

# Morfología comparada de la escápula de primates humanos y no humanos mediante morfometría geométrica. Estudio preliminar

MARTÍ CH., RISSECH C., JUAN A. Y TURBÓN D.

Unidad de Antropología Física. Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología.  
Universidad de Barcelona. Barcelona. España.

Corresponding author: Carme Rissech

Secc. de Antropología Física. Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología  
Universidad de Barcelona. Avda. Diagonal, 643 - 08028 Barcelona (España)  
Fax: 93 4035740  
[Carme.rissech@ub.edu](mailto:Carme.rissech@ub.edu)

---

## RESUMEN

### Palabras clave:

Omóplato  
Puntos anatómicos  
Morfometría geométrica  
Humanos modernos  
Neandertal  
Hominoideos

Este trabajo estudia la morfología comparada de la escápula de primates humanos y no humanos mediante morfometría geométrica. Se han utilizado 62 omóplatos de individuos adultos de sexo desconocido (22 humanos actuales, 1 Neandertal y 39 primates no humanos), procedentes de las colecciones de las Universidades UAB, UB y del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona. Cada escápula se fotografió ortogonalmente y se cuantificó su morfología mediante el uso de puntos anatómicos de referencia (12 para la cara posterior y 13 para la anterior). Después de evaluar la fiabilidad de las mediciones mediante un test de distancias euclídeas, se analizó la diversidad de este hueso en las diferentes especies de primates mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP). Los resultados mostraron clara separación morfológica entre primates cuadrúpedos y no cuadrúpedos (suspensores, saltadores y bípedos). En este último conjunto los humanos se separan netamente del resto. En los primates cuadrúpedos predomina la dimensión horizontal (mayor anchura y menor altura), mientras que en los no cuadrúpedos se da la tendencia contraria (menor anchura y mayor altura). La espina escapular queda situada en posición más horizontal en primates cuadrúpedos respecto a los no cuadrúpedos, aunque en el género *Homo*, esta inclinación está atenuada. La escápula analizada de Neandertal, si bien es más robusta y con menor inclinación de la espina escapular que la de los humanos actuales, se agrupa bien con éstos. Nuestros resultados muestran el potencial de la metodología utilizada para el estudio de la morfología escapular de *Homo* y demás géneros de primates.

---

Recibido: 25-01-2013

Aceptado: 22-10-2013

---

## ABSTRACT

### Keywords:

Scapula  
Landmarks  
Geometric morphometry  
Modern humans  
Neanderthal  
Hominoids

The objective of the present study is to analyse the compared morphology of the scapula between human and non-human primates by geometric morphometry. This analysis was performed in 62 scapulae from adult individuals of unknown sex (22 modern humans, 1 Neanderthal and 39 non-human primates) from the collections of the UAB, UB universities and the Natural Sciences Museum of Barcelona. Each scapula was orthogonally photographed and its morphology quantified by landmarks (12 for the posterior side and 13 for the anterior). After checking the consistence of the measurements by Euclidian distances, the morphological diversity of this bone in the different species was analysed by Principal Component Analysis (PCA). Results showed a clear morpho-

logical separation between quadruped and non-quadruped primates (suspensors, jumpers and bipeds). In this last group, the humans clearly appear separated from the rest. In quadruped primates the horizontal dimension dominates (greater width and lesser height) while in non-quadrupeds the opposite trend dominates (lesser width and greater height). The scapular spine is positioned more horizontally in quadruped primates than in non-quadruped, although in *Homo* this inclination is less pronounced. Although the Neanderthal scapula analysed is more robust than those of modern humans and the scapular spine is more horizontally inclined, morphologically it is well grouped with them. The results of the present study show the potential of the geometric morphometry for the study of the compared anatomy of the scapula in the genus *Homo* and the other primate genera.

---

## Introducción

Existe una relación muy estrecha entre la morfología escapular y la función que desempeña este hueso en cada especie; de hecho, adopta una forma determinada según la locomoción del individuo y de sus actividades físicas (Oxnard 1963; Monteiro y Abe 1999). Debido a la variación observada en la morfología escapular y a la información que aporta su análisis, la escápula está adquiriendo importancia en diferentes campos de estudio. En Paleontología es útil en el estudio de la morfología comparada de primates humanos y no humanos (Oxnard 1963; Young 2008). En Antropología Forense por sus aplicaciones al diagnóstico sexual (Scholtz et al. 2010). En el terreno zoológico interesa la anatomía comparada de diferentes mamíferos (Monteiro y Abe 1999).

La escápula se caracteriza por su gran variabilidad morfológica a causa de la gran variación de la función locomotora (locomoción cuadrúpeda, braquiación, bipedación, suspensión arbórea, etc.). No obstante, a pesar de esta variabilidad funcional, las escápulas de los primates se agrupan en dos grupos bien diferenciados, cuadrúpedos y no cuadrúpedos (Young 2006).

La escápula de primates cuadrúpedos se caracteriza por permitir, principalmente, los movimientos de retracción-propulsión restringidos al plano parasagital. De hecho, la función de la escápula de este grupo se encuentra limitada exclusivamente a la locomoción, ya sea terrestre o arbórea. Por su parte, la escápula de primates no cuadrúpedos permite mayor movilidad, no limitada al plano parasagital, así como la posibilidad de utilizar las extremidades anteriores en actividades de suspensión por encima de la cabeza (Shea 1986; Hunt 1991; Larson 1993, 1995). Se acepta que la mayor movilidad de la escápula de los primates no cua-

drúpedos se deba a una adaptación a ámbitos de la selva tropical (Erikson 1963; Cant et al. 2001, 2003).

Un segundo aspecto a destacar es la mayor variabilidad de las escápulas de primates no cuadrúpedos (Larson 1998; Young 2003). Los mecanismos que modulan la variabilidad en la forma escapular se encuentran relacionados con la selección estabilizadora. Por ejemplo, la principal fuerza selectiva en el hombro de primates cuadrúpedos terrestres sería la eficiencia del aparato locomotor, mientras que en los primates no cuadrúpedos arbóreos sería la flexibilidad en el uso, observándose una tendencia más marcada hacia la forma media en primates cuadrúpedos, mientras que en no cuadrúpedos habría una mayor variabilidad (Waddington 1942).

Desde el siglo pasado y hasta la actualidad, las diferencias morfológicas entre las escápulas de primates humanos y no humanos se han estudiado a partir de índices, pero el reciente desarrollo de la morfometría geométrica (Bookstein et al. 1985; Bookstein 1991; Reyment 1991; Rohlf 1999, 2000a, 2000b) está proporcionando una manera de cuantificar la totalidad de la forma de cualquier región anatómica, y por tanto, de facilitar los estudios de anatomía comparada. La morfometría geométrica es una técnica estadística basada en el estudio de la forma de un objeto a partir de puntos anatómicos de referencia mediante coordenadas cartesianas ( $x/y$  si es 2D; y  $x/y/z$  si es 3D). Además permite la descomposición de la morfología general de un objeto en tamaño y forma, combinando las formas geométricas, aplicando técnicas biométricas, las gráficas y el análisis multivariante, en estudios de morfología comparada (Lockwood 2002; Pretorius et al. 2006; Scholtz et al. 2010; Toro-Ibacache et al. 2010). Aunque recientemente se ha publicado un pequeño trabajo sobre la comparación morfológica de la escápula actual y

la de Neandertal mediante morfometría geométrica (Martí-Sánchez et al. 2012), a día de hoy, no hemos encontrado ningún estudio de anatomía comparada entre la escápula humana y los demás primates no humanos basado en esta técnica; ése es el objetivo del presente trabajo.

## Material y Métodos

Se analizaron los omóplatos izquierdos completos de 62 primates humanos y no humanos adultos de sexo desconocido, sin patología o deformación alguna, pertenecientes a cuatro colecciones españolas. En total se estudiaron 7 humanos actuales de la colección anatómica de la Facultad de Medicina de la Universidad de Barcelona (Bellvitge); 14 humanos actuales de la colección anatómica de la Facultad de Medicina de la Universidad Autónoma de Barcelona; 1 individuo medieval procedente de la colección arqueológica de La Olmeda, depositada en la Universidad de Barcelona; una escápula molde del Neandertal KO-080 de *La Ferrassie 1* de la Colección de Moldes de la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona; y 39 escápulas de 17 especies de primates no humanos del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona. El molde de la escápula del Neandertal KO-080, era el único molde de escápula del género *Homo* que existía en la Colección de Moldes de la Facultad de Biología y se seleccionó para observar cómo se situaba éste entre los demás individuos analizados, siendo una forma de evaluar el análisis realizado y sus posibles aplicaciones.

Para más información sobre las especies analizadas, su locomoción y el número de individuos utilizado ver Tabla 1. Debido a la variabilidad en el comportamiento locomotor de Pan y Gorilla -los cuales caminan con el torso de las manos (marcha pronograda), presentan braquiación facultativa y a veces pueden tener locomoción bípeda- y a la dificultad de describirla con una sola palabra su locomoción, en la tabla 1 se ha escogido la marcha pronograda como la más representativa.

### Obtención de datos

Se tomaron fotografías ortogonales de la cara posterior y anterior de las escápulas con una cámara

digital Canon EOS modelo 450D, situada verticalmente a 60 cm. de la tabla osteométrica, y un objetivo Tamron 18-200mm, fijado a una focal de 35 mm. Para controlar la posición e inclinación de la cámara se utilizó un trípode de tamaño medio (asociado a un nivel), que se situó idénticamente en todas las fotografías. Para la estandarización de la posición de las escápulas, se colocaron sobre papel milimetrado en la tabla osteométrica. En cuanto a la cara posterior de la escápula, se situó el ángulo superior del hueso a 6 cm del lado derecho de la tabla osteométrica y el borde vertebral a 10 cm de la base. Para la cara anterior, se situó el ángulo inferior de la escápula a 6 cm del lado derecho de la tabla osteométrica y su borde vertebral paralelo a la base, a una distancia de ésta de 10 cm (Figura 1).

Figura 1: Proceso de realización de las fotografías



### Puntos anatómicos utilizados

De las imágenes fotográficas y a través de la serie de programas TPS (Thin Plate Spline) (Bookstein et al. 1985; Bookstein 1991; Reyment 1991, Rohlf 1999, 2000 a y b) se obtuvieron 16 puntos anatómicos para el estudio de la morfología escapular: 12 definidos por Young (2008) en sus estudios sobre primates no humanos, y 4 nuevos puntos definidos en este trabajo. Los 16 puntos se tomaron en forma bidimensional (x/y), siendo 12 de ellos aplicados a la cara posterior de la escápula y 13 a la anterior. Aunque son sólo 16 puntos anatómicos, y muchos de ellos se utilizan tanto para el análisis de la cara posterior como la ante-

Tabla 1: Distribución de la muestra según especie y colección de procedencia

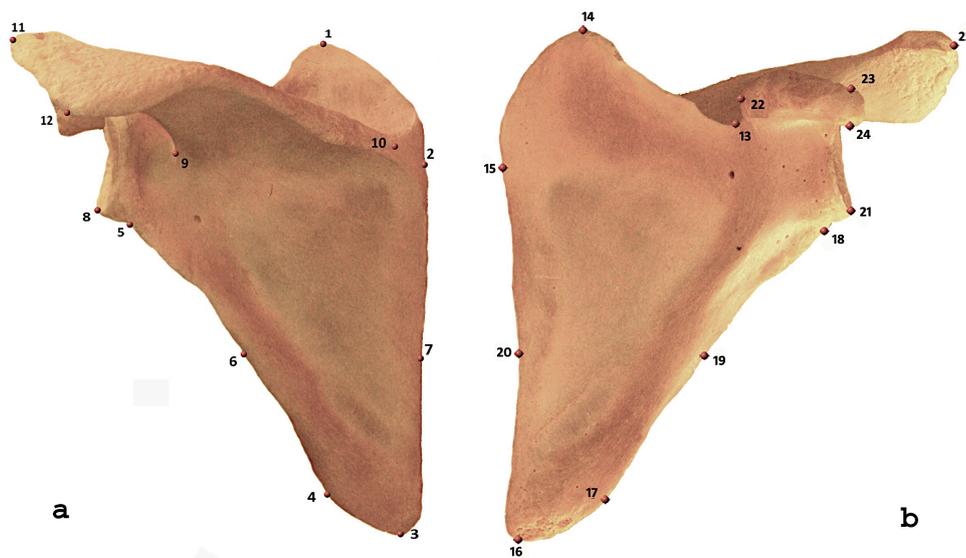
Especie	Locomoción	Colecciones				Total
		M-UB	M-UAB	B-UB	M-CNB	
<i>H. sapiens</i> actuales	Bípido	7	14			21
<i>H. sapiens</i> medieval (Olmeda)	Bípido			1		1
<i>Neandertal</i>	Bípido			1		1
<i>Pan troglodytes</i>	M. pronograda				5	5
<i>Gorilla gorilla</i>	M. pronograda				4	4
<i>Hylobates lar</i>	Braquiador				1	1
<i>Colobus guereza</i>	Cuadrúpedo variado				4	4
<i>Papio hamadryas</i>	Cuadrúpedo				2	2
<i>Mandrillus sphinx</i>	Cuadrúpedo				6	6
<i>Macaca thibetana</i>	Cuadrúpedo				1	1
<i>Macaca sylvanus</i>	Cuadrúpedo				1	1
<i>Cercocebus torquatus</i>	Cuadrúpedo				2	2
<i>Erythrocebus patas</i>	Cuadrúpedo				3	3
<i>Cercopithecus nictitans</i>	Cuadrúpedo				1	1
<i>Cercopithecus sp.</i>	Cuadrúpedo				1	1
<i>Pithecia pithecia</i>	Cuadруп/Saltador				3	3
<i>Ateles hybridus</i>	Suspensor				1	1
<i>Saguinus midas</i>	Cuadруп/Saltador				2	2
<i>Saguinus imperator</i>	Cuadруп/Saltador				1	1
<i>Saguinus oedipus</i>	Cuadруп/Saltador				1	1
<b>Total</b>		<b>7</b>	<b>14</b>	<b>2</b>	<b>39</b>	<b>62</b>

M-UB: Facultad de Medicina de la Universidad de Barcelona en Bellvitge. M-UAB: Facultad de Medicina de la Universidad Autónoma de Barcelona. B-UB: Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona. M-CNB: Museo de Ciencias Naturales de Barcelona

rior de la escápula, para una mejor comprensión, los puntos anatómicos se numeraron de manera consecutiva en cada cara escapular, siguiendo el orden de su colocación y empezando por la cara posterior. Así, los puntos anatómicos 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 y 11 de la cara

posterior corresponden, respectivamente, a los puntos anatómicos 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21 y 25 de la cara anterior. Debido a que las dos caras del omóplato se analizan independientemente y a que la definición de cada punto anatómico se hace a partir de la cara

Figura 2: Detalle de la posición de los puntos anatómicos en la escápula para la cara posterior (a) y anterior (b)



analizada para facilitar su aplicación, a partir de ahora se hablará de 25 puntos anatómicos, aunque, en realidad, se trata de sólo 16 puntos anatómicos.

Los puntos anatómicos asignados a la cara posterior (Figura 2, a) fueron: (1) Ángulo superior de la escápula; (2) Punto del margen vertebral donde se encuentran la espina escapular y el borde vertebral; (3) Ángulo inferior de la escápula; (4) Surco mayor del redondo mayor en el borde infralateral de la escápula; (5) Protuberancia infraglenoidea; (6) Punto medio entre los puntos anatómicos 4 y 5 en el borde lateral; (7) Punto situado en el borde vertebral opuesto al punto 6, estos dos puntos (6 y 7) forman una recta paralela al eje horizontal del papel milimetrado; (8) Punto más inferior de la articulación glenoidea; (9) Surco espino-glenoideo; (10) Punto situado sobre la espina escapular a 2 cm del punto anatómico 2; (11) Punto más lateral del acromion en el lado externo de la escápula; (12) Ángulo inferior del acromion.

Los puntos anatómicos asignados para la cara anterior (Figura 2, b) corresponden a: (13) Escotadura de la escápula; (14) Ángulo superior de la escápula; (15) Punto en el margen vertebral donde se encuentran la espina escapular y el borde vertebral; (16) Ángulo inferior de la escápula; (17) Pequeña fosa del redondo mayor en el borde infralateral de la escápula; (18) Protuberancia infraglenoidea; (19) Punto medio entre los puntos anatómicos 17 y 18 en el borde lateral; (20) Punto situado en el borde vertebral opuesto al punto 19, estos dos puntos (19 y 20) forman una recta paralela al eje horizontal del papel milimetrado; (21) Punto más inferior de la articulación glenoidea; (22) Prominencia más medial del coracoides; (23) En el extremo lateral del coracoides, el punto más superior; (24) En el extremo lateral del coracoides, el punto más inferior; (25) Punto más lateral del acromion.

#### *Evaluación del error intraobservador*

Para evaluar el grado de error intraobservador cometido durante el proceso de fotografiado y la toma de los puntos anatómicos en un mismo espécimen, por tratarse de un único autor, se realizaron dos tipos de pruebas. La primera (Prueba 1) consistió en colocar los 25 puntos anatómicos en dos fotografías (posterior y

anterior) de una misma escápula, realizando esta operación 10 veces, con intervalo de 2 días. La segunda (Prueba 2) consistió en la repetición de 10 fotografías de la misma escápula (montando y desmontando la cámara con el trípode cada vez), durante 10 días respectivamente, tanto de la cara anterior como de la posterior, colocando los puntos anatómicos en cada una de ellas.

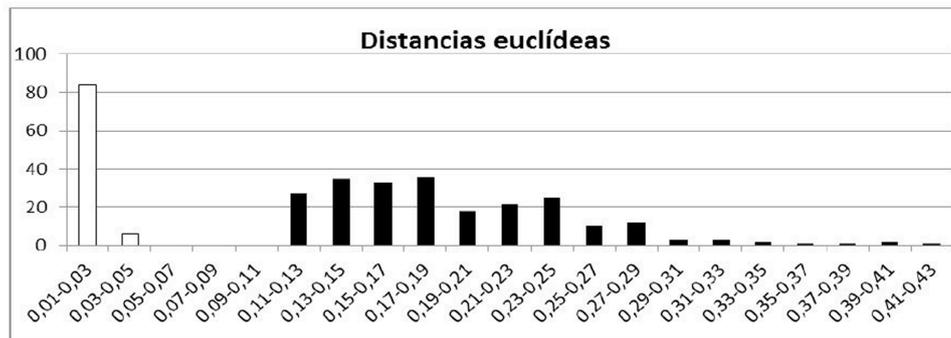
Posteriormente y siguiendo el procedimiento habitual, se evaluó el error intraobservador mediante la comparación de las distancias euclídeas (Lockwood et al 2002; Von Cramon-Taubadel et al. 2007; De Groot, 2010; Scholtz et al. 2010) obtenidas entre las diferentes repeticiones de los mismos individuos (para los dos tipos de pruebas) y las obtenidas entre los distintos especímenes. Para evaluar la significación estadística de las diferencias observadas entre los grupos se aplicó un análisis de la varianza (ANOVA).

En segundo lugar se estudió la morfología comparada de la escápula entre las diferentes especies de primates juntas (humanos y no humanos), mediante el programa *tpsRelw*, aplicando un Análisis de Componentes Principales (ACP) (*Relative Warps Analysis*) de los datos obtenidos para la cara posterior y anterior de la escápula.

## **Resultados**

Las distancias euclídeas (Figura 3 y Tabla 2) obtenidas entre las diferentes repeticiones del mismo individuo tanto en la Prueba 1 (colocación de los puntos anatómicos en una fotografía de la misma escápula), como en la Prueba 2 (colocación de los puntos anatómicos en diferentes fotografías de la misma escápula), fueron significativamente homogéneas y siempre inferiores a las distancias obtenidas entre individuos distintos de la misma especie. Estos resultados mostraron que es muy poco probable que el error intraobservador afectase la interpretación de los resultados. Los puntos anatómicos están bien definidos y las condiciones de fotografiado son muy precisas, lo cual facilita la repetición de la toma de medidas en diferentes circunstancias (p.e. montaje y desmontaje del trípode y la cámara en días distintos).

Figura 3: Histograma de distancias euclídeas



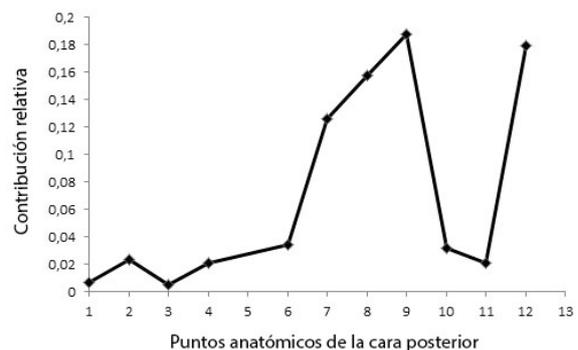
En color negro se representan las frecuencias de distribución de las distancias euclídeas entre los diferentes especímenes. En color blanco, se observan las frecuencias de las distancias euclídeas entre repeticiones de fotografías y posición de puntos anatómicos para un mismo individuo (Pruebas 1 y 2)

Tabla 2: Evaluación del error intraobservador

	Prueba 1	Prueba 2	n	Media	D.S.
Prueba 1			45	0.011	0.003
Prueba 2	842		45	0.017	0.007
Indiv. distintos	0.000*	0.000*	231	0.193	0.059

Test ANOVA entre las distancias euclídeas de la Prueba 1 (repeticiones en la colocación de puntos en una misma escápula), la Prueba 2 (repeticiones de fotografiado y posterior colocación de puntos en una misma escápula) y el grupo de individuos distintos de la misma especie. El asterisco (\*) indica significación estadística.

Figura 4: Contribución relativa de cada punto anatómico de la cara posterior de la escápula durante el ACP (Relative Warps Analysis)



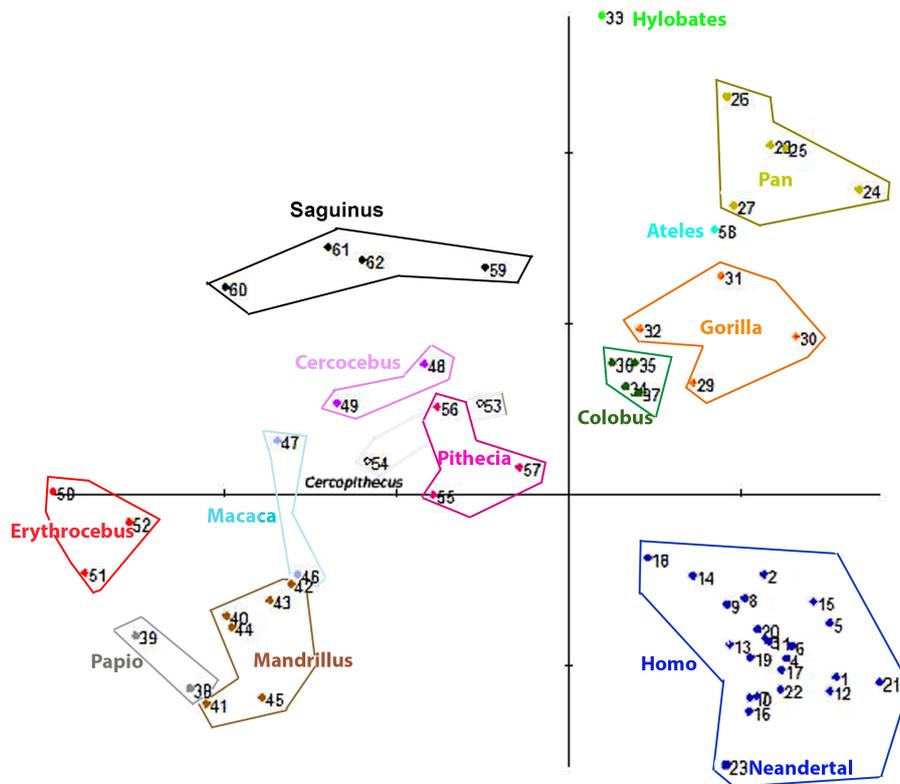
### Comparación entre distintas especies de primates

El Análisis de Componentes principales resumió los puntos anatómicos de la cara posterior de las escápulas de los distintos primates en dos factores, los cuales explicaron un 69% de la variación total. En concreto el primer factor explicó el 42.84% de la variabilidad y el segundo factor el 26.18%, teniendo una mayor contribución relativa los puntos anatómicos 7, 8, 9 y 12 (Figura 4). El gráfico de dispersión (Figura 5) mostró la distribución de los diferentes primates (humanos y no humanos). En general, se observó que el Factor 1 generó un gradiente de izquierda a derecha que separó los primates cuadrúpedos de los no cuadrúpedos, correspondiendo los valores menores (cuadrúpedos) a escápulas más horizontales (mayor anchura y menor altura) y los valores mayores (no cuadrúpedos) a escápulas más verticales (menor anchura y mayor altura). Se entiende por cuadrúpedos los primates con locomoción estrictamente cuadrúpeda y por no cuadrúpedos los que tienen una locomoción braquiadora,

braquiadora suspensora, bípeda, suspensora o una locomoción variada que incluye la marcha pronograda.

En el gradiente generado por el Factor 1, todos los humanos, incluido *Neandertal* (Figura 5), quedaron situados en el lado positivo del eje X del gráfico con los no cuadrúpedos, situándose muy próximos a los demás hominoideos, junto a los braquiadores, *Hylobates*, y los suspensores del nuevo mundo *Ateles*, y cerca de *Colobus*, que aunque es cuadrúpedo puede presentar a veces comportamientos variados en su locomoción (Gebo y Chapman, 2000). Precisamente por esta razón, *Colobus*, se sitúa cerca del centro de la gráfica, en medio de los cuadrúpedos y los no cuadrúpedos, cerca de *Pithecia* y *Saguinus* dos cuadrúpedos saltadores (Fleagle y Meldrum, 2005), que están también en el centro de la gráfica pero en el lado negativo de la X. El resto de primates *Papio*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Cercocebus*, *Erythrocebus*, *Cercopithecus* quedaron situa-

Figura 5: Gráfico de dispersión resultante del ACP de los diferentes primates según la especie en base a los puntos anatómicos de la cara posterior de la escápula



Los números corresponden a: del 1 al 22: *H. sapiens* (azul oscuro), 23: *H. neandertalensis* (azul oscuro), del 24 al 28: *Pan troglodytes* (amarillo), del 29 al 32: *Gorilla gorilla* (naranja), 33: *Hylobates lar* (verde claro), del 34 al 37: *Colobus guereza* (verde oscuro), del 38 al 39: *Papio hamadryas* (gris), del 40 al 45: *Mandrillus sphinx* (marrón), 46: *Macaca sylvanus* (azul claro), 47: *Macaca thibetana* (azul claro), del 48 al 49: *Cercocebus torquatus* (lila), del 50 al 52: *Erythrocebus patas* (rojo), del 53 al 54: *Cercopithecus sp.* (blanco), del 55 al 57: *Pithecia pithecia* (magenta), 58: *Ateles hybridus* (turquesa), 59 y 62: *Saguinus midas* (negro), 60: *Saguinus imperator* (negro), 61: *Saguinus oedipus* (negro)

dos en el extremo negativo del eje X, indicando su cuadrupedismo.

El segundo factor (Figura 5), separó los individuos en un gradiente, desde la parte inferior a la parte superior del gráfico, según el grado de inclinación de la espina escapular (del lado medial al lateral, la espina escapular se inclina hacia arriba, el acromion queda más alto que la base de la espina), y según la distancia entre la protuberancia infraglenoidea y el punto más inferior del tubérculo glenoideo (puntos anatómicos 5 y 8). Los valores menores de este segundo componente indicaron escápulas con poca inclinación (próxima a la horizontal) y distancias más cortas entre la protuberancia infraglenoidea y el punto más inferior del tubérculo glenoideo (Figura 5). Los individuos del género *Homo* quedaron situados en la parte negativa del eje Y, próximos a *Mandrillus sphinx*, *Papio hamadriax*, *Eri-*

*throcebus patas* y *Macaca sylvanus*, los cuales, respecto a la totalidad de la gráfica, se localizaron en el tercer cuadrante, mientras que *Homo* en el cuarto cuadrante. El resto de los hominoideos y las especies *Ateles hybridus*, *Colobus guereza*, *Cercocebus torquatus*, *Macaca thibetana*, *Pithecia pithecia* y los géneros *Cercopithecus* y *Saguinus* se situaron en la parte positiva del eje Y, en concreto en el primer y segundo cuadrante de la gráfica. Las escápulas del género *Homo* son las que presentan menor inclinación de la espina escapular y menor distancia entre la protuberancia infraglenoidea y el punto más inferior del tubérculo glenoideo de todas las escápulas de hominoideos (Figura 6).

En cuanto a la cara anterior de la escápula, los dos primeros factores del ACP explicaron un 81.13% de la variación total. En concreto el primer factor ex-

plicó el 62.65% de la variabilidad y el segundo el 18.48%, teniendo una mayor contribución relativa los puntos anatómicos 13, 22, 23, 24 (Figura 7). El gráfico de dispersión de puntos (Figura 8) mostró una distribución de las distintas especies de primates diferente a la presentada en la Figura 5. El Factor 1 mostró un gradiente de izquierda a derecha que separó a los primates no cuadrúpedos de los cuadrúpedos, correspondiendo los valores menores del primer factor (no cuadrúpedos) a escápulas más verticales (menor anchura y mayor altura) y apófisis coracoides más ancha, mientras que los valores mayores (cuadrúpedos) correspondieron a escápulas más horizontales (mayor anchura y menor altura) y apófisis coracoides más estrecha. En este gradiente, todos los humanos, incluido *Neandertal*, quedaron próximos a los demás hominoideos (marcha pronograda), junto a los braquiadores estrictos de *Hylobates*, y los suspensores del nuevo mundo *Ateles*, próximos a *Colobus*, el cual está situado hacia el centro de la gráfica relativamente cerca de *Pithecia*, *Saguinus*. *Colobus* en el lado negativo del eje de las X y *Pithecia*, *Saguinus* en el lado positivo. El resto de primates con locomoción cuadrúpeda (*Papio*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Cercocebus*, *Erythrocebus*, *Cercopithecus*) se sitúan en el extremo positivo del eje X.

El segundo factor separó las escápulas en función de la distancia entre la protuberancia infraglenoidea y el punto más inferior del tubérculo glenoideo. Los valores mayores de este segundo factor indicaron escápulas con distancias más cortas entre la protuberancia infraglenoidea y el punto más inferior del tubérculo glenoideo. Los humanos actuales y *Neandertal*, junto con los géneros *Papio*, *Mandrillus*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus* y la especie *Macaca sylvanus* quedaron situados en la parte positiva del eje Y, reflejando distancias cortas entre la protuberancia infraglenoidea y el punto más inferior del tubérculo glenoideo, situándose específicamente en el primer (*Homo*) y segundo (*Papio*, *Mandrillus*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus* y *Macaca sylvanus*) cuadrante de la gráfica.

## Discusión

Las distancias euclídeas obtenidas entre las 10 repeticiones de la colocación de los puntos anatómicos han mostrado ser muy inferiores a las obtenidas en

individuos de la misma especie, tanto en las diversas fotografías tomadas sobre el mismo espécimen, en días distintos, como en las diferentes tomas de los puntos anatómicos en la misma fotografía. La definición de los 25 puntos anatómicos y la descripción detallada del proceso de fotografiado de los especímenes son lo suficientemente concretas como para ser fácilmente aplicables por un osteólogo competente que no tenga experiencia, ni en morfometría geométrica ni en la colocación de puntos anatómicos.

El análisis morfológico de las diferentes escápulas de primates de la muestra evaluada mediante los 25 puntos ha permitido la diferenciación y clasificación morfológica de cada una de las especies analizadas según la locomoción de los individuos y la morfología escapular. Los resultados indicaron que las escápulas de primates se pueden dividir en dos grandes grupos morfológicos: cuadrúpedos y no cuadrúpedos, coincidiendo con la opinión de Young (2006). Los primeros exhiben escápulas más anchas y bajas. Los segundos, más estrechas y altas. Las escápulas anchas y bajas resultan muy adecuadas para realizar con eficiencia una locomoción cuadrúpeda, por su posición lateral respecto al tórax. Pero además, también dentro de estos dos amplios grupos se distinguen claramente subgrupos, que corresponden a las variaciones de la locomoción y comportamiento locomotor de las diferentes especies que los forman, observándose más variación en la morfología escapular dentro del grupo de los no cuadrúpedos, resultados que están de acuerdo con la bibliografía actual (Larson 1998; Young 2003). Estos subgrupos corresponden a los diferentes géneros y especies, los cuales quedan bien definidos y diferenciados, indicando la potencial utilidad de la morfología escapular para la clasificación de las diferentes especies de primates.

Se constata, que la adaptación a la selva tropical ha permitido un alargamiento de la escápula en el plano vertical, adoptando una posición dorsal en el cuerpo y adecuándose a una postura ortógrada y a la braquiación como modo facultativo de locomoción. Para ello, los hominoideos tienen un tórax aplanado antero-posteriormente, a diferencia del resto de primates, y en general, de los mamíferos cuadrúpedos. Estos resultados están de acuerdo con las observaciones de Erikson (1963) y Cant et al. (2001, 2003).

Figura 6: Visualización de la forma consenso de la cara posterior de cada género de primate. Se observa la variación de la morfología en relación a un centroide determinado a partir de todos los ejemplares de la misma especie

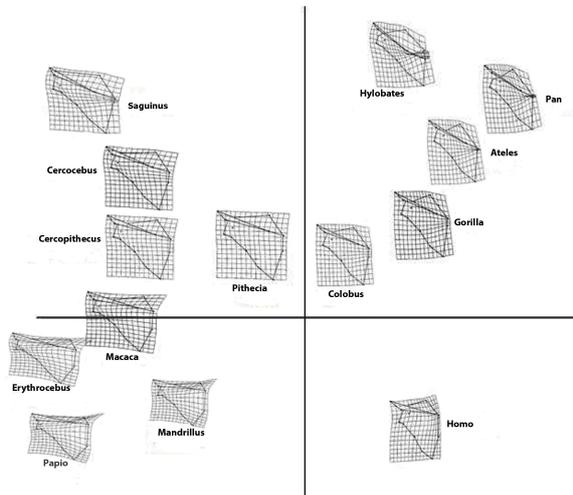


Figura 7: Contribución relativa de cada punto anatómico de la cara anterior de la escápula durante el ACP (Relative Warps Analysis)

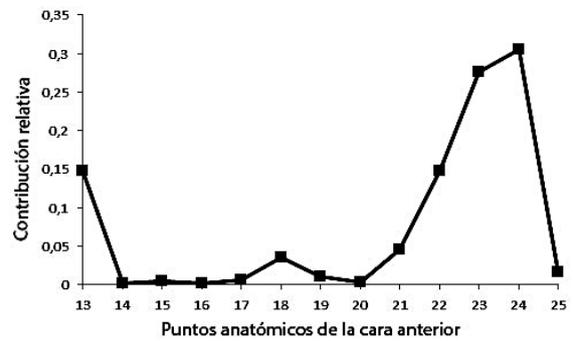
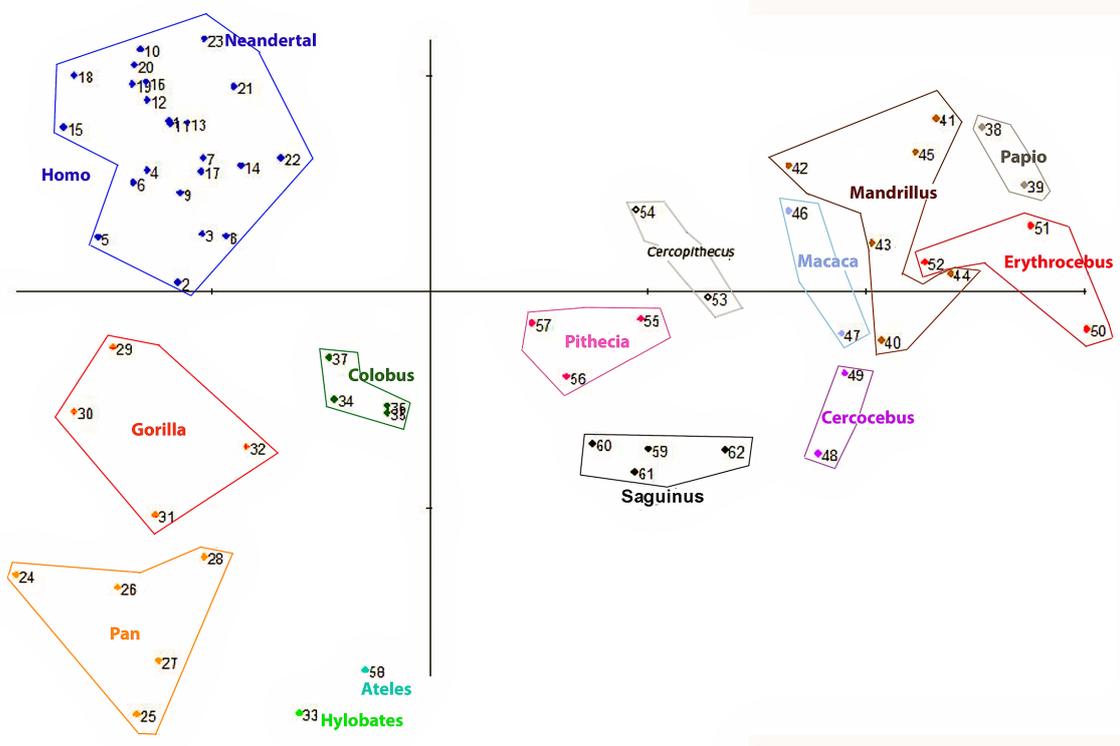


Figura 8: Gráfico de dispersión resultante del ACP de los diferentes primates según la especie en base a los puntos anatómicos de la cara anterior de la escápula



Los números corresponden a: del 1 al 22: *H. sapiens* (azul oscuro), 23: *H. neandertalensis* (azul oscuro), del 24 al 28: *Pan troglodytes* (amarillo), del 29 al 32: *Gorilla gorilla* (naranja), 33: *Hylobates lar* (verde claro), del 34 al 37: *Colobus guereza* (verde oscuro), del 38 al 39: *Papio hamadryas* (gris), del 40 al 45: *Mandrillus sphinx* (marrón), 46: *Macaca sylvanus* (azul claro), 47: *Macaca thibetana* (azul claro), del 48 al 49: *Cercopithecus torquatus* (lila), del 50 al 52: *Erythrocebus patas* (rojo), del 53 al 54: *Cercopithecus sp.* (blanco), del 55 al 57: *Pithecia pithecia* (magenta), 58: *Ateles hybridus* (turquesa), 59 y 62: *Saguinus midas* (negro), 60: *Saguinus imperator* (negro), 61: *Saguinus oedipus* (negro)

Se detecta, también, que los no cuadrúpedos, en relación a los cuadrúpedos, presentan: 1) mayor distancia entre el punto más distal del acromion y el ángulo inferior del acromion, que se traduce en una mayor anchura acromial; 2) mayor anchura en la apófisis coracoides; 3) mejor definición de ángulos superior e inferior de la escápula (más agudos); y 4) mayor distancia entre la protuberancia infraglenoidea y el punto más distal del tubérculo glenoideo, alargando el cuello anatómico de la escápula. Todas estas características mencionadas favorecen las funciones de abducción, aducción, rotación y extensión del miembro superior a través de los músculos: 1) deltoides y trapecio, que se insertan en el acromion y en la espina escapular; 2) supraespinoso, serrato mayor, y angular, que se insertan en el ángulo superior de la escápula; 3) redondo mayor que se inserta en el ángulo inferior de la escápula y permite la rotación interna y retroversión, así como el serrato mayor, presentando ambos músculos función abductora; y 4) el tríceps braquial que se inserta en la protuberancia infraglenoidea y que es el principal extensor de la extremidad anterior.

Dentro de los no cuadrúpedos, los resultados de este trabajo sitúan a todos los humanos (modernos y neandertales) cerca del resto de hominoideos y de los primates especializados en la braquiación, indicando similitud de la escápula humana y hominoidea con la de los braquiadores. La locomoción de *Pan* y *Gorilla* se ha definido en este trabajo como la marcha pronograda (ver Tabla 1), pero en realidad presentan una locomoción variada, donde la braquiación está presente (braquiadores facultativos), en especial en *Pan*, ya que en *Gorilla* la braquiación se ve dificultada por su tamaño corporal (Fleagle y Meldrum 2005). El hecho de que la escápula humana se sitúe junto a las escápulas de este grupo de primates podría implicar una evolución de la escápula humana a partir de la escápula de algún primate arbóreo capaz de elevar los brazos por encima de la cabeza y de desplazarse mediante una locomoción suspensora, como por ejemplo, la braquiación. Nuestros resultados concuerdan con las observaciones realizadas por Oxnard (1963).

*Neandertal* quedó muy bien situado entre los demás humanos modernos, indicando una morfología escapular muy parecida. De hecho están situados dentro del mismo grupo, el género *Homo*, el cual se mues-

tra gráficamente consistente y bien estructurado (Figura 5 y 8). De hecho, las diferencias entre ambos tipos de escápulas son pocas. Estudios comparativos entre la escápula humana actual y la de *Neandertal* (Martí-Sánchez 2012) han señalado que la escápula de este último es ligeramente más robusta que la del hombre actual; que la espina escapular presenta una orientación ligeramente más horizontal, el ángulo superior de la escápula está ligeramente menos marcado y que la distancia entre la fosa glenoidea y el punto más distal del cuello escapular es ligeramente más corta.

Llama la atención el parecido entre la morfología de las escápulas de *Ateles* y *Pan*, a pesar de la distancia filogenética que separa a ambos géneros. Esta similitud puede explicarse por tener una locomoción funcionalmente parecida, pues ambos son arborícolas de locomoción suspensora. Esta observación coincide con las de Erikson (1963) y Young (2008), respectivamente, en su estudio sobre la morfología escapular de diversos primates no humanos.

Como se ha indicado anteriormente, en ambos gráficos (Figura 4 y 6) las diferentes especies de primates quedaron bien delimitadas entre ellas, indicando la posible utilidad de la morfología escapular en el discernimiento de género, e incluso de especie en algunos casos problema como pueden ser las escápulas de primates fósiles. Teniendo una base de datos amplia de escápulas de primates, la morfometría geométrica se presenta como un instrumento útil para clasificar, dentro de esta base de datos, una escápula test, de la cual no se sabe ni su género ni su especie. Muestra de ello es la clasificación de la escápula de *Neandertal* dentro del género *Homo* obtenida en este estudio.

La forma escapular viene determinada por varios factores: 1) factores genéticos intrínsecos de cada especie y asociados a la forma del hueso; 2) factores ambientales (o extrínsecos de la especie) como la ubicación, tamaño de la inserción muscular y las fuerzas que actúan en ella; y 3) factores epigenéticos que actúan durante la embriogénesis. En concreto Kuhns (1945); Wolffson (1950); Krobot et al. (2009) y Scholtz et al. (2010) demostraron la influencia que tiene la musculatura escapular en la forma de la escápula y observaron el papel determinante que juega la musculatura en la morfología del borde medial.

Algunas regiones anatómicas de la escápula parecen ser regiones clave para el diagnóstico morfológico de los Primates. Estas son: el cuerpo escapular, la región glenoidea, el acromion y el ángulo de la espina escapular en relación a los bordes lateral y medial. Las observaciones realizadas en este trabajo coinciden con las realizadas anteriormente por otros autores (Trinkaus, 1977; Young, 2008).

Los resultados del presente trabajo muestran el potencial de la morfometría geométrica para el estudio de la morfología escapular entre las diferentes especies de primates, tanto humanos como no humanos, un campo científico aún por explorar en profundidad. De hecho, éste es el primer trabajo donde se analiza, mediante morfometría geométrica, la morfología escapular teniendo en cuenta diferentes especies de primates, incluyendo humanos modernos y un Neandertal. Este trabajo muestra la utilidad de esta metodología en el estudio de la morfología escapular, la evaluación de la función escapular y su utilización como elemento de clasificación dentro de los primates. Parece de gran utilidad para evaluar la función escapular de una especie concreta, clasificándola dentro de un conjunto de datos formados por diferentes especies de primates. Además, puede ser de gran utilidad en Paleoantropología en el discernimiento de si atribuir a un individuo concreto al grupo *Homo* o no, pues como hemos visto la escápula de *Neandertal* ha quedado perfectamente bien clasificada dentro del grupo de los humanos modernos a pesar de su distancia temporal con ellos.

### Conclusión

Las variaciones encontradas en los tests realizados para detectar la variabilidad generada por el observador, han reflejado la fiabilidad de la técnica y la eficacia de los 25 puntos anatómicos utilizados.

Las escápulas analizadas presentan clara variación en cuanto a su morfología, según la actividad locomotora del primate a la que pertenecen. Los primates cuadrúpedos tienen escápulas más horizontales (mayor anchura y menor altura) y los no cuadrúpedos, escápulas más verticales (menor anchura y mayor altura). La espina escapular suele presentar una inclinación más horizontal en primates cuadrúpedos que en los no

cuadrúpedos, aunque en el género *Homo*, esta inclinación, se ve atenuada. Las escápulas humanas presentan más similitudes con las de los primates no cuadrúpedos, y más concretamente con las de hominoideos.

Se ha demostrado la aplicabilidad de la morfometría geométrica para el estudio de las diferencias morfológicas escapulares entre humanos actuales, fósiles y primates no humanos, además de señalar la gran importancia que puede tener esta metodología en el discernimiento de escápulas fósiles en su atribución al género *Homo*.

### Agradecimientos

Este estudio fue subvencionado por el proyecto de investigación GRQ - Grup d'Estudis d'Evolució d'Homínids i altres Primats de la Generalitat de Catalunya. Ref: 2009FaSGR884.

Damos las gracias a las profesoras M<sup>a</sup> Isabel Miguel, Rosa Mirapeix y Eulàlia García, de la Facultad de Medicina de la UB (Bellvitge), de la Facultad de Medicina de la UAB y del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona (respectivamente), por facilitar el acceso a sus colecciones.

### Bibliografía

- Bookstein F.L. (1991) Morphometric Tools for Landmark Data. New York, NY: Cambridge University Press.
- Bookstein F.L., Chernoff B., Elder R.L., Humphries J.M., Smith GR y Strauss R.E. (1985) Morphometric in Evolutionary Biology. The Geometry of Size and Shape Change, with Examples from Fishes. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, PH: Special Publication N° 15.
- Cant J.G.H., Youlatos D. y Rose M.D. (2001) Locomotor behavior of *Lagothrix lagothrica* and *Ateles belzebuth* in Yasuní National Park, Ecuador: general patterns and nonsuspensory modes. *J Hum Evol.* 41: 141-166.
- Cant J.G.H., Youlatos D. y Rose M.D. (2003) Suspensory locomotion of *Lagothrix lagothrica* and *Ateles belzebuth* in Yasuní National Park, Ecuador. *J Hum Evol* 44: 685-699.
- Chevallier A. (1977) Origine des ceintures scapulaires et pelviennes chez l'embryon d'oiseau. *J Embryol exp Morph* 42: 275-292.
- De Groote I., Lockwood C. y Aiello L. (2010) Technical Note: A New Method for Measuring Long Bone Curvature Using 3D Landmarks and Semi-Landmarks. *Am J Phys Anthropol* 141: 658-664.

- Erikson G.E. (1963) Brachiation in New World monkeys and in anthropoid apes. *Symposia of the Zoological Society of London*. 10: 135-164.
- Fleagle J.G. y Meldrum D.J. (2005) Locomotor behavior and skeletal morphology of two sympatric pitheciine monkeys, *Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*. *Am. J. Primatol* 16:227-249.
- Gebo D.L. y Chapman C.A. 2000. Locomotor behavior in Ugandan monkeys. En: Whitehead P.F. & Jolly C.J. (eds). *Old World Monkeys*: 480-491. Cambridge University Press. Cambridge.
- Hunt K.D. (1991) Positional behavior in the Hominoidea. *Int J Primatol* 12: 95-118.
- Krobot A., Janura M. y Elfmark M. (2009) Functional categorization of the individual morphology of the scapula. *Med Biol Eng Comput* 47: 497-506.
- Kuhns J.G. (1945) Variations in the vertebral border of the scapula: their relation to muscular function. *Physiotherapy Review* 25: 207-210.
- Larson S.G. (1993) Functional morphology of the shoulder in primates. In: D Gebo (Ed). *Postcranial adaptation in nonhuman primates*: 45-69. Northern Illinois University Press. DeKalb, IL.
- Larson S.G. (1995) New characters for the functional interpretation of primate scapulae and proximal humeri. *Am J Phys Anthropol* 98: 13-35.
- Larson S.G. (1998) Parallel evolution in the hominoid trunk and forelimb. *Evol Anthropol* 6: 87-99.
- Lockwood C.A., Lynch J.M. & Kimbel W.H. (2002) Quantifying temporal bone morphology of great apes and humans: an approach using geometric morphometrics. *J Ana* 201: 447-464.
- Martí-Sánchez C., Rissech C., y Turbón D. (2012) Morfometría geométrica aplicada a la escápula. En: D. Turbón, L. Fañanás, C. Rissech y A. Rosa (eds). *Biodiversidad Humana y Evolución*: 198-203. Purpurink. Estudi editorial. Barcelona.
- Monteiro L.R. y Abe A.S. (1999) Functional and historical determinants of shape in the scapula of Xenarthran mammals: the evolution of a complex morphological structure. *J Morphol* 241: 251-263.
- Oxnard C. (1963). Evolution of the Human Shoulder: Some Possible Pathways. *Am J Phys Anthropol* 30: 319-332.
- Pretorius E., Steyn M. y Scholtz Y. (2006) Investigation into the usability of geometric morphometric analysis in assessment of sexual dimorphism. *Am J Phys Anthropol* 129: 64-70.
- Reyment R.A. (1991) *Multidimensional Palaeobiology*. Pergamon Press. Oxford.
- Rohlf F.J. (1999) Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Classif* 16: 197-223.
- Rohlf F.J. 2000a. On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix N S* 11: 8-24.
- Rohlf F.J. (2000b) Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *Am J Phys Anthropol* 111: 463-478.
- Scholtz Y., Steyn M. y Pretorius E. (2010) A geometric morphometric study into the sexual dimorphism of the human scapula. *Homo* 61: 253-270.
- Shea B.T. (1986) Scapula form and locomotion in chimpanzee evolution. *Am J Phys Anthropol* 70: 475-488.
- Toro-Ibacache M.U, Manriquez-Soto G. y Suazo-Galdames I. (2010) Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *Int J Morphol* 28: 977-990.
- Trinkaus E. (1977) A Functional Interpretation of the Axillary Border of the Neandertal Scapula. *J Hum Evol* 6: 231-234.
- Von Cramon-Taubadel N., Frazier B.C, y Lahr M.M. (2007) The problem of assessing landmark error in geometric morphometrics: theory, methods and modifications. *Am J Phys Anthropol* 134: 24-35.
- Waddington C.H. (1942) The canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563.
- Wolffson D.M. (1950) Scapula shape and muscle function, with special reference to the vertebral border. *Am J Phys Anthropol* 8: 331-341.
- Young N. (2003) A reassessment of living hominoid postcranial variability: implications for ape evolution. *J Hum Evol* 45: 441-464.
- Young N. (2006) Function, ontogeny and canalization of shape variance in the primate scapula. *J Anat* 209: 623-636.
- Young N. (2008) A Comparison of the Ontogeny of Shape Variation in the Anthropoid Scapula: Functional and Phylogenetic Signal. *Am J Phys Anthropol* 136: 247-264.