely resulted in an advantageous vertical weight transmission, despite less efficient shock absorption (Been et al., 2012).

Related to a lower degree of lordosis, the thoracic kyphosis in the Kebara 2 (K2) individual (the only one which preserves sufficient thoracic vertebrae to assess this curvature) is lower than in modern humans, although not significantly. The virtual reconstruction of the vertebral column of K2 has put into relation the curvatures present at the thoracic and lumbar levels and it has been possible to assess the spino-pelvic alignment of this individual (Been et al., 2017, in press). The curvatures of the vertebral column in Neandertals, though different from modern humans, were well balanced and stable by minimal muscular activity exerting force, i.e., maintained an “economic” equilibrium (Been et al., 2016, in press). “Economic” in this context refers to “economic in terms of stress on the musculo-ligamentous

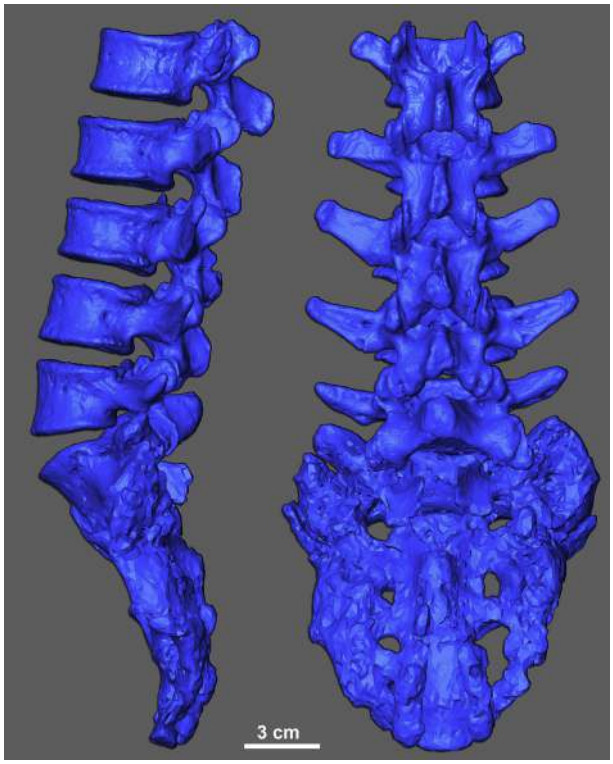


Figure 4. Lateral (left) and dorsal (right) views of the 3D virtual reconstruction of the Kebara 2 lumbar spine. This figure is based on Been et al. (2011, 2017). The fourth lumbar vertebra has been virtually reconstructed: the left (complete) transverse process was mirror-imaged in order to substitute the fragmentary right side. In lateral view, note the more vertical sacrum and the less lordotic lumbar spine. The amount of lordosis of this individual was calculated based on Been et al. (2012, 2014). In both views, note that only the spinous process of L1 is reasonably complete (see Duday and Arensburg, 1991).

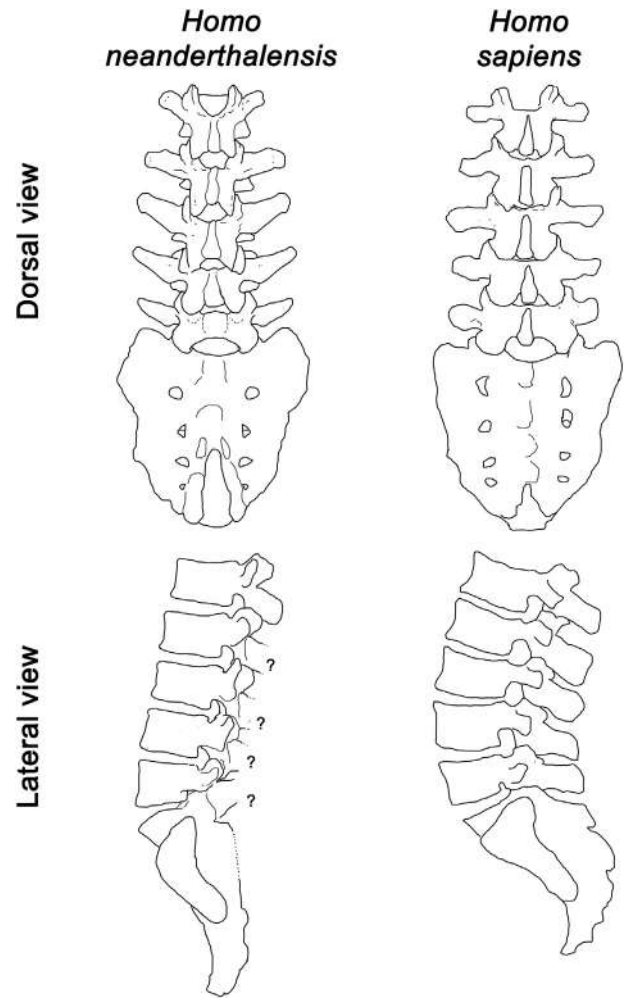


Figure 5. Comparison of the Neandertal (left) and modern human (right) lumbar spines in dorsal (top) and lateral (bottom) views. The Neandertal drawing is based on the reconstruction of Kebara 2 presented in Figure 5. The incompleteness of most of the spinous processes of this individual is represented by a "?" in lateral view. Note that we have not included the spinous processes of the Neandertal reconstruction as no individual preserves them with sufficient completeness. Neandertals show, when compared to modern humans, more cranial orientation of the transverse processes, a lower degree of lordosis, and a more vertical sacrum.

structures and muscle contractions necessary for its maintenance" (Legaye, 2011: 221).

The Neandertal lumbo-sacral joint seems to show a paradoxical structure: the pelvic incidence analysis suggests a less tilted (i.e., more vertical) sacrum in Neandertals, while the vertebral bodies of L5s show slightly more (though close to the mean) dorsal wedging than modern humans. Neandertals show some differences in the sacrum (Toussaint et al., in press), including the promontory angle (the angle between the sacral plateau and the ventral surface of S1). Neandertals show greater promontory angles than modern humans (Toussaint et al., in press). This means that, when sacra are oriented with the sacral plateaus in the same plane, Neandertals show a more vertical orientation of the ventral surface of the S1. Thus, in Neandertals, the more vertical position of the sacrum is achieved not only through a tilting of the sacrum, but there is also a morphological change in the S1 profile. This is responsible for the ~ 12° of difference (which is significant; see Table 8) in the orientation of the lower articular facet angle of the Neandertal L5s.

Additionally, the length and orientation of the transverse processes would be advantageous in lateral flexion. Longer transverse processes are probably related to the width of the sacrum and pelvis and would increase the lever arm of the muscles that insert in this area, and also of the iliolumbar ligaments in the case of L4 and L5, which resist motion rather than enhancing it. Additionally, the more lateral orientation in cranial view of these processes would likely increase the biomechanical advantage in lateral flexion, as was proposed in previous studies (i.e., Been et al., 2010). Neandertals show longer transverse processes in L4–L5, though probably not as long as those in their middle Pleistocene ancestors (Arsuaga et al., 2015). However, we do not know how this feature covaries with other anatomical regions, though it can be hypothesized that it could be correlated with the Neandertal wider lower trunk and wider pelvis (Gómez-Olivencia et al., 2015).

In the upper lumbar vertebrae, from L1 (in which there are marginal differences) to L3, the Neandertal zygapophyseal joints are more sagittally oriented than in modern humans. Their ability to resist ventral flexion or translational movement in this region is minimal, therefore enabling potentially greater sagittal plane motion (flexion and extension; Oatis, 2009; Benzel, 2011). However, if these articulations were more curved with the axis of curvature in the cranio-caudal direction, they could also result in a greater ability for horizontal rotation. This is something that will be tested in future studies with a more detailed assessment of these anatomical features.

In sum, when compared to modern humans, the differences in lumbar morphology detected in Neandertals imply biomechanical differences. Additional analysis (e.g., finite element analyses) could be used to investigate this further. It should be noted, however, that

Table 11
Comparison of biomechanical and gait variables in high versus small lordosis angles.

Biomechanical and gait variables	Hypolordosis	Hyperlordosis	References
Axial load	Can withstand high axial loads	Cannot withstand high axial loads	Adams and Hutton (1985), Shirazi-Adl and Parnianpour (1999), Meakin et al. (2008)
Amount of shear force developed under axial load	Small	High	Adams and Hutton (1985), Shirazi-Adl and Parnianpour (1999), Meakin et al. (2008)
Risk for developing anterior spondylolisthesis	Low	High	Neumann (2013)
Ground reaction force attenuation (shock absorbing)	Low	High	Kapandji (1974), Adams and Hutton (1985), Kobayashi et al. (2008)
Stress on apophyseal joints	Low	High	Adams and Hutton (1985), Neumann (2013)
Strain on posterior spinal ligaments	High	Low	Bogduk (1997), Shirazi-Adl and Parnianpour (1999)
Associated stride length	Short	Long	Grasso et al. (2000), Sarwahi et al. (2002), Hirose et al. (2004), Jang et al. (2009)
Walking velocity on flat terrain	Slow	Fast	Grasso et al. (2000), Sarwahi et al. (2002), Hirose et al. (2004), Jang et al. (2009)
Position of the line of gravity in relation to the center of the acetabulum	Anterior	Posterior	Legaye (2011)

we still do not know whether the observed differences in the lumbar spine are the result of selection, a by-product of changes in another anatomical region (Gould and Lewontin, 1979), or the result of genetic drift.

4.3. Limitations of this study

This study provides new data on the lumbar morphology of Neandertals, however, a number of aspects of lumbar morphology require further consideration and analysis. First, the currently available Neandertal sample comprises individuals that are either males or have sizes that are compatible with being males. The female Neandertal skeleton from Tabun does not preserve the lumbar spine. On the other hand, the vertebral column of La Ferrassie 2 is very fragmentary and has not been properly published since the inventory chapter by Heim (1976). For this individual, it would be necessary to perform a more detailed inventory similar to that done with the individuals La Ferrassie 1 and La Chapelle-aux-Saints 1 (Gómez-Olivencia, 2013a, b). Therefore, we still do not have a complete understanding of Neandertal variation and whether or not there is marked sexual dimorphism in features such as vertebral wedging, as was proposed for australopiths based on just two individuals (Whitcome et al., 2007).

Neandertals and modern humans show different patterns in the length of the lumbar TPs: the largest value is found in L3 among modern humans, while Kebara 2 (the only Neandertal with preserved transverse processes in all the lumbar vertebrae) shows the largest value in L4. We do not know whether the pattern present in Kebara 2 is representative of all Neandertals, as Kebara 2 shows the presence of lumbar ribs (as does Shanidar 3) due to a caudal shift in the thoracic-lumbar border (sensu Barnes, 1994; see also Ogilvie et al., 1998). Additionally, both Kebara 2 and Shanidar 3 feature vertebral foramina in L1 that are more circular in shape (i.e., a more thoracic-like morphology) than other Neandertal individuals such as Regourdou 1 and LC1 (see Table 3). Thus, additional Neandertal fossils that do not show these cranio-caudal shifts in their anatomic borders would be useful in order to investigate whether or not these shifts affect the morphology of other anatomical regions. From an evolutionary perspective, very few fossil from the genus *Homo* preserve their lumbar TPs, and thus it is not possible to assess the evolution of the length of lumbar TPs looking at the fossil record of the genus *Homo*. The African *H. erectus* individual KNM-WT 15000 preserves only the TPs of the L4 and L5, and the Sima de los Huesos Pelvis 1 individual preserves the TP of the L3 and L5. Thus, in neither of these individuals is it possible to assess which lumbar vertebra, the L3 or the L4, has the longest TP.

It also should be noted that two of the individuals studied here (LC1 and Shanidar 3) show degenerative changes characteristic of Baastrup disease (Ogilvie et al., 1998; Gómez-Olivencia, 2013a). This condition is a result of close proximity/contact of the spinous processes and can arise for a number of reasons, such as excessive lordosis and/or extensive disk-space loss, or extensive motion in the sagittal plane (flexion-extension; Ogilvie et al., 1998 and references therein). In the case of Neandertals, due to the postural differences described above, their thresholds for "excessive lordosis" would probably be different from those of modern humans. Additionally, degenerative changes derived from a strenuous hunter-gatherer lifestyle are to be expected in older individuals. Future studies should address whether the postural differences present in Neandertals (and their middle Pleistocene ancestors) would make them more prone to certain type of lesions (e.g., Sima de los Huesos Pelvis 1 individual; Bonmatí et al., 2010).

Finally, there remains a lack of detailed information on the potential differences in lumbar morphology among modern human populations with different lifestyles, beyond a higher prevalence of spondylolysis among Inuit populations (e.g., Tower and Pratt, 1990). The available information for Upper Paleolithic individuals such as those from Cro-Magnon and Dolní-Věstonice suggests that their morphology is more similar to our modern comparative sample than to Neandertals (Been et al., 2012). Hence, we are confident that the differences detected between Neandertals and recent industrial modern humans have not plastically arisen due to different lifestyles.

5. Summary and conclusions

This study is the most extensive metric and morphological analysis performed on the Neandertal lumbar spine. When compared with modern humans, Neandertals show: (1) smaller ventral heights of the body in L1–L3 (which result in more ventrally wedged vertebral bodies in L1–L3) and dorso-ventrally larger diameters of the vertebral bodies in L1–L5; (2) dorso-ventrally, and to a lesser extent medio-laterally, large vertebral foramina in L4 and L5 (with distinct morphology of the union of the laminae in L5); (3) wider neural arches in L1–L5, which are also cranio-caudally longer in L1–L3; (4) longer TPs in L4 and L5, with L4 rather than L3 having the longest TP; (5) more sagittally oriented upper articular facets in L2–L3, which result in increased minimum distances between the upper articular facets in these vertebrae; (6) cranio-caudally smaller spinous processes in L1, but longer spinous processes in L2–L3.

From a postural point of view, the lower degree of lordosis is related to a vertical position of the sacrum and a more invaginated

spine, which results in a spino-pelvic alignment that, though different from modern humans, maintained an economic equilibrium with advantageous vertical weight transmission. Finally, from an evolutionary point of view, the distinct Neandertal lumbar morphology did not arise all at once. We hypothesize that some features, such as a lower degree of lumbar lordosis, are derived within the genus *Homo* and were already present in the middle Pleistocene populations ancestral to Neandertals.

Acknowledgments

We would like to express our gratitude for access and technical help with the collections to P. Mennecier, A. Froment, V. Laborde, A. Fort, L. Huet (Musée de l'Homme, Museum national d'Histoire naturelle, Paris); Y. Rak and I. Hershkowitz (Tel Aviv University, Tel Aviv); R. Potts and J. Clark (Smithsonian Institution-National Museum of Natural History, Washington D.C.); C. Couture and B. Maureille (Univ. Bordeaux); Y. Haile-Selassie and L. Jellema (Cleveland Museum of Natural History, Cleveland); J.M. Carretero (Univ. Burgos, Burgos); and R.G. Franciscus (University of Iowa, Iowa City). Thanks also to our colleagues from EHU, Universidad de Burgos, UCM-ISCIII, Ono Academic College, Tel Aviv University, PAVE group (University of Cambridge), and BBP group. Further thanks to J.L. Arsuaga, A. Bonmatí, J.M. Carretero, D. García-Martínez, M. Bastir, P.A. Kramer, I. Martínez, S. Marsh, and A. Balzeau for fruitful discussions. We would like to thank the Editor, the AE, and the reviewers for very useful comments that have helped to improve this paper.

This research received support from the SYNTHESYS Project, www.synthesys.info/, which is financed by European Community Research Infrastructure Action under the FP7 integrating Activities Programme. A.G.-O. was supported by a Marie Curie Intra-European Fellowship during part of this work. The study was supported by the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2012-38434-C03-01 and CGL2015-65387-C3-2-P -MINECO/FEDER-) and by the Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza (Research Group IT834-13 and IT1044-16).

Supplementary Online Material

Supplementary online material related to this article can be found at http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.01.006.

References

Adams, M.A., Hutton, W.C., 1985. The effect of posture on the lumbar spine. Bone Joint J 67, 625–629.
Aiello, L., Dean, C., 1990. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy. Academic Press, London.
Arensburg, B., 1991. The vertebral column, thoracic cage and hyoid bone. In: Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B. (Eds.), Le Squelette Moustérien de Kébara 2. Éditions du CNRS, Paris, pp. 113–147.
Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L.J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W.D., Quam, R.M., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J.M., Carretero, J.M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martinón-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C.-C., Rodríguez, L., Ortega, A.I., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. Science 344, 1358–1363.
Arsuaga, J.L., Carretero, J.-M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-González, R., Bonmatí, A., Quam, R.M., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. Proc. Natl. Acad. Sci. 112, 11524–11529.
Barnes, E., 1994. Developmental defects of the axial skeleton in paleopathology. University Press of Colorado.
Been, E., 2005. The anatomy of the lumbar spine of *Homo neanderthalensis* and its phylogenetic and functional implications. Ph.D. Dissertation, Tel Aviv University.
Been, E., Peleg, S., Marom, A., Barash, A., 2010. Morphology and function of the lumbar spine of the Kebara 2 Neandertal. Am. J. Phys. Anthropol. 142, 549–557.
Been, E., Barash, A., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P.A., 2011. The sagittal posture of the Kebara 2 Neandertal (abstract). European Society for the Study of Human Evolution-Leipzig September 2011, p. 9.
Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P.A., 2012. Lumbar lordosis of extinct hominins. Am. J. Phys. Anthropol. 147, 64–77.
Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P.A., 2014. Brief Communication: Lumbar lordosis in extinct hominins: Implications of the pelvic incidence. Am. J. Phys. Anthropol. 154, 307–314.
Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P.A., Arlegi, M., Barash, A., Rak, Y., 2016. Mathematical model of spinal curvature: implications to human evolution. Am. J. Phys. Anthropol. 159, 90.
Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P.A., Barash, A., 2017. 3D reconstruction of spinal posture of the Kebara 2 Neandertals. In: Hovers, E. (Ed.), Human Paleontology and Prehistory: Contributions in Honor of Yoel Rak. Springer, Cham, pp. 239–251.
Been, E., Gómez-Olivencia, A., Shefi, S., Soudack, M., Bastir, M., Barash, A., 2017. The evolution of spinopelvic alighnment in hominins. Anat. Rec. in press.
Benzel, E.C., 2011. Biomechanics of Spine Stabilization. Thieme Publishers, New York.
Bogduk, N., 1997. Clinical Anatomy of the Lumbar Spine and Sacrum. Churchill Livingstone, New York.
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. Proc. Natl. Acad. Sci. 107, 18386–18391.
Boulay, C., Tardieu, C., Hecquet, J., Benaim, C., Mouilleseaux, B., Marty, C., Prat-Pradal, D., Legaye, J., Duval-Beaupère, G., Pélissier, J., 2006. Sagittal alignment of spine and pelvis regulated by pelvic incidence: standard values and prediction of lordosis. Eur. Spine J. 15, 415–422.
Boule, M., 1911–1913. L'homme fossile de la Chapelle aux Saints. Ann. Paléontol. 6, 111–172; 7, 21–56, 85–192; 8, 1–70.
Bräuer, G., 1988. Osteometrie. In: Knussmann, R. (Ed.), Anthropologie. Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 160–232.
Brown, F., Harris, J., Leakey, R., Walker, A., 1985. Early *Homo erectus* skeleton from West Lake Turkana, Kenya. Nature 316, 788–792.
Dawson, J.E., Trinkaus, E., 1997. Vertebral osteoarthritis of the La Chapelle-aux-Saints 1 Neanderthal. J. Archaeol. Sci. 24, 1015–1021.
Delpech, F., 1996. L'environnement animal des Moustériens Quina du Périgord. Paleo 8, 31–46.
Digiovanni, B.F., Scoles, P.V., Latimer, B., 1989. Anterior extension of the thoracic vertebral bodies in Scheuermann's kyphosis. An anatomic study. Spine 14, 712–716.
Duday, H., Arensburg, B., 1991. La pathologie. In: Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B. (Eds.), Le Squelette Moustérien de Kébara 2. Éditions du CNRS, Paris, pp. 180–193.
Fox, M.C., 2013. Neandertal lumbopelvic anatomy and the biomechanical effects of a reduced lumbar lordosis. Master's Thesis, University of Cincinnati.
Gómez-Olivencia, A., 2009. Estudios paleobiológicos sobre la columna vertebral y la caja torácica de los humanos fósiles del Pleistoceno, con especial referencia a los fósiles de la Sierra de Atapuerca. Ph.D. Dissertation, Universidad de Burgos.
Gómez-Olivencia, A., 2013a. Back to the old man's back: Reassessment of the anatomical determination of the vertebrae of the Neandertal individual of La Chapelle-aux-Saints. Ann. Paléontol. 99, 43–65.
Gómez-Olivencia, A., 2013b. The presacral spine of the La Ferrassie 1 Neandertal: a revised inventory. Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris 25, 19–38.
Gómez-Olivencia, A., Arsuaga, J.L., 2015. The vertebral column and thorax in the Middle Pleistocene: the case of the Sima de los Huesos. Am. J. Phys. Anthropol. 156(S60), 155.
Gómez-Olivencia, A., Gómez-Robles, A., 2016. Evolution of the vertebral formula in hominoids: insights from ancestral state reconstruction approaches. PESHE 5, 109.
Gómez-Olivencia, A., Been, E., Arsuaga, J.L., Stock, J.T., 2013a. The Neandertal vertebral column 1: The cervical spine. J. Hum. Evol. 64, 608–630.
Gómez-Olivencia, A., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Rodríguez-Garcóa, L., García-González, R., Martínez, I., 2007. Metric and morphological study of the upper cervical spine from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). J. Hum. Evol 53, 6–25.
Gómez-Olivencia, A., Couture-Veschambre, C., Madelaine, S., Maureille, B., 2013b. The vertebral column of the Regourdou 1 Neandertal. J. Hum. Evol. 64, 582–607.
Gómez-Olivencia, A., Barash, A., Arlegi, A., García Martínez, D., Kramer, P.A., Bastir, M., Been, E., 2015. 3D virtual reconstruction of the Kebara 2 thorax. PESHE 4, 100.
Gould, S.J., Lewontin, R.C., 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. R. Soc. Lond. B 205, 581–598.
Grasso, R., Zago, M., Lacquaniti, F., 2000. Interactions between posture and locomotion: motor patterns in humans walking with bent posture versus erect posture. J. Neurophysiol. 83, 288–300.
Haeusler, M., Martelli, S.A., Boeni, T., 2002. Vertebrae numbers of the early hominid lumbar spine. J. Hum. Evol. 43, 621–643.
Haeusler, M., Schiess, R., Boeni, T., 2011. New vertebral and rib material point to modern bauplan of the Nariokotome *Homo erectus* skeleton. J. Hum. Evol. 61, 575–582.

Heim, J.-L., 1976. Les Hommes fossiles de la Ferrassie. I. Le gisement. Les squelettes adultes (crâne et squelette du tronc). Masson, Paris.
Heim, J.-L., 1982. Les hommes fossiles de La Ferrassie. II. Les squelettes d'adultes: squelettes des membres. Masson, Paris.
Heim, J.-L., 1989. La nouvelle reconstitution du crâne néandertalien de la Chapelle-aux-Saints. Méthodes et résultats. Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris 1, 95–118.
Henry-Gambier, D., 2002. Les fossiles de Cro-Magnon (Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne). Bull. Soc. Anthropol. Paris 14, 89–112.
Hirose, D., Ishida, K., Nagano, Y., Takahashi, T., Yamamoto, H., 2004. Posture of the trunk in the sagittal plane is associated with gait in community-dwelling elderly population. Clin. Biomech 19, 57–63.
Jang, J.S., Lee, S.H., Min, J.H., Maeng, D.H., 2009. Influence of lumbar lordosis restoration on thoracic curve and sagittal position in lumbar degenerative kyphosis patients. Spine 34, 280–284.
Kapandji, I.A., 1974. The Physiology of the Joints, vol 3. Churchill Livingstone, New York.
Kobayashi, T., Takeda, N., Atsuta, Y., Matsuno, T., 2008. Flattening of sagittal spinal curvature as a predictor of vertebral fracture. Osteoporosis Intl. 19, 65–69.
Latimer, B., Ward, C.V., 1993. The thoracic and lumbar vertebrae. In: Walker, A., Leakey, R. (Eds.), The Nariokotome *Homo erectus* Skeleton. Springer, Berlin, pp. 266–293.
Legaye, J., 2011. Analysis of the dynamic sagittal balance of the lumbo-pelvi-femoral complex. In: Klika, V. (Ed.), Biomechanics in applications. InTech, Rijeka, pp. 221–246. Available from: http://cdn.intechopen.com/pdfs-wm/19659.pdf.
Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., de León, M.S.P., Zollikofer, C.P.E., Rightmire, G.P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agusti, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martinez-Navarro, B., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Rook, L., 2007. Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. Nature 449, 305–310.
Mann, H.B., Whitney, D.R., 1947. On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. Ann. Mathematical Statistics 18, 50–60.
Maureille, B., Gómez-Olivencia, A., Couture-Veschambre, C., Madelaine, S., Holliday, T.W., 2015. Nouveaux restes humains provenant du gisement de Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France). Paleo 26, 117–138.
McCollum, M., Rosenman, B.A., Suwa, G., Meindl, R.S., Lovejoy, C.O., 2010. The vertebral formula of the last common ancestor of African apes and humans. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 314B, 123–134.
Meakin, J.R., Smith, F.W., Gilbert, F.J., Aspden, R.M., 2008. The effect of axial load on the sagittal plane curvature of the upright human spine in vivo. J. Biomech. 41, 2850–2854.
Meyer, M., 2005. Functional biology of the *Homo erectus* axial skeleton from Dmanisi, Georgia. Ph.D. Dissertation, University of Pennsylvania.
Meyer, M., 2008. Skeletal indications for distance locomotion in early *Homo erectus*. Am. J. Phys. Anthropol. S46, 155.
Meyer, M., Arsuaga, J.-L., de Filippo, C., Nagel, S., Aximu-Petri, A., Nickel, B., Martínez, I., Gracia, A., de Castro, J.M.B., 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.
Nakajima, A., Usui, A., Hosokai, Y., Kawasumi, Y., Abiko, K., Funayama, M., Saito, H., 2014. The prevalence of morphological changes in the thoracolumbar spine on whole-spine computed tomographic images. Insights into Imaging 5, 77–83.
Neumann, D.A., 2013. Kinesiology of the Musculoskeletal System: Foundations for Rehabilitation. Mosby Elsevier, St. Louis.
Oatis, C.A., 2009. Kinesiology: The Mechanics and Pathomechanics of Human Movement. Lippincott Williams and Wilkins, Baltimore.
Ogilvie, M.D., Hilton, C.E., Ogilvie, C.D., 1998. Lumbar anomalies in the Shanidar 3 Neandertal. J. Hum. Evol. 35, 597–610.
Pilbeam, D., 2004. The anthropoid postcranial axial skeleton: comments on development, variation, and evolution. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 302B, 241–267.
Piveteau, J., 1963–1964–1966. La grotte de Regourdou (Dordogne). Paléontologie humaine. Ann. Paléontol. XLIX, L, LII, 285–304, 155–194, 163–194.
Plavcan, J.M., Meyer, V., Hammond, A.S., Couture, C., Madelaine, S., Holliday, T.W., Maureille, B., Ward, C.V., Trinkaus, E., 2014. The Regourdou 1 Neandertal body size. C.R. Palevol 13, 747–754.
R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.
Raynal, J.-P., 1990. Essai de datation directe. In: Raynal, J.-P., Pautrat, Y. (Eds.), La Chapelle-aux-Saints et la préhistoire en Corrèze. Associaion pour la Recherche Archéologique en Limousin, Limousin.
Robinson, J.T., 1972. Early Hominid Posture and Locomotion. The University of Chicago Press, Chicago.
Ruff, C.B., Trinkaus, E., Holliday, T.W., 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. Nature 387, 173–176.
Sanders, W.J., 1995. Function, allometry and evolution of the australopithecine lower precaudal spine. Ph.D. Dissertation, New York University.
Sanders, W.J., 1998. Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H41. J. Hum. Evol. 34, 249–302.
Sarwahi, V., Boachie-Adjei, O., Backus, S.I., Taira, G., 2002. Characterization of gait function in patients with postsurgical sagittal (flatback) deformity—a prospective study of 21 patients. Spine 27, 2328–2337.
Schiess, R., Boeni, T., Rühli, F., Haeusler, M., 2014. Revisiting scoliosis in the KNM-WT 15000 *Homo erectus* skeleton. J. Hum. Evol. 67, 48–59.
Schultz, A.H., Straus, W.L., 1945. The numbers of vertebrae in primates. Proc. Am. Phil. Soc. 89, 601–626.
Semal, P., Rougier, H., Crevecoeur, I., Jungels, C., Flas, D., Hauzeur, A., Maureille, B., Germonpré, M., Bocherens, H., Pirson, S., Cammaert, L., De Clerck, N., Hambucken, A., Higham, T., Toussaint, M., van der Plicht, J., 2009. New data on the late Neandertals: Direct dating of the Belgian Spy fossils. Am. J. Phys. Anthropol. 138, 421–428.
Shapiro, L.J., 1990. Functional morphology of the primate spine with special reference to orthograde posture and bipedal locomotion. Ph.D. Dissertation, State University of New York.
Shirazi-Adl, A., Parnianpour, M., 1999. Effect of changes in lordosis on mechanics of the lumbar spine-lumbar curvature in lifting. J. Spinal Disord. 12, 436–447.
Sládek, V., Trinkaus, E., Hillson, S.W., Holliday, T.W., 2000. The People of the Pavlovian. Skeletal Catalogue of the Gravettian Fossil Hominids from Dolní Vestonice and Pavlov. Academy of Sciences of the Czech Republic, Institute of Archaeology in Brno, Brno.
Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company, New York.
Toussaint, M., Gómez-Olivencia, A., Been, E., 2017. The Spy Neandertal spinal bones (the sacrum and one lumbar vertebra). In: Rougier, H., Semal, P. (Eds.), Spy Cave. State of 125 Years of Pluridisciplinary Research on the Betche-aux-Rotches from Spy (Jemeppe-sur-Sambre, Province of Namur, Belgium), Volume 2. Chapter XXVIII-3. Royal Belgian Institute of Natural Sciences and NESPOS Society, Brussels. Anthropologica et Praehistorica, 124, in press.
Tower, S.S., Pratt, W.B., 1990. Spondylolysis and associated spondylolisthesis in Eskimo and Athabascan populations. Clin. Orthop. Relat. Res. 250, 171–175.
Trinkaus, E., 1983. The Shanidar Neandertals. Academic Press, New York.
Trinkaus, E., 1985. Pathology and the posture of the La Chapelle-aux-Saints Neandertal. Am. J. Phys. Anthropol. 67, 19–41.
Trinkaus, E., 2011. The postcranial dimensions of the La Chapelle-aux-saints 1 Neandertal. Am. J. Phys. Anthropol. 145, 461–468.
Valladas, H., Valladas, G., 1991. Datation par la thermoluminescence d silex chauffés des grottes de Kébara et de Qafzeh. In: Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B. (Eds.), Le Squelette Moustérien de Kébara 2. Éditions CNRS Paris, pp. 43–47.
Vallois, H.V., Billy, G., 1965a. Nouvelles recherches sur les Hommes fossiles de l'Abri de Cro-Magnon. L'Anthropologie (Paris) 69, 47–74.
Vallois, H.V., Billy, G., 1965b. Nouvelles recherches sur les hommes fossiles de l'Abri de Cro-Magnon. L'Anthropologie (Paris) 69, 249–272.
Vandermeersch, B., Trinkaus, E., 1995. The postcranial remains of the Regourdou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains. J. Hum. Evol. 28, 439–476.
Weber, J., Pusch, C.M., 2008. The lumbar spine in Neanderthals shows natural kyphosis. Eur. Spine J. 17, S327–S330.
Whitcome, K.K., Shapiro, L.J., Lieberman, D.E., 2007. Fetal load and the evolution of lumbar lordosis in bipedal hominins. Nature 450, 1075–1078.
Wilcoxon, F., 1945. Individual Comparisons by Ranking Methods. Biometrics Bull. 1, 80–83.
Williams, S.A., Ostrofsky, K.R., Frater, N., Churchill, S.E., Schmid, P., Berger, L.R., 2013. The vertebral column of *Australopithecus sediba*. Science 340, 1232996.
Williams, S.A., Middleton, E.R., Villamil, C.I., Shattuck, M.R., 2016. Vertebral numbers and human evolution. Am. J. Phys. Anthropol. 159, 19–36.

nature COMMUNICATIONS

ARTICLE

DOI: 10.1038/s41467-018-06803-z OPEN

3D virtual reconstruction of the Kebara 2 Neandertal thorax

Asier Gómez-Olivencia[1,2,3,4], Alon Barash[5], Daniel García-Martínez[6], Mikel Arlegi[1,7], Patricia Kramer[8], Markus Bastir[6] & Ella Been[9,10]

The size and shape of the Neandertal thorax has been debated since the first discovery of Neandertal ribs more than 150 years ago, with workers proposing different interpretations ranging from a Neandertal thoracic morphology that is indistinguishable from modern humans, to one that was significantly different from them. Here, we provide a virtual 3D reconstruction of the thorax of the adult male Kebara 2 Neandertal. Our analyses reveal that the Kebara 2 thorax is significantly different but not larger from that of modern humans, wider in its lower segment, which parallels his wide bi-iliac breadth, and with a more invaginated vertebral column. Kinematic analyses show that rib cages that are wider in their lower segment produce greater overall size increments (respiratory capacity) during inspiration. We hypothesize that Neandertals may have had a subtle, but somewhat different breathing mechanism compared to modern humans.

[1] Dept. Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU), Barrio Sarriena s/n, 48940 Leioa, Spain. [2] IKERBASQUE. Basque Foundation for Science, 48013 Bilbao, Spain. [3] Équipe de Paléontologie Humaine, UMR 7194, CNRS, Département de Préhistoire, Muséum National d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17, Place du Trocadéro, 75016 Paris, France. [4] Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos, Avda. Monforte de Lemos, 5, Madrid 28029, Spain. [5] Faculty of Medicine in the Galilee, Bar-Ilan University, Henrietta Szold, 8. P.O.B 1589, 1311502 Zefat, Israel. [6] Paleoanthropology Group, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), J. G. Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. [7] Université de Bordeaux, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, PACEA UMR 5199, Bâtiment B8, 33615 Pessac, France. [8] Departments of Anthropology and Orthopaedics and Sports Medicine, University of Washington, Seattle, WA 98195-3100, USA. [9] Department of Sports Therapy, Faculty of Health Professions, Ono Academic College, 5545001 Kiryat Ono, Israel. [10] Department of Anatomy and Anthropology, Sackler Faculty of Medicine, Tel Aviv University, 6997801 Tel Aviv, Israel. These authors contributed equally: Asier Gómez-Olivencia, Ella Been. Correspondence and requests for materials should be addressed to A.Góm-O. (email: asier.gomezo@ehu.eus)

The study of the evolution of the human thorax is paramount to understanding key aspects of human paleobiology. The thorax is the insertion point of muscles related to the movement of the upper limb, connects the latter to the trunk[1], and protects important organs of the chest. The general size of the thorax of organisms has been correlated with their total lung capacity, an important physiological variable[2–4]. The costal skeleton and the spine, which provide important clues for understanding locomotion and posture[5–7], are interdependent. The study of the thorax is hampered, however, by the intrinsic difficulties of studying metameric elements, the fragility of both ribs and vertebrae and their scarcity in the fossil record[8–10].

The size and shape of the Neandertal thorax has been a subject of scientific debate for more than 150 years. Fuhlrott[11] described the costal remains belonging to the Feldhofer 1 Neandertal individual found in 1856 as having a circular cross-section and a low degree of curvature. Similar anatomical features were proposed for the fossils found in Spy (Belgium)[12], Krapina (Croatia)[13], and La Chapelle-aux-Saints 1 (France)[14]. Gorjanović-Kramberger[13] suggested a dorso-ventrally expanded thorax based on the low degree of curvature of the first ribs of Krapina, which was also proposed based on the conoid length of the Neandertal clavicles[15]. The thorax of the Tabun C1 female Neandertal skeleton was estimated to be large (relative to stature) with very curved and more horizontally oriented ribs than modern humans[16]. However, other studies proposed that Neandertal ribs were very similar to that of modern populations[17] or just observed that Neandertal ribs were more robust, but were not, on their own, evidence for a more voluminous thorax compared to modern humans[18]. The reassessments of the costal skeletons of Shanidar 3[8], Kebara 2 (K2)[9,10], La Chapelle-aux-Saints 1[19], and the description of new Neandertal costal remains, from the site of El Sidrón[20,21] and Regourdou 1[22] individual provide new information. Additionally, the implementation of 3D geometric morphometric techniques to these studies helps to quantify differences between the modern human and Neandertal thorax[10,20,21,23].

The larger costal skeleton in Neandertals, with longer mid-thoracic ribs than modern humans, was hypothesized to result in a more voluminous thorax. This larger thoracic volume could have been related to a need for more oxygen intake due to their larger body masses and hunter-gatherer life-style[4,8,24], and an exaptation for cold-climate conditions[9]. The larger Neandertal costal skeleton, especially the longer mid-thoracic ribs, has also been linked to longer mesosterna[25]. The presence of less-curved first ribs has been confirmed in Neandertals and has been linked to shape differences in the upper thorax[20–22]. Finally, the more dorsally oriented transverse processes in the mid-thoracic spine has been related to a larger degree of invagination of the spine within the thorax[26]. All the proposals relative to the general size and shape of the Neandertal thorax were derived from an analytic approach based mainly on isolated skeletal specimens, pointing towards important differences between the Neandertal thorax and that of modern humans.

To our knowledge, only one study has approached the problem of the size and shape of the Neandertal thorax from a synthetic approach. Within the context of the reconstruction of a complete Neandertal skeleton, skeletal elements from La Ferrassie 1 were combined with other Neandertal individuals, including the thoracic and lumbar spine and costal skeleton of K2[27]. The first two ribs of K2 were elongated in order to fit the thorax to the longer clavicles and generally larger La Ferrassie 1 body frame[27]. Sawyer and Maley[27] also indicated the presence of flaring lower thorax which resulted in what they called a "bell-shaped thoracic region". More recent studies have provided important morphological information regarding the spinal morphology of Neandertals which has resulted in an interpretative shift regarding Neandertal posture[6,7,28–31]. Additionally, errors in the reconstruction of the K2 ribs have been documented[9,10], which could have affected the previous reconstruction of this thorax.

Here we present the 3D virtual reconstruction of the most complete adult Neandertal thorax found to date, that of the K2 individual. The cave site of Kebara is located on Mount Carmel, 13 km south of Wadi el Mughara[32]. This site has yielded two partial Neandertal skeletons: the 8–9 month infant Kebara 1[33] and the adult K2[34], as well as other isolated Neandertal remains[35]. The burial of K2 was found in 1983 in level XII[36], which is dated by thermoluminiscence in 60 ± 3.5 ky[37]. The skeleton preserves the mandible, an upper third molar, the hyoid, the scapular girdle and the upper limb, the pelvic girdle, the proximal half of the left femur, and the most complete Neandertal vertebral column and thorax found to date[34,36] (Supplementary Figs. 1–5). The average age-at-death of K2 based on different methods is 32 years[38]. K2 has been determined to be male based on pelvic morphology[36,39] and his stature was estimated between 168.7[40] and 170.3 cm[6]. His body mass was estimated at 75.6 kg[41]. The skeleton of K2 shows several anomalies and/or pathological lesions including the presence intercostal ossifications and pseudoarthroses in ribs 5–7 from the right side[42]. Recent research has, however, ruled out previous hypotheses, pointing out that the apophyses and nearthrosis observed in the ribs are caused by a genetically driven anatomical variant[43], and there is no evidence to assume that this anatomical variant implies any functional constraint in the ribcage. We have also detected the presence of a slight scoliosis, which did not reach a pathological level[6]. The 3D virtual reconstruction of the K2 thorax provides a comprehensive context for the differences found in the isolated vertebrae and ribs of Neandertals when compared to modern humans. With this reconstruction, we are able to perform a comparative morphometric analysis of the K2 thorax which indicates that the differences in vertebrae and ribs result in differences in the thorax as a whole between modern humans and Neandertals. We also discuss these differences of the thorax in relationship to the Neandertal lumbo-pelvic complex and its evolutionary implications. This virtual reconstruction of an extinct hominin trunk reveals the interdependence of the pelvic morphology, the spine, and the costal skeleton.

Results

Size and shape of the 3D reconstruction of the Kebara 2 thorax. The 3D virtual reconstruction of the Kebara 2 Neandertal trunk is shown in Fig. 1. Measurements of the thorax of Kebara 2 compared to our modern male sample are shown in Table 1. Kebara shows a mild (i.e., <20°) scoliosis[6] and a genetically driven anatomical variant in ribs 5–7 from the right side[42,43]. We compared our 3D reconstruction of the K2 thorax to the mean shape of our modern male sample. In order to facilitate the visualization of this comparison, a modern thorax was warped into the K2 shape and then superimposed to the modern male mean (Fig. 2). In cranial view, the most striking feature is the invagination of the thoracic spine into the K2 thorax: in K2 the dorsal-most tips of the spinous processes are embedded within the limits defined by the dorsal surfaces of the posterior angles of the ribs, while in modern humans these tips project more dorsally. This invagination is consistent with previous suggestions based on the orientation of the transverse processes of the thoracic vertebrae[26] (Supplementary Note 1).

In ventral view, when compared to modern humans, K2 shows a wider mid-lower thorax (mainly around ribs 6–9). This is in accordance with the maximum width of the thorax, which is larger in our reconstruction than in our modern male

comparative sample (Table 1). In lateral view, the ribs of K2 show a more horizontal orientation, which results in a slightly more antero-posteriorly deep thorax (Table 1). In this view, it is also possible to see the less marked kyphosis of the thoracic spine[6]. We should note that, despite not being significantly different, K2 shows a cranio-caudally shorter thorax than our modern human comparative sample (Table 1).

The geometric morphometric analyses of the whole thorax in shape space[44] (Fig. 3; Supplementary Figs. 8, 9), i.e., without the influence of size, demonstrates that the thorax morphology of the K2 individual falls outside modern human variability when we plot PC2 against PC3 (Fig. 3). These differences were confirmed using a permutation test: K2 is significantly different from the modern human male mean (Procrustes distance = 0.1098; $p < 0.01$). These morphological differences are mainly related to the wider mid-lower thorax of K2 compared to that of modern human sample.

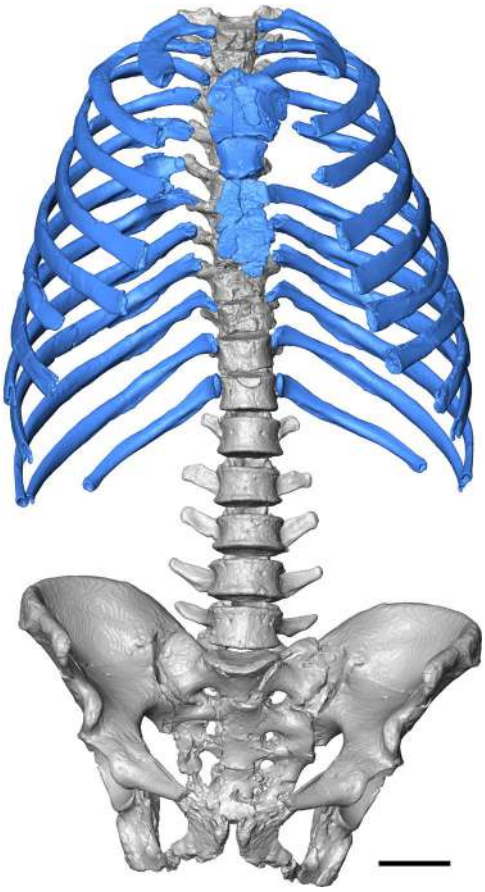


Fig. 1 Ventral view of the reconstructed thorax of Kebara 2. The blue color is to highlight the ribs and the sternum. Scale bar = 5 cm

Finally, despite the differences found in the width and depth of the K2 thorax (Table 1), the overall size (based on the centroid size) of the K2 reconstructed thorax is similar to that of the modern human comparative sample (Table 1). This results from the shorter cranio-caudal dimension of the thorax and from the deeper invagination of the vertebral bodies in K2, when compared to modern humans. In summary, our reconstruction of the K2 thorax shows that, when compared to modern human males of similar stature (using thorax height and humeral maximum length as a predictor of stature), this individual showed a significantly wider mid-lower thorax which was slightly larger dorso-ventrally. Additionally, our reconstruction shows that the thoracic spine was invaginated within the K2 thorax to a larger degree than in modern humans and that his ribs were more horizontally oriented. Despite these significant morphological differences, the thorax of Kebara 2 was not significantly larger than that of modern humans.

Discussion

Here we provide the accurate reconstruction of the most complete adult Neandertal thorax found to date: that of Kebara 2. Our reconstruction shows significant metric and morphological differences when compared to modern human males of similar stature. These differences can be explained by differences in the morphology of the thoracic spine, the costal skeleton, and the interplay between these two anatomical regions. Further, we hypothesize that the pattern shown by the K2 reconstruction can be extended to other Neandertals for two reasons: first, the restricted hypodigm of Neandertal mid- and lower thoracic vertebrae shows more dorsally oriented transverse processes, evidence for a more invaginated spine[26] (Supplementary Note 1); and second, all the Neandertal individuals on which it has been possible to perform metric comparative analyses of their costal skeleton, show the same metric and/or morphological differences with modern humans[8–10,19–22].

The size of the Neandertal thorax has been a matter of debate due not only to its relationship to the general skeletal structure, but also due to its relationship to the total lung capacity[4,24]. Previous studies have emphasized the larger size of the K2 costal skeleton based on the longer ribs of the mid-thorax[9,10]. In this study, we provide evidence of a larger degree of invagination of the vertebral column into the thorax in Kebara 2. We consider that some of the differences observable in the Neandertal costal skeleton, such as a longer distance between the tubercle and the posterior angle, is related to this invagination. The posterior angle marks the insertion point of the erector spinae muscles, and a

Table 1 Full thorax centroid size (CS), width, depth, and other general measurements of Kebara 2 compared to the male modern human sample

	Sex	Age/age-at-death	Full thorax CS	Maximum thorax width (mm)	Thorax depth[a] (mm)	Thorax height[b] (mm)	Humeral length (mm)	Stature estimation[c] (cm)	Bi-iliac breadth (mm)
Kebara 2	Male	25–39[38]	3281.19	326.8[d]	224	265.5	317(R)/324 (L)[e]	165.45	319.7[d]/313[52,d]
Homo sapiens	Males ($n = 16$)	70.63 ± 10.04	3303.95 ± 112.47	298.16 ± 13.87	217.54 ± 13.95	282.85 ± 19.38	320.34 ± 12.38 ($n = 14$)	167.00 ± 5.72 ($n = 14$)	284.13 ± 12.15

[a]Antero-posterior dimension of the thorax at the fifth thoracic vertebral (T5) level (between the tip of the spinous process of T5 and the line connecting the sternal ends of the 5th ribs)
[b]Measured in the mid-sagittal plane, distance from the cranial-ventralmost point of the vertebral body of T1 to the caudal-ventralmost of the vertebral body of T12
[c]Following Sjøvold[74] and Carretero et al.[40] using humeral length
[d]Significantly different from the modern male comparative sample
[e]Humeral length data from Vandermeersch[75]

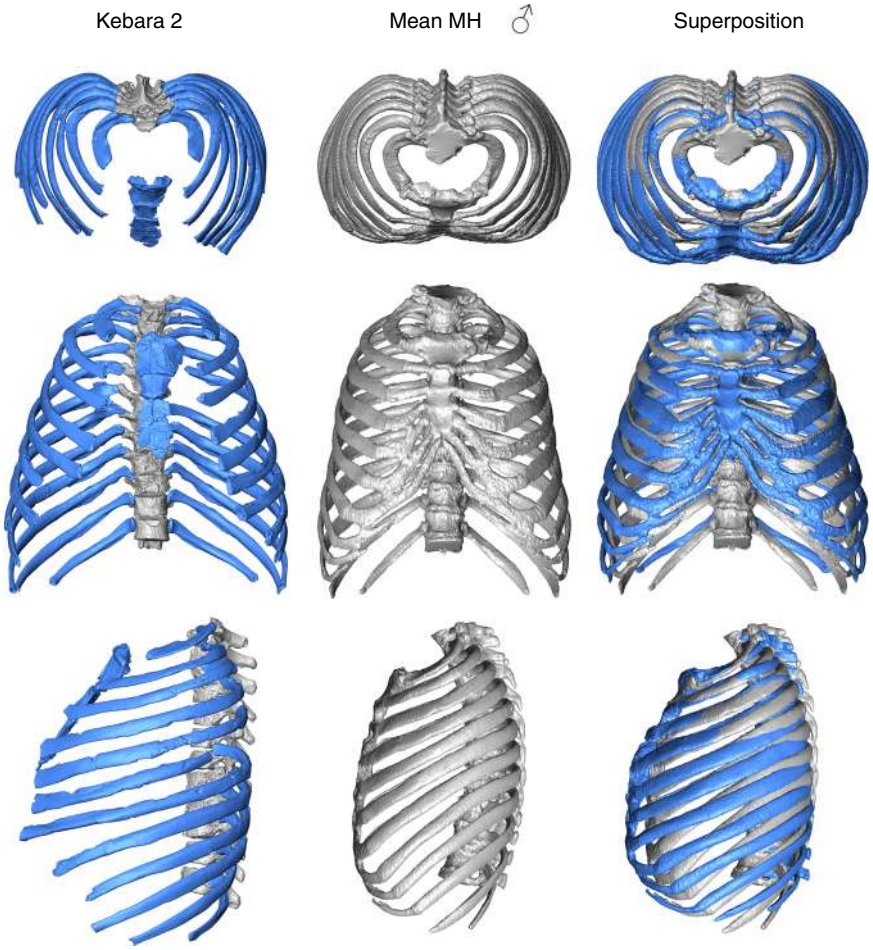


Fig. 2 Comparison of the Kebara 2 (K2) thorax (left column; see legend in Fig. 1 for color explanation) to the modern human male sample (in gray; middle column) and superposition of the two morphologies (in blue, Kebara 2; in gray, the modern human sample male mean; right column) in cranial (top row), ventral (middle row) and left lateral (lower row) views. In the cranial view, the invagination of the K2 spine into its thorax is noticeable. In ventral view, the relatively (and absolutely; see Table 1) wider thorax of Kebara 2 compared to modern humans is appreciable. In lateral view, K2 shows relatively larger antero-posterior mid-thorax and straighter shafts of the rib, while modern humans show more caudally curved ribs sternal to the posterior angle. In the third column the same template has been used in order to represent the modern human male mean (gray) and the K2 morphology. In the superposition, both the modern human male thorax and the K2 thorax scaled to the same centroid size

more invaginated thoracic spine would require not only more dorsally oriented transverse processes, but also longer shafts in the segment between the posterior angle and the tubercle of the ribs[9]. While this would result in an absolutely longer rib, which is the case of the K2 mid-thoracic ribs[9,10], it does not affect to the overall size of the thorax. This is due to the fact that the general size of the thorax is an interplay of not only the size of the costal skeleton, but also its articulation with the spine[21].

Despite the calculated larger energy expenditure of Neandertals[4,24], which was previously proposed as consistent with their larger total lung capacities, our reconstruction does not show a larger skeletal thorax. In some high altitude human populations, an association between ventilatory capacities and thoracic dimensions exists[4,15]. Bellemare et al.[3] indicated, however, that the size of soft tissues provides a better correlate to the lung ventilatory capacities than skeletal measurements, such as the antero-posterior and mediolateral diameters of the thorax. Based on the skeletal morphology, we cannot rule out that the total lung capacity of Neandertals was not different from that of modern humans. Differences in the soft tissues (such as height of the diaphragm)[3] could, however, have resulted in a larger total lung capacity in Neandertals than in modern humans, despite a thorax of overall similar size.

Based on the relationship between the conoid length of the clavicle and the chord of the second rib, Neandertals have an antero-posteriorly expanded thorax[15]. Our K2 thorax reconstruction is slightly more expanded antero-posteriorly than the male comparative sample, although this difference is not significant. Other Neandertal individuals, normally considered as males, or of similar general size to K2, show longer and straighter first ribs (e.g., Regourdou 1 or the partially preserved Amud 1)[9,22]. Thus, it would not be surprising if other Neandertals had larger thoraces in the antero-posterior dimension. In fact, the less-curved first ribs in Neandertals, independently of their absolute size, have been related, through a 2-block partial least squares (PLS) analysis of the first ribs and the rest of the ribcage, to relatively wider thorax in its mid-lower part and to more horizontally oriented ribs in lateral view[20]. This accords with our K2 thorax reconstruction. In the case of Neandertals, this wider, in absolute terms, mid-lower thorax (already noted in a previous reconstruction)[27], would be consistent with the presence of wider pelves in Neandertals compared to modern humans[45,46] (Table 1).

The increase in lung volume during inhalation is mainly related to two mechanisms: diaphragm flattening and the "bucket-handle" and "pump-handle" movements of the ribs[1]. In

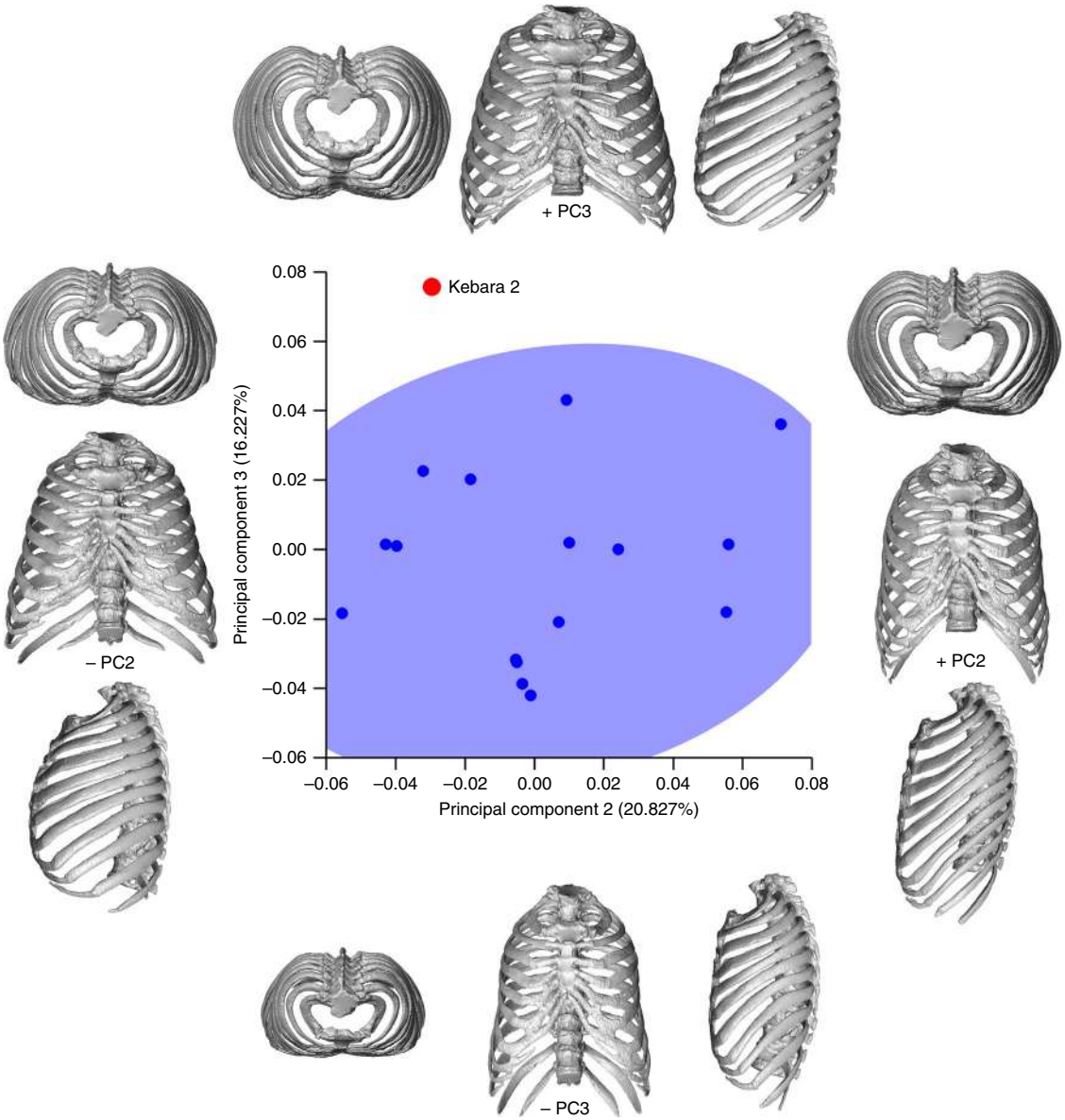


Fig. 3 Principal component analysis (PCA) representing the second (PC2) and third (PC3) principal components, which represent the 20.827% and the 16.227% of the variation, respectively. In this plot Kebara 2 is outside the 95% of the equiprobability ellipse representing the modern human sample

ribs 1–7, it seems that the "bucket-handle" and "pump-handle" movement of the ribs occur similarly in each level[47], but the "bucket-handle" movement seems to predominate in the lower thorax. Despite similarities in the overall thoracic (centroid) size, K2 likely had a larger surface of the diaphragm due to the significantly larger mediolateral and slightly larger antero-posterior diameters of the lower thorax. On the one hand, the position of the diaphragm was likely a major factor to determine the total lung capacity of Neandertals (as discussed above), but additionally, its larger surface, due to the larger cross-section of the lower thorax, could have enhanced the ability to increase and decrease the total lung volume during breathing. In modern humans, the enlargement of the lower part of the ribcage, i.e., the area that supports the diaphragm, increases considerably the respiratory capacity[48]. In fact a lung volume of about 9.04 l has been calculated for the Kebara 2 individual based on the relationship between total lung capacity and costal arc length[49].

On the other hand, in lateral view, the K2 reconstruction shows more horizontal ribs than is seen in modern humans. This likely constrained the rib elevation in the sagittal plane, which is related to the bucket-handle movements of the ribs. The larger articular tubercles of the lower ribs of Neandertals when compared to modern humans[8,21,22], could be related to strong breathing kinematics in the lower thorax, which could also be related to the function of the diaphragm. In fact, kinematic analyses show that rib cages wider in its lower segment produce greater overall size increments (respiratory capacity) during inspiration[50]. In summary, we hypothesize that Neandertals may have had a somewhat different breathing mechanism, one which relied relatively more on diaphragm contraction, than is exhibited in modern humans. Consideration of the potential differences between Neandertals and modern humans in hematologic and biochemistry that could potentially also significantly affect the respiratory physiology, as has been seen in different extant modern human groups[51], is beyond the scope of this report.

To fully comprehend the Neandertal thorax anatomy, understanding its relationships with the adjacent anatomical regions is critical. The reconstructed thorax presented here allows us to

understand the biomechanical implications of the observed differences in the Neandertal thoracic and lumbar spine and the individual differences that we have documented in the costal skeleton. We hypothesize that, in Neandertals, the orientation and position of the sacrum within the pelvis is not only responsible for (or, at least, related to) the lower degree of curvatures of the spine, but also explains the invaginated spine within the thorax. The Neandertal sacrum is more vertically oriented than in modern humans, which is connected to the lower degree of lumbar lordosis[6,7,28,29,31]. At the same time, the Neandertal sacrum is positioned more ventrally relative to the dorsal end of the iliac tuberosities of the pelvis, than that of modern humans[52,53]. The dorsal projection of the iliac tuberosities would mark the dorsal end of the trunk (encompassing the pelvis, spine, and costal skeleton). Thus, a relatively more ventral sacrum within the pelvis could result in the invagination of the spine within the thorax, which would also affect the orientation of the transverse processes of the thoracic vertebrae and the length of the rib shafts between the tubercle and the posterior angle in the mid-thoracic ribs[9] (as discussed above). A more invaginated spine would reduce the inertia moments of the costal skeleton with regards to the spine. Moreover, the orientation of the lumbar transverse processes, which are more laterally and vertically oriented than in modern humans[31,54], would provide advantage in mediolateral flexion (e.g., the action of *M. quadratus lumborum*), which would be useful to stabilize the larger inertia moments of the significantly wider lower thorax of Kebara 2. In parallel, the wider pelvis of Neandertals, when compared to modern humans, likely imposed developmental constraints to the lower part of the thorax[55]. We hypothesize that the narrower lower thorax present in modern humans is likely a derived condition within genus *Homo*, which appeared with the emergence of narrower pelves in *Homo sapiens*[56–59].

Neandertals are significantly different from modern humans in all the spinal regions, and based on comparisons with earlier hominins, previous work has demonstrated that the distinctive features of Neandertals in the vertebral column and pelvis: e.g., lower pelvic incidence, more vertical sacra, lower degree of lumbar lordosis, and lateral orientation of the transverse processes in the mid-lumber vertebrae, are derived within genus *Homo*[28–31,54,60]. Moreover, some of these features were already present in the Middle Pleistocene population from Sima de los Huesos (SH)[53,61]. A relatively more ventral positioned sacrum was likely present in this Middle Pleistocene population (see Fig. 2 from Bonmatí et al.[53]) which would suggest that, in this population, the invagination of the spine seen in Kebara 2 was already present in the Middle Pleistocene populations ancestral to Neandertals. In the case of the costal skeleton, the only complete first rib from SH is larger than the largest complete Neandertal first rib (Regourdou 1)[22] and the SH hominins show wider pelves than Neandertals. Thus, it would be reasonable to expect larger thoraces in this population than that reconstructed here. The most complete first rib from SH seems, however, to be more curved than Neandertals[62], which would be in accordance to the presence of some, but not all the Neandertal derived traits in this population[61,63]. Unfortunately, the lack of relatively complete Early Pleistocene adult costal remains and the immature status of the only *Homo erectus* costal skeleton (KNM-WT 15000)[64,65] do not provide an evolutionary framework for the evolution of that thorax as complete as that present for the evolution of the vertebral column. In any case, we consider it likely that the modern human thorax morphology is also derived when compared to their Middle Pleistocene ancestral populations.

In summary, the present reconstruction demonstrates that subtle, but significant differences exist in the thorax shape within genus *Homo*. The thorax morphology seems to be the result of the interdependence of several features: general body size and pelvic and spinal morphology. While differences between upper and lower thorax exist[23], some of the elements related to this interplay (and even within the same thorax) may change in a mosaic fashion[66]. Additional fossils and more integration studies are necessary to provide additional evidence to understand the evolution of this anatomical region.

Methods

Fossil material. We have studied the original skeleton of Kebara 2 (K2; housed at Tel Aviv University) and have also used CT-scans of this individual. The scans of the vertebrae and ribs of this individual were made with a medical CT scan at Mount Carmel Medical Center, Haifa (voxel size: 0.598958 × 598,958 × 0.5 mm), and the sacrum and coxal bones were scanned at Sheba Medical Center, Ramat Gan, using a medical CT scanner (slice thickness of 0.625 mm). From these CT-scans, 3D virtual objects of each of the skeletal elements of the trunk (vertebrae, ribs, manubrium and mesosternum) as well of the pelvis were created using Avizo (v. AvizoLite).

3D virtual reconstruction. The virtual reconstruction of the thorax was based upon a slightly modified 3D reconstruction of the spine of this individual (Supplementary Note 2) to which the ribs and the sternal elements were added using Avizo (v. AvizoLite). Coxal bones were added to provide a context for the thorax reconstruction.

The ribs of Kebara 2 individual suffer from both taphonomic deformation and error in initial reconstruction. A careful assessment of all the original vertebrae and ribs was performed in order to select the best-preserved ribs and to compensate for potential taphonomic/reconstruction problems. In some cases, mirror-imaging of the skeletal elements was necessary due to taphonomic, reconstruction, and/or preservation concerns (Supplementary Note 2).

Traditional and geometric morphometric analysis. The morphometric analysis of the 3D reconstructed thorax was performed using both traditional and geometric morphometric (GMM) analyses. For both the traditional and the GMM analyses, the K2 reconstructed thorax was compared to a sample of medical scans comprising 16 adult modern male thoraxes: 10 of them were scanned for post-mortem autopsy and six were patients at the Ziv Medical Center, Faculty of Medicine, Bar Ilan University (Safed). All individuals were scanned in supine position and we avoided CT-scanning individuals with significant morphological deformations and/or causes of death that might have altered ribcage morphology. Prior to analysis, all CT-data were anonymized to comply with the Helsinki declaration[66,67]. Despite the differences in age (or age-at-death) between K2 and this modern human sample (Table 1), we consider this comparative sample to be representative of modern adult males, because a comparison of this sample to that of another adult modern male sample[50] ($n = 18$; age = 51.9 ± 1.2 years) using a landmark protocol of 402 landmarks (ribs 1–10) did not yield statistical differences between the samples (permutation test; $n = 100$; $p = 0.14$). The traditional morphometric analysis consisted of: (a) the direct comparison of the morphology of the thorax between our reconstruction and modern humans and (b) the comparison of selected measurements between the K2 reconstruction and the modern human comparison sample (Table 1). For the GMM analysis we digitized 526 3D landmarks and semilandmarks on each ribcage using Viewbox 4 software (www.dhal.com), based on a recently published protocol for quantifying the ribcage of hominoids[68]. Additionally, a metric analysis of selected linear measurements of T1–T10 vertebrae was performed using a different comparative sample (Supplementary Note 1).

To assess the size and shape of the thorax using GMM, for ribs 1–10, 20 landmarks (7 fixed and 13 sliding); in ribs 11–12, 19 landmarks (6 fixed and 13 sliding) were captured in each rib, and four fixed landmarks at each thoracic vertebra[68]. For ribs 1–10, fixed landmarks at the rib head were digitized at the most superior and most inferior points with another landmark at the most medial point of the rib head at the inter-articular crest. One additional landmark was placed at the most lateral point of the articular tubercle, and on the shaft, one landmark was placed at the most inferior point at the posterior angle and one each at the most superior and most inferior points of sternal ends. On the 11th and 12th ribs, only six fixed landmarks were collected due to the absence of the inter-articular crest at the rib head. Thirteen equidistant semilandmarks were placed along the lower costal border between the articular tubercle and the inferior sternal end. Additionally, four landmarks were placed at each of the thoracic vertebrae (T1–T12): most antero-superior and most antero-inferior points on the vertebral body at the midline and the most superior and most inferior points at the lower part of the spinous processes. Semilandmarks were slid twice, the first time to the template during digitizing and a second time to the sample average following standard sliding protocol[23,69,70].

In the case of the K2 thorax, we needed to estimate the missing landmarks, mainly at several proximal and distal ends due to the preservation of the fossils (Fig. 1, Supplementary Note 2). Those landmarks were estimated following reference-based estimation through a thin-plate spline (TPS) method[71]. According

to this method, the coordinates of the reference individual, where all landmarks and semilandmarks are present, is used to calculate the missing data of the target specimen through an interpolation function using the reference information, so that the bending energy is minimized[71]. In order to be conservative and due to the lack of other Neandertal rib cages to use as references, we used the coordinates of the mean *H. sapiens* male thorax as a reference specimen. Average *H. sapiens* coordinates were calculated using MorphoJ software[72]. The semilandmarks were slid twice and the full set of 3D coordinates was subjected to a generalized Procrustes analysis[44]. Size was quantified as centroid size (CS) defined as the square root of the summed squared distances of each landmark to the centroid, with the centroid of a configuration calculated as the average coordinate (x, y, z) of the whole set of coordinates[44,73]. Morphological variability of the sample was explored by principal component analyses in shape space and form space[74] using EVAN toolkit software. Mean comparisons were also carried out between K2 and modern human males using a permutation test ($n = 1000$ permutations) in MorphoJ software[72].

Data availability

Kebara 2 original fossils are accessible with permission of Israel Hershkowitz. The 3D models of the spine and thorax reconstruction of Kebara 2 are available from the corresponding author upon request and in figshare with the identifier https://doi.org/10.6084/m9.figshare.7012256

Received: 12 May 2018 Accepted: 17 September 2018
Published online: 30 October 2018

References

1. Kapandji, I. A. *The Physiology of the joints. Vol. 3: The Trunk and Vertebral Column* (Churchill Livingstone, Edinburgh, 1974).
2. Stahl, W. R. Scaling of respiratory variables in mammals. *J. Appl. Physiol.* **22**, 453–460 (1967).
3. Bellemare, J.-F., Cordeau, M.-P., Leblanc, P. & Bellemare, F. Thoracic dimensions at maximum lung inflation in normal subjects and in patients with obstructive and restrictive lung diseases. *Chest* **119**, 376–386 (2001).
4. Churchill, S. E. in *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives* (eds Harvati, K. & Harrison, T.) 113–134 (Springer, Amsterdam, 2006).
5. Preuschoft, H. Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: are there biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture? *J. Anat.* **204**, 363–384 (2004).
6. Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. & Barash, A. in *Human Paleontology and Prehistory: Contributions in Honor of Yoel Rak* (Springer, Cham, 2017).
7. Been, E. et al. Evolution of spinopelvic alignment in Hominins. *Anat. Rec.* **300**, 900–911 (2017).
8. Franciscus, R. G. & Churchill, S. E. The costal skeleton of Shanidar 3 and a reappraisal of Neandertal thoracic morphology. *J. Hum. Evol.* **42**, 303–356 (2002).
9. Gómez-Olivencia, A., Eaves-Johnson, K. L., Franciscus, R. G., Carretero, J. M. & Arsuaga, J. L. Kebara 2: new insights regarding the most complete Neandertal thorax. *J. Hum. Evol.* **57**, 75–90 (2009).
10. García-Martínez, D. et al. On the chest size of Kebara 2. *J. Hum. Evol.* **70**, 69–72 (2014).
11. Fuhlrott, C. Mensliche Ueberreste aus einer Felsengrotte des Düsselthals. *Verh. Des. Nat. Ver.* **60**, 131–153 (1859).
12. Fraipont, J. & Lohest, M. La race humaine de Néanderthal ou de Canstadt en Belgique. *Arch. Biol.* **7**, 587–757 (1887).
13. Gorjanović-Kramberger, K. *Der diluviale Mensch von Krapina* (C.W. Kreidel's verlag, Wiesbaden, 1906).
14. Boule, M. L'homme fossile de la Chapelle aux Saints. *Ann. De. Paléontol.* **6**, 111–172 (1911).
15. Churchill, S. E. Medial clavicular length and upper thoracic shape in Neandertals and European early modern humans. *Am. J. Phys. Anthropol.* **S18**, 67–68 (1994).
16. McCown, T. D. & Keith, A. *The stone age of Mount Carmel. The Fossil Human Remains from the levalloiso-mousterian* (Clarendon Press, Oxford, 1939).
17. Arensburg, B. in *Le squelette moustérien* de Kébara *2* (eds Bar-Yosef, O. & Vandermeersch, B.) 113–147 (Éditions du CNRS, Paris, 1991).
18. Trinkaus, E. *The Shanidar Neandertals* (Academic Press, New York, 1983).
19. Gómez-Olivencia, A. The costal skeleton of the Neandertal individual of La Chapelle-aux-Saints 1. *Ann. Paléontol.* **101**, 127–141 (2015).
20. Bastir, M. et al. The relevance of the first ribs of the El Sidrón site (Asturias, Spain) for the understanding of the Neandertal thorax. *J. Hum. Evol.* **80**, 64–73 (2015).
21. García-Martínez, D. et al. The costal remains of the El Sidrón Neanderthal site (Asturias, northern Spain) and their importance for understanding Neanderthal thorax morphology. *J. Hum. Evol.* **111**, 85–101 (2017).
22. Gómez-Olivencia, A., Holliday, T., Madelaine, S., Couture-Veschambre, C. & Maureille, B. The costal skeleton of the Regourdou 1 Neandertal. *J. Hum. Evol.* https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.12.005 (2018).
23. Bastir, M. et al. Differential growth and development of the upper and lower human thorax. *PLoS ONE* **8**, e75128 (2013).
24. Froehle, A. W. & Churchill, S. E. Energetic competition between neandertals and anatomically modern humans. *PaleoAnthropology* **2009**, 96–116 (2009).
25. Gómez-Olivencia, A., Franciscus, R. G., Couture-Veschambre, C., Maureille, B. & Arsuaga, J. L. The mesosternum of the Regourdou 1 Neandertal revisited. *J. Hum. Evol.* **62**, 511–519 (2012).
26. Bastir, M. et al. Three-dimensional morphometrics of thoracic vertebrae in Neandertals and the fossil evidence from El Sidrón (Asturias, Northern Spain). *J. Hum. Evol.* **108**, 47–61 (2017).
27. Sawyer, G. J. & Maley, B. Neanderthal reconstructed. *Anat. Rec.* **283B**, 23–31 (2005).
28. Been, E., Gómez-Olivencia, A. & Kramer, P. A. Lumbar lordosis of extinct hominins. *Am. J. Phys. Anthropol.* **147**, 64–77 (2012).
29. Been, E., Gómez-Olivencia, A. & Kramer, P. A. Brief Communication: Lumbar lordosis in extinct hominins: Implications of the pelvic incidence. *Am. J. Phys. Anthropol.* **154**, 307–314 (2014).
30. Gómez-Olivencia, A., Been, E., Arsuaga, J. L. & Stock, J. T. The Neandertal vertebral column 1: The cervical spine. *J. Hum. Evol.* **64**, 608–630 (2013b).
31. Gómez-Olivencia, A., Arlegi, M., Barash, A., Stock, J. T. & Been, E. The Neandertal vertebral column 2: The lumbar spine. *J. Hum. Evol.* **106**, 84–101 (2017).
32. Bar-Yosef, O. in *Le squelette moustérien* de Kébara *2* (eds Bar-Yosef, O. & Vandermeersch, B.) 17–27 (Éditions du CNRS, Paris, 1991).
33. Smith, P. & Arensburg, B. A mousterian skeleton from Kebara cave. *Eretz-Isr.* **13**, 164–176 (1977).
34. Bar-Yosef, O. & Vandermeersch, B. *Le Squelette Moustérien de Kébara 2* (Éditions du CNRS, Paris, 1991).
35. Tillier, A.-M., Arensburg, B., Vandermeersch, B. & Chech, M. New human remains from Kebara Cave (Mount Carmel). The place of the Kebara hominids in the Levantine Mousterian fossil record. *Paléorient* **29**, 35–62 (2003).
36. Arensburg, B. et al. Une sépulture néandertalienne dans la grotte de Kébara (Israël). *C. R. Acad. Sci. Paris* **300**, 227–230 (1985).
37. Valladas, H. & Valladas, G. in *Le squelette moustérien* de Kébara *2* (eds Bar-Yosef, O. & Vandermeersch, B.) 43–47 (Éditions du CNRS, Paris, 1991).
38. Karasik, D., Arensburg, B., Tillier, A. M. & Pavlovsky, O. M. Skeletal age assessment of fossil hominids. *J. Archaeol. Sci.* **25**, 689–696 (1998).
39. Rak, Y. On the differences between two pelvises of Mousterian context from the Qafzeh and Kebara caves, Israel. *Am. J. Phys. Anthropol.* **81**, 323–332 (1990).
40. Carretero, J. M. et al. Stature estimation from complete long bones in the Middle Pleistocene humans from the Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca (Spain). *J. Hum. Evol.* **62**, 242–255 (2012).
41. Ruff, C. B., Trinkaus, E. & Holliday, T. W. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature* **387**, 173–176 (1997).
42. Duday, H. & Arensburg, B. in *Le squelette moustérien* de Kébara *2* (eds Bar-Yosef, O. & Vandermeersch, B.) 180–193 (Éditions du CNRS, Paris, 1991).
43. García-Martínez, D. et al. Reevaluation of "endocostal ossifications" on the Kebara 2 Neanderthal ribs. *J. Hum. Evol.* **122**, 33–37 (2018).
44. Zelditch, M., Swiderski, D. & Sheets, H. *Geometric Morphometrics for Biologists* 2nd edn (Academic Press, 2012).
45. Tague Robert, G. Sexual dimorphism in the human bony pelvis, with a consideration of the Neandertal pelvis from Kebara cave, Israel. *Am. J. Phys. Anthropol.* **88**, 1–21 (1992).
46. Weaver, T. D. & Hublin, J.-J. Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **106**, 8151–8156 (2009).
47. Beyer, B. et al. In vivo thorax 3D modelling from costovertebral joint complex kinematics. *Clin. Biomech.* **29**, 434–438 (2014).
48. Bastir, M. et al. In vivo 3D analysis of thoracic kinematics: changes in size and shape during breathing and their implications for respiratory function in recent humans and fossil Hominins. *Anat. Rec.* **300**, 255–264 (2017).
49. García-Martínez, D. et al. Ribcage measurements indicate greater lung capacity in Neanderthals and Lower Pleistocene hominids compared to modern humans. *Comm. Biol.***1**, 117 (2018).
50. García-Martínez, D., Torres-Tamayo, N., Torres-Sanchez, I., García-Río, F. & Bastir, M. Morphological and functional implications of sexual dimorphism in the human skeletal thorax. *Am. J. Phys. Anthropol.* **161**, 467–477 (2016).
51. Beall, C. M. Adaptations to altitude: a current assessment. *Ann. Rev. Anthropol.* **30**, 423–456 (2001).

52. Rak, Y. & Arensburg, B. Kebara 2 Neanderthal pelvis: first look at a complete inlet. *Am. J. Phys. Anthropol.* **73**, 227–231 (1987).
53. Bonmatí, A. et al. Middle Pleistocene lower back and pelvis from an aged human individual from the Sima de los Huesos site, Spain. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **107**, 18386–18391 (2010).
54. Been, E., Peleg, S., Marom, A. & Barash, A. Morphology and function of the lumbar spine of the Kebara 2 Neandertal. *Am. J. Phys. Anthropol.* **142**, 549–557 (2010).
55. Torres-Tamayo, N. et al. The torso integration hypothesis revisited in *Homo sapiens*: Contributions to the understanding of hominin body shape evolution. *Am. J. Phys. Anthropol.* https://doi.org/10.1002/ajpa.23705 (2018).
56. Arsuaga, J. L. et al. A complete human pelvis from the Middle Pleistocene of Spain. *Nature* **399**, 255–258 (1999).
57. Carretero, J. M. et al. in *Miscelánea en Homenaje a Emiliano Aguirre. Volumen* III. Paleoantropología (E. Baquedano & S. Rubio eds) 120–135 (Museo arqueológico regional, Alcalá de. Henares, 2004).
58. Simpson, S. W. et al. A female *Homo erectus* pelvis from Gona, Ethiopia. *Science* **322**, 1089–1092 (2008).
59. Arsuaga, J. L. Terrestrial apes and phylogenetic trees. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **107**, 8910–8917 (2010).
60. Gómez-Olivencia, A., Couture-Veschambre, C., Madelaine, S. & Maureille, B. The vertebral column of the Regourdou 1 Neandertal. *J. Hum. Evol.* **64**, 582–607 (2013).
61. Arsuaga, J. L. et al. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **112**, 11524–11529 (2015).
62. Gómez-Olivencia, A. et al. The costal skeleton of *Homo antecessor*: preliminary results. *J. Hum. Evol.* **59**, 620–640 (2010).
63. Arsuaga, J. L. et al. Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* **344**, 1358–1363 (2014).
64. Brown, F. H., Harris, J., Leakey, R. & Walker, A. Early *Homo erectus* skeleton from West Lake Turkana, Kenya. *Nature* **316**, 788–792 (1985).
65. Jellema, L. M., Latimer, B. & Walker, A. in *The Nariokotome Homo erectus skeleton* (eds Walker, A. & Leakey, R. eds) 294–325 (Harvard University Press, Cambridge, 1993).
66. Schmid, P. et al. Mosaic morphology in the thorax of *Australopithecus sediba*. *Science* **340,** 1234598 (2013).
67. Goodyear, M. D. E., Krleza-Jeric, K. & Lemmens, T. The declaration of Helsinki. *BMJ* **335**, 624–625 (2007).
68. Bastir, M. et al. 3D geometric morphometrics of thorax variation and allometry in Hominoidea. *J. Hum. Evol.* **113**, 10–23 (2017).
69. Mitteroecker, P. & Gunz, P. Advances in geometric morphometrics. *Evol. Biol.* **36**, 235–247 (2009).
70. Gunz, P. & Mitteroecker, P. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, Ital. J. Mammal.* **24**, 103–109 (2013).
71. Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G. W. & Bookstein, F. L. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *J. Hum. Evol.* **57**, 48–62 (2009).
72. Klingenberg Christian, P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* **11**, 353–357 (2011).
73. O'Higgins, P. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J. Anat.* **197**, 103–120 (2000).
74. Dryden, I. L. & Mardia, K. V. *Statistical Shape Analysis* (Wiley, Chichester, 1998).
75. Sjøvold, T. Estimation of stature from long bones utilizing the line of organic correlation. *Hum. Evol.* **5**, 431–447 (1990).
76. Vandermeersch, B. in *Le squelette moustérien de Kébara 2* (eds Bar-Yosef, O. & Vandermeersch, B.) 157–178 (Éditions du CNRS, Paris, 1991).

Acknowledgements

We thank the excavation and research team of Kebara for their work that has allowed for the recovery of the Kebara 2 individual and B. Arensburg, Y. Rak, B. Vandermeersch, O. Bar-Yosef and I. Hershkowitz their permission to study the K2 specimen and V. Slon for technical help. Thanks to our colleagues from MNHN, TAU, EHU-UPV, MNCN, UCM-ISCIII, UCAM, and especially A. Balzeau, J. Stock, C. Shaw, T. Holliday, R.G. Franciscus, T. Durden, J.L. Arsuaga, and J.M. Carretero for their support and constructive discussion. We thank J. Trueba and Madrid Scientific Films for letting us to use one of their photographs. A.G.-O. had a Marie Curie-IEF (FP7-PEOPLE-2012-IEF 327243) research fellowship during part of this work. A.G.-O. and M.A. received support from the Spanish *Ministerio de Ciencia y Tecnología* (Project: CGL-2015-65387-C3-2-P, MINECO/FEDER) and are also part of the Research Group IT1044-16 from the Eusko Jaurlaritza-Gobierno Vasco and Group PPG17/05 from the Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU). D.G.-M. and M.B. received support from the *Ministerio de Ciencia y Tecnología* (Project: CGL2015-63648-P).

Author contributions

A.G.-O. and E.B. designed research; A.G.-O., A.B., D.G.-M., M.A., P.K., M.B. and E.B. performed research; A.G.-O., A.B., D.G.-M., M.A., P.K., M.B. and E.B. analyzed data; A.G.-O., A.B., D.G.-M., M.A., P.K., M.B. and E.B. wrote the paper.

Additional information

Supplementary Information accompanies this paper at https://doi.org/10.1038/s41467-018-06803-z.

Competing interests: The authors declare no competing interests.

Reprints and permission information is available online at http://npg.nature.com/reprintsandpermissions/

Publisher's note: Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/.

© The Author(s) 2018