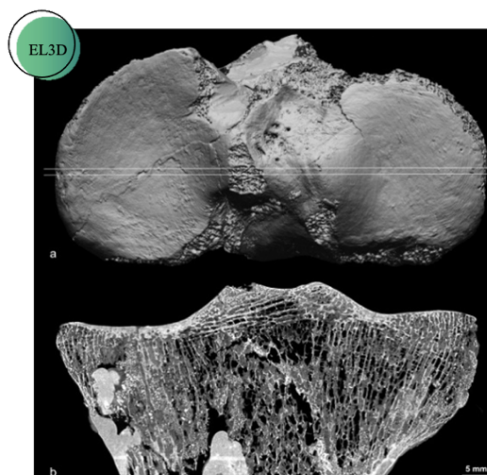
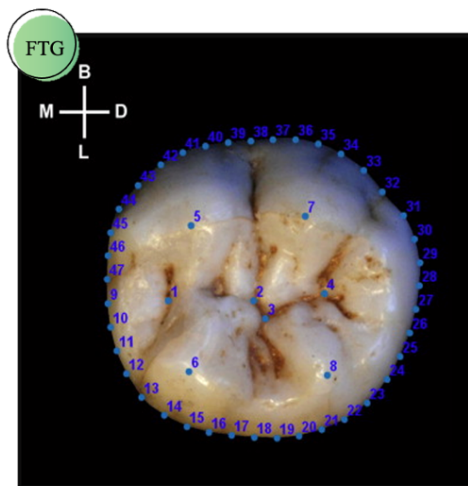
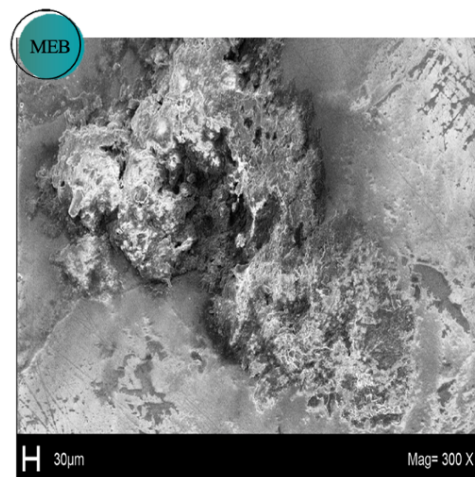
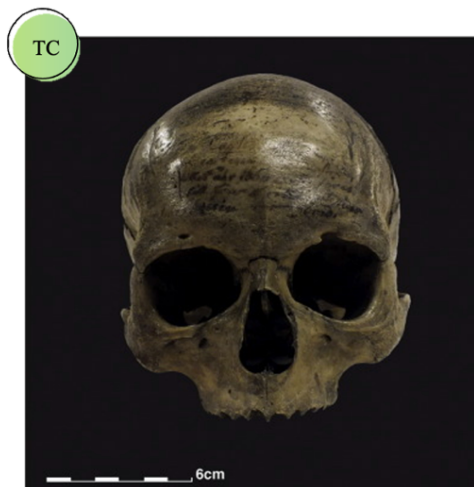


Análisis de las técnicas de estudio empleadas en la investigación de los fósiles: Homínidos

Analysis of study techniques used in fossil research: Hominids



Trabajo de Fin de Grado
CARLA OLIVA MORENO
Tutorizado por Carolina Castillo Ruiz y María del Carmen Alfayate Casañas
Grado en Biología. Junio 2021

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Tomografía Computarizada	3
Escáner Láser 3D	5
Fotogrametría	6
Resonancia Magnética Nuclear	6
Microscopía Electrónica de Barrido	7
Sincrotrón	8
Objetivos y Material y Métodos	10
Resultados y Discusión	11
Tomografía Computarizada y temáticas	13
Fotogrametría y temáticas	19
Escáner Láser 3D y temáticas	22
Resonancia Magnética Nuclear y temáticas	24
Microscopía Electrónica de Barrido y temáticas	25
Sincrotrón y temáticas	25
Conclusiones:	26
Bibliografía	28

Australopithecus

Capacidad craneal:
400-500 cm³
Estatura: 1,30-1,50 m
3-2,5 Ma



Homo erectus

Capacidad craneal:
850-1100 cm³
Estatura: 1,70 m
2 Ma-70 mil años



Homo habilis

Capacidad craneal:
650-800 cm³
Estatura: 1,50 m
2,5-1,8 Ma



Homo sapiens

Capacidad craneal:
1200-1400 cm³
Estatura: 1,60-1,80 m
40-0 mil años



Homo neanderthalensis

Capacidad craneal:
1500-1600 cm³
Estatura: 1,60 m
230-40 mil años



Resumen

La Paleontología es la ciencia que estudia los seres orgánicos cuyos restos o vestigios se encuentran conservados en forma de fósiles. Estos fósiles nos permiten comprender la vida en el pasado, bien sea con el estudio de la evolución de las especies, las relaciones entre ellas o atendiendo a los climas del pasado, entre muchos otros.

Dada su importancia, en el presente Trabajo de Fin de Grado se muestra un análisis detallado de las tecnologías de estudio en tres dimensiones (3D) más novedosas hasta el momento, que han sido empleadas en investigaciones de homínidos fósiles. Con este objetivo, además de analizar la frecuencia de uso de cada una de ellas, se estudiaron las temáticas abordadas por cada una, así como, su variación de uso a lo largo de los años 2010-2020. Los resultados revelaron que la Tomografía Computarizada es la técnica más empleada y estable a lo largo del periodo estudiado. Además de ser el método que más contenidos diferentes y avances científicos trata de todas las técnicas referidas en este trabajo, abordando campos como la Taxonomía, Filogenia o el Dimorfismo Sexual entre muchos otros.

Palabras clave: Tecnología 3D, Metodología de imagen, Tomografía Computarizada, Sincrotrón, Paleontología.

Abstract

Paleontology is the science that studies organic beings whose remains or vestiges are preserved in the form of fossils. These fossils allow us to understand life in the past, either with the study of the evolution of species, the relationships between them or taking care of the climates of the past, among many others.

Giving its importance, this Final Degree Project shows a detailed analysis of the most innovative three-dimensional (3D) study technologies that have been used in hominid fossil research. With this objective, in addition to analyzing the frequency of use of each one of them, the topics addressed by each one were studied, as well as their variation in use throughout the years 2010-2020. The results revealed that Computed Tomography is the most widely used and stable technique throughout the period studied. In addition to being the method that offers the most different contents and scientific advances, it deals with all the techniques referred to in this work, addressing fields such as Taxonomy, Phylogeny or Sexual Dimorphism among many others.

Keywords: 3D Technology, Imaging Methodology, Computed Tomography, Synchrotron, Paleontology.

Introducción

La ciencia designada como Paleontología, término derivado de *palaios* (antiguo), *ontos* (ser) y *logos* (tratado) tiene como propósito la comprensión de la vida en el pasado geológico y como ésta ha evolucionado hasta la actualidad. Es por tanto, una disciplina que integra las Ciencias de la Tierra y de la Vida y que ofrece una fuente de información única, directa y en expansión sobre la anatomía, ecología, fisiología y dinámica espacial y temporal de vidas pasadas (Jablonski & Shubin, 2015).

El término ‘Fósil’ derivada del latín que significa “cosa desenterrada” y constituye el objeto de estudio de dicha ciencia. Inicialmente, este término se utilizó para designar cualquier cuerpo desenterrado (orgánico, arqueológico o mineral) hasta que a finales del siglo XVIII se restringió a los restos de seres vivos conservados en las rocas. Actualmente, bajo dicho término se agrupan gran cantidad de evidencias materiales de la vida en el pasado que van desde restos de pequeños organismos unicelulares hasta enormes esqueletos de dinosaurios. Además de los restos orgánicos conservados en mayor o menor grado, también son fósiles cualquier manifestación de la actividad orgánica, lo que se conoce como icnofósiles. Estas manifestaciones pueden estar representadas por cuerpos materiales o huellas (marcas o señales) dejadas por los organismos en el sedimento, rocas o restos orgánicos (Vicens & Oms, 2001).

Los fósiles tienen un papel importante en muchos aspectos de la vida científica actual; contribuyen en la solución de los problemas bioestratigráficos, permiten comprender las variaciones climáticas y sus efectos en la flora y la fauna, sirven de apoyo a los estudios paleogeográficos y ambientales, entre otros. Tanto es así, que en la actualidad pocos temas resultan tan atractivos como el que aborda las raíces evolutivas de los humanos, para intentar esclarecer como eran nuestros antepasados. Todo esto supone un complejo entramado del que han surgido múltiples géneros, especies todas ellas integrados bajo la familia de los homínidos (Rosas & CSIC, 2015). Dentro de la familia Hominidae se hallan un total de 4 géneros: *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo*, abarcando 8 especies (sp) vivientes (*Pongo*: 3 sp; *Gorilla*: 2 sp; *Pan*: 2 sp; *Homo*: 1 sp).

El género *Homo* fue introducido originalmente por Carlos Linneo en 1758 para acomodar a los humanos modernos, *Homo sapiens*, dentro de su sistema de clasificación biológica. Desde entonces diversos grupos de homínidos extintos han sido añadidos al género, ampliando su

definición y generando debate en cuanto a las características que lo definen y las especies que lo componen. Actualmente, se reconocen al menos ocho especies fósiles: *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *Homo floresiensis* y *Homo neanderthalensis* (Wood & Baker, 2011).

Tanto los restos originales, como las colecciones fósiles artificiales (virtuales o moldes) de especímenes existentes o extintos, deben conservarse en entornos óptimos y adaptados, y la manipulación directa debe restringirse para proteger este patrimonio irremplazable. Excepto por algunos grupos de fósiles que están bien representados, muchas de las especies de interés se conocen solo a través de un número muy limitado de muestras (a veces solo por un espécimen), por lo tanto, es inconcebible destruir o incluso dañar fósiles para estudiar su disposición interna o estructuras histológicas.

Hoy en día, es asumido que los estudios de las características morfológicas externas de un organismo fósil no son suficientes para extraer toda la información de interés para un estudio paleontológico. Por tanto, las observaciones de las estructuras internas se vuelven cada vez más importantes (Balzeau *et al.*, 2010).

Una rama relativamente reciente desarrollada a raíz de la ciencia en cuestión es la Paleontología Computacional, simplemente se trata de un término aplicado al uso de ordenadores y sus instalaciones en el campo de la Paleontología (Elewa, 2011), mediante la cual se pueden producir esta clase de visualizaciones de la organización interna.

Las metodologías de imagen empleadas en la actualidad han proporcionado importantes avances innovadores en la preservación de estas colecciones, además de ofrecer nuevas perspectivas para las exhibiciones museográficas y los estudios científicos originales. Sin lugar a duda, el estudio virtual de los ejemplares es una herramienta adicional en nuestro amplio conjunto de posibilidades analíticas.

Entre estas técnicas analíticas se encuentran los métodos en tres dimensiones (3D), dentro de las cuales destacamos las siguientes y que describimos, brevemente, a continuación:

Tomografía Computarizada

La Tomografía Computarizada (TC) es una técnica que utiliza la combinación de rayos X y sistemas informáticos para conseguir una serie de imágenes transversales de una estructura, que ofrecen información en 3D.

El equipo de tomografía computarizada está constituido por un cuerpo vertical o gantry, que presenta un orificio central, el cual contiene un tubo de rayos X que gira alrededor del objeto de estudio situado en una mesa o camilla (Fig.1).

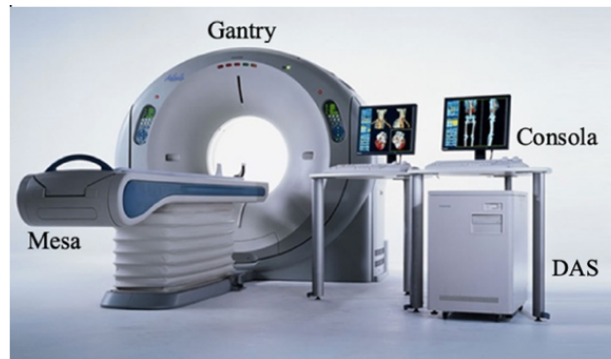


Figura 1. Componentes del equipo de TC, Toshiba - Aquilion 64.

El tubo de rayos X es el dispositivo técnico capaz de producir la radiación ionizante mediante una fuente artificial de alimentación de tipo eléctrico. Las radiaciones emitidas que pasan a través del organismo u objeto, son captadas en el lado opuesto por unos detectores que miden la energía depositada. Los primeros equipos utilizaban un solo detector, mientras que los modernos emplean más de 2.400 detectores. Los detectores básicamente pueden transformar los rayos X que reciben de dos formas diferentes:

- Transformación en luz: unos detectores convierten primero los rayos X en energía luminosa y luego en energía eléctrica.
- Transformación en electricidad: otros detectores transforman directamente los rayos X en corriente eléctrica.

Conforme se completa cada barrido, el sistema de adquisición de datos (DAS) convierte las señales procedentes de los detectores en datos digitales y las transmite al ordenador. Para la reconstrucción de la imagen es necesario que el ordenador reciba múltiples señales después de explorar el objeto en diferentes ángulos. El ordenador es capaz de integrar la información enviada por el DAS y reconstruir las imágenes de forma casi instantánea. Los primeros ordenadores de TC tenían que realizar los procesos de uno en uno, por lo que el tiempo de reconstrucción de las imágenes oscilaba entre 15 segundos y hasta varios minutos, dependiendo del nivel del programa instalado. Los equipos actuales son capaces de hacer el barrido, recoger los datos, reconstruir la imagen, archivarla e iniciar el barrido siguiente en alrededor de 2 a 5 segundos (*De la Cerda, 2009*).

Escáner Láser 3D

Los Escáner Láser 3D (EL3D) son dispositivos capaces de crear imágenes de las partes externas, es decir, de la superficie del objeto escaneado, con niveles de resolución variables dependientes del equipo, del software, así como, de las necesidades del investigador (*Weber & Bookstein, 2011*).

Estos dispositivos vienen equipados con una plataforma giratoria que se conecta al escáner. La estructura móvil tiene un soporte donde se coloca el objeto a estudiar y una pinza que lo mantiene estable, lo cual es esencial para asegurar el material (Fig. 2A).

En primer lugar, el escáner recopila datos de la superficie del objeto, que es similar a tomar una fotografía, y a continuación, un número variable de rayos láser se mueven lentamente a través de la superficie del objeto, capturando puntos de datos que forman polígonos y que a su vez generaran una estructura geométrica. Una vez que se completa un escaneo, la plataforma gira en un grado determinado por el usuario y el proceso comienza nuevamente hasta que se alcanza el número deseado de escaneos. Una vez que se completa el proceso, las partes no deseadas se recortan de la imagen y los escaneos individuales que capturan cada ángulo se unen. Este proceso da como resultado un modelo 3D completo de la muestra original que contiene los detalles de la superficie del objeto.

Los modelos digitales, resultantes de los procesos de escaneo permiten, mediante el uso de softwares (ScanStudio HD o Stratovan Checkpoint de Next Engine), que el investigador pueda realizar diversas tareas, tales como: tomar capturas de pantalla de una imagen, registrar puntos en la muestra, calcular el área de superficies, el volumen, o hacer mediciones precisas. Las imágenes escaneadas también se pueden utilizar para reconstruir partes rotas de un esqueleto, por ejemplo, los cráneos humanos (*Kuzminsky & Gardiner, 2012*).



Figura 2. A: Componentes del equipo de EL3D, LaserScan - Einscan S. B: Proceso de documentación fotogramétrica de un cráneo (Autora: Itxaso Azcune).

Fotogrametría

La Fotogrametría (FTG), es la técnica cuyo objeto es el conocimiento de las dimensiones y posición de objetos en el espacio, a través de la medida o medidas realizadas a partir de la intersección de dos o más fotografías. El equipamiento esencial necesario para esta técnica consiste en una cámara fotográfica y un ordenador con un software especializado (Fig. 2B). Se trata de uno de los métodos más avanzados que analizan la forma de estructuras biológicas.

Una de las limitaciones de los análisis que se realizan a partir de fotografías es que son representaciones bidimensionales de objetos tridimensionales. Por ello, las coordenadas de los puntos se cuantifican solo en dos ejes (X, Y) pero durante el proceso de proyección de un cuerpo a un plano ocurre una obligatoria distorsión que impide una planimetría precisa (las mediciones realizadas sobre el plano no son exactas). En algunas de las fotografías pueden no observarse todos los puntos clave (puntos anatómicos de referencia) al estar en el lado opuesto de la imagen u ocultos por la perspectiva. Además, todos los puntos aparecen a un mismo nivel, a pesar de estar realmente a distintas profundidades, se asume una coplanaridad que no es real.

El estudio de estructuras complejas, conlleva la utilización de varias fotografías (generalmente, en vistas dorsales, ventrales y laterales). La ubicación de puntos en cada una y su análisis independiente, a pesar de ser un mismo objeto, complejiza los análisis y dificulta la interpretación integrada de los patrones observados (*Gómez-García, 2019*).

Resonancia Magnética Nuclear

La Resonancia Magnética Nuclear (RMN) es un procedimiento con el que se obtienen imágenes del interior de un cuerpo u objeto. Se basa en el procesamiento de ondas de radio, es a través del objeto de estudio, el cual es sometido a un potente campo magnético. La RMN permite obtener imágenes muy detalladas del cuerpo, en 2 y en 3D, y desde cualquier perspectiva.

Al bombardear un cuerpo con fotones de alta intensidad, estos son capaces de atravesar la materia “blanda” o poco densa (la matriz sedimentaria que pueda existir en el material fósil) y, sin embargo, quedan retenidos por la materia “dura” o densa (fundamentalmente los huesos) (*Fernández-López, 2000*). Estas señales son detectadas por un receptor específico dentro del aparato y con la ayuda de un procesador integrado en el ordenador, se crean unas imágenes que pueden observarse desde cualquier orientación (*Sánchez, 2009*).

Microscopía Electrónica de Barrido

Los microscopios surgieron en la primera mitad del siglo XX y se empezaron a utilizar cuando las imágenes que se querían observar quedaban por debajo del poder de resolución del microscopio óptico.

Para poder sobrepasar el límite de resolución de un microscopio convencional (óptico) fue necesario diseñar instrumentos que utilicen otras radiaciones diferentes a la luz visible para formar la imagen. En la década de 1920 diversos descubrimientos comprobaron que un haz de electrones acelerados en el vacío, además de recorrer trayectorias rectas, se comportaba también como una onda similar a la luz visible caracterizada por una longitud de onda 100.000 veces más pequeña.

Precisamente, un haz de electrones acelerados por un alto potencial eléctrico (25.000 Voltios) constituye la fuente de radiación de un microscopio electrónico de barrido (MEB) o Scanning (o SEM: Scanning Electron Microscope).

Si bien estos microscopios comenzaron a desarrollarse comercialmente alrededor de 1960, su funcionamiento fue mejorando continuamente.

El MEB consta de un cañón electrónico en una columna de alto vacío, del orden de 10^{-5} mm de Hg, en la cual se genera un haz de electrones de alta energía (Fig. 3A). El cañón electrónico es el primer componente de la columna del microscopio y es el que produce el haz de electrones (Fig. 3. A-B). Consta de un filamento emisor de electrones que son luego acelerados por un ánodo polarizado positivamente. Este haz es luego colimado por una serie de lentes electromagnéticas y pequeñas aperturas hasta que es focalizado sobre la superficie de la muestra (Fig. 3A).

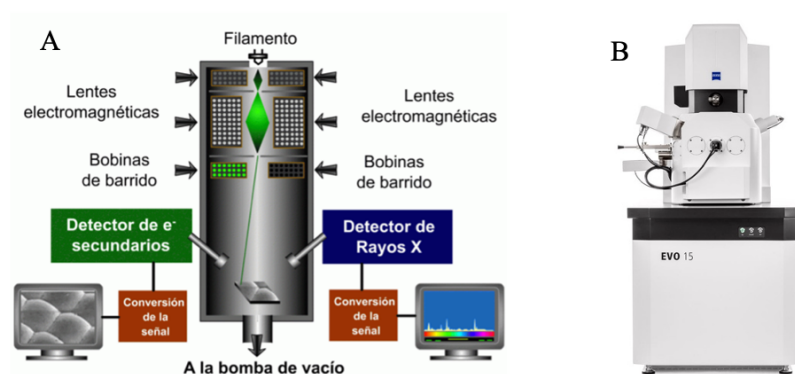


Figura 3. A: Dibujo esquemático del MEB (Autora: Luisa González). B: Equipo de MEB, ZEISS - EVO 15.

Estas lentes son las que desvían las trayectorias del haz de electrones de manera análoga a como una lente óptica que desvía un haz de luz (fotones). Un sistema de bobinas desvía el haz

de electrones de tal manera que una zona de la superficie de la muestra es continuamente explorada y las señales resultantes son registradas por los detectores (Fig. 3A).

Los detectores, están encargados de registrar las señales originadas por la interacción entre el haz de electrones y la muestra, que son procesadas y visualizadas en el sistema final de observación (monitor de un ordenador normalmente) (Fig. 3A).

La parte final de la columna del microscopio electrónico es la cámara con cierre de vacío que contiene la platina donde se coloca la muestra. Un conjunto de controles externos permite desplazar esta platina según los tres ejes X, Y, Z y variar su orientación según dos ejes de rotación (*Ipohorski & Bozzano, 2013*). Para formar las imágenes en tres dimensiones se emplearán los electrones secundarios y además si lo que se pretende estudiar es la composición de las muestras se llevará a cabo a través de rayos X.

Las imágenes de un microscopio electrónico se obtienen mediante la detección, procesamiento y visualización de las señales resultantes de las interacciones entre un haz de electrones de alta energía con la materia (Fig. 3B).

Mediante su uso se pueden obtener imágenes de todo tipo de materiales estructurales o de material biológico con un mínimo de preparación previa. La muestra (fósil) objeto de estudio debe estar limpia, para lo que se emplea un sonicador, y además no deben presentar humedad ambiental, colocándola en una estufa durante 24-48 horas a una temperatura comprendida entre 30-32 °C. Finalmente, se recubre con metales conductores (oro, plata, paladio, carbono).

Sincrotrón

El Sincrotrón (SCT) es un equipo de gran tamaño que produce numerosos haces de luz. Cada haz se guía a través de un conjunto de lentes e instrumentos llamados, líneas de haz, donde los rayos X iluminan e interactúan con las muestras de material que se está estudiando (*The European Synchrotron, 2020*) (Fig. 4).

Las estructuras principales son:

- Acelerador lineal o Linac: los electrones emitidos se empaquetan y luego se aceleran gradualmente (200 millones de electronvoltios) utilizando campos eléctricos hasta que viajan muy cerca de la velocidad de la luz (*The European Synchrotron, 2020*).
- Sincrotrón de refuerzo o Booster: los electrones entran entonces en el sincrotrón de refuerzo, un anillo con una circunferencia de 300 metros. Los electrones viajan alrededor de este anillo varias miles de veces, ganando un poco más de energía con cada vuelta. Una vez que alcanzan su energía final de 6.000 millones de electrones-

voltios (6 GeV), se envían al anillo de almacenamiento (*The European Synchrotron, 2020*).

- Anillo de almacenamiento o Storage ring: el anillo de almacenamiento tiene una circunferencia de 844 metros. Los electrones viajan durante horas alrededor del anillo de almacenamiento a la velocidad de la luz dentro de un tubo en condiciones de vacío (alrededor de 10^{-9} mbar). A medida que viajan alrededor, pasan a través de diferentes tipos de imanes, tales como imanes de flexión, auladores e imanes de enfoque. Cada vez que pasan a través de ciertos imanes, los electrones pierden energía en forma de radiación electromagnética, conocida como "radiación sincrotrón", que incluye rayos X (*The European Synchrotron, 2020*).
 - Los imanes de flexión son esenciales porque obligan a los electrones a cambiar de dirección.
 - Los onduladores son estructuras magnéticas compuestas por una serie de pequeños imanes con polaridad alterna. Los haces de rayos X que producen son un millón de veces más intensos que los generados por los imanes de flexión y tienen propiedades de brillo y coherencia cercanas a los láseres.
 - Los imanes de enfoque, también conocidos como lentes magnéticas, se utilizan para enfocar el haz de electrones de modo que el haz sea lo más estrecho posible.
- Beamlines o Líneas de haz: en un sincrotrón los experimentos tienen lugar en líneas de haz. Estos laboratorios altamente especializados están equipados con instrumentos de última generación y cada uno tiene su propio equipo de soporte dedicado (*The European Synchrotron, 2020*).

Actualmente existen más de 60 sincrotrones y varios más se encuentran en fase de construcción o de planificación (*The European Synchrotron, 2020*).

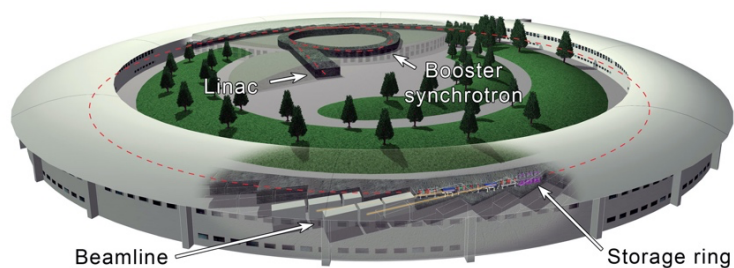


Figura 4. Componentes del equipo de SCT, ESRF.

Objetivos

En base a lo anteriormente expuesto, se ha propuesto como objetivo general del presente Trabajo de Fin de Grado (TFG) realizar una revisión de la evidencia científica actualizada existente sobre el uso de las diferentes técnicas 3D de estudio de materiales fósiles de homínidos en la última década del siglo XXI.

Para la consecución del mismo, se abordarán como objetivos específicos los siguientes:

- Conocer cuál o cuáles son las técnicas más utilizadas en el estudio de los homínidos en los últimos diez años (2010-2020).
- Analizar las variaciones relativas al uso de las distintas técnicas a lo largo del periodo indicado.
- Conocer si existe alguna relación entre la temática de los trabajos estudiados y las técnicas empleadas en ellos.

Material y Métodos

Para la realización de este TFG y dada la naturaleza cuantitativa de nuestra indagación, optamos por una instrucción de tipo bibliográfico. Los datos se recogieron esencialmente a través una plataforma digital, PuntoQ, que constituye la herramienta de búsqueda y descubrimiento de recursos bibliográficos de la Biblioteca de la Universidad de La Laguna.

Para efectuar la búsqueda de manera lo más objetiva posible, utilizamos dos palabras claves: “*Hominids*” y “*3D*”. El estudio se llevó a cabo en todos los recursos disponibles en dicha herramienta y el único filtro establecido fue la fecha de creación, de manera que sólo se tuvieron en cuenta publicaciones que han sido difundidas entre los años 2010-2020.

Se han obtenido un total de 250 artículos que contienen las palabras claves usadas, de éstos se han descartado todos aquellos que no aportan datos de aplicación directa de las seis técnicas analizadas: Tomografía Computarizada, Escáner Láser 3D, Fotogrametría, Resonancia Magnética Nuclear, Microscopía Electrónica de Barrido y Sincrotrón al estudio de restos fósiles de homínidos. Con los artículos seleccionados se ha realizado una base de datos donde se ha especificado la técnica usada, las reconstrucciones 3D obtenidas y los resultados científicos que ha supuesto el uso de las mismas.

Resultados y Discusión

Empleando la metodología descrita anteriormente, para este estudio se han seleccionado un total de 62, entre artículos científicos (60) y tesis doctorales (2). En cuanto a los artículos, se han publicado en 21 revistas científicas indexadas, con factor de impacto comprendidos entre 13.116 y 0.151 (Tabla 1).

Tabla 1. Revistas científicas de los trabajos publicados con reconstrucciones 3D, en homínidos, en el periodo de 2010-2020.

Revista	Número de artículos	Factor de impacto
PloS one	9	2.740
Journal of Human Evolution	9	3.090
American Journal of Physical Anthropology	9	2.414
Comptes Rendus Palevol	8	1.930
International Journal of Primatology	3	1.858
Science Advances	3	13.116
Evolutionary Biology	2	3.020
International Journal of Legal Medicine	2	2.193
Proceeding of the National Academy of Sciences	2	9.414
The Anatomical Record	2	1.634
Peer J	1	3.09
Quaternary International	1	2.003
Frontiers in human Neuroscience	1	3.209
Dysphagia	1	2.591
Homo	1	0.880
Journal of Anatomy	1	2.720
Chinese Science Bulletin	1	6.227
Journal of Neuroscience Research	1	4.699
Journal of the Neurological Sciences	1	3.115
Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments	1	0.637
Science China Earth Science	1	0.892

Con respecto al análisis de las reconstrucciones obtenidas, hemos agrupado las publicaciones según la parte anatómica estudiada (Fig. 5).

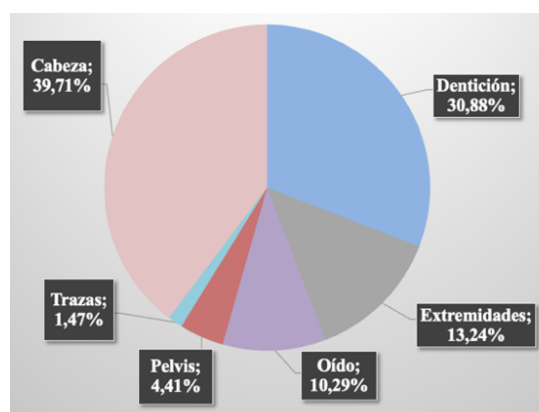


Figura 5. Esquema gráfico donde se muestran los temas abordados en los distintos artículos científicos considerados en este TFG.

Los datos mostraban que el estudio de la cabeza, en primer lugar y de la dentición constituyen un grupo considerable al tratarse de los contenidos más abordados en los trabajos seleccionados. Tras estos se sitúan las extremidades y el oído y finalmente como temática menos común encontramos los estudios referentes a la pelvis y las trazas fósiles (Fig. 5).

Según nuestra recopilación bibliográfica, la técnica más utilizada en el estudio de los homínidos en los últimos diez años (2010-2020) corresponde a la TC con un 62,50% (Fig. 6). La segunda es la FTG (21,25%) (Fig. 6), en particular se utiliza para los estudios de morfología geométrica, herramienta básica en numerosas ramas de la Biología como son la Taxonomía, Anatomía, Fisiología y Evolución. En tercer lugar se ha usado el EL3D (8,75%); en menor proporción y el mismo grado de repetición hallamos la RMN y la MEB (3,75 % y 2,5% respectivamente) y por último, la técnica menos utilizada y por tanto con la representación más baja es el SCT (1,25%) (Fig. 6).

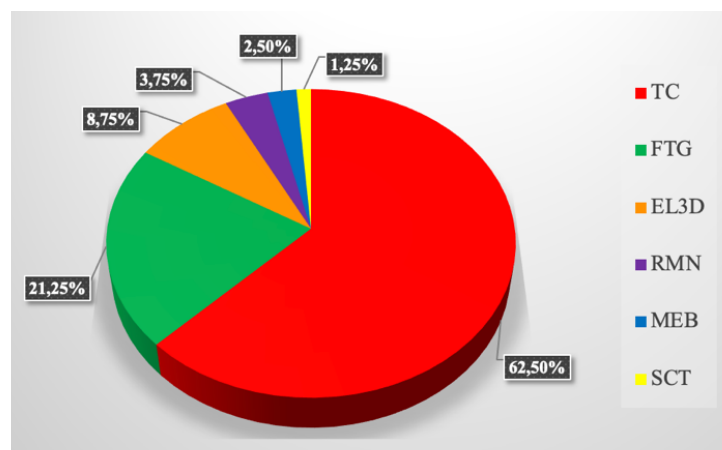


Figura 6. Esquema gráfico donde se muestran los porcentajes relativos a cada técnica de estudio analizada en este TFG.

Por otra parte, según nuestro análisis se puede observar en la figura 7 la variación existente en el uso de dichas técnicas a lo largo de los 10 años (2010-2020) que ocupan este TFG, en la cual, nuevamente la TC es la técnica que con diferencia, se mantiene más estable a lo largo de los años mostrando un porcentaje de uso comprendido entre el 50%-80%, seguida de la FTG que llega a alcanzar en el año 2016 algo más del 40%. Tras éstas se sitúa el EL3D que se usa más durante la primera mitad del periodo estudiado (alcanzando algo más del 15%) pero luego, cae prácticamente en desuso y algo similar ocurre en el caso de la RMN, la cuál llega a suponer el 30% de las técnicas usadas en el año 2011, pero tras esto desaparece casi totalmente. Como técnicas menos empleadas hallamos la MEB, que apenas alcanza el 15% en

los últimos años y el SCT el cuál prácticamente no es utilizado en los artículos que se han revisado.

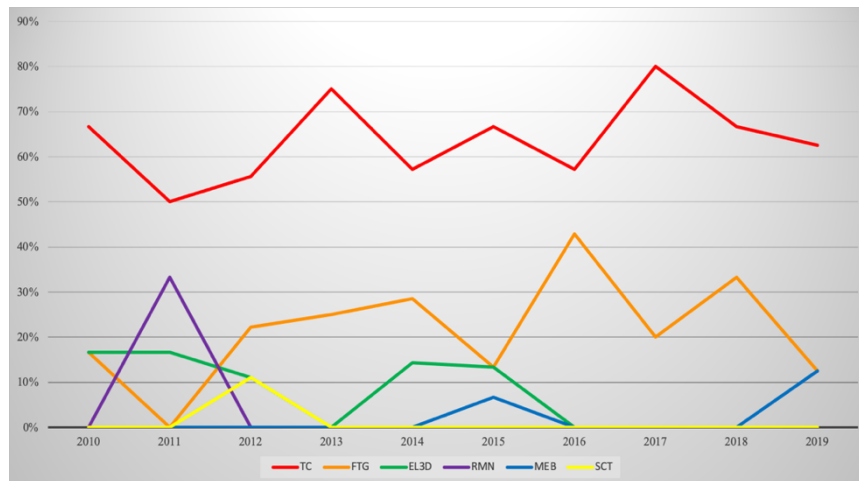


Figura 7. Gráfico donde se muestra las variaciones del uso de las técnicas 3D en el periodo 2010-2020.

Tomografía Computarizada y temáticas

Como se ha expresado en las figuras precedentes (Figs. 6-7), la técnica más usada y estable a lo largo de estos años, es la TC, y podría explicarse debido a que presenta algunas ventajas importantes respecto a las demás: requiere pocos minutos para su realización, logra detectar y representar cuerpos extraños, fracturas, gas, acumulaciones de fluidos, etc. Por lo que resulta útil para estudios morfométricos, filogenéticos y ontogenéticos. Permite restaurar digitalmente cualquier espécimen que esté en su matriz sin necesidad de eliminarla físicamente, lo que resulta valioso en los procesos de restauración, ya que obtener el modelo virtual requiere menos tiempo que restaurarlo realmente. No obstante, muestra limitaciones con respecto a la evaluación de tejidos blandos y órganos internos, dado que las densidades de los tejidos ante un daño o patología pueden presentar cambios tan pequeños que no pueden ser detectados por la técnica (De la Cerda, 2009).

Se trata de la técnica que muestra mayor representación en todas las temáticas planteadas en esta selección de trabajos y se establece como la metodología que aporta más avances científicos y aborda una gran heterogeneidad de materias (Tabla 2).

Tabla 2. Recopilación del número de artículos científicos por técnica usada, así como el material empleado en el estudio y la temática.

	Taxonomía	Filogenia	Locomoción	Ontogenia	Descripción	Ecología	Dimorfismo sexual
Cabeza	1-TC	5-TC		2-TC	3-TC		
	4-FTG	3-FTG		2-FTG			
	1-EL3D	2-EL3D					
		2-RMN					1-RMN
Dentición	9-TC	3-TC				1-TC	
	2-FTG						
	1-EL3D					2-MEB	
Oído		3-TC				1-TC	
		1-FTG					
		1-SCT					
Extremidades	2-TC	1-TC	1-TC				
	1-FTG	1-FTG					
	1-EL3D						1-EL3D
Pelvis		1-FTG				1-TC	
							1-FTG
Trazas		1-EL3D					

El dígito unido por guión a las siglas de las técnicas representa el número de artículos científicos revisados en el periodo de 2010-2020.

De forma destacada, la Filogenia es uno de los campos de la Biología que más avances ha advertido debido a la utilización de la TC. En uno de sus trabajos *Balzeau et al. (2012)* emplearon los análisis tomográficos para cerciorarse de que el grado de asimetrías del cerebro es variable en muestras de grandes simios, humanos modernos y homínidos fósiles. Lo que resulta de gran interés debido a su vínculo por ejemplo, con las funciones cognitivas. En otro trabajo a razón del estudio de los canales diploicos y haciendo uso de esta técnica, sus autores *Rangel de Lazaro et al. (2016)* lograron concluir que la variación hallada en estas estructuras en humanos modernos y neandertales podría suponer un cambio evolutivo importante teniendo en cuenta las diferencias y limitaciones térmicas asociadas al tamaño y a la forma del cerebro humano.

Asimismo ha sido investigada la relación entre el basicráneo y la cara en miembros de *Homo*, *Pan* y *Gorilla* con la idea de determinar sus variaciones. Los hallazgos tomográficos permitieron determinar que ambas estructuras están relacionadas y que además su vínculo juega un papel importante tanto en la orientación como en longitud facial (*Neaux et al., 2015 a*). Siguiendo esta temática y metodología, *Neaux et al. (2013)* analizaron la integración del basicráneo y la cara pero en esta ocasión, entre humanos modernos y chimpancés determinando que las evidentes diferencias entre ambas especies pueden estar motivadas por distintas causas como pueden ser el importante aumento del volumen endocraneal o por las diferencias en las funciones masticatorias. Finalmente el estudio de la integración de ambas estructuras también fue aplicado aunque de manera exclusiva al género *Pongo*, donde los

resultados tomográficos permitieron su descripción de una manera realmente precisa (Senck & Coquerelle, 2015).

Cambiando totalmente de temática, encontramos que la TC (Tabla 2) ha sido también empleada para el estudio de la anatomía del oído externo y medio en los primeros taxones de homínidos *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus* para procurar estimar sus capacidades auditivas comparándolas para ello con humanos modernos y chimpancés. Los resultados proporcionados tienen implicaciones tanto para la ecología sensorial como para la comunicación y sugieren además que el patrón auditivo temprano podría haber facilitado la comunicación vocal de corto alcance en hábitat abiertos (Quam et al., 2015). El estudio de la capacidad auditiva también fue investigado por Braga et al. (2015) en un total de 26 especies de catarrinos vivos y fósiles para inferir que los cambios en las cócleas, fósiles reales o réplicas reconstruidas en algunos casos, son explicables bien por filogenia o bien por cambios evolutivos rápidos. Otro aspecto que también resulta importante en el estudio del oído, son los huesecillos del oído medio. Haciendo uso de la TC y con el objetivo de proporcionar un marco para la interpretación comparativa y funcional se analizaron los huesecillos de los actuales *Homo*, *Pan*, *Gorilla*, *Pongo* y *Symphalangus syndactylus*. Los resultados tomográficos permitieron a sus autores Stoessel et al. (2016 b) determinar que la morfología de estas estructuras constituye un valioso marcador taxonómico que en algunos casos (*Gorilla* y *Pan*) pueden revelar rasgos autapomórficos.

Por otra parte, y como único avance filogenético aportado por la TC a investigaciones sobre las extremidades, Scherf et al. (2013) examinaron la arquitectura humeral (Fig. 8) en un grupo relativamente relacionado de homínidos de tamaño similar (*Pongo pygmaeus*, *Pan troglodytes* y *Homo sapiens*). Los resultados tomográficos permitieron concluir que las diferencias observadas entre ellos con toda probabilidad reflejan diferencias en sus patrones de actividad habituales.

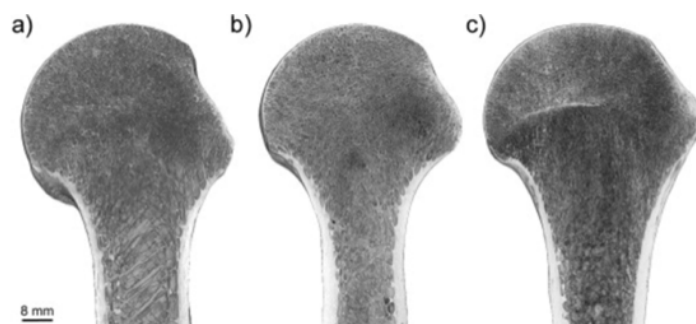


Figura 8. Vista lateral dorsal de la arquitectura trabecular en el húmero proximal derecho de a) *Pongo pygmaeus*, b) *Pan troglodytes*, y c) *Homo sapiens*. (Scherf et al., 2013)

La técnica que estamos tratando también fue utilizada en estudios de dentición (Tabla 2); en uno de sus trabajos *Fornai et al. (2015)* estudiaron la variación de la morfología dental de *Australopithecus* y además la compararon con el material dental de *Paranthropus* para intentar delimitar, sin éxito, sus diferencias. Los análisis tomográficos además, han sido aplicados para intentar establecer las relaciones filogenéticas de dos homínidos contemporáneos (*Nakalipithecus* y *Ouranopithecus*, africano y euroasiático respectivamente) basándose en la morfología del cuarto premolar. *Morita et al. (2017)* lograron determinar que los primeros simios del Mioceno tardío presentan un estado primitivo en general (*Nakalipithecus*), mientras que los grandes simios modernos (*Ouranopithecus*) y los humanos muestran estados derivados. Por ello, se podría deducir que los homínidos actuales heredaron caracteres propios de los homínidos africanos del Mioceno, pero manifestando a su vez adaptaciones específicas del taxón.

Otro campo que se ha visto claramente influenciado por la aplicación de esta técnica es la Taxonomía. Dentro del estudio de las extremidades la TC ha sido utilizada con el propósito de evaluar la organización estructural del fémur de *Paranthropus robustus*, incongruente hasta el momento. Los hallazgos revelaron una serie de características que permitieron distinguirlo de forma única respecto a los humanos y chimpancés existentes (*Cazenave et al., 2019*). Por otra parte, *Marchi et al. (2017)* han empleado este método de estudio para comprender qué características de la mano están potencialmente correlacionadas con las habilidades de manipulación humana. Las imágenes tomográficas desvelaron que los individuos del género *Homo* muestran un alargamiento de la articulación lo que sugiere una mayor abducción del pulgar durante el agarre de precisión, característica fundamental asociada a la manipulación.

La TC también ha sido empleada por los investigadores con el fin de analizar el cráneo parcial de Koçabas u hombre de Denizli (datado 1,1-1,3 millones de años) descubierto en Turquía. Por medio de esta técnica, sus autores *Vialet et al. (2012)* han logrado determinar que los restos eran de un homínido próximo a la especie *Homo erectus*, teniendo en cuenta los patrones craneales y endocraneales.

A pesar de todos los avances que se lograron en las temáticas tratadas con anterioridad, la dentición constituye la materia más investigada con TC (Tabla 2). Como ejemplo de ello encontramos que la TC fue aplicada al estudio de las raíces dentales de *Graecopithecus freybergi*, gracias a la cual se pudo resolver que presenta caracteres afines al grupo de los homínidos hecho que se desconocía hasta el momento (*Fuss et al., 2017*). Además, en otra investigación la TC fue aplicada para concluir que tanto las configuraciones de la raíz-

conducto como el tamaño de los dientes es una carácter valido para distinguir entre los géneros de simios existentes (*Moore et al.*, 2015).

Benazzi et al. (2011 b) con el fin de distinguir entre neandertales y humanos modernos, analizaron varios parámetros asociados a las proporciones del tejido dental y el grosor del esmalte. Estos investigadores lograron, mediante el uso de la TC, determinar que los indicadores estudiados permiten discriminar ambos grupos con porcentajes de precisión superiores al 88% de manera que estos pueden ser empleados para diferenciarlos con certidumbre. La segregación de ambas especies también pudo llevarse a cabo gracias a la comparación de los primeros molares inferiores y superiores, los cuales permiten separarlos con una exactitud del 90% (*Benazzi et al.*, 2011 a).

Asimismo, *Braga et al.* (2010) con el objetivo de analizar una mandíbula y un maxilar datados de hace 2.5 millones de años y atribuidos inicialmente a *Australopithecus africanus*, se utilizó la TC para estudiar sus características comparándolos con la dentición de un chimpancé común, un chimpancé pigmeo y humanos. Los resultados tomográficos demostraron que la variación existe es realmente compleja y elevada tanto dentro de la misma especie-género como entre individuos y, por tanto, se enmascaran las posibles diferencias entre taxones, impidiendo a estos autores confirmar la identidad de los restos hallados. La TC también fue utilizada en otra investigación para determinar que el esmalte molar de *Homo antecessor* revela un patrón que es más similar a la condición neandertal que el de otros especímenes fósiles y humanos modernos analizados (*Martín-Francés et al.*, 2018). En el trabajo de *Zanolli et al.* (2016), la TC resultó de gran utilidad para lograr determinar que el simio fósil *Oreopithecus bambolii* datado del Mioceno tardío, en base a su dentición muestra características que se ajustan bien a lo que hoy en día se conoce para *Pan*.

Kono et al. (2014) en una de sus publicaciones utilizaron los análisis tomográficos para investigar el grosor y la distribución del esmalte molar en *Gigantopithecus blacki*. Los resultados mostraron que la relación entre el grosor promedio y el tamaño de la corona dental es comparable al del *Homo sapiens* moderno. No obstante, ambas características en *G. blacki* se acentúan en el lado funcional de la corona. Lo que sugiere que los molares se adaptaron para resistir un desgaste intenso, quizás debido a una dieta muy abrasiva.

Weber & Krenn (2017), se propusieron detallar un patrón morfológico del maxilar superior en una muestra de humanos modernos y homínidos existentes y extintos. En esta ocasión, los resultados de los análisis tomográficos no resultaron concluyentes en la mayoría de los casos excepto para dos perfiles realmente extremos: parántropos y neandertales. Y para finalizar los estudio referidos a esta materia, se investigó la variación en las proporciones del esmalte en

distintos molares para realizar comparaciones intertaxonómicas abarcando homínidos fósiles y existentes. Los resultados de la TC insinuaron patrones complejos que probablemente son el resultado de la influencia de una serie de factores, como puede ser el desgaste dietético (Zanolli *et al.*, 2017).

Por su parte, la Ontogenia, al contrario que las anteriores ramas de la Biología, no muestra una gran representación, tan solo dos trabajos se encargan de analizar aspectos relativos a ésta (Tabla 2). Carayon *et al.* (2015) mediante la TC, estudian los huesos temporales humanos (infantiles y juveniles) para evaluar el patrón de maduración asociado a la edad de esta estructura ósea; en otra investigación, con esta misma técnica, sus autores, Coquerelle *et al.* (2013), lograron determinar que tanto en bebés humanos como en fetos de chimpancés existe un patrón común de integración de la zona de la prominencia mental o mentón. Lo que supone un importante progreso ya que hasta hace relativamente poco tiempo, era considerado un rasgo autapomórfico del *Homo sapiens*.

No obstante, esta técnica de estudio en algunas ocasiones también fue empleada para exclusivamente describir aspectos de interés. Así se logró detallar anatómicamente el complejo hueso hioides-laringe permitiendo valiosas conclusiones al determinar la existencia de un importante dimorfismo sexual, no solo en términos de dimensiones, sino también en forma (Loth *et al.*, 2015). Por su parte, Philippe *et al.* (2017) realizaron por primera vez una reconstrucción íntegra del cerebro del filósofo René Descartes. Posteriormente, esta técnica fue aplicada al estudio de la morfología cerebral de *Chilecebus carrascoensis* datada de hace 20 millones de años y considerada la platirrina divergente temprana mejor conservada conocida (Ni *et al.*, 2019) (Fig.9).

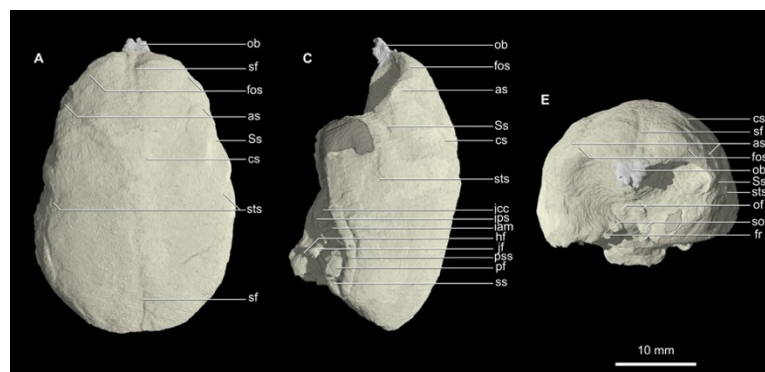


Figura 9. Endocast craneal virtual de *Chilecebus* basado en imágenes de TC. (Ni *et al.*, 2019)

Además de las ramas ya mencionadas, la TC también se ha aplicado en el estudio de aspectos ecológicos (Tabla 2). Los análisis tomográficos han permitido la descripción de la dentición en primates silvestres y en cautiverio para así arrojar nueva luz sobre las implicaciones de la

dieta en la morfología mandibular (Ross *et al.*, 2012). Y cambiando totalmente de perspectiva, en otro trabajo se analizaron los patrones de variación mundial en la morfología del laberinto del oído interno humano para así rastrear la historia de la población humana ya que además de la información funcional y filética, la morfología del laberinto de los humanos modernos contiene información filogeográfica significativa (De León *et al.*, 2018).

Esta técnica también ha conllevado a importantes avances de diferente índole, se ha empleado para examinar el dimorfismo pélvico en individuos contemporáneos de Australia Occidental, logrando un 93% de precisión (Franklin *et al.*, 2014), o al resultar categórica para determinar en una muestra de primates humanos y no humanos, que existe una relación íntima entre la variación del grosor óseo de la meseta tibial y las cargas funcionales relacionadas con las locomoción en la articulación de la rodilla (Mazurier *et al.*, 2010).

Fotogrametría y temáticas

Tras la TC, la segunda técnica más utilizada por los investigadores es la FTG. Esto podría tener relación con que el equipamiento necesario para realizarla es sencillo (ver pág. 6), siendo una técnica más factible para investigadores con menos recursos. Además, ofrece mucha versatilidad ya que se pueden obtener modelos 3D precisos de estructuras de cualquier tamaño (Gómez-García, 2019). Sin embargo, la FTG requiere más tiempo que los EL3D para el procesamiento de los modelos y ambos métodos nos aportan información exclusivamente de las partes externas del material de estudio.

No obstante, la FTG es una técnica que ha sido aplicada a prácticamente todas las temáticas abordadas en esta relación de trabajos (Tabla 2). Así en el campo de la taxonomía ha sido empleada por Freidline *et al.* (2012) para determinar las afinidades taxonómicas del resto craneofacial, del homínido de Zuttiyeh (descubierto en Israel -1925; datado: 200.000-500.00 años). A través de los análisis fotogramétricos se ha podido concluir que exhibe una morfología craneal posiblemente vinculada a la población que dio origen a los humanos y neandertales modernos. En el estudio de Bastir *et al.* (2010) esta técnica resultó concluyente al determinar que los restos occipitales recuperados en el yacimiento neandertal de El Sidrón (Asturias, España) entre los años 2000-2008 (datado: 45.000-50.000 años), muestra características de diagnóstico diferencial típicas de los neandertales.

Siguiendo esa línea de investigación, la FTG también ha sido empleada para situar taxonómicamente hablando al hominoide del Mioceno tardío (situado hace 9,0-9,5 millones de años), *Ouranopithecus macedoniensis* como más próximo y por tanto más similar al género *Gorilla* que a cualquier otro de la familia de los Homínidos (Ioannidou *et al.*, 2019).

Además de estos hallazgos, y en el campo de la Taxonomía (Tabla 2), los estudios fotogramétricos se han aplicado al estudio de la relación entre la cara y la mandíbula de *Pongo*, con el fin de examinar el vínculo entre las estructuras y la configuración de los rasgos faciales únicos de los orangutanes. Los resultados advierten de una variación significativa en la morfología de la cara y la rama mandibular, lo que puede estar relacionado con diferencias en su capacidad para procesar cargas grandes y repetitivas durante la masticación. Indicio de las variaciones en el comportamiento alimentario y la dieta (*Neaux et al.*, 2015 b).

Por su parte, *Lesciotto et al.*, (2016) examinaron el índice gnático para evaluar si se trata de un indicador confiable de prognatismo, y para explorar los efectos del sexo y la población en este rasgo. La FTG indicó que además de la correlación entre el índice gnático y la variación de la forma prognática, este carácter está influenciado por otras variables. Así mismo los autores resolvieron que existen diferencias poblacionales en los niveles de prognatismo pero ninguna resulta significativa en relación al sexo.

En el campo de la Filogenia (Tabla 2), la FTG ha sido empleada por *Stoessel et al.* (2016 a) con el objetivo de analizar los huesecillos y la cavidad timpánica de los neandertales para investigar su forma, propiedades y compararlos con Humanos Anatómicamente Modernos (HAM) recientes y extintos. Los resultados fotogramétricos mostraron diferencias morfológicas notables entre los huesecillos de ambos grupos, motivado por el aumento del tamaño del cerebro que evolucionó por separado, provocando diferencias en la cavidad timpánica y, en consecuencia, en la forma y configuración espacial de los huesecillos. No obstante y a pesar de esas diferentes trayectorias evolutivas, las propiedades funcionales del oído medio de ambos grupos son en gran medida similares.

Por su parte, *Neaux* (2017) investiga acerca de las relaciones entre la cara y el basicráneo en dos géneros de homínidos (*Homo* y *Pan*) y un género hilobátido (*Hylobates*) para comprobar si estos taxones comparten los patrones de integración que asocian ambas estructuras. La FTG reveló que comparten dichas formas de integración, lo que apoya la hipótesis de que la integración morfológica es mayoritariamente conservadora en los homínidos y explica además la evolución convergente de las caras cortas en humanos e hilobátidos.

La FTG también ha sido aplicada para cuantificar tanto el patrón como la magnitud de la asimetría de la forma del cerebro en función de las huellas endocraneales en humanos, chimpancés, gorilas y orangutanes. Los resultados indicaron que los humanos y los simios no humanos comparten un patrón direccional conservado y que además son similares en la magnitud de asimetría. Sin embargo, los humanos muestran un patrón de asimetrías locales

singularmente variable lo que probablemente refleje una mayor modularización funcional y desarrollo del cerebro humano (Neubauer et al., 2020).

Esta técnica de estudio (FTG) resultó determinante en el trabajo de Cazenave et al. (2017) donde se exploró la organización de un total de cinco humeros distales (datados del Pleistoceno temprano) que han sido variablemente atribuidos a *Paranthropus* u *Homo*. Con el objetivo de esclarecer este enigma la FTG concluyó que las muestras combinan una forma externa relativamente similar a *Homo* con una organización estructural interna mas parecida a *Paranthropus*, de manera que merece una mayor investigación.

La FTG también puede ser aplicada a los estudios filogenéticos con el objetivo de dilucidar la historia evolutiva de la mano humana, trazando los principales cambios de forma y proporciones que llevaron a la morfología actual (Almécija Martínez, 2013) o bien para investigar el escenario más completo de la evolución dental de los homínidos durante el Plio-Pleistoceno, basándose en la anatomía de la corona de los molares inferiores (Gómez-Robles et al., 2015). Fleagle et al. (2016) indagaron sobre la hipótesis de como la inclusión de cráneos fósiles cambiaría nuestra comprensión sobre la diversidad craneal de los primates. Los resultados de la FTG determinaron que el morfoespacio delineado por los primates vivos incluye en gran medida la diversidad total. De manera que los taxones fósiles llenan brechas dentro y entre los clados existentes acentuando su naturaleza transicional y eliminando la aparición de grandes distancias morfológicas entre los taxones. Lewton (2012) también utilizó los análisis fotogramétricos para demostrar que la pelvis de los primates, en su conjunto, aparentemente comparten un patrón común de integración, modularidad y capacidad de evolución (Fig.10).

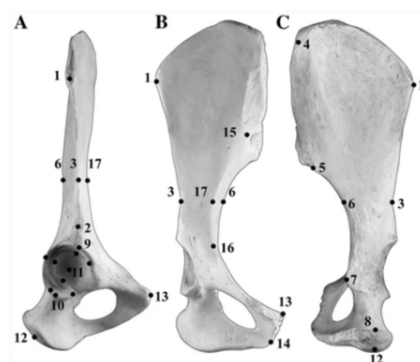


Figura 10. Puntos anatómicos de referencia en vista A) lateral, B) ventral y C) dorsal de la pelvis. (Lewton, 2012)

La Ontogenia es otra de las ramas de la Biología que ha sido estudiada por medio de esta técnica. En uno de sus trabajos Sardi & Rozzi (2012) analizan las ontogonias craneofaciales en individuos europeos y sudafricanos para evaluar sus diferencias, concluyendo que las

diferentes morfologías craneales adultas entre ambos grupos surgen por una combinación de procesos durante la vida prenatal y posnatal temprana. Dichas conclusiones podrían estar respaldadas por el hecho de que cuando el *Homo sapiens* moderno emigró a Asia y Europa, los entornos más fríos podrían establecer presiones que limitaron el crecimiento y modificaron el desarrollo facial al alejarse del ambiente caluroso habitual. En esa misma línea, *Scott et al.* (2014) realizaron la primera caracterización y comparación sobre los cambios de la forma endocraneal ontogenética en una muestra transversal de humanos modernos, chimpancés, gorilas, orangutanes y gibones. La FTG indicó que este grupo de homínidos comparten un patrón de desarrollo de la forma endocraneal lo que implica un modo de desarrollo ancestral.

Finalmente, esta técnica también tiene representación en estudios sobre dimorfismo sexual (Tabla 2). En el trabajo de *Betti* (2014) se analiza por medio de la FTG el hueso coxal de 20 poblaciones humanas, de lo que se esclarece que este hueso difiere significativamente tanto en tamaño como en forma en machos y hembras. Por lo que puede emplearse para la diferenciación de sexos.

Escáner Láser 3D y temáticas

Los EL3D son capaces de crear imágenes de muestras que varían en tamaño y forma, si bien presentan también algunas limitaciones cuando trata de estudiar objetos complejos, como los cráneos humanos. Cada escaneo hecho de un cráneo humano puede tardar más de 1 hora en completarse, de manera que, en función de las limitaciones de tiempo, los EL3D pueden no ser una opción lógica. Otro problema habitual, es el almacenamiento y la preservación de datos. Si bien el almacenamiento a corto plazo de modelos digitales es una tarea relativamente simple con los discos duros de ordenadores, dispositivos externos o DVD, a largo plazo resulta algo más complejo debido a que estos dispositivos pueden estropearse con el tiempo o bien porque las copias de seguridad de los datos requieren una actualización continua para que así las versiones guardadas incluyan tanto los datos antiguos como los nuevos resultados (*Kuzminsky & Gardiner, 2012*).

El EL3D ha sido aplicado en diversas temáticas, predominando en el estudio de la cabeza, y potenciando campos como la Taxonomía (Tabla 2). *Pan et al.* (2014) analizaron esencialmente la caja cerebral (que representa el neurocráneo) y el hueso cigomático (que representa la cara), bajo la consideración teórica de que la caja cerebral recibe radiación directa del sol y desempeña un papel vital en el enfriamiento selectivo del cerebro. Gracias al uso del EL3D se determinó que la superficie de la caja del cerebro se encoge para reducir la

exposición a luz solar. Por lo que, como en latitudes crecientes la radiación solar disminuye sus poblaciones deben expandir el área de la caja del cerebro para así recibir cantidades adecuadas de radiación solar, ya que es esencial para el desarrollo óseo y muchas otras actividades biológicas.

Esta técnica también ha sido usada para realizar evaluaciones taxonómicas a nivel de género y especie en los homínidos existentes (*Gorilla gorilla gorilla*, *Gorilla beringei graueri*, *Homo sapiens*, *Pan paniscus*, *Pan troglodytes schweinfurthii*, *Pongo abelii* y *Pongo pygmaeus pygmaeus*) basándose en la forma de tres subregiones del cuerpo mandibular. Los resultados permitieron determinar que estas estructuras exhiben altas tasas de clasificación tanto a nivel de género como de especie (Pearson et al., 2015).

Además de estos, en la investigación de Lague (2015) se analizó la variación de la forma de la diáfisis humeral entre homínidos fósiles para constatar la hipótesis de que las muestras pueden dividirse en diferentes morfotipos y evaluar a su vez si existe influencia debido al entorno en el que se encuentren. Sus hallazgos indicaron que la variación es consistente con la hipótesis de la existencia de tres morfotipos distintos (*Paranthropus*, *Homo erectus*, *Homo temprano*) tanto en el este como en el sur de África durante el período de tiempo observado. Por lo que se podría confirmar la utilidad de la diáfisis humeral para la identificación taxonómica de restos postcraneales aislados.

Este método (EL3D) ha resultado realmente útil en nuevos avances filogenéticos (Tabla 2). Balolia et al. (2020) empleando modelos 3D del hueso temporal han reexaminado la evidencia de un clado *Pan-Homo*, demostrando que la fuerte señal filogenética del hueso temporal está relacionada en gran medida con el tamaño y no tanto con la forma como se pensaba hasta entonces.

Asimismo, haciendo uso del EL3D, se examinaron las asimetrías cerebrales en el *Homo erectus* Zhoukoudain (ZKD) (datado de entre 0,4 y 0,8 Ma), para determinar las semejanzas con los individuos modernos. Los resultados del EL3D indicaron que el espécimen fósil ZKD y los especímenes modernos exhiben simetrías similares pero difieren notablemente con respecto a los tamaños relativos de los hemisferios cerebrales. No obstante, es conocido que durante la evolución humana, las asimetrías anatómicas del cerebro experimentaron cambios marcados, y es probable que ciertas habilidades humanas, como el lenguaje, la inteligencia y la cognición, estén relacionadas con estos cambios asimétricos (Wu & Pan, 2011).

La Filogenia, no siempre necesariamente debe ser estudiada a través de estructuras óseas sino que puede en alguna ocasión ser inferida mediante trazas fósiles. Tal y como mencionan sus autores Raichlen et al. (2010) el debate sobre la evolución del bipedalismo de los homínidos,

característica humana definitoria, giran en torno a si los primeros bípedos caminaban más como humanos (con extremidades traseras extendidas energéticamente eficientes) o más como simios (con extremidades traseras flexionadas). Para resolver esta incógnita y haciendo uso del EL3D se analizaron las huellas de homínidos halladas en Laetoli (Tanzania), las cuales representan la evidencia directa más temprana del bipedalismo de los homínidos (datadas hace 3.6 millones de años). Los resultados mostraron que se corresponde con la evidencia directa más temprana de bipedalismo cinemáticamente similar al humano, y muestran que el bipedalismo de extremidades extendidas evolucionó mucho antes de la aparición del género *Homo*.

Cabe destacar, que esta técnica de estudio igualmente ha sido empleada en las investigaciones acerca del dimorfismo sexual. Para ello, se analizan los huesos astrágalo y radio, concluyendo que la variable volumen es una buena discriminante de sexo, determinándolo con precisión en el 90,9% de los casos (*Mediavilla et al.*, 2012).

Resonancia Magnética Nuclear y temáticas

Ofreciendo resultados del mismo tipo que en la TC (muestra la parte interna del material de estudio) y proponiendo una alternativa a este método (a la TC) encontramos la RMN (4ª en uso). Los trabajos recogidos que empleaban como metodología principal la RMN, abarcaron exclusivamente el estudio de la cabeza (Tabla 2). Se utilizó RMN para analizar el dimorfismo sexual, además de los cambios relacionados con la edad en la morfometría del rostro adolescente. Gracias a ella se percibió un dimorfismo sexual significativo en la estructura craneofacial, sobre todo en áreas como el mentón, la mandíbula, los labios y la nariz (*Chakravarty et al.*, 2011).

Por otra parte, esta técnica, también fue utilizada para aspectos relativos a la Filogenia (Tabla 2). A este respecto, *Hrvoj-Mihic et al.* (2013), caracterizaron el crecimiento y desarrollo del endocráneo y del cerebro humano moderno desde un punto de vista morfométrico, con el objetivo de definir cómo estas dos estructuras interactúan y se correlacionan a lo largo de la maduración. Los resultados revelaron que el cerebro y el endocráneo presentan una estrecha relación ontogenética en el periodo comprendido desde el nacimiento hasta la primera adolescencia. Tras la cuál el cerebro comienza a perder volumen, por lo que la estrecha relación existente va disminuyendo paulatinamente, al mismo tiempo que, además, el cerebro modifica su forma.

Por otro lado, la RMN, ha sido una herramienta clave para determinar uno de los avances filogenéticos más importantes hasta el momento. Se analizó si la asimetría del cerebro

humano, es decir, el torque cerebral es una característica compartida con los chimpancés (nuestro pariente más cercano). Los resultados del estudio confirmaron que se trata de una particularidad definitoria de especie o autapomorfia del linaje humano. Proporcionando una nueva evidencia contraria al concepto darwiniano clásico de transición gradual en la especiación (Xiang *et al.*, 2019).

Microscopía Electrónica de Barrido y temáticas

La MEB nos facilita la observación y caracterización de la zona superficial de sólidos inorgánicos y orgánicos lo que podría justificarse si se tratara de una investigación que pretendiese caracterizar algún tipo de aspectos morfológicos.

La MEB, como se ha señalado, es uno de los métodos de estudio menos empleados; ha sido aplicada únicamente en dos publicaciones, y ambas relacionadas con aspectos ecológicos (Tabla 2) de distintos grupos de primates no humanos. Aliaga Martínez (2015) analiza el microdesgaste dental de las superficies de los molares de los homínidos fósiles africanos (*Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus*) en comparación con la variabilidad de los patrones de textura observados en especies actuales. Las microfotografías evidenciaron una variabilidad relacionada con sus comportamientos alimentarios. Por tanto, se encontró que la microtextura vestibular de los australopitecinos se asemejaba a la observada en los gorilas de tierras bajas sugiriendo que podrían haber consumido alimentos resistentes y dúctiles, pero incluyendo también recursos más abrasivos. Mientras que, los patrones de textura vestibular de *Paranthropus robustus* eran consistentes con una dieta basada especialmente en alimentos resistentes de hábitat abiertos, como praderas, sabanas o bosques.

Fuss *et al.* (2018), en su trabajo vinculado a la dentición, analizaron la lesión de caries en *Dryopithecus carinthiacus* (12,5 millones de años). Los resultados revelaron que este espécimen muestra el registro más temprano de caries en un homínido. El principal causante fue el consumo frecuente de alimentos altamente cariogénicos por lo que se puede inferir una dieta muy frugívora para *D. carinthiacus*, que probablemente excede la frugivoría de los chimpancés existentes.

Sincrotrón y temáticas

El SCT es la técnica menos empleada (Figs 6-7). En ella, usando rayos X, el equipo funciona como un "super-microscopio", que permite estudiar la posición y el movimiento de los

átomos en materia condensada y viva, y revela la estructura de la materia en toda su complejidad. Sin embargo, el uso de sus instalaciones se encuentra limitado al tratarse de un método realmente costoso, motivo esencial por el que prácticamente no es usado. Tanto es así que tan solo ha sido aplicada en una ocasión con el objetivo de analizar las relaciones filogenéticas de los adapiformes, concretamente de *Darwinius masillae*, con otros primates desde la perspectiva de la morfología del oído interno (Tabla 2). Los resultados revelaron que no existe similitud entre los oídos internos de los adapiformes y los de los antropoides existentes, lo que no proporciona argumentos tangibles que respalden la hipótesis de que *D. masillae* y otros adapiformes representen un grupo de primates que dieron origen a los antropoides (Lebrun et al., 2012).

Conclusiones:

- La utilización de las tecnologías 3D en la Paleontología han proporcionado excelentes resultados y grandes avances en la investigación deparando información más precisa del registro fósil y su comparación con especímenes actuales. Así como ampliando la posibilidad de desempeñar más rápida y eficazmente los estudios.
- De las seis tecnologías 3D aplicadas al estudio de los homínidos, la TC resultó la más utilizada y estable (50-80% de los trabajos analizados) en el rango temporal de 2010-2020. Mientras que el resto de las técnicas, ninguna logró superar el 40%.
- Aparentemente no existe relación entre las tecnologías 3D empleadas y la temática de los trabajos, ya que una misma técnica se ha usado indistintamente en el estudio de las diferentes partes anatómicas de los homínidos.
- Las tecnologías 3D se han aplicado principalmente en temáticas de Filogenia y Taxonomía suministrando importantes avances en dichas áreas.
- Estas tecnologías, en el estudio de homínidos, han permitido progresar en el conocimiento no solo de aspectos osteológicos sino también “sensoriales”. Resultando determinantes en investigaciones sobre asimetrías del cerebro con funciones cognitivas y habilidades de manipulación; en el habla o la capacidad auditiva a través del estudio del oído; y sobre cambios en las dietas a raíz del análisis de la dentición.
- Por último, las tecnologías 3D permiten un acercamiento del conocimiento de los fósiles a las nuevas demandas de la sociedad actual que cada vez hace más uso de las nuevas tecnologías.

Conclusions:

- The use of 3D technologies in Paleontology have provided excellent results and great advances in research, providing more accurate information on the fossil record and its comparison with current specimens. As well as expanding the possibility of carrying out studies more quickly and efficiently.
- Of the six 3D technologies applied to the study of hominids, CT was the most used and stable (50-80% of the analyzed works) in the 2010-2020 time range. While the rest of the techniques, none managed to exceed 40%.
- Apparently there is no relationship between the 3D technologies used and the subject matter of the works, since the same technique has been used interchangeably in the study of the different anatomical parts of hominids.
- 3D technologies have been applied mainly in topics of Phylogeny and Taxonomy, providing important advances in these areas.
- These technologies, in the study of hominids, have allowed progress in the knowledge not only of osteological aspects but also "sensory" ones. Resulting determinants in research on asymmetries of the brain with cognitive functions and manipulation skills; in speech or hearing through the study of the ear; and on changes in diet as a result of the analysis of the dentition.
- Finally, 3D technologies allow an approach to the knowledge of fossils to the new demands of today's society that makes more and more use of new technologies.

Bibliografía

- Aliaga Martínez, E. A.** 2015. Alteraciones tafonómicas in vitro del microdesgaste dental, modelización de los patrones de microestriación del esmalte y caracterización de la variabilidad de la microtextura vestibular en Primates y Homininos fósiles. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. 243-249
- Almécija Martínez, S.** 2013. Neogene antecedents of the modern human hand and its relation to bipedalism. Trabajo académico. Institut Català de Pleontologia Miquel Crusafont. 3-10
- Balolia, K. L., Jakeman, E. C., Massey, J. S., Groves, C. & Wood, B.** 2020. Mandibular corpus shape is a taxonomic indicator in extant hominids. *American Journal of Physical Anthropology*. **172(1)**: 25-40.
- Balzeau, A., Crevecoeur, I., Rougier, H., Froment, A., Gilissen, E., et al.** 2010. Applications of imaging methodologies to paleoanthropology: Beneficial results relating to the preservation, management and development of collections. *Comptes Rendus Palevol*. **9(6-7)**: 265-275.
- Balzeau, A., Gilissen, E. & Grimaud-Hervé, D.** 2012. Shared pattern of endocranial shape asymmetries among great apes, anatomically modern humans, and fossil hominins. *PloS one*. **7(1)**: e29581.
- Bastir, M., Rosas, A., Taberner, A. G., Peña-Melián, A., Estalrrich, A., et al.** 2010. Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000–2008). *Journal of Human Evolution*. **58(1)**: 68-78.
- Benazzi, S., Coquerelle, M., Fiorenza, L., Bookstein, F., Katina, S., et al.** 2011 a. Comparison of dental measurement systems for taxonomic assignment of first molars. *American Journal of Physical Anthropology*. **144(3)**: 342-354.
- Benazzi, S., Fornai, C., Bayle, P., Coquerelle, M., Kullmer, O., et al.** 2011 b. Comparison of dental measurement systems for taxonomic assignment of Neanderthal and modern human lower second deciduous molars. *Journal of Human Evolution*. **61(3)**: 320-326.
- Betti, L.** 2014. Sexual dimorphism in the size and shape of the os coxae? and the effects of microevolutionary processes. *American Journal of Physical Anthropology*. **153(2)**: 167-177.
- Braga, J., Loubes, J. M., Descouens, D., Dumoncel, J., Thackeray, et al.** 2015. Disproportionate cochlear length in genus *Homo* shows a high phylogenetic signal during apes' hearing evolution. *PloS one*. **10(6)**: e0127780.
- Braga, J., Thackeray, J. F., Subsol, G., Kahn, J. L., Maret, D., et al.** 2010. The enamel–dentine junction in the postcanine dentition of *Australopithecus africanus*: intra-individual metameric and antimeric variation. *Journal of Anatomy*. **216(1)**: 62-79.
- Carayon, D., Vaysse, F., Tramini, P., Dumoncel, J. & Esclassan, R.** 2015. The age-related maturational pattern of the human subarcuate fossa (petromastoid canal). Preliminary results from the application of a new three-dimensional analytical approach. *Comptes Rendus Palevol*. **14(2)**: 139-145.
- Cazenave, M., Braga, J., Oettlé, A., Pickering, T. R., Heaton, J. L., et al.** 2019. Cortical bone distribution in the femoral neck of *Paranthropus robustus*. *Journal of Human Evolution*. **135**: e102666.
- Cazenave, M., Braga, J., Oettlé, A., Thackeray, J. F., De Beer, F., et al.** 2017. Inner structural organization of the distal humerus in *Paranthropus* and *Homo*. *Comptes Rendus Palevol*. **16(5-6)**: 521-532.
- Chakravarty, M. M., Aleong, R., Leonard, G., Perron, M., Pike, G. B., et al.** 2011. Automated analysis of craniofacial morphology using magnetic resonance images. *PloS one*. **6(5)**: e20241.
- Coquerelle, M., Prados-Frutos, J. C., Rojo, R., Mitteroecker, P. & Bastir, M.** 2013. Short faces, big tongues: developmental origin of the human chin. *PloS one*. **8(11)**: e81287.
- De la Cerda, A.** 2009. Equipos de tomografía computarizada (TAC). Revista digital para profesionales de la enseñanza. Federación de Enseñanza de CCOO de Andalucía. 1-4.
- De León, M. S. P., Koesbardiati, T., Weissmann, J. D., Milella, M., Reyna-Blanco, et al.** 2018. Human bony labyrinth is an indicator of population history and dispersal from Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **115(16)**: 4128-4133.
- Elewa, A. M.** 2011. Computational paleontology, p. 1-7. En: *Computational Paleontology*. Springer, Berlin, Heidelberg. 7-11.
- Fernández-López, S. R.** 2000. Temas de Tafonomía. Universidad Complutense de Madrid. 105-107.
- Fleagle, J. G., Gilbert, C. C. & Baden, A. L.** 2016. Comparing primate crania: The importance of fossils. *American Journal of Physical Anthropology*. **161(2)**: 259-275.
- Fornai, C., Bookstein, F. L. & Weber, G. W.** 2015. Variability of *Australopithecus* second maxillary molars from Sterkfontein Member 4. *Journal of Human Evolution*. **85**: 181-192.
- Franklin, D., Cardini, A., Flavel, A. & Marks, M. K.** 2014. Morphometric analysis of pelvic sexual dimorphism in a contemporary Western Australian population. *International Journal of Legal Medicine*. **128(5)**: 861-872.
- Freidline, S. E., Gunz, P., Janković, I., Harvati, K. & Hublin, J. J.** 2012. A comprehensive morphometric analysis of the frontal and zygomatic bone of the Zuttiyeh fossil from Israel. *Journal of Human Evolution*. **62(2)**: 225-241.

- Fuss, J., Spassov, N., Begun, D. R. & Böhme, M.** 2017. Potential hominin affinities of *Graecopithecus* from the Late Miocene of Europe. *PloS one*. **12(5)**: e0177127.
- Fuss, J., Uhlir, G. & Böhme, M.** 2018. Earliest evidence of caries lesion in hominids reveal sugar-rich diet for a Middle Miocene dryopithecine from Europe. *PloS one*. **13(8)**: e0203307.
- Gómez-García, A. J.** 2019. Evaluación de métodos de morfometría geométrica bidimensional y tridimensional en la comparación de cráneos de cuatro especies de jutías cubanas (Rodentia, Capromyidae). Tesis de Diploma. Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba. 1-11.
- Gómez-Robles, A., de Castro, J. M. B., Martín-Torres, M., Prado-Simón, L. & Arsuaga, J. L.** 2015. A geometric morphometric analysis of hominin lower molars: Evolutionary implications and overview of postcanine dental variation. *Journal of Human Evolution*. **82**: 34-50.
- Hrvoj-Mihic, B., Bienvenu, T., Stefanacci, L., Muotri, A. R., & Semendeferi, K.** 2013. Evolution, development, and plasticity of the human brain: from molecules to bones. *Frontiers in human neuroscience*. **7**: 707.
- Ioannidou, M., Koufos, G. D., de Bonis, L. & Harvati, K.** 2019. A new three-dimensional geometric morphometrics analysis of the *Ouranopithecus macedoniensis* cranium (Late Miocene, Central Macedonia, Greece). *American Journal of Physical Anthropology*. **170(2)**: 295-307.
- Iphorski, M. & Bozzano, P.** 2013. Microscopía electrónica de barrido en la caracterización de materiales. *Ciencia e Investigación*. **63(3)**: 43-53.
- Jablonski, D. & Shubin, N. H.** 2015. The future of the fossil record: Paleontology in the 21st century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **112(16)**: 4852-4858.
- Kono, R. T., Zhang, Y., Jin, C., Takai, M. & Suwa, G.** 2014. A 3-dimensional assessment of molar enamel thickness and distribution pattern in *Gigantopithecus blacki*. *Quaternary International*. **354**: 46-51.
- Kuzminsky, S. C. & Gardiner, M. S.** 2012. Three-dimensional laser scanning: potential uses for museum conservation and scientific research. *Journal of Archaeological Science*. **39(8)**: 2744-2751.
- Lague, M. R.** 2015. Taxonomic identification of Lower Pleistocene fossil hominins based on distal humeral diaphyseal cross-sectional shape. *PeerJ*. **3**: e1084.
- Lebrun, R., Godinot, M., Couette, S., Tafforeau, P. & Zollikofer, C.** 2012. The labyrinthine morphology of *Pronycticebus gaudryi* (Primates, Adapiformes). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. **92(4)**: 527-537.
- Lesciotta, K. M., Cabo, L. L. & Garvin, H. M.** 2016. A morphometric analysis of prognathism and evaluation of the gnathic index in modern humans. *Homo*. **67(4)**: 294-312.
- Lewton, K. L.** 2012. Evolvability of the primate pelvic girdle. *Evolutionary Biology*. **39(1)**: 126-139.
- Loth, A., Corny, J., Santini, L., Dahan, L., Dessi, P., et al.** 2015. Analysis of hyoid-larynx complex using 3D geometric morphometrics. *Dysphagia*. **30(3)**: 357-364.
- Marchi, D., Proctor, D. J., Huston, E., Nicholas, C. L. & Fischer, F.** 2017. Morphological correlates of the first metacarpal proximal articular surface with manipulative capabilities in apes, humans and South African early hominins. *Comptes Rendus Palevol*. **16(5-6)**: 645-654.
- Martín-Francés, L., Martín-Torres, M., Martínez de Pinillos, M., García-Campos, C., Modesto-Mata, et al.** 2018. Tooth crown tissue proportions and enamel thickness in Early Pleistocene *Homo* antecedent molars (Atapuerca, Spain). *PloS one*. **13(10)**: e0203334.
- Mazurier, A., Nakatsukasa, M. & Macchiarelli, R.** 2010. The inner structural variation of the primate tibial plateau characterized by high-resolution microtomography. Implications for the reconstruction of fossil locomotor behaviours. *Comptes Rendus Palevol*. **9(6-7)**: 349-359.
- Mediavilla, E. R., Pérez, B. P., González, E. L., Sánchez, J. A. S., Sáez, A. S., et al.** 2012. Determining sex by bone volume from 3D images: discriminating analysis of the tali and radii in a contemporary Spanish reference collection. *International Journal of Legal Medicine*. **126(4)**: 623-631.
- Moore, N. C., Hublin, J. J. & Skinner, M. M.** 2015. Premolar root and canal variation in extant non-human hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*. **158(2)**: 209-226.
- Morita, W., Morimoto, N., Kunimatsu, Y., Mazurier, A., Zanolli, C., et al.** 2017. A morphometric mapping analysis of lower fourth deciduous premolar in hominoids: Implications for phylogenetic relationship between *Nakalipithecus* and *Ouranopithecus*. *Comptes Rendus Palevol*. **16(5-6)**: 655-669.
- Neaux, D.** 2017. Morphological integration of the cranium in *Homo*, *Pan*, and *Hylobates* and the evolution of hominoid facial structures. *American Journal of Physical Anthropology*. **162(4)**: 732-746.
- Neaux, D., Gilissen, E., Coudyzer, W. & Guy, F.** 2015 a. Implications of the relationship between basicranial flexion and facial orientation for the evolution of hominid craniofacial structures. *International Journal of Primatology*. **36(6)**: 1120-1131.
- Neaux, D., Gilissen, E., Coudyzer, W. & Guy, F.** 2015 b. Integration between the face and the mandible of *Pongo* and the evolution of the craniofacial morphology of orangutans. *American Journal of Physical Anthropology*. **158(3)**: 475-486.
- Neaux, D., Guy, F., Gilissen, E., Coudyzer, W. & Ducrocq, S.** 2013. Covariation between midline cranial base, lateral basicranium, and face in modern humans and chimpanzees: a 3D geometric morphometric analysis. *The Anatomical Record*. **296(4)**: 568-579.

-
- Neubauer, S., Gunz, P., Scott, N. A., Hublin, J. J. & Mitteroecker, P.** 2020. Evolution of brain lateralization: A shared hominid pattern of endocranial asymmetry is much more variable in humans than in great apes. *Science Advances*. **6(7)**: eaax9935.
- Ni, X., Flynn, J. J., Wyss, A. R. & Zhang, C.** 2019. Cranial endocast of a stem platyrrhine primate and ancestral brain conditions in anthropoids. *Science Advances*. **5(8)**: eaav7913.
- Pan, L., Wei, D. & Wu, X.** 2014. Latitudinal and climatic distributions of 3D craniofacial features among Holocene populations. *Science China Earth Sciences*. **57(7)**: 1692-1700.
- Pearson, A., Groves, C. & Cardini, A.** 2015. The ‘temporal effect’ in hominids: Reinvestigating the nature of support for a chimp-human clade in bone morphology. *Journal of Human Evolution*. **88**:146-159.
- Philippe, C., Isabelle, H. C., Philippe, F., Russell, S., Nadia, et al.** 2017. The brain of René Descartes (1650): A neuro-anatomical analysis. *Journal of the Neurological Sciences*. **378**: 12-18.
- Quam, R., Martínez, I., Rosa, M., Bonmatí, A., Lorenzo, C., et al.** 2015. Early hominin auditory capacities. *Science advances*. **1(8)**: e1500355.
- Raichlen, D. A., Gordon, A. D., Harcourt-Smith, W. E., Foster, A. D. & Haas Jr, W. R.** 2010. Laetoli footprints preserve earliest direct evidence of human-like bipedal biomechanics. *PloS one*. **5(3)**: e9769.
- Rangel de Lazaro, G., de la Cuétara, J. M., Pišová, H., Lorenzo, C. & Bruner, E.** 2016. Diploic vessels and computed tomography: segmentation and comparison in modern humans and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*. **159(2)**: 313-324.
- Rosas, A. & Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC).** 2015. Los primeros homínidos: paleontología humana. Los libros de la Catarata, CSIC, Madrid. 8-10
- Ross, C. F., Iriarte-Diaz, J. & Nunn, C. L.** 2012. Innovative approaches to the relationship between diet and mandibular morphology in primates. *International Journal of Primatology*. **33(3)**: 632-660.
- Sánchez, E. D.** 2009. Imágenes de resonancia magnética nuclear. *Encuentros en la Biología*. **2(125)**: 4.
- Sardi, M. L. & Rozzi, F. V. R.** 2012. Different cranial ontogeny in Europeans and Southern Africans. *PloS one*. **7(4)**: e35917.
- Scherf, H., Harvati, K. & Hublin, J. J.** 2013. A comparison of proximal humeral cancellous bone of great apes and humans. *Journal of Human Evolution*. **65(1)**: 29-38.
- Scott, N., Neubauer, S., Hublin, J. J. & Gunz, P.** 2014. A shared pattern of postnatal endocranial development in extant hominoids. *Evolutionary Biology*. **41(4)**: 572-594.
- Senck, S. & Coquerelle, M.** 2015. Morphological integration and variation in facial orientation in *Pongo pygmaeus pygmaeus*: a geometric morphometric approach via partial least squares. *International Journal of Primatology*. **36(3)**: 489-512.
- Stoessel, A., David, R., Gunz, P., Schmidt, T., Spoor, F., et al.** 2016 a. Morphology and function of Neandertal and modern human ear ossicles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **113(41)**: 11489-11494.
- Stoessel, A., Gunz, P., David, R. & Spoor, F.** 2016 b. Comparative anatomy of the middle ear ossicles of extant hominids—Introducing a geometric morphometric protocol. *Journal of Human Evolution*. **91**: 1-25.
- The European Synchrotron.** 2020. Ciencia del Sincrotrón. Recuperado el 16 de junio 2020, <https://www.esrf.fr/about/synchrotron-science/synchrotron>.
- Vialet, A., Guipert, G. & Alcicek, M. C.** 2012. *Homo erectus* found still further west: Reconstruction of the Kocabaş cranium (Denizli, Turkey). *Comptes Rendus Palevol*. **11(2-3)**: 89-95.
- Vicens, E. & Oms, O.** 2001. Los Fósiles: que son y para qué sirven, p. 110-115. En: Enseñanza de las Ciencias de la Tierra. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Weber, G. W. & Bookstein, F. L.** 2011. *Virtual anthropology: a guide to a new interdisciplinary field*. Springer Verlag.
- Weber, G. W. & Krenn, V. A.** 2017. Zygomatic root position in recent and fossil hominids. *The Anatomical Record*. **300(1)**: 160-170.
- Wood, B. & Baker, J.** 2011. Evolution in the genus *Homo*. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **42**:47–69.
- Wu, X. & Pan, L.** 2011. Identification of Zhoukoudian *Homo erectus* brain asymmetry using 3D laser scanning. *Chinese Science Bulletin*. **56(21)**: 2215-2220.
- Xiang, L., Crow, T. & Roberts, N.** 2019. Automatic analysis of cross-sectional cerebral asymmetry on 3D in vivo MRI scans of human and chimpanzee. *Journal of Neuroscience Research*. **97(6)**: 673-682.
- Zanolli, C., Bayle, P., Bondioli, L., Dean, M. C., Le Luyer, et al.** 2017. Is the deciduous/permanent molar enamel thickness ratio a taxon-specific indicator in extant and extinct hominids?. *Comptes Rendus Palevol*. **16(5-6)**: 702-714.
- Zanolli, C., Dean, C., Rook, L., Bondioli, L., Mazurier, A., et al.** 2016. Enamel thickness and enamel growth in *Oreopithecus*: Combining microtomographic and histological evidence. *Comptes Rendus Palevol*. **15(1-2)**: 209-226.