

2018, Volumen 3, Número 2: 309-323

Ontogenia de las órbitas en *Pan troglodytes*: implicancias estructurales y funcionales

G. G. Joosten^{*1}, M.M. Gould¹, M. Anzelmo^{1,2}, F. Ramirez Rozzi³ y M.L. Sardi^{1,2}

¹División Antropología, Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Argentina

²CONICET, Argentina

³UPR 2147 CNRS, Dynamique de l'Évolution humaine, París, Francia

*joosten.g7@gmail.com



Ontogenia de las órbitas en *Pan troglodytes*: implicancias estructurales y funcionales

G. G. Joosten^{*1}, M.M. Gould¹, M. Anzelmo^{1,2}, F. Ramirez Rozzi³ y M.L. Sardi^{1,2}

¹División Antropología, Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Argentina

²CONICET, Argentina

³UPR 2147 CNRS, Dynamique de l'Évolution humaine, París, Francia

*joosten.g7@gmail.com

RESUMEN. Las órbitas de los primates Haplorrhini son particulares dentro de los mamíferos por estar completamente separadas de la fenestra temporal y rodeadas por hueso, ser convergentes, estar frontalizadas y proveer la base para el desarrollo de un notorio *torus* supraorbitario. Estas características han sido descriptas, algunas como adaptaciones al hábito de vida y otras como resultado de reacomodaciones estructurales de las matrices funcionales del cráneo. El objetivo de este trabajo es analizar los cambios morfológicos de las órbitas en una muestra ontogenética transversal de *Pan troglodytes* y su asociación con estructuras adyacentes a fin de discutir implicancias estructurales y funcionales. Se utilizaron 52 imágenes de tomografías computadas de cráneos de *Pan troglodytes* desde 8 meses de vida postnatal hasta adultos. Se registraron *landmarks* y se tomaron medidas volumétricas y lineales que permitieron extraer variables angulares y proporciones. Se realizó ANOVA, regresiones lineales y parciales y Análisis de Componentes Principales. Los resultados indican que los rasgos de valor adaptativo (funcionales) de la órbita de *Pan troglodytes* se establecen tempranamente en la ontogenia y no varían durante el período postnatal, mientras que su relación con estructuras adyacentes muestra importantes cambios.

Palabras clave: *Torus supraorbital*, Cráneo, Chimpancé, Visión

ABSTRACT. Ontogeny of the orbits of *Pan troglodytes*: structural and functional implications.

The orbits of Haplorrhini primates are distinct among mammals because they are completely separated from the temporal fenestra and surrounded by bone; they are also convergent and frontalized, and provide the basis for the development of a notorious supraorbital *torus*. These characteristics have been described both as adaptations to their life habits and as resulting from structural rearrangements of the skull functional matrices. The goal of this work is to analyze morphological changes of the orbits in a transversal ontogenetic sample of *Pan troglodytes* and their association with adjacent structures in order to discuss structural and functional implications of these changes. We used 52 computerized tomography images of *Pan troglodytes* skulls ranging in age from 8 months to adults. Landmarks were recorded; in addition, volumetric and linear measurements were taken to extract angular variables and proportions. ANOVA, linear and partial regressions and

Principal Component Analysis were performed. Our results indicate that the adaptive (functional) traits of the orbits in *Pan troglodytes* are set early in ontogeny and do not vary during the postnatal period, whereas their relationship with adjacent structures undergoes major changes.

Key words: *Supraorbital torus, Skull, Chimpanzee, Vision*

RESUMO. Ontogenia das órbitas em *Pan troglodytes*: implicações estruturais e funcionais.

As órbitas dos primatas Haplorrhini são peculiares entre os mamíferos por serem completamente separadas da fenestra temporal e rodeadas por osso, serem convergentes, estarem frontalizadas e proporcionarem a base para o desenvolvimento de um notório toro supraorbital. Algumas destas características foram descritas como adaptações ao hábito da vida, enquanto outras como resultado de rearranjos estruturais das matrizes funcionais do crânio. O objetivo deste trabalho consiste em analisar as alterações morfológicas das órbitas em uma amostra ontogenética transversal de *Pan troglodytes* e sua associação com estruturas adjacentes, a fim de discutir implicações estruturais e funcionais. Foram utilizadas 52 imagens de tomografias computadorizadas de crânios de *Pan troglodytes* de 8 meses de vida pós-natal a adultos. Foram registrados *landmarks* e tomadas medidas volumétricas e lineares que permitiram extrair variáveis angulares e proporções. ANOVA, regressões lineares e parciais e Análise de Componentes Principais foram realizadas. Os resultados indicam que as características de valor adaptativo (funcionais) da órbita de *Pan troglodytes* se estabelecem no início da ontogenia e não variam durante o período pós-natal, enquanto sua relação com as estruturas adjacentes mostram alterações significativas.

Palavras-chave: *Toro Supraorbital, Crânio, Chimpanzé, Visão*

Introducción

Las órbitas son cavidades ubicadas a ambos lados del cráneo que alojan al globo ocular y a varios de sus anexos como la glándula lagrimal, músculos ciliares, nervios, venas, grasa, entre otros tejidos, que son en su mayoría de origen neural (Sperber, 2001). En los primates de la familia *Hominidae* las órbitas constituyen la región superior de la cara y se presentan como dos cuencas óseas en forma de conos conformadas por numerosos huesos (etmoides, esfenoides, frontal, cigomático, maxilar y lagrimal). De esta forma, su techo constituye a la vez el piso del neurocráneo anterior, mientras que su pared lateral interna está en contacto con importantes pasajes aéreos; su pared lateral externa, en tanto, está en contacto con musculatura masticatoria (Ankel-Simons, 2010). A diferencia de lo que sucede en mamíferos con cráneos relativamente plesiomórficos como los cánidos (Finarelli & Goswami, 2009), las órbitas de los primates Haplorrhini se caracterizan por estar completamente separadas de la fenestra temporal por la presencia de un proceso dorsal del hueso cigomático o barra postorbital. Es así que adquieren su forma cónica desde el margen externo (base) hasta el foramen óptico (ápice) que comunica las órbitas con el endocráneo (Ankel-Simons, 2010). Según Ravosa *et al.* (2000), siguiendo a Cartmill (1972), el hecho de que la cavidad orbitaria esté rodeada por hueso y separada de la musculatura temporal permite a los primates mantener una gran agudeza visual durante la masticación.

En primatología, las órbitas revisten de gran importancia en la discusión morfo-funcional y evolutiva (Ross, 1995; Ankel-Simons, 2010). En primates Haplorrhini son convergentes y están frontalizadas, lo cual asegura la visión estereoscópica -es decir, en tres dimensiones- por superposición de los campos visuales de ambos ojos (Heesy, 2004), lo que se ha interpretado históricamente como una adaptación a la vida arborícola (Cartmill, 1972). La convergencia se evidencia como un ángulo diedro muy agudo entre el plano sagital y el plano de la pared lateral externa. Otras medidas funcionales o adaptativas de la órbita son el ángulo de apertura lateral (o retracción del margen orbital externo) y el índice circumorbital (relación del ancho con respecto a la altura de la abertura orbital

externa). Un aumento de cualquiera de ambas medidas implica una ampliación del campo visual lateral al mover el ojo (*eye motion visual field*), aunque no de la estereoscopia (Denion, 2014). En los primates, el índice circumorbital tiende a 1 debido a que presentan órbitas circulares o cuadrangulares (Kobayashi, 2001). Diversos estudios miden dichas variables sobre, o con respecto a, el plano neuro-orbital (plano que intersecta los forámenes orbitales y los puntos medios entre el supra e infra-orbital de cada órbita [Denion, 2014, 2015; Strait & Ross, 1999]) para discutir hipótesis funcionales relacionadas a la visión, ya que se supone que representa la línea horizontal de visión cuando la cabeza se encuentra en estado de reposo.

Estudios ontogénicos de *Homo sapiens* (Barbeito-Andrés, 2014; Sardi & Ramírez Rozzi, 2005) indican que la mayor parte de la morfología y el tamaño orbital se establece en los primeros años de vida y muestra cambios menores hasta la etapa adulta. Asimismo, y no obstante la cantidad de elementos que conforman la cavidad, sus rasgos están fuertemente integrados, en mayor medida con el neurocráneo anterior y más débilmente con la cara (Barbeito-Andrés *et al.*, 2016). Sin embargo, poco se sabe sobre los cambios ontogénicos de la órbita de otros primates en cuanto a su posición relativa a otras estructuras y menos aún en cuanto a aquellos cambios que puedan afectar el campo visual.

Según la Hipótesis de la Matriz Funcional (Moss & Young, 1960), las estructuras óseas del hueso se acomodan por modificaciones en las matrices funcionales que contienen. De esta manera, la forma y el tamaño de la bóveda craneana y las órbitas son un subproducto de cambios en el cerebro y las meninges para la primera, y del globo ocular y sus anexos para las segundas. Así, aun cuando estas estructuras se solapan y comparten determinados huesos, cada estructura actúa como una unidad morfo-funcional diferente y varían independientemente una de la otra. La flexión basicraneana es reconocida como una variable integradora de la morfología facial general y su relación con el neurocráneo. Su estudio es frecuente en la bibliografía craneológica y trabajos previos han sugerido que ejerce influencia sobre el desarrollo facial (Bastir & Rosas, 2004; Lieberman & McCarthy, 1999; Lieberman *et al.*, 2000).

Un aspecto estructural de la relación del neurocráneo con las órbitas en particular es que proporciona una interface para el desarrollo del *torus* supraorbitario (TSO). El TSO es un rasgo propio del hueso frontal de los primates y forma el límite entre la parte escamosa del mismo y las órbitas. *Pan troglodytes* se caracteriza por presentar un gran desarrollo del TSO durante la adultez a la vez que un importante incremento postnatal tanto del neurocráneo como de la cara (Bastir & Rosas, 2004). Se ha propuesto que el TSO está asociado al crecimiento facial y resultaría de las presiones por estrés masticatorio (Hylander *et al.*, 1991a, 1991b; Bookstein *et al.*, 1999; Prossinger *et al.*, 2000; Russell, 1985). Esta hipótesis ha sido ampliamente resistida (Ravosa, 1991a, 1991b; Ravosa *et al.*, 2000; Kupczik *et al.*, 2009) y se ha propuesto también un modelo espacial que involucra relaciones estructurales entre el neurocráneo y la cara (Shea, 1986; Vinyard & Smith, 2001). Dicho modelo espacial es el que mejor explica la evolución del TSO: este se desarrollaría al reducirse la superposición entre las órbitas y el neurocráneo (figura 1), ya sea por una proyección anterior de la cara o por un cambio en la relación angular entre las órbitas y la base del neurocráneo, lo que se conoce como *kyphosis* orbital (Ross & Henneberg, 1995; Strait & Ross, 1999).

Más allá de la simple hipótesis del origen arborícola de los primates, la bibliografía sobre los aspectos adaptativos del diseño orbital es muy reciente y son enteramente trabajos comparativos interespecíficos. Se desconoce cómo se adquiere la convergencia y frontalización orbital e incluso si sufre cambios en la ontogenia post-natal. Además, a pesar de la abundante discusión del TSO, no existen trabajos que analicen su ontogenia completa en una especie y como ésta se correlaciona con otros cambios en estructuras adyacentes que permitan discutir hipótesis sobre su desarrollo y evolución. Solo Ravosa (1991b) sigue una similar estrategia en el estudio de *Macaca fascicularis*, donde realiza una gran crítica a los modelos biomecánicos. Es por esto que el objetivo de este trabajo es analizar los cambios morfológicos de las órbitas en una muestra ontogénica transversal de *Pan*

troglydites y su asociación con estructuras adyacentes a fin de discutir implicancias estructurales y funcionales. Se pusieron a prueba las siguientes hipótesis:

1. La relación estructural de las órbitas con regiones adyacentes del cráneo es la esperada según el modelo espacial para el desarrollo del TSO.
2. La forma (*shape*) de las órbitas es constante a lo largo de la ontogenia, es decir, varía independientemente del crecimiento (aumento de tamaño).

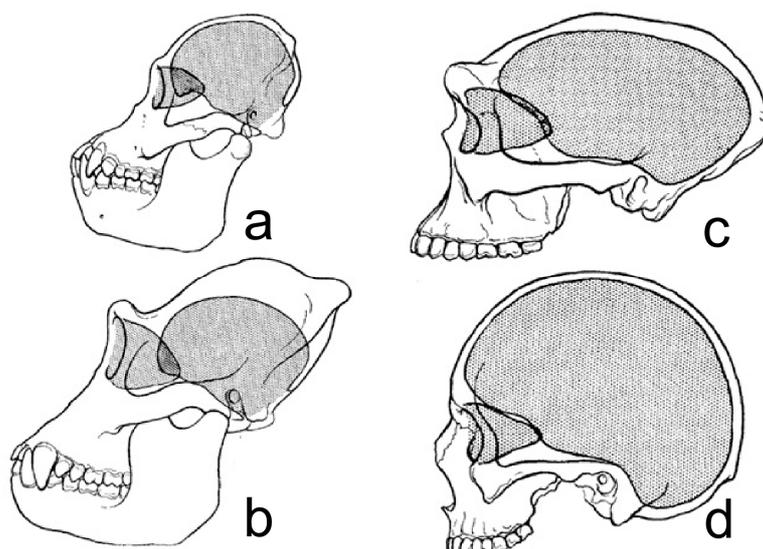


Figura 1. Representación del modelo espacial, según imágenes adaptadas de Moss y Young (1960). **a)** *Pongo* sp.; **b)** *Gorilla* sp.; **c)** *Homo erectus*; **d)** *Homo sapiens*.

Materiales y Métodos

Se utilizó una base de datos de imágenes de tomografías computadas (TCs) del cráneo de 52 individuos de *Pan troglodytes*. Los cráneos se encuentran depositados en el Muséum National d'Histoire Naturelle (París, Francia) y fueron escaneados con un equipo General Electric® CT (Genesis Hispeed RP) en el Hospital Quinze Vingt (París) en cortes coronales seriados de 1 mm de espesor (1 vóxel = 1 mm³). La muestra se conforma por individuos desde los 8 meses de vida postnatal hasta adultos, mayoritariamente de sexo conocido (tabla 1). La edad fue estimada en un estudio previo (Sardi *et al.*, 2014), siguiendo la metodología de Kuykendall (1996). Para algunos análisis estadísticos los individuos fueron clasificados en grupos etarios según la erupción de los molares (tabla 1). Las imágenes se analizaron con la versión de prueba de Avizo 6.0.

En primer lugar, se realizó una reconstrucción tridimensional de las imágenes de TC del cráneo seleccionando aquellos vóxeles que superaran un umbral de -600 unidades Hounsfield, definido previamente de forma empírica. Por un proceso de segmentación automático se aisló la superficie endocraneana de cada individuo y se calculó el **volumen endocraneano** con todos aquellos vóxeles que quedaran dentro de dicha reconstrucción ósea.

En segundo lugar, sobre las reconstrucciones completas de los cráneos se registró un primer set de 27 *landmarks* (tabla 2, figura 2). Sobre las coordenadas de *landmarks* se realizó Análisis Generalizado de *Procrustes* orientado según dos planos: el plano sagital de simetría y el plano neuro-orbital (figura 3a). Esto permitió extraer el **tamaño del centroide** (TC) como variable de tamaño general del cráneo y coordenadas *Procrustes* que aíslan la variación de forma *-shape-* (Kendall, 1977). A partir de estas últimas se estimaron distancias lineales de interés, las cuales se utilizaron para calcular las variables angulares y de proporciones descriptas a continuación; la **flexión basicraneana** (figura 3b), entendida

como el ángulo formado entre basion-*sella*-foramen *caecum*; la **divergencia** orbital, entendida como el ángulo formado entre la pared lateral externa de la órbita y el plano sagital; la **retracción del margen orbital externo**, entendida como el ángulo formado entre un plano perpendicular tanto al sagital como al neuro-orbital y el margen orbital externo (figura 3c); sobre el último plano descrito se calculó el **índice circumborbital** (conocido en la bibliografía como W/H) como ancho de la órbita (distancia ectoconquio-dacrion) sobre la altura de la órbita (distancia supraorbital-infraorbital) (figura 3d); la proyección orbital (proporción de la órbita que se encuentra extruida anteriormente con respecto al endocráneo) se calculó a partir de tres medidas lineales proyectadas sobre el plano sagital y paralelas al plano neuro-orbital: largo del endocráneo (anterofrontal-posteroccipital), largo de la órbita (dacrion-foramen óptico) y largo total (posteroccipital-dacrion) y se realizó el siguiente cálculo: **proyección orbital** = (largo total – largo del endocráneo) / largo orbital. (figura 3e); la **kyphosis orbital** se calculó como el ángulo formado entre foramen *caecum*-*sella*-supraorbital (figura 3f).

Tabla 1. Composición de la muestra. M0: individuo no posee ningún molar definitivo emergido. M1: individuo presenta solo el primer molar definitivo emergido. M2: individuo presenta los primeros y segundos molares definitivos emergidos. M3: dentición completamente emergida.

Edad dental	Sexo			Total
	Macho	Hembra	Desconocido	
M0	2	4	3	9
M1	7	3	3	13
M2	2	5	-	7
M3	11	12	-	23
Total	22	24	6	52

Tabla 2. Landmarks registrados en todo el cráneo.

Número	Landmark
1	Basion
2	Foramen <i>caecum</i>
3	<i>Sella</i>
4 y 5	Foramen óptico
6 y 7	Dacrion
8 y 9	Supraorbital
10 y 11	Frontomalar
12 y 13	Infraorbital
14 y 15	Ectoconquio
16 y 17	Cigion
18	Nasion
19	Glabela
20 y 21	Porion
22 y 23	Mínimo ancho neurocraneal
24	Vertex
25	Opistocraneo
26	Polo occipital izquierdo
27	Polo frontal izquierdo

Por último, para describir la ontogenia de la región supraorbital se registró un segundo set de 33 *landmarks* y *semilandmarks* que representan el TSO según tres curvas de fácil identificación: la curva supraciliar, la máxima proyección del TSO y el estrechamiento post-orbitario (tabla 3, figura 4). Los *semilandmarks* fueron punteados en cambios notorios de la curvatura o, en ausencia de dichos cambios, equidistantemente unos de otros. Con la configuración 3D de dichos datos se realizó un Análisis Generalizado de *Procrustes* (AGP) mediante el paquete *geomorph* (Adams et al. 2018) en el programa R. Dicho paquete permite realizar AGP a la vez que se rotan los *semilandmarks*. Dicha rotación se realizó minimizando la distancia *Procrustes* (Perez et al., 2006). Así, se obtuvieron

variables que representan la forma (las coordenadas estandarizadas o coordenadas *Procrustes*). Todos los *landmarks* y *semilandmarks* fueron puntuados por uno de los autores (GGJ).

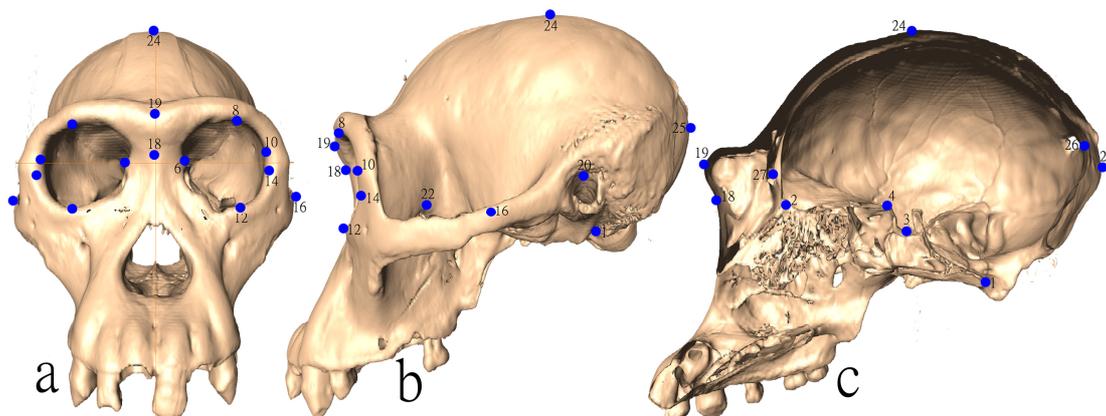


Figura 2. Círculos azules representan *landmarks* utilizados para calcular las variables orbitales en **a)** vista frontal, **b)** vista lateral con cráneos orientados según el plano neuro-orbital y **c)** vista interna lateral del cráneo al quitar la mitad izquierda. Los números coinciden con la descripción de la tabla 2. Los *landmarks* no descriptos o ausentes corresponden a la versión simétrica de alguno ya descripto.

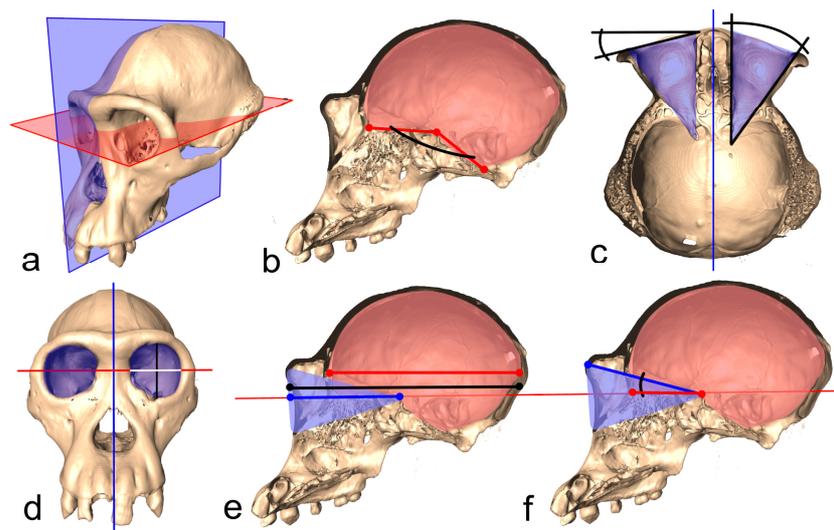


Figura 3. **a)** Ubicación del plano sagital (azul) y el plano neuro-orbital (rojo) en un cráneo de *Pan troglodytes*. En las demás imágenes, las líneas delgadas azul y roja son el plano sagital y el neuro-orbital vistos en corte, respectivamente. **b), d) y e)** Vista lateral del cráneo al ser seccionado digitalmente por el plano sagital; se sombrea en azul la cavidad orbitaria y en rojo el endocráneo. **b)** Se representa la flexión basicraneana. **c)** Vista basal del cráneo al ser seccionado digitalmente por el plano neuro-orbital donde se representan las medidas angulares de retracción del margen orbitario externo a la izquierda y de divergencia orbital a la derecha. **d)** vista frontal con las medidas utilizadas en el índice circumorbital en negro (altura de la órbita) y blanco (ancho de la órbita). **e)** se representan las medidas lineales utilizadas en el cálculo de la proyección orbital, a saber: longitud del endocráneo en rojo, longitud de la órbita en azul y longitud total en negro. **f)** se representa la *kyphosis* orbital.

Análisis estadístico

Se realizó un Análisis de Componentes Principales de las coordenadas *Procrustes* del segundo set de *landmarks* correspondiente a la región supraorbital. Dicho análisis permite reducir la variación presente en numerosas variables en unas pocas y nuevas variables o Componentes Principales (CP) ortogonales entre sí donde cada uno resume en forma decreciente la covariación de muchas variables

originales. Luego se seleccionó al CP que represente la variación alométrica (cambio de la configuración de coordenadas *Procrustes* asociado al tamaño, medido por el TC).

Tabla 3. Landmarks registrados sobre el *torus* supraorbitario.

Curva supraciliar		Curva de máxima convexidad supraorbital		Estrechamiento postorbitario	
1	Frontomalar orbital izquierdo	12	Frontomalar temporal izquierdo	23	Máximo ancho izquierdo
2	<i>semilandmark</i>	13	<i>semilandmark</i>	24	<i>semilandmark</i>
3	Supraorbital izquierdo	14	<i>semilandmark</i>	25	<i>semilandmark</i>
4	<i>semilandmark</i>	15	<i>semilandmark</i>	26	<i>semilandmark</i>
5	Maxilofrontal izquierdo	16	<i>semilandmark</i>	27	<i>semilandmark</i>
6	Nasion	17	Glabela	28	Supraglabelar
7	Maxilofrontal dererecho	18	<i>semilandmark</i>	29	<i>semilandmark</i>
8	<i>semilandmark</i>	19	<i>semilandmark</i>	30	<i>semilandmark</i>
9	Supraorbital derecho	20	<i>semilandmark</i>	31	<i>semilandmark</i>
10	<i>semilandmark</i>	21	<i>semilandmark</i>	32	<i>semilandmark</i>
11	Frontomalar orbital derecho	22	Frontomalar temporal derecho	33	Máximo ancho derecho

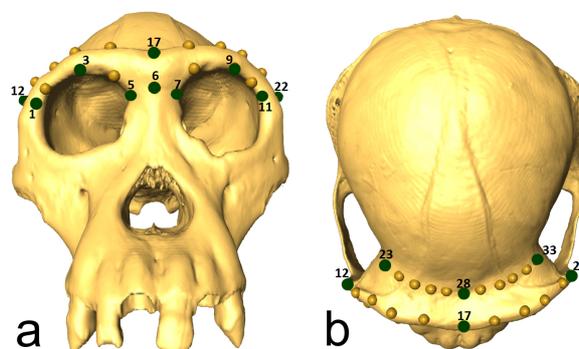


Figura 4. círculos representan *landmarks* (verdes) y *semilandmarks* (amarillos) utilizados para medir el TSO en **a)** vista frontal y **b)** vista superior. Los números corresponden a los nombres de dichos *landmarks* según se encuentran descritos en la tabla 3.

Una vez probada la normalidad de las distribuciones de las variables a utilizar mediante la prueba de Bondad de ajuste de Kolmogorov (tabla 4), se decidió aplicar pruebas paramétricas. Todos los análisis se realizaron con ambos sexos conjuntamente, debido al bajo dimorfismo sexual que presenta *Pan troglodytes* (Schafer, 2004), la similar representatividad de ambos sexos en la muestra (tabla 1) y porque en este trabajo se describen relaciones estructurales que se espera que sean independientes del sexo.

Dado que en la muestra utilizada se desconoce la edad cronológica, se evaluó si el TC podía constituir un buen estimador del crecimiento. Por lo tanto, se realizó un Análisis de la Varianza y test *post hoc* de Tukey, para comprobar que haya variación de tamaño en la muestra analizada entre grupos etarios, clasificados según la emergencia de los molares permanentes (tabla 1). Una vez comprobado que el TC varía entre grupos (ver abajo), se analizaron las alometrías ontogénicas de las variables orbitales mediante análisis de regresión lineal de cada variable continua respecto del TC. De esta forma se obtuvieron los patrones de cambio ontogénico.

Por último, dado que durante la ontogenia las estructuras en crecimiento tienden a covariar, se realizaron correlaciones parciales entre todas las variables continuas manteniendo constante al TC para encontrar asociaciones de variables que sean independientes del tamaño. Los análisis estadísticos se realizaron con el software InfoStat; los gráficos y figuras con GeoGebra y Xara Designer (versión de prueba).

Tabla 4. Resultados prueba de bondad de ajuste – Kolmogorov/Smirnov – para una distribución normal de las variables continuas utilizadas. CP1 del TSO: Componente Principal 1 del *torus supraorbitario*.

Variable	p
Tamaño del centroide	0,09
Volumen endocraneano	0,77
Flexión basicraneana	0,42
Divergencia orbital	0,28
Retracción orbital externa	0,62
Índice circumorbital	0,16
Proyección orbital	0,41
<i>Kyphosis</i> orbital	0,26
CP1 del TSO	0,83

Resultados

El Análisis de la Varianza del tamaño del centroide (TC) arrojó un valor de F igual a 161,44 con probabilidad menor a 0,0001, siendo además diferente para todos los grupos etarios (gráfico 1). Por esta razón, se considera que el TC es una adecuada variable para describir la ontogenia del resto de las variables.

En cuanto a las variables estructurales que permiten discutir la hipótesis 1 (gráfico 2), las regresiones tanto del volumen endocraneano como de la flexión basicraneana con respecto al TC resultaron ser altamente significativas y positivas, lo que indica que el endocráneo aumenta su tamaño y la base craneana retroflexiona hacia etapas ontogénicas ulteriores (gráficos 2a y b). La proyección orbital aumenta con el TC de forma altamente significativa. Esto quiere decir que a medida que el tamaño aumenta las órbitas se extruyen anteriormente con respecto al endocráneo (gráfico 2c). La *kyphosis* orbital disminuye de forma altamente significativa con respecto al tamaño del centroide, indicando que a medida que el tamaño aumenta las órbitas se pliegan ventralmente o “bajan” con respecto al neurocráneo (gráfico 2d).

El primer CP (**CP1 del TSO**) que resultó del Análisis de Componentes Principales del segundo set de *landmarks* resume más de la mitad de la variación (51.46%) y se encuentra correlacionado positiva y significativamente con el TC. Las formas correspondientes a los extremos del CP1 (gráfico 3) muestran que a medida que los chimpancés se acercan a la adultez aumenta la proyección anteroposterior del TSO y este se ensancha en relación con la región frontotemporal. A su vez, el reborde orbitario aumenta su espesor.

En cuanto a las variables relativas a la hipótesis 2, ni la divergencia orbital ni la retracción del margen orbital externo presentan cambios relacionados al TC (gráficos 4a y b). El índice circumorbital, en cambio, se modifica de modo altamente significativo lo cual indica que al aumentar el tamaño, la forma externa de la órbita se ensancha (gráfico 4c).

Las correlaciones parciales se efectuaron entre todas las variables ajustando el TC de modo de conocer cuáles asociaciones se mantienen independientemente del aumento de tamaño. Solo aquellas que resultaron estadísticamente significativas se muestran en la tabla 5. Cabe destacar que la relación inversa entre flexión basicraneana y *kyphosis* resulta esperable considerando que ambas fueron medidas como ángulos adyacentes y, por lo tanto, no son independientes. Luego, tres variables resultan correlacionadas entre sí: la proyección y la retracción del margen externo orbital están correlacionadas positivamente entre sí y ambas están negativamente correlacionadas con el volumen endocraneano. Por último, el CP1 del TSO se correlaciona negativamente con el volumen endocraneano y positivamente con el índice circumorbital.

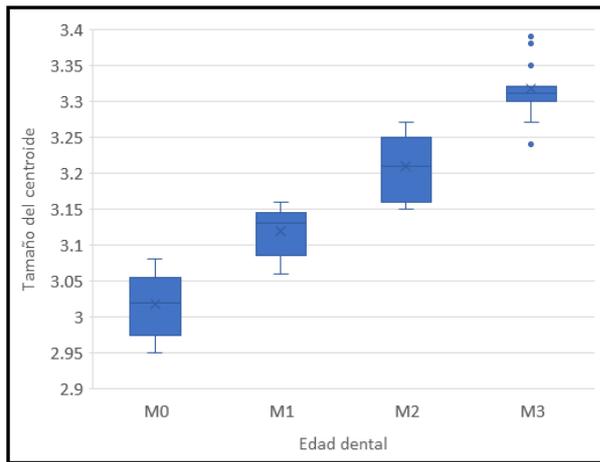


Gráfico 1. Gráfico de caja y bigote del tamaño del centroide de las distintas edades dentales.

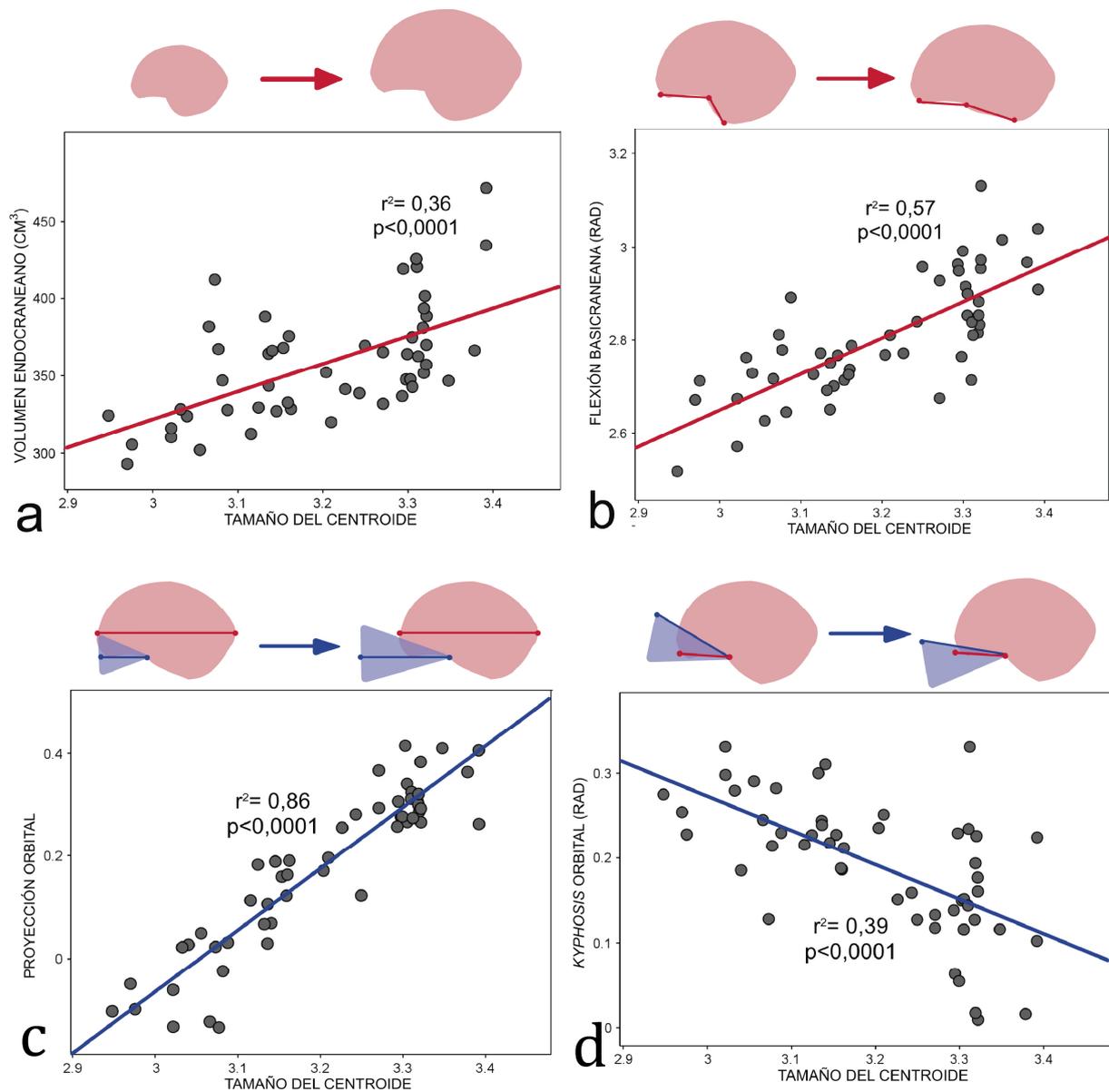


Gráfico 2. Regresiones contra el tamaño del centroide de variables estructurales; **a)** volumen endocraneano, **b)** flexión basicraneana, **c)** proyección orbital y **d)** *kyphosis* orbital.

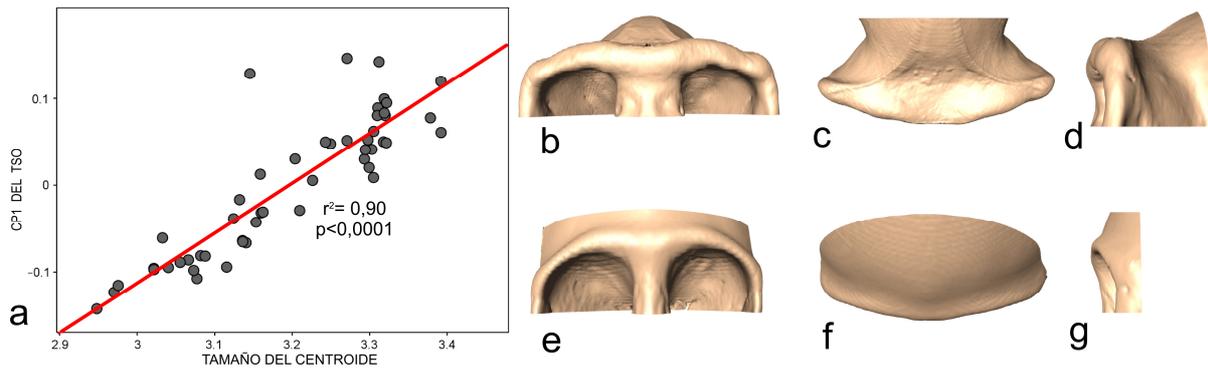


Gráfico 3. a) regresión contra el tamaño del centroide del CP1 del TSO. Forma correspondiente al extremo positivo de la variación del CP1 del TSO en **b)** vista frontal, **c)** vista superior y **d)** vista lateral. Forma correspondiente al extremo negativo de la variación del CP1 del TSO en **e)** vista frontal, **f)** vista superior y **g)** vista lateral.

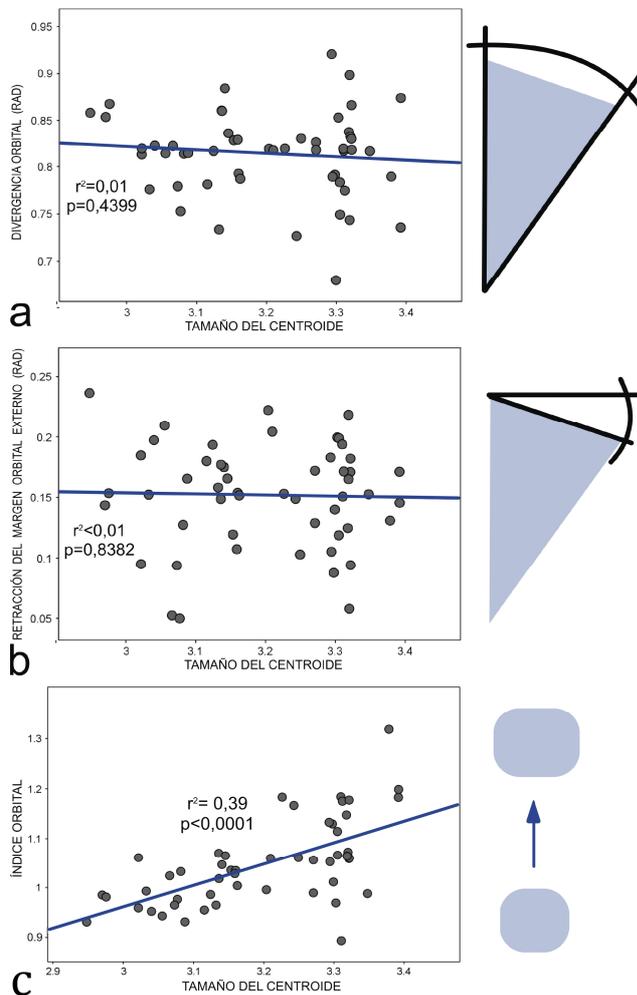


Gráfico 4. Regresiones contra el tamaño del centroide de variables funcionales; **a)** divergencia orbital, **b)** retracción del margen orbital externo y **c)** índice circunorbital.

Discusión

Los estudios de crecimiento y desarrollo de los organismos -o partes de los mismos- permiten interpretar cambios evolutivos considerando que la modificación de la ontogenia de un rasgo (por ejemplo, en sus tiempos o tasas de desarrollo) puede producir importantes cambios fenotípicos (Godfrey & Sutherland, 1995). Estos cambios se describen a partir de la variación de la trayectoria ontogenética de la forma de algún rasgo en relación con la edad (heterocronía) o con el tamaño

(alometría) (Klingenberg, 1998; Lieberman *et al.*, 2007). Además, es importante conocer cómo los rasgos fenotípicos covarían o se asocian a lo largo del desarrollo a fin de inferir la integración morfológica, es decir, la relación entre elementos morfológicos que desempeñan alguna función conjunta y/o tienen una base embriológica común (Klingenberg, 2008).

Los resultados de este trabajo están en concordancia con la bibliografía e indican que en la ontogenia postnatal de *Pan troglodytes* aumenta el tamaño general del cráneo, por lo menos hasta alcanzada la adultez. Este crecimiento se ve acompañado por disminución de la flexión basicraneana y aumento del volumen endocraneano. Este modo de variación integrada y significativa hasta etapas ontogénicas tardías coincide con lo observado por Durrleman *et al.* (2012), Lieberman & McCarthy (1999), Bastir & Rosas (2004) y Neubauer *et al.* (2010).

Con respecto a los parámetros de estructuras adyacentes y su relación con las órbitas, tanto el CP1 del TSO como la proyección orbital presentan una correlación muy ajustada con el tamaño craneofacial general (gráficos 2 y 3); es decir, hacia la adultez el TSO tiene mayor tamaño y la órbita está más proyectada anteriormente. Sin embargo, cuando el tamaño se mantiene constante, tanto el TSO como la proyección orbital se relacionan negativamente con el volumen endocraneano (tabla 5); o sea que individuos de menor volumen endocraneano tienen proporcionalmente mayor desarrollo del TSO y mayor proyección orbital. Además, con el aumento del tamaño, las órbitas se pliegan ventralmente, dando lugar a una morfología de la base craneal anterior más plana y, por lo tanto, a una menor superposición de las cavidades endocraneana y orbitales.

Todas estas observaciones están en concordancia con lo predicho por el modelo espacial del desarrollo del TSO (Moss & Young, 1960; Shea, 1986) y, por lo tanto, la hipótesis 1 no se rechaza. Siendo que el TSO es uno de los principales rasgos fenotípicos craneales que difieren entre *Pan troglodytes* y *Homo sapiens*, es un carácter de gran relevancia evolutiva en paleoantropología (Athreya, 2012; Smith & Ranyard, 1980). Los resultados de este trabajo sugieren que, como indica el modelo espacial, el bajo desarrollo del TSO en *Homo sapiens* resultaría del mayor desarrollo cerebral por encima de la órbita desde una etapa ontogénica muy temprana (Lieberman *et al.*, 2000).

Con respecto a las variables de forma de la cavidad orbitaria, los resultados indican que la morfología externa de la órbita se modifica a lo largo de la ontogenia (cambio del índice circumorbital medio de 1 a 1,1) mientras que la retracción del margen orbital externo y la divergencia orbital permanecen constantes, sin un claro patrón de cambio ontogénico. La hipótesis 2 sostiene que las variables con implicancias funcionales asociadas no varían en la ontogenia y, por lo tanto, solo se rechaza en cuanto al leve cambio en el índice circumorbital, mientras que las restantes variables funcionales sí permanecen constantes.

La leve (índice circumorbital) o nula (divergencia y retracción del margen externo) variación en la ontogenia postnatal de las variables funcionales contrasta con las grandes variaciones descritas en estudios interespecíficos realizados enteramente con individuos adultos. Finarelli & Goswami (2009) muestran evidencia de que en las familias *Felidae* y *Canidae* la encefalización se correlaciona positivamente con una mayor proyección anterior (*i.e.* frontalización, según los autores) de las órbitas y negativamente con su convergencia. En estudios de numerosas especies primates, Heese (2008) observa que la frontalización y la convergencia son mayores en especies de hábitos nocturnos que diurnos. Ross (1995) también sugiere dicha relación con hábitos ecológicos, pero además lo atribuye a una relación alométrica de las órbitas con el resto del cráneo. Kobayashi (2011), por otro lado, relaciona la morfología orbital externa con el tamaño corporal y con variables ecológicas, tales como el tamaño grupal y los hábitos arborícolas o terrestres. Recientes estudios han descrito que *Homo sapiens* tiene menor convergencia orbital que el gorila y el chimpancé - habiendo también diferencias entre poblaciones humanas - en tanto que el índice circumorbital y la retracción del margen orbital externo resultan ser mayores para la especie humana (Denion *et al.*, 2015). Por lo tanto, *Homo sapiens* presenta órbitas menos frontalizadas, convergentes y circulares que sus parientes cercanos, pero con

mayor visión lateral. Esto se ha interpretado distintamente como una adaptación ecológica al ambiente abierto de sabana africana en organismos con bipedismo (Denion *et al.*, 2015) y como una adaptación comportamental a interacciones sociales basadas en la mirada y libres de contacto ('*gaze-grooming*', *sensu* Kobayashi [2011]). A su vez, Denion *et al.* (2015) discuten que dichas características podrían ser producto tanto de selección natural como de una exaptación producto del aumento del volumen endocraneano sobre el techo orbital.

De acuerdo con los resultados para el chimpancé (tabla 5), se observó que al mantener constante el tamaño general del cráneo, la retracción del margen orbital externo se asocia negativamente con el volumen endocraneano (tabla 5). Si se asume que las distintas relaciones estructurales entre cara y neurocráneo son comunes entre los primates, entonces este resultado contrasta con lo observado en las comparaciones interespecíficas ya nombradas donde *Homo sapiens* presenta mayor retracción que sus especies hermanas (incluido el chimpancé) y mayor encefalización (Kobayashi & Koshima, 2001; Denion, 2015) y hasta cierto punto contradice su origen en una exaptación. Además, se observó que la retracción orbital se asocia positivamente con la proyección orbital, cuando el tamaño es mantenido constante (tabla 5), lo que también contradice las observaciones interespecíficas, donde la especie humana tiene mayor retracción y menor proyección orbital (Moss & Young, 1960). Por último, la asociación positiva del índice circumorbital con el TSO e independiente del tamaño, también contradice lo observado previamente donde *Homo sapiens* presenta un mayor índice circumorbital (Denion, 2015) y menor desarrollo del TSO (Athreya, 2012). Estos resultados deberían ser analizados en mayor profundidad en futuros trabajos que incluyan la variación ontogénica humana.

Tabla 5. Valor de significancia (p-valor) y del coeficiente de correlación de Pearson (r^2) para las correlaciones parciales que resultaron significativas al mantener el tamaño del centroide constante. CP1 del TSO: Componente Principal 1 del *torus* supraorbitario. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

Variable 1	Variable 2	r^2	p-valor
Flexión basicraneana	<i>Kyphosis</i> orbital	-0,52	**
Retracción orbital externa	Proyección orbital	0,46	**
Volumen endocraneano	Proyección orbital	-0,43	**
Volumen endocraneano	Retracción orbital externa	-0,40	**
Volumen endocraneano	CP1 del TSO	-0,37	*
Índice circumorbital	CP1 del TSO	0,32	*

Conclusión

Las órbitas y estructuras adyacentes constituyen una región de gran complejidad en cuanto a los mecanismos del desarrollo, orígenes embriológicos y funciones. De acuerdo con los resultados de las mediciones con implicancias funcionales, aquellas relativas a la divergencia y retracción del margen externo de las órbitas no varían en la ontogenia, mientras que sí hay un leve cambio en el índice circumorbital. En cambio, este trabajo muestra que hay significativos cambios morfológicos durante la ontogenia que afectan la posición de la órbita (flexión basicraneana, *kyphosis* orbital, proyección orbital).

El hecho de que las variables funcionales orbitales se establezcan tempranamente en la ontogenia de *Pan troglodytes* estaría de acuerdo con el valor adaptativo que se les ha atribuido en la bibliografía. Esto es notable, considerando los importantes cambios en estructuras adyacentes y el consecuente reordenamiento estructural debido al desarrollo diferencial de las distintas matrices funcionales y estructuras óseas, mientras que la forma de la órbita responde a las presiones de selección propias de su función.

Agradecimientos

Este proyecto fue financiado por el Proyecto de Incentivos N788 Universidad Nacional de La Plata. Agradecemos a los responsables de las colecciones del Muséum National d'Histoire Naturelle (París, Francia) por el acceso a las mismas y al personal del Hospital Quinze Vingt (París, Francia) por acceder a la digitalización de los cráneos. Durante la escritura del presente manuscrito, el primer autor contó con una beca de entrenamiento científico para estudiantes de grado de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC). Para finalizar, se agradece a los revisores anónimos que con sus sugerencias ayudaron a mejorar el presente artículo.

Bibliografía

- Adams, D.C.; Collyer, M.L. & A. Kaliontzopoulou (2018) *Geomorph: Software for geometric morphometric analyses*. R package version 3.0.6. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- Ankel-Simons, F. (2000) *Primate anatomy: An introduction*. San Diego: Academic Press.
- Athreya, S. (2012) The frontal bone in the genus *Homo*: a survey of functional and phylogenetic sources of variation. *Journal of Anthropological Sciences*, 90, pp. 1-22.
- Barbeito Andrés, J. (2014) Integración ontogenética en la morfología craneofacial humana. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (inédito).
- Barbeito-Andrés, J.; Anzelmo, M.; Ventrice, F.; Pucciarelli, H.M., & Sardi, M.L. (2016) Morphological integration of the orbital region in a human ontogenetic sample. *The Anatomical Record*, 299(1), pp. 70-80.
- Bastir, M., & Rosas, A. (2004) Comparative ontogeny in humans and chimpanzees: similarities, differences and paradoxes in postnatal growth and development of the skull. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*, 186(5-6), pp. 503-509.
- Bookstein, F., Schäfer, K., Prossinger, H., Seidler, H., Fieder, M., Stringer, C., ... & Recheis, W. (1999) Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *The Anatomical Record*, 257(6), pp. 217-224.
- Cartmill, M. (2017) Arboreal adaptations and the origin of the order Primates. En: *The functional and evolutionary biology of primates* (pp. 97-122). Routledge.
- Denion, E., Dugué, A.E., Coffin-Pichonnet, S., Augy, S., & Mouriaux, F. (2014) Eye motion increases temporal visual field extent. *Acta ophthalmologica*, 92(3).
- Denion, E., Hitier, M., Guyader, V., Dugué, A.E., & Mouriaux, F. (2015) Unique human orbital morphology compared with that of apes. *Scientific Reports*, 5, 11528.
- Durrleman, S., Pennec, X., Trouvé, A., Ayache, N., & Braga, J. (2012) Comparison of the endocranial ontogenies between chimpanzees and bonobos via temporal regression and spatiotemporal registration. *Journal of Human Evolution*, 62(1), pp. 74-88.
- Finarelli, J.A., & Goswami, A. (2009) The evolution of orbit orientation and encephalization in the Carnivora (Mammalia). *Journal of Anatomy*, 214(5), pp. 671-678.
- Godfrey, L.R., & Sutherland, M.R. (1995) What's growth got to do with it? Process and product in the evolution of ontogeny. *Journal of Human Evolution*, 29(5), pp. 405-431.
- Heesy, C.P. (2004) On the relationship between orbit orientation and binocular visual field overlap in mammals. *The Anatomical Record*, 281(1), pp. 1104-1110.
- Hylander, W.L., Johnson, K.R., & Picq, P.G. (1991a) Masticatory-stress hypotheses and the supraorbital region of primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 86(1), pp. 1-36.
- Hylander, W.L., Picq, P.G., & Johnson, K.R. (1991) Function of the supraorbital region of primates. *Archives of Oral Biology*, 36(4), pp. 273-281.
- Kendall, D.G. (1977) The diffusion of shape. *Advances in applied probability*, 9(3), pp. 428-430.

- Klingenberg, C.P. (1998) Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*, 73(1), pp. 79-123.
- Klingenberg, C.P. (2008) Morphological integration and developmental modularity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39, pp. 115-132.
- Kobayashi, H. & Hashiya, K. (2011) The gaze that grooms: contribution of social factors to the evolution of primate eye morphology. *Evolution and Human Behavior*, 32(3), pp.157-165.
- Kobayashi, H. & Kohshima, S. (2001) Unique morphology of the human eye and its adaptive meaning: comparative studies on external morphology of the primate eye. *Journal of human evolution*, 40(5), pp. 419-435.
- Kupczik, K., Dobson, C.A., Crompton, R.H., Phillips, R., Oxnard, C.E., Fagan, M.J. & O'Higgins, P. (2009) Masticatory loading and bone adaptation in the supraorbital *torus* of developing macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, 139(2), pp.193-203.
- Kuykendall, K.L. (1996) Dental development in chimpanzees (*Pan troglodytes*): the timing of tooth calcification stages. *American Journal of Physical Anthropology*, 99(1), pp. 135-157.
- Lahr, M.M. & Wright, R.V. (1996) The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*, 31(2), pp. 157-191.
- Lieberman, D.E., Carlo, J., de León, M.P. & Zollikofer, C.P. (2007) A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos. *Journal of Human Evolution*, 52(6), pp. 647-662.
- Lieberman, D.E., Ross, C.F. & Ravosa, M.J. (2000) The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology*, 113(S31), pp. 117-169.
- Lieberman, D.E. & McCarthy, R.C. (1999) The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *Journal of Human Evolution*, 36(5), pp. 487-517.
- Moss, M.L. & Young, R.W. (1960) A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology*, 18(4), pp. 281-292.
- Perez, S.I., Bernal, V. & Gonzalez, P.N. (2006) Differences between sliding semilandmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy*, 208(6), pp. 769-784.
- Prado-Martinez, J., Sudmant, P.H., Kidd, J.M., Li, H., Kelley, J.L., Lorente-Galdos, B., ... & Cagan, A. (2013) Great ape genetic diversity and population history. *Nature*, 499(7459), p. 471.
- Prossinger, H., Bookstein, F., Schäfer, K., & Seidler, H. (2000) Reemerging stress: Supraorbital *torus* morphology in the mid-sagittal plane? *The Anatomical Record*, 261(5), pp. 170-172.
- Ravosa, M.J. (1991a) Interspecific perspective on mechanical and nonmechanical models of primate circumorbital morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 86(3), pp. 369-396.
- Ravosa, M.J. (1991b) Ontogenetic perspective on mechanical and nonmechanical models of primate circumorbital morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 85(1), pp. 95-112.
- Ravosa, M.J., Vinyard, C.J. & Hylander, W.L. (2000) Stressed out: masticatory forces and primate circumorbital form. *The Anatomical Record*, 261(5), pp. 173-175.
- Ross, C. & Henneberg, M. (1995) Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 98(4), pp. 575-593.
- Ross, C.F. (1995) Allometric and functional influences on primate orbit orientation and the origins of the Anthroidea. *Journal of Human Evolution*, 29(3), pp. 201-227.
- Russell, M.D., Brown, T., Garn, S.M., Giris, F., Turkel, S., İscan, M.Y., ... & Smith, F.H. (1985) The Supraorbital *Torus*:" A Most Remarkable Peculiarity"[and Comments and Replies]. *Current Anthropology*, 26(3), pp. 337-360.
- Sardi, M.L., Barbeito-Andrés, J., Ventrice, F., Ramírez-Rozzi, F., Anzelmo, M. & Guihard-Costa, A.M. (2014) Covariación ontogénica en el endocráneo de *Pan troglodytes*. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 16(2), pp. 79-91.
- Sardi, M.L. & Ramírez Rozzi, F.V. (2005) A cross-sectional study of human craniofacial growth. *Annals of Human Biology*, 32(3), pp. 390-396.

- Schaefer, K., Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M. & Bookstein, F.L. (2004) Craniofacial sexual dimorphism patterns and allometry among extant hominids. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*, 186(5-6), pp. 471-478.
- Shea, B.T. & Russell, M.D. (1986) On skull form and the supraorbital *torus* in primates. *Current Anthropology* 27(3), pp. 257-260.
- Smith, F.H. & Ranyard, G.C. (1980) Evolution of the supraorbital region in Upper Pleistocene fossil hominids from South-Central Europe. *American Journal of Physical Anthropology*, 53(4), pp. 589-610.
- Sperber, G.H., Sperber, G.H., Guttman, G.D., Sperber, S.M. & Gutterman, G.D. (2001) *Craniofacial development (book for windows & macintosh)* (Vol. 1) PMPH-USA.
- Strait, D.S. & Ross, C.F. (1999) Kinematic data on primate head and neck posture: implications for the evolution of basicranial flexion and an evaluation of registration planes used in paleoanthropology. *American Journal of Physical Anthropology*, 108(2), pp. 205-222.
- Vinyard, C.J. & Smith, F.H. (2001) Morphometric testing of structural hypotheses of the supraorbital region in modern humans. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, pp. 23-41.