



# UNIVERSIDAD DE BURGOS

ESCUELA DE DOCTORADO

PROGRAMA DE DOCTORADO INTERUNIVERSITARIO EN EVOLUCIÓN HUMANA,  
PALEOECOLOGÍA DEL CUATERNARIO Y TÉCNICAS DE GEOFÍSICA APLICADAS A LA  
INVESTIGACIÓN.

TESIS DOCTORAL

EL COSTE DE LA SUPERVIVENCIA EN LAS POBLACIONES HUMANAS DEL PLEISTOCENO

MARCO ADOLFO VIDAL CORDASCO

Dirigido por:

Dra. Ana Mateos Cachorro

Dr. Jesús Rodríguez Méndez

Burgos, 2020





**UNIVERSIDAD DE BURGOS**

ESCUELA DE DOCTORADO  
Edificio de Administración y  
Servicios  
C/Don Juan de Austria, 1, 1º  
planta  
09001 Burgos (España)  
+34 947259327  
edoc@ubu.es

**Dña. ANA MATEOS CACHORRO**, con D.N.I. 07876677-M, Doctora en Prehistoria por la Universidad de Salamanca, y **D. JESÚS RODRÍGUEZ MÉNDEZ**, con D.N.I. 33507781-R, Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid, científicos del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) de Burgos,

HACEN CONSTAR:

que el presente trabajo titulado *“El coste de la supervivencia en las poblaciones humanas del Pleistoceno”*, que presenta Marco Adolfo Vidal Cordasco para la obtención del título de Doctor, ha sido realizado bajo nuestra dirección en el Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) de Burgos, dentro del Programa de Doctorado Interuniversitario en Evolución Humana, Paleoecología del Cuaternario, y Técnicas de Geofísica aplicadas a la investigación de la Universidad de Burgos, y que cumple con los requisitos para poder optar a la Mención Internacional.

Burgos, 25 de Junio de 2020

Directora de la tesis doctoral

Dra. Ana Mateos Cachorro  
Científica CENIEH  
Grupo Paleofisiología y Ecología humana

Director de la tesis doctoral

Dr. Jesús Rodríguez Méndez  
Científico CENIEH  
Grupo Paleoecología de Mamíferos  
Gestor de Colecciones



Esta investigación ha sido financiada por la Junta de Castilla y León y el Fondo Social Europeo bajo la ORDEN EDU/310/2015. Parte del trabajo aquí incluido ha sido también financiado por el Proyecto CGL2015-65387-C3-3-P del Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO). La

Universidad de Burgos ha sufragado la estancia en el extranjero a través de la Ayuda a la movilidad de alumnos de Doctorado de la Universidad de Burgos del año 2019. El Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) ha sido el lugar donde se ha desarrollado esta tesis doctoral y donde se ha adscrito el doctorando en su contrato de investigador en formación.



**CENIEH**  
Centro Nacional de Investigación  
sobre Evolución Humana



**Unión Europea**  
Fondo Social Europeo



**Junta de  
Castilla y León**  
Consejería de Educación



**UNIVERSIDAD  
DE BURGOS**



*“No sé muy bien si la vida  
es una materia envuelta en energía  
o si es energía envuelta en un caldo de materia”*

Lynn Margulis





A mis padres y hermanas



# Índice

Agradecimientos .....	12
Índice de tablas .....	14
Índice de figuras .....	17
Resumen.....	20
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>27</b>
1.1. Marco teórico.....	27
1.1.1. Bases de la Paleofisiología y de la Paleoecología.....	28
1.1.2. Ecología del Comportamiento Humano .....	30
1.1.3. Bases y conceptos de la Bioenergía .....	34
1.2. La energía en los procesos de adaptación y adaptabilidad.....	38
1.3. La dinámica energética en la evolución humana .....	40
1.3.1. Principales transformaciones energéticas en el género <i>Homo</i> . .....	41
1.3.2. Dinámica energética en los neandertales. ....	44
1.3.3. El coste de la locomoción bípeda .....	48
1.4. Justificación de la presente investigación. ....	52
1.5. Hipótesis, objetivos y estructura de la tesis doctoral. ....	54
<b>2. MATERIAL Y MÉTODOS .....</b>	<b>61</b>
2.1. Experimento de locomoción y transporte de pesos .....	61
2.1.1. La muestra de voluntarios/as.....	62
2.1.2. Protocolo de Antropometría.....	63
2.1.3. Protocolo de Composición Corporal .....	64
2.1.3.1 Bases.....	64
2.1.3.2. Equipamiento .....	65
2.1.3.3. Procedimiento.....	66
2.1.4. Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria .....	67
2.1.4.1. Bases.....	67
2.1.4.2. Equipamiento .....	69
2.1.4.3. Procedimiento.....	71
2.2. Antropometría en colecciones osteológicas .....	73
2.2.1. La muestra esquelética .....	74
2.2.2. Métodos de medición .....	74
2.3. Procesamiento de datos y análisis estadístico .....	75
2.4. Datos osteométricos de homínidos fósiles .....	82
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>88</b>

3.1. Estimación de la longitud máxima del fémur.....	88
3.2. Antropometría, composición corporal y gasto energético en humanos actuales.....	91
3.3. Relación entre antropometría y gasto energético.....	97
3.4. Eficiencia de la locomoción en especies extintas de homínidos.....	100
3.5. Eficiencia de forrajeo en especies extintas de homínidos.....	106
<b>4. DISCUSIONES</b> .....	<b>118</b>
4.1. Limitaciones .....	119
4.2. Aportaciones .....	124
4.2.1. La longitud máxima del fémur como variable predictiva en las estimaciones de gasto energético.....	124
4.2.2. Gasto energético y antropometría en humanos modernos .....	126
4.2.4. La eficiencia de locomoción y forrajeo en especies extintas de homínidos .....	134
4.3. Consideraciones finales.....	142
<b>5. CONCLUSIONES</b> .....	<b>150</b>
<b>6. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>158</b>
<b>7. ANEXO</b> .....	<b>190</b>

## Agradecimientos

La realización de esta tesis doctoral ha supuesto una larga e importante fase, con momentos buenos y no tan buenos. Durante estos años, he podido observar que realizar una tesis doctoral supone un importante esfuerzo y sacrificio, pero el aprendizaje de este proceso no se limita al aspecto académico. Con todo ello, debo decir que el balance es, en todos los aspectos, positivo. Y seguramente no lo hubiera sido de no ser por aquellas personas que han contribuido a que esta experiencia fuese gratificante y valiera la pena. Este apartado de agradecimientos está dedicado a todos ellos.

En primer lugar, tengo que agradecer a mis directores de tesis, la Dra. Ana Mateos y el Dr. Jesús Rodríguez, el ofrecerme la oportunidad de dedicarme al mundo de la investigación en evolución humana. Además de brindarme la oportunidad de realizar una tesis en una línea de investigación tan interesante como es la paleofisiología de homínidos, durante estos años habéis guiado el trabajo que ahora aquí se presenta. Conocéis mejor que nadie todas las dificultades que han ido surgiendo en este tiempo, así como la paciencia, esfuerzo y persistencia que ha requerido solventarlos. Llegados a este punto, me gustaría agradecer ese esfuerzo, tan necesario para que esta tesis haya podido llegar a término.

Quiero agradecer a todos los compañeros y compañeras del CENIEH, pues también han contribuido de alguna manera a que esta experiencia fuese positiva, a veces, simplemente, con un buen momento a la hora del café: Belén Notario, David Larreina, Mario Modesto, Cecilia García, Marina Martínez de Pinillo, Virginia Martínez, Sofía Pereira, Lucía Bermejo, Annapaola, María Silva, Patricia Bello... De entre todos ellos, merecen un agradecimiento especial Olalla Prado y Guillermo Zorrilla. Durante estos años nos hemos echado una mano en las mediciones en el laboratorio, en la revisión y corrección de los manuscritos, o con los trámites administrativos. Por la constante predisposición a ayudar que habéis mantenido a lo largo de estos años, así como por haber compartido esta experiencia conmigo, gracias. También me gustaría agradecer al resto de personal y trabajadores del CENIEH, ya que todos habéis contribuido a que la estancia en el CENIEH fuese lo mejor y lo más cómoda posible. En especial, me gustaría agradecer a María José su inestimable ayuda con todos los trámites que han sido necesarios en el transcurso de estos años.

Considero importante agradecer a todos los profesores y profesoras que, en algún momento, han conseguido despertar en mí un interés o motivación por un tema tan maravilloso como la

evolución humana. También me gustaría agradecer a todas las personas que, desde el ámbito académico, se han preocupado por el desarrollo de esta tesis doctoral. En esta línea, me gustaría agradecer de manera especial a José Miguel Carretero Díaz. Durante la tesis, y especialmente en su fase final, has aportado una ayuda inestimable.

Me gustaría agradecer también a todos aquellos a los que he conocido a lo largo de estos años y que, ya sea en el plano personal o en el académico, me habéis han aportado algo. En especial, me gustaría agradecer a Samuel Seuru, tanto por los buenos momentos como por hacerme partícipe de algunos de sus planes y proyectos. También a los compañeros de excavaciones que han aportado algo, ya sea preocupándose por cómo avanzaban los trabajos o simplemente compartiendo buenos momentos, como hicieron Marcos Terradillos, Arianne, Pep ... Y tantas otras personas que me han rodeado en estos años.

También me gustaría dar las gracias de forma especial a Ana Isabel Ortega y a Miguel Ángel Merino, no solo por enseñarme el asombroso karst burgalés cada fin de semana, sino también por hacerme partícipe de iniciativas y proyectos tan interesantes. Además, me gustaría agradecerle, Ana, tus consejos, apoyo y preocupación.

También me gustaría dar las gracias a Vítor Matos, Sofía Wasterlain y María Teresa Ferreira, no solo por permitirme el acceso a las colecciones osteológicas de la Universidad de Coímbra, sino también por su infinita amabilidad y buena predisposición. Asimismo, me gustaría dar las gracias a Ana Curto y a Álvaro Monge por acogerme durante tres meses y hacerme sentir como en casa.

Gracias al Equipo de Investigación de Atapuerca y a José María Bermúdez de Castro por haberme permitido participar en este grupo de trabajo durante un tiempo y aportar el apoyo económico necesario para la realización de esta tesis. De igual manera, gracias a la Junta de Castilla y León por sufragar la mayor parte de los costes de mi contrato. El trabajo que aquí se presenta tampoco habría sido posible sin todas las personas que, voluntariamente, han decidido ofrecernos un poco de su tiempo y energía al participar en los experimentos del laboratorio; a todos ellos, gracias.

Por último, y no menos importante, quisiera agradecer a mi familia y amigos. Los más allegados habéis sido los más importantes durante estos años y los que más os habéis involucrado. En especial, me gustaría dar las gracias a Marisa y a Lucía. Vosotras dos habéis vivido casi en primera persona las alegrías y frustraciones del trabajo que aquí se presenta. Por vuestro infinito apoyo y cariño, este trabajo es tanto mío como vuestro.

## Índice de tablas

<b>Tabla 1.</b> Datos de las especies de animales empleados para estimar la ganancia calórica de obtener 5, 10 y 15 kg de recursos cárnicos..	80
<b>Tabla 2.</b> Número de especímenes fósiles empleados para utilizar su masa corporal, anchura bi-iliaca y la longitud máxima del fémur en las estimaciones de gasto energético.	84
<b>Tabla 3.</b> Estadística descriptiva de la longitud máxima del fémur y de la longitud trocantérica del fémur medidas en las colecciones osteológicas.	88
<b>Tabla 4.</b> Resultados de la regresión lineal para estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica.	89
<b>Tabla 5</b> Diferencia entre los valores observados y los predichos de acuerdo a los modelos presentados en la Tabla 4 y los valores observados en la muestra de validación	91
<b>Tabla 6.</b> Principales variables antropométricas y de composición corporal medidas en los voluntarios y voluntarias que han participado en el experimento de locomoción y transporte de pesos.	95
<b>Tabla 7.</b> Estadística descriptiva del Gasto Energético en Reposo y el gasto energético de la locomoción y transporte de pesos.	96
<b>Tabla 8.</b> Resultados de la regresión múltiple por pasos hacia adelante, empleando como variables independientes la masa corporal, la longitud máxima del fémur, la anchura bi-iliaca, la anchura bi-trocantérica y el sexo. Las variables dependientes son el gasto energético bruto y neto de la locomoción sin cargas adicionales	97
<b>Tabla 9.</b> Resultados de la regresión lineal por mínimos cuadrados y por pasos hacia adelante, empleando como variables independientes la masa corporal, la longitud máxima del fémur, la anchura bi-iliaca, la anchura bi-trocantérica y el sexo. Las variables dependientes son el Índice de Ganancia Neta de Energía y el Índice de Eficiencia de Forrajeo cuando 5 kg, 10 kg y 15 kg de carne son transportados.	99
<b>Tabla 10.</b> Gasto energético bruto y neto de caminar sin cargas. G-B-0/MC indica que el gasto bruto de caminar sin cargas ha sido corregido por la masa corporal estimada en el espécimen fósil, mientras que G-N-0/MC indica que el gasto neto ha sido dividido por la masa corporal estimada en el fósil.	102
<b>Tabla 11.</b> Comparación del gasto energético bruto, neto, bruto corregido por la masa corporal y neto corregido por la masa corporal de caminar sin cargas entre distintas especies de homínidos	104
<b>Tabla 12.</b> Índice de Ganancia Neta de Energía e Índice de Eficiencia de Forrajeo en especies extintas de homínidos y en humanos modernos, tomando en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal.	108

**Tabla 13.** *Comparación del Índice de Ganancia Neta de Energía entre diferentes especies de homínidos.* ..... 110

**Tabla 14.** *Comparación del Índice de Eficiencia de Forrajeo entre distintas especies de homínidos.* ..... 111



## Índice de figuras

<b>Figura 1</b> Gráfico modificado de Orians y Pearson (1979), donde se muestra el peso óptimo de carcasa o presa que un predador obtiene en la expedición de caza.....	32
<b>Figura 2.</b> Esquema con los principales conceptos empleados en el estudio de la dinámica energética en las investigaciones sobre evolución humana .....	37
<b>Figura 3.</b> Evolución temporal de la masa corporal de los homínidos del Pleistoceno .....	43
<b>Figura 4</b> Representación de un grupo de neandertales caminando .....	47
<b>Figura 5</b> Modelo biomecánico que predice la fuerza ejercida por los abductores de la cadera. 50	
<b>Figura 6</b> Fotografía del analizador AKERN® BIA 101 .....	66
<b>Figura 7</b> Un participante al que se le está aplicando el Protocolo de Composición Corporal.....	67
<b>Figura 8</b> Laboratorio de Bioenergía del CENIEH, donde se muestra el equipo de Calorimetría Indirecta ventilatoria y el monitor en que se ven a tiempo real las variables medidas .....	70
<b>Figura 9</b> Una voluntaria a la que se le está aplicando el Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria para medir su Gasto Energético en Reposo.....	71
<b>Figura 10</b> Una voluntaria a la que se le está aplicando el Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria para medir su gasto energético durante el transporte de pesos.....	72
<b>Figura 11</b> Representación de las dos medidas del fémur que se han tomado en las colecciones osteológicas.....	75
<b>Figura 12</b> Ilustración que muestra los componentes empleados para calcular la energía gastada .....	81
<b>Figura 13</b> Gráfico en el que se muestra la relación entre la longitud máxima del fémur y la longitud trocantérica en la muestra de entrenamiento y en la muestra de validación. ....	90
<b>Figura 14</b> Efecto del peso de la carga transportada en el gasto energético de las mujeres y hombres mientras caminan sin pesos y cargando 5 kg, 10 kg y 15 kg .....	93
<b>Figura 15</b> Diagrama de caja-bigotes con el coste de la locomoción en la muestra de humanos actuales y algunas especies de homínidos de acuerdo a los modelos presentados en la Tabla 8 .....	100
<b>Figura 16</b> Puntuación Z del gasto energético bruto, neto, bruto corregido por masa corporal y neto corregido por masa corporal de caminar de diferentes especies de homínidos.....	106

**Figura 17** Comparación del Índice de Ganancia Neta de Energía entre diferentes especies de homínidos de acuerdo a la puntuación Z y tomando en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal..... 113

**Figura 18** Comparación del Índice de Eficiencia del Forrajeo entre diferentes especies de homínidos de acuerdo a la puntuación Z y tomando en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal..... 114

**Figura 19** Velocidad óptima de la marcha en cada uno de los voluntarios que han participado en el experimento..... 123

**Figura 20** Esquema en el que se muestra cómo el cuerpo puede considerarse como un cilindro, de manera que una mayor o menor anchura bi-ílica afectaría directamente a la relación entre el volumen y la superficie corporal..... 131

**Figura 21** Figura en la que se ilustra cómo la anchura de la pelvis puede afectar a la rotación de la pelvis en el plano transversal, aumentando así la longitud de la zancada durante la marcha. .... 133

## Resumen

Uno de los principales factores que afectan al éxito de la supervivencia de las poblaciones de cazadores-recolectores es el balance energético. La aptitud biológica de un organismo y, por tanto, sus tasas de reproducción y supervivencia dependen, en gran medida, de un balance energético positivo. De esta manera, se ha propuesto que el balance y las compensaciones energéticas han sido factores asociados con muchas de las transformaciones anatómicas, fisiológicas y de comportamiento que tuvieron lugar a lo largo de la evolución humana. El incremento en la masa corporal y cerebral en la evolución del género *Homo*, los cambios en la dieta, o las transformaciones en las estrategias del ciclo vital sugieren que la dinámica metabólica fue cambiando a lo largo de la evolución humana. Para comprender estos balances y compensaciones es imprescindible conocer las consecuencias que pudieron tener los cambios en el tamaño y en las proporciones corporales de los homínidos para el coste energético de actividades físicas necesarias para la supervivencia. En el presente trabajo analizamos la influencia de algunas proporciones corporales en el coste energético de la locomoción y transporte de pesos en sujetos *in vivo*, lo cual empleamos para obtener modelos predictivos que permitan estimar el gasto energético de caminar y la eficiencia de forrajeo en especímenes fósiles de homínidos. Para ello, analizamos dos conjuntos de datos. Por un lado, aplicamos varios protocolos establecidos (un Protocolo de Antropometría, un Protocolo de Composición Corporal y un Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria) a un total de 46 individuos que realizaron actividades de locomoción y transporte de pesos en el laboratorio de BioEnergía y Análisis del Movimiento del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH). Por otro lado, para poder hacer la extrapolación entre la antropometría realizada en sujetos vivos y la antropometría realizada con el material osteológico, hemos analizado dos colecciones osteológicas para obtener una ecuación predictiva que permita estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica en humanos actuales.

Los resultados obtenidos muestran que el gasto energético de la locomoción y transporte de pesos depende, principalmente, de las variaciones en la masa corporal de los individuos. Por otro lado, transportar un mayor peso no incrementa el gasto energético en la misma proporción en todos los individuos. Sin embargo, el gasto energético del transporte de pesos siempre es relativamente bajo en comparación al coste energético de caminar sin cargas. Los resultados también muestran que la masa corporal tiene una correlación positiva con el coste de la locomoción, mientras que la longitud del fémur y la anchura bi-ílica de la pelvis tienen una correlación negativa con el gasto energético de caminar. Por tanto, una mayor anchura bi-ílica

en los humanos modernos contribuye a reducir, de forma significativa, el gasto energético de la locomoción. Por consiguiente, los resultados obtenidos en esta tesis doctoral no permiten apoyar la hipótesis que sostiene que la estrechez de la pelvis de *H. sapiens* es consecuencia de una presión selectiva que ha favorecido la eficiencia energética de la locomoción. En base a la masa corporal, la longitud del fémur, y la anchura bi-ilíaca, la locomoción de *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis* y de los individuos de la Sima de los Huesos no habría sido menos eficiente que la de los humanos modernos actuales. Por otro lado, si asumimos que los australopitecos tuvieron una marcha locomotora igual a la nuestra, el coste de la locomoción en el género *Australopithecus* no habría sido menos eficiente que la del género *Homo*. Por consiguiente, ni el incremento en la longitud relativa de los miembros inferiores de *H. erectus*, ni su anchura pélvica, compensaron el incremento en el coste de la locomoción derivado del aumento de su masa corporal en comparación con los australopitecos y los primeros representantes del género *Homo*. Por otro lado, la anchura pélvica de *H. neanderthalensis* pudo compensar, a nivel energético, el mayor coste de la locomoción asociado a una mayor masa corporal y a unas extremidades inferiores más cortas en comparación con *H. sapiens*. La masa corporal y la longitud máxima del fémur también pueden afectar de forma significativa al Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y al Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF). Así pues, una mayor masa corporal contribuye a reducir la ratio de retorno calórico en los viajes de forrajeo, mientras que una mayor longitud del fémur contribuye a incrementarla. Por consiguiente, el tamaño y las proporciones corporales deberían ser tenidos en cuenta en las aproximaciones que aplican los modelos de forrajeo óptimo a especies extintas de homínidos. Asumiendo un mismo tiempo de forrajeo y un mismo tamaño de carcasa obtenida y transportada, la eficiencia del forrajeo habría sido mayor en los homínidos del Pleistoceno inferior que en aquellos del Pleistoceno medio y superior. Sin embargo, los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal nos impiden asegurar si esa eficiencia de forrajeo fue diferente entre los homínidos del Pleistoceno medio y aquellos del Pleistoceno superior.

## Abstract

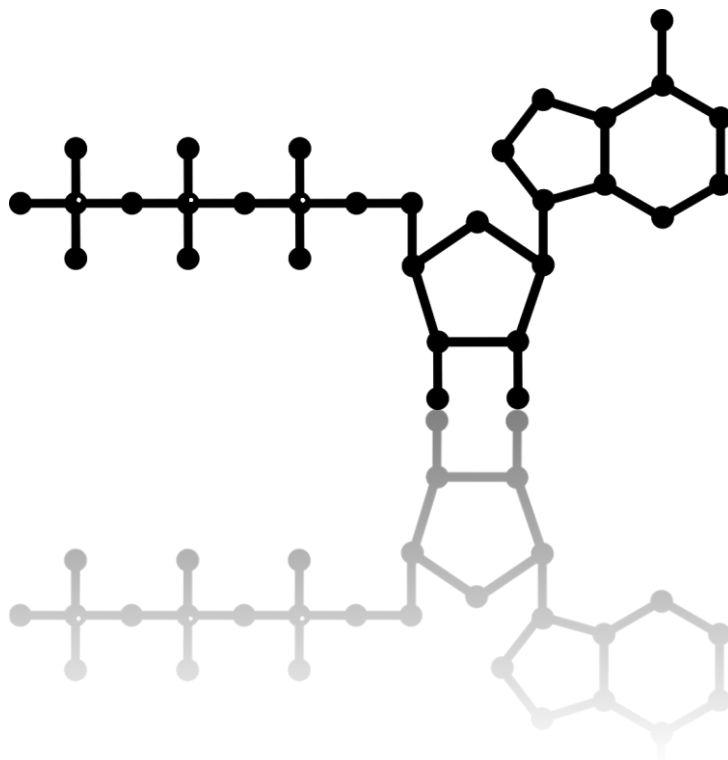
The energy balance is one of the key factors for the survival success of hunter-gatherer populations. Fitness and, consequently, survival and reproduction rates, largely depend on a positive energetic balance. Therefore, it has been suggested that the energy balance and the energetic trade-offs have been associated with many of the anatomical, physiological and behavioral transformations that took place throughout human evolution. The increment in the body mass and the brain size of genus *Homo*, the changes in dietary patterns, or the transformations in the life history traits suggest that the metabolic dynamics changed through human evolution. In order to understand these trade-offs, it is essential to know the consequences that the transformations in the hominin's body size and somatic proportions could have had on the energetic costs of physical activities required for survival. In the current Ph.D. dissertation, we analyze the influence of some somatic proportions on the energetic costs of locomotion and load-bearing activities *in vivo* subjects, which allowed us to obtain predictive models to estimate the cost of locomotion and the foraging efficiency in extinct fossil hominins. Several established protocols (Anthropometric Protocol, a Body Composition Protocol and an Indirect Calorimetry Protocol) have been applied to a total of 46 subjects while carrying out locomotion and load-bearing activities at the BioEnergy and Movement Analysis laboratory of the National Research Center on Human Evolution (CENIEH). On the other hand, to overcome some of the limitations of these experiments and extrapolate the anthropometry performed on living subjects and the anthropometry performed on osteological remains, we have analyzed two osteological collections to obtain a predictive equation that estimates the maximum femur length from the trochanteric length in modern humans.

Outcomes obtained suggest that the energy expenditure of locomotion and load-bearing activities depend, mainly, on variations in the body mass of the individuals. On the other hand, carrying a heavier load does not increase energy expenditure in the same proportion in all individuals. However, the energy expenditure of carrying burdens is always low in comparison with the energy expenditure of walking unladen. Body mass has a positive correlation with the costs of locomotion, while femur length and bi-iliac breadth have a negative correlation with the energy expenditure of locomotion. Thus, a wider bi-iliac breadth in modern humans significantly reduces the energy expenditure of locomotion. Therefore, results obtained in the current Ph.D. dissertation do not support the contention about the narrower pelvis breadth in *Homo sapiens* as a consequence of selective pressures to increase the energetic efficiency of locomotion. On the basis of body mass, femur length, and bi-iliac breadth, locomotion of *Homo erectus*, *Homo*

*neanderthalensis* and the Sima de los Huesos hominins would not have been less efficient than that of modern humans. Furthermore, if we assume that australopithecines had the same locomotor gait than us, locomotion in genus *Australopithecus* would not have been less efficient in comparison with genus *Homo*. Consequently, neither the increase in the relative lower limb length of *Homo erectus*, nor their pelvic breadth, completely offset the increment in the costs of locomotion derived from a larger body mass. On the other hand, bi-iliac breadth of *Homo neanderthalensis* could compensate for the higher costs associated with their larger body mass and shorter lower limbs in comparison with *H. sapiens*. Body mass and femur length affect the Net Rate of Energy Gain (NREG) and the Foraging Energy Efficiency (FEE). Thus, a larger body mass contributes to reducing the rate of energy gain in a foraging trip, while longer lower limbs contribute to increasing it. Therefore, body size and proportions should be taken into account in further approaches that apply optimal foraging models to extinct hominin species. For the same foraging time and the same carcass size obtained and transported, foraging efficiency would have been higher in Lower Pleistocene hominins than in those from the Middle and Upper Pleistocene. However, the associated errors in the body mass estimations in extinct hominins prevent us from ascertaining whether foraging efficiency was different between Middle and Upper Pleistocene hominins.

# CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN







### 1. INTRODUCCIÓN

#### 1.1. Marco teórico

En la naturaleza, la energía es limitada y no se crea ni se destruye, sino que se transforma (Kleiber y Rogers, 1961; Wallace, 2013). Por ello, la energía representa una interfaz fundamental entre los seres vivos y sus ambientes (Leonard y Robertson, 1992). El metabolismo es el proceso biológico por el que la energía obtenida del medio permite las actividades y funciones vitales de cualquier organismo vivo: el crecimiento, la reproducción, el mantenimiento de sus estructuras y funciones fisiológicas y la actividad física. Cualquier variación en la energía destinada a alguno de estos cuatro componentes, tendrá un efecto directo sobre los demás, lo que convierte la dinámica energética en un aspecto fundamental tanto para la supervivencia de las especies, como para las estrategias de su ciclo vital (Charnov, 1993; Charnov y Charnov, 2005; Eaton y Eaton, 2003; Kozłowski, 1996)

En el campo de la bioenergética, las especies son concebidas como sistemas de entrada y salida de energía que, a nivel evolutivo, tienden a favorecer la maximización de la energía dirigida a la reproducción, siempre dentro de unos límites funcionales, ecológicos y filogenéticos (Calow, 1977; McNab, 2003; Williams, 1966). Los ritmos de captación, transformación y asignación de la energía para los distintos procesos vitales no solo dependen de los mecanismos metabólicos y del ciclo vital de las especies, sino también de la estructura y dinámica de los ecosistemas en los que habitan (Brown et al., 2004). De acuerdo a la Teoría Metabólica de la Ecología, la complejidad y las variaciones en el flujo de energía en un ecosistema son consecuencia, principalmente, de los requerimientos energéticos de los organismos que lo componen (Brown et al., 2004). Por tanto, la Teoría Metabólica de la Ecología sostiene que la mayor parte de los patrones observados por la Ecología se rigen por el metabolismo de los organismos vivos (Brown et al., 2004; West, Brown, y Enquist, 1997). En esta línea, en los últimos años, un gran número de investigaciones han mostrado que la dinámica energética es un aspecto fundamental tanto para conocer las estructuras de las comunidades de un ecosistema, aspecto que aborda la Sinecología, como para conocer las adaptaciones fisiológicas, morfológicas o etológicas de las especies, aspecto que estudia la Autoecología (Enquist et al., 2003; Tilman et al., 2004). De esta manera, conocer los requerimientos energéticos de las especies resulta fundamental para comprender sus procesos adaptativos, su fisiología y su comportamiento ecológico (Calow, 1977; Foley y Lee, 1991; Sousa et al., 2010). Por todo ello, las investigaciones que contribuyen

## INTRODUCCIÓN

al conocimiento sobre la dinámica energética en organismos y ecosistemas del pasado, entran dentro del campo de la Paleoecología y de la Paleofisiología.

### 1.1.1. Bases de la Paleofisiología y de la Paleoecología.

De acuerdo con Dodd y Stanton (1990), la Paleoecología puede definirse como *“el estudio de las interacciones entre los organismos vivos y sus ambientes en el pasado, incluyendo todos los procesos y respuestas físicas, materiales, químicas y biológicas”* (Dodd y Stanton, 1990, p. 2). Por consiguiente, la Paleoecología no se limita a la reconstrucción de los paisajes de épocas pretéritas, sino que también analiza las relaciones entre los organismos y sus ambientes, aspecto de gran importancia para conocer los procesos de adaptación y adaptabilidad (Allmon y Botjer, 2001). En tanto que el estudio de los requerimientos energéticos en especies extintas supone una aproximación a la cantidad de energía que estos individuos o especies demandaban del medio, estos estudios entran dentro de la Paleoecología (Leonard y Robertson, 1997). Además, como se ha comentado anteriormente, la Paleoautoecología es la rama de la Paleoecología que estudia a las especies de forma aislada y analiza cómo responden ante las características del medio, lo que resulta fundamental para comprender muchas de sus adaptaciones fisiológicas, anatómicas, o del comportamiento (Bottjer, 2016). Para ello, la Paleoautoecología requiere de estimaciones sobre las características fisiológicas de las especies extintas (Cherchi, 1996; Heuer, 1973).

La Paleofisiología suele emplear las observaciones paleontológicas y paleoambientales para inferir las características fisiológicas de organismos extintos (Knoll et al., 2007). Evidentemente, la mayoría de los aspectos de la fisiología de un ser vivo no fosilizan cuando este perece, pero gran cantidad de estos atributos fisiológicos pueden ser estimados a partir de la asociación entre las estructuras morfológicas preservadas en el registro fósil y su vinculación con determinadas características fisiológicas en especies actuales. De esta manera, para estimar cualquier componente de la fisiología de especies extintas son necesarios indicadores indirectos que, en base a principios básicos y verificados en organismos vivos, sean extrapolables a las especies fósiles (Vermeij, 2015). Por todo ello, las investigaciones de la Paleoecología y de la Paleofisiología hacen un uso recurrente del actualismo, un concepto desarrollado por Charles Lyell en el siglo XIX y que sostiene que los procesos biológicos y geológicos que han tenido lugar en el pasado pueden ser explicados a partir de los procesos observados en la actualidad (Bottjer, 2016). En el caso de la Paleofisiología, esta asunción metodológica requiere que la especie

## INTRODUCCIÓN

extinta sea filogenéticamente lo más próxima posible a su descendiente actual, y que la regla o ley biológica que se aplica para realizar la extrapolación sea general y esté empíricamente comprobada (Bottjer, 2016; Vermeij, 2015). Sin embargo, ni la proximidad filogenética, ni la generalidad y corroboración de una regla o ley biológica hacen que la extrapolación al pasado carezca de limitaciones. En este sentido, cabe tener presente que la mayor parte de las características fisiológicas de una especie presentan una gran variabilidad intraespecífica, ya que se suelen ver afectadas por diversos factores (Guyton y Hall, 2006). Por tanto, el interés en las aproximaciones realizadas desde la Paleofisiología no radica tanto en considerar exactas las estimaciones o extrapolaciones al pasado, sino en la información que, en una perspectiva comparada, estas estimaciones pueden aportar sobre las presiones selectivas o los procesos de adaptación que han tenido lugar a lo largo de la historia evolutiva de las especies.

Por otro lado, un aspecto fundamental para estudiar el registro fósil y que se fundamenta en estos conceptos, postulados y métodos aplicados a la Paleoecología y la Paleofisiología, es la Ecomorfología. La Ecomorfología puede definirse como el análisis de la relación entre los atributos morfológicos de la anatomía de un organismo y sus implicaciones biológicas y ecológicas, con especial atención a su posible importancia adaptativa (Bock, 1994; Wainwright, 1991). Por tanto, la Ecomorfología es ampliamente empleada para analizar los rasgos morfológicos de las especies en base a la relación entre la anatomía funcional y sus implicaciones fisiológicas y ecológicas (Barr, 2018; Bock, 1994). A diferencia de la anatomía funcional, la Ecomorfología se centra en el rol biológico, ecológico, o fisiológico de un atributo anatómico (Bock, 1994). Este tipo de estudios han demostrado ser necesarios para analizar las posibles presiones selectivas que han afectado a la arquitectura corporal de las especies a lo largo de su evolución (Arnold, 1983; Pontzer, 2012a, 2012b; Pontzer et al., 2017; Taylor, Heglund, y Maloiy, 1982) De esta manera, los estudios de Ecomorfología suelen hacer un uso recurrente del concepto de “aptitud biológica” (en inglés, *fitness*).

Cuando se publicó *“The Origin of Species by Means of Natural Selection or Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life”* (Darwin, 1859), Darwin recibió numerosas críticas por el concepto de selección natural, en tanto que “selección” sugería una direccionalidad, o un tipo de entidad que “seleccionaba” en la naturaleza. Por ello, en 1872, con la sexta edición del libro, Darwin toma prestado el término de “supervivencia del más apto” de Herbert Spencer como sinónimo de selección natural (Soulsbury, Kervinen, y Lebigre, 2014). A partir de entonces, el concepto de “aptitud” es cada vez más empleado en Biología evolutiva como un “índice de rendimiento”, entendiéndose por “rendimiento” el incremento en el número de descendientes que sobreviven con un determinado genotipo o fenotipo (Coulson et al., 2006). Así pues, se suele

## INTRODUCCIÓN

asumir que las adaptaciones anatómicas, fisiológicas o del comportamiento que mejoran la aptitud biológica de una especie, son las que tienden a ser preservadas en las siguientes generaciones (Melbinger y Vergassola, 2015; Richard, 1999). Hay que tener presente que existen múltiples factores que pueden afectar a la aptitud biológica de una especie (Jin, Olhofer, y Sendhoff, 2002; Soulsbury et al., 2014), pero la disponibilidad de energía es uno de los principales componentes que afectan a la reproducción y a la supervivencia, de modo que cualquier transformación anatómica, fisiológica o del comportamiento que implique un cambio en la dinámica energética, tenderá a afectar a la aptitud biológica (Leonard y Uliaszek, 2002; Wallace, 2013). Es por ello que, tanto en la Paleoecología como en la Paleofisiología, la dinámica energética es concebida como un aspecto central en el estudio de los procesos evolutivos.

### 1.1.2. Ecología del Comportamiento Humano

El estudio de la dinámica energética con un enfoque evolutivo requiere comprender la naturaleza adaptativa de la energía (Leonard, 1989). Los dos principales componentes que definen la aptitud biológica de una especie son la supervivencia y la reproducción (Daly y Margo, 1983), dos aspectos que están estrechamente ligados al balance energético. Y un factor fundamental para dicho balance energético en los mamíferos es la ratio de retorno de energía tras la búsqueda y obtención de alimentos (Krebs y Davies, 1997; Pyke, 1984). De esta manera, en los años setenta del siglo XX, se plantea que los organismos vivos articulan sus decisiones o comportamientos de búsqueda y aprovisionamiento de alimentos de tal manera que, a lo largo del tiempo, tienden a incrementar la ratio de energía obtenida por unidad de tiempo invertido (Charnov, 1976; Pyke, Pulliam, y Charnov, 1977; Schoener, 1971). Estos trabajos clásicos demostraron que la eficiencia del forrajeo<sup>1</sup>, medida en tiempo y energía, afecta directamente a las probabilidades de supervivencia y reproducción, de manera que puede incidir en la aptitud biológica de un organismo (Cowie, 1977; Pyke et al., 1977). A partir de entonces, diversas investigaciones han sugerido que, en el reino animal, los patrones de forrajeo más eficientes suelen ser favorecidos por la selección natural (Lemon, 1991; Pyke et al., 1977; Schoener, 1971). Años más tarde, estas observaciones sobre los criterios de optimización en los viajes de forrajeo

---

<sup>1</sup> En la literatura académica publicada en castellano, el término inglés "*foraging*" es, en ocasiones, sustituido por "búsqueda" o "aprovisionamiento de alimentos"; sin embargo, en otros casos se emplea el término "forrajeo" como traducción literal (por ejemplo, Moreno 2010 o Rodríguez et al., 2002). Siguiendo este último ejemplo, en la presente tesis doctoral emplearemos el término "forrajeo" para referirnos a la búsqueda y aprovisionamiento de alimentos.

## INTRODUCCIÓN

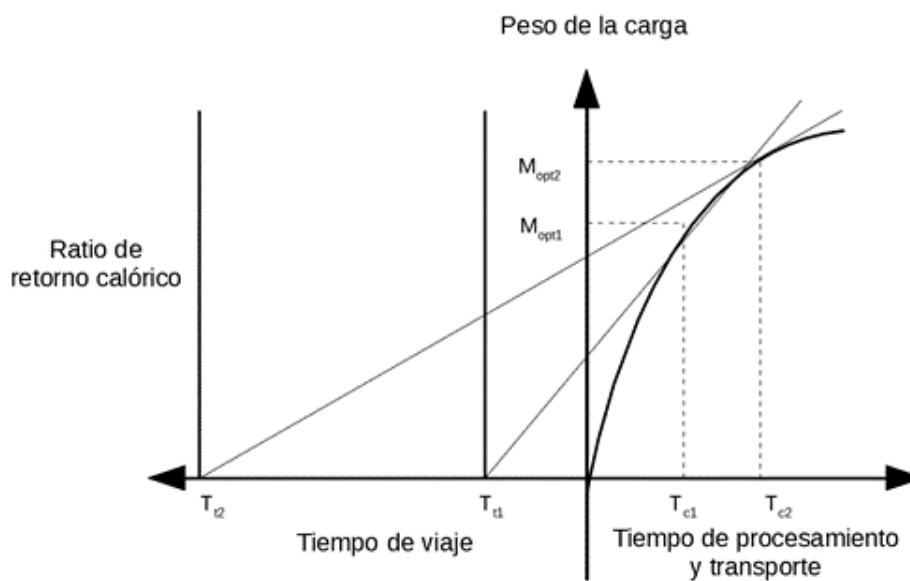
fueron integradas en la Teoría del Forrajeo Óptimo (Houston y McNamara, 1985; Orians y Pearson, 1979).

La Teoría del Forrajeo Óptimo (en inglés, *Optimal Foraging Theory*) es un modelo general del comportamiento animal que predice cómo se comporta un sujeto durante la búsqueda y aprovisionamiento de recursos en base a los costes y beneficios de estas actividades (Emlen, 1968; MarcArthur y Pianka, 1966; Orians y Pearson, 1979). Dichos costes se refieren, en la mayoría de los casos, a la cantidad de tiempo y energía necesarios para la obtención de los recursos; por el contrario, los beneficios son las calorías obtenidas a partir de los alimentos cazados o recolectados (Emlen, 1968; MarcArthur y Pianka, 1966). La Teoría del Forrajeo Óptimo se basa en dos asunciones principales: en primer lugar, asume que la contribución de un individuo a la siguiente generación puede depender de su comportamiento de forrajeo (Pyke, 1984). Por consiguiente, el comportamiento animal relacionado con el abastecimiento de alimentos podría afectar a la aptitud biológica (Schoener, 1979; Pyke et al., 1977). A este respecto, cabe señalar que los animales no siempre se comportan de manera “óptima” (Pierce y Ollason, 1987), si bien son abundantes las evidencias que muestran cómo, durante la búsqueda y abastecimiento de alimentos, suelen optimizar algún factor vinculado con las probabilidades de reproducción y de supervivencia (Erichsen, Krebs, y Houston, 1980; Kacelnik, 1979; Stabentheiner y Kovac, 2016). La siguiente asunción consiste en considerar que hay un rango limitado de comportamientos u opciones de forrajeo, de manera que un animal no puede mejorar la eficiencia de forrajeo de manera ilimitada (Pyke et al., 1977; Ydenberg, 1994). En consecuencia, durante el abastecimiento, un animal siempre tendrá que tomar decisiones que afectarán tanto a la cantidad de energía o tiempo invertidos, como a la cantidad o al tipo de recursos obtenidos (MarcArthur y Pianka, 1966; Pyke, 1984).

Los modelos del Lugar Central de Forrajeo (en inglés, *Central Place Foraging models*) se insertan en el mismo marco teórico y conceptual que la Teoría del Forrajeo Óptimo; no obstante, son más específicos, en tanto que asumen que los recursos obtenidos son transportados a un determinado lugar, como un nido o un campamento base (Pyke, 1984). Los modelos del Lugar Central de Forrajeo se empezaron aplicar a grupos cazadores-recolectores en los años setenta y ochenta del siglo XX, demostrando que el comportamiento de búsqueda y aprovisionamiento de alimentos de estas poblaciones suele minimizar el esfuerzo, aumentar la eficiencia, minimizar los riesgos y maximizar la diversidad de los alimentos obtenidos (Binford, 1978; Bettinger, 1980; Hayden, 1981; Hill y Hawkes, 1983; Smith, 1980; Winterhalder, 1977). Estos primeros trabajos mostraron que hay tres aspectos fundamentales para evaluar la eficiencia del aprovisionamiento de recursos en las comunidades cazadoras-recolectoras: por un lado, el

## INTRODUCCIÓN

contenido calórico de los recursos obtenidos; por otro, los costes (en tiempo o energía) de obtener dichos recursos; finalmente, los costes de su procesamiento y transporte al campamento base (Binford, 1978; Hawkes, Hill y O'Connell, 1982; Jones y Metcalfe, 1988; Madrigal y Holt, 2002; Thomas, 2002; Zeanah, 2004). Así pues, los parámetros más empleados en las modelizaciones que aplican los conceptos y postulados del Lugar Central de Forrajeo a poblaciones de cazadores y recolectores son las probabilidades de encontrar alimentos y los costes (en tiempo o energía) de la búsqueda, transporte y procesamiento de estos recursos (Hawkes et al., 1982; Houston y McNamara, 1985) (**Figura 1**).



**Figura 1** Gráfico modificado de Orians y Pearson (1979), donde se muestra el peso óptimo ( $M_{opt}$ ) de carcasa o presa que un predador obtiene en la expedición de caza. El incremento en el tiempo de forrajeo se representa en el eje de abscisas, de izquierda a derecha. La masa óptima de la presa puede ser calculada en el punto donde la línea discontinua que define el tiempo de viaje ( $T_t$ ) es tangencial a la función curva de ganancia calórica. De esta manera, el tamaño óptimo de la presa incrementa de  $M_{opt1}$  a  $M_{opt2}$  siempre y cuando el tiempo total del viaje de forrajeo no incremente más que de  $T_{c1}$  a  $T_{c2}$ .

El tiempo y la energía no son indicadores directos de la aptitud biológica ni del éxito adaptativo de una especie (Houston, 2011; Smith, 1979), pero sí son mecanismos habituales para la toma de decisiones en los viajes de forrajeo dentro del mundo animal (Ydenberg et al., 1994). Con todo ello, las aproximaciones basadas en la Teoría del Forrajeo Óptimo y en los modelos del Lugar Central de Forrajeo se han utilizado para evaluar cómo, desde una perspectiva de la optimización, distintas características anatómicas, fisiológicas o del comportamiento de un organismo pueden afectar a su balance energético (Mittelbach, 1981; Pyke, 1978; Stabentheiner

## INTRODUCCIÓN

y Kovac, 2016; Ydenberg y Clark, 1989). Este tipo de investigaciones, en las que se relaciona comportamiento animal y aptitud biológica, forman parte de la denominada Ecología del comportamiento.

La Ecología del comportamiento puede ser definida como la disciplina que analiza las implicaciones evolutivas y ecológicas de las estrategias conductuales en las especies (Davies, Krebs, y West, 2012). Por consiguiente, la Ecología del comportamiento humano es el estudio de la conducta humana con una perspectiva evolutiva, procurando establecer una relación entre el comportamiento y la aptitud biológica (Cronk, 1991). En este sentido, cabe destacar que el ser humano muestra una gran plasticidad en su comportamiento y estrategias de subsistencia, lo que se ha relacionado con su capacidad de adaptación a diferentes nichos ecológicos (Binford, 2001; Laland y Brown, 2006; Nettle, 2009; Nettle et al., 2013).

Diversos trabajos han mostrado que los comportamientos o estrategias de forrajeo en las comunidades cazadoras y recolectoras se basan en criterios de optimización que varían en función de factores como el riesgo, la predictibilidad de los recursos, o la disponibilidad de nutrientes, entre otros (Bettinger, Garvey, y Tushingham, 2015; Coddling, Bird, y Bird, 2011; Hill et al., 1987; Kaplan, Hill, y Hill, 2017; Pyke, 2017). Pero de entre todos estos factores, el principal determinante de las estrategias de optimización en los viajes de forrajeo es el nivel de disponibilidad o escasez de recursos. Cuando hay abundantes recursos comestibles en el entorno, las comunidades cazadoras-recolectoras suelen procurar la optimización del Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) (en inglés, *Net Rate of Energy Gain*), que representa la energía neta obtenida por unidad de tiempo invertido; sin embargo, cuando los recursos son escasos o menos predecibles en el medio, procuran incrementar el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) (en inglés, *Foraging Energy Efficiency*), que consiste en la energía neta obtenida por unidad de energía gastada (Bettinger et al., 2015; Binford, 2001; Hill et al., 1987; Pulliam, 1974). Este tipo de observaciones validan el empleo de los modelos de forrajeo óptimo en comunidades cazadoras y recolectoras, de manera que estas aproximaciones pueden ser aplicadas al estudio de las estrategias de subsistencia en las comunidades del Paleolítico (Arroyo, 2009; Byers y Ugan, 2005; Rodríguez, Zorrilla-Revilla, y Mateos, 2019; Schoville y Otárola-Castillo, 2014; Simms, 1985)

En tanto que la Arqueología procesual norteamericana fue la primera en asociar la Arqueología con la Antropología y la Etnografía (Binford, 1962), la aplicación de los modelos del Lugar Central de Forrajeo en comunidades cazadoras-recolectoras tiene una trayectoria mucho mayor en la investigación norteamericana que en la europea (Binford, 1978; Brannan, 1992; Simms, 1985;

## INTRODUCCIÓN

Winterhalder, 1977). A día de hoy, los modelos del Lugar Central de Forrajeo han sido utilizados por arqueólogos y antropólogos interesados en conocer cómo la ratio de retorno de calorías en los viajes de forrajeo se puede ver afectada por distintas variables observadas en los yacimientos o en el material arqueológico, como pueden ser: la orografía del terreno (Brannan, 1992; Henry, Belmaker, y Bergin, 2017), el peso de la carcasa transportada (Brannan, 1992; Kramer, 2004), o el tiempo requerido para el procesamiento óptimo de las carcasas antes de que sean transportadas al campamento (Burger, Hamilton, y Walker, 2005; Houston, 2011). Conocer la influencia que tienen todas estas variables en la ratio de retorno energético ha contribuido al conocimiento sobre el comportamiento humano que dio lugar a las evidencias preservadas en los yacimientos (Arroyo, 2009; Binford, 2001; De Vynck et al., 2016; Rodríguez et al., 2019). Sin embargo, todavía son muy escasos los estudios que, desde el marco teórico de los modelos del Lugar Central de Forrajeo, evalúen cómo distintos atributos anatómicos y fisiológicos que han cambiado a lo largo de la evolución humana han podido afectar a la ratio de retorno calórico y, por tanto, al Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEG) y al Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE).

### 1.1.3. Bases y conceptos de la Bioenergía

Las células de los organismos vivos intercambian, constantemente, energía y materia a través de procesos químicos catalizados por las enzimas, lo que se denomina metabolismo (Benyon, 1999). Los dos procedimientos del metabolismo son el catabolismo y el anabolismo. El catabolismo es el proceso por el que moléculas complejas, como las proteínas, carbohidratos o grasas, se degradan y transforman en moléculas más sencillas. En esta fase, tiene lugar una liberación de energía que se acumula en forma de trifosfato de adenosina (ATP), nucleótido que constituye la fuente de energía para las células. Por su parte, el anabolismo es la fase opuesta al catabolismo, en la que se generan moléculas complejas a partir de otras sencillas, lo que requiere de la energía aportada por la molécula del ATP (Lozano-Teruel, 1997). En ambos procesos de transformación de materia y energía es necesaria la oxidación que tiene lugar en las mitocondrias mediante la respiración celular. Mediante la fosforilación oxidativa, los sustratos alimenticios que son oxidados generan CO<sub>2</sub> y agua, liberando energía que se acumula en forma de ATP (Guyton y Hall, 2006; Mtaweh et al., 2018). Por consiguiente, el metabolismo está compuesto por procesos químicos que liberan y que consumen energía a nivel celular a través de un proceso de oxidación generado por la respiración (Matarese, 1997). De esta manera, podemos definir la energía metabólica en los organismos heterótrofos como la



## INTRODUCCIÓN

cantidad consumida de calorías mediante los procesos químicos de oxidación que se producen gracias a la ingesta de alimentos y a la respiración (Guyton y Hall, 2006).

El estudio de la dinámica energética en las investigaciones sobre evolución humana se fundamenta en tres conceptos básicos: el presupuesto energético, el balance energético, y la compensación energética (Froehle, Yokley, y Churchill, 2013; Leonard y Robertson, 1992, 1997; Leonard y Ulijaszek, 2002; Leonard, 2012; Ulijaszek, 1992; Zemel, Ulijaszak, y Leonard, 1996) **(Figura 2):**

- El presupuesto energético es la cantidad de energía diaria requerida para el cumplimiento de todas las funciones biológicas y fisiológicas de un organismo. El presupuesto energético, también denominado “gasto energético diario”, está integrado por un componente de mantenimiento y otro de producción:
  - **Componente energético de mantenimiento:** es la energía que permite mantener las funciones biológicas, fisiológicas y vitales básicas, como la termorregulación o la actividad inmunológica de un organismo. Está formado por: la Tasa Metabólica Basal y el gasto energético de la actividad física.
  - ✓ Tasa Metabólica Basal (TMB): es la cantidad de energía necesaria para mantener las funciones fisiológicas de un organismo vivo en reposo, sin incluir el coste energético de la digestión.<sup>2</sup> En los mamíferos, las variaciones en la masa corporal explican el torno al 72% de la variación de la TMB (Capellini, Venditti, y Barton, 2010), un porcentaje que, en el caso de los humanos modernos, puede llegar al 80% (Henry, 2005). De acuerdo a la Ley de Kleiber, en los animales endotermos la TMB sigue una escala alométrica en la que el gasto energético es igual a la masa del animal elevada a la potencia de  $\frac{3}{4}$  (Kleiber y Rogers, 1961). Sin embargo, la energía destinada a la TMB presenta una gran variabilidad intraespecífica en los humanos, ya que depende de muchos otros factores además de la masa corporal, como la composición corporal, la edad, o el funcionamiento endocrino (Fox, 2006).

---

<sup>2</sup> En la literatura se suele establecer una diferenciación entre Gasto Energético en Reposo (GER) y la Tasa Metabólica Basal (TMB). La diferencia entre ambas es que la TMB debe medirse en ayunas, en una habitación oscura justo después de haber estado ocho horas durmiendo, mientras que el GER puede incluir el efecto de la digestión (Blasco-Redondo, 2015).

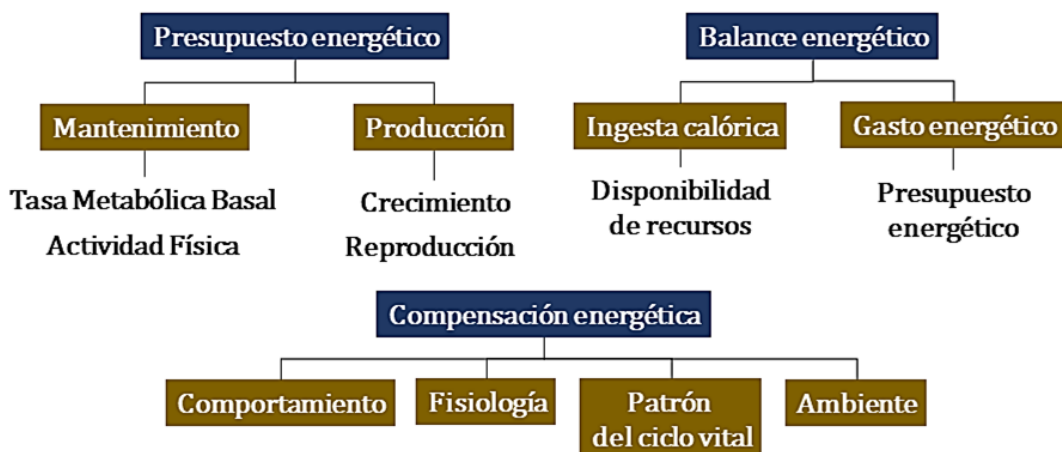
## INTRODUCCIÓN

- ✓ Gasto energético de la actividad física: es la cantidad de energía necesaria para realizar cualquier tipo de actividad que requiera movimiento corporal. Representa entre el cuarenta y el cincuenta por ciento del gasto energético diario en las comunidades cazadoras-recolectoras (Godin y Shephard, 1973; Katzmarzyk et al., 1994; Leonard y Robertson, 1992) y es el componente del presupuesto energético que más puede variar de un día a otro. El nivel de intensidad de una actividad física y su duración suelen determinar la cantidad de energía requerida. En los mamíferos, existe un límite fisiológico o techo de gasto energético durante la actividad física (Hammond y Diamond, 1997). Por tanto, conforme aumenta la intensidad de una actividad física, también incrementa su coste energético, si bien dicho incremento es limitado (Hammond y Diamond, 1997; Pontzer et al., 2016)
- Componente energético de producción: es la energía que permite el desarrollo de todos los cambios fisiológicos y del comportamiento que están implicados en el crecimiento y en la reproducción de los organismos vivos.
  - ✓ Coste energético del crecimiento: este componente del presupuesto energético está formado por los procesos de síntesis, formación y almacenamiento de nuevos tejidos (Millward, Garlick, y Reeds, 1976). Por tanto, las demandas calóricas del crecimiento guardan relación con la velocidad y duración de esta fase del ciclo vital. Durante los primeros meses de vida de los humanos, estos requerimientos empiezan siendo en torno al 40% del total del presupuesto energético diario, mientras que, en el primer año de edad, este porcentaje baja al 5%; a los dos años, se sitúa en torno al 3%; y en la adolescencia, varía entre 7 y 13 calorías por día, lo que supone menos del 1% del gasto energético diario (Dwyer, 1981; Holliday, 1986).
  - ✓ Coste energético de la reproducción: el gasto energético destinado a la reproducción se divide entre el coste calórico de los siguientes eventos: apareamiento, gestación, alumbramiento, lactancia, cuidado parental, y recuperación materna (Gittleman y Thompson, 1988). Por consiguiente, la energía destinada a la reproducción incluye tanto el incremento calórico en el gasto de la actividad física, como el

## INTRODUCCIÓN

incremento en la TMB debido a las transformaciones fisiológicas y conductuales destinadas a la obtención y cuidado de descendencia.

- El balance energético es la diferencia entre el presupuesto energético y la ingesta calórica de un organismo. Por tanto, el balance energético depende, en gran medida, de la capacidad de obtener y asimilar recursos alimenticios para cubrir los requerimientos calóricos diarios (Froehle et al., 2013; Leonard y Robertson, 1992; Leonard, 2010; Leonard y Ulijaszek, 2002). Varios estudios muestran que un balance energético positivo es imprescindible para el éxito del desarrollo y de la reproducción (Ellison, 1994, 2003). Por el contrario, un balance energético negativo suele ir en detrimento del crecimiento, del correcto desarrollo, y de la fecundidad, afectando negativamente tanto al éxito de la reproducción como a la supervivencia (Ellison, 1995; Svensson et al., 1998).
- Finalmente, la compensación energética se refiere a los cambios en la distribución de la energía disponible entre las distintas categorías que componen el presupuesto energético como resultado de cambios anatómicos, fisiológicos, de comportamiento, en los patrones del ciclo vital, o ambientales (Dingle, 1990; Froehle et al., 2013). Estas compensaciones pueden tener lugar a corto plazo, mediante cambios en el comportamiento a nivel individual, o a largo plazo, con cambios adaptativos a nivel poblacional o de especie (Froehle et al., 2013). La compensación, por tanto, es un concepto fundamental para analizar cómo la dinámica energética ha podido afectar a los procesos de adaptación y adaptabilidad a lo largo de la evolución humana.



**Figura 2.** Esquema con los principales conceptos empleados en el estudio de la dinámica energética en las investigaciones sobre evolución humana. Esquema realizado a partir de Leonard y Ulijaszek (2002) y Leonard (2010)

### 1.2. La energía en los procesos de adaptación y adaptabilidad

La utilización de la perspectiva energética en los estudios de Antropología biológica comenzó con el repunte que, en los años sesenta del siglo XX, tuvieron las investigaciones sobre Ecología humana. Aunque el término de “Ecología humana” se acuña por vez primera en 1922 por el geógrafo H. Barrows, no fue hasta los años sesenta y setenta cuando este campo incorporó la energía como elemento fundamental para el estudio de la adaptación y la adaptabilidad de las poblaciones humanas, particularmente en aquellas con economías de subsistencia (Lee, 1966; Montgomery y Johnson, 1977; Morren, 1977; Rappaport, 1968; Thomas, 1976). En la década de los setenta y de los ochenta, los avances en las investigaciones sobre fisiología humana y nutrición empiezan a ser incorporados a estos estudios antropológicos y, en consecuencia, aumenta el número de publicaciones que realizan estimaciones sobre la ingesta, el gasto, el balance y el flujo energético entre los humanos y sus ambientes (Ulijaszek, 1992). Estas investigaciones que, desde la Antropología, emplean por primera vez la energía para el estudio de los procesos de adaptación y adaptabilidad del ser humano, se centran en tres aspectos fundamentales:

1. En conocer cómo los requerimientos calóricos de las poblaciones humanas y la manera en que estas necesidades son cubiertas pueden afectar a la salud y a la supervivencia (Hill et al., 1984; Lee, 1966; Montgomery y Johnson, 1977).
2. En la influencia que las distintas estrategias de subsistencia y de forrajeo tienen para el balance energético y la fertilidad (Bertes, 1988; Ellison et al., 1985; Hill y Kaplan, 1988).
3. En las respuestas adaptativas ante episodios de escasez de recursos (Dugdale y Payne, 1986; Ferro-Luzzi et al., 1990; Hill et al., 1984; Messer, 1988).

Todos estos trabajos pusieron de manifiesto que la disponibilidad y distribución de la energía para los distintos procesos vitales de los seres humanos pueden afectar directamente a la salud, la supervivencia y la fertilidad. En consecuencia, diversas instituciones internacionales empiezan a hacer estimaciones sobre los requerimientos energéticos de las poblaciones humanas de países desarrollados o en vías de desarrollo (CEPAL, 1987; FAO, 1973, 1985). Estos informes supusieron la primera gran recopilación y clasificación de las actividades físicas humanas según su coste calórico, asentando con ello las bases para evaluar y comparar los niveles de actividad física en diversas poblaciones humanas (Katzmarzyk et al., 1994; Leonard et al., 1996; Leonard, Snodgrass, y Sorensen, 2005; Leonard y Ulijaszek, 2002; Meehan, Quinlan, y Malcom, 2013;

## INTRODUCCIÓN

Pasquet y Koppert, 1993). Además de las investigaciones centradas en el gasto energético de la actividad física, otros estudios han destacado el papel de la energía metabólica para comprender otros procesos adaptativos del ser humano, como los costes del crecimiento y el desarrollo (Gurven y Walker, 2006; Leonard, 1988; Smith y Tompkins, 1995), de la termorregulación (Aiello y Wheeler, 2003; Hora et al., 2020; Ruff, 1991; Storey, 2004; Tilkens et al., 2007; Wheeler, 1992), o los distintos estados fisiológicos o reproductivos (Bertes, 1988; Ellison et al., 1985; Ellison, 2003; Gittleman y Thompson, 1988; Key y Ross, 1999; Kramer, Greaves, y Ellison, 2009; Schneider, 2004; Thompson, 2013; Tracer, 1996). En conjunto, todas estas investigaciones demuestran la importancia de la dinámica metabólica para comprender las adaptaciones fisiológicas del ser humano, su relación con el medio, y las compensaciones energéticas que contribuyeron a las peculiares estrategias del ciclo vital de nuestra especie.

Los humanos modernos, además de tener una masa corporal y cerebral mayor que el resto de los primates actuales, también tenemos unos singulares patrones del ciclo vital (en inglés, *life history traits*). Estos patrones combinan una alta tasa de reproducción, unos neonatos de gran tamaño, una larga esperanza de vida y un ritmo de crecimiento y desarrollo lentos (Charnov, 1993; Kaplan et al., 2000). Este conjunto de atributos es energéticamente costoso y único entre los mamíferos (Hill y Kaplan, 1999; Kaplan, 1977). Además, en comparación con los grandes simios actuales, el ser humano tiene una Tasa Metabólica Basal (TMB) mayor en términos absolutos (Leonard y Robertson, 1997; Ross, 1992; Pontzer et al., 2016). Por consiguiente, se puede considerar que, a lo largo de nuestra historia evolutiva, los humanos hemos experimentado una aceleración del metabolismo que permitió aportar más energía al cerebro y a una reproducción más rápida, sin sacrificar la energía requerida para el mantenimiento de una mayor masa corporal o de una destacada longevidad (Charnov, 1993; Pontzer et al., 2016). Esta peculiar estrategia del ciclo vital, caracterizada por un importante incremento del gasto metabólico sin la compensación energética de estrategias del ciclo vital menos costosas, es conocida como la “paradoja energética humana”<sup>3</sup> (Kramer y Ellison, 2010).

Todo lo comentado hasta ahora justifica que, cuarenta años después de la publicación de los primeros trabajos que aplicaban la Bioenergía para conocer los procesos de adaptación y adaptabilidad del ser humano, el interés por la dinámica energética con una perspectiva evolutiva siga vigente (Eaton y Eaton, 2003; O’Keefe et al., 2010; Pontzer et al., 2012; Snodgrass,

---

<sup>3</sup> No debe confundirse con la “Paradoja Energética del Humano Corriendo” de Carrier (1984), ya que, en este caso, el autor plantea que, a pesar de las adaptaciones anatómicas y fisiológicas que permiten a los humanos correr largas distancias, esta actividad es ineficiente energéticamente cuando se compara con el gasto energético de los cuadrúpedos corriendo.

## INTRODUCCIÓN

Leonard, y Robertson, 2009). Tal y como se ha comentado anteriormente, la energía es limitada en la naturaleza, de manera que los requerimientos calóricos de cada una de las fases del ciclo vital se pueden ver afectados incluso por ligeros incrementos en los costes de la actividad física (Caldwell y Hooper, 2017; Urlacher y Kramer, 2018). Por tanto, el estudio de la dinámica energética a lo largo de la evolución humana no solo recobra interés por su influencia en la aptitud biológica de las especies, sino también porque la dinámica metabólica es imprescindible para comprender los procesos fisiológicos y ecológicos que han contribuido a la configuración de nuestros patrones del ciclo vital (Leonard y Ulijaszek, 2002).

### 1.3. La dinámica energética en la evolución humana

El registro fósil aporta múltiples evidencias sobre la evolución de la fisiología metabólica en especies extintas. Entre ellas, podríamos destacar las consecuencias energéticas de la evolución de las proporciones corporales, de la actividad locomotora, de los cambios en la dieta y en la disponibilidad de recursos tróficos, de los cambios tecnológicos o culturales, o de las oscilaciones climáticas. Todos estos factores han sido elementos importantes en la evolución de los homínidos lo largo del Pleistoceno y, probablemente, incidieron en sus balances y compensaciones energéticas. Por tanto, cuando, en la década de los noventa, la Bioenergía empieza a ser empleada para abordar preguntas formuladas desde la Paleoantropología (Aiello y Wheeler, 1995; Foley, 1992; Foley y Lee, 1991; Leonard y Robertson, 1995, 1997; Leonard et al., 1996; Smith y Winterhalder, 1992; Steudel-Numbers, 1996), se hace patente que la dinámica energética no solo aporta un marco teórico de referencia para la interpretación del registro fósil, sino que también puede contribuir a la comprensión de las presiones selectivas que dieron lugar a los cambios fisiológicos, anatómicos, o del comportamiento de las especies extintas de homínidos.

Las aproximaciones a la fisiología metabólica en base al registro fósil del Pleistoceno se han centrado, mayoritariamente, en tres aspectos: en las consecuencias energéticas de las adaptaciones anatómicas y fisiológicas con la aparición y evolución del género *Homo* (Aiello y Wells, 1992; Aiello y Key, 2002; Aiello y Antón, 2012; Bach-Rita y Aiello, 2001; Bramble y Lieberman, 2004; Foley y Lee, 1991; Leonard y Robertson, 1994; Leonard, Snodgrass, y Robertson, 2007; Leonard et al., 2003; Navarrete, van Schaik, y Isler, 2011; Naya, Naya, y Lessa, 2016; Pontzer, 2012a; Shipman y Walker, 1989; Wells y Stock, 2007; Wheeler, 1993); en las diferencias en la dinámica energética entre *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* (Churchill,

2006; Froehle y Churchill, 2009; Heyes y MacDonald, 2015; Higgins y Ruff, 2011; Hockett, 2012; MacDonald, Roebroeks, y Verpoorte, 2009; Mateos et al., 2014; Sorensen y Leonard, 2001; Snodgrass et al., 2009; Snodgrass y Leonard, 2009; Steegmann et al., 2002; Verpoorte, 2006); y finalmente, en el coste de la locomoción bípeda (Gruss, 2007, 2017; Hora y Slaked, 2014; Kramer, 1999; Kramer y Eck, 2000; Leonard, 1992; Leonard y Robertson, 2001; Steudel-Numbers, 1994; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004; Steudel-Numbers, Weaver, y Wall-Scheffler, 2007; Vidal-Cordasco et al., 2017a; Wall-Scheffler, 2012a; Wall-Scheffler et al., 2012; Stearne et al., 2016; Wang et al., 2004).

El estudio de la dinámica energética con la aparición del género *Homo*, y sobre todo con la aparición de *Homo erectus sensu lato*<sup>4</sup>, resulta imprescindible para comprender cómo pudo afectar al balance y a las compensaciones energéticas el incremento de la masa corporal y cerebral, los cambios en el comportamiento de forrajeo, en la dieta, o en las estrategias del ciclo vital. En el segundo caso, el estudio comparativo de la dinámica energética entre *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* se ha orientado, principalmente, a investigar posibles causas de la desaparición de estos últimos y la prevalencia de *Homo sapiens* en Europa durante el Paleolítico superior. Finalmente, la eficiencia de la locomoción bípeda ha sido ampliamente abordada por numerosos estudios que pretenden arrojar luz sobre las consecuencias energéticas de esta forma de locomoción, así como sobre las posibles presiones selectivas que pudieron afectar a la arquitectura de la pelvis y de las extremidades inferiores de los homínidos. En su conjunto, estas investigaciones han permitido generar y abordar una gran cantidad de hipótesis que, en último término, han contribuido a antiguos debates formulados desde la Paleoantropología.

### 1.3.1. Principales transformaciones energéticas en el género *Homo*.

La evolución humana ha estado caracterizada por procesos de especiación, extinción y dispersión vinculados, en gran medida, a los cambios climáticos o ambientales (DeMenocal, 1995, 2004; Maslin et al., 2014). Por tanto, las hipótesis basadas en cambios específicos en los hábitats y en el comportamiento de forrajeo son las que han prevalecido en las explicaciones sobre la historia de las adaptaciones del género *Homo* (Dart, 1957; Lovejoy, 1981; Potts, 1998).

---

<sup>4</sup> Las principales diferencias entre *Homo erectus* y *Homo ergaster* se hallan en la morfología de la base craneal, de modo que muchas de las investigaciones basadas en el esqueleto postcraneal emplean el término *Homo erectus* en sentido amplio, incluyendo tanto los especímenes africanos como los asiáticos (Anton, 2003). En esta tesis doctoral, también emplearemos el término *Homo erectus* en sentido amplio, incluyendo tanto los especímenes hallados en Asia, como los hallados en África.

## INTRODUCCIÓN

El primer gran cambio en las condiciones ambientales y en los comportamientos de forrajeo que se relacionan con el origen y la diversificación del género *Homo*, tuvo lugar en el Este de África entre los 2,7 y los 0,9 Ma (Antón y Snodgrass, 2012; Antón y Swisher, 2004; Maslin et al., 2014; Wood y Harrison, 2011). En base al registro lacustre de antiguos lagos del Gran Valle del Rift, se ha constatado que estos cambios ambientales se caracterizaron por una tendencia al aumento de la desertificación, interrumpida por períodos húmedos vinculados con la circulación atmosférica (Abell, 1982; Trauth et al., 2005). De esta manera, hace algo más de dos millones de años, cambia profundamente la estructura de las comunidades de mamíferos y la vegetación, y en ese marco se sitúa el origen de los primeros representantes del género *Homo* (Kimbel et al., 1996; Robinson et al., 2017).

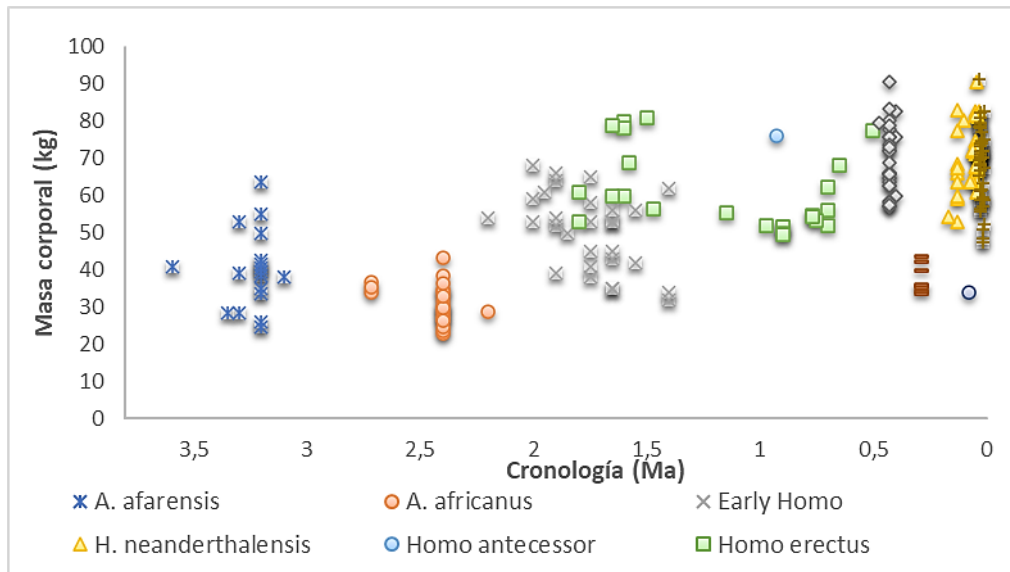
Cuando se describen los restos de *Homo habilis*, fechados entre 1,9 y 1,6 Ma, se destacan tres rasgos para incluirlo en el género *Homo*: el ligero aumento en la capacidad craneal, la reducción en el tamaño de los molares, y la presumible capacidad para realizar herramientas (Leakey, Tobias, y Napier, 1964). Estos tres elementos serían indicios del inicio del comportamiento y de la adquisición de habilidades humanas (Kimbel et al., 1996). Posteriores trabajos han sugerido que el origen de nuestro género vendría marcado, más bien, por un cambio en el comportamiento de forrajeo y en la dieta (Kimbel, 2009; Leonard y Robertson, 1997; Wood y Collard, 1999). Independientemente del debate sobre la relevancia de la carne en la dieta para definir a los primeros representantes del género *Homo*, la introducción de las proteínas y grasas animales en la alimentación, ya sea a través de la caza o del aprovechamiento de la carroña, fue esencial para que tuviera lugar el destacado incremento en la masa corporal y cerebral observado en las especies humanas del Pleistoceno (Aiello y Wheeler, 1995; Leonard y Robertson, 1997; Will, Pablos, y Stock, 2017).

Los primeros representantes del género *Homo* experimentaron un ligero y gradual aumento en la masa corporal y cerebral, lo que también resultó en un aumento de la plasticidad fenotípica de su tamaño (Grabowski et al., 2015; Ruff et al., 2018; Will et al., 2017; Will y Stock, 2015) (**Figura 3**). Sin embargo, el primer gran incremento en el tamaño corporal y cerebral tuvo lugar con la aparición de *Homo erectus*. El cambio de tamaño y de la arquitectura corporal de *H. erectus* habría supuesto importantes beneficios para la termorregulación en condiciones ambientales de incremento de la aridez (Hora et al., 2020; Ruxton y Wilkinson, 2011; Wheeler, 1991). Por otro lado, se ha sugerido que los recursos estaban más dispersos en los ambientes de sabana y, en consecuencia, las áreas de forrajeo de esta especie probablemente fueron más amplias que las de sus ancestros (Leonard y Robertson, 1997). Además, se ha propuesto que el incremento en el tamaño corporal no solo habría afectado a los radios de captación de recursos



## INTRODUCCIÓN

o a los costes de la termorregulación, sino también a los patrones o estrategias del ciclo vital (O'Connell, Hawkes, y Jones, 1999).



**Figura 3.** Evolución temporal de la masa corporal de los homínidos del Pleistoceno. Figura modificada a partir de Will et al. (2017).

Una mayor masa corporal suele implicar, en los mamíferos, un retraso en la edad de madurez sexual y un aumento en la longevidad (Charnov, 1993). En esta línea, recientes estudios sugieren que, si bien los tiempos de crecimiento y desarrollo de *H. erectus* eran más cortos que en los humanos modernos, también eran mayores que en los homínidos que lo precedieron (Dean, 2016; Dean et al., 2001; Dean y Smith, 2009). De esta manera, Wood y Collard (1999) sugieren que *H. erectus* es el primer representante del género *Homo* cuyos patrones del ciclo vital se acercan más a los humanos modernos que a los australopitecos o parántropos. Los cambios en el tamaño y las proporciones corporales, el incremento de la masa cerebral, la reducción del sistema masticatorio, o los cambios en los tiempos del crecimiento y maduración, vienen a demostrar que, con esta especie, la dinámica metabólica experimenta una profunda transformación. En este sentido, Leonard y Robertson (1997) sugieren que, en base al incremento de su masa corporal y asumiendo unos mismos niveles de actividad física, el gasto energético diario de *H. erectus* sería entre un 40% y un 80% mayor que en los australopitecos. De esta manera, un reto tradicional en las investigaciones de Bioenergía aplicadas al registro fósil ha sido conocer las compensaciones energéticas que pudieron surgir a partir de todos estos cambios anatómicos, fisiológicos y del comportamiento de los homínidos.

La hipótesis del tejido costoso ("*expensive tissue hypothesis*") sostiene que el aumento de la energía destinada al mantenimiento de una mayor masa corporal y cerebral en *H. erectus* pudo

## INTRODUCCIÓN

verse favorecida por un cambio en la dieta que permitiera reducir el tamaño de su sistema digestivo y, con ello, el gasto energético de la Tasa Metabólica Basal (Aiello y Wheeler, 1995). Aunque posteriores estudios que incluían correcciones filogenéticas demostraron que la masa cerebral no se correlaciona con la masa del tracto digestivo en los primates (Navarrete et al., 2011), gran cantidad de investigaciones han seguido buscando mecanismos de compensación energética que pudieran haber favorecido el incremento en la masa corporal y cerebral de *H. erectus* (DeCaisen, Williams, y Higham, 2017; Isler y van Schaik, 2006; Powell, Isler, y Barton, 2017). En este sentido, Navarrete et al., (2011) demuestran que aumentar los depósitos de grasa es una estrategia compensatoria que favorece el aumento de la masa cerebral en los mamíferos. En esta línea, Isler y van Schaik (2006) sugieren que el incremento de las demandas metabólicas de los cerebros más grandes pudo verse compensado en la evolución humana por una reducción de la Tasa Metabólica Basal como consecuencia de la disminución de la masa muscular y un aumento de la masa grasa. Por consiguiente, aunque el incremento del tamaño corporal pudo verse favorecido o limitado por varios factores ecológicos o biológicos, las investigaciones sobre las compensaciones energéticas son fundamentales para comprender las consecuencias metabólicas que pudieron tener esas transformaciones en el tamaño y las proporciones corporales de los homínidos.

Se ha propuesto que el incremento continuado del presupuesto energético en el género *Homo*, derivado de la necesidad de mantener un tamaño corporal y cerebral cada vez mayor sin sacrificar los costes de unos patrones del ciclo vital más lentos, requirió de varias compensaciones energéticas (Kramer y Ellison, 2010; Leonard y Robertson, 1996; Leonard et al., 2003, 2006, 2007; Pontzer et al., 2016). Estas compensaciones se pudieron ver favorecidas por la introducción de la carne en la dieta, el empleo del fuego en el procesamiento de los alimentos, o los cambios en los costes de la locomoción a través de las transformaciones en las proporciones corporales (Groopman, Carmody, y Wrangham, 2015; Kramer y Eck, 2000; Leonard y Robertson, 1992; Steudel-Numbers, 2006). Sin embargo, todavía es necesario averiguar si estas transformaciones en las proporciones corporales han podido afectar a la eficiencia del forrajeo y, por consiguiente, al balance energético de los homínidos.

### 1.3.2. Dinámica energética en los neandertales.

La desaparición de *Homo neanderthalensis* en el Pleistoceno superior es uno de los temas tradicionalmente más debatidos en Paleoantropología (Degioanni et al., 2019; Stewart, 2007;

## INTRODUCCIÓN

Trinkaus, 2006; Wolf et al., 2018). En este largo debate, también han jugado un papel importante las modelizaciones y comparaciones de la dinámica energética entre los neandertales y los humanos anatómicamente modernos (Froehle y Churchill, 2009; Mateos et al., 2014; Snodgrass y Leonard, 2009; Sorensen y Leonard, 2001; Steegmann, Cerny, y Holliday, 2002). Así pues, el estudio de la dinámica energética comparada entre neandertales y humanos modernos suele tener como objetivo conocer si los atributos anatómicos o fisiológicos de estas especies contribuyeron a que la aptitud biológica difiriese entre ellas.

Muchas de las aproximaciones que han modelizado la dinámica energética en poblaciones pasadas han realizado estimaciones de la Tasa Metabólica Basal (TMB) en base a la masa corporal, lo cual es posteriormente multiplicado por un factor de actividad física moderado o alto para calcular el gasto energético diario (Carretero et al., 2018; Cordain, Gotshall, y Eaton, 1998; Froehle y Churchill, 2009; Stirling, 1998; Sorensen y Leonard, 2001). De esta manera, se ha estimado que los requerimientos calóricos diarios de los neandertales serían entre 100 y 350 kcal mayores que en los humanos modernos en los mismos ambientes, lo que podría haber supuesto para *Homo sapiens* “una ventaja competitiva sobre los neandertales” (Froehle y Churchill, 2009, p. 96).

Esta metodología se ha aplicado recientemente a algunos individuos de la Sima de los Huesos, estimando unos presupuestos energéticos que varían entre 3270 y 4186 kcal/día, de manera que las diferencias entre las estimaciones mínimas y máximas del gasto energético diario en individuos adultos de la Sima de los Huesos es mayor que la estimada entre neandertales y humanos modernos (Carretero et al., 2018). En esta línea, Heyes y McDonald (2015) muestran que las diferencias en el gasto energético diario entre humanos modernos y neandertales no son estadísticamente significativas si se tienen en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal. Por tanto, lo que suele marcar la diferencia en los resultados de estas aproximaciones son las distintas estimaciones de la masa corporal entre ambas especies.

Además de las estimaciones del presupuesto energético en base a la masa corporal de especímenes fósiles de *H. neanderthalensis*, diversos estudios han resaltado dos factores principales que habrían incidido directamente en la dinámica energética de los neandertales (Froehle y Churchill, 2009; Snodgrass et al., 2009; Snodgrass y Leonard, 2009; Sorensen y Leonard, 2001; Steegmann et al., 2002; Trinkaus, 1984). Estos factores son: los costes de la termorregulación y los altos niveles de actividad física.

## INTRODUCCIÓN

El coste de la termorregulación es la energía que, en los animales endotermos, se destina al mantenimiento de una temperatura corporal constante (Boyle et al., 2013; Farmer, 2003). Una variación significativa de la temperatura corporal en estos animales afectará de manera directa a su crecimiento, supervivencia y reproducción (Farmer, 2003). Por consiguiente, se ha propuesto que los costes de la termorregulación pudieron haber afectado tanto a la supervivencia como a los patrones de crecimiento y desarrollo de *H. neanderthalensis* (Froehle y Churchill, 2009; Mateos et al., 2014; Steegman et al., 2002). La conducción, la convección, la evaporación y la radiación inciden en la capacidad de retención o disipación del calor corporal (Wheeler, 1992). Sin embargo, los costes de la termorregulación no solo se pueden ver afectados por la disponibilidad de vestimenta o de fuego (Wales, 2012), sino también por las proporciones corporales (Aiello y Wheeler, 2003; Collard y Cross, 2017; Wheeler, 1992).

De acuerdo a la regla eco-geográfica de Bergmann, las especies que habitan climas fríos tienen un mayor tamaño corporal que las especies de climas cálidos (Blackburn, Gaston, y Loder, 1999). Por su parte, la regla de Allen sostiene que las especies de climas fríos tienen las extremidades corporales más cortas que las especies de climas cálidos (Allen, 1877). Como resultado de todo ello, las especies de climas fríos tienen un mayor volumen respecto a su superficie corporal. En los humanos, esta relación entre el volumen y la superficie corporal se ve afectada por la estatura y la anchura de la pelvis (Ruff, 1991, 1994). Así pues, la proporción entre la anchura bi-ilíaca y la estatura varía en relación con la latitud geográfica en los humanos modernos, de tal manera que las poblaciones que habitan en latitudes bajas tienen la pelvis (a nivel de la anchura bi-ilíaca) relativamente más estrecha que las poblaciones que viven en climas fríos (Ruff, 1994). Por tanto, se ha propuesto que la arquitectura corporal de los neandertales puede responder a una adaptación a climas fríos, lo cual no solo estaría reflejado en la proporción entre su anchura bi-ilíaca y la estatura, sino también en sus extremidades relativamente cortas (Carretero et al., 2004; Porter, 1999; Weaver, 2009). Por consiguiente, sería esperable que, al igual que ocurre con las poblaciones circumpolares actuales (Katzmarzky, 1994; Leonard et al., 2005), los neandertales también hubieran tenido una alta Tasa Metabólica Basal (TMB) (Froehle y Churchill, 2009; Snodgrass y Leonard, 2009; Steegmann et al., 2002).

Los altos niveles de masa muscular de *H. neanderthalensis*, inferidos a partir de los marcadores de estrés músculo-esqueléticos y de la robustez ósea, no solo habrían afectado a la TMB, sino también a los costes del forrajeo (Froehle y Churchill, 2009; Snodgrass et al., 2009; Trinkaus, 1984). En este sentido, una mayor masa muscular implica una mayor capacidad de realizar determinadas actividades físicas de elevada intensidad, pero también requiere una mayor cantidad de energía para realizar un mismo movimiento corporal (Speakman y Selman, 2003).

## INTRODUCCIÓN

Por tanto, se ha propuesto que “la eficiencia de la subsistencia de estos humanos arcaicos (neandertales) habría sido inferior a la de los humanos más recientes” (Trinkaus, 1986, p. 206), una idea muy extendida en la literatura (Churchill, 2006; Verpoorte, 2006; Weinstein, 2008; sin embargo, véase Sorensen y Leonard, 2001).

Todos estos elementos han llevado a considerar que los neandertales habrían tenido unos requerimientos energéticos mayores que los humanos modernos, lo cual habría afectado tanto a sus estrategias, radios y eficiencia de forrajeo (Verpoorte, 2006), como a su dinámica demográfica (Macdonald et al., 2009). Sin embargo, aunque son muchos los cambios fisiológicos, anatómicos o del comportamiento que han podido afectar al presupuesto energético de estos homínidos del Pleistoceno, hay un componente central que integra la importancia evolutiva de todos ellos: su posible incidencia en el balance energético. Tal y como se ha comentado previamente, la eficiencia del forrajeo es uno de los principales contribuyentes al balance energético diario en las comunidades cazadora-recolectoras (Winterhalder, 1981). Por tanto, todavía es necesario analizar la posible influencia de las proporciones corporales de los neandertales en las ratios de obtención neta de energía para poder evaluar su eficiencia de forrajeo, teniendo siempre en cuenta la incertidumbre asociada a los márgenes de error de las estimaciones de la masa corporal.



**Figura 4** Representación de un grupo de neandertales caminando. Ilustración de Diego Fernández Cueto

### 1.3.3. El coste de la locomoción bípeda

A día de hoy, resulta difícil establecer una antigüedad exacta para la aparición de la locomoción bípeda en el orden de los primates. Se ha propuesto que, durante el Mioceno, *Oreopithecus bambolii* (Khöler y Moyà-Solà, 1997), *Danuvius guggenmosi* (Böhme et al., 2019), *Sahelanthropus Tchadensis* (Zollikofer et al., 2005) y *Orrorin tugenensis* (Galik et al., 2004) podrían haberse desplazado de forma erguida sobre sus extremidades inferiores. Sin embargo, existe un intenso debate sobre el sistema locomotor habitual de estas especies, ya que los vestigios preservados siempre son muy escasos (Wood y Harrison, 2011). El esqueleto casi completo de *Ardipithecus ramidus*, datado en 4,4 Ma, permite conocer mejor la locomoción de esta especie. Aunque hay un mayor consenso al considerar bípeda a *A. ramidus* (White et al., 2009), los largos antebrazos y la curvatura de las falanges sugieren que también pudo desplazarse sobre los árboles (Lovejoy et al., 2009). Más allá del debate sobre la antigüedad y la naturaleza de las primeras formas de bipedestación, hay evidencias directas como las huellas encontradas en Laetoli y datadas en 3,6 Ma (Leakey, 1978), o las recientemente halladas en Creta y datadas en 5,7 Ma (Gierliński et al., 2017), que demuestran que la bipedestación antecedió, con varios millones de años, a la aparición del género *Homo*.

En el marco de los primeros debates sobre la antigüedad de la bipedestación, se propusieron diferentes hipótesis para explicar el origen de esta forma de locomoción. Estas hipótesis incluyen la realización de herramientas y comportamientos de transporte (Hewes, 1961; Washburn, 1967), la termorregulación y adaptación a cambios ambientales (Potts, 1998; Wheeler, 1991), la influencia demográfica y reproductiva (Lovejoy, 1981), o la eficiencia energética (Carrier et al., 1984; Rodman y McHenry, 1980). Por tanto, una de las primeras hipótesis sobre la transición a la bipedestación se basaba en su bajo coste energético (Rodman y McHenry, 1980). Taylor y Rowntree (1973) midieron el gasto energético de la locomoción en humanos y chimpancés, demostrando que, si bien el coste de correr es mayor en humanos, el de caminar no difiere entre la forma bípeda de humanos y la cuadrúpeda de chimpancés. Posteriormente, se demostró que este trabajo no tenía en cuenta la velocidad de la marcha, y una vez la velocidad era estandarizada, los varones tenían un gasto energético un 16% menor que un cuadrúpedo de su mismo peso, mientras que, en el caso de las mujeres, ese gasto era un 27% menor (Leonard y Robertson, 2001). En esta línea, recientes trabajos han mostrado que, en comparación con los grandes simios, los humanos pueden cubrir casi dos veces una determinada

## INTRODUCCIÓN

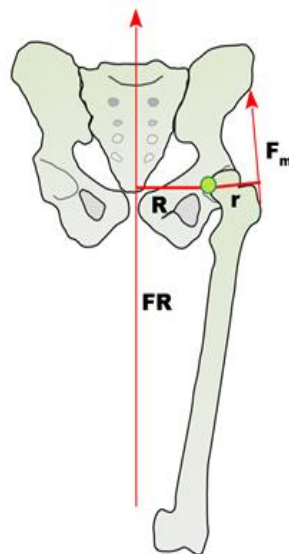
distancia con el mismo número de calorías (Sockol, Raichlen, y Pontzer, 2007). En el contexto del Plioceno, reducir el coste energético de la locomoción habría aportado a los homínidos una ventaja adaptativa mediante la reducción de los costes de forrajeo, lo cual les habría permitido moverse por un territorio mayor sin incrementar el presupuesto energético (Isbell y Young, 1996; Leonard y Robertson, 2001; Rodman y McHenry, 1980; Steudel-Numbers, 1994, 1996), o bien destinar más energía a la reproducción, a tener una esperanza de vida mayor, mayores cerebros, u otros rasgos metabólicamente costosos y que contribuyen a la “paradoja energética humana” (Isbell y Young, 1996; Kramer y Ellison, 2010; Leonard et al., 2003, 2007; Navarrete et al., 2011).

Además del interés por conocer la eficiencia de la locomoción bípeda respecto a la cuadrúpeda de los grandes simios, la evolución en las proporciones corporales de los homínidos sugiere que el coste de la locomoción también fue cambiando a lo largo del Pleistoceno (Gruss, 2007; Hora y Sladek, 2014; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004). Los estudios ecomorfológicos demuestran que el coste de la locomoción en los mamíferos terrestres depende, principalmente, de la fuerza muscular producida para soportar y desplazar la masa corporal (Kram y Taylor, 1990; Taylor et al., 1980), de manera que, a una misma velocidad, la masa corporal y la longitud de los miembros inferiores son los principales factores anatómicos que afectan al gasto energético (Pontzer, 2005, 2007). Una mayor masa corporal requiere una mayor fuerza para ser desplazada, mientras que una mayor longitud de los miembros inferiores permite reducir la ratio de activación muscular para cubrir una determinada distancia. En base a ello, se ha propuesto que el incremento en la longitud de los miembros inferiores de *H. erectus* pudo compensar su mayor masa corporal en comparación con los australopitecos y que el aumento de masa corporal y la disminución en la longitud de pierna de *H. neanderthalensis* habría supuesto un mayor gasto energético en la locomoción de esta especie, lo cual podría haber afectado a su eficiencia de forrajeo y a su supervivencia (Froehle y Churchill, 2009; Hora y Sladek, 2014; Steudel-Numbers, 1996, 2006; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004; Verpoorte, 2006; sin embargo, véase Sorensen y Leonard, 2001).

Si bien la mayor parte de las investigaciones que han analizado la eficiencia energética de la locomoción en homínidos extintos se han basado en la masa corporal y en la longitud de los miembros inferiores, las proporciones de la pelvis también pueden afectar de forma significativa al coste de la locomoción. Los abductores de la cadera estabilizan la pelvis durante la fase de balanceo de la marcha, y la fuerza que deben ejercer estos músculos puede ser estimada a partir del modelo estático de la ventaja mecánica efectiva (Biewener et al., 2004). La ventaja mecánica efectiva de los abductores de la cadera es el efecto palanca determinado por la distancia

## INTRODUCCIÓN

existente entre el centro de gravedad corporal, el acetábulo y la longitud del cuello del fémur (**Figura 5**). Una mayor anchura bi-acetabular en relación a la longitud del cuello del fémur es desventajosa para la eficiencia de la locomoción, en tanto que requiere una mayor fuerza por parte de los abductores de la cadera. Este modelo para estimar la fuerza que debe ejercer un músculo, o conjunto de músculos, así como las tensiones a las que está sometido el hueso, ha sido ampliamente empleado para explicar las compensaciones biomecánicas asociadas al incremento de la masa corporal en la evolución de los mamíferos (Biewener, 1989). De esta manera, cuando una especie incrementa su tamaño corporal a lo largo de su evolución, sus proporciones corporales no aumentan de forma isométrica, puesto que la tensión a la que se someterían las articulaciones sería insostenible. Para compensarlo, es habitual que incremente la ventaja mecánica efectiva de los músculos que actúan en torno a sus articulaciones. Este modelo biomecánico para analizar la fuerza requerida por los músculos y las tensiones a la que se someten las articulaciones, también ha sido ampliamente utilizado para valorar la eficiencia de la bipedestación en los homínidos (Crompton et al., 1998; Lovejoy, 2005; McHenry, 1975). En base a ello, se propuso la hipótesis del dilema obstétrico.



**Figura 5** Modelo biomecánico que predice la fuerza ejercida por los abductores de la cadera, asumiendo que la fuerza de reacción (FR) pasa por el centro de masa corporal. La ventaja mecánica efectiva de los abductores estaría definida por el cociente  $r/R$ , donde  $r$  es el efecto palanca de los abductores, cuya fuerza debe igualar a la determinada por la gravedad y la masa del sujeto (FR), que se puede ver aumentada o disminuida en base a la longitud de la palanca R. De esta manera, durante la marcha, la fuerza de abducción (Fm) es igual a  $FR * 1/(r/R)$ . Modificado de Warrener et al., (2015).

La hipótesis del dilema obstétrico sostiene que la dificultad del parto en los humanos modernos y la altricialidad de los neonatos guardan relación con dos presiones selectivas opuestas que



## INTRODUCCIÓN

afectaron a la arquitectura de la pelvis en nuestra especie: por un lado, los humanos habrían necesitado una pelvis suficientemente amplia para dar a luz neonatos con cabezas relativamente grandes; por otro, la selección natural habría favorecido las pelvis estrechas, en tanto que una reducción de la anchura bi-acetabular habría aumentado la ventaja mecánica de los abductores y, con ello, la eficiencia de la locomoción (Washburn, 1960; Zihlman y Bruner, 1979). Por tanto, una de las hipótesis que más se han empleado para explicar la peculiar estrechez de la pelvis en los humanos modernos y la altricialidad de sus neonatos se basa en las demandas antagónicas que ejercen sobre la pelvis los costes de la locomoción y el alumbramiento de grandes bebés (Arsuaga et al., 1999; Huseynov et al., 2016; Krogman, 1951; Rosenberg, 1992; Rosenberg y Trevathan, 1995; Trevathan y Rosenberg, 2000; Wells, DeSilva, y Stock, 2012; Wittman y Wall, 2007; Gruss y Schmitt, 2015; sin embargo, véase Dunsworth et al., 2012 y Dunsworth, 2018). No obstante, esta hipótesis ha sido recientemente cuestionada por diversos experimentos de bioenergética y cinemática.

Warrener et al., (2015) han demostrado que los abductores de la cadera solo contribuyen al diez por ciento del gasto energético de la locomoción, lo que los autores consideran muy poco como para apoyar la hipótesis del dilema obstétrico. Por otro lado, también se ha demostrado que una mayor anchura bi-ilíaca incrementa la rotación de la pelvis en el plano transversal, lo que permite aumentar la longitud del paso y disminuir su frecuencia (Gruss, Gruss, y Schmitt, 2017; Whitcome, Miller, y Burns, 2017). En base a ello, Gruss et al., (2017) sugieren que la anchura pélvica de los australopitecos pudo compensar el mayor coste locomotor derivado de unas piernas cortas en comparación con *Homo erectus*. En esta línea, se ha demostrado que una mayor anchura bi-trocantérica también contribuye a incrementar la longitud de zancada y reduce la frecuencia del paso (Wall-Scheffler y Myers, 2013), favoreciendo una mayor flexibilidad en la velocidad óptima de la marcha (Wall-Scheffler, 2012a). Además, una mayor distancia entre las alas ilíacas de la pelvis se ha relacionado con una reducción en la actividad de los músculos aductores y de los isquiotibiales durante la marcha, lo que sugiere que podría reducir el coste energético de la locomoción (Wall-Scheffler et al., 2010). Sin embargo, en el momento en el que se inició la presente tesis doctoral, todavía no se había cuantificado la influencia de la anchura bi-ilíaca en el coste calórico de la locomoción, de manera que los modelos que estimaban el gasto energético de caminar en homínidos del Pleistoceno no habían incorporado el efecto de esta variable de la pelvis (Kramer, 1999; Steudel-Numbers, 2006; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004; Wall-Scheffler, 2012a; Wall-Scheffler y Myers, 2013, 2017; Wall-Scheffler, Geiger, y Steudel-Numbers, 2007). Esta limitación cobra especial relevancia cuando se tiene en cuenta que una de las hipótesis más empleadas para explicar la estrechez de

la pelvis en los humanos modernos se basa, precisamente, en su influencia en los costes de la locomoción.

### 1.4. Justificación de la presente investigación.

Hemos visto que las proporciones corporales de los homínidos son los principales elementos empleados para realizar las estimaciones de sus requerimientos metabólicos. En concreto, las aproximaciones al presupuesto energético de los homínidos se han basado en estimaciones de su Tasa Metabólica Basal en base a la masa corporal, lo cual es posteriormente multiplicado por un factor de actividad física. Si bien estas aproximaciones contribuyen a conocer los requerimientos calóricos de estas especies, todavía es necesario que las aproximaciones a la dinámica energética de los homínidos no solo se centren en el presupuesto energético, sino también en la influencia que pueden tener las proporciones corporales en el coste calórico de actividades físicas concretas. En este sentido, la locomoción y el transporte de pesos son actividades básicas y habituales en los viajes de forrajeo de todas las comunidades cazadoras-recolectoras (Binford, 2001; Hurtado et al., 1985; Lupo, 2006), de manera que la cuantificación del gasto energético de estas actividades físicas es interesante para ser integrado en el marco de la Teoría del Forrajeo Óptimo.

Los modelos empleados para la estimación del coste de la locomoción en homínidos extintos han utilizado regresiones basadas en la masa corporal y en la longitud del fémur o de la pierna de humanos actuales. Sin embargo, la extrapolación entre las mediciones antropométricas en sujetos *in vivo* y aquellas realizadas sobre material osteológico presenta una serie de limitaciones. Por un lado, la longitud máxima del fémur solo puede ser medida, en humanos vivos, mediante técnicas invasivas como los Rayos X o la Tomografía Axial Computarizada. Por razones éticas, este tipo de métodos invasivos suelen estar prohibidos en estudios experimentales como el que aquí presentamos. Mediante las técnicas antropométricas estándar, la variable más parecida que se puede medir en sujetos *in vivo* es la longitud trocantérica del fémur, consistente en la distancia entre el trocánter mayor y el cóndilo lateral del fémur (Lavelle, 1974; Sládek et al., 2000). Sin embargo, en la literatura especializada de Paleoantropología, la longitud trocantérica del fémur es muy raramente aportada. Por tanto, sería conveniente poder estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica en los sujetos que participan en los experimentos de bioenergética experimental.

## INTRODUCCIÓN

De esta manera, podría ampliarse de forma significativa el número de especímenes fósiles a los que aplicar las ecuaciones predictivas del gasto energético de la locomoción.

Si bien hay varias las investigaciones que modelizan el coste de la locomoción en especies extintas de homínidos en base a su longitud de fémur y la masa corporal (Kramer, 1999; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004; Steudel-Numbers, 2006), estas aproximaciones nunca han incorporado la influencia que tiene la anchura bi-ilíaca de la pelvis. Así pues, aunque diversos trabajos sugieren que una pelvis más estrecha reduce el coste energético de la locomoción (Washburn, 1960; Wells, DeSilva, y Stock, 2012; Zihlman y Brunner, 1979), hay muchos otros trabajos que sostienen que una mayor anchura bi-ilíaca podría aumentar la eficiencia locomotora (Wall-Scheffler y Myers, 2010; Wall-Scheffler y Myers, 2017; Whitcome, Miller, y Burns, 2017). Además, todavía no hay modelos predictivos que incorporen el efecto de esta variable para realizar estimaciones de gasto energético en especies extintas de homínidos. Como hemos visto anteriormente, esta es una limitación importante para el debate sobre las presiones selectivas que han podido afectar a las proporciones de la pelvis a lo largo de la evolución humana. Por tanto, esta será otra problemática que se abordará en la presente tesis doctoral.

Como se ha comentado previamente, existe un largo debate en Paleoantropología sobre los requerimientos energéticos que pudieron afectar la eficiencia del forrajeo y, en consecuencia, al balance energético de los homínidos del Pleistoceno (Froehle et al., 2013; Froehle y Churchill, 2009; Heyes y MacDonald, 2015; Sorensen y Leonard, 2001). En esta línea, varias investigaciones han estudiado cómo pueden afectar a la ratio de ganancia de energía en los viajes de forrajeo factores como la orografía del terreno (Brannan, 1992; Henry et al., 2017), el tamaño de la carcasa transportada (Brannan, 1992; Kramer, 2004), o el grado de procesamiento de los recursos (Burger et al., 2005; Houston, 2011). Sin embargo, hasta la fecha no se han abordado las consecuencias que pueden tener las proporciones corporales que afectan al coste de la locomoción para el retorno calórico en las expediciones de búsqueda y aprovisionamiento de alimentos. Por ello, todavía es necesario conocer si la masa corporal y las proporciones corporales que afectan al gasto energético de la locomoción y transporte de pesos también pueden afectar al Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y al Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF).

En base a todas estas problemáticas, planteamos las hipótesis y objetivos que regirán la estructura y el contenido de la presente tesis doctoral. A continuación, se detallan estas hipótesis y objetivos.

### 1.5. Hipótesis, objetivos y estructura de la tesis doctoral.

La presente tesis doctoral se inserta dentro de una línea de investigación desarrollada por los grupos de Paleofisiología y Ecología humana y Paleoecología de Mamíferos del CENIEH (Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana), liderados por los doctores Ana Mateos y Jesús Rodríguez, que pretende modelizar el coste de las actividades físicas realizadas por las poblaciones cazadoras-recolectoras del Pleistoceno. Para ello, la Dra. Ana Mateos ha desarrollado, desde 2011, un programa de energética experimental que se ha implementado en el Laboratorio de Bioenergía y Análisis del Movimiento del CENIEH, con diferentes protocolos de evaluación antropométrica, de composición corporal y de calorimetría indirecta ventilatoria para estudios experimentales con sujetos *in vivo*. Por tanto, como objetivo general, la presente tesis pretende contribuir al conocimiento sobre la dinámica energética en las poblaciones humanas del Pleistoceno y sus implicaciones para los procesos evolutivos del ser humano mediante el empleo de técnicas de bioenergética experimental. Para ello, hemos establecido una serie de objetivos específicos en torno a dos hipótesis que pretendemos testar:

**Hipótesis 1.** Una mayor anchura bi-ilíaca de la pelvis reduce el coste energético de la locomoción.

- Objetivo 1. Conocer la influencia de la masa corporal, de la longitud del fémur y de la anchura bi-ilíaca de la pelvis en el gasto energético de la locomoción en humanos actuales.
- Objetivo 2. Facilitar la extrapolación de los resultados obtenidos en sujetos *in vivo* a especies fósiles mediante ecuaciones predictivas que permitan estimar la longitud máxima del fémur en los sujetos que participaron en los experimentos de bioenergía.
- Objetivo 3. Establecer modelos predictivos que, incluyendo el efecto de la anchura de la pelvis y la longitud del fémur, permitan estimar el gasto energético de la locomoción en homínidos extintos.
- Objetivo 4. Estimar y comparar el gasto energético de la locomoción en distintas especies de homínidos.

**Hipótesis 2.** Las proporciones corporales que afectan al coste de la locomoción han podido afectar a la ratio de retorno calórico durante la búsqueda y aprovisionamiento de alimentos por parte de los homínidos del Pleistoceno.

- Objetivo 5. Evaluar si la influencia de las proporciones corporales en el coste de la locomoción y el transporte pesos ha podido afectar de forma significativa a la ratio de retorno calórico en los viajes de búsqueda y aprovisionamiento de alimentos por parte de los homínidos.
- Objetivo 6. Valorar si los modelos de forrajeo óptimo aplicados a contextos del Pleistoceno deberían tener en cuenta el efecto de la arquitectura corporal de los homínidos.

En lo que respecta a la estructura de la tesis doctoral, además del presente capítulo de **Introducción**, la tesis se ha dividido en un total de seis capítulos más. El segundo capítulo es **Material y Métodos**, donde se detallan los procedimientos llevados a cabo para la toma de datos y su análisis estadístico. Este capítulo se divide en cuatro apartados: **Experimento de locomoción y transporte de pesos**, donde describimos la muestra y los procedimientos para la toma de datos antropométricos, de composición corporal y de gasto energético en sujetos *in vivo*; **Antropometría en colecciones osteológicas**, donde se describe la muestra y los procedimientos que se han llevado a cabo para la toma de datos antropométricos en muestras osteológicas; **Procesamiento de datos y análisis estadístico**, donde detallamos los procedimientos llevados a cabo para analizar los datos obtenidos; y, finalmente, **Datos osteométricos de homínidos fósiles**, donde describimos la muestra de fósiles de la que se han obtenido, mediante revisión bibliográfica, las medidas antropométricas empleadas en la tesis doctoral.

El tercer capítulo es **Resultados**. Aquí se presentan los datos obtenidos en el transcurso de las investigaciones que permiten abordar las hipótesis anteriormente comentadas. Este capítulo se divide en un total de cinco apartados. El primer apartado es **Estimación de la longitud máxima del fémur**, donde se presentan los resultados obtenidos a partir de las mediciones antropométricas en colecciones osteológicas. Por tanto, en este apartado damos a conocer las ecuaciones predictivas que se han empleado para estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica de los sujetos que han participado en los experimentos de bioenergía. El segundo apartado es **Antropometría, composición corporal y gasto energético en humanos modernos**. En este apartado se presentan los resultados obtenidos a partir de las mediciones

## INTRODUCCIÓN

antropométricas, de composición corporal y de gasto energético en sujetos *in vivo* que han participado en el experimento de bioenergía. El tercer apartado del capítulo de **Resultados** es **Relación entre antropometría y gasto energético**. Aquí presentamos los resultados de la estadística multivariante que pretende conocer la influencia de las proporciones corporales en el coste energético de la locomoción y en las ratios de retorno calórico en los viajes de forrajeo. En el cuarto apartado de **Resultados**, titulado **Eficiencia de la locomoción en especies extintas de homínidos**, presentamos los resultados de aplicar las ecuaciones predictivas para estimar el coste de la locomoción en diferentes especies de homínidos. Finalmente, en el apartado de **Eficiencia del forrajeo en especies extintas de homínidos** presentamos los resultados de aplicar las ecuaciones predictivas para estimar los índices de eficiencia de forrajeo a diferentes especies de homínidos.

El cuarto capítulo se titula **Discusión**. Aquí se ofrece una lectura integrada de los distintos resultados obtenidos con esta investigación. De esta manera, en este capítulo se integran los resultados obtenidos en el marco de los debates actuales sobre la eficiencia de la locomoción en los homínidos del Pleistoceno, de las consecuencias energéticas en la evolución de algunas proporciones corporales, de las presiones selectivas que han afectado a la anchura de la pelvis de nuestra especie, y de las implicaciones de los resultados obtenidos para la aplicación de modelos de forrajeo óptimo en especies del Pleistoceno. Este capítulo se ha dividido en los siguientes apartados: **Limitaciones, Aportaciones y Consideraciones finales**. En el apartado de **Limitaciones** analizamos las principales limitaciones de la investigación que se ha llevado a cabo durante el transcurso de esta tesis doctoral. En **Aportaciones** se analizan las principales contribuciones de la presente tesis doctoral para los estudios de Bioenergía que aplican modelos predictivos a los homínidos del Pleistoceno, así como las aportaciones derivadas de las estimaciones de la eficiencia del forrajeo en especies extintas de homínidos y sus implicaciones paleofisiológicas y paleoecológicas. Finalmente, en **Consideraciones finales** analizamos brevemente las líneas que se podrán abordar en el futuro en base a las limitaciones y a los interrogantes que han ido surgiendo durante el desarrollo de las investigaciones aquí presentadas.

El siguiente capítulo es el de **Conclusiones**. Aquí se resumen las contribuciones más relevantes de este trabajo de investigación. Posteriormente, en el capítulo de **Bibliografía** se incluye una lista con las referencias bibliográficas empleadas en la elaboración de esta monografía. Finalmente, se presenta un último capítulo titulado **Anexos**, donde incluimos el material suplementario al que se irá haciendo referencia a lo largo del manuscrito. En este último capítulo también se ha incluido una publicación en la revista *American Journal of Physical Anthropology*

## INTRODUCCIÓN

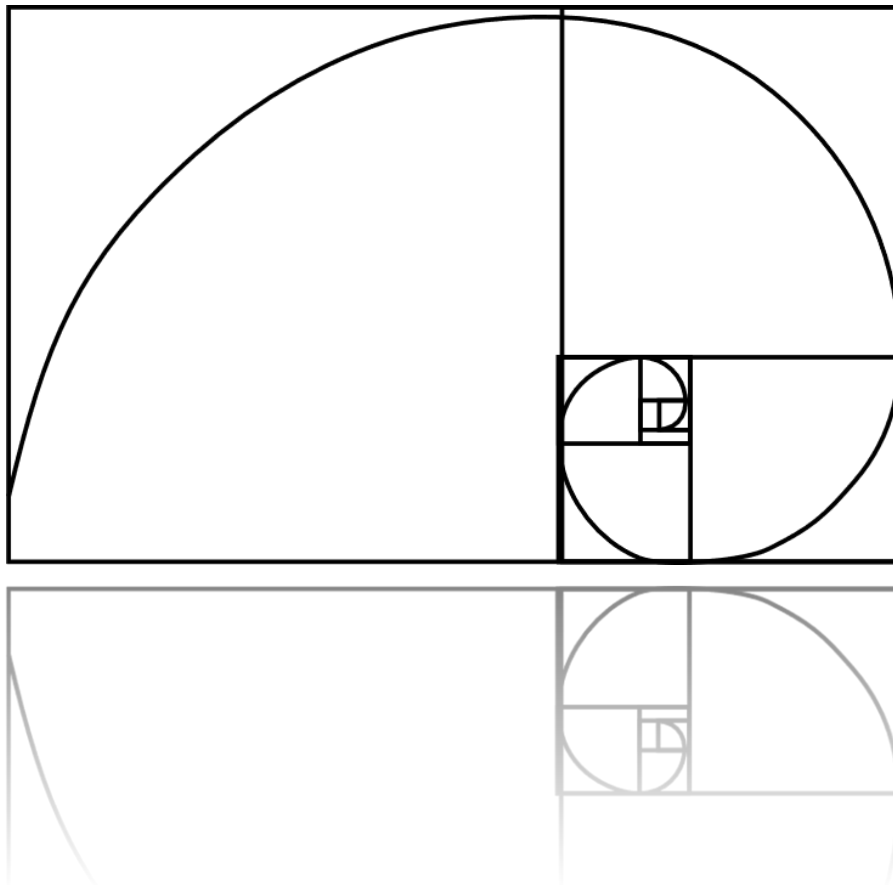
y que forma parte de los trabajos llevados a cabo durante el transcurso de la presente tesis doctoral.





# CAPÍTULO II

## MATERIAL Y MÉTODOS





### 2. MATERIAL Y MÉTODOS

Los materiales y métodos empleados en esta tesis doctoral se orientan a obtener, analizar y comparar dos conjuntos de datos: por un lado, los datos de gasto energético, composición corporal y antropometría de sujetos *in vivo* mientras realizan actividades de locomoción y transporte de pesos. Con ello, buscaremos las asociaciones entre algunas proporciones corporales y el gasto energético, lo que nos permitirá obtener modelos predictivos que sean aplicados a especies extintas de homínidos. Como análisis complementario y auxiliar de la metodología empleada, también pretendemos obtener y analizar datos osteométricos del fémur en colecciones osteológicas, lo que nos permitirá superar algunas de las limitaciones de la antropometría realizada en sujetos vivos, tal y como se ha comentado en los apartados previos. A continuación, se describirán los materiales y los métodos empleados para el cumplimiento de los objetivos de esta investigación.

#### 2.1. Experimento de locomoción y transporte de pesos

Este experimento fue llevado a cabo en el laboratorio de BioEnergía y Análisis de Movimiento del CENIEH en el año 2015. Corresponde a un proyecto experimental, liderado por la Dra. Ana Mateos, titulado “*Actividad física y supervivencia en el Pleistoceno*” (BioE1-CEIC1480). Los datos utilizados en esta tesis doctoral (Mateos, 2020) forman parte del proyecto experimental BioE1-CEIC1480 y han sido extraídos de *EVOBREATH DataBase*, gestionada por los doctores Ana Mateos y Jesús Rodríguez. Una vez planteado el proyecto de investigación, en el que colaboró el grupo de Paleofisiología y Ecología Humana junto al grupo de Paleoecología de Mamíferos del CENIEH, fue enviado por la Dra. A. Mateos al Comité Ético del Hospital Universitario de Burgos (HUBU) para recibir su aprobación ética y garantizar el cumplimiento de la legislación vigente respecto a la toma, almacenaje y utilización de datos personales. A este respecto, cabe destacar que toda la información personal fue anonimizada, siguiendo así las normas de la Declaración de Helsinki (Goodyear, Krleza-Jeric, y Lemmens, 2003). Una vez aprobado el estudio por parte del Comité Ético del HUBU (Ref. CEIC 1480), se realizó la búsqueda de personas que quisieran participar voluntariamente en el estudio. A continuación, se definen los criterios de exclusión de la muestra de voluntarios, los equipamientos técnicos empleados y los protocolos que se han aplicado en este experimento.

### 2.1.1. La muestra de voluntarios/as

La búsqueda de voluntarios que quisieran participar en este estudio se realizó mediante charlas informativas para buscar la participación de compañeros del mismo centro de trabajo o de los entornos más cercanos. La muestra de personas voluntarias que, finalmente, participó en el estudio de locomoción y transporte de pesos fue escogida en base a unos criterios de exclusión que tuvieron como objetivo eliminar el efecto de determinadas variables en el resultado de las pruebas experimentales. Estos criterios fueron los establecidos por la Dra. A. Mateos en 2013 para los estudios experimentales realizados en el Laboratorio de Bioenergía del CENIEH. Por tanto, las personas que, libremente, quisieron participar en este estudio, debieron cumplir con los siguientes requisitos:

- Tener entre 18 y 50 años de edad.
- En caso de las mujeres, acudir a las mediciones en fase lútea.
- No fumar.
- No tomar ningún tipo de medicación.
- No tomar anticonceptivos hormonales.
- No padecer diabetes mellitus en tratamiento farmacológico.
- No padecer hiper/hipotiroidismo.
- No estar embarazada ni en estado de lactancia.
- No padecer cáncer.
- No ser portador de VIH o estar en tratamiento farmacológico.
- No padecer enfermedad neurodegenerativa.
- No padecer ninguna patología musculoesquelética, cardíaca o respiratoria.
- No padecer ninguna enfermedad que impida la realización de las pruebas.

Como procedimiento establecido en el proyecto de investigación BioE1, a los voluntarios que cumplieron todos estos requisitos, se les informó más detalladamente de las pruebas que tendrían que hacer en el laboratorio. Se han seguido los protocolos experimentales de la Dra. Mateos, establecidos desde 2011, en el laboratorio: un Protocolo de Antropometría, un Protocolo de Composición Corporal y un Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria. Todos ellos fueron aplicados a lo largo de una misma mañana en el laboratorio de BioEnergía y Análisis de Movimiento del CENIEH. Una vez los procedimientos eran explicados y el voluntario o voluntaria no tenía ninguna duda, se le entregaba una hoja de consentimiento informado que tenía que firmar antes de empezar las mediciones. En este documento se detallaba

expresamente que, de acuerdo con la Ley Orgánica LOPD 15/1999 y la Ley 14/2007 de Investigación Biomédica, los datos personales no serían utilizados en las investigaciones, de manera que todos sus datos quedarían vinculados a un código alfanumérico. Por otro lado, en el consentimiento informado también se especificaba el carácter voluntario de su participación y, por tanto, la opción que tenía el participante de abandonar las pruebas siempre que quisiera. Finalmente, se hacía saber que no existían riesgos específicos para la salud al participar en esta investigación.

### 2.1.2. Protocolo de Antropometría

Se tomaron medidas antropométricas a todos los voluntarios empleando un estadiómetro Harpenden para la estatura, una báscula digital estándar para el peso corporal, una cinta antropométrica estándar para las circunferencias o perímetros corporales, y un antropómetro Holtain para las medidas lineales del cuerpo. En el caso de las medidas bilaterales, a los participantes zurdos se les midió el lado izquierdo y a los diestros, el derecho. Todas estas variables antropométricas fueron tomadas en base a diferentes estándares publicados en la literatura especializada (CDC, 2015; Eston y Reilly, 2013; Norton y Olds, 1996). Aunque el Protocolo de Antropometría consiste en un total de diecisiete medidas antropométricas que fueron aplicadas a todos los sujetos que han participado en el experimento, a continuación solo se describirán las que se han empleado en la presente tesis doctoral:

- Estatura (cm). Longitud vertical máxima del cuerpo. El sujeto se descalza, la cabeza es colocada en plano horizontal de Frankfort y los hombros, nalgas y talones tocan la superficie posterior del estadiómetro. Entonces se baja el tope móvil del estadiómetro hasta tocar la cabeza del sujeto (CDC, 2015).
- Masa corporal (kg). Fuerza que genera el efecto de la gravedad en el cuerpo humano. El sujeto, vistiendo ropa ligera y descalzo, se sitúa erguido sobre una báscula electrónica, mirando al frente (CDC, 2015).
- Anchura bi-ilíaca (cm). Distancia entre las crestas ilíacas de la pelvis. En posición erguida, se mide la distancia entre los puntos más laterales de la espina ilíaca derecha e izquierda (Norton y Olds, 1996).
- Anchura bi-trocantérica (cm). Distancia entre los trocánteres del fémur. En posición erguida, se mide la distancia entre el trocánter mayor del fémur derecho y el del fémur izquierdo (Norton y Olds, 1996).

- Longitud trocantérica del fémur (cm) Extensión máxima del fémur que puede ser medida en sujetos *in vivo*. En posición erguida, se mide la distancia entre el trocánter mayor del fémur y el cóndilo lateral (Lavelle, 1974; Sládek et al., 2000).

### 2.1.3. Protocolo de Composición Corporal

#### 2.1.3.1 Bases

La composición corporal de un organismo vivo refleja la acumulación de nutrientes a partir de la ingesta nutricional (Kyle, Piccoli, y Pichard, 2003; Wells y Fewtrell, 2006). Los componentes de la composición corporal, los tejidos y órganos, son las estructuras que conforman la masa corporal de los seres vivos (Vargas, Lancheros, y Barrera, 2011). Por tanto, los análisis de composición corporal permiten conocer la contribución de los distintos tejidos y órganos corporales al peso total del sujeto. En los apartados previos, se ha visto que el peso corporal es el principal contribuyente a la Tasa Metabólica Basal (TMB) en los mamíferos; sin embargo, requiere más energía el mantenimiento de un gramo de masa magra que un gramo de masa grasa. Por otro lado, siempre es preferible emplear la composición corporal que el Índice de Masa Corporal (IMC) para evaluar la condición física de una persona, ya que este tipo de índices no distinguen adiposidad de musculatura. Si bien la presente tesis doctoral no pretende analizar la influencia de los distintos tejidos corporales en el gasto energético, sí se hace necesaria la aplicación del Protocolo de Composición Corporal para verificar que la muestra tiene valores adecuados de masa grasa y masa magra. En este sentido, los rangos normales de masa grasa en los humanos oscilan entre el 13,4% y el 21% de la masa corporal en los hombres, y entre el 24,6% y el 33,2% en las mujeres (Kyle et al., 2003).

Para el análisis de la composición corporal, se empleó el método de Bioimpedancia eléctrica, que se basa en una propiedad física del cuerpo humano que depende del agua y de los electrolitos: su conductividad. Así pues, la cantidad de agua y electrolitos de los distintos tejidos y órganos corporales hacen que la conductividad de cada tejido al paso de una corriente sea diferente. De esta manera, este método permite conocer la hidratación de una persona y distinguir los tejidos con más contenido de agua, como los músculos, y aquellos con bajo contenido de agua, como la grasa o los huesos. Para ello, la Bioimpedancia eléctrica se basa en la medición de tres variables principales: la resistencia (R), la reactancia inductiva ( $X_L$ ), y la

reactancia capacitiva ( $X_C$ ) (Quesada-Leyva et al., 2016). La reactancia inductiva se expresa de la siguiente manera:

$$X_L = a * f * L$$

donde  $X_L$  es la reactancia inductiva en ohmios,  $a$  es una constante,  $L$  es la inductancia en henrios, y  $f$  es la frecuencia en Hz. Por su parte, la reactancia capacitiva se expresa de la siguiente manera:

$$X_C = 1 / a f C$$

donde  $X_C$  es la reactancia capacitiva en ohmios,  $a$  es una constante,  $f$  es la frecuencia en Hz, y  $C$  la capacidad de conductividad que se mide. A partir de la resistencia ( $R$ ), la reactancia capacitiva ( $X_C$ ) y la reactancia inductiva ( $X_L$ ), se puede conocer la impedancia ( $Z$ ):

$$Z = \sqrt{R^2 + (X_C^2 - X_L^2)}$$

donde  $Z$  es la impedancia en ohmios. La impedancia, por tanto, es una función específica de la resistividad que depende de la sección, longitud, y contenido de un elemento. Por ello, el análisis de Bioimpedancia eléctrica requiere que, previamente, se especifique la estatura y el peso del sujeto en el propio *software* del equipo. Sin embargo, el cuerpo humano no es uniforme ni en forma ni en composición iónica, lo que afecta a la precisión de la Bioimpedancia eléctrica. Por consiguiente, la aplicación de este método requiere la estandarización o el control de determinados factores, como la temperatura ambiental, la ingestión de bebida o comida por parte del sujeto, o el haber realizado actividad física en las horas previas a la prueba (Quesada-Leyva et al., 2016). Una vez se estandarizan los procedimientos de aplicación de la Bioimpedancia eléctrica (serán detallados en el apartado 3.1.3.3. *Procedimiento*), este método ofrece una gran precisión (Dehghan y Merchant, 2008; Segal et al., 1985).

### 2.1.3.2. Equipamiento

Este método fue empleado con un analizador portátil AKERN BIA 101 y el *software* *BodyGram Pro* (v2010) (**Figura 6**). Se trata de un equipo de Bioimpedancia eléctrica que realiza las mediciones en el cuerpo entero. El equipo emplea una monofrecuencia de corriente de 50 kHz que, a diferencia de la técnica de multifrecuencia, no atraviesa las membranas celulares. El analizador (tetrapolar) AKERN® BIA 101 está equipado con cuatro electrodos que, mediante cables, conectan el analizador con la superficie de la piel del sujeto. Estos electrodos emiten y reciben la corriente alterna, ofreciendo al instante los datos de resistencia ( $R$ ) y reactancia

## MATERIAL Y MÉTODOS

capacitiva ( $X_c$ ). Estos valores son introducidos en el *software BodyGram Pro*® (v2010), que automáticamente permite generar y guardar los informes con los datos de la composición corporal. Estos informes contienen la siguiente información: código identificativo del sujeto, edad (años), sexo, peso (kg), estatura (cm), masa magra (kg), masa grasa (kg), masa muscular (kg), grasa esencial (kg), agua intracelular (l) y agua extracelular (l).



**Figura 6** Fotografía del analizador AKERN® BIA 101. Fotografía de Guillermo Zorrilla-Revilla, (2016).

### 2.1.3.3. Procedimiento

Para la aplicación del Protocolo de Composición Corporal, se siguieron las recomendaciones del *National Institutes of Health* (NIH, 1996), orientadas a estandarizar las mediciones de composición corporal. Para la realización de este protocolo, los procedimientos del laboratorio marcan unas recomendaciones que todos los participantes de los estudios experimentales han de cumplir antes de realizar las pruebas:

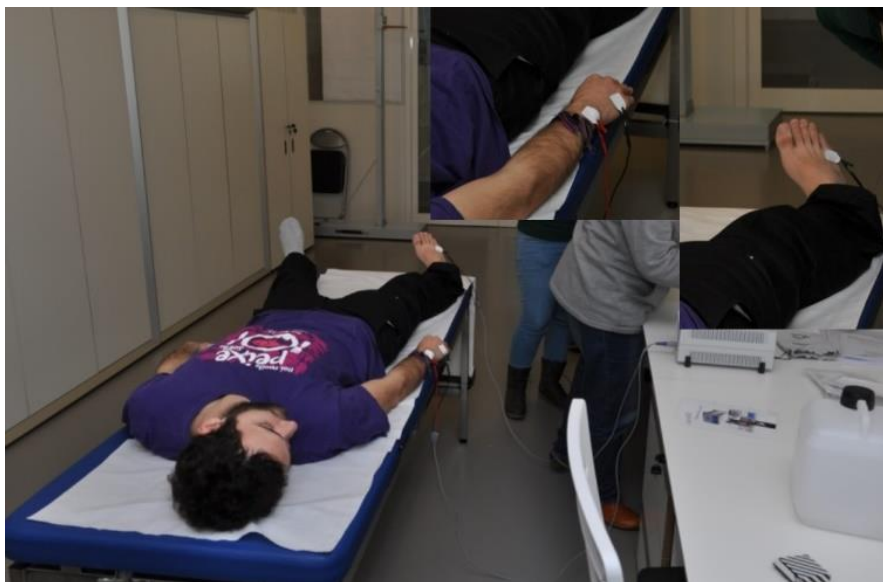
- No tomar alcohol.
- Venir en ayunas a las pruebas.
- No tomar líquidos en las cuatro horas previas a las pruebas.
- No hacer ejercicio físico intenso en las cuatro horas previas a las pruebas.
- No vestir ninguna prenda ni adorno metálico el día de las mediciones.

Tras la aplicación del Protocolo de Antropometría, aplicamos el Protocolo de Composición Corporal a cada voluntario/a. En primer lugar, se introdujeron los datos de estatura, peso, sexo



## MATERIAL Y MÉTODOS

y edad en el *software BodyGram Pro* (v2010). Posteriormente, cada voluntario se descalzó y se acostó en una camilla en posición decúbito supino, con los brazos separados del tronco y las piernas sin contacto entre ellas. Se esperó en torno a un minuto para permitir una distribución más homogénea de los fluidos corporales del sujeto. Mientras tanto, se colocaban los cuatro electrodos sobre la piel del sujeto, de tal manera que dos electrodos fueron colocados en la muñeca derecha como estimuladores y otros dos, como receptores, en el tobillo derecho (**Figura 7**). Desde los estimuladores, se emite una carga eléctrica de 50 KHz que recorre el cuerpo del sujeto hasta llegar a los dos electrodos del tobillo, donde los sensores miden la resistencia y la reactancia. Estas medidas fueron introducidas al momento en el *software* y se generaron los informes de composición corporal. Estos informes fueron imprimidos, los datos se introdujeron en la base de datos y los resultados de la composición corporal fueron explicados a cada voluntario/a.



**Figura 7** Un participante al que se le está aplicando el Protocolo de Composición Corporal. Fotografía tomada por Jesús Rodríguez y publicada en Vidal-Cordasco et al., (2017b).

### 2.1.4. Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria

#### 2.1.4.1. Bases

Siempre se ha asociado la idea de vida con la generación de calor corporal (McLean et al., 1987), si bien esta idea no llegó a materializarse en técnicas y fórmulas específicas hasta que, en el siglo

XVIII, Lavoisier y Laplace definieron el término de “caloría”<sup>5</sup> y realizaron las primeras mediciones de consumo de oxígeno y gasto energético en seres humanos (Milla et al., 2008). Con ello, se demostró que el metabolismo genera calor y consume oxígeno, principio básico para todas las técnicas de medición del gasto energético (McLean et al., 1987).

La Calorimetría consiste en la medición del calor producido por un cuerpo como consecuencia de la energía metabólica producida con la oxidación de los diferentes sustratos de los alimentos. Sin embargo, la Calorimetría Indirecta ventilatoria no estima la energía gastada en base al calor corporal, sino que emplea la relación estequiométrica de las reacciones químicas de los sustratos energéticos con el oxígeno, lo que genera dióxido de carbono, agua y calor en el cuerpo humano. Tal y como se ha visto en el apartado de **Principios y bases de la bioenergía**, el cuerpo humano necesita constantemente energía para mantener la homeostasis y el funcionamiento de los órganos vitales, lo que exige una utilización constante de glucosa, ácidos grasos y oxígeno. A partir de la combinación de estos elementos, se produce la molécula de adenosina de trifosfato (ATP) mediante la fosforilación oxidativa, generando dióxido de carbono y agua (Mtaweh et al., 2018). Por tanto, la ratio de consumo de O<sub>2</sub> y producción de CO<sub>2</sub> es un indicador indirecto muy preciso del gasto energético (McLean et al., 1987). Cada litro de oxígeno consumido por el cuerpo equivale a 5,05 kcal (McArdle, Katch, y Katch, 2001), de manera que a partir del volumen de oxígeno que consume una persona y el dióxido de carbono que produce se puede determinar el gasto energético. Por tanto, la Calorimetría Indirecta ventilatoria es un método no invasivo que mide la producción de energía y la ratio de oxidación de los distintos sustratos a partir de las mediciones de la concentración del volumen oxígeno consumido (VO<sub>2</sub>) y del volumen dióxido de carbono producido (VCO<sub>2</sub>) (Leonard, 2012; Pinheiro Volp et al., 2011). Además de la medición del intercambio gaseoso durante la respiración, la Calorimetría Indirecta ventilatoria también puede utilizar mediciones de las pérdidas de Nitrógeno urinario (UN) para estimar la ratio de oxidación proteica. Por tanto, la Calorimetría Indirecta ventilatoria se basa en tres principios:

- 1) Todo el oxígeno consumido es empleado por el metabolismo oxidativo.
- 2) Todo el dióxido de carbono producido es generado por la oxidación de los nutrientes.
- 3) Todo el nitrógeno de la oxidación de las proteínas puede ser medido a través de la orina.

En base a esto, el equipo calcula el gasto energético aplicando la fórmula de Weir (1949):

$$GE \text{ (kcal/día)} = [3,941 * (VO_2) * + 1,11 * (VCO_2)] * 1,44 - 2,17 * (UN)$$

---

<sup>5</sup> Una kilocaloría (kcal) equivale a la cantidad de calor necesaria para incrementar 1°C un litro de agua.

Donde GE es el gasto energético expresado en kilocalorías por día,  $VO_2$  es el consumo de oxígeno en mililitros/ minuto,  $VCO_2$  es el dióxido de carbono producido en mililitros/ minuto, y UN es el nitrógeno urinario medido en gramos/día (Matarese, 1997). Cabe señalar que la pérdida de Nitrógeno urinario (UN) influye en menos de un 1% en el gasto energético (Milla et al., 2008), de manera que, cuando no se dispone de análisis de orina del sujeto, como en el experimento incluido en esta tesis, el equipo emplea un valor estándar de UN (Cardinal Health, 2008). Todos los factores que pueden afectar al consumo de oxígeno y a la producción de dióxido de carbono afectarán a los resultados de la Calorimetría Indirecta ventilatoria. Por tanto, es imprescindible que durante las mediciones haya una presión atmosférica, una humedad y una temperatura ambiental constantes. Por otro lado, el sujeto debe cumplir una serie de requisitos, como estar en ayunas, no haber ingerido alcohol, o no estar en tratamiento farmacológico. Todas estas normas y requisitos están resumidos en los criterios de exclusión del apartado **Muestra de voluntarios/as**.

### 2.1.4.2. Equipamiento

Para la aplicación del Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria, se utilizó el equipo *Master Screen CPX de CareFusion-JAEGER®* (Figura 8). El equipo consiste en un sistema de circuito abierto, en el que los volúmenes de oxígeno y de dióxido de carbono son medidos a través de una mascarilla que lleva el sujeto y que está conectada a un espirómetro. El sujeto respira el aire del ambiente a través de una mascarilla conectada a un tubo que contiene una válvula de doble flujo conectada a un sistema que registra los cambios en el volumen respiratorio a tiempo real. Dicho medidor del flujo de aire, conocido como “sensor Triple V”, tiene una resolución de 10 mililitros/ segundo y una precisión de  $\pm 2\%$  (Cardinal Health, 2008). Dicho volumen de aire inspirado y expirado pasa por unos analizadores o sensores de gas que, al entrar en contacto con el aire, produce una reacción electroquímica que mide la concentración de  $O_2$  y  $CO_2$  con un margen de error inferior al 1% (Cardinal Health, 2008). De esta manera, se mide el volumen de oxígeno consumido y dióxido de carbono producido a tiempo real, con cada respiración del sujeto. Por otro lado, el equipo también dispone de un pulsómetro con el que se monitoriza el ritmo cardíaco y la saturación de oxígeno en sangre. Cabe señalar que este equipo es habitualmente empleado en la investigación biomédica no solo para la medición de parámetros de la fisiología metabólica, sino también para la medición de otras variables como los umbrales

## MATERIAL Y MÉTODOS

aeróbicos y anaeróbicos, entre otros. Sin embargo, para la presente tesis doctoral, solo nos hemos centrado en los datos de gasto energético.



**Figura 8** Laboratorio de Bioenergía del CENIEH, donde se muestra el equipo de Calorimetría Indirecta ventilatoria y el monitor en que se ven a tiempo real las variables medidas. Fotografía de Guillermo Zorrilla-Revilla (2016)

El equipo de Calorimetría Indirecta ventilatoria está conectado a un tapiz rodante *hp COSMOS*<sup>®</sup>, modelo LE-200 CLT. De esta manera, se puede configurar y programar cada protocolo de medición para que la prueba tenga una determinada duración y la cinta avance a una determinada velocidad e inclinación. El *software* del equipo (*LabManager IntelliSupport*<sup>®</sup>v.5,7) permite dividir las pruebas y escoger el rango de tiempo de medición que se desea guardar, promediando los valores medidos en veinticuatro horas. Este *software* permite generar y guardar los informes con los datos o medidas que el usuario desee. En el caso del presente experimento, los informes, estandarizados en el laboratorio y generados tras cada medición, recogen las siguientes variables: código identificativo del sujeto, duración de la prueba (minutos), pulsaciones (latidos/minuto), saturación de oxígeno en sangre (%), gasto energético (kcal/24 horas), volumen de oxígeno (ml/24 horas), volumen de dióxido de carbono (ml/24 horas), consumo de carbohidratos (g/24 horas), consumo de grasas (g/24 horas) y consumo de proteínas (g/24 horas).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### 2.1.4.3. Procedimiento

#### 2.1.4.3.1. Gasto Energético en Reposo

El primer paso en la aplicación del Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria fue calibrar el equipo. Para ello, el *software* analiza las condiciones de temperatura, humedad y presión atmosférica del laboratorio. Estos valores los comprobamos con otro termómetro disponible en el laboratorio. Tras ello, el equipo emplea una bombona con diferente concentración de gases para calibrar los analizadores del volumen y de la composición del aire. Una vez están calibrados los analizadores y sensores del equipo, se introducen los siguientes datos del sujeto en el *software* del equipo: código identificativo, estatura, peso, edad y sexo. Tras ello, pasamos a medir el Gasto Energético en Reposo (GER) a los participantes (**Figura 9**).



**Figura 9** Una voluntaria a la que se le está aplicando el Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria para medir su Gasto Energético en Reposo (GER). Fotografía de Guillermo Zorrilla-Revilla, (2016).

Para la medición del GER, cada voluntario estuvo acostado en la camilla sin dormirse durante media hora (**Figura 9**). Mientras, la mascarilla y el pulsómetro que estaban conectados al calorímetro monitorizaban y registraban las pulsaciones, la saturación de oxígeno en sangre y el intercambio de gases a tiempo real. Durante la prueba del GER, el sujeto debía permanecer completamente acostado, relajado, en silencio y moviéndose lo mínimo posible. Acabada la medición del GER, se generaron y guardaron los informes y ficheros en la base de datos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### 2.1.5. Gasto Energético de la locomoción y transporte de pesos

Siguiendo el diseño experimental presentado por la Dra. Mateos (Ref. CEIC 1480), tras las mediciones del Gasto Energético en Reposo (GER), se realizaron las mediciones de gasto energético durante la locomoción y el transporte de pesos mediante la Calorimetría Indirecta ventilatoria. Para la medición del gasto energético de la actividad física, se empleó el tapiz rodante del equipo (*hp COSMOS*<sup>®</sup>, modelo LE-200 CLT). Sobre él, los voluntarios realizaron un total de cuatro pruebas de locomoción de once minutos cada una. Todas estas pruebas fueron realizadas sin inclinación y a una velocidad constante de 4 km/h (**Figura 10**).



**Figura 10** Una voluntaria a la que se le está aplicando el Protocolo de Calorimetría Indirecta ventilatoria para medir su gasto energético durante el transporte de pesos. Fotografía de Guillermo Zorrilla-Revilla, (2016).

Se eligió la velocidad de 4 km/h para realizar este experimento por dos motivos: en primer lugar, es una velocidad próxima a la velocidad óptima estimada en otras especies de homínidos (Dingwall et al., 2013); además, también es muy similar a la empleada en otros estudios de este tipo (Gomeñuka et al., 2014; Steudel-Numbers, 2006; Wall-Scheffler, 2012a). Tal y como se ha comentado anteriormente, uno de los objetivos del experimento era evaluar la influencia de algunas proporciones corporales en el coste de la locomoción y transporte de pesos. En este sentido, las condiciones y equipamientos del laboratorio de BioEnergía y Análisis de Movimiento del CENIEH nos han permitido estandarizar toda una serie de factores que afectan al gasto

energético y que, por tanto, podrían incidir en esa relación entre la antropometría y el coste de la locomoción (velocidad de la marcha, temperatura y presión atmosférica constantes, inclinación del suelo, etc.).

En la primera de las pruebas, los voluntarios anduvieron sin ningún peso extra; en la segunda, anduvieron con una mochila de 5 kg en la espalda; en la tercera prueba, con una mochila de 10 kg; y, finalmente, en la cuarta prueba, con una mochila de 15 kg. Estos pesos fueron transportados en una mochila a la espalda por dos razones: por un lado, se ha demostrado que llevar pesos en una mochila es el método más eficiente energéticamente de transportar una carga (Abe et al. , 2004); por otro, porque transportar pesos en la espalda es una de las formas más habituales de transporte de carcasas en las comunidades cazadora-recolectoras (Binford, 2001; Hurtado et al., 1985; Lupo, 2006). Cada una de las pruebas de locomoción tuvo una duración total de 11 minutos, de los cuales el primer minuto fue eliminado a la hora de hacer la evaluación. Entre una prueba y la siguiente, los participantes descansaron sentados durante un tiempo aproximado de cinco minutos. Tras las cuatro pruebas de locomoción y transporte de pesos, los informes fueron generados, guardados y explicados a los participantes.

### 2.2. Antropometría en colecciones osteológicas

Apenas se han hallado fémures y tibias asociados a un mismo individuo en el registro fósil del Pleistoceno. Esta es una limitación si se tiene en cuenta que cualquier modelización del coste de la locomoción debería tener en cuenta la longitud de los miembros inferiores (Pontzer, 2005, 2012b). Por tanto, algunas estimaciones sobre la eficiencia de la locomoción en especies extintas de homínidos han estimado la longitud total de la pierna de los especímenes fósiles asumiendo que la longitud de la tibia es el 85% de la longitud del fémur, un dato obtenido a partir del índice crural de algunas especies de homínidos (Trinkaus, 1981; Walker y Leakey, 1993). Sin embargo, este método probablemente esté sobreestimando la longitud de pierna de los neandertales, así como los de algunas especies como *H. habilis* (Studel-Numbers y Tilkens, 2004; Studel-Numbers, 2006). La alternativa es emplear la longitud del fémur en lugar de la longitud de la pierna (Gruss, 2007; Pontzer, 2012b). No obstante, es importante tener presente que la longitud trocántica del fémur no suele ser aportada en la literatura. Por ello, disponer de ecuaciones predictivas que permitan estimar la longitud máxima del fémur a partir de la trocántica ayudaría a hacer las extrapolaciones entre la antropometría realizada en humanos actuales y la realizada sobre material fósil.

Gruss (2007) ha evaluado la eficiencia de la locomoción en distintas especies de homínidos a través de mediciones de cinemática en humanos modernos. Para hacer la extrapolación entre la antropometría realizada en sujetos vivos y la antropometría realizada sobre el material fósil, Gruss (2007) empleó una regresión lineal que pone en relación la longitud máxima del fémur con la longitud trocantérica. Sin embargo, la ecuación propuesta por Gruss (2007) está basada en una muestra osteológica compuesta por cincuenta y dos individuos norteamericanos, cuyas dimensiones antropométricas pueden ser sustancialmente diferentes a las poblaciones mediterráneas. Por consiguiente, todavía es necesario obtener estas ecuaciones predictivas para estimar la longitud máxima del fémur en poblaciones humanas del Sur de Europa.

### 2.2.1. La muestra esquelética

Se han tomado medidas del fémur en dos colecciones osteológicas identificadas, localizadas en la Universidad de Coímbra (Portugal): la “Colección de Esqueletos Identificados” y la “Colección de Esqueletos Humanos Identificados del siglo XXI” (Ferreira et al., 2014). Así pues, cada esqueleto tenía asociado un registro en el que se especificaba su nombre, edad, sexo, lugar de nacimiento, causa de muerte y lugar de muerte. Para la presente tesis doctoral, solo se tomaron los datos de edad de muerte y sexo de cada individuo.

La “Colección de Esqueletos Identificados” está formada por 504 individuos, tanto infantiles como adultos y ancianos, que murieron entre 1904 y 1936. La otra colección empleada fue la “Colección de Esqueletos Humanos Identificados del siglo XXI”, compuesta también por esqueletos de personas de diferentes edades que murieron entre 1995 y 2008. Se han empleado las dos colecciones con el objetivo de ampliar el tamaño muestral ya que, en torno a un tercio de los individuos de la “Colección de Esqueletos Identificados”, es mayor de 60 años de edad, y en la “Colección de Esqueletos Humanos Identificados del siglo XXI” no hay una buena preservación de los restos. De esta manera, se ha conseguido que, empleando las dos muestras, se pudiera medir un total de 626 fémures, pertenecientes a 313 individuos de ambos sexos que perecieron con edades comprendidas entre los 18 y los 60 años.

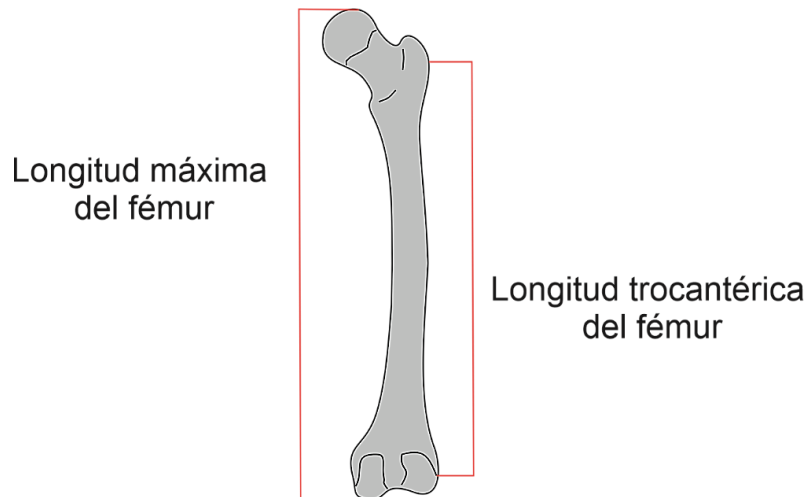
### 2.2.2. Métodos de medición



## MATERIAL Y MÉTODOS

Mediante una cinta antropométrica estándar y una tabla osteométrica se tomaron las siguientes medidas del fémur:

- o Longitud máxima del fémur (cm). Distancia entre el punto más superior de la cabeza femoral al punto más inferior del cóndilo medial (**Figura 11**).
- o Longitud trocantérica del fémur (cm). Distancia entre el trocánter mayor del fémur y el cóndilo lateral (**Figura 11**).



**Figura 11** Representación de las dos medidas del fémur que se han tomado en las colecciones osteológicas.

Siguiendo el procedimiento establecido en trabajos previos de Antropología física y Antropología forense (Abledu et al., 2016; Khanal et al., 2017), cada variable del fémur se midió dos veces y se hizo la media. En el caso de las medidas bilaterales, como las del fémur, se recomienda medir ambos lados y, posteriormente, hacer la media (Buikstra y Ubelaker, 1994; Norton y Olds, 1996). Por consiguiente, la longitud máxima del fémur y la longitud trocantérica del fémur se midieron dos veces tanto el lado izquierdo como en el derecho, con lo que posteriormente se hizo la media.

### 2.3. Procesamiento de datos y análisis estadístico

Una vez obtenidos los datos antropométricos, de composición corporal y de gasto energético, se comprobó que tuviesen una distribución normal y se aplicó una estadística descriptiva. Para realizar esta descripción de los datos, tanto en el caso del experimento de locomoción y transporte de pesos, como con las medidas antropométricas en las colecciones osteológicas,

empleamos gráficos de dispersión, tablas con la media y la desviación típica de las variables y gráficos de caja-bigotes. Aplicamos principalmente tres tipos de procedimientos estadísticos para analizar las posibles diferencias en los valores de las distintas variables. El test de la *t* de Student (Zimmerman, 1987) ha sido aplicado para comparar la media de las variables antropométricas, de composición corporal y de gasto energético de la muestra de humanos actuales que mostrasen una distribución normal. Siempre se tuvo en cuenta el sexo de la muestra a la hora de buscar diferencias estadísticamente significativas entre las variables antropométricas, de composición corporal y de gasto energético. Posteriormente, aplicamos un test *post-hoc* consistente en la corrección de Bonferroni con el objetivo de evitar los errores de Tipo I (Napierala, 2012). Con el objetivo de investigar posibles diferencias estadísticamente significativas en las estimaciones de gasto energético y eficiencia de forrajeo en especies extintas de homínidos, se aplicó el test no paramétrico de *Kruskal-Wallis* por ser el más adecuado para comparar varias muestras compuestas por menos de treinta casos y más de uno (McKight y Najah, 2010). Todos estos análisis estadísticos se efectuaron con el programa *Stargraphics CENTURION* y *SPSS*.

Uno de los objetivos específicos de la presente tesis doctoral es obtener una ecuación predictiva para estimar la longitud máxima del fémur en humanos actuales a partir de la longitud trocánterica. Tal y como se ha visto anteriormente, dicha ecuación nos permitiría estimar la longitud máxima del fémur en los humanos actuales que han participado en el experimento de bioenergía y, de esta manera, la longitud máxima del fémur podría ser incluida en los modelos predictivos como variable predictora para estimar el coste de la locomoción en especies extintas de homínidos. Para ello, hemos aplicado una regresión lineal simple empleando como variable independiente la longitud máxima del fémur medida en colecciones osteológicas, mientras que la longitud trocánterica se ha empleado como variable dependiente. Para este análisis se tuvo en cuenta el sexo de los individuos, de manera que se analizó el intercepto y la pendiente del modelo lineal para hombres y mujeres mediante el programa *R software*, con el paquete "*smatr*" (Warton et al., 2012).

La precisión de un modelo se puede definir como el grado de correspondencia entre los valores pronosticados y los observados (McCall, 1982). De esta manera, es habitual emplear la técnica de validación cruzada para comprobar la precisión de una ecuación predictiva. Para ello, el conjunto de datos original se divide aleatoriamente en dos subconjuntos: uno de entrenamiento, con el que se obtiene la ecuación predictiva, y otro de validación, con el que se comprueba la precisión del modelo (Browne, 2000). Normalmente, el tamaño del conjunto de validación es del 20% del total de la muestra, mientras que el conjunto de entrenamiento está

formado por el 80% restante de los casos (Algahtani y White, 2016). Esta proporción del 80% del total de casos como muestra de entrenamiento frente al 20% restante como muestra de validación se justifica por el principio de Pareto<sup>6</sup> (Algahtani y White, 2016).

Una vez separada, de manera aleatoria mediante la aplicación *Data Sampling* de *XLSTAT*, la muestra de entrenamiento (n= 250) y la muestra de validación (n=63), empleamos los siguientes indicadores para evaluar la precisión del modelo construido con la muestra de entrenamiento: el coeficiente de correlación (r) y de determinación (r<sup>2</sup>), el error estándar de la estimación (en inglés, *Standard Error of the Estimate*) y el error medio absoluto (en inglés, *Mean Absolute Error*). El coeficiente de correlación es el cociente entre la covarianza y el producto de las desviaciones típicas de dos variables (McCall, 1982). Por tanto, el coeficiente de correlación representa el grado de relación entre dos variables. El error estándar de la estimación (EEE) es la raíz cuadrada de la diferencia entre el valor observado y el predicho, todo ello dividido entre el número de observaciones y elevado al cuadrado (Henning y Cooper, 2011). Por su parte, el error absoluto medio (EAM) es la diferencia absoluta entre el valor observado y el predicho por un modelo, de manera que si el valor del EAM es negativo el valor predicho es menor que el observado y viceversa (Willmott y Matsuura, 2005). Todos estos valores fueron obtenidos mediante el programa *R software*, con los paquetes “*tidyverse*” (Wickham et al., 2019) y “*caret*” (Kuhn, 2008). Para los gráficos, se empleó el mismo programa estadístico con el paquete “*ggplot2*” (Wickham, 2011). Una vez obtenidos los modelos predictivos y valorado los distintos indicadores de precisión que acabamos de exponer, aplicamos la ecuación predictiva a los sujetos que componen la muestra de validación. Tras ello, calculamos la diferencia entre el valor predicho en la muestra de validación y el valor observado en la misma (Saco-Ledo et al., 2019). Siguiendo los procedimientos de estudios previos (Zorrilla-Revilla et al., 2017) esta diferencia entre el valor predicho y el observado se convirtió en porcentaje y se compararon los valores obtenidos.

Otro de los objetivos específicos de la presente tesis doctoral es evaluar la influencia de algunas variables antropométricas en el gasto energético de caminar. Siguiendo los procedimientos llevados a cabo en estudios previos de bioenergía (Hora y Sladek, 2014; Wall-Scheffler, 2012a), el primer minuto de gasto calórico en cada medición fue desechado, analizando los diez últimos minutos restantes de cada medición de actividad física. Una vez obtenidos los datos de gasto

---

<sup>6</sup> El principio de Pareto sostiene que, en muchos eventos, el 20% de los elementos generan el 80% del efecto. Es decir, que una población pequeña suele contribuir a la mayor parte del efecto. Esto ha dado lugar a la conocida como regla del 80/20 que se aplica en diferentes ámbitos, desde la estadística hasta la economía o la computación (Kim et al., 2017).

energético, estos fueron estandarizados en todos los análisis a kcal/hora y expresados de dos modos diferentes:

- 1) Gasto energético bruto (G-B) (en inglés, *GrossCOT*). Es el coste de caminar una determinada distancia, incluyendo los costes de mantener una posición erguida del cuerpo, así como el gasto metabólico vinculado al mantenimiento de las funciones fisiológicas básicas.
- 2) Gasto energético neto (G-N) (en inglés, *NetCOT*). Es el gasto energético de caminar una determinada distancia, pero excluyendo el Gasto Energético en Reposo. De esta manera, el G-N refleja la energía destinada exclusivamente a la locomoción, sin tener en cuenta el gasto energético destinado al mantenimiento de las funciones fisiológicas básicas.

Normalmente, en las comparaciones interespecíficas del gasto energético el número de calorías se suele dividir por la masa corporal del sujeto (Brown et al., 2004; Hora y Sladek, 2014). Por tanto, en el presente trabajo también hemos corregido por la masa corporal (MC) tanto el gasto energético bruto (G-B/MC) como el gasto energético neto (G-N/MC) de locomoción.

Estudiar las correlaciones entre variables corporales y el gasto energético debe lidiar con un problema: la correlación existente entre las distintas variables antropométricas. Para solventar este problema, se puede emplear una regresión lineal múltiple por mínimos cuadrados y por pasos hacia adelante. En este tipo de regresiones, en cada “paso” se incluye una variable independiente y se examina si esta debe permanecer en el modelo en base a dos criterios: 1) si explica una parte significativa de la varianza que no explican las variables independientes anteriores y 2) si la colinealidad entre las variables independientes no es alta (Freckleton, 2002). Para comprobar que la multicolinealidad no está afectando a los resultados, el Factor de Inflación de la Varianza (*Variance Inflation Factor*) debe ser siempre menor que cinco (Belsley, 1991; O’Brien, 2007). De esta manera, hemos aplicado una regresión lineal por mínimos cuadrados y por pasos hacia adelante para conocer la influencia de las proporciones corporales en el gasto energético bruto (G-B) y neto (G-N) de la locomoción, comprobando en todo momento el Factor de Inflación de la Varianza. Estos análisis se efectuaron con los programas *Stargraphics CENTURION* y *SPSS*.

Otro de los objetivos específicos de esta tesis es evaluar si las variables antropométricas que afectan al coste de la locomoción también se correlacionan con los índices de eficiencia de forrajeo y, por tanto, pueden afectar a la ratio de retorno calórico. Para ello, se han combinado los datos del gasto energético de caminar con aquellos del transporte de pesos. Cada carga de

## MATERIAL Y MÉTODOS

5, 10 y 15 kg que transportaron los voluntarios durante el experimento fueron asumidos como recursos alimenticios, de modo que se estimaron las calorías aportadas por un peso equivalente de masa animal. En tanto que pretendemos conocer cómo las proporciones corporales pueden afectar a ese retorno calórico independientemente del tipo de recurso alimenticio obtenido, los valores de energía utilizados para los recursos transportados representan un valor estándar basado en el aporte calórico de una muestra de 21 especies de mamíferos diferentes y habituales en los conjuntos arqueológicos del Pleistoceno (**Tabla 1**). El contenido calórico de una carcasa varía dependiendo de su porcentaje de materia comestible y su composición de músculo y grasa. Siguiendo los procedimientos llevados a cabo en investigaciones previas (Byers y Ugan, 2005; Eaton y Konner, 1985; Lupo y Schmitt, 2016), en este trabajo esos porcentajes de masa comestible fueron aplicados al peso transportado por cada sujeto (**Tabla 1**).

Especie	Peso en vida (kg)	Referencia	Energía (kcal/kg)	Biomasa comestible (%)	Referencia	Energía obtenida a partir de las carcasas		
						kcal/5 kg	kcal/10 kg	kcal/15 kg
<i>Cervus elaphus</i>	160	Rodríguez-Gómez et al., (2014)	1200	69	Madrigal y Holt (2002)	4140	8280	12420
<i>Bison antiquus</i>	900	Byers y Ugan (2005)	1090	60	Byers y Ugan (2005)	3270	6540	9810
<i>Odocoileus hemionus</i>	85	Byers y Ugan (2005)	1200	60	Byers y Ugan (2005)	3600	7200	10800
<i>Ovis candensis</i>	75	Byers y Ugan (2005)	1200	60	Byers y Ugan (2005)	3600	7200	10800
<i>Antilocapra americana</i>	56,4	Byers y Ugan (2005)	1140	60	Byers y Ugan (2005)	3420	6840	10260
<i>Loxodonta africanus</i>	4104	Lupo (2016)	1250	42	Lupo (2016)	2625	5250	7875
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	130	Lupo (2016)	1200	50	Lupo (2016)	3000	6000	9000
<i>Oryx gazella</i>	215	Lupo (2016)	1140	50	Lupo (2016)	2850	5700	8550
<i>Aepyceros melampus</i>	51	Lupo (2016)	1200	65	Lupo (2016)	3900	7800	11700
<i>Giraffa camelopardis</i>	983	Lupo (2016)	1140	60	Lupo (2016)	3420	6840	10260
<i>Syncerus scaffer</i>	533	Lupo (2016)	990	60	Lupo (2016)	2970	5940	8910
<i>Tauritragus oryx</i>	337	Lupo (2016)	1140	65	Lupo (2016)	3705	7410	11115

## MATERIAL Y MÉTODOS

Especie	Peso en vida (kg)	Referencia	Energía (kcal/kg)	Biomasa comestible (%)	Referencia	Energía obtenida a partir de las carcasas		
						kcal/5 kg	kcal/10 kg	kcal/15 kg
<i>Equus quagga</i>	239	Lupo (2016)	1330	55	Lupo (2016)	3657,5	7315	10972,5
<i>Tragelaphus strepisceros</i>	215	Lupo (2016)	1140	50	Lupo (2016)	2850	5700	8550
<i>Sylvicapra grimmia</i>	18,5	Lupo (2016)	1140	80	Lupo (2016)	4560	9120	13680
<i>Raphicerus campestris</i>	11,5	Lupo (2016)	1140	80	Lupo (2016)	4560	9120	13680
<i>Otocyon megalotis</i>	3,6	Lupo (2016)	1140	83	Lupo (2016)	4731	9462	14193
<i>Pedetes capensis</i>	3,5	Lupo (2016)	1230	85	Lupo (2016)	5227,5	10455	15682,5
<i>Oryctolagus sp.</i>	1,5	Lyman (2008)	1140	50	Lyman (2008)	2850	5700	8550
<i>Lepus sp.</i>	2,42	Byers y Ugan (2005)	1140	60	Byers y Ugan (2005)	3420	6840	10260
<i>Sylvagus sp.</i>	1,1	Byers y Ugan (2005)	1140	60	Byers y Ugan (2005)	3420	6840	10260
					<b>Media</b>	3608,4 (σ 699)	7216,8 (σ 1399,9)	10825,1 (σ 2099,9)

**Tabla 1.** Datos de las especies de animales empleados para estimar la ganancia calórica de obtener 5, 10 y 15 kg de recursos cárnicos. El porcentaje de biomasa comestible de cada especie está compuesto por el porcentaje de carne y grasa de acuerdo a las referencias citadas en la tabla. Dichos porcentajes fueron aplicados a la carga transportada para estimar la biomasa comestible de los pesos transportados. Las calorías obtenidas para cada recurso específico fueron obtenidas a partir de la base de datos sobre composición de los alimentos de la United States Department of Agriculture (USDA) (USDA, 2016).  $\sigma$  = desviación típica.

Para analizar cómo pueden afectar las variables antropométricas al retorno calórico, se estimaron a partir de los datos de gasto energético de locomoción y transporte de pesos los dos índices más habituales en los modelos de forrajeo óptimo: el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) (en inglés, *Net Rate of Energy Gain*) y el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) (en inglés, *Foraging Energy Efficiency*). El Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) se calculó siguiendo la fórmula propuesta por Orians y Pearson (1979):

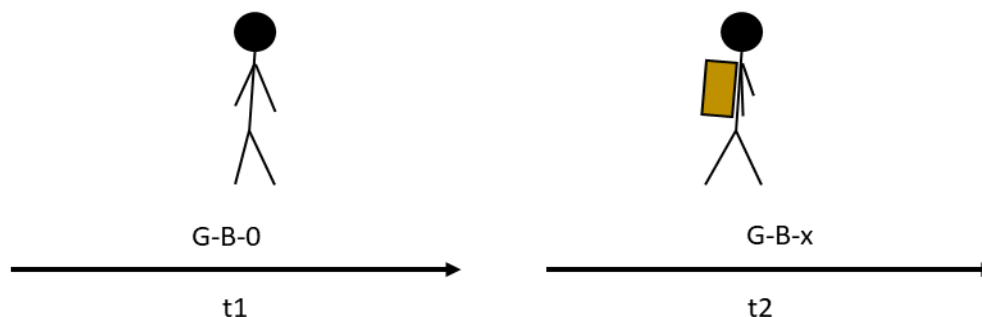
$$(1) \text{ El Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) } = \frac{\text{energía adquirida} - \text{energía gastada}}{\text{tiempo}}$$

## MATERIAL Y MÉTODOS

El Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) refleja la ganancia calórica aportada por los recursos alimenticios en base al tiempo requerido para obtenerlos y transportarlos. Como se ha comentado anteriormente, la energía obtenida fue estimada de acuerdo al tamaño de la carga transportada y a su porcentaje de peso comestible (**Tabla 1**). La energía gastada refleja el coste de caminar hasta el lugar de los recursos y el coste de su transporte hasta el mismo punto de partida inicial. Por tanto:

$$(2) \text{ Energía gastada} = G-B-0 * t1 + G-B-x * t2$$

G-B-0 es el gasto energético bruto de caminar sin ninguna carga un determinado periodo de tiempo ( $t1$ ), mientras que G-B-x refleja el gasto energético bruto de volver al punto de partida cargando un peso de  $x$  kg de recursos alimenticios obtenidos. Nótese que  $x$  en este estudio siempre será 5, 10 o 15 kg de peso, en tanto que son las cargas que han transportado los voluntarios durante el experimento. Con el objetivo de simplificar las comparaciones, se ha asumido que el tiempo invertido en caminar sin cargas ( $t1$ ) es el mismo que el invertido en transportar los recursos hasta el mismo punto de partida ( $t2$ ) ( $t1=t2$ ) (**Figura 12**).



**Figura 12** Ilustración que muestra los componentes empleados para calcular la energía gastada. G-B-0 es el gasto energético bruto de caminar sin cargas adicionales durante un determinado período de tiempo ( $t1$ ), mientras que G-B-x es el gasto energético de caminar con  $x$  kg de peso durante otro determinado período de tiempo ( $t2$ ). La energía gastada es igual a la suma de  $G-B-0 * t1$  más  $G-B-x * t2$ .

El Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) (en inglés, *Foraging Energy Efficiency*) refleja la cantidad de energía obtenida en un viaje de forrajeo en relación a la energía invertida (Stabentheiner y Kovac 2016):

$$(3) \text{ Índice de Eficiencia de Energía (IEF)} = \frac{\text{energía obtenida} - \text{energía gastada}}{\text{energía gastada}}$$

Por tanto, la principal diferencia entre el IEF y el IGNE estriba en los criterios de optimización: mientras que el IGNE refleja la ratio de energía obtenida por unidad de tiempo invertida en el viaje de forrajeo, el IEF refleja la ratio de energía obtenida por unidad de energía gastada (Stabentheiner y Kovac, 2016). Hemos examinado cómo el IGNE y el IEF pueden variar en base a las proporciones corporales que afectan al gasto energético de la locomoción. Para ello, hemos aplicado una regresión múltiple por mínimos cuadrados y por pasos hacia adelante. Las variables dependientes han sido el IGNE y el IEF. Las variables independientes han sido la masa corporal, la longitud máxima del fémur, la anchura bi-ilíaca y el sexo.

Las ecuaciones predictivas obtenidas han sido aplicadas a diferentes especies de homínidos. Como se ha comentado previamente, se aplicó un test de *Kruskal-Wallis* para comparar las diferencias en los valores estimados de gasto energético de la locomoción y eficiencia de forrajeo entre diferentes especies de homínidos. Sin embargo, los amplios márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal en los fósiles pueden afectar a estas comparaciones. Para evaluar esta incertidumbre, se realizó una puntuación Z de las estimaciones de gasto energético y eficiencia de forrajeo teniendo en cuenta los valores mínimos y máximos que entran dentro del 95% del intervalo de confianza de la masa corporal. La puntuación Z refleja cuántas desviaciones típicas separan el valor estimado de gasto energético o eficiencia de forrajeo para un espécimen fósil con respecto a la media de los humanos modernos actuales. Este procedimiento se realiza en base a la siguiente fórmula:

$$(4) \text{ Puntuación } Z = \frac{k - \mu}{\sigma}$$

Donde  $\mu$  es la media de gasto energético de la locomoción o de ratio de retorno calórico de la muestra de humanos modernos actuales,  $k$  es el valor estimado para un espécimen fósil específico, y  $\sigma$  es la desviación típica de la muestra de humanos actuales. Por tanto, el valor  $k$  ha sido estimado para cada espécimen fósil de acuerdo a su masa corporal estimada, así como con la estimación mínima y máxima de su peso corporal que entran dentro del 95% del intervalo de confianza.

#### 2.4. Datos osteométricos de homínidos fósiles

Los datos osteométricos de la longitud del fémur, la anchura bi-ilíaca y la masa corporal en especies extintas de homínidos fueron obtenidos a partir de la literatura (véase **Anexo, Tabla 1**). La muestra total de especímenes fósiles utilizados ha sido de 69, pertenecientes a nueve



especies diferentes (**Anexo, Tabla 1**). Como se puede apreciar en la **Tabla 2**, de las medidas antropométricas que necesitamos para la presente investigación, la menos frecuente en la literatura es la anchura bi-ilíaca, por preservarse muy pocas pelvis en el registro fósil. De esta manera, la anchura bi-ilíaca tan solo ha podido ser medida o estimada en un espécimen de *A. afarensis*, en uno de *A. africanus*, en tres de *H. erectus*, en dos de los especímenes de la Sima de los Huesos, y en tres de *H. neanderthalensis* (**Tabla 2**). Por el contrario, el material fósil disponible para estimar la masa corporal en estas especies de homínidos es mucho más abundante (Grabowski et al., 2015; Ruff et al., 2018; Will et al., 2017). En tanto que en el presente trabajo vamos a emplear los datos de la longitud máxima del fémur para modelizar los costes de la locomoción y la eficiencia de forrajeo de los homínidos, hemos empleado las estimaciones de la masa corporal realizadas sobre el mismo fémur para cada espécimen (Will et al., 2017). Es decir, en la muestra de fósiles empleada en este trabajo, la longitud máxima del fémur y la masa corporal están asociados a un mismo individuo (**Anexo, Tabla 1**). Sin embargo, cuando las ecuaciones predictivas requieran del dato de la anchura bi-ilíaca, no podremos emplear datos antropométricos asociados a un mismo individuo. Por ello, en este caso se empleará la media de la anchura bi-ilíaca para las estimaciones de gasto energético realizadas en cada especie.

Tal y como se comentó anteriormente, en la presente tesis doctoral empleamos el término *Homo erectus sensu lato*, incluyendo tanto los especímenes africanos como los asiáticos (Aiello y Wheeler, 2003; Aiello y Key, 2002; Hora et al., 2020; Steudel-Numbers, 2006). Por otro lado, también existe un debate en torno a las diferencias morfológicas de los restos asignados a *Homo habilis* y aquellos asociados a *Homo rudolfensis*, de modo que, siguiendo la pauta de otros trabajos previos, en la presente tesis doctoral vamos a agrupar estos dos taxones bajo la denominación de “*Early Homo*” (Antón, Potts, y Aiello, 2014; Will y Stock, 2015). A pesar de que se ha propuesto que los restos fósiles hallados en la Sima de los Huesos no deberían incluirse bajo la denominación de *Homo heidelbergensis* (Arsuaga et al., 2014; Mounier y Caparrós, 2015), hasta la fecha la única propuesta de nomenclatura binomial oficial para referirse a estos restos es *H. heidelbergensis* o *H. neanderthalensis* (Mounier y Caparrós, 2015). Para evitar la controversia en torno a la clasificación taxonómica de estos fósiles, en el presente trabajo los denominaremos *H. heidelbergensis* por ser la clasificación que más se ha empleado hasta el momento para designar a estos restos (Carretero et al., 2012; Martínez de Pinillos et al., 2014; García-Téllez et al., 2013; García y Arsuaga, 2011; Lozano et al., 2009). Finalmente, emplearemos el término de *Homo sapiens* solo para referirnos a los representantes de nuestra especie durante

## MATERIAL Y MÉTODOS

el Pleistoceno, mientras que los humanos modernos que han participado en los experimentos de bioenergía los denominaremos en todo momento “humanos actuales”.

Cronología (Millones de años)	Especie	N.º de especímenes para la masa corporal y longitud de fémur	N.º de especímenes empleados para la anchura bi-ilíaca
4,4	<i>A. ramidus</i>	1	0
3,21	<i>A. afarensis</i>	3	1
2,4	<i>A. africanus</i>	1	1
1,97	<i>A. sediba</i>	1	0
1,87	<i>Early Homo</i>	5	0
1,16	<i>Homo erectus</i>	16	3
0,43	<i>Homo heidelbergensis (SH)</i>	3	2
0,05	<i>Homo neanderthalensis</i>	13	3
0,04	<i>Homo sapiens</i>	22	0

**Tabla 2.** Número de especímenes fósiles empleados para utilizar su masa corporal, anchura bi-ilíaca y la longitud máxima del fémur en las estimaciones de gasto energético. Para más detalles, véase **Anexo, Tabla 1**. SH indica que esta especie está representada por la muestra hallada en la Sima de los Huesos.

# CAPÍTULO III

## RESULTADOS





3. RESULTADOS

3.1. Estimación de la longitud máxima del fémur.

En la **Tabla 3** se puede observar que, tanto en la muestra de entrenamiento como en la de validación, la longitud máxima y la longitud trocantérica del fémur son significativamente mayores en los individuos masculinos que en los femeninos. Por otro lado, también se puede apreciar que, en el caso de los varones, la longitud máxima y la longitud trocantérica del fémur son significativamente mayores en la muestra de entrenamiento que en la muestra de validación (**Tabla 3**). Por el contrario, en el caso de las mujeres, la longitud máxima y la longitud trocantérica del fémur son menores en la muestra de entrenamiento que en la de validación (**Tabla 3**).

Variable	Muestra de entrenamiento (hombres, n =136)			Muestra de validación (hombres, n = 37)			Comparación de muestras			
	Media	Mín.- máx.	$\sigma$	Media	Mín.- máx.	$\sigma$	p	t		
LMF (cm)	44,27	39,05- 49,8	2,06	43,32	39,5- 49,45	2,17	<b>0,014*</b>	2,45		
LT (cm)	40,32	35,65- 45,55	1,89	39,36	35,65- 43,85	2,01	<b>0,007*</b>	2,7		
Edad (años)	39,29	18-60	11,99	42,83	20-60	11,83	0,112	- 1,59		
Variable	Muestra de entrenamiento (mujeres n = 114)			Muestra de validación (mujeres n = 26)			Comparación de muestras			
	Media	Mín.- máx.	$\sigma$	Media	Mín.- máx.	$\sigma$	n	p	t	
LMF (cm)	40,35	35,05- 45,45	1,91	41,22	37,1- 45,45	2,25		<b>0,044</b>	- 2,02	
LT (cm)	36,73	31,9- 41,45	1,8	37,57	33,9- 41,2	1,88		<b>0,034*</b>	- 2,12	
Edad (años)	38,99	18-60	12,5	35,6	18-60	12,68		0,214	1,24	
Comparación de sexos	LMF (cm)	LT (cm)	Edad (años)	LMF (cm)	LT (cm)	Edad (años)				
	p	<b>&lt;0,001*</b>	<b>&lt;0,001*</b>	0,846	<b>&lt;0,001*</b>	<b>&lt;0,001*</b>	<b>0,023</b>			
	t	15,48	15,28	0,193	3,72	3,57	2,31			

**Tabla 3.** Estadística descriptiva de la longitud máxima del fémur (LMF) y de la longitud trocantérica del fémur (LT) medidas en las colecciones osteológicas. Tal y como se ha descrito en el capítulo de **Material y métodos**, se ha empleado una muestra de entrenamiento, con la que se ha obtenido las rectas de

## RESULTADOS

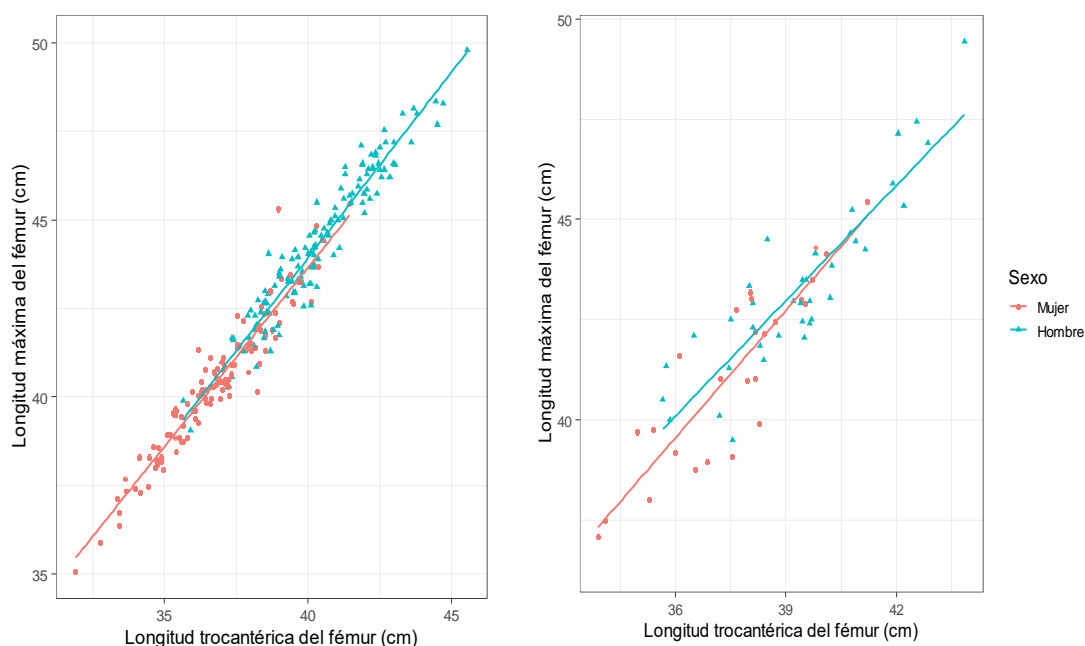
regresión, y una muestra de validación, con la que se han realizado análisis complementarios de la precisión de los modelos. Se indica la media, los valores mínimos y máximos, la desviación típica ( $\sigma$ ) y el tamaño de la muestra ( $n$ ). El asterisco muestra las diferencias que permanecen significativas tras la aplicación de la corrección de Bonferroni.

Existe una correlación positiva estadísticamente significativa entre la longitud máxima del fémur y la longitud trocantérica del fémur tanto en los hombres como en las mujeres (**Tabla 4 y Figura 13**). Las pendientes de los modelos no difieren entre sexos ( $p$ . 0,333); sin embargo, el intercepto es significativamente mayor en las mujeres que en los hombres ( $p$ . 0,043) (**Tabla 4**). Los coeficientes de correlación y de determinación son mayores si ambos sexos se incluyen en la misma muestra de análisis (Modelo 3). No obstante, el error estándar de la estimación (EEE) y el error absoluto medio (EAM) son ligeramente inferiores cuando el modelo se realiza con la submuestra de mujeres (Modelo 2). Si el modelo se realiza con los datos de los individuos masculinos (Modelo 1), el error estándar de la estimación (EEE) y el error absoluto medio (EAM) no difieren respecto al EEE y al EAM del modelo realizado con la muestra de ambos sexos (Modelo 3) (**Tabla 4**). En consecuencia, los valores del EEE y del EAM sugieren que la precisión del modelo extraído de la muestra de ambos sexos (Modelo 3) no difiere respecto a la precisión del modelo realizado exclusivamente con la muestra de hombres (Modelo 1). Por el contrario, la precisión del modelo basado en la muestra de mujeres (Modelo 2) es ligeramente superior a la precisión del modelo basado en la muestra de ambos sexos (Modelo 3) (**Tabla 4**).

Modelo	Sexo	Intercepto	Pendiente	r	r <sup>2</sup>	EEE	EAM	p
1.	Hombres (n= 136)	1,91	1,05	0,96	0,92	0,56	0,44	<0,001
2.	Mujeres (n=114)	3,15	1,01	0,95	0,92	0,55	0,4	<0,001
3.	Ambos sexos (n=250)	1,42	1,06	0,97	0,95	0,56	0,44	<0,001

**Tabla 4.** Resultados de la regresión lineal para estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica. Para la obtención de estas ecuaciones predictivas se ha empleado la muestra de entrenamiento, que ha sido dividida en tres grupos: mujeres, hombres y ambos sexos.  $r$  = coeficiente de correlación;  $r^2$  = coeficiente de determinación; EEE = error estándar de la estimación; EAM = error absoluto medio.

## RESULTADOS



**Figura 13** Gráfico en el que se muestra la relación entre la longitud máxima del fémur (LMF) y la longitud trocantérica (LT) en la muestra de entrenamiento (izquierda) y en la muestra de validación (derecha). Los triángulos indican que el sexo del individuo es masculino, mientras que el círculo indica que es femenino.

Tal y como se ha comentado anteriormente, para comprobar la magnitud del error en los valores estimados a partir de estos modelos predictivos, hemos seleccionado una muestra de validación que ha sido dividida en tres grupos: un grupo formado por hombres, otro por mujeres y otro que incluye a ambos sexos (**Tabla 3**). La **Tabla 5** muestra las diferencias entre las mediciones reales y las estimaciones de la longitud máxima del fémur (LMF) en la muestra de validación de acuerdo a las ecuaciones presentadas en la **Tabla 4**. Se puede observar que, a la hora de predecir la longitud máxima del fémur (LMF) en los sujetos varones, la diferencia entre el valor observado y el predicho es menor en el Modelo 1. Es decir, el modelo construido con los datos de individuos masculinos (Modelo 1) tiene un error menor a la hora de estimar la LMF en individuos de este mismo sexo (**Tabla 5**). Por el contrario, en el caso de los sujetos femeninos, la diferencia entre el valor observado y el predicho es menor al emplear el modelo construido con individuos de ambos sexos (Modelo 3) que al emplear el modelo construido exclusivamente con datos de mujeres (Modelo 2) (**Tabla 5**). En cualquier caso, la diferencia entre el valor predicho y el observado es siempre inferior al 1% de media, lo que sugiere que todas estas ecuaciones tienen una muy buena precisión en sus predicciones.

## RESULTADOS

Muestra de validación	Modelo 1 (hombres)			Modelo 2 (mujeres)			Modelo 3 (ambos sexos)		
	Diferencia (cm)	Diferencia (%)	$\sigma$	Diferencia (cm)	Diferencia (%)	$\sigma$	Diferencia (cm)	Diferencia (%)	$\sigma$
Hombres (n=37)	-0,07	0,15	1,03	-0,41	0,92	1,02	-0,17	0,37	1,03
Mujeres (n=26)	0,14	0,4	1,02	-0,12	0,22	1,02	0,02	0,12	1,03
Ambos sexos (n=63)	0,01	0,07	1,02	-0,29	0,63	1,02	-0,09	0,16	1,02

**Tabla 5** Diferencia (en centímetros y en porcentaje) entre los valores observados y los predichos de acuerdo a los modelos presentados en la **Tabla 4** y los valores observados en la muestra de validación. Tanto los modelos predictivos como la muestra de validación fueron separados en tres grupos: para los individuos de sexo masculino, los de sexo femenino y para ambos sexos.  $\sigma$  = desviación típica.

Al aplicar la fórmula del Modelo 1 a los varones, la diferencia media entre los valores observados y predichos es de 0,07 centímetros, mientras que si se aplica ese mismo modelo a las mujeres la diferencia media entre los valores observados y los predichos es de 0,14 centímetros (**Tabla 5**). Al aplicar la ecuación predictiva del Modelo 2 a los hombres la diferencia media entre los valores observados y los predichos es de 0,41 centímetros, mientras que si se aplica a las mujeres esa diferencia es de 0,12 centímetros (**Tabla 5**). Estos resultados sugieren que, como cabría esperar, los errores en las estimaciones de la LMF del Modelo 1 son más bajos en los varones y los errores del Modelo 2 son más bajos en las mujeres (**Tabla 5**). Por otro lado, cabe destacar que el Modelo 3 también presenta una diferencia realmente baja entre los valores observados y los predichos tanto en hombres como en mujeres (**Tabla 5**). Todas las estimaciones realizadas con estos modelos estuvieron dentro el 95% del intervalo de confianza y el error medio de estimación ha sido siempre inferior de 0,41 centímetros de media (**Tabla 5**). Por consiguiente, los resultados obtenidos sugieren que los modelos presentados en la **Tabla 4** son adecuados para ser aplicados a poblaciones humanas con un origen geográfico similar.

### 3.2. Antropometría, composición corporal y gasto energético en humanos actuales.

La muestra de humanos actuales está compuesta por un total de 28 varones y 18 mujeres, con una media de edad de 32,89 años en los hombres y de 28,66 en las mujeres (**Tabla 6**). Como se puede apreciar en la **Tabla 6**, el porcentaje de masa grasa en las mujeres es, de media, del 25%



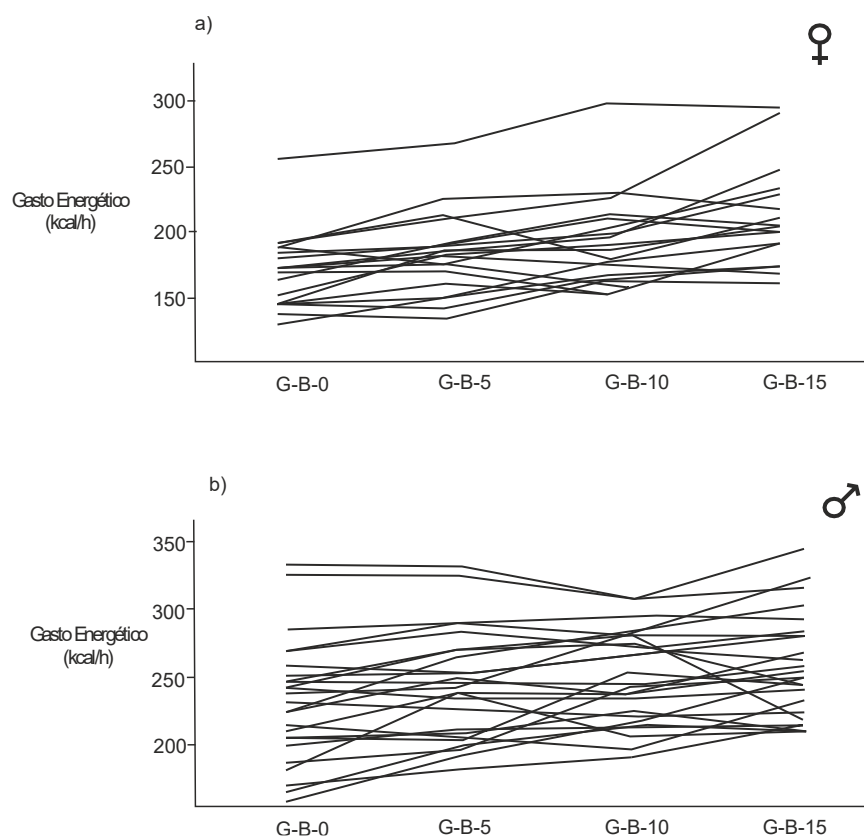
## RESULTADOS

de su masa corporal, mientras que en los varones ese porcentaje es del 18% (**Tabla 6**). Por su parte, la media de la masa magra es del 82% de la masa corporal en los hombres y del 75% en las mujeres ( $\sigma=9$ ). Los rangos normales de masa grasa en los humanos varían entre el 13,4% y el 21,7% de la masa corporal en los varones, y entre el 24,6% y el 33,2% en las mujeres (Kyle et al., 2003). Por tanto, los niveles normales de masa grasa y los niveles relativamente altos de masa magra sugieren que la muestra de humanos actuales es adecuada para analizar y modelizar aspectos de la fisiología metabólica en homínidos del Pleistoceno.

En lo referente a las mediciones antropométricas de la muestra de humanos actuales, se puede apreciar que los hombres tienen dimensiones significativamente mayores que las mujeres, exceptuando la longitud trocantérica del fémur. La longitud trocantérica del fémur es mayor en los hombres que en las mujeres, pero esa diferencia no es estadísticamente significativa (**Tabla 6**). Sin embargo, si la longitud trocantérica del fémur es dividida por la estatura, se aprecian diferencias estadísticamente significativas entre sexos: la longitud trocantérica del fémur es proporcionalmente mayor en las mujeres que en los hombres (**Tabla 6**). Por el contrario, la anchura bi-ilíaca y la anchura bi-trocantérica son significativamente mayores en los hombres que en las mujeres, pero cuando estas dimensiones se ponen en relación a la estatura, no hay diferencias significativas entre ambos sexos (**Tabla 6**). Por otro lado, se puede observar una importante variabilidad en las variables antropométricas y de composición corporal de la muestra, lo que facilita el análisis de las correlaciones entre las proporciones corporales y el gasto energético (**Tabla 6**).

El Gasto Energético en Reposo (GER) en la muestra de hombres es de 1830,4 kcal/día, mientras que en las mujeres es de 1369,33 kcal/día. Por su parte, tanto el gasto energético bruto (G-B-0) como el neto (G-N-0) de la locomoción sin cargas es significativamente mayor en los hombres que en las mujeres (**Tabla 7**). Del mismo modo, el gasto energético bruto y neto de caminar con 5, 10 y 15 kg de carga es siempre significativamente mayor en los hombres que en las mujeres (**Tabla 7**). Sin embargo, conforme aumenta el peso de la carga transportada, el gasto energético no aumenta en la misma proporción en todos los individuos (**Figura 14**).

## RESULTADOS



**Figura 14** Efecto del peso de la carga transportada en el gasto energético de las mujeres (a) y hombres (b) mientras caminan sin pesos (G-B-0) y cargando 5 kg (G-B-5), 10 kg (G-B-10) y 15 kg (G-B-15). Cada línea representa el gasto energético bruto de un individuo que ha participado en el estudio.

El incremento del gasto energético conforme aumenta el peso de la carga transportada es proporcionalmente mayor en las mujeres que en los hombres (**Tabla 7**). De esta manera, en los hombres, cargar 5 kg de peso incrementa el gasto energético bruto un 2,02% de media respecto al coste de promedio de caminar sin cargas, llevar 10 kg eleva ese porcentaje a un 5,14%, mientras que llevar 15 kg de peso incrementa el gasto energético un 11,58% respecto al coste de caminar sin cargas. En las mujeres, esos porcentajes son del 7,75%, el 14,11%, y el 26,33% respectivamente. Así pues, llevar una misma carga de peso hace que las mujeres incrementen proporcionalmente más su gasto energético que los hombres, lo cual probablemente se deba, como apuntan Prado-Nóvoa et al., (2020), a que las mujeres tienen una menor masa corporal que los hombres y, por tanto, las cargas que han transportado representan un mayor porcentaje en relación a su tamaño corporal. Es decir, transportar cinco, diez o quince kilos de peso en una mochila supone una mayor carga en relación a la masa corporal en las mujeres que en los hombres. En este sentido, cabe destacar que cuando el gasto energético, tanto bruto como neto, de la locomoción y transporte de pesos es corregido por la masa corporal del sujeto, los valores obtenidos son ligeramente mayores en las mujeres que en los hombres, pero estas diferencias

## RESULTADOS

no son en ningún caso significativas (**Tabla 7**). Por consiguiente, los resultados sugieren que las diferencias en el gasto energético de la locomoción y el transporte de pesos entre sexos se deben a la distinta masa corporal de hombres y mujeres (Prado-Nóvoa et al., 2020) (**Tabla 7**).

## RESULTADOS

		Edad (años)	Masa grasa (%)	Masa magra (%)	Masa corporal (kg)	Estatura (cm)	Longitud trocanterica (cm)	Longitud trocanterica / estatura (cm)	Bi- ilíaca (cm)	Bi-ilíaca/ estatura (cm)	Bi-trocanterica (cm)	Bi-trocanterica / estatura (cm)
Hombres (n=28)	Media	32,89	18	81	80,28	178	39,71	0,22	28,68	0,16	33,51	0,18
	Mín. -	23-50	4-37	7-96	61-113,2	161-190	32,5-45,1	0,19-0,25	24,6	0,14-0,18	29,2-38,9	0,17-0,21
	Máx.								33,2			
	$\sigma$	7,37	8	7	13,18	6,49	3,30	0,01	2,35	0,01	2,29	0,009
Mujeres (n=18)	Media	28,66	25	75	58,41	163,76	38,72	0,23	26,53	0,16	31,65	0,19
	Mín. -	23-42	8-37	63-93	47,4-74,6	154,3- 180,5	31,8-47,5	0,19-0,27	24,5-30	0,15-0,17	29,6-36,8	0,18-0,21
	Máx.											
	$\sigma$	5,71	8	9	9,12	6,86	4,03	0,02	1,53	0,008	1,77	0,008
Test de la t	p	<b>0,045</b>	0,005	<b>0,002 *</b>	<b>&lt;0,001 *</b>	<b>&lt;0,001 *</b>	0,369	<b>0,014 *</b>	<b>0,001 *</b>	0,754	<b>0,005 *</b>	0,076
	t	2,06	-2,89	-3,14	6,14	7,09	0,90	-2,53	3,43	-0,31	2,91	-1,81

**Tabla 6.** Principales variables antropométricas y de composición corporal medidas en los voluntarios y voluntarias que han participado en el experimento de locomoción y transporte de pesos. La masa magra y la masa grasa son porcentajes respecto al peso corporal. El test de la t muestra las diferencias estadísticamente significativas entre los sexos (valor de la  $p < 0,05$ ).  $\sigma$  = desviación típica. El asterisco muestra las diferencias que permanecen significativas tras la aplicación de la corrección de Bonferroni.

RESULTADOS

		GER	G-B-0	G-B-0	G-N-0	G-N-	G-B-5	G-B-	G-N-5	G-N-	G-B-	G-B-	G-N-	G-N-	G-B-	G-B-	G-N-	G-N-
		(kcal/dí	(kcal/	/MC	(kcal/	0/MC	(kcal/	5/MC	(kcal/	5/MC	10	10/MC	10	10/MC	15	15/MC	15	15/MC
		a)	h)	(kcal/h/k	h)	(kcal/h/k	h)	(kcal/h/k	h)	(kcal/h/k	h)	(kcal/h/k	h)	(kcal/h/k	h)	(kcal/h/k	h)	(kcal/h/k
				g)	g)	g)	g)	g)	g)	h)	g)	h)	g)	h)	g)	h)	g)	
Hombres	Media	1830,43	229,4	2,86	153,1	1,9	234,0	2,91	165,8	2,06	241,2	3	173,2	2,16	255,97	3,16	179,0	2,43
					4		4		1		0		3				7	
(n=28)	σ	267,91	44,22	0,39	39,37	0,32	59,76	0,74	37,79	0,35	57,79	0,72	34,29	0,41	36,78	0,45	36,35	0,8
Mujeres	Media	1369,33	170,3	2,95	113,3	1,95	183,6	3,14	126,5	2,19	194,4	3,32	137,3	2,37	215,26	3,48	157,9	2,65
			9		3		0		5		3		8				1	
(n=18)	σ	240,13	29,48	0,48	25,72	0,39	31,99	0,54	43,13	0,36	35,35	0,6	42,5	0,39	39,36	0,67	35,24	0,79
Test de la T	Valor de la p	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,520	<b>&lt;0,001</b>	0,595	<b>0,002</b>	0,261	<b>0,002</b>	0,231	<b>0,003</b>	0,128	<b>0,002</b>	0,091	<b>&lt;0,001</b>	0,058	<b>0,049</b>	0,365
		*	<b>1</b> *		<b>1</b> *		*		*		*		*		*			
	t	5,92	4,98	-0,64	3,79	-0,53	3,28	-1,136	3,25	-1,21	3,14	-1,55	3,14	-1,72	3,54	-1,94	1,94	-0,91

**Tabla 7.** Estadística descriptiva del Gasto Energético en Reposo (GER) y el gasto energético de la locomoción y transporte de pesos. G-B indica que se trata del gasto energético bruto, G-N es el gasto energético neto, G-N/MC es el gasto energético neto corregido por la masa corporal y G-B/MC es el gasto energético bruto corregido por la masa corporal. El número final indica si la locomoción se hace sin cargas (0) o transportando un peso de cinco kg (5), diez kg (10) o quince kg (15). σ= desviación típica. El test de la t muestra las diferencias estadísticamente significativas (valor de la p < 0,05) entre ambos sexos. El asterisco muestra las diferencias que permanecen significativas tras la corrección de Bonferroni.

## RESULTADOS

### 3.3. Relación entre antropometría y gasto energético

Todas las variables antropométricas y de gasto energético muestran una distribución normal, por lo que se ha aplicado una estadística paramétrica a la hora de analizar la relación entre la antropometría, el gasto energético de la locomoción sin cargas, el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF). Cabe destacar que, aunque la anchura bi-iliaca está correlacionada con la masa corporal y la longitud del fémur, el Factor de Inflación de la Varianza (FIV) es, en todos los casos, menor que cinco y, por tanto, de acuerdo a Belsley (1991) y O'Brien (2007), los modelos no están afectados por la multicolinealidad (**Tabla 8**).

	Masa corporal (MC)	Longitud máxima del fémur (LMF)	Anchura bi-iliaca (BIL)	MODELO
<b>Gasto energético bruto (G-B) de la locomoción</b>				
Beta	1,106	-0,253	-0,266	$r^2=0,72$ , $r^2$ ajustado=0,70 Error estándar =52,3 Valor de la p <0,001
Error estándar	9,439	28,961	65,082	
Valor de la p	<0,001	0,007	0,046	G-B-0 (kcal/h) = 258,821+ 3,37601*MC (kg)- 3,22133*LMF (cm)- 5,588*BIL (cm)
Correlación parcial	0,798	-0,399	-0,303	
Correlación semi-parcial	0,691	-0,227	-0,197	
FIV	2,5	2,5	1,2	
<b>Gasto energético neto (G-N) de la locomoción</b>				
Beta	1,141	-0,210	-0,394	$r^2=0,69$ , $r^2$ ajustado=0,67 Error estándar =44,9 Valor de la p <0,001
Error estándar	1,128	2,156	5,471	
Valor de la p	<0,001	0,038	0,018	G-N-0 (kcal/h) = 191,488+ 2,80841*MC (kg)- 2,12048*LMF (cm)- 5,88339*BIL (cm)
Correlación parcial	0,623	-0,321	-0,363	
Correlación semi-parcial	0,435	-0,185	-0,212	
FIV	2,5	2,5	1,2	

**Tabla 8.** Resultados de la regresión múltiple por pasos hacia adelante, empleando como variables independientes la masa corporal (MC), la longitud máxima del fémur (LMF), la anchura bi-iliaca (BIL), la anchura bi-trocantérica (BIT) y el sexo (mujeres = 0, hombres = 1). Las variables dependientes son el gasto energético bruto (G-B-0) y neto (G-N-0) de la locomoción sin cargas adicionales. Se muestra el Factor de Inflación de la Varianza (FIV), las correlaciones parciales y semi-parciales. Solo se muestran

## RESULTADOS

*las variables independientes con correlaciones significativas (valor de la  $p < 0.05$ ) con las variables dependientes.*

La masa corporal es la principal variable que afecta al gasto energético bruto (G-B) y neto (G-N) de caminar (**Tabla 8**). Una vez el efecto de la masa corporal es tenido en cuenta en las regresiones múltiples, ni el sexo de los individuos ni la anchura bi-trocantérica se correlacionan con el gasto energético bruto (G-B-0) o neto (G-N-0) de caminar sin cargas adicionales (**Tabla 8**). Sin embargo, la anchura bi-ilíaca muestra una correlación negativa con el gasto energético de caminar (**Tabla 8**). Por tanto, un sujeto con la anchura bi-ilíaca de la pelvis más estrecha gasta más energía al caminar que un individuo con la pelvis más ancha (Vidal-Cordasco et al., 2017a). Además, la longitud máxima del fémur también muestra una correlación negativa con el gasto bruto y neto de la locomoción (**Tabla 8**). Por tanto, los individuos con una mayor longitud del fémur gastan menos energía que los individuos con un fémur más corto (**Tabla 8**).

Tal y como se ha comentado previamente, los resultados de las mediciones del gasto energético en el transporte de pesos se han empleado para analizar la influencia de las proporciones corporales en el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF). En la **Tabla 9** se puede observar que la masa corporal es la principal variable antropométrica que afecta tanto al Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) como al Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF). De esta manera, una mayor masa corporal reduce de manera significativa la ratio de retorno calórico, en tanto que incrementa el coste de la locomoción y el transporte de cargas. Una vez el efecto de la masa corporal se tiene en cuenta en las regresiones múltiples, se observa una correlación estadísticamente significativa entre la longitud máxima del fémur, el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) (**Tabla 9**). De esta manera, una mayor longitud de fémur incrementa de forma significativa la ratio de retorno calórico en un viaje de aprovisionamiento. Sin embargo, ni la anchura bi-ilíaca, ni la anchura bi-trocantérica, ni el sexo de los individuos influyen en el IGNE o el IEF (**Tabla 9**). Por consiguiente, además del efecto del peso de la carcasa transportada, los cambios en la eficiencia de la locomoción debido a las diferencias en la masa corporal y en la longitud máxima del fémur pueden afectar de forma significativa al Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y al Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF).

## RESULTADOS

IGNE-5kg					IEF-5kg				
Variables	$\sigma$	T	Valor de la p	Modelo	Variables	$\sigma$	T	Valor de la p	Modelo
Intercepto	41,44	40,44	>0,001	r=0,75 adj. r <sup>2</sup> =0,74 p <0,001	Intercepto	1,85	4,58	>0,001	r=0,68 adj. r <sup>2</sup> =0,66 p <0,001
MC	0,25	0,25	>0,001	E.E.=23,33 IGNE <sub>5kg</sub> =	MC	0,01	-	>0,001	E.E.=1,03 IEF <sub>5kg</sub> =
LMF	1,12	1,12	0,029	(kcal/h) = 1673,85 - 2,64978*M C (kg) + 2,4144*LM F (cm)	LMF	0,04	3,17	0,003	8,52136 - 0,0992647* MC (kg) + 0,146824*LM F (cm)
IGNE -10kg					IEF -10kg				
Variables	$\sigma$	T	Valor de la p	Modelo	Variables	$\sigma$	T	Valor de la p	Modelo
Intercepto	37,86	90,58	>0,001	r=0,78, adj. r <sup>2</sup> =0,77 p <0,001 E.E.	Intercepto	3,08	5,41	>0,001	r=0,75, adj. r <sup>2</sup> =0,74 p <0,001 E.E.
MC	0,22	-11,5	>0,001	=20,47 IGNE <sub>10kg</sub> = 3430,02 -	MC	0,01	-	>0,001	=1,67 IEF <sub>10kg</sub> = 16,7177 -
LMF	0,95	3,52	0,001	2,55429*M C (kg) + 3,36747*L MF (cm)	LMF	0,07	3,96	0,003	0,191514*M C (kg) + 0,30872*LMF (cm)
IGNE -15kg					IEF -15kg				
Variables	$\sigma$	T	Valor de la p	Modelo	Variables	$\sigma$	T	Valor de la p	Modelo
Intercepto	42,57	123,58	>0,001	r=0,68 adj. r <sup>2</sup> =0,66 p <0,001 E.E.	Intercepto	4,18	5,71	>0,001	r=0,76, adj. r <sup>2</sup> =0,74 p <0,001 E.E.
MC	0,26	-8,78	>0,001	=24,51 IGNE <sub>15kg</sub> = 5245,89 -	MC	0,02	-	>0,001	=2,25 IEF <sub>15kg</sub> = 23,9109 -
LMF	1,17	2,1	0,04	2,30995*M C (kg) + 2,52807*L MF (cm)	LMF	0,11	4,18	0,002	0,262089*M C (kg) + 0,44686*LMF (cm)

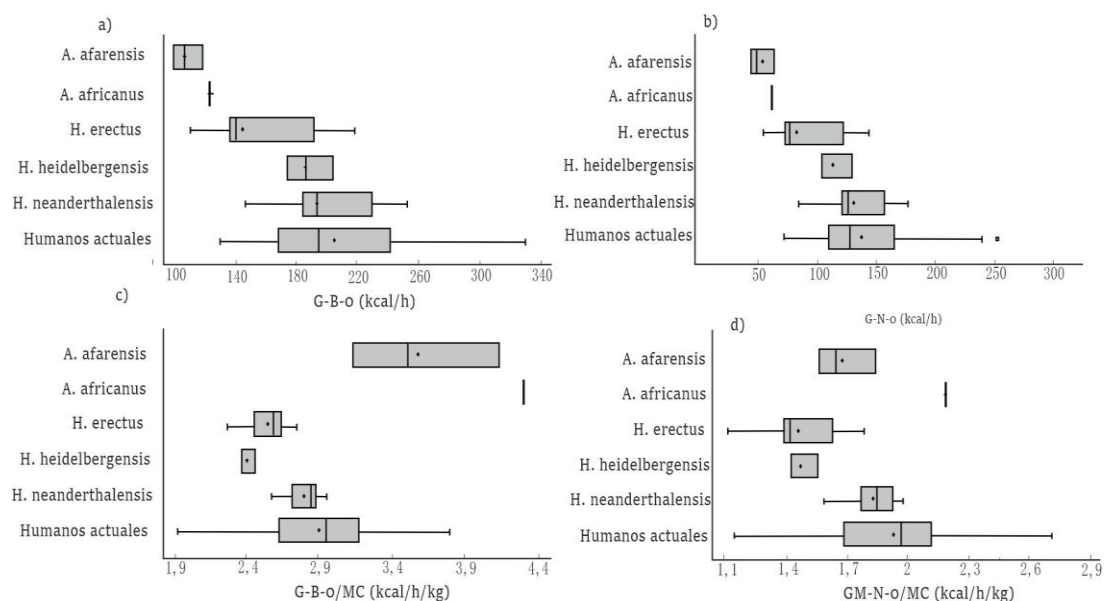
**Tabla 9.** Resultados de la regresión lineal por mínimos cuadrados y por pasos hacia adelante, empleando como variables independientes la masa corporal (MC), la longitud máxima del fémur (LMF), la anchura bi-ilíaca (BIL), la anchura bi-trocantérica (BIT) y el sexo (mujeres = 0, hombres = 1). Las variables dependientes son el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) cuando 5 kg, 10 kg y 15 kg de carne son transportados. Solo se muestran las variables independientes con correlaciones significativas (valor de la p < 0.05) con las variables dependientes.  $\sigma$  = desviación típica. E.E. = error estándar.



## RESULTADOS

### 3.4. Eficiencia de la locomoción en especies extintas de homínidos.

Los modelos predictivos presentados en la **Tabla 8** han sido aplicados a las especies de homínidos de las que se preservan datos sobre su anchura bi-ilíaca, longitud de fémur y masa corporal (**Anexo, Tabla 1**). En el diagrama de caja-bigotes se puede apreciar que la mayoría de las estimaciones de gasto energético realizadas en los especímenes fósiles entran dentro del rango de variación de los humanos actuales que han participado en el experimento de bioenergía (**Figura 15**). Por otro lado, también se puede apreciar que la media del gasto energético bruto y neto de la locomoción es menor en las especies de homínidos más antiguas que en las más recientes cronológicamente (**Figura 15**). Sin embargo, cuando el gasto energético es corregido por la masa corporal no se observa esa tendencia temporal de incremento en el coste energético de la locomoción (**Figura 15**).



**Figura 15** Diagrama de caja-bigotes con el coste de la locomoción en la muestra de humanos actuales y algunas especies de homínidos de acuerdo a los modelos presentados en la Tabla 8. G-N-0 es el gasto energético neto de caminar, excluyendo el Gasto Energético en Reposo (GER) y expresado en kcal/h (a). G-B-0 es el gasto energético bruto de caminar expresado en kcal/h (b). Finalmente, G-B-0/MC es el gasto bruto corregido por unidad de masa corporal (kcal/h/kg) (c) y G-N-0/MC es el gasto neto corregido por unidad de masa corporal (kcal/h/kg) (d). Figura realizada a partir de Vidal-Cordasco et al., 2017.

El gasto energético bruto (G-B-0) y neto (G-N-0) de la locomoción es significativamente más bajo en *Australopithecus afarensis* que en las especies del género *Homo* (**Tabla 10 y 11**). En el registro

## RESULTADOS

fósil tan solo se preserva un fémur entero y una pelvis de *Australopithecus africanus* de la que se puede medir la anchura bi-ilíaca; por ello, en el presente trabajo esta especie está representada por un solo individuo. En consecuencia, no podemos aplicar el test de *Kruskal-Wallis* para comparar el coste de la locomoción de *A. africanus* y los demás homínidos; sin embargo, en la **Figura 15** se puede apreciar que los valores de gasto energético de este espécimen están mucho más cercanos a los valores de *A. afarensis* que a los del género *Homo* (**Figura 15**). Cuando el gasto energético neto es corregido por la masa corporal (G-N-0/MC), los costes de la locomoción de *A. afarensis* y *A. africanus* entran dentro de los rangos de variación de los humanos actuales y tan solo difieren de forma significativa de los valores de *Homo erectus* y de los individuos de la Sima de los Huesos (**Tabla 11** y **Figura 15**). Si el gasto energético bruto de la locomoción es corregido por la masa corporal (G-B-0/MC), los costes de la locomoción de *A. afarensis* y *A. africanus* son mayores que en el género *Homo* (**Tabla 10** y **11**). Por tanto, los resultados obtenidos sugieren que el bajo gasto energético de la locomoción en el género *Australopithecus* se debe, principalmente, a su baja masa corporal.

El gasto energético, tanto bruto (G-B-0) como neto (G-N-0), de la locomoción sin cargas de *Homo erectus* es significativamente mayor que en *A. afarensis*, pero significativamente menor que en *H. neanderthalensis* y en los humanos actuales. Por el contrario, estas estimaciones en *H. erectus* no presentan diferencias estadísticamente significativas en comparación con los individuos de la Sima de los Huesos (**Tabla 10** y **Tabla 11**). Si el coste de la locomoción de *Homo erectus* es dividido entre su masa corporal, observamos que los valores obtenidos son significativamente menores que en *A. afarensis*, *H. neanderthalensis* y en los humanos actuales (**Tabla 10** y **11**). En cambio, los valores de gasto energético corregido por la masa corporal en *Homo erectus* no presentan diferencias estadísticamente significativas en comparación con los individuos de la Sima de los Huesos (**Tabla 10** y **11**).

Los valores del gasto energético bruto y neto de la locomoción de *Homo heidelbergensis* (SH) son significativamente mayores que los de *A. afarensis* y no difieren en comparación con los de *Homo erectus* (**Tabla 11**). El G-B-0 y el G-N-0 de *Homo heidelbergensis* (SH) no presentan ninguna diferencia estadísticamente significativa en comparación con *H. neanderthalensis* y los humanos actuales. Sin embargo, cuando estas estimaciones de gasto energético de la locomoción se ponen en relación a la masa corporal de los homínidos (G-B-0/MC y G-N-0/MC), observamos que el coste de la locomoción es significativamente menor en *Homo heidelbergensis* (SH) que en *H. neanderthalensis* y en los humanos actuales (**Tabla 10** y **11**).

## RESULTADOS

El gasto energético bruto (G-B-0) y neto (G-N-0) de la locomoción es significativamente mayor en *H. neanderthalensis* en comparación con *A. afarensis* y *H. erectus*, pero no difiere en comparación con los individuos de la Sima de los Huesos, a menos que el gasto se corrija por la masa corporal (G-B-0/MC y G-N-0/MC). Sin embargo, en ningún caso se observan diferencias estadísticamente significativas entre el coste de la locomoción en *H. neanderthalensis* y en los humanos actuales (**Tabla 10 y 11**).

Especie		G-B-0	G-N-0	G-B-0/MC	G-N-0/MC
<i>A. afarensis</i> (n=3)	Media	109,12 (9,69)	51,98 (9,73)	3,59 (0,51)	1,86 (0,14)
	Mín.	69,62 (8,06)	19,12 (5,6)	3,69 (0,78)	1 (0,31)
	Máx.	172,7 (25,69)	104,87 (23,79)	3,52 (0,33)	2,11 (0,05)
<i>A. africanus</i> (n=1)	Media	124,08	63,23	4,3	2,19
	Mín.	72,09	19,98	5,38	1,49
	Máx.	157,17	90,75	4,07	2,35
<i>H. erectus</i> (n=16)	Media	155,3 (34,32)	90,74 (29,48)	2,53 (0,14)	1,45 (0,19)
	Mín.	99,79 (42,68)	44,56 (36)	2,16 (0,37)	0,85 (0,53)
	Máx.	225,44 (37,59)	149,09 (32,22)	2,75 (0,09)	1,8 (0,11)
<i>H. heidelbergensis</i> (SH) (n=3)	Media	184,69 (17,02)	113,56 (14,42)	2,39 (0,04)	1,49 (0,07)
	Mín.	132,59 (13,32)	70,21 (11,34)	2,15 (0,06)	1,13 (0,09)
	Máx.	236,68 (20,53)	156,81 (17,34)	2,56 (0,03)	1,69 (0,06)
<i>H. neanderthalensis</i> (n=13)	Media	203,45 (29,55)	133,95 (24,92)	2,8 (0,11)	1,83 (0,12)
	Mín.	154,57 (23,3)	93,29 (19,62)	2,66 (0,14)	1,59 (0,15)
	Máx.	252,5 (35,75)	174,76 (30,14)	2,89 (0,09)	1,99 (0,1)
Humanos actuales (n=46)	Media	206,31 (48,47)	137,56 (39,57)	2,9 (0,43)	1,92 (0,35)

**Tabla 10.** Gasto energético bruto (G-B-0) y neto (G-N-0) de caminar sin cargas. G-B-0/MC indica que el gasto bruto de caminar sin cargas ha sido corregido por la masa corporal estimada en el espécimen fósil, mientras que G-N-0/MC indica que el gasto neto ha sido dividido por la masa corporal estimada en el fósil. Se incluyen todas las especies de homínidos que preservan alguna pelvis en la que se pueda medir la anchura bi-iliaca. También se está teniendo en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal. De esta manera, para cada espécimen, el gasto energético también

## RESULTADOS

*ha sido estimado de acuerdo a la estimación mínima (Min.) y máxima (Max.) del peso corporal que entra dentro del 95% del intervalo de confianza. En paréntesis se muestra la desviación típica.*

RESULTADOS

		<i>H. erectus</i>				<i>H. heidelbergensis (SH)</i>				<i>H. neanderthalensis</i>				Humanos actuales			
		G-B-0	G-N-0	G-B-0/MC	G-N-0/MC	G-B-0	G-N-0	G-B-0/MC	G-N-0/MC	G-B-0	G-N-0	G-B-0/MC	G-N-0/MC	G-B-0	G-N-0	G-B-0/MC	G-N-0/MC
<i>A. afarensis</i>	$\chi^2$	6,05	5,51	7,2	3,2	3,97	3,97	3,97	3,97	6,88	6,88	6,88	2,39	8,28	8,28	4,35	2,38
	p	<b>0,013</b>	<b>0,018</b>	<b>0,007</b>	<b>0,07</b>	<b>0,046</b>	<b>0,046</b>	<b>0,045</b>	<b>0,046</b>	<b>0,008</b>	<b>0,008</b>	<b>0,008</b>	0,121	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,037</b>	0,122
<i>H. erectus</i>	$\chi^2$	-	-	-	-	2,11	1,51	2,45	0,11	8,37	8,63	14,55	16,92	13,57	14,69	12,41	18,45
	p	-	-	-	-	0,145	0,218	0,117	0,737	<b>0,003</b>	<b>0,003</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
<i>H. heidelbergensis (SH)</i>	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	-	-	1,63	1,63	6,89	6,89	0,39	1,26	4,52	4,17
	p	-	-	-	-	-	-	-	-	0,201	0,201	<b>0,008</b>	<b>0,008</b>	0,531	0,260	<b>0,033</b>	<b>0,041</b>
<i>H. neanderthalensis</i>	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,04	0,02	1,73	2,41
	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,841	0,869	0,187	0,121

**Tabla 11.** Comparación del gasto energético bruto (G-B-0), neto (G-N-0), bruto corregido por la masa corporal (G-B-0/MC) y neto corregido por la masa corporal (G-N-0/MC) de caminar sin cargas entre distintas especies de homínidos. Las diferencias estadísticamente significativas (valor de la  $p < 0,05$ ) están en negrita de acuerdo al test de Kruskal-Wallis.

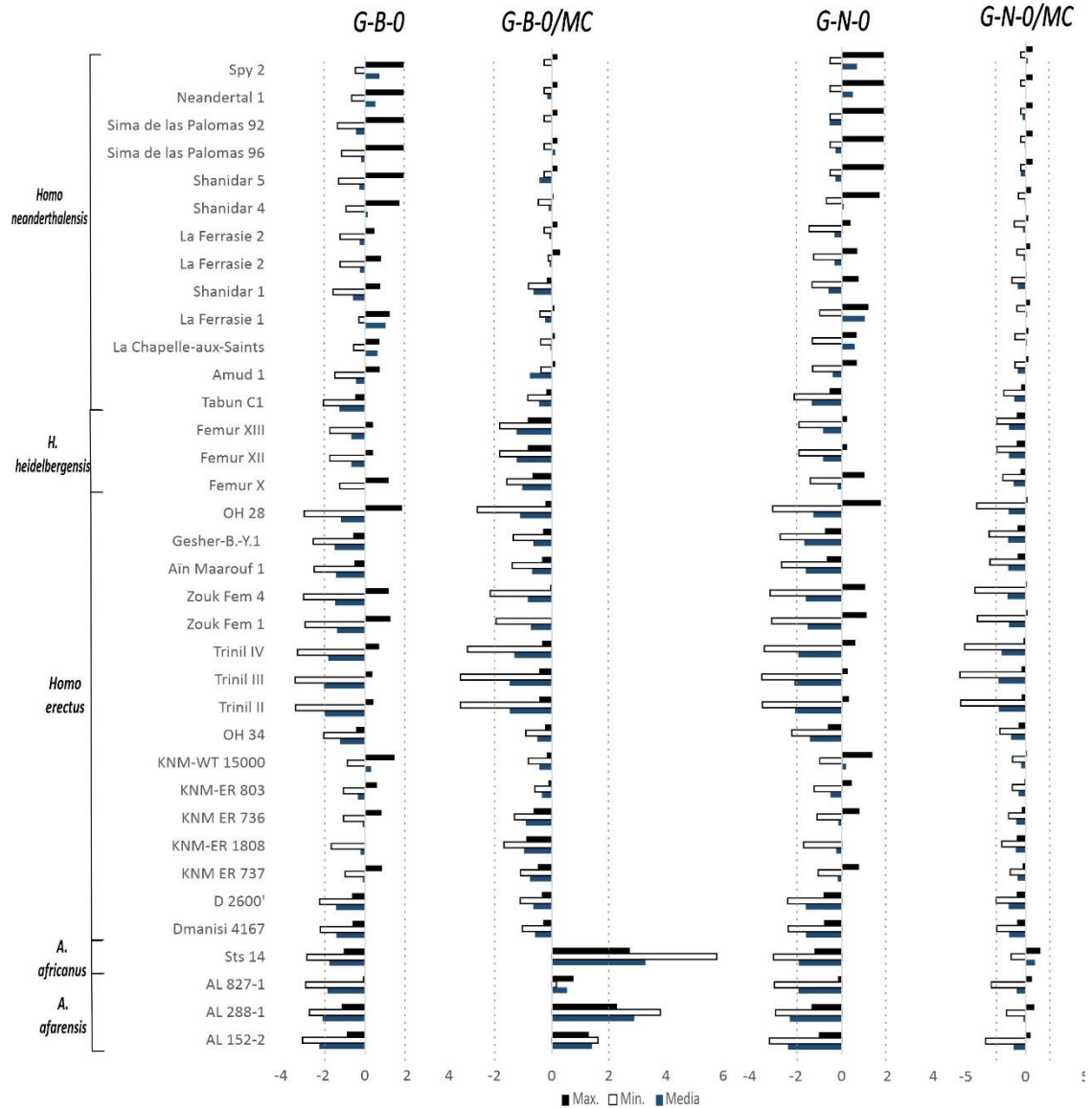
## RESULTADOS

Todas estas comparativas del coste de la locomoción entre especies extintas de homínidos las hemos realizado, hasta ahora, en base a la masa corporal estimada para cada espécimen fósil. Sin embargo, estas estimaciones de la masa corporal suelen tener unos amplios márgenes de error (**Anexo, Tabla 1**). En la **Tabla 10** también se muestra del coste de la locomoción de los homínidos en base a las estimaciones mínimas y máximas de la masa corporal que entran dentro del 95% del intervalo de confianza. Para evaluar la incertidumbre que estos márgenes de error imprimen en las estimaciones de gasto energético, hemos realizado una puntuación Z que incorpora estos márgenes de error en la estimación de la masa corporal (**Figura 16**).

El gasto bruto de la locomoción en *Australopithecus afarensis* y *Australopithecus africanus* se sitúa, de media, 1,9 desviaciones típicas ( $\sigma$ ) por debajo de la media de los humanos actuales. Sin embargo, si las estimaciones se realizan en base al valor mínimo de la masa corporal que entra dentro del 95% de los intervalos de confianza, el gasto energético de la locomoción en *Australopithecus* se sitúa 2,8 desviaciones típicas por debajo de la media de los humanos actuales. Por el contrario, si las estimaciones se realizan en base al valor máximo de la masa corporal estimada en los especímenes del género *Australopithecus*, su gasto energético se sitúa 0,7 desviaciones típicas por debajo de la media de los humanos actuales (**Figura 16**).

En *Homo erectus*, las estimaciones del gasto energético de la locomoción se sitúan, de media, entre 2,19 desviaciones típicas por debajo y 0,39  $\sigma$  por encima de los humanos actuales, dependiendo de si se toman los valores mínimos o máximos de la masa corporal que entran dentro del 95% del intervalo de confianza (**Figura 16**). En *Homo heidelbergensis*, el gasto energético de la locomoción se sitúa, de media, entre 1,5  $\sigma$  por debajo y 0,62  $\sigma$  por encima de la media de humanos actuales. Finalmente, el coste calórico de caminar en *Homo neanderthalensis* se puede situar entre 2,1  $\sigma$  por encima y 0,63  $\sigma$  por debajo de la media de los humanos actuales, dependiendo de estos intervalos de confianza en la estimación de la masa corporal (**Figura 16**). Estos resultados sugieren que las diferencias en las estimaciones del coste de la locomoción en las especies extintas de homínidos pueden variar de manera significativa si se tienen en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal.

## RESULTADOS



**Figura 16** Puntuación Z del gasto energético bruto (G-B-0), neto (G-N-0), bruto corregido por masa corporal (G-B-0/MC) y neto corregido por masa corporal (G-N-0/MC) de caminar de diferentes especies de homínidos. Los valores reflejan cuántas desviaciones típicas se alejan las estimaciones de gasto energético en las especies extintas de homínidos si la masa corporal se estima en base al valor promedio (Media), al valor mínimo (Min.) o al máximo (Máx.) que entra dentro del 95% del intervalo de confianza.

### 3.5. Eficiencia de forrajeo en especies extintas de homínidos.

Anteriormente se ha visto que la masa corporal y la longitud máxima del fémur pueden afectar de forma significativa al Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y al Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF). Las ecuaciones predictivas presentadas previamente en la **Tabla 9** permiten averiguar de qué manera la masa corporal y la longitud máxima del fémur de los homínidos han

## RESULTADOS

podido afectar al IGNE y al IEF. En la presente sección, presentamos los resultados de aplicar esas fórmulas a distintas especies de homínidos.

Los resultados obtenidos de la aplicación de las ecuaciones de la **Tabla 9** a los datos osteométricos de distintas especies de homínidos están disponibles en la **Tabla 12**. Se puede apreciar que los valores promedios del Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y del Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) de los homínidos entran dentro de los rangos de variación de la muestra de humanos actuales, si bien estos valores pueden variar de forma notable si las estimaciones de la ratio de retorno calórico se hacen en base al promedio, al límite inferior, o al límite superior de los valores de masa corporal que entran dentro del 95% del intervalo de confianza (**Tabla 12**).

Especie		IEF-5kg	IEF-10kg	IEF-15kg	IGNE-5kg	IGNE-10kg	IGNE-15kg
<i>A. ramidus</i> (n=1)	Media	9,91	20,2	29,43	1664,12	3453,09	5250,61
	Mín.	7,81	16,14	23,85	1607,94	3398,94	5201,64
	Máx.	11,17	22,63	32,76	1697,77	3485,53	5279,95
<i>A. afarensis</i> (n=3)	Media	10,2 (0,24)	20,79 (0,52)	30,28 (0,77)	1670,11 (7,11)	3460,11 (6,04)	5256,34 (5,92)
	Mín.	8,33 (0,42)	17,18 (0,92)	25,34 (1,36)	1620,2 (6,03)	3412 (9,25)	5212,84 (6,49)
	Máx.	11,36 (0,53)	23,03 (0,93)	33,34 (1,18)	1701,11 (20,65)	3489,99 (15,5)	5283,37 (16,19)
<i>A. sediba</i> (n=1)	Media	9,78	19,88	28,95	1664,44	3450,8	5249,84
	Mín.	7,83	16,11	23,78	1612,24	3400,48	5204,33
	Máx.	10,96	22,16	32,07	1695,97	3481,2	5277,32
<i>Early Homo</i> (n=5)	Media	8,53 (0,51)	17,67 (0,96)	26,11 (1,31)	1619,39 (17,33)	3415,47 (13,93)	5213,86 (13,6)
	Mín.	7,4 (0,53)	15,49 (1,04)	28,84 (1,43)	1589,18 (16,7)	3386,35 (14,18)	5187,53 (13,84)
	Máx.	9,57 (0,51)	9,67 (0,97)	23,12 (1,37)	1646,95 (16,44)	3442,04 (13,57)	5237,88 (13,24)
<i>H. erectus</i> (n=16)	Media	8,67 (0,94)	18,09 (1,78)	26,82 (2,42)	1614,31 (27,12)	3416,61 (24,66)	5211,88 (22,99)
	Mín.	6,61 (1,22)	14,11 (2,35)	21,37 (3,21)	1559,23 (33,59)	3363,54 (31,68)	5163,89 (28,95)
	Máx.	10,3 (1,03)	21,23 (1,96)	31,12 (2,66)	1657,88 (29,69)	3458,61 (27,09)	5249,87 (25,22)
<i>H. heidelbergensis</i>	Media	7,43 (0,47)	15,74 (0,9)	23,66 (1,23)	1577,93 (13,41)	3383,76 (12,45)	5181,08 (11,5)



## RESULTADOS

Especie		IEF-5kg	IEF-10kg	IEF-15kg	IGNE-5kg	IGNE-10kg	IGNE-15kg
(n=3)	Mín.	5,91 (0,36)	12,81 (0,69)	19,65 (0,94)	1537,32 (10,51)	3344,62 (11,2)	5145,68 (9,98)
	Máx.	8,95 (0,57)	18,69 (1,10)	27,69 (1,50)	1618,67 (16,17)	3423,04 (15,11)	5216,59 (10,12)
<i>H. neanderthalensis</i>	Media	7,66 (0,73)	16,15 (1,43)	24,19 (1,97)	1585,94 (19,82)	3390,15 (18,96)	5187,52 (17,17)
	(n=13)	Mín.	6,12 (0,6)	13,37 (1,18)	20,38 (1,63)	1547,44 (15,68)	3353,03 (15,28)
<i>H. sapiens</i>	Máx.	9,09 (0,88)	18,92 (1,7)	27,98 (2,33)	1624,3 (23,93)	3427,13 (22,71)	5220,96 (20,68)
	Media	8,4 (0,51)	17,64 (0,94)	26,28 (1,26)	1602,08 (17,77)	3408,21 (14,06)	5202,61 (14,14)
(n=22)	Mín.	7,03 (0,37)	15,01 (0,72)	22,69 (1)	1565,73 (12,72)	3373,17 (9,98)	5170,92 (9,97)
	Máx.	9,7 (0,68)	20,26 (1,25)	29,82 (1,65)	1638,42 (23)	3443,24 (18,71)	5234,28 (18,58)
Humanos actuales	Media	7,61 (1,77)	15,83 (3,3)	23,56 (4,41)	1585,84 (45,38)	3385,94 (43,44)	5184,98 (41,91)
(n=46)							

**Tabla 12.** Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) e Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) en especies extintas de homínidos y en humanos modernos, tomando en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal. De esta manera, para cada espécimen, el IEF y el IGNE han sido estimados de acuerdo a la media de la masa corporal, así como la estimación mínima (Min) y máxima (Max) del peso corporal que entran dentro del 95% del intervalo de confianza. En paréntesis se muestra la desviación típica.

Si aplicamos el test de *Kruskal-Wallis* a las estimaciones del IGNE y el IEF en las muestras de especies de homínidos compuestas por más de un espécimen, observamos que el IGNE y el IEF difieren entre algunas especies de homínidos (**Tabla 13 y 14**). El IGNE y el IEF de *Australopithecus afarensis* es significativamente mayor que en el género *Homo*. Además, la ratio de ganancia calórica en los primeros representantes del género *Homo* (*Early Homo*) es significativamente mayor que en los individuos de la Sima de los Huesos y en *H. neanderthalensis*, pero no difiere en comparación con *Homo sapiens* (**Tabla 13 y 14**).

En lo que respecta a los homínidos del Pleistoceno medio y superior, se puede apreciar que el IGNE y el IEF es significativamente mayor en *Homo erectus* en comparación con *H. neanderthalensis* y con la muestra actual de humanos modernos, pero no difiere de manera significativa en comparación con los especímenes de *Homo sapiens* del Pleistoceno. Además, el

## RESULTADOS

IGNE y el IEF de *H. neanderthalensis* y de *Homo heidelbergensis* (SH) son significativamente inferiores al de los especímenes de *H. sapiens* del Pleistoceno, pero no difieren en comparación con los humanos actuales. En esta línea, cabe destacar que el tamaño y la variabilidad de la muestra de humanos actuales es sustancialmente mayor que la de la muestra de *H. sapiens* del Pleistoceno. Además, el IEF es mayor en *H. sapiens* del Paleolítico que en la muestra de humanos actuales (**Tabla 14**).

Estos resultados sugieren que, en base a la influencia de la masa corporal y la longitud máxima del fémur en el coste de la locomoción y transporte de pesos, la ratio de retorno calórico habría sido mayor en *A. afarensis* y en los primeros representantes del género *Homo* (*Early Homo*) que en los homínidos del Pleistoceno medio y superior. Por otro lado, la eficiencia de forrajeo habría sido significativamente inferior en *Homo neanderthalensis* y en los individuos de la Sima de los Huesos que en *Homo sapiens* del Pleistoceno, pero no diferiría en comparación con los humanos actuales.

## RESULTADOS

		Early Homo			<i>H. erectus</i>			<i>H. heidelbergensis</i> (SH)			<i>H. neanderthalensis</i>			<i>H. sapiens</i>			Humanos actuales		
		IGNE- 5kg	IGNE- 10kg	IGNE- 15kg	IGNE- 5kg	IGNE- 10kg	IGNE- 15kg	IGNE- 5kg	IGNE- 10kg	IGNE- 15kg	IGNE- 5kg	IGNE- 10kg	IGNE- 15kg	IGNE- 5kg	IGNE- 10kg	IGNE- 15kg	IGNE- 5kg	IGNE- 10kg	IGNE- 15kg
<i>A. afarensis</i>	$\chi^2$	5	5	5	7,2	7,2	7,2	3,97	3,97	3,97	6,88	6,88	6,88	7,61	7,61	7,61	7,93	7,67	7,67
	p	<b>0,025</b>	<b>0,007</b>	<b>0,025</b>	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,008</b>	<b>0,008</b>	<b>0,008</b>	<b>0,005</b>	<b>0,005</b>	<b>0,005</b>	<b>0,004</b>	<b>0,005</b>
Early Homo	$\chi^2$	-	-	-	0,06	0,006	0,006	5	5	5	8,1	6,4	7,5	3,74	0,99	2,24	3,05	2,24	2,92
	p	-	-	-	0,804	0,934	0,934	<b>0,024</b>	<b>0,024</b>	<b>0,024</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,01</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,05	0,317	0,134	0,07	0,133	0,086
<i>H. erectus</i>	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	2,81	2,11	2,11	5,2	5,81	5,6	1,54	1,01	1,01	5,33	6,44	5,41
	p	-	-	-	-	-	-	0,093	0,145	0,145	<b>0,022</b>	<b>0,015</b>	<b>0,017</b>	0,214	0,314	0,314	<b>0,02</b>	<b>0,011</b>	<b>0,019</b>
<i>H. heidelbergensis</i> (SH)	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,76	0,22	0,76	3,7	5,88	5,09	0,23	0,09	0,15
	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,381	0,637	0,381	0,054	<b>0,015</b>	<b>0,023</b>	0,624	0,762	0,692
<i>H. neanderthalensis</i>	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,27	4,92	3,65	0,14	0,08	0,01
	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,07	<b>0,026</b>	<b>0,045</b>	0,708	0,927	0,895
<i>H. sapiens</i>	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,6	3,78	2,6
	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,204	0,051	0,106

**Tabla 13.** Comparación del Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) entre diferentes especies de homínidos. Las diferencias estadísticamente significativas (valor de la  $p < 0,05$ ) están en negrita de acuerdo al test de Kruskal-Wallis.

## RESULTADOS

		Early Homo			H. erectus			H. Heidelbergensis (SH)			H. neanderthalensis			H. sapiens			Humanos actuales		
		IEF-5kg	IEF-10kg	IEF-15kg	IEF-5kg	IEF-10kg	IEF-15kg	IEF-5kg	IEF-10kg	IEF-15kg	IEF-5kg	IEF-10kg	IEF-15kg	IEF-5kg	IEF-10kg	IEF-15kg	IEF-5kg	IEF-10kg	IEF-15kg
A. afarensis	$\chi^2$	5	5	5	6,61	6,05	4,51	3,97	3,97	3,97	6,88	6,88	6,88	7,61	7,61	7,61	5,97	5,75	5,09
	p	<b>0,025</b>	<b>0,025</b>	<b>0,025</b>	<b>0,01</b>	<b>0,013</b>	<b>0,033</b>	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	<b>0,008</b>	<b>0,008</b>	<b>0,008</b>	<b>0,005</b>	<b>0,005</b>	<b>0,005</b>	<b>0,014</b>	<b>0,016</b>	<b>0,023</b>
Early Homo	$\chi^2$	-	-	-	0,245	0,334	0,436	5	2,72	2,72	5,37	4,44	5,87	0,24	0,003	7,2	1,94	2,14	3,05
	p	-	-	-	0,620	0,563	0,508	<b>0,024</b>	0,09	0,09	<b>0,02</b>	<b>0,03</b>	<b>0,01</b>	0,617	0,95	<b>0,007</b>	0,163	0,143	0,08
H. erectus	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	2,11	2,81	2,81	6,03	6,46	6,03	0,89	0,59	0,54	7,16	7,97	7,57
	p	-	-	-	-	-	-	0,145	0,093	0,093	<b>0,014</b>	<b>0,01</b>	<b>0,015</b>	0,344	0,442	0,459	<b>0,023</b>	<b>0,004</b>	<b>0,005</b>
H. heidelbergensis (SH)	$\chi^2$	--	-	-	-	-	-	-	-	-	0,22	0,04	3,29	5,88	5,88	6,72	0,004	0,09	0,04
	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,637	0,946	0,069	<b>0,015</b>	<b>0,015</b>	<b>0,009</b>	0,944	0,762	0,834
H. neanderthalensis	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,91	8,02	8,82	0,26	0,41	0,48
	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>0,008</b>	<b>0,004</b>	<b>0,002</b>	0,605	0,523	0,485
H. sapiens	$\chi^2$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,52	8,23	9,51
	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>0,001</b>	<b>0,004</b>	<b>0,002</b>

**Tabla 14.** Comparación del Índice de Eficiencia de Forrajeo (IFE) entre distintas especies de homínidos. Las diferencias estadísticamente significativas (valor de la  $p < 0,05$ ) están en negrita de acuerdo al test de Kruskal-Wallis.

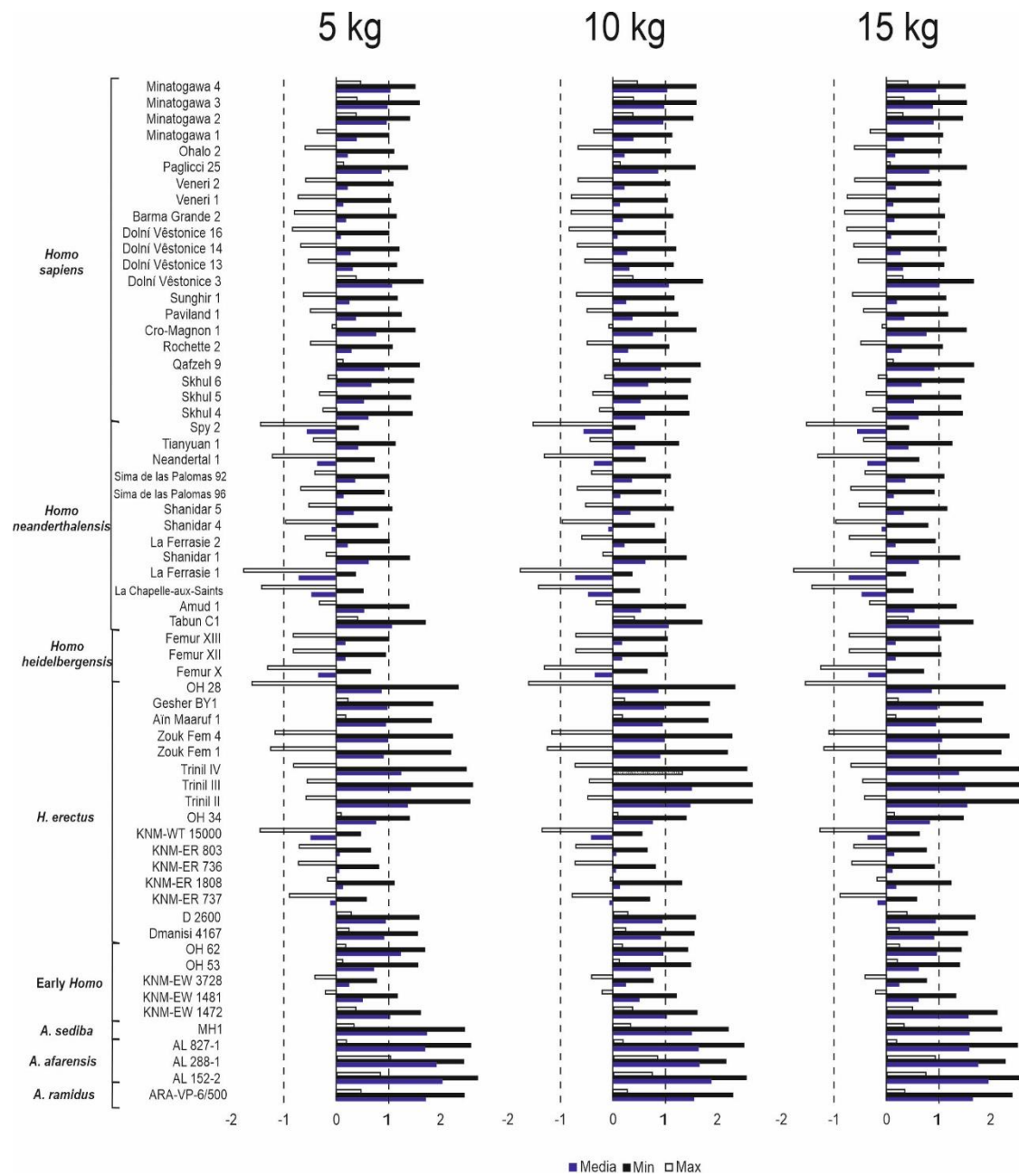
## RESULTADOS

En este caso, también hemos aplicado un análisis de la puntuación Z para conocer cuántas desviaciones típicas se alejan las estimaciones del IGNE y del IEF de cada espécimen fósil en comparación con la muestra de humanos modernos actuales, teniendo en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal en los fósiles. Para ello, el IEF y el IGNE han sido también estimados de acuerdo a los valores mínimos y máximos del peso corporal que entran dentro del 95% del intervalo de confianza de cada espécimen fósil. Los resultados obtenidos se pueden observar en la **Figura 17** y en la **Figura 18**.

De acuerdo a la puntuación Z, las estimaciones del IGNE y del IEF de la mayoría de los homínidos están dentro de 2,5 desviaciones típicas respecto a la media de los humanos actuales. Si se analiza conjuntamente el IGNE de cada especie cuando se obtiene y transporta una carga de 5, 10 y 15 kg, se observa que las estimaciones del IGNE de *A. ramidus* pueden variar entre 2,45 y 0,2 desviaciones típicas por encima de la media de los humanos actuales, dependiendo de las estimaciones de su masa corporal (**Figura 17**). En *A. afarensis*, las estimaciones del IGNE varían, de media, entre 2,52 y 0,6 desviaciones típicas por encima de la media de humanos actuales; en *A. sediba*, se sitúa de media entre 2,41 y 0,33 desviaciones típicas por encima de la media de humanos actuales; y en los primeros representantes del género *Homo* (*Early Homo*) entre 1,34 y 0,36 desviaciones típicas por encima de la media de humanos actuales. En todos estos casos, la media del IGNE y del IEF siempre se sitúa por encima de la media de los humanos actuales (**Figura 17 y 18**), independientemente de si realiza la estimación con los valores mínimos o máximos de la masa corporal estimada en estos especímenes fósiles. Esto mismo no ocurre con el resto de homínidos.

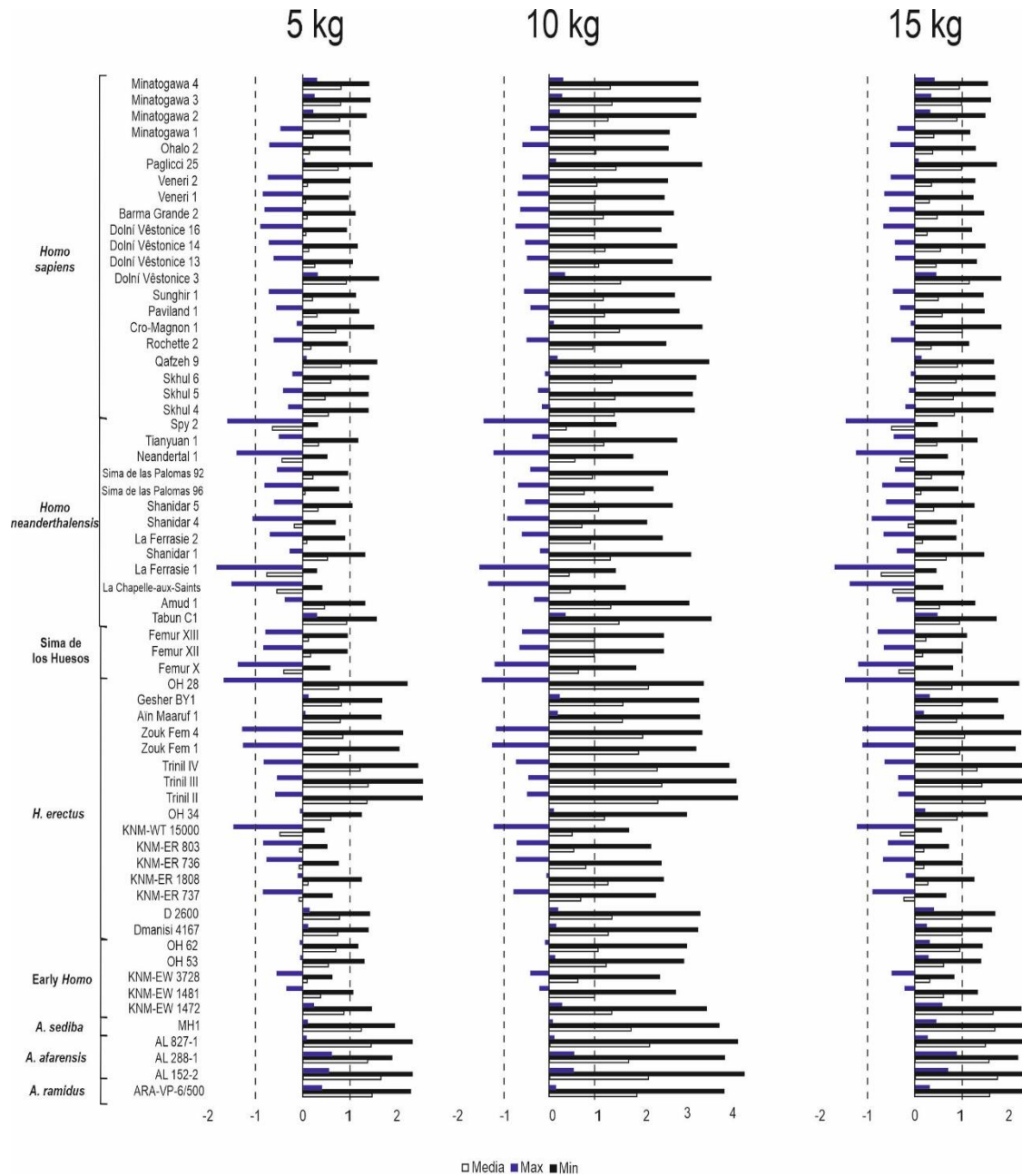
En *H. erectus*, el IGNE se sitúa entre 1,67 desviaciones típicas por encima y 0,58 desviaciones típicas por debajo de la media de humanos actuales; en los individuos de la Sima de los Huesos entre 0,9 desviaciones típicas por encima y 1,04 desviaciones típicas por debajo de la media de humanos actuales; en *H. neanderthalensis* entre 0,94 desviaciones típicas por encima y 0,84 desviaciones típicas por debajo de la media de humanos actuales; y finalmente, en *H. sapiens* del Paleolítico entre 1,15 desviaciones típicas por encima y 0,29 desviaciones típicas por debajo de la media de humanos actuales (**Figura 17**). En el caso del IEF, podemos observar que las variaciones son muy similares (**Figura 18**). Por consiguiente, los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal en especies de homínidos del Pleistoceno medio y superior pueden hacer que las diferencias en el cómputo de la eficiencia de forrajeo entre estas especies pueda cambiar significativamente. De esta manera, hasta que no aparezcan nuevos métodos de estimación del peso corporal que permitan reducir los márgenes de error, las comparaciones sobre la eficiencia de locomoción o de forrajeo deberán ser consideradas como aproximativas.

## RESULTADOS



**Figura 17** Comparación del Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) entre diferentes especies de homínidos de acuerdo a la puntuación Z y tomando en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal. Los valores han sido estimados en base a la obtención y transporte de 5 kg, 10 kg y 15 kg de recursos alimenticios. El IGNE se ha calculado de acuerdo a la estimación promedio (Media), la estimación mínima (Mín.) y la máxima (Máx.) del peso corporal que entran dentro del 95% del intervalo de confianza.

## RESULTADOS



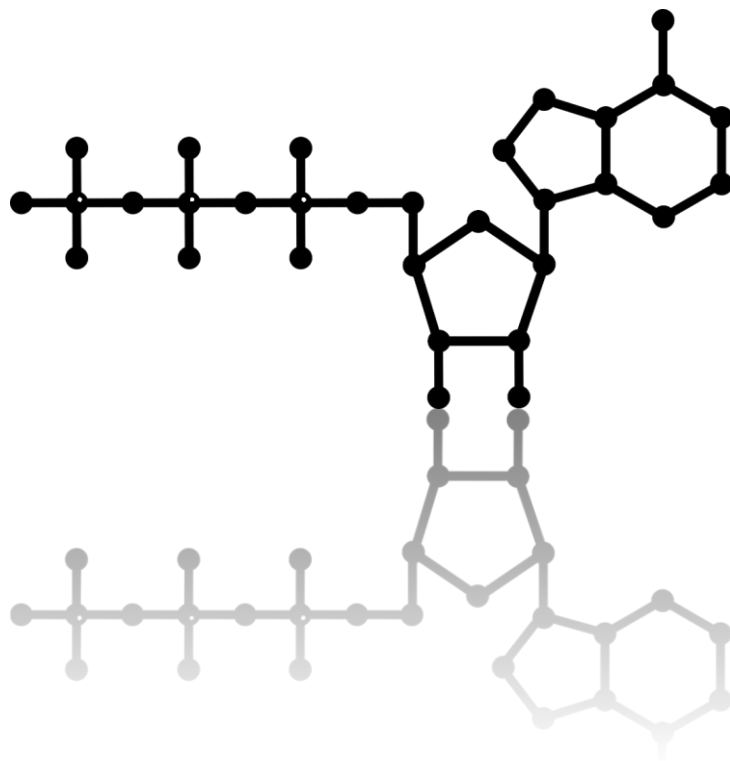
**Figura 18** Comparación del Índice de Eficiencia del Forraje (IEF) entre diferentes especies de homínidos de acuerdo a la puntuación Z y tomando en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal. De esta manera, los valores han sido estimados de acuerdo a la estimación promedio (Media), la estimación mínima (Min.) y la máxima (Máx.) del peso corporal que entran dentro del 95% del intervalo de confianza.





# CAPÍTULO IV

## DISCUSIONES





#### 4. DISCUSIONES

Diferentes investigaciones han demostrado la importancia adaptativa de la energía metabólica, concebida en muchas ocasiones como un elemento clave para comprender la relación entre atributos morfológicos de la anatomía de una especie y sus implicaciones biológicas y ecológicas (Aiello y Key, 2002; Aiello y Wheeler, 1995; Kramer y Sylvester, 2009; Pontzer, 2005, 2012; Ydenberg et al., 1994). Hasta la fecha, la mayor parte de las aproximaciones al gasto energético de la locomoción en especies extintas de homínidos se han basado en su masa corporal y su longitud del fémur, lo cual ha permitido plantear algunas hipótesis sobre las compensaciones energéticas que surgieron con la aparición y evolución del género *Homo* (Hora y Sladek, 2014; Leonard et al., 2007; Leonard y Robertson, 2001, 1997; Pontzer et al., 2017; Steudel-Numbers, 1996; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004). Sin embargo, en el momento en el que se inició esta tesis doctoral, todavía no había investigaciones que incluyeran en estas ecuaciones para predecir el coste de la locomoción la posible influencia de la anchura bi-ilíaca de la pelvis (Wall-Scheffler, 2012b; Wall-Scheffler y Myers, 2017). Por otro lado, si bien se había publicado un buen número de estudios sobre el coste energético del transporte de pesos para hacer inferencias sobre los patrones de movilidad y de forrajeo óptimo en poblaciones pasadas (Brannan, 1992; Wall-Scheffler et al., 2007; Watson et al., 2008), no se había incluido la posible influencia de las proporciones corporales en ese gasto energético. En base a todo ello, en el año 2015 se inicia la presente tesis doctoral con el objetivo principal de contribuir a este campo de conocimiento mediante mediciones de gasto energético en humanos *in vivo* y, a partir de ahí, realizar modelos predictivos que, incluyendo el efecto de la masa corporal, la longitud del fémur y la anchura de la pelvis, permitieran estimar el coste calórico de actividades de locomoción y transporte de pesos en especies extintas de homínidos.

Los estudios que se han llevado a cabo durante el transcurso de la presente tesis doctoral nos han permitido tomar contacto con los estudios experimentales y conocer los protocolos de antropometría, de composición corporal y de calorimetría indirecta ventilatoria, además de demostrar, una vez más, la utilidad de estos procedimientos para las investigaciones de Bioenergía aplicadas al registro fósil. De esta manera, hemos podido cuantificar la influencia que tienen la masa corporal, la anchura bi-ilíaca, y la longitud del fémur en actividades de locomoción y transporte de pesos. Con estos resultados, hemos podido valorar la importancia

que han podido tener algunas de estas proporciones corporales en el balance energético de los viajes de forrajeo en especies extintas de homínidos.

En el presente capítulo de **Discusiones** se hará una puesta en común de los principales resultados expuestos en el capítulo previo, prestando especial atención a las limitaciones y contribuciones que puedan ofrecer una visión de conjunto de esta investigación.

### 4.1. Limitaciones

A la hora de analizar las limitaciones halladas en el desarrollo de las investigaciones que conforman la presente tesis doctoral, podríamos destacar tres tipos de limitaciones: aquellas asociadas a la metodología, aquellas inherentes a la naturaleza del material fósil y las derivadas del diseño de los experimentos.

Respecto a las limitaciones asociadas a la metodología, cabe destacar que cualquier modelización se basa en una simplificación de la realidad, lo que implica que muchas variables o procesos que contribuyen al fenómeno estudiado son omitidos o excluidos. Así pues, los modelos presentados en esta tesis doctoral solo incluyen la influencia de algunas proporciones corporales en el gasto energético de la locomoción y en la ratio de retorno calórico de los viajes de forrajeo, de manera que se están excluyendo muchas otras variables que también podrían afectar a ese gasto o balance de energía. A este respecto, cabe destacar que el metabolismo en los seres humanos se puede ver afectado por factores como la función endocrina, la composición corporal, el ciclo menstrual, o el uso de medicamentos (Bisdee, James, y Shaw, 1989; Guyton y Hall, 2006). Esta importante limitación ha sido parcialmente solventada mediante los criterios de exclusión aplicados a la muestra de voluntarios que han participado en el experimento. Dichos criterios de exclusión han permitido minimizar la influencia de muchos de estos factores en el gasto energético. Por otro lado, la aplicación del protocolo de composición corporal ha permitido valorar la adecuación de la muestra de voluntarios a la hora de aplicar los modelos de gasto energético a los homínidos del Pleistoceno. Sin embargo, estas variables de composición corporal no se han incluido en los modelos predictivos porque uno de los principales objetivos de este trabajo era aplicar estas ecuaciones a especies extintas de homínidos, de manera que hemos seleccionado solo aquellas variables antropométricas que pudieran ser directamente medidas o estimadas en base al material fósil disponible. Todo esto ayuda a comprender por qué, en el conjunto de los modelos presentados, hay entre un 23% y un 36% de varianza que no es explicada por las variables independientes que hemos empleado.

## DISCUSIONES

Además, es importante tener en cuenta que, si bien los resultados hallados han demostrado ser muy útiles para valorar la relación entre las proporciones anatómicas y el gasto energético, están basados en una muestra específica, étnicamente homogénea, y relativamente pequeña de humanos actuales con un estilo de vida sedentario. En el futuro, la precisión de estos modelos seguramente pueda ser mejorada incluyendo otras variables y ampliando la muestra de voluntarios.

En lo concerniente a las limitaciones inherentes al material fósil, hay que destacar que, al igual que la mayoría de las aproximaciones realizadas desde la Paleofisiología, se están realizando una serie de asunciones que es preciso analizar. Al aplicar estos modelos predictivos a especies extintas de homínidos, asumimos que estas especies tenían una marcha locomotora similar a la de los humanos modernos. Esta asunción no resulta problemática para la mayoría de las especies del género *Homo*, en tanto que existe consenso al considerar su marcha locomotora similar a la nuestra (Gruss, 2007; Hatala et al., 2016; Polk, 2004). Sin embargo, este consenso se debilita para los géneros que precedieron a *Homo*. En los años ochenta del siglo XX, se propuso que *A. afarensis* pudo haber caminado con las rodillas y caderas flexionadas, una idea que ha perdurado bastante tiempo (Stern, 1999; Susman, Stern, y Jungers, 1984). Si bien hoy en día la mayoría de las investigaciones consideran que los australopitecos caminaron con las extremidades inferiores extendidas y de forma similar a los humanos modernos (Barak et al., 2013; Crompton et al., 1998; Ryan et al., 2018; Sellers et al., 2005; Tuttle et al., 1990; Ward, 2002; Ward, Kimbel, y Johanson, 2011), algunos estudios han planteado que su cinemática locomotora pudo ser diferente a la nuestra (Berge, 1994; Gruss et al., 2017; Ruff, 1998). Schmid (1982) considera que la orientación lateral del ilion de *A. afarensis* puede ser un reflejo de un mayor músculo *latissimus dorsi*, el cual es más grande en las especies de primates que se desplazan por los árboles. En consecuencia, algunas investigaciones consideran que los australopitecos también pudieron retener algunos rasgos primitivos relacionados con el desplazamiento por los árboles y que podrían haber afectado a la estabilización durante la marcha (Jungers, 1982; Kramer, 1999; Kramer y Eck, 2000; Richmond, Aiello, y Wood, 2002). Por el contrario, una gran cantidad de estudios sostienen que los australopitecos caminaron de modo similar a los humanos actuales (Latimer y Lovejoy, 1989, 1990; Lovejoy, Heiple, y Meindl, 2001; Murdock, 2006; Preuschoft y Tardieu, 1996).

Por otro lado, la masa corporal, la longitud del fémur, o la anchura bi-ilíaca de los homínidos más antiguos no entran dentro de los rangos de variación de la muestra de humanos actuales empleada en esta tesis doctoral. Normalmente, esto es un impedimento para aplicar una ecuación predictiva; sin embargo, esta limitación está siempre presente en todas las

estimaciones de gasto energético en especies de australopitecos, ya que sus proporciones corporales no entran dentro de la variabilidad de los humanos modernos adultos (Holliday et al., 2018; Leonard y Robertson, 1992; Nagano et al., 2005; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004). Al igual que en trabajos previos (Gruss et al., 2017; Nagano et al., 2005; Pontzer, Raichlen, y Sockol, 2009; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004; Steudel-Numbers y Wall-Scheffler, 2009), en la presente tesis doctoral hemos hecho estas asunciones y aplicado las ecuaciones predictivas a distintas especies de australopitecos, pero reconocemos e incidimos en que la relación entre las proporciones corporales y el gasto energético pudo ser diferente en este género, de modo que la lectura y las inferencias evolutivas realizadas a partir de estos resultados se deben realizar con precaución.

Uno de los principales problemas a los que se enfrentan las aproximaciones al gasto energético en especies extintas de homínidos es, además del pequeño tamaño muestral de especímenes fósiles, el amplio margen de error en las estimaciones de la masa corporal (Heyes y MacDonald, 2015; Steudel-Numbers, 2006). La mayoría de las investigaciones que hacen predicciones sobre el gasto energético en homínidos extintos no tienen en cuenta los márgenes de error en las estimaciones del peso corporal (Froehle y Churchill, 2009; Leonard y Robertson, 1992; Pontzer, 2017; Steudel-Numbers y Wall-Scheffler, 2009; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004), pero algunos estudios han resaltado que estos amplios márgenes de error suponen una importante limitación a la hora de constatar diferencias estadísticamente significativas entre especies de homínidos (Carretero et al., 2018; Heyes y MacDonald, 2015).

El efecto de estos márgenes de error en las estimaciones de gasto energético también ha sido analizado en la presente tesis doctoral. Los resultados obtenidos sugieren que existe una importante incertidumbre en las estimaciones de gasto energético, del Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) y del Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) debido a los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal en los fósiles. De esta manera, hemos comprobado que las estimaciones del IGNE en *H. erectus* pueden situarse, de media, entre 1,6 desviaciones típicas por encima y 0,58 desviaciones típicas por debajo de la media de los humanos actuales; en *Homo heidelbergensis* entre 0,9 desviaciones típicas por encima y 1,04 típicas por debajo de la media de humanos actuales; y en *H. neanderthalensis*, entre 0,94 desviaciones típicas por encima y 0,84 desviaciones típicas por debajo de la media de los humanos actuales. Es decir, que la eficiencia de forrajeo de estos homínidos puede ser superior o inferior a la de los humanos actuales dependiendo de si se emplean los valores de peso corporal que están en el límite superior o en el inferior del 95% del intervalo de confianza. Por el contrario, para los australopitecos y los primeros representantes del género *Homo* (*Early Homo*), las estimaciones

## DISCUSIONES

de gasto energético de la locomoción siempre están por debajo de la media de los humanos actuales, mientras que las estimaciones de la eficiencia de forrajeo (IGNE o IEF) siempre están por encima. Por otro lado, aunque las estimaciones del gasto energético de la locomoción sin cargas pueden variar de forma notable dependiendo de los valores de la masa corporal empleados, siempre entran dentro del rango de variación de los humanos actuales. Estos resultados demuestran la importancia de la precisión en las estimaciones de la masa corporal en especies fósiles, aspecto fundamental para realizar inferencias sobre muchos otros aspectos de la paleobiología y la paleoecología de los homínidos (Leonard y Snodgrass, 2007; Mateos et al., 2014; Rodríguez-Gómez et al., 2017; Robson y Wood, 2008; Rodríguez et al., 2019; Ruff, 2002; Yamagiwa, 2015). Hasta que no aparezcan nuevos estudios que permitan reducir estos márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal, las investigaciones de Bioenergía aplicadas al registro fósil no pueden más que reconocer esta limitación y ser precavidas en las interpretaciones de las comparaciones entre taxones.

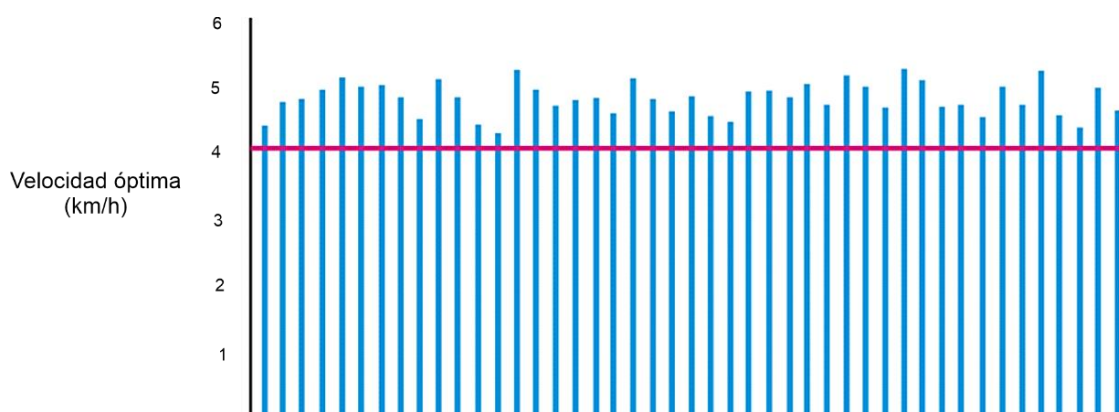
Hay que resaltar una serie de limitaciones y asunciones respecto al diseño de los experimentos. En las mediciones de gasto energético de la locomoción y transporte de pesos realizados en el laboratorio de Bioenergía y Análisis del Movimiento del CENIEH, se están estandarizando toda una serie de variables que afectan al gasto energético de estas actividades. Así pues, todos los voluntarios y voluntarias han caminado en una pendiente plana a una velocidad constante de 4 km/h, lo que nos ha permitido hacer que todos recorriesen la misma distancia en el mismo espacio de tiempo. Por consiguiente, es importante tener en cuenta que los experimentos realizados en el laboratorio no pueden ser interpretados como el coste de caminar o transportar pesos al aire libre, en condiciones reales de búsqueda y aprovisionamiento de recursos. Sin embargo, se ha decidido realizar las mediciones en el laboratorio porque en condiciones reales al aire libre, la irregularidad del terreno, o las variaciones en la velocidad del paso, afectarían al gasto energético de los individuos (Stolze et al., 1997). De esta manera, tal y como se ha apuntado anteriormente, la utilidad y sentido de este experimento está en evaluar cómo puede variar la eficiencia locomotora en base a las proporciones corporales o los pesos transportados. La velocidad de 4 km/h fue elegida por dos motivos: por ser una velocidad próxima a la velocidad óptima de la marcha en otras especies de homínidos (Dingwall et al., 2013) y por ser una velocidad similar a la empleada en otros estudios de este tipo (Stuedel-Numbers, 2006; Wall-Scheffler, 2012a). Sin embargo, 4 km/h podría ser una velocidad muy baja para algunos individuos que han participado en el experimento y muy alta para otros. En tanto que la velocidad óptima de la marcha depende de la longitud de los miembros inferiores (Wall-Scheffler, 2012a), cabe preguntarse si la correlación hallada entre la longitud del fémur y el gasto

## DISCUSIONES

energético pudiera estar afectada por este desfase entre la velocidad óptima de cada individuo y los 4 km/h que se han empleado en el experimento. Wall-Scheffler (2012a) propone la siguiente fórmula para calcular la velocidad óptima de caminar en una persona:

$$(5) \text{ Velocidad óptima (m/s)} = 0,00205 * \text{longitud de la tibia (mm)} + 0,5811 \quad p = 0,006, r^2 = 0,36$$

Con esta fórmula, podemos calcular cuánto se alejan los 4km/h del experimento respecto a la velocidad óptima de la locomoción de cada individuo y averiguar si esta diferencia está afectando al gasto energético en nuestra muestra. Tras aplicar esta fórmula a cada individuo, podemos apreciar que la velocidad óptima en las personas que han participado en el experimento se sitúa, de media, 0,83 km/h por encima de los 4 km/h, con una desviación típica de 0,25 km/h (**Figura 19**). Hemos comprobado si esta diferencia entre la velocidad óptima y la velocidad empleada ( $\Delta V$ ) en el experimento se correlaciona con gasto energético de la locomoción. Los resultados muestran que no hay una correlación estadísticamente significativa entre la  $\Delta V$  y el gasto energético bruto ( $p = 0,455$   $r^2 = 0,27$ ) o neto ( $p = 0,146$   $r^2 = 0,473$ ) de caminar. Por tanto, aunque probablemente la velocidad de 4 km/h haya afectado al gasto energético de algunos individuos por alejarse de su velocidad óptima, esta diferencia no es tan importante como para estar afectando a las regresiones presentadas. Por otro lado, es muy probable que si la velocidad de la marcha fuese otra variable independiente en los modelos, los coeficientes de correlación serían mayores.



**Figura 19** Velocidad óptima de la marcha en cada uno de los voluntarios que han participado en el experimento. La línea magenta representa la velocidad empleada en el experimento.

Finalmente, se decidió transportar los pesos mediante una mochila en la espalda porque, como se ha comentado anteriormente, el transporte de cargas sobre los hombros y espalda es una de las formas de transporte de carcasas más habituales en las comunidades de cazadores y recolectores actuales (Binford, 2001; Hurtado et al., 1985; Lupo, 2006), además de ser la más



eficiente energéticamente (Abe et al., 2004). Sin embargo, hay muchas otras formas de transportar cargas, de modo que es probable que con otras estrategias de transporte de pesos los resultados de gasto energético fuesen diferentes. Futuros estudios deberán completar esta investigación analizando el gasto energético de otras formas de transporte e incluyendo la velocidad óptima de la marcha como otra variable independiente en los modelos.

### 4.2. Aportaciones

#### 4.2.1. La longitud máxima del fémur como variable predictiva en las estimaciones de gasto energético.

A medida que se fueron desarrollando las investigaciones que conforman la presente tesis doctoral, también se fueron poniendo de manifiesto las principales limitaciones de los métodos empleados y se fueron abriendo nuevos interrogantes o hipótesis de trabajo. De esta manera, el hecho de que el Protocolo de Antropometría se basase en medidas externas suponía una importante limitación: nos obligaba a emplear la longitud trocantérica del fémur en lugar de la longitud máxima del fémur en los modelos predictivos, lo que nos llevaba a reducir considerablemente el número de especímenes fósiles a los que podíamos aplicar las ecuaciones predictivas de gasto energético. Hay que tener en cuenta que, de acuerdo a la Ley 14/2007, de 3 de julio, de Investigaciones biomédicas, los estudios experimentales de investigación no clínica deben evitar la aplicación de métodos invasivos que representen algún tipo de riesgo para el sujeto, de modo que la aplicación de técnicas como los Rayos X, o la Tomografía Axial Computarizada, suelen estar prohibidas para estudios como los que aquí presentamos. Por tanto, para superar esta limitación, en el año 2019 realizamos mediciones osteométricas del fémur y de la pelvis en dos colecciones osteológicas de la Universidad de Coímbra. Estos datos nos han permitido obtener y aplicar ecuaciones predictivas para estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica, con lo que hemos podido ampliar la muestra de fósiles en los estudios sobre el coste de la locomoción y transporte de pesos.

Al emplear la longitud máxima del fémur en lugar de la longitud trocantérica en las estimaciones de gasto energético, los coeficientes de correlación, de determinación o el error estándar de los modelos no cambiaron (Vidal-Cordasco et al., 2017a). Sin embargo, tal y como se ha comentado anteriormente, en la literatura especializada de Paleoantropología la longitud trocantérica del

## DISCUSIONES

fémur es raramente aportada. Por tanto, la estimación de la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica en la muestra de voluntarios nos ha permitido ampliar considerablemente la muestra de fósiles a los que podíamos aplicar los modelos de gasto energético. Así pues, la muestra de fósiles empleados para estimar el gasto energético de la locomoción ha pasado de siete (Vidal-Cordasco et al., 2017a) a sesenta y nueve especímenes. Tal y como se verá con detenimiento en el apartado siguiente, este incremento del tamaño de la muestra no altera los resultados obtenidos previamente en lo que respecta a las comparaciones de la eficiencia de locomoción entre diferentes especies de homínidos (Vidal-Cordasco et al., 2017a), pero nos ha permitido hacer más robustas dichas comparaciones entre taxones. Por otro lado, cabe destacar que, aunque la estimación de la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica surgió como una necesidad específica de las investigaciones de esta tesis doctoral, estas ecuaciones suponen una aportación metodológica que se puede extender a otros ámbitos más allá de la Bioenergía, como pueden ser la Cinemática, la Antropología física o la Antropología forense.

La estatura de un individuo se puede estimar con diferentes partes del esqueleto, pero las fórmulas que emplean la longitud máxima del fémur suelen ser las más precisas y las más empleadas (Genovés, 1967; Buikstra y Ubelaker, 1994; Sjøvold, 1990). Por ello, diversos investigadores de Antropología física y forense se han interesado en obtener fórmulas predictivas que, a partir de diferentes segmentos del fémur, permitan estimar la longitud máxima de este hueso en distintas poblaciones humanas (Abledu et al., 2016; Khanal et al., 2017; Singh et al., 2013). El conjunto de estas investigaciones pone de manifiesto dos importantes aspectos que ayudan a valorar la contribución metodológica del estudio llevado a cabo con las colecciones osteológicas: por un lado, la utilidad de las ecuaciones predictivas para estimar la longitud máxima del fémur a partir de otras medidas de este hueso; por otro, la importancia de que dichas ecuaciones predictivas se obtengan a partir de poblaciones similares a aquellas sobre las que se emplearán. En esta tesis doctoral hemos empleado dos colecciones osteológicas portuguesas para obtener tres modelos predictivos que permitan estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica: un modelo basado en individuos de sexo masculino (Modelo 1), otro basado en individuos de sexo femenino (Modelo 2) y otro que incluye a ambos sexos (Modelo 3). Hemos comprobado que si bien los coeficientes de correlación y de determinación son mayores en el modelo que incluye ambos sexos (Modelo 3), la diferencia entre los valores observados y los predichos en la muestra de validación son menores en los modelos específicos de cada sexo (Modelo 1 y Modelo 2). Por consiguiente, siempre que el sexo sea conocido, es preferible emplear las ecuaciones específicas para cada

## DISCUSIONES

sexo (Modelo 1 y Modelo 2). Sin embargo, cabe destacar que la diferencia entre el valor observado y el predicho, ya sea en las ecuaciones específicas de cada sexo (Modelo 1 y Modelo 2) o en la que incluye a ambos sexos (Modelo 3), siempre es, de media, inferior al 1%. Por tanto, podemos afirmar que estas tres ecuaciones predictivas tienen una alta precisión en sus estimaciones.

Estas ecuaciones predictivas para estimar la longitud máxima del fémur presentan un coeficiente de correlación y de determinación similares a los de la fórmula presentada por Gruss (2007) ( $r^2$  0,93) en base a una muestra osteológica compuesta por individuos norteamericanos (Gruss 2007). Sin embargo, la aplicación de una u otra fórmula afecta de forma notable a los resultados obtenidos. De esta manera, mientras que una longitud trocantérica de 30 centímetros daría una longitud máxima del fémur de 33,41 cm de acuerdo al Modelo 1, de 33,45 cm de acuerdo al Modelo 2 y de 33,22 cm de acuerdo al Modelo 3, de acuerdo al modelo propuesto por Gruss (2007) daría una longitud máxima del fémur de 36,4 cm. Por tanto, los modelos que presentamos aquí probablemente sean más adecuados cuando las extrapolaciones se hagan con poblaciones del sur de Europa.

### 4.2.2. Gasto energético y antropometría en humanos modernos

Respecto a la antropometría realizada en sujetos *in vivo*, hemos observado que los hombres tienen dimensiones mayores que las mujeres. Sin embargo, cuando las medidas antropométricas se ponen en relación a la estatura, observamos que la pelvis de la muestra de mujeres no es relativamente más ancha que en los hombres, lo que coincide con lo hallado en estudios previos (Warrener et al., 2015) y sugiere que la anchura bi-ilíaca y la anchura bi-trocantérica en hombres y mujeres no se diferencian si se ponen en relación a la estatura. A este respecto, cabe destacar que ni la anchura bi-trocantérica ni la anchura bi-ilíaca son dimensiones con directas implicaciones obstétricas, por lo que resulta natural que no tengan el grado de dimorfismo sexual que otras proporciones de la entrada, el plano medio o la salida pélvica (Correia et al., 2005; Cunningham y Williams, 2005; Stålberg et al., 2006; Walrath y Glantz, 1996).

En lo concerniente a los datos de gasto energético, los valores del Gasto Energético en Reposo (GER) en la muestra de humanos actuales son muy similares a los de poblaciones occidentales con masas corporales similares a la de los voluntarios y voluntarias que han participado en este estudio (Owen et al., 1987; Pontzer et al., 2012). Por otro lado, hemos observado que el gasto

energético bruto y neto de la locomoción y transporte de pesos es significativamente mayor en los hombres que en las mujeres. Sin embargo, si ese gasto energético es corregido por la masa corporal, observamos que no hay diferencias significativas entre sexos y, por tanto, ningún sexo es energéticamente más eficiente que el otro al caminar o transportar pesos (Prado-Nóvoa et al., 2020). Es decir, las diferencias halladas en el gasto de caminar y transportar pesos entre hombres y mujeres se deben exclusivamente a las diferencias en la masa corporal entre sexos. Estos resultados coinciden con lo hallado en investigaciones previas (Kramer, 2003; Lloyd et al., 2010) y sugieren, tal y como proponen Prado-Nóvoa et al., (2020), que la división sexual de labores, en lo que concierne a las actividades de transporte de pesos en las comunidades de cazadores y recolectores, no tiene una base o justificación energética.

En la presente tesis doctoral se ha comprobado que el gasto energético de la locomoción no aumenta en la misma proporción en todos los individuos cuando transportan 5, 10 o 15 kg de peso. Esto coincide con lo hallado en estudios previos (Kramer, 2010; Rue y Kramer, 2017) y puede ocurrir porque los individuos acostumbrados a transportar cargas son capaces de adoptar una marcha energéticamente más eficiente que les permite cargar pesos con muy poco incremento en el gasto energético (Heglund et al., 1995). En esta línea, se ha observado que las mujeres de algunos grupos étnicos de *Luo* y *Kukuyo* en África pueden transportar hasta el 20% de su masa corporal con muy poco incremento en el gasto energético (Maloiy et al., 1986). Por otro lado, los porteadores nepaleses suelen adoptar un gesto de marcha locomotora que les permite reducir el gasto energético (Bastien et al., 2005; Minetti et al., 2006), lo que refleja la relevancia de la biomecánica en los costes de actividades de transporte de pesos (Abe et al., 2004; Knapik et al., 1996; Wang y Crompton, 2004; Watson et al., 2008).

Otros primates no humanos normalmente transportan las cargas en sus manos (Key, 2016), mientras que la locomoción bípeda de los humanos permite otros métodos de transporte de pesos en los que la carga puede situarse más cerca del centro de gravedad corporal y, con ello, los costes del transporte son sustancialmente menores (Abe et al., 2004; Knapik et al., 2004; Watson et al., 2008, 2009). A este respecto, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que el coste energético de transportar pesos de entre 5 y 15 kg es muy inferior a la energía que pueden reportar esos mismos pesos en caso de tratarse de recursos alimenticios. Por tanto, el coste de transportar un peso mayor en el rango de entre 5 y 15 kg no es un factor limitante en las decisiones de transporte de carcasas, en tanto que la energía obtenida por un peso mayor (en el rango de entre 5 y 15 kg) siempre superará los costes de su transporte. Dicho esto, también cabe señalar que el objetivo de este trabajo no es buscar el supuesto límite de peso transportado a partir del cual el retorno calórico ya no compensa los costes del transporte. Por

## DISCUSIONES

el contrario, tal y como se ha señalado en los apartados previos, el objetivo es averiguar si las proporciones corporales que afectan al coste de la locomoción podrían afectar también a los índices de eficiencia empleados en los modelos del Lugar Central de Forrajeo. Si bien esto será discutido en los siguientes apartados, hasta el momento, los datos de gasto energético y antropometría en humanos actuales nos permiten realizar las siguientes aportaciones o contribuciones:

- Un modelo predictivo para estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica, lo que facilita la extrapolación entre la antropometría realizada en personas *in vivo* y la antropometría realizada sobre material osteológico.
- La anchura bi-ilíaca y la bi-trocantérica en la muestra de humanos actuales es mayor en hombres que en mujeres. Sin embargo, si se pone en relación a la estatura, no hay diferencias estadísticamente significativas entre sexos.
- Se confirma lo observado por Prado-Nóvoa et al., (2020) respecto a que las diferencias en el gasto energético de la locomoción y transporte de pesos entre sexos se deben a la diferencia en la masa corporal entre hombres y mujeres. Por consiguiente, ningún sexo es más eficiente energéticamente que otro al realizar actividades de locomoción y transporte de cargas. Por tanto, la división sexual de laborales, en lo que concierne a actividades de transporte de pesos, no tiene una justificación energética (Prado-Nóvoa et al., 2020).
- Transportar un mayor peso no incrementa el gasto energético en la misma proporción en todos los individuos.
- Si los pesos transportados de 5, 10 y 15 kg representan recursos alimenticios, el retorno calórico superaría al coste del transporte de esas cargas. Por consiguiente, transportar un peso mayor en el rango de entre 5 y 15 kg no es un factor limitante en las decisiones de transporte de recursos.

### 4.2.3 Implicaciones evolutivas de la relación entre las variables antropométricas y el coste de la locomoción

Los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral demuestran que la principal variable antropométrica que contribuye al coste energético de la locomoción en los humanos modernos es la masa corporal. El coste energético de la locomoción depende, principalmente, de la fuerza muscular ejercida para soportar y desplazar el cuerpo (Donlean, Rodger, y Kuo, 2002; Griffin,

## DISCUSIONES

Roberts, y Kram, 2003; Taylor et al., 1982). Por tanto, una mayor masa corporal exige un mayor esfuerzo muscular para desplazar el cuerpo, lo que incrementa el gasto energético de la marcha (Waters y Mulroy, 1999). En esta línea, las proporciones corporales que puedan afectar a la ratio de activación muscular y, por tanto, a la fuerza necesaria para desplazar el cuerpo, son susceptibles de incidir en el gasto energético (Kramer y Sylvester, 2011; Pontzer, 2012; Pontzer y Kamilar, 2009; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004). Así pues, varias investigaciones han demostrado que una mayor longitud de los miembros inferiores permite incrementar la longitud de zancada sin desestabilizar el centro de gravedad corporal (Pontzer et al., 2009; Steudel-Numbers, 2006), lo que reduce el coste energético de la locomoción (Gruss et al., 2017; Hora y Sladek, 2014; Steudel-Numbers, 2006; Wall-Scheffler et al., 2010; Whitcome et al., 2017). Los resultados obtenidos en esta tesis doctoral concuerdan con los hallados en estas investigaciones previas, demostrando que una mayor longitud máxima del fémur permite reducir significativamente el gasto energético de la marcha en los humanos actuales. Por otro lado, observamos que una mayor anchura bi-ilíaca reduce significativamente el coste de la locomoción. Además, resulta interesante que el porcentaje de la varianza que es explicado por la anchura bi-ilíaca (entre el 18% y el 22%) es similar al explicado por la longitud máxima del fémur (entre el 19% y el 21%). Estos resultados tienen importantes implicaciones a la hora de evaluar las consecuencias energéticas y las posibles presiones selectivas que han podido afectar a la evolución de la anchura bi-ilíaca en los homínidos del Pleistoceno.

Desde la publicación del estudio de Washburn (1960) donde se proponía la hipótesis del dilema obstétrico, gran cantidad de estudios han asumido que una mayor estrechez de la pelvis reduce el coste de la locomoción en los humanos (Churchill, 2006; Langdon, 2005; Lovejoy, 1988; Rosenberg, 1992; Rosenberg y Trevathan, 2002; Ruff, 1995; Zihlman y Bruner, 1979). De este modo, la dificultad del parto derivada de la estrechez de la pelvis de nuestra especie sería un efecto secundario de una presión selectiva que habría favorecido una marcha locomotora más eficiente en nuestra especie. Esta asunción estaba basada en el modelo biomecánico que valora la ventaja mecánica efectiva de los abductores de la pelvis: cuanto mayor es la distancia bi-acetabular en relación a la longitud del cuello del fémur, los abductores de la cadera tendrán que hacer más fuerza para soportar la masa corporal, lo que se asume que incrementaría de forma significativa el coste energético de la locomoción (Biewener et al., 2004; Henderson et al., 2011). Sin embargo, en 2015 se publica un trabajo en el que se demuestra que la ventaja mecánica efectiva de los abductores de la cadera apenas influye en el coste energético de la locomoción, lo que se interpreta como una evidencia en contra de la hipótesis del dilema obstétrico (Warrener et al., 2015). Los resultados obtenidos en esta tesis doctoral contribuyen

a este debate, demostrando que la anchura de la pelvis, a nivel de las crestas ilíacas, sí se correlaciona con el coste de la locomoción, pero en contra de lo que cabría esperar de acuerdo a la hipótesis del dilema obstétrico, dicha correlación es negativa. Estos resultados no contradicen los hallados por Warrener et al., (2015), en tanto que en este trabajo previo tan solo se analiza la influencia de la ventaja mecánica efectiva de los abductores de la cadera en el coste energético de la locomoción y, por tanto, en ningún momento se evalúa la posible influencia de la anchura bi-ilíaca en el gasto energético de la marcha. Por consiguiente, los resultados obtenidos en esta tesis doctoral nos permiten apoyar la **hipótesis 1** planteada en la **Introducción**: una mayor anchura bi-ilíaca de la pelvis reduce el coste energético de la locomoción en los humanos. En consecuencia, los resultados obtenidos no nos permiten apoyar la hipótesis que sostiene que la estrechez de la pelvis de *H. sapiens* es consecuencia de una presión selectiva que haya favorecido la eficiencia energética de la locomoción.

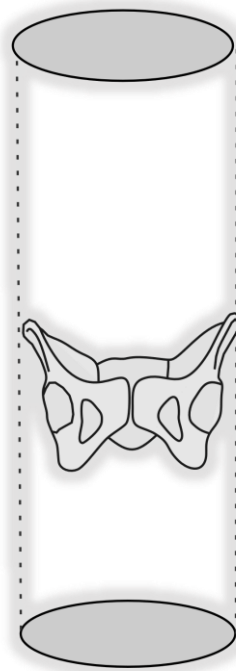
La reducida anchura medio-lateral de la pelvis es un rasgo autopomórfico de nuestra especie que apareció en África hace ciento noventa y cinco mil años (Arsuaga et al., 1999; DeSilva y Rosenberg, 2017; Gruss y Schmitt, 2015; Holliday, 2012). Investigaciones previas han propuesto que esta particular estrechez en la anchura bi-ilíaca de nuestra especie podría estar relacionada con un cambio en la movilidad, de modo que la estrechez de la pelvis sería una consecuencia del incremento en la gracilidad del esqueleto postcraneal de *H. sapiens* al reducirse sus niveles de actividad física (Ryan y Shaw, 2015; Stock, 2006; Stock y Pfeiffer, 2004). Otras investigaciones han demostrado que la anchura bi-ilíaca también se rige por la regla eco-geográfica de Bergmann, de modo que, en los seres humanos, la proporción entre la anchura bi-ilíaca y la estatura varía de acuerdo a la latitud geográfica (Ruff, 1991, 1994, 2002). Esto se debe a que si se considera el cuerpo como un cilindro, la anchura bi-ilíaca y la estatura determinarían la relación entre la superficie y el volumen corporal, por lo que la anchura bi-ilíaca contribuiría directamente a la termólisis (**Figura 20**). Lo que demuestra todo esto es que, a día de hoy, la anchura bi-ilíaca se puede considerar un rasgo anatómico con tres implicaciones biológicas y ecológicas principales:

- 1) Es un rasgo que afecta directamente a los costes la termorregulación, en tanto que las variaciones en la anchura bi-ilíaca afectan a la relación entre el volumen y la superficie corporal, de modo que incide en una mayor o menor disipación del calor corporal (Ruff, 1991, 1994, 2002).
- 2) La anchura bi-ilíaca también guarda relación con la robustez general del esqueleto, por lo que la mayor o menor anchura de la bi-ilíaca no es independiente del nivel de gracilidad del esqueleto postcraneal. En consecuencia, los niveles de actividad física

## DISCUSIONES

también pueden guardar relación con la anchura bi-ilíaca (Ryan y Shaw, 2015; Stock, 2006; Stock y Pfeiffer, 2004).

- 3) Finalmente, los resultados hallados en la presente tesis doctoral sugieren que la anchura bi-ilíaca es una parte de la anatomía de la pelvis cuya influencia en el coste energético de la locomoción es similar a la que tiene la longitud del fémur. Por tanto, la anchura bi-ilíaca también tiene una influencia significativa en el coste energético de la locomoción (Gruss et al., 2017; Wall-Scheffler et al., 2010; Wall-Scheffler y Myers, 2017).



**Figura 20** Esquema en el que se muestra cómo el cuerpo puede considerarse como un cilindro, de manera que una mayor o menor anchura bi-ilíaca afectaría directamente a la relación entre el volumen y la superficie corporal, afectando así a la capacidad de disipación del calor corporal. Figura modificada a partir de Ruff (1991).

Llegados a este punto, cabe preguntarse si los resultados hallados en esta tesis doctoral permitirían refutar la hipótesis del dilema obstétrico y, de esta manera, podrían arrojar luz sobre las presiones selectivas que han podido afectar a la anchura pélvica de los homínidos. La hipótesis del dilema obstétrico ha contribuido a considerar que, a lo largo de la evolución humana, ha habido presiones selectivas que, en base a la influencia de la pelvis en la eficiencia de la locomoción, de la termorregulación, o del parto, resultaron en una serie de “compromisos” que acabaron afectando a la estructura y las proporciones de esta región anatómica (Gruss y Schmitt, 2015; Laitman, 2017; Leong, 2006; Rosenberg y Trevathan, 2002; Wells et al., 2012; Wittman y Wall, 2007). A este respecto, cabe recordar que el ajuste entre el feto y la pelvis



## DISCUSIONES

materna es tan estrecho en nuestra especie que, en muchas ocasiones, la desproporción cefalopélvica se convierte en un potencial riesgo tanto para la madre como para el feto (Lenhard et al., 2010; Wittman y Wall, 2007).

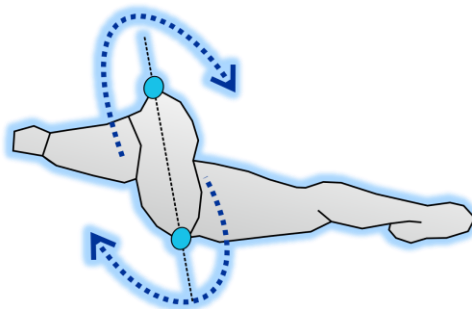
Los resultados hallados en la presente tesis doctoral sugieren que esos “compromisos” entre la eficiencia de la locomoción y las dimensiones del canal del parto no tuvieron lugar, en tanto que una pelvis más ancha reduce el coste de la locomoción. Sin embargo, cabe destacar que, como se ha comentado previamente, la anchura bi-ilíaca no es una dimensión pélvica que defina el tamaño del canal del parto. Trabajos previos han demostrado que, en los humanos modernos, la anchura bi-ilíaca no se correlaciona con los diámetros antero-posteriores del canal del parto, pero sí tiene una correlación positiva con los diámetros medio-laterales de la entrada, el plano medio y la salida pélvica (Kurki, 2011, 2013a, 2013b). Por consiguiente, se ha sugerido que *“los cuerpos más estrechos, favorecidos en ambientes cálidos y húmedos, pudieron limitar la anchura transversal del canal del parto, aumentando al mismo tiempo el diámetro antero-posterior, con el objetivo de preservar un tamaño mínimo para el parto”* (Betti, 2017, p. 691). En base a ello, y teniendo en cuenta los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral, el “dilema” o “compromiso” en *Homo sapiens* no se habría dado entre el coste de la locomoción y el tamaño del canal del parto, sino entre el canal del parto y la termólisis. Es decir, el único “compromiso” que, a nivel evolutivo, podría haber afectado a la anchura bi-ilíaca sería el de una presión selectiva que favoreciese la eficiencia energética de la locomoción mediante una anchura bi-ilíaca más ancha, y otra presión selectiva que favoreciese la disipación del calor corporal con una pelvis más estrecha (Ruff, 1991, 1994). Por tanto, en un ambiente cálido, una anchura bi-ilíaca más estrecha favorecería la disipación de calor, pero aumentaría el coste de la locomoción y reduciría la dimensión de los diámetros medio-laterales del canal del parto.

Si bien estos resultados demuestran que las proporciones del canal del parto no se han visto comprometidas por las presiones selectivas que hayan podido favorecer la eficiencia energética de la locomoción, cabe resaltar que los datos obtenidos en la presente tesis doctoral tampoco nos permiten refutar completamente la hipótesis del dilema obstétrico. En 2017, se publica un trabajo en el que se sugiere que la eficiencia energética de la locomoción no es suficiente para apoyar o refutar la hipótesis del dilema obstétrico (Ruff, 2017). De esta manera, Ruff (2017) propone que, más allá del coste energético, hay otros factores biomecánicos que afectan a las proporciones entre la pelvis, el fémur y el tamaño corporal en los humanos. Así pues, las proporciones de la pelvis también pueden afectar al estrés y al riesgo de fractura al que se someten las articulaciones, de modo que la “eficiencia de la locomoción” a la que hace referencia Washburn (1960) no debería medirse exclusivamente en términos de energía. En esta

## DISCUSIONES

línea, cabe recordar que las proporciones corporales que definen la ventaja mecánica de un músculo suelen variar a lo largo de la evolución si el tamaño corporal de una especie aumenta o disminuye. Esto no ocurre con el objetivo de aumentar la eficiencia energética, sino de reducir los riesgos de fractura y el estrés al que se someten las articulaciones (Biewener, 1989; Biewener et al., 2004). Por todo ello, aunque nuestros resultados contribuyen al debate sobre las presiones selectivas que pudieron afectar a la anchura pélvica de nuestra especie, no nos permiten refutar completamente la hipótesis del dilema obstétrico.

Es importante señalar que, si bien esta investigación demuestra que una mayor anchura bi-ilíaca reduce el coste de la locomoción, no podemos asegurar por qué se produce ese fenómeno. Se ha propuesto que una pelvis ancha, a nivel de la anchura bi-trocantérica, aumenta la estabilidad durante la marcha (Alexander, 1991; Elders, Greenwald, y Sartor, 1997), lo que puede reducir el coste de la locomoción (Donlean, Rodger, y Kuo, 2002). Además, una pelvis ancha también contribuye a aumentar la rotación de la pelvis en el plano transversal y este incremento de la rotación en torno a la línea central del cuerpo aumenta la longitud del paso sin que aumente la oscilación vertical del centro de gravedad durante la marcha, lo que debería minimizar el coste energético de caminar (Gruss et al., 2017; Kuo, Donelan, y Ruina, 2005; LaFiandra et al., 2003; Owers y Pastor, 2005; Wall-Scheffler y Myers, 2017) (**Figura 21**). Estas investigaciones aportan evidencias que pueden ayudar a comprender por qué una pelvis más ancha puede reducir el coste de la locomoción, pero la mayoría de estos trabajos no se centran en la anchura bi-ilíaca de la pelvis, sino en la anchura bi-acetabular o la bi-trocantérica.



**Figura 21** Figura en la que se ilustra cómo la anchura de la pelvis puede afectar a la rotación de la pelvis en el plano transversal, aumentando así la longitud de la zancada durante la marcha.

Sí se ha demostrado que una mayor anchura bi-ilíaca se correlaciona con una reducción en la actividad de los aductores de la cadera y de los músculos isquiotibiales durante la marcha (Wall-

Scheffler et al., 2010). En esta línea, recientes trabajos muestran que la anchura pélvica es, junto con la longitud de los miembros inferiores, un componente que determina la longitud de la zancada durante la locomoción, por lo que es un factor que afecta directamente a la ratio de activación muscular necesaria para cubrir una determinada distancia (Wall-Scheffler y Myers, 2017; Whitcome et al., 2017). Sin embargo, todavía es necesario comprobar que la correlación negativa entre la anchura bi-ilíaca y el coste de la locomoción que detectamos es consecuencia de la influencia de la anchura pélvica en la longitud de la zancada y, por tanto, en la frecuencia del paso durante la marcha. Hasta entonces, y a modo de recapitulación, el estudio de la relación entre la anchura bi-ilíaca y el coste de la locomoción nos permite realizar las siguientes inferencias:

- La anchura bi-ilíaca pudo tener la misma importancia evolutiva para la reducción de los costes de la locomoción que la longitud de los miembros inferiores en los homínidos del Pleistoceno.
- En base a la influencia de la anchura bi-ilíaca en el gasto energético de caminar, una mayor eficiencia energética de la locomoción no supuso un compromiso para el tamaño del canal del parto.
- La reducción de la distancia entre las alas ilíacas en nuestra especie pudo favorecer la disipación del calor corporal en ambientes cálidos, pero implicó un mayor gasto energético de la locomoción y una reducción de los diámetros medio-laterales que contribuyen a definir el tamaño del canal del parto.
- Si bien el tamaño del canal del parto no tendría por qué verse comprometido por la eficiencia energética de la locomoción, los datos de los que disponemos no nos permiten refutar completamente la hipótesis del dilema obstétrico.

Para completar estas inferencias evolutivas, es necesario analizar también los resultados de las estimaciones de gasto energético en especies extintas de homínidos, tarea que se lleva a cabo en el siguiente apartado.

#### 4.2.4. La eficiencia de locomoción y forrajeo en especies extintas de homínidos

Tal y como se ha visto en el apartado previo, resulta interesante que el porcentaje de la varianza del gasto energético de la locomoción que es explicado por la anchura bi-ilíaca sea similar al explicado por la longitud del fémur. Se ha sugerido que una mayor anchura bi-trocantérica de la

pelvis podría haber sido beneficioso para la locomoción de los homínidos del Pleistoceno por dos razones: en primer lugar, habría permitido que el rango de velocidades óptimas de la locomoción fuese mayor; por otro, aumentaría la estabilidad de la marcha durante la fase de balanceo, lo que podría reducir el gasto energético (Wall-Scheffler, 2012a; Wall-Scheffler y Myers, 2013, 2017; Wall-Scheffler et al., 2007). Sin embargo, aunque algunos trabajos han sugerido que la mayor anchura pélvica de los homínidos del Pleistoceno no tuvo por qué perjudicar la eficiencia de la locomoción (Wall-Scheffler y Myers, 2017; Wall-Scheffler et al., 2020), hasta la fecha, todas las modelizaciones sobre el coste energético de la locomoción en especies extintas de homínidos han incluido el efecto de la masa corporal y de la longitud de la pierna, pero no el efecto de la anchura bi-ilíaca de la pelvis (Kramer, 1999; Steudel-Numbers, 2006; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004; Wall-Scheffler et al., 2010; sin embargo, véase Wall-Scheffler, 2012b). De esta manera, una de las principales contribuciones de la presente tesis doctoral es ofrecer modelos predictivos que, teniendo en cuenta el efecto de la anchura bi-ilíaca de la pelvis, nos permitan estimar el gasto energético de la locomoción en homínidos extintos.

La inclusión del efecto de la anchura bi-ilíaca en los modelos predictivos para estimar el coste de la locomoción en especies extintas de homínidos hace que la eficiencia energética de la locomoción en estas especies sea mayor de lo que se había propuesto hasta ahora (Hora y Sladek, 2014; Nagano et al., 2005; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004). En consecuencia, una vez se incluye el efecto de la anchura bi-ilíaca en estas ecuaciones, observamos que los costes de la locomoción de *A. afarensis* y *H. erectus* serían significativamente inferiores a los costes de locomoción de los humanos modernos actuales, mientras que el gasto energético de la locomoción de *H. neanderthalensis* y de *Homo heidelbergensis* (SH) no se diferenciaría de manera significativa de los humanos actuales. Los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal en las especies extintas de homínidos pueden estar afectando a estas comparaciones de gasto energético de la locomoción. Sin embargo, cabe destacar que incluso haciendo las estimaciones con los límites superiores e inferiores de los valores de masa corporal que entran en el intervalo del 95% de confianza, la media del gasto energético en los australopitecos y primeros representantes del género *Homo* (*Early Homo*) es inferior a la media de los humanos modernos actuales. Además, las estimaciones de gasto energético en los homínidos del Pleistoceno medio y superior entran dentro de los rangos de variación de los humanos actuales. Por tanto, estos resultados sugieren que la eficiencia de la locomoción en los homínidos del Pleistoceno no fue inferior a la nuestra.

Cabe señalar que, aunque sí hemos podido incluir varios especímenes de *H. sapiens* del Pleistoceno en las comparaciones del Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEG) y del Índice de

## DISCUSIONES

Ganancia Neta de Energía (IGNE), no hemos podido incluir estos especímenes de *H. sapiens* en las comparaciones del gasto energético de la locomoción sin cargas. Esto se debe a que, aunque en el registro fósil hay varias pelvis de *H. sapiens* del Pleistoceno, no hemos encontrado ninguna medición o estimación de la anchura bi-ilíaca en estos especímenes, de manera que no disponemos de todos los datos antropométricos necesarios para aplicar las ecuaciones predictivas que estiman el gasto energético de la locomoción sin cargas a los especímenes de *H. sapiens*. Por tanto, es importante tener presente que los homínidos de *H. sapiens* del Paleolítico pudieron tener un coste de la locomoción diferente al de los humanos actuales y que las comparaciones del gasto energético sin cargas siempre se están realizando con los humanos actuales.

Reducir los costes de la locomoción ha sido tradicionalmente concebido como un factor esencial para comprender las transformaciones en la dinámica metabólica de los homínidos del Pleistoceno (Aiello y Key, 2002; Bramble y Lieberman, 2004; Navarrete et al., 2011; Pontzer et al., 2010). De esta manera, varios estudios han propuesto que el aumento en la longitud de los miembros inferiores en *H. erectus* habría sido ventajoso para el coste de la locomoción, lo que pudo aportar a los homínidos una ventaja adaptativa mediante la reducción de los costes de forrajeo (Navarrete et al., 2011; Pontzer, 2017; Pontzer et al., 2009; Steudel-Numbers, 1996; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004). Así pues, la reducción en los costes de forrajeo les habría permitido moverse por un territorio mayor sin incrementar el presupuesto energético diario (Isbell y Young, 1996; Rodman y McHenry, 1980), destinar más energía al mantenimiento de cerebros más grandes, o tener unas estrategias del ciclo vital energéticamente más costosas (Isbell y Young, 1996; Kramer y Ellison, 2010; Navarrete et al., 2011).

Los resultados hallados en esta tesis doctoral refuerzan la propuesta de investigaciones previas que sugieren que el fémur más corto de los australopitecos habría supuesto un mayor coste de la locomoción en comparación con el fémur mayor de *H. erectus* (Kramer y Eck, 2000; Steudel-Numbers, 1996, 2006; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004). Sin embargo, hemos comprobado que cuando el efecto de la longitud del fémur se incluye junto con el efecto de la masa corporal y la anchura pélvica, los costes de la locomoción de *A. afarensis* y *A. africanus* no son superiores a los del género *Homo*. El incremento en la masa corporal con la aparición y evolución del género *Homo* implicó un aumento en el presupuesto energético diario, lo cual se asume que habría desencadenado un conjunto de presiones selectivas que habrían afectado a las proporciones corporales y a la ecología del comportamiento de estas especies (Pontzer, 2012a; Leonard y Robertson, 2001; Snodgrass y Leonard, 2009). De esta manera, se considera que *Homo erectus* pudo ser la primera especie humana en la que surge la denominada “paradoja energética

humana”, consistente en un incremento significativo del presupuesto energético sin la compensación energética de estrategias del ciclo vital menos costosas (Kramer y Ellison, 2010; Pontzer et al., 2016). A este respecto, los resultados presentados en esta tesis doctoral sugieren que ni el incremento en la longitud del fémur de *H. erectus* ni su anchura pélvica compensaron completamente el incremento que supuso su mayor masa corporal en el gasto energético de la locomoción. Por tanto, la reducción del coste de la locomoción no ha sido un mecanismo que compensase completamente estos cambios en la dinámica metabólica y en las estrategias del ciclo vital de *H. erectus*.

Los resultados obtenidos en esta tesis doctoral también sugieren que la locomoción en los individuos de la Sima de los Huesos y *Homo neanderthalensis* no fue menos eficiente que la nuestra. La amplia anchura bi-ilíaca es un rasgo común a los homínidos del Pleistoceno inferior y medio (Arsuaga et al., 1997, 1999) y que, a diferencia de lo que ocurre con los humanos modernos, no varía con la latitud geográfica, de modo que podría ser un rasgo plesiomórfico presente en el género *Homo* durante el Pleistoceno (Arsuaga et al., 2015, 1999; Holliday, 2012; Simpson et al., 2008). Por otro lado, se ha propuesto que los miembros inferiores relativamente cortos de *H. neanderthalensis* podrían haber afectado negativamente al coste de la locomoción y, por consiguiente, a su movilidad (Caspari, 1992; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004; Wolpoff, 1978). Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que el efecto de un fémur más corto en el coste de la locomoción de *H. neanderthalensis* pudo ser compensado por una pelvis más ancha. De esta manera, la anchura pélvica de los homínidos del Pleistoceno pudo ser un aspecto tan importante para la eficiencia energética de la locomoción como la longitud de los miembros inferiores.

Otro de los objetivos de esta tesis doctoral era evaluar si las proporciones corporales que afectan al coste de la locomoción pueden influir en el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y en el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF). Como cabría esperar, los resultados muestran que una mayor masa corporal reduce significativamente la ratio neta de ganancia de energía. Sin embargo, una vez el factor de la masa corporal se tiene en cuenta, solo el fémur muestra una correlación positiva con el IGNE y el IEF, mientras que ni la anchura de la pelvis ni el sexo son variables que afecten de forma significativa a las ratios de ganancia de energía. A este respecto, cabe señalar que el transporte de pesos altera la marcha normal de la locomoción, sobre todo en lo que respecta a la cinemática de la pelvis (Griffin, Roberts, y Kram, 2003; Knapik, Reynolds, y Harman, 2004; Martin y Nelson, 1986; Quesada et al., 2000; Watson et al., 2008). Aunque transportar pesos en una mochila no afecta a la longitud de la zancada, sí incrementa significativamente la inclinación del tronco, la flexión de la rodilla y el grado de excursión de la

## DISCUSIONES

cadera (Knapik, Harman, y Reynolds, 1996; LaFiandra et al., 2003). Probablemente, esto explique por qué la longitud del fémur sí se correlaciona con el IGNE y el IEF, mientras que, a diferencia de lo que ocurre con la locomoción sin pesos, la anchura bi-ilíaca no lo hace. Para comprobar esto, es necesario que en el futuro estos resultados se integren con nuevos análisis de cinemática. Hasta entonces, los resultados obtenidos nos permiten apoyar la siguiente hipótesis de trabajo que se presentó inicialmente al comienzo de esta tesis doctoral (**hipótesis 2**): Las proporciones corporales que afectan al coste de la locomoción han podido afectar a la ratio de retorno calórico durante la búsqueda y aprovisionamiento de alimentos.

Los modelos de forrajeo óptimo han sido ampliamente utilizados para evaluar la manera en la que el comportamiento de un individuo puede afectar a la aptitud biológica en base a los costes y beneficios de obtener recursos (Bettinger et al., 2015; Bird y O'Connell, 2006; Byers y Ugan, 2005; Marlowe, 2005; Okuyama, 2015; Rodríguez et al., 2019; Simms, 1985; Smith y Winterhalder, 1992). En este sentido, cabe señalar que incluso ligeros cambios en el balance energético debido a un incremento en los costes de la actividad física pueden ser determinantes para el éxito reproductivo (Caldwell y Hooper, 2017; Urlacher y Kramer, 2018). Por consiguiente, un ligero incremento en el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) o en el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) puede afectar a la aptitud biológica de una especie. Varias investigaciones han mostrado la importancia de estos índices para la ecología, fisiología y supervivencia de los diferentes organismos vivos (Houston y McNamara, 1985; Smith, 1979; Ydenberg et al., 1994). Sin embargo, estos índices apenas son empleados en la literatura sobre evolución humana. A este respecto, la principal contribución de este trabajo ha sido mostrar que la masa corporal y la longitud máxima del fémur deberían ser tenidos en cuenta en las aproximaciones que aplican modelos de forrajeo óptimo a especies extintas de homínidos, en tanto que son atributos anatómicos que pueden afectar de forma significativa a la ratio de ganancia de energía y, por tanto, al balance energético.

Hay muchos factores que afectan a la eficiencia de forrajeo de un organismo y sería determinista y alejado de la realidad considerar que la optimización de la energía o del tiempo son los únicos criterios que rigen las decisiones de forrajeo o la aptitud biológica de una especie, como ya se ha señalado en investigaciones previas (Bliege-Bird et al., 2001; Binford, 2001; Coddling et al., 2011; Foley, 2005; Kaplan et al., 2000; Pyke, 2017). Factores como los riesgos de depredación o la estacionalidad afectan también a la toma de decisiones durante las expediciones de búsqueda y aprovisionamiento de alimentos (Houston y McNamara, 1985). Por consiguiente, el gasto y la ganancia de energía no son los únicos factores que afectan a las estrategias de forrajeo y a la supervivencia (Smith, 1979). Sin embargo, el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y el

## DISCUSIONES

Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) son los más empleados en las aproximaciones basadas en la teoría de forrajeo óptimo, en tanto que reflejan los criterios de optimización más habituales en diferentes especies de mamíferos (Sibly, Brown, y Kodric-Brown, 2012), incluyendo los humanos (Hamilton et al., 2016; Hurtado et al., 1985; Smith, 1979; Stephens, Brown, y Ydenberg, 2008; Venkataraman et al., 2017).

Las estrategias de forrajeo que optimizan el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) en las comunidades de cazadores-recolectores son habituales cuando los recursos son abundantes en el medio, de tal manera que los individuos procuran incrementar la cantidad de recursos obtenidos en el menor tiempo posible (Hill et al., 1987; Monahan, 1998). En estos casos, el criterio de optimización suele ser tanto el tiempo como la energía (Bliege-Bird et al., 2001; Winterhalder, 1981). Sin embargo, estos criterios de optimización pueden cambiar dependiendo de factores como el tamaño del grupo (Binford, 2001), la estacionalidad (Foley, 2005; Kaplan et al., 2000), el riesgo de depredación (Bliege-Bird et al., 2001), o la disponibilidad de nutrientes (Pyke, 2017). De entre todos estos factores, el principal es la disponibilidad de recursos. Cuando hay una escasa disponibilidad de recursos comestibles en el medio, se suele optimizar la ratio de energía obtenida por unidad de energía gastada; es decir, el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) (Weimerskirch et al., 2003; Ydenberg et al., 1994). Hay varios factores que pueden afectar a la ratio de ganancia de calorías en un viaje de forrajeo: la pericia o las técnicas de búsqueda y obtención de alimentos, la disponibilidad de recursos, el tiempo atmosférico, la peligrosidad, etc. Por tanto, los resultados presentados en este trabajo solo ponen de manifiesto un factor más que puede afectar a esa ratio de ganancia calórica: la masa corporal y la longitud del fémur. La diferencia respecto al resto de factores que pueden afectar a las ratios de ganancia calórica en las expediciones de búsqueda y aprovisionamiento de alimentos, es que estos rasgos antropométricos pueden ser medidos o estimados en los fósiles, lo que abre una nueva vía para evaluar la eficiencia de forrajeo en especies extintas de homínidos.

Si empleamos la relación entre la masa corporal, el peso de la carcasa transportada y la longitud del fémur para estimar la eficiencia del forrajeo en especies extintas de homínidos, observamos que la eficiencia del forrajeo habría sido mayor en los australopitecos que en el género *Homo*. Del mismo modo, la ratio de retorno de energía en los primeros representantes del género *Homo* también habría sido mayor que en los individuos de la Sima de los Huesos y en *H. neanderthalensis*. En *H. erectus*, esta eficiencia del forrajeo habría sido mayor que en los humanos actuales y en *H. neanderthalensis*. Sin embargo, la eficiencia de forrajeo de *Homo heidelbergensis* (SH) y de *H. neanderthalensis* habría sido menor que la de los *H. sapiens* del Pleistoceno superior, pero no diferiría en comparación con los humanos modernos actuales. Por



## DISCUSIONES

tanto, observamos que, asumiendo un mismo tiempo de forrajeo y un mismo tamaño de carcasa obtenida y transportada, cabría esperar que la eficiencia del forrajeo fuese mayor en los homínidos del Pleistoceno inferior que en los del Pleistoceno medio y superior. Estos resultados tienen una serie de implicaciones evolutivas y contribuyen a algunos de los debates sobre las comparaciones entre neandertales y *Homo sapiens*.

Está ampliamente aceptado en la ecología del comportamiento que las características adaptativas de una especie guardan relación con los costes o beneficios que comportan para su aptitud biológica (Smith y Winterhalder, 1992). De esta manera, si un determinado rasgo o atributo, tanto morfológico como fisiológico, se pierde a lo largo de la evolución de una especie, esa pérdida no debería haber afectado negativamente a su aptitud o a su éxito reproductivo (Murren et al., 2015; O'Connell y Hawkes, 1981; Thompson et al., 2011). En base a ello, es probable que la aparente reducción que observamos en la eficiencia del forrajeo en los homínidos del Pleistoceno medio respecto a los homínidos del Pleistoceno inferior guarde relación con las nuevas formas que permitieron mejorar la ratio de obtención de energía a lo largo de la evolución humana. Así pues, las mejoras tecnológicas (Ambrose, 2001), las mejoras en la caza y recolección (Fa et al., 2013; Marín et al., 2017), o la reducción en la competencia por los recursos tróficos (Palombo, 2010; Rodríguez y Mateos, 2018) pudieron relajar las presiones selectivas sobre el tamaño y las proporciones del cuerpo como factor importante para la eficiencia del forrajeo. Lógicamente, el tamaño y las proporciones corporales de una especie se ven afectados por muchos factores ecológicos o ambientales, como el clima o la insularidad (Allen, 1877; Diniz-Filho y Raia, 2017; Ruff, 1991; Slavenko et al., 2016; Tilkens et al., 2007), pero también por cualquier otro factor sensible de producir un estrés energético, como los altos niveles de actividad física o la baja ingesta calórica (Payne et al., 2018; Pomeroy et al., 2012; Wang et al., 2014). A este respecto, los resultados obtenidos en esta tesis doctoral sugieren que la influencia del tamaño corporal y la longitud del fémur en el coste de caminar y llevar pesos, actividades comunes y esenciales en todos los grupos de cazadores-recolectores, también pudieron haber afectado a la eficiencia del forrajeo y, por ende, al balance energético de los homínidos.

De acuerdo a esta influencia de la masa corporal, la longitud del fémur y la carga transportada en el coste de la locomoción y transporte de pesos, la eficiencia del forrajeo de los individuos de la Sima de los Huesos y de *H. neanderthalensis* habría sido inferior a la del *H. sapiens* del Pleistoceno superior, pero no diferiría en comparación a los humanos actuales. *A priori*, este resultado podría emplearse para apoyar la idea que sostiene que los neandertales estarían en desventaja, en términos energéticos, en comparación con el *H. sapiens* del Paleolítico superior

## DISCUSIONES

(Anwar et al., 2007; Froehle et al., 2013; Henry et al., 2017; Steudel-Numbers y Tilkens, 2004; Trinkaus, 1986; Verpoorte, 2006). No obstante, si tenemos en cuenta los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal de estos homínidos, observamos que las estimaciones de la eficiencia de forrajeo de *H. neanderthalensis* podrían situarse, de media, entre 0,94 desviaciones típicas por encima y 0,84 desviaciones típicas por debajo de la media de los humanos actuales. Es decir, tal y como han sugerido Heyes y McDonald (2015), los amplios márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal de los homínidos nos impiden asegurar que la eficiencia del forrajeo de *H. neanderthalensis* haya sido superior o inferior a la de *Homo sapiens*. Por tanto, en base a los datos disponibles y sus limitaciones, consideramos que lo más parsimonioso de momento es no afirmar que *H. neanderthalensis* estuvo en “desventaja” en comparación con *H. sapiens*. Es preciso que aparezcan nuevos métodos de estimación del peso corporal que permitan reducir los márgenes de error existente en los métodos actuales. Hasta entonces, el debate sobre la eficiencia energética de *H. neanderthalensis* en comparación con *H. sapiens* deberá seguir abierto.

Llegados a este punto, es preciso recordar que, como se ha señalado en el apartado de **Limitaciones**, estas mediciones de gasto energético en la locomoción y transporte de pesos no pueden ser empleadas como reflejo del coste energético de una expedición real de aprovisionamiento de recursos. Durante el experimento llevado a cabo en el laboratorio de BioEnergía y Análisis del Movimiento del CENIEH, los voluntarios caminaron a una velocidad constante en una superficie plana. Además, los costes de las expediciones de caza o recolección se ven influidos por otros factores además del coste de la locomoción y el transporte de pesos, como pueden ser los costes de procesamiento o de captura de los recursos (MacArthur y Pianka, 1966). Todo ello indica que, con esta aproximación, estamos sobreestimando el IGNE y el IEF. Dicho esto, también es importante recordar que el objetivo de este estudio no es conocer los costes de una expedición de búsqueda y aprovisionamiento de recursos real, sino averiguar si las proporciones corporales que afectan al coste de la locomoción pueden afectar a la ratio de retorno calórico en distintas especies de homínidos. Es preciso que futuras investigaciones midan el gasto y el balance energético de la búsqueda y aprovisionamiento de recursos reales para testar las hipótesis e inferencias que hemos planteado en esta tesis doctoral. A modo de recapitulación, estas inferencias son:

- Además de la longitud de las extremidades inferiores, la anchura bi-ilíaca de la pelvis también pudo ser un aspecto importante para las compensaciones energéticas de los homínidos del Pleistoceno.

## DISCUSIONES

- En base a la masa corporal, la longitud del fémur y la anchura bi-ilíaca, la marcha bípeda del género *Homo* no habría sido más eficiente que la del género *Australopithecus*, y la locomoción de *Homo neanderthalensis* y de los individuos de la Sima de los Huesos no habría sido menos eficiente que la de los humanos actuales.
- La influencia de las proporciones corporales en el coste de la locomoción y el transporte de pesos ha podido afectar a la ratio de retorno calórico a lo largo de la evolución humana.
- Asumiendo un mismo tiempo de forrajeo y un mismo tamaño de carcasa obtenida y transportada, la eficiencia del forrajeo habría sido mayor en los homínidos del Pleistoceno inferior que en aquellos del Pleistoceno medio y superior.
- En comparación con los australopitecos y los primeros representantes del género *Homo*, ni el incremento en la longitud relativa de los miembros inferiores de *H. erectus*, ni su anchura pélvica, compensaron completamente el incremento en el coste de la locomoción derivado del aumento de su masa corporal.
- El tamaño y las proporciones corporales deberían ser tenidos en cuenta en las aproximaciones de los modelos del Lugar Central de Forrajeo aplicados a especies extintas de homínidos.

### 4.3. Consideraciones finales

El gasto energético de actividades físicas habituales en las comunidades de cazadores y recolectores, como caminar y transportar pesos, son esenciales para evaluar el coste de la supervivencia en las diferentes especies de homínidos (Henry et al., 2018; Mateos, Terradillos-Bernal, y Rodríguez, 2019; Morgan et al., 2018; Pontzer et al., 2015; Prado-Nóvoa et al., 2017, 2019; Vidal-Cordasco et al., 2017b; Wall-Scheffler et al., 2007; Watson et al., 2008). En el presente trabajo se ha cuantificado la influencia de la masa corporal, la longitud del fémur y la anchura bi-ilíaca en el coste de la locomoción, en el Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) y en el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE). Con la realización de la presente tesis doctoral, se pone de manifiesto que las comparaciones del gasto energético de la locomoción y la eficiencia del forrajeo entre especies extintas de homínidos requiere todavía de mucha más investigación. Por tanto, consideramos importante resaltar que la presente tesis doctoral solo representa un primer paso hacia la reevaluación de la dinámica energética en especies extintas de homínidos y el análisis de algunas de las consecuencias que, a nivel de energía metabólica, ha podido tener

la evolución del tamaño corporal, la longitud del fémur y la anchura de la pelvis. Así pues, consideramos necesario concluir las discusiones con un apartado de consideraciones finales donde podamos poner de manifiesto los interrogantes que abren los resultados hallados y las líneas de investigación que todavía deben ser abordadas.

La presente tesis doctoral refleja cómo abordar una hipótesis de trabajo puede abrir otros nuevos interrogantes en la investigación. Ha habido dos hipótesis principales que, desde un principio, han guiado los objetivos, la estructura, y los métodos aplicados en esta tesis doctoral:

- **Hipótesis 1.** Una mayor anchura bi-ilíaca de la pelvis reduce el coste energético de la locomoción.
- **Hipótesis 2.** Las proporciones corporales que afectan al coste de la locomoción han podido afectar a la ratio de retorno calórico en las expediciones de búsqueda y aprovisionamiento de recursos por parte de los homínidos del Pleistoceno.

Con los datos presentados en esta tesis doctoral, la **hipótesis 1** se ha visto confirmada. En este trabajo, hemos podido cuantificar la influencia de la masa corporal, de la longitud del fémur y de la anchura bi-ilíaca en el gasto energético de la locomoción en humanos actuales. En base a ello, hemos ofrecido modelos predictivos que, teniendo en cuenta por primera vez el efecto de la anchura bi-ilíaca de la pelvis, han sido utilizados para estimar el gasto energético de la locomoción en homínidos extintos (Vidal-Cordasco et al., 2017a). Sin embargo, es importante señalar que todavía es necesario comprender los mecanismos subyacentes que explican la relación entre la anchura bi-ilíaca o la longitud del fémur y el coste energético de la locomoción y el transporte de pesos. De esta manera, nuestras investigaciones han demostrado que una mayor anchura bi-ilíaca reduce el coste de la locomoción, pero no disponemos de datos propios con los que podamos asegurar por qué se produce ese fenómeno. Para abordar este interrogante, es preciso que, en el futuro, los resultados hallados en esta tesis sean completados con datos provenientes de la Cinemática. De esta manera, podremos averiguar si la influencia de la anchura bi-ilíaca en la reducción del coste de la locomoción se debe a que esta variable antropométrica contribuye a incrementar la longitud de la zancada, reduciendo así el número de pasos necesarios para cubrir una distancia dada.

En lo que concierne a las inferencias evolutivas realizadas a partir de estos datos, hay que señalar que las estimaciones realizadas en especies extintas de homínidos a partir de los modelos presentados en esta tesis sugieren que la locomoción de los homínidos del Pleistoceno no era menos eficiente que la de los humanos modernos actuales. Sin embargo, todavía es necesario obtener medidas de la anchura bi-ilíaca en individuos de *Homo sapiens* del Pleistoceno para

## DISCUSIONES

poder compararlos con el resto de especies de homínidos. A este respecto, hemos visto cómo el Índice de Eficiencia de Forrajeo puede ser significativamente diferente entre los humanos actuales y los homínidos de *H. sapiens* del Paleolítico. Por ello, es necesario que las comparaciones de gasto energético de la locomoción realizadas en este trabajo se completen en el futuro con la inclusión de individuos de *H. sapiens* del Pleistoceno a los que se les pueda medir o estimar la anchura bi-ilíaca.

Los resultados obtenidos también demuestran que ni el incremento en la longitud relativa de los miembros inferiores de *H. erectus*, ni su anchura pélvica, compensaron el incremento en el coste de la locomoción derivado del aumento de su masa corporal. Por consiguiente, una locomoción energéticamente más eficiente no fue el mecanismo que permitió los cambios en la dinámica metabólica y en los patrones del ciclo vital que dan lugar a la “paradoja energética humana”. Sin embargo, esto no quiere decir que las proporciones corporales no hayan sido elementos importantes para el balance energético de estos homínidos. Los resultados hallados nos permiten plantear que la anchura de la pelvis pudo ser un factor importante para compensar energéticamente el aumento en el presupuesto energético derivado de una mayor masa corporal y cerebral en los homínidos del Pleistoceno, si bien dicha compensación no fue completa. Por otro lado, los resultados obtenidos nos permiten apoyar la **hipótesis 2** presentada al comienzo del presente monográfico: las proporciones corporales que afectan al coste de la locomoción han podido afectar a la ratio de retorno calórico en las expediciones de búsqueda y aprovisionamiento de alimentos por parte de los homínidos del Pleistoceno.

La masa corporal y la longitud del fémur han podido afectar a la ratio de retorno calórico en los viajes de aprovisionamiento de alimentos por parte de los homínidos. Por tanto, los modelos de forrajeo óptimo aplicados a contextos del Pleistoceno deberían tener en cuenta el efecto que la masa corporal y la longitud del fémur tienen en las ratios de ganancia calórica. Sin embargo, hemos comprobado que la anchura bi-ilíaca no afecta al coste de la locomoción cuando esta se realiza transportando pesos. Es probable que esto sea debido a la alteración que supone cargar pesos para la biomecánica de la marcha, pero futuros estudios deberán comprobarlo. Para ello, es conveniente que futuras investigaciones averigüen si con un mayor tamaño muestral o con la inclusión de otras variables independientes (por ejemplo, la velocidad de la marcha), la anchura de la pelvis se correlaciona con el gasto energético de transportar pesos. Abordar esta problemática es de gran interés por dos razones. En primer lugar, porque el experimento de locomoción y transporte de pesos está estandarizando toda una serie de variables, como la velocidad de la marcha, que afectan al gasto energético y que pueden estar afectando, al menos en parte, a los resultados obtenidos en este trabajo. Por otro lado, porque, como se ha visto en

## DISCUSIONES

los apartados previos, la inclusión o exclusión de la anchura de la pelvis como variable que influye en el gasto energético va a afectar a las estimaciones realizadas en especies extintas de homínidos.

Otro aspecto que conviene tener en cuenta son los amplios márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal de los homínidos, lo que supone una importante limitación a la hora de comparar la eficiencia del forrajeo entre diferentes especies de homínidos. A este respecto, es necesario aplicar en el futuro nuevos métodos de estimación de la masa corporal que permitan reducir los amplios márgenes de error. En el campo de la Bioenergía, solo de esta manera se podrán hacer comparaciones entre homínidos de una forma más segura. Hasta entonces, las comparaciones de la eficiencia de forrajeo entre homínidos deben ser consideradas como orientativas.

Tal y como se ha comentado en varias ocasiones a lo largo del trabajo, las mediciones del gasto energético de la locomoción y transporte de pesos se han realizado dentro de un laboratorio, sobre una cinta rodante, con una inclinación y velocidad constantes. Este hecho ha aportado varias ventajas al permitirnos estandarizar algunos parámetros, pero también presenta algunas limitaciones que han sido analizadas en los apartados previos. En anteriores investigaciones, hemos podido comprobar que las proporciones de las extremidades inferiores y superiores pueden afectar al gasto energético de la locomoción y transporte de pesos en condiciones al aire libre (Vidal-Cordasco et al., 2017b). Sin embargo, en ese estudio previo el protocolo de antropometría fue aplicado con instrumentos diferentes y la forma del transporte de pesos no se hizo en mochilas, sino en las manos. Todo ello nos impide compararlo con los resultados obtenidos en esta tesis doctoral. Sin embargo, este caso pone de manifiesto la relevancia y la posibilidad de completar en el futuro los resultados hallados en esta tesis con mediciones reales de la eficiencia del forrajeo en condiciones al aire libre.

Las mediciones en colecciones osteológicas nos han permitido superar algunas de las limitaciones de los trabajos experimentales en los que son necesarias las extrapolaciones entre la antropometría realizada en sujetos *in vivo* y aquella realizada en material osteológico. En la presente tesis doctoral solo nos hemos centrado en la longitud máxima del fémur y la longitud trocánterica; sin embargo, sería conveniente en el futuro incluir otras variables antropométricas, tanto de los miembros superiores como de los inferiores o de la pelvis que puedan afectar al gasto energético de la actividad física.

Los resultados obtenidos demuestran que la estrechez de la pelvis de nuestra especie no es el resultado de una presión selectiva que haya favorecido una locomoción energéticamente menos

## DISCUSIONES

costosa. Esto contribuye a reconsiderar la visión clásica de la evolución de la pelvis humana como resultado de estrictos compromisos entre la influencia de sus proporciones en el parto, la termorregulación y en los costes de la locomoción. Sin embargo, los datos de los que disponemos tampoco nos permiten refutar completamente la hipótesis del dilema obstétrico. Por consiguiente, es preciso que futuros estudios sigan profundizando en las implicaciones funcionales, biológicas y ecológicas de las proporciones pélvicas.

Llegados a este punto, consideramos oportuno volver a incidir en que la presente tesis doctoral no zanja o da por cerrado los debates que han llevado a formular las dos hipótesis que orientaron la presente investigación. Por el contrario, esta tesis doctoral solo representa un paso más hacia la reevaluación de los presupuestos y compensaciones energéticas de especies extintas de homínidos, aportando nuevos datos para algunos de los debates sobre las presiones selectivas que han afectado a evolución del tamaño y las proporciones corporales a lo largo del Pleistoceno. En este sentido, el conjunto de los resultados hallados en la presente tesis doctoral pone de manifiesto la utilidad de integrar la metodología empleada en el campo de la Bioenergía experimental con aquellas propias de la Antropología física para completar las inferencias sobre la dinámica energética en especies extintas de homínidos, lo que tiene un gran interés desde un punto de vista de la Paleofisiología y de la Paleoecología. Durante el desarrollo de la presente tesis doctoral se han puesto de manifiesto una serie de limitaciones y han surgido una serie de interrogantes o hipótesis de trabajo que deberán de ser abordados en el futuro. Hasta entonces, los resultados hallados en la presente investigación han contribuido a conocer el coste de la supervivencia en las poblaciones humanas del Pleistoceno





# CAPÍTULO V

## CONCLUSIONES





### 5. CONCLUSIONES

En la presente tesis doctoral hemos realizado mediciones antropométricas, de composición corporal y de calorimetría indirecta ventilatoria en sujetos *in vivo* mientras realizaban actividades de locomoción y transporte de pesos. Los resultados obtenidos nos han permitido cuantificar el efecto de la masa corporal, la longitud del fémur y la anchura bi-ilíaca en el gasto energético de estas actividades. En base a estos resultados, hemos podido valorar la importancia que han podido tener algunas de estas proporciones corporales en el balance energético resultante de la búsqueda y aprovisionamiento de alimentos por parte de especies extintas de homínidos. Estos resultados han sido completados con datos obtenidos mediante mediciones en dos colecciones osteológicas, lo que nos ha permitido obtener tres ecuaciones predictivas para estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica en humanos actuales. Con esto, se han superado algunas de las limitaciones para la extrapolación al registro fósil de los resultados de las mediciones antropométricas *in vivo*. En conjunto, estos resultados han arrojado luz sobre las posibles compensaciones energéticas y las presiones selectivas que pudieron afectar a las proporciones pélvicas de los homínidos del Pleistoceno, así como la influencia de sus proporciones corporales en la eficiencia de forrajeo.

A continuación, detallamos las aportaciones y conclusiones más relevantes obtenidas en la presente tesis doctoral:

1. Los modelos predictivos que hemos obtenido para estimar la longitud máxima del fémur a partir de la longitud trocantérica tienen una gran precisión en sus estimaciones. Las diferencias entre los valores observados y los predichos son menores en las ecuaciones predictivas específicas para cada sexo; no obstante, si el sexo no es conocido, los márgenes de error en las estimaciones siguen siendo igualmente bajos. Por tanto, estas ecuaciones predictivas son adecuadas para ser aplicadas a poblaciones humanas con un origen geográfico similar al de la muestra.
2. Transportar un mayor peso no incrementa el gasto energético en la misma proporción en todos los individuos. Sin embargo, el gasto energético siempre es relativamente bajo. Por tanto, si los pesos transportados de 5, 10 y 15 kg representan recursos alimenticios, el retorno calórico siempre superaría al coste del transporte de esas cargas.
3. Una mayor anchura bi-ilíaca en los humanos modernos contribuye a reducir, de forma significativa, el gasto energético de la locomoción. Por consiguiente, los resultados

## CONCLUSIONES

- obtenidos en esta tesis doctoral no permiten apoyar la hipótesis que sostiene que la estrechez de la pelvis de *H. sapiens* es consecuencia de una presión selectiva que ha favorecido la eficiencia energética de la locomoción.
4. En tanto que una pelvis más ancha contribuye a reducir el gasto energético de la locomoción, los resultados obtenidos sugieren que el coste energético de la locomoción no supuso ningún compromiso o “dilema” para el tamaño del canal del parto en nuestra especie. Estos resultados nos llevan a reconsiderar la visión clásica de la evolución de la pelvis humana como una región anatómica sujeta a estrictos compromisos evolutivos por su influencia en el parto y en los costes de la locomoción. Sin embargo, los datos presentados en esta investigación no nos permiten refutar completamente la hipótesis del dilema obstétrico.
  5. En base a la evidencia aportada en esta tesis doctoral, el único compromiso o “dilema” que, a nivel evolutivo, podría haber afectado a la anchura bi-ilíaca, sería el de una presión selectiva que favoreciese la eficiencia energética de la locomoción mediante una anchura bi-ilíaca mayor y otra presión selectiva que favoreciese la disipación del calor corporal en ambientes cálidos con una pelvis más estrecha. En base al registro fósil, esta circunstancia pudo tener lugar con la aparición de *Homo sapiens*.
  6. Al igual que la longitud de las extremidades inferiores, la anchura bi-ilíaca de la pelvis también pudo ser un aspecto fundamental para las compensaciones energéticas necesarias ante los cambios en el tamaño corporal y en las estrategias del ciclo vital de los homínidos del Pleistoceno.
  7. En base a la masa corporal, la longitud del fémur, y la anchura bi-ilíaca, la locomoción de *Homo neanderthalensis* y de los individuos de la Sima de los Huesos no habría sido menos eficiente que la de los humanos modernos actuales. Por otro lado, si asumimos una locomoción similar entre los australopitecos y los humanos actuales, la locomoción de las especies del género *Homo* no habría sido más eficiente que la de las especies del género *Australopithecus*. Por consiguiente, ni el incremento en la longitud relativa de los miembros inferiores de *H. erectus*, ni su anchura pélvica, compensaron el incremento en el coste de la locomoción derivado del aumento de su masa corporal. Por otro lado, la anchura pélvica de *H. neanderthalensis* pudo compensar, a nivel energético, el mayor coste de la locomoción asociado a una mayor masa corporal y unas extremidades inferiores más cortas que en *H. sapiens*.
  8. La masa corporal y la longitud máxima del fémur afectan al Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE) y al Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF). Así pues, una mayor masa corporal contribuye a reducir la ratio de retorno calórico en la búsqueda y

## CONCLUSIONES

aprovisionamiento de recursos, mientras que una mayor longitud del fémur contribuye a incrementarla. Por consiguiente, el tamaño y las proporciones corporales deberían ser tenidos en cuenta en las aproximaciones que aplican los modelos de forrajeo óptimo a especies extintas de homínidos.

9. Asumiendo un mismo tiempo de forrajeo y un mismo tamaño de carcasa obtenida y transportada, la eficiencia energética en la búsqueda y aprovisionamiento de alimentos habría sido mayor en los homínidos del Pleistoceno inferior que en aquellos del Pleistoceno medio y superior. Sin embargo, los márgenes de error en las estimaciones de la masa corporal en los homínidos nos impiden asegurar si esa eficiencia de forrajeo fue diferente entre los homínidos del Pleistoceno medio y los homínidos del Pleistoceno superior.

## CONCLUSIONS

In the current Ph.D. dissertation, we have carried out anthropometric, body composition, and indirect calorimetry measurements in subjects *in vivo* while locomotion and load-bearing activities were performed. The results obtained have been used to quantify the effects of body mass, femur length and bi-iliac breadth on the energy expenditure of these physical activities. On this basis, we have assessed the importance that somatic proportions could have had in the energetic balance of foraging trips in extinct hominins. Furthermore, we have obtained data from osteometric measurements in two osteological collections, which allowed us to obtain three predictive equations to estimate the maximum femur length from the trochanteric length. These predictive models allowed us to overcome some of the limitations for the extrapolations between the anthropometric measurements performed on living humans and that performed on osteological material. Results obtained shed light on the potential energetic trade-offs and selective pressures that could affect the pelvic proportions in extinct hominins, as well as the influence of these body proportions on the hominin's foraging efficiency.

Below, we detail the most relevant conclusions obtained in the present Ph.D. dissertation:

1. The predictive models to estimate the maximum femur length from the trochanteric length show high accuracy. The differences between the observed and the predicted values are smaller in the sex-specific equations; however, if sex is unknown, the error in

## CONCLUSIONES

the estimates is still low. Therefore, these predictive equations are suitable to be applied to human populations with similar geographic origins.

2. Carrying a heavier load does not increase energy expenditure in the same proportion in all individuals. However, energy expenditure is always relatively low. Therefore, if the carried loads of 5, 10 and 15 kg represent food resources, the caloric return would always exceed the cost of carrying burdens.
3. A wider bi-iliac breadth in modern humans significantly reduces the energy expenditure of locomotion. Therefore, results obtained do not support the contention about the narrower pelvis breadth in *Homo sapiens* as a consequence of selective pressures to increase the energy efficiency of locomotion.
4. A wider pelvis reduces the energy expenditure of locomotion, so results obtained suggest that the energy expenditure of locomotion did not constrain the birth canal size in our species. Thus, results obtained provide additional evidence to reconsider the classical view of the human pelvis evolution as a strict functional tradeoff between parturition and locomotor costs. However, data obtained do not allow us to completely refute the obstetric dilemma hypothesis.
5. The only compromise or “dilemma” that could have affected the bi-iliac breadth through human evolution, would have been a selective pressure that would have increased the energy efficiency of locomotion with a wider bi-iliac breadth, and another selective pressure that would have favoured the body heat dissipation in hot environments with a narrower body form. On the basis of the fossil record, this circumstance could have taken place with the appearance of *Homo sapiens*.
6. In addition to the lower limb length, the bi-iliac breadth could also be a key aspect for the energetic compensations necessary in the face of the body size increment and the life history traits transformations of the Pleistocene hominins.
7. On the basis of body mass, femur length, and bi-iliac breadth, locomotion of *Homo neanderthalensis* and *Homo heidelbergensis* (SH) were not less efficient than that of modern humans. On the other hand, if we assume a similar locomotor gait between *Australopithecus* and modern humans, locomotion efficiency in species of the genus *Homo* was not energetically more efficient than that of species of genus *Australopithecus*. Consequently, neither the increase in the relative lower limb length of *Homo erectus*, nor their pelvic breadth, completely offset the increment in the costs of locomotion derived from a larger body mass. On the other hand, pelvic breadth of *Homo neanderthalensis* could compensate for the higher costs associated with its larger body mass and shorter lower limbs in comparison with *H. sapiens*.

## CONCLUSIONES

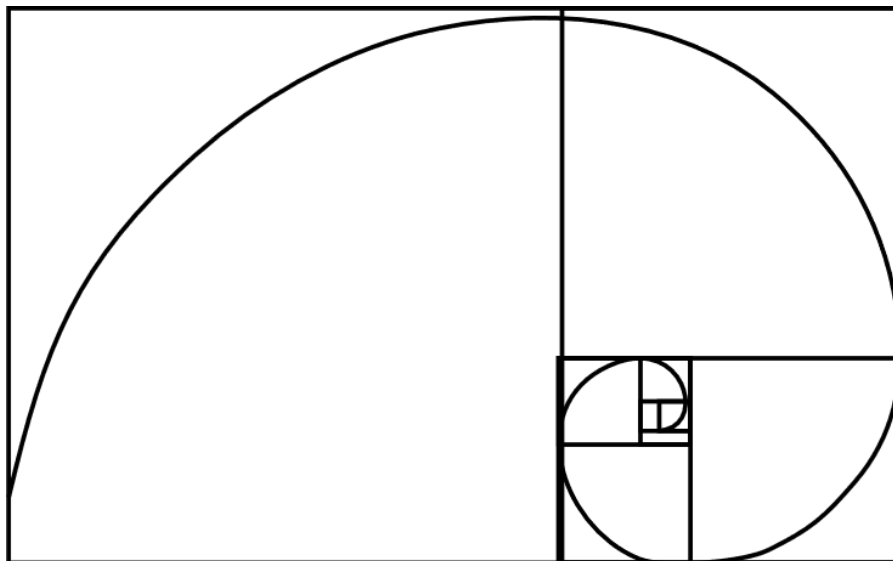
8. Body mass and femur length affect the Net Rate of Energy Gain (NREG) and the Foraging Energy Efficiency (FEE). Thus, body mass contributes to reducing the rate of energy gain in a foraging trip, while longer lower limbs contribute to increasing it. Therefore, body size and proportions should be taken into account in further approaches applying optimal foraging models to extinct hominin species.
9. On the basis of body mass and femur length, for the same pattern of daily ranging and energy obtained, foraging efficiency would have been higher in Lower Pleistocene hominins than in those from the Middle and Upper Pleistocene. However, the associated errors in the body mass estimations in extinct hominins prevent us from ascertaining whether foraging efficiency was different between Middle and Upper Pleistocene hominins.





# CAPÍTULO VI

## BIBLIOGRAFÍA





## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Abe, D., Yanagawa, K., Niihata, S. (2004). Effects of load carriage, load position, and walking speed on energy cost of walking. *Applied Ergonomics*, 35(4), 329–335. <https://doi.org/10.1016/j.apergo.2004.03.008>
- Abell, P. I. (1982). Palaeoclimates at Lake Turkana, Kenya, from oxygen isotope ratios of gastropod shells. *Nature*, 297(5864), 321–323. <https://doi.org/10.1038/297321a0>
- Abitbol, M. M. (1988). Evolution of the ischial spine and of the pelvic floor in the hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, 75(1), 53–67. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330750107>
- Abledu, J. K., Offei, E. B., Osabutey, C. K. (2016). Reconstruction of femoral length from fragmentary femora. *Anatomy & cell biology*, 49(3), 206–209.
- Aiello, L. C., Antón, S. C. (2012). Human biology and the origins of Homo: an introduction to supplement 6. *Current Anthropology*, 53(S6), S269–S277.
- Aiello, L. C., Key, C. (2002). Energetic consequences of being a Homo erectus female. *American Journal of Human Biology*, 14(5), 551–565. <https://doi.org/10.1002/ajhb.10069>
- Aiello, L. C., Wheeler, P. (1995). The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution. *Current Anthropology*, 36(2), 199–221. <https://doi.org/10.2307/2744104>
- Aiello, L.C., Wheeler, P. (2003). Neanderthal thermoregulation and the glacial climate. En van Andel, D. (Ed.), *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape of the Last Glaciation: Archaeological Results of the Stage 3 Project*. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, pp. 147–166
- Alexander, R. M. (1991). Energy-saving mechanisms in walking and running. *Journal of Experimental Biology*, 160(1), 55–69.
- Allen, J. (1877). The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical review*, 1(1), 108–140.
- Alqahtani, A., Whyte, A. (2016). Estimation of life-cycle costs of buildings: regression vs artificial neural network. *Built Environment Project and Asset Management*, 6(1):30–43 DOI:10.1108/BEPAM-08-2014-0035
- Allmon, W., Botjer, D. (2001). *Evolutionary Paleoecology: The Ecological Context of Macroevolutionary Change*. New York: Columbia University Press.
- Ambrose, S. H. (2001). Paleolithic technology and human evolution. *Science*, 291(5509), 1748–1753. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1059487>
- Anton, S. C. (2003). Natural history of Homo erectus. *American Journal of Physical Anthropology*, 122(S37), 126–170. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10399>
- Antón, S. C., Josh Snodgrass, J. (2012). Origins and Evolution of Genus *Homo*. *Current Anthropology*, 53(S6), S479–S496. <https://doi.org/10.1086/667692>
- Antón, S. C., Swisher, C. C. (2004). Early Dispersals of *Homo* from Africa. *Annual Review of Anthropology*, 33(1), 271–296. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.33.070203.144024>
- Antón, S.C., Potts, R., Aiello L.C., (2014). Evolution of early Homo: an integrated biological perspective. *Science*, 345(6192), 1236828.
- Anwar, N., MacDonald, K, W Roebroeks, Verpoorte, A. (2007). The evolution of the human niche: integrating models with the fossil record. En Roebroek, W. (Ed.), *Guts and brains: an integrative*

## BIBLIOGRAFÍA

- approach to the hominin record*. Leiden: Leiden University Press, pp. 235–270.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance, and fitness. *American Journal of Zoology*, 23(23), 347–361.
- Arroyo, A. B. M. (2009). The use of optimal foraging theory to estimate Late Glacial site catchment areas from a central place: The case of eastern Cantabria, Spain. *Journal of Anthropological Archaeology*, 28(1), 27–36. <https://doi.org/10.1016/J.JAA.2008.11.001>
- Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gracia, A., Martínez, I., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. (1997). Size variation in Middle Pleistocene humans. *Science*, 277(25329), 1086–1088.
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W. D., ... Poza-Rey, E. (2014). Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 344(6190), 1358–1363.
- Arsuaga, J. L., Carretero, J.-M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., ... Carbonell, E. (2015). Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(37), 11524–11529. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1514828112>
- Arsuaga, J. L., Lorenzo, C., Carretero, J. M., Gracia, A., Martínez, I., García, N., ... Carbonell, E. (1999). A complete human pelvis from the middle pleistocene of Spain. *Nature*, 399(6733), 255–258. <https://doi.org/10.1038/20430>
- Bach-Rita, P., Aiello, G. L. (2001). Brain energetics and evolution. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(2), 280–281.
- Barak, M. M., Lieberman, D. E., Raichlen, D., Pontzer, H., Warrener, A. G., Hublin, J. J. (2013). Trabecular evidence for a human-like gait in *Australopithecus africanus*. *PLoS ONE*, 8(11) e77687. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077687>
- Barr, W. A. (2018). Ecomorphology. En Delson y Sargis (Eds) *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, New York: Springer, pp. 339–349. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-94265-0\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-319-94265-0_15)
- Bastien G., Schepens B., Willems P. (2005) Energetics of load carrying in Nepalese porters. *Science* 308(5729), 1755–1755.
- Bell, E., Andres, B., Goswami, A. (2011). Integration and dissociation of limb elements in flying vertebrates: A comparison of pterosaurs, birds and bats. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(12), 2586–2599. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02381.x>
- Belsley, D. A. (1991). *Conditioning diagnostics: Collinearity and weak data in regression*. New York: John Wiley y Sons.
- Benyon, S. (1999). *Metabolismo y nutrición*. Madrid: Barcourt Brace.
- Berge, C. (1994). How did the australopithecines walk? A biomechanical study of the hip and thigh of *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 26(4), 259–273.
- Berge, C., Goullaras, D. (2010). A new reconstruction of Sts 14 pelvis (*Australopithecus africanus*) from computed tomography and threedimensional modeling techniques. *Journal of Human Evolution*, 58(3), 262–272.
- Bertes, N. (1988). K'ekchi' horticultural labor Exchange: productive and reproductive implications. En Betzig, L., Borgerhoff Mulder, M., y Tuke, P. (Eds.), *Human Reproductive Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 83–96.
- Betti, L. (2017). Human Variation in Pelvic Shape and the Effects of Climate and Past Population History. *The Anatomical Record*, 300(4), 687–697. <https://doi.org/10.1002/ar.23542>
- Betti, L., Manica, A. (2018). Human variation in the shape of the birth canal is significant and geographically structured. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1889), 20181807.

## BIBLIOGRAFÍA

- <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1807>
- Bettinger, R. L. (1980) Explanatory/predictive models of hunter-gatherer adaptation. En Schiffer, M. (Ed.) *Advances in archaeological method and theory*. New York: Academic Press, pp. 189-255.
- Bettinger, R. L., Garvey, R., Tushingham, S. (2015). *Hunter-gatherers : archaeological and evolutionary theory*. New York: Springer.
- Biewener, A. A. (1989). Scaling body support in mammals: Limb posture and muscle mechanics. *Science*, 245(4913), 45–48. <https://doi.org/10.1126/science.2740914>
- Biewener, A. A., Farley, C. T., Roberts, T. J., Temaner, M. (2004). Muscle mechanical advantage of human walking and running: Implications for energy cost. *Journal of Applied Physiology*, 97(6), 2266–2274. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00003.2004>
- Binford, L. R. (1962). Archaeology as anthropology. *American antiquity*, 28(2), 217-225.
- Binford, L. R. (1978). *Nunamiut: Ethnoarchaeology*. New York: Academic Press.
- Binford, L. R. (2001). *Constructing Frames of Reference : an analytical method for archaeological theory building using ethnographic and environmental data sets*. Los Angeles: University of California Press.
- Bird, D. W., O'Connell, J. F. (2006). Behavioral Ecology and Archaeology. *Journal of Archaeological Research*, 14(2), 143–188. <https://doi.org/10.1007/s10814-006-9003-6>
- Bisdee, J. T., James, W. P. T., Shaw, M. A. (1989). Changes in energy expenditure during the menstrual cycle. *British Journal of Nutrition*, 61(2), 187–199. <https://doi.org/10.1079/bjn19890108>
- Blasco Redondo, R. (2015). Gasto energético en reposo. Métodos de evaluación y aplicaciones. *Revista Española de Nutrición Comunitaria*, 21(1), 243–251. <https://doi.org/10.14642/RENC.2015.21.sup1.5071>
- Blackburn, T. M., Gaston, K. J., Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and distributions*, 5(4), 165-174.
- Bliege-Bird, Smith, E., Bird, D. W. (2001). The hunting handicap: costly signaling in human foraging strategies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(1), 9-19.
- Bock, W. J. (1994). Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences*, 19(4), 403–413. <https://doi.org/10.1007/BF02703177>
- Böhme, M., Spassov, N., Fuss, J., Tröscher, A., Deane, A. S., Prieto, J., ... Begun, D. R. (2019). A new Miocene ape and locomotion in the ancestor of great apes and humans. *Nature*, 575(7783), 489-493. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1731-0>
- Bottjer, D. J. (2016). *Paleoecology : past, present, and future*. Oxford: John Wiley y Sons.
- Boyles, J. G., Seebacher, F., Smit, B., McKechnie, A. E. (2011). Adaptive thermoregulation in endotherms may alter responses to climate change. *Integrative and Comparative Biology*, 51(5), 676-690.
- Bramble, D. M., Lieberman, D. E. (2004). Endurance running and the evolution of Homo. *Nature*, 432(7015), 345–352. <https://doi.org/10.1038/nature03052>
- Brannan, J. A. (1992). On Modeling Resource Transport Costs: Suggested Refinements. *Source: Current Anthropology*, 33(1), 56–60.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., West, G. B. (2004). Towards a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789.
- Brown, K. M. (2015). Selective pressures in the human bony pelvis: Decoupling sexual dimorphism in the anterior and posterior spaces. *American Journal of Physical Anthropology*, 157(3), 428–440. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22734>
- Browne, M. W. (2000). Cross-validation methods. *Journal of mathematical psychology*, 44(1), 108-132.

## BIBLIOGRAFÍA

- Buikstra, J.E., Ubelaker, D.H. (1994). *Standards for Data Collection from Human Skeletal Remains*. Arkansas: Fayetteville.
- Burger, O., Hamilton, M. J., Walker, R. (2005). The prey as patch model: optimal handling of resources with diminishing returns. *Journal of Archaeological Science*, 32(8), 1147–1158. <https://doi.org/10.1016/J.JAS.2005.02.012>
- Byers, D. A., Ugan, A. (2005). Should we expect large game specialization in the late Pleistocene? An optimal foraging perspective on early Paleoindian prey choice. *Journal of Archaeological Science*, 32(11), 1624–1640. <https://doi.org/10.1016/J.JAS.2005.05.003>
- Caldwell, A. E., Hooper, P. L. (2017). Sex Hormones and Physical Activity in Women: An Evolutionary Framework. En Hackney (Ed.) *Sex Hormones, Exercise and Women*, Oxford: Springer, pp. 139–149. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-44558-8\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-44558-8_8)
- Calow, P. (1977). Ecology, Evolution and Energetics: A Study in Metabolic Adaptation. *Advances in Ecological Research*, 10(C), 1–62. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60233-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60233-0)
- Capellini, I., Venditti, C., Barton, R. A. (2010). Phylogeny and metabolic scaling in mammals. *Ecology*, 91(9), 2783–2793. <https://doi.org/10.1890/09-0817.1>
- Cardinal Health. (2008). *Instructions for Use MasterScreen®*. Hoechst: Cardinal Health.
- Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Martínez, I., Quam, R.M., Lorenzo, C., Gracia, A., Ortega, A.I., (2004). Los humanos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) y la evolución del cuerpo en el género Homo. En: Baquedaco, Rubio Jara, S. (Eds.), *Miscelánea a Emiliano Aguirre, Paleoantropología*, vol. 3, pp. 121-135.
- Carretero, J.M., Rodríguez, L., García-González, R., Quam, R.-M., Arsuaga, J.L. (2018). Exploring bone volume and skeletal weight in the Middle Pleistocene humans from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Anatomy*, 233(6), 740–754. <https://doi.org/10.1111/joa.12886>
- Carrier, D. R., Kapoor, A. K., Kimura, T., Nickels, M. K., Scott, E. C., So, J. K., ... Trinkaus, E. (1984). The Energetic Paradox of Human Running and Hominid Evolution. *Current Anthropology*, 25(4), 483–495. <https://doi.org/10.1086/203165>
- Caspari, R. (1992). Skeletal reflections of increased mobility in the Central European Upper Paleolithic. *American Journal of Physical Anthropology*, 14(16), 58–69.
- Centers for Disease Control and Prevention. (2015). *National Health and Nutrition Examination Survey*. Hyattsville: MD.
- CEPAL. (1987). *Determinación de los requerimientos de energía y proteínas para la población uruguaya*. Montevideo.
- Charnov, E., Charnov, E. L. (2005). *Reproductive effort is inversely proportional to average adult life span*. *Evolutionary Ecology Research*, 7(8), 1221-1222.
- Charnov. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129–136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Charnov. (1993). *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. USA: Oxford University Press.
- Cherchi, A. (1996). *Autecology of selected fossil organisms : achievements and problems*. Roma: Mucchi.
- Churchill, S. E. (2006). Bioenergetic perspectives on Neanderthal thermoregulatory and activity budgets. En Delson y Sargis (Eds.) *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, Ney York: Springer, pp. 113–133. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5121-0\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5121-0_7)
- Codding, B. F., Bird, R. B., Bird, D. W. (2011). Provisioning offspring and others: risk-energy trade-offs and gender differences in hunter-gatherer foraging strategies. *Proceedings of the Royal Society B*:

## BIBLIOGRAFÍA

- Biological Sciences*, 278(1717), 2502–2509. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2403>
- Collard, M., Cross, A. (2017). Thermoregulation in *Homo erectus* and the Neanderthals: A reassessment using a segmented model. En Delson y Sargis (Eds.) *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, New York: Springer, pp. 161–174. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-46646-0\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-319-46646-0_12)
- Cordain, L., Gotshall, R. W., Eaton, S. B. (1998). Physical activity, energy expenditure and fitness: an evolutionary perspective. *International journal of sports medicine*, 19(05), 328–335.
- Correia, H., Balseiro, S., De Areia, M. (2005). Sexual dimorphism in the human pelvis: Testing a new hypothesis. *HOMO- Journal of Comparative Human Biology*, 56(2), 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2005.05.003>
- Coulson, T., Benton, T. G., Lundberg, P., Dall, S. R. X., Kendall, B. E., Gaillard, J. M. (2006). Estimating individual contributions to population growth: Evolutionary fitness in ecological time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1586), 547–555. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3357>
- Cowie, R. J. (1977). Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature*, 268(5616), 137–139. <https://doi.org/10.1038/268137a0>
- Crompton, R. H., Yu, L., Weijie, W., Günther, M., Savage, R. (1998). The mechanical effectiveness of erect and “bent-hip, bent-knee” bipedal walking in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 35(1), 55–74. <https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0222>
- Cronk, L. (1991). Human behavioral ecology. *Annual Review of Anthropology*, 20(1), 25–53.
- Cunningham, F. G., Williams, J. W., John W. (2005). *Williams obstetrics*. New York: McGraw-Hill Professional.
- Daly, M., Margo, W. (1983). *Sex, Evolution and Behavior (2nd Edition)*. Boston: Willard Grant Press.
- Dart, R. (1957). *The osteodontokeratic culture of Australopithecus prometheus*. Pretoria: Transvaal Museum.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection Or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Oxford University Press.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. New York: John Wiley y Sons.
- DeCasien, A. R., Williams, S. A., Higham, J. P. (2017). Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nature ecology & evolution*, 1(5), 1–7.
- Martínez de Pinillos, M. M., Martínón-Torres, M., Skinner, M. M., Arsuaga, J. L., Gracia-Téllez, A., Martínez, I., de Castro, J. M. B. (2014). Trigonid crests expression in Atapuerca-Sima de los Huesos lower molars: Internal and external morphological expression and evolutionary inferences. *Comptes Rendus Palevol*, 13(3), 205–221.
- De Vynck, J. C., Anderson, R., Atwater, C., Cowling, R. M., Fisher, E. C., Marean, C. W., ... Hill, K. (2016). Return rates from intertidal foraging from Blombos Cave to Pinnacle Point: Understanding early human economies. *Journal of Human Evolution*, 92, 101–115. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.01.008>
- Dean, Leakey, M. G., Reid, D., Schrenk, F., Schwartz, G. T., Stringer, C., Walker, A. (2001). Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins. *Nature*, 414(6864), 628–631. <https://doi.org/10.1038/414628a>
- Dean, Smith, B. H. (2009). Growth and Development of the Nariokotome Youth, KNM-WT 15000. En Delson y Sargis (Eds.) *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, New York: Springer, pp. 101–120. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9980-9\\_10](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9980-9_10)
- Dean. (2016). Measures of maturation in early fossil hominins: events at the first transition from

## BIBLIOGRAFÍA

- australopiths to early Homo. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1698), 20150234. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0234>
- DeGioanni, A., Bonenfant, C., Cabut, S., Condemni, S. (2019). Living on the edge: Was demographic weakness the cause of Neanderthal demise? *PLOS ONE*, 14(5), e0216742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216742>
- Dehghan, M., Merchant, A. T. (2008). Is bioelectrical impedance accurate for use in large epidemiological studies? *Nutrition Journal*, 7(1), 26-34. <https://doi.org/10.1186/1475-2891-7-26>
- DeMenocal, P. B. (1995). Plio-Pleistocene African climate. *Science*, 270(31), 53-59. <https://doi.org/10.1126/science.270.5233.53>
- DeMenocal, P. B. (2004). African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 220(1-2), 3-24. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(04\)00003-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(04)00003-2)
- DeSilva, J. M., Rosenberg, K. R. (2017). Anatomy, Development, and Function of the Human Pelvis. *Anatomical Record*, 300(4), 628-632. <https://doi.org/10.1002/ar.23561>
- Dingle, H. (1990). The Evolution of Life Histories. En Wöhrmann y Jain (Eds.) *Population Biology*, New York: Springer, pp. 267-289. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-74474-7\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-642-74474-7_9)
- Dingwall, H. L., Hatala, K. G., Wunderlich, R. E., Richmond, B. G. (2013). Hominin stature, body mass, and walking speed estimates based on 1.5 million-year-old fossil footprints at Ileret, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 64(6), 556-568. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.02.004>
- Diniz-Filho, J. A. F., Raia, P. (2017). Island Rule, quantitative genetics and brain-body size evolution in *Homo floresiensis*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1857), 20171065. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1065>
- Dodd, J. R., Stanton, R. J. (1990). *Paleoecology, concepts and applications*. Oxford: Wiley.
- Donlean, Rodger, Kuo. (2002). Mechanical work for step to- step transitions is a major determinant of the metabolic cost of human walking. *Journal of Experimental Biology*, 205(23), 3717-3727.
- Dugdale, A. E., Payne, P. R. (1986). Modelling seasonal changes in energy balance. En Taylor, T.G. y Jenkins, N.K. (Eds.), *Proceedings of the XIII International Congress of Nutrition*. London: John Libbey, pp. 141-144.
- Dunsworth, H. M. (2018). There is no "obstetrical dilemma": Towards a braver medicine with fewer childbirth interventions. *Perspectives in Biology and Medicine*, 61(2), 249-263. <https://doi.org/10.1353/pbm.2018.0040>
- Dunsworth, H. M., Warrener, A. G., Deacon, T., Ellison, P. T., Pontzer, H. (2012). Metabolic hypothesis for human altriciality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(38), 15212-15216. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1205282109>
- Dwyer, J. (1981). Nutritional Requirements of Adolescence. *Nutrition Reviews*, 39(2), 56-72. <https://doi.org/10.1111/j.1753-4887.1981.tb06735.x>
- Eaton, S. B., Eaton, S. B. (2003). An evolutionary perspective on human physical activity: implications for health. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular y Integrative Physiology*, 136(1), 153-159.
- Elders, L. R., Greenwald, H. L., Sartor, C. A. (1997). *A Preliminary Study of Trunk Kinematics during Walking in Normal Subjects*. PhD dissertation: University of Michigan.
- Ellison, P. T. (1995). Understanding Natural Variation in Human Ovarian Function. En Dunbar (Ed.) *Human Reproductive Decisions*, Red Globe Press, pp. 22-51. [https://doi.org/10.1007/978-1-349-23947-4\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-349-23947-4_3)
- Ellison, P. T., Lager, C., Frisch, R. E., Albright, T. E., Veldhuis, J. D., Rogol, A. D., ... McArthur, J. W. (1985). Exercise-Induced Menstrual Disorders. *New England Journal of Medicine*, 313(13), 825-827.



## BIBLIOGRAFÍA

- <https://doi.org/10.1056/NEJM198509263131314>
- Ellison, P. T. (1994). Advances in Human Reproductive Ecology. *Annual Review of Anthropology*, 23(1), 255–275. <https://doi.org/10.1146/annurev.an.23.100194.001351>
- Ellison, P. T. (2003, May). Energetics and reproductive effort. *American Journal of Human Biology*, 15(3), 342–351. <https://doi.org/10.1002/ajhb.10152>
- Emlen, J. M. (1968). Optimal choice in animals. *The American Naturalist*, 102(926), 385-389.
- Enquist, B. J., Economo, E. P., Huxman, T. E., Allen, A. P., Ignace, D. D., Gillooly, J. F. (2003). Scaling metabolism from organisms to ecosystems. *Nature*, 423(6940), 639–642. <https://doi.org/10.1038/nature01671>
- Erichsen, J. T., Krebs, J. R., Houston, A. I. (1980). Optimal foraging and cryptic prey. *The Journal of Animal Ecology*, 49(1), 271-276.
- Eston, R., Reilly, T. (2013). *Kinanthropometry and exercise physiology laboratory manual: tests, procedures and data: volume two: physiology*. Cambridge: Routledge.
- Fa, J. E., Stewart, J. R., Lloveras, L., y Vargas, J. M. (2013). Rabbits and hominin survival in Iberia. *Journal of Human Evolution*, 64(4), 233–241. <https://doi.org/10.1016/J.JHEVOL.2013.01.002>
- Farmer, C. G. (2003). Reproduction: the adaptive significance of endothermy. *The American Naturalist*, 162(6), 826-840.
- FAO (1973). *Necesidades de energía y proteínas. Informe de un Comité Especial Mixto FAO/OMS de Expertos*. Roma.
- FAO (1985). *Necesidades de energía y proteínas. Informe de una Reunión Consultiva Conjunta FAO/OMS/UBU de Expertos*. Ginebra.
- Ferreira, M. T., Vicente, R., Navega, D., Gonçalves, D., Curate, F., Cunha, E. (2014). A new forensic collection housed at the University of Coimbra, Portugal: The 21st century identified skeletal collection. *Forensic science international*, 245, 202-e1. <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2014.09.021>
- Ferro-Luzzi, A., Scaccini, C., Taffese, S., Aberra, B., Demeke, T. (1990). Seasonal energy deficiency in Ethiopian rural women. *European Journal of Clinical Nutrition*, 44 (1), 7–18.
- Fischer, B., Mitteroecker, P. (2015). Covariation between human pelvis shape, stature, and head size alleviates the obstetric dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(18), 5655–5660. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1420325112>
- Foley, R. A. (2005). The adaptive legacy of human evolution: A search for the environment of evolutionary adaptedness. *Evolutionary Anthropology*, 4(6), 194–203. <https://doi.org/10.1002/evan.1360040603>
- Foley, R. A. (1992). Evolutionary ecology of fossil hominids. En Smith, B., Winterhalder, E. A. (Ed.), *Evolutionary Ecology and Human Behaviour*. Chicago: Aldine de Gruyter, pp. 194–203.
- Foley, R. A., Lee, P. C. (1991). Ecology and energetics of encephalization in hominid evolution. *Philosophical Transactions - Royal Society of London, B*, 334(1270), 223–232. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0111>
- Fox, S. (2006). *Human Physiology 9th Editon*. Mishawaka: McGraw-Hill.
- Franciscus, R. G. (2009). When did the modern human pattern of childbirth arise? New insights from an old Neandertal pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(23), 9125–9126. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0903384106>
- Freckleton, R. P. (2002). On the misuse of residuals in ecology: regression of residuals vs multiple regression. *Journal of Animal Ecology*, 71(3), 542–545.

## BIBLIOGRAFÍA

- Froehle, A. W., Yokley, T. R., Churchill, S. E. (2013). Energetics and the Origin of Modern Humans. En Smith y Ahern (Eds.) *The Origins of Modern Humans*, Wiley, pp. 285–320. <https://doi.org/10.1002/9781118659991.ch8>
- Froehle, Churchill, S. E. (2009). Energetic Competition Between Neandertals and Anatomically Modern Humans. *PaleoAnthropology*, 96(1), 116–136.
- Galik, K., Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Treil, J., Kuperavage, A. J., Eckhardt, R. B. (2004). External and internal morphology of the BAR 1002'00 Orrorin tugenensis femur. *Science*, 305(5689), 1450–1453. <https://doi.org/10.1126/science.1098807>
- García, N., Arsuaga, J. L. (2011). The Sima de los Huesos (Burgos, northern Spain): palaeoenvironment and habitats of Homo heidelbergensis during the Middle Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 30(11-12), 1413-1419.
- Gracia-Téllez, A., Arsuaga, J. L., Martínez, I., Martín-Francés, L., Martín-Torres, M., de Castro, J. M. B., ... Lira, J. (2013). Orofacial pathology in Homo heidelbergensis: The case of Skull 5 from the Sima de los Huesos site (Atapuerca, Spain). *Quaternary international*, 295, 83-93.
- Genovés, S. (1967). Proportionality of the long bones and their relation to stature among Mesoamericans. *American Journal of Physical Anthropology*, 26(1), 67-77.
- Gierliński, G. D., Niedźwiedzki, G., Lockley, M. G., Athanassiou, A., Fassoulas, C., Dubicka, Z., ... Ahlberg, P. E. (2017). Possible hominin footprints from the late Miocene (c. 5.7 Ma) of Crete? *Proceedings of the Geologists' Association*, 128(5–6), 697–710. <https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2017.07.006>
- Gittleman, J. L., Thompson, S. D. (1988). Energy Allocation in Mammalian Reproduction. *American Zoologist*, 28(3), 863–875. <https://doi.org/10.1093/icb/28.3.863>
- Godin, G., Shephard, R. J. (1973). Activity patterns of the Canadian Eskimo. En Edholm y Gunderson (Eds.) *Polar Human Biology*, Symposium on human biology and medicine in the Antarctic: Butterworth-Heinemann, pp. 193–215. <https://doi.org/10.1016/b978-0-433-08155-5.50025-x>
- Gomeñuka, N. A., Bona, R. L., da Rosa, R. G., Peyré-Tartaruga, L. A. (2014). Adaptations to changing speed, load, and gradient in human walking: Cost of transport, optimal speed, and pendulum. *Scandinavian Journal of Medicine y Science in Sports*, 24(3), e165–e173. <https://doi.org/10.1111/sms.12129>
- Goodyear, M., Krleza-Jeric, K., Lemmens, T. (2003). The declaration of Helsinki. *European Pharmaceutical Contractor*, SPRING, 43–45. <https://doi.org/10.1136/bmj.39339.610000.BE>
- Grabowski, M. W. (2013). Hominin Obstetrics and the Evolution of Constraints. *Evolutionary Biology*, 40(1), 57–75. <https://doi.org/10.1007/s11692-012-9174-7>
- Grabowski, M., Hatala, K. G., Jungers, W. L., Richmond, B. G. (2015). Body mass estimates of hominin fossils and the evolution of human body size. *Journal of Human Evolution*, 85(1), 75–93. <https://doi.org/10.1016/J.JHEVOL.2015.05.005>
- Grabowski, Roseman, C. C. (2015). Complex and changing patterns of natural selection explain the evolution of the human hip. *Journal of Human Evolution*, 85(1), 94–110. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.05.008>
- Grabowski, W., Polk, J. D., Roseman, C. C. (2011). Divergent patterns of integration and reduced constraint in the human hip and the origins of bipedalism. *Evolution*, 65(5), 1336–1356. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01226.x>
- Griffin, T. M., Roberts, T. J., Kram, R. (2003). Metabolic cost of generating muscular force in human walking: insights from load-carrying and speed experiments. *Journal of Applied Physiology*, 95(1), 172–183. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00944.2002>
- Groopman, E. E., Carmody, R. N., Wrangham, R. W. (2015). Cooking increases net energy gain from a lipid-rich food. *American Journal of Physical Anthropology*, 156(1), 11–18. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22622>

## BIBLIOGRAFÍA

- Gruss, L. T. (2007). Limb length and locomotor biomechanics in the genus Homo: An experimental study. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(1), 106-116. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20642>
- Gruss, L. T. (2007). Limb length and locomotor biomechanics in the genus Homo: an experimental study. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(1), 106-116.
- Gruss, L. T., Gruss, R., Schmitt, D. (2017). Pelvic Breadth and Locomotor Kinematics in Human Evolution. *The Anatomical Record*, 300(4), 739–751. <https://doi.org/10.1002/ar.23550>
- Gruss, L. T., Schmitt, D. (2015). The evolution of the human pelvis: Changing adaptations to bipedalism, obstetrics and thermoregulation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1663), 20140063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0063>
- Gurven, M., Walker, R. (2006). Energetic demand of multiple dependents and the evolution of slow human growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1588), 835–841. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3380>
- Guyton, A., Hall, S. (2006). *Textbook of medical physiology 11th ed.* Philadelphia: Saunders Elsevier.
- Hamilton M.J., Lobo J., Rupley E., Youn H., West G.B. (2016) The ecological and evolutionary energetics of hunter-gatherer residential mobility. *Evolutionary Anthropology*, 25(3), 124–132. <https://doi.org/10.1002/evan.21485>
- Hammer, D. A. T., Ryan, P. D., Hammer, Ø., Harper, D. A. T. (2001). Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 4-9.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. (2005). Frontmatter. *Paleontological Data Analysis*, 4(2), 1-9. <https://doi.org/10.1002/9780470750711>
- Hammond, K. A., Diamond, J. (1997). Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, 386(6624), 457–462. <https://doi.org/10.1038/386457a0>
- Hatala, K. G., Roach, N. T., Ostrofsky, K. R., Wunderlich, R. E., Dingwall, H. L., Villmoare, B. A., ... Richmond, B. G. (2016). Footprints reveal direct evidence of group behavior and locomotion in Homo erectus. *Scientific Reports*, 6(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep28766>
- Hawkes, K., Hill, K., y O'Connell, J. F. (1982) Why hunters gather: Optimal foraging and the Aché of eastern Paraguay. *American Ethnologist*, 9(2),379-98.
- Hayden, B. (1981) Subsistence and ecological adaptations of modern hunter-gatherers. En Harding, R. y Tleki, G. (Eds), *Omnivorous primates*. New York: Columbia University Press, pp. 344-421
- Heglund N.C., Willems P.A., Penta M. Cavagna G.A. (1995) Energy-saving gait mechanics with head-supported loads. *Nature*, 375(6526), 52–54. <https://doi.org/10.1038/375052a0>
- Henderson, E. R., Marulanda, G. A., Cheong, D., Temple, H. T., Letson, G. D. (2011). Hip abductor moment arm - a mathematical analysis for proximal femoral replacement. *Journal of Orthopaedic Surgery and Research*, 6(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/1749-799X-6-6>
- Hennig, C., Cooper, D. (2011). Brief communication: the relation between standard error of the estimate and sample size of histomorphometric aging methods. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(4), 658-664.
- Henry, D. O., Belmaker, M., Bergin, S. M. (2017). The effect of terrain on Neanderthal ecology in the Levant. *Quaternary International*, 435(30), 94–105. <https://doi.org/10.1016/J.QUAINT.2015.10.023>
- Henry. (2005). Basal metabolic rate studies in humans: measurement and development of new equations. *Public Health Nutrition*, 8(7), 1133–1152. <https://doi.org/10.1079/phn2005801>
- Heuer, E. (1973). *The paleoautecology of the megafauna of the Pennsylvanian Wolf Mountain shale in the Possum Kingdom area, Palo Pinto County, Texas*. PhD dissertation: University of Wisconsin.
- Hewes, G. W. (1961). Food Transport and the Origin of Hominid Bipedalism. *American Anthropologist*,

## BIBLIOGRAFÍA

- 63(4), 687–710. <https://doi.org/10.1525/aa.1961.63.4.02a00020>
- Heyes, P., MacDonald, K. (2015). Neandertal energetics: Uncertainty in body mass estimation limits comparisons with *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*, 85, 193–197. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.04.007>
- Higgins, R. W., Ruff, C. B. (2011). The effects of distal limb segment shortening on locomotor efficiency in sloped terrain: implications for Neandertal locomotor behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 146(3), 336–345.
- Hill, K., Hawkes, K. (1983). Neotropical hunting among the Aché of eastern Paraguay. En Hames, R. y Vickers, W. (Eds) *Adaptive responses of native Amazonians*. New York: Academic Press.
- Hill, K., Hawkes, K., Hurtado, M., Kaplan, H. (1984). Seasonal variance in the diet of Ache hunter-gatherers in Eastern Paraguay. *Human Ecology*, 12(2), 101–135. <https://doi.org/10.1007/BF01531269>
- Hill, K., Kaplan, H. (1988). Tradeoffs in male and female reproductive strategies among the Ache. En Betzig, L., Borgerhoff Mulder, M., y Turke, P. (Eds.), *Human Reproductive Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 277–290.
- Hill, K., Kaplan, H. (1999). Life history traits in humans: Theory and empirical studies. *Annual Review of Anthropology*, 28(1), 397–430.
- Hill, K., Kaplan, H., Hawkes, K., Hurtado, A. M. (1987). Foraging decisions among Aché hunter-gatherers: New data and implications for optimal foraging models. *Ethology and Sociobiology*, 8(1), 1–36. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(87\)90055-0](https://doi.org/10.1016/0162-3095(87)90055-0)
- Hockett, B. (2012). The consequences of Middle Paleolithic diets on pregnant Neanderthal women. *Quaternary International*, 264, 78–82. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.07.002>
- Holliday, M. A. (1986). Body Composition and Energy Needs during Growth. En Falkner (Ed.) *Postnatal Growth Neurobiology*, Springer, pp. 101–117. [https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0522-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0522-2_5)
- Holliday, T. W., Churchill, S. E., Carlson, K. J., DeSilva, J. M., Schmid, P., Walker, C. S., Berger, L. (2018). Australopithecus sediba Body Size and Proportions of Australopithecus sediba. *PaleoAnthropology*, 406(6), 406–422.
- Holliday, T. W. (2012). Body Size, Body Shape, and the Circumscription of the Genus *Homo*. *Current Anthropology*, 53(6), 330–345. <https://doi.org/10.1086/667360>
- Hora, M., Pontzer, H., Wall-Scheffler, C. M., Sládek, V. (2020). Dehydration and persistence hunting in *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 138, 102682. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102682>
- Hora, M., Sládek, V. (2014). Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans. *Journal of Human Evolution*, 67, 19–32. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.09.011>
- Houston, A. I. (2011). Central-place foraging by humans: Transport and processing. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(3), 525–535. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1119-5>
- Houston, A. I., McNamara, J. M. (1985). A general theory of central place foraging for single-prey loaders. *Theoretical Population Biology*, 28(3), 233–262. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(85\)90029-2](https://doi.org/10.1016/0040-5809(85)90029-2)
- Hurtado, A. M., Hawkes, K., Hill, K., Kaplan, H. (1985). Female subsistence strategies among Ache hunter-gatherers of Eastern Paraguay. *Human Ecology*, 13(1), 1–28. <https://doi.org/10.1007/BF01531086>
- Huseynov, A., Zollikofer, C. P., Coudyzer, W., Gascho, D., Kellenberger, C., Hinzpeter, R., de León, M. S. P. (2016). Developmental evidence for obstetric adaptation of the human female pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(19), 5227–5232.
- Isbell, L. A., Young, T. P. (1996). The evolution of bipedalism in hominids and reduced group size in chimpanzees: Alternative responses to decreasing resource availability. *Journal of Human Evolution*, 30(5), 389–397. <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0034>

## BIBLIOGRAFÍA

- Isler, K., van Schaik, C. (2006). Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution*, 51(3), 228–243. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.03.006>
- Jin, Y., Olhofer, M., Sendhoff, B. (2002). A framework for evolutionary optimization with approximate fitness functions. *IEEE Transactions on Evolutionary Computation*, 6(5), 481–494. <https://doi.org/10.1109/TEVC.2002.800884>
- Jones, K. T., Metcalfe, D. (1988). Bare bones archaeology: bone marrow indices and efficiency. *Journal of Archaeological Science*, 15(4), 415–423.
- Jungers, W. L. (1982). Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature*, 297(5868), 676–678.
- Kacelnik, A. (1979). The foraging efficiency of great tits (*Parus major* L.) in relation to light intensity. *Animal Behaviour*, 27, 237–241.
- Kaplan, H. (1997). The evolution of the human life course. En Wachter, K y Finch, C. (eds.) *Between Zeus and Salmon: The Biodemography of Longevity*. Washington: Natl. Acad. Sci, pp. 175–211.
- Kaplan, H., Hill, K., Hill, K. (2017). The Evolutionary Ecology of Food Acquisition. En Smith y Winterhalder (Eds.) *Evolutionary Ecology and Human Behavior*, New York: Aldine de Gruyter, pp. 167–202. <https://doi.org/10.4324/9780203792704-6>
- Kaplan, H., Hill, K., Lancaster, J., Hurtado, A. M. (2000). A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 9(4), 156–185. [https://doi.org/10.1002/1520-6505\(2000\)9:4<156::AID-EVAN5>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/1520-6505(2000)9:4<156::AID-EVAN5>3.0.CO;2-7)
- Katzmarzyk, P., Leonard, W., Crawford, M., Sukernik, R. (1994). Resting metabolic rate and daily energy expenditure among two indigenous Siberian populations. *American Journal of Human Biology*, 6(6), 719–730. <https://doi.org/10.1002/ajhb.1310060606>
- Key A.J. (2016) Manual Loading Distribution During Carrying Behaviors: Implications for the Evolution of the Hominin Hand. *Plos One* 11(10) e0163801. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163801>
- Key, C., Ross, C. (1999). Sex differences in energy expenditure in non-human primates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1437), 2479–2485.
- Khanal, L., Shah, S., Koirala, S. (2017). Method of estimation of total length of femur bone from its longitudinal segmental measurements and mid-shaft circumference in Nepalese population. *European Journal of Forensic Science*, 4(3), 1-5.
- Köhler, M., Moyà-Solà, S. (1997). Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(21), 11747–11750.
- Kim, B. J., Singh, V., Winer, R. S. (2017). The Pareto rule for frequently purchased packaged goods: an empirical generalization. *Marketing Letters*, 28(4), 491–507
- Kimbel, W.H., Walter, R. C., Johanson, D. C., Reed, K. E., Aronson, J. L., Assefa, Z., ... Smith, P. E. (1996). Late Pliocene Homo and Oldowan Tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 31(6), 549–561. <https://doi.org/10.1006/jhevol.1996.0079>
- Kimbel, William H. (2009). The Origin of Homo. En Grine, Fleagle y Leakey (Eds.) *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, Springer: New York, pp. 31–37. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9980-9\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9980-9_4)
- Kleiber, M., Rogers, T. A. (1961). Energy Metabolism. *Annual Review of Physiology*, 23(1), 15–36. <https://doi.org/10.1146/annurev.ph.23.030161.000311>
- Knapik J., Harman E. Reynolds K. (1996) Load carriage using packs: a review of physiological biomechanical and medical aspects. *Applied Ergonomics*, 27(3), 207–216.
- Knapik, Harman, Reynolds. (1996). Load carriage using packs: a review of physiological, biomechanical and medical aspects. *Applied Ergonomics*, 27(3), 207–216.

## BIBLIOGRAFÍA

- Knapik, J. J., Reynolds, K. L., Harman, E. (2004). Soldier load carriage: historical, physiological, biomechanical, and medical aspects. *Military Medicine*, 169(1), 45–56. <https://doi.org/10.7205/milmed.169.1.45>
- Knoll, A. H., Bambach, R. K., Payne, J. L., Pruss, S., Fischer, W. W. (2007). Paleophysiology and end-Permian mass extinction. *Earth and Planetary Science Letters*, 256(3–4), 295–313. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2007.02.018>
- Kozłowski, J. (1996). Energetic definition of fitness? yes, but not that one. *American Naturalist*, 147, 1087–1091. <https://doi.org/10.1086/285894>
- Kram, R., Taylor, C. R. (1990). Energetics of running: a new perspective. *Nature*, 346(6281), 265–267. <https://doi.org/10.1038/346265a0>
- Kramer, Greaves, R. D., Ellison, P. T. (2009). Early reproductive maturity among pumé foragers: Implications of a pooled energy model to fast life histories. *American Journal of Human Biology*, 21(4), 430–437. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20930>
- Kramer, P. A. (1999). Modelling the locomotor energetics of extinct hominids. *Journal of Experimental Biology*, 202(20), 2807–2818.
- Kramer, P. A. (2003). The behavioral ecology of locomotion. En Meldrum, D. J. y Hilton, C.E. (Eds.), *From biped to strider*. Boston: Springer, pp. 101–115 [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8965-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8965-9_7)
- Kramer, P. A. (2004). Burden transport: when, how and how much? En Alvard, M. (Ed.), *Socioeconomic Aspects of Human Behavioral Ecology (Research in Economic Anthropology)*, Emerland, pp. 249–269. [https://doi.org/10.1016/S0190-1281\(04\)23010-4](https://doi.org/10.1016/S0190-1281(04)23010-4)
- Kramer, P. A., & Eck, G. G. (2000). Locomotor energetics and leg length in hominid bipedality. *Journal of Human Evolution*, 38(5), 651–666.
- Kramer, P. A. Ellison, P. T. (2010). Pooled energy budgets: Resituating human energy -allocation trade-offs. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 19(4), 136–147. <https://doi.org/10.1002/evan.20265>
- Kramer, P. A. Sylvester, A. (2009). Bipedal Form and Locomotor Function: Understanding the Effects of Size and Shape on Velocity and Energetics. *PaleoAnthropology*, 29(3), 238–251. <https://doi.org/10.4207/pa.2009.art32>
- Kramer, P. A., Eck, G. G. (2000). Locomotor energetics and leg length in hominid bipedality. *Journal of Human Evolution*, 38(5), 651–666. <https://doi.org/10.1006/jhev.1999.0375>
- Kramer, P.A. (2010) The effect on energy expenditure of walking on gradients or carrying burdens. *American Journal of Human Biology*, 22(4), 497–507. <https://doi.org/10.1002/ajhb.21027>
- Krebs, J. R., Davies, N. B. (1997). *Behavioural ecology : an evolutionary approach*. London: Blackwell.
- Krogman, W. M. (1951). The Scars of Human Evolution. *Scientific American*, 185, 54–57. <https://doi.org/10.2307/24950554>
- Kuhn, M. (2008). Building predictive models in R using the caret package. *Journal of statistical software*, 28(5), 1–26.
- Kuo, A. D., Donelan, J. M., Ruina, A. (2005). Energetic consequences of walking like an inverted pendulum: Step-to-step transitions. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 33(2), 88–97. <https://doi.org/10.1097/00003677-200504000-00006>
- Kurki, H. K. (2011). Pelvic dimorphism in relation to body size and body size dimorphism in humans. *Journal of Human Evolution*, 61(6), 631–643. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.07.006>
- Kurki, H. K. (2013a). Bony pelvic canal size and shape in relation to body proportionality in humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 151(1), 88–101. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22243>

## BIBLIOGRAFÍA

- Kurki, H. K. (2013b). Skeletal variability in the pelvis and limb skeleton of humans: Does stabilizing selection limit female pelvic variation? *American Journal of Human Biology*, 25(6), 795–802. <https://doi.org/10.1002/ajhb.22455>
- Kyle, U. G., Piccoli, A., Pichard, C. (2003). Body composition measurements: interpretation finally made easy for clinical use. *Current Opinion in Clinical Nutrition y Metabolic Care*, 6(4), 387-393. <https://doi.org/10.1097/01.mco.0000078988.18774.3d>
- LaFiandra, M., Wagenaar, R. C., Holt, K. G., Obusek, J. P. (2003). How do load carriage and walking speed influence trunk coordination and stride parameters? *Journal of Biomechanics*, 36(1), 87–95.
- Laitman, J. T. (2017). A Bone for All Seasons: The Human Pelvis. *The Anatomical Record*, 300(4), 624–627. <https://doi.org/10.1002/ar.23562>
- Laland, K. N., Brown, G. R. (2006). Niche construction, human behavior, and the adaptive-lag hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 15(3), 95–104. <https://doi.org/10.1002/evan.20093>
- Langdon, J. (2005). *The human strategy: An evolutionary perspective on human anatomy*. Oxford: Oxford University Press.
- Latimer, B., Lovejoy, C. O. (1989). The calcaneus of Australopithecus afarensis and its implications for the evolution of bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, 78(3), 369–386.
- Latimer, B., Lovejoy, C. O. (1990). Metatarsophalangeal joints of Australopithecus afarensis. *American Journal of Physical Anthropology*, 83(1), 13–23.
- Lavelle, C. L. B. (1974). An analysis of the human femur. *American Journal of Anatomy*, 141(3), 415–426. <https://doi.org/10.1002/aja.1001410310>
- LaVelle, M. (1995). Natural selection and developmental sexual variation in the human pelvis. *American Journal of Physical Anthropology*, 98(1), 59–72. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330980106>
- Leakey, L. S. B., Tobias, P. V., Napier, J. R. (1964). A new species of the genus homo from olduvai gorge. *Nature*, 202(4927), 7–9. <https://doi.org/10.1038/202007a0>
- Leakey, L. S. B. (1978). Pliocene footprints at Laetolil, Northern Tanzania. *Antiquity*, 52(205), 133-133. <https://doi.org/10.1017/s0003598x00071969>
- Lee, R. B. (1966). *Subsistence Ecology Of !Kung Bushmen*. University of California Press.
- Lemon, W. C. (1991). Fitness consequences of foraging behaviour in the zebra finch. *Nature*, 352(6331), 153–155. <https://doi.org/10.1038/352153a0>
- Lenhard, M. S., Johnson, T. R. C., Weckbach, S., Nikolaou, K., Friese, K., Hasbargen, U. (2010). Pelvimetry revisited: Analyzing cephalopelvic disproportion. *European Journal of Radiology*, 74(3), e107–e111. <https://doi.org/10.1016/j.ejrad.2009.04.042>
- Leonard, W. R. (1989). On the adaptive significance of energetic efficiency. *Human Ecology*, 17(4), 465-470.
- Leonard, W. R. (2010). Measuring human energy expenditure and metabolic function: basic principles and methods. *Journal Anthropological Science*, 88, 221-230.
- Leonard, W. R. (2012). Laboratory and field methods for measuring human energy expenditure. *American Journal of Human Biology*, 24(3), 372-384. <https://doi.org/10.1002/ajhb.22260>
- Leonard, W. R., Robertson, M. L. (1992). Nutritional requirements and human evolution: A bioenergetics model. *American Journal of Human Biology*, 4(2), 179–195. <https://doi.org/10.1002/ajhb.1310040204>
- Leonard, W. R., Robertson, M. L. (1994). Evolutionary perspectives on human nutrition: the influence of brain and body size on diet and metabolism. *American Journal of Human Biology*, 6(1), 77-88.

## BIBLIOGRAFÍA

- Leonard, W. R., Robertson, M. L. (1995). Energetic efficiency of human bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, 97(3), 335-338. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330970308>
- Leonard, W. R., Robertson, M. L. (1996). Comment on: "Biology and body size in human Evolution". *Current Anthropology*, 37, 469-469.
- Leonard, W. R., Robertson, M. L. (1997). Comparative primate energetics and hominid evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 102(2), 265-281. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199702\)102:2<265::AID-AJPA8>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199702)102:2<265::AID-AJPA8>3.0.CO;2-X)
- Leonard, W. R., Robertson, M. L. (2001). Locomotor economy and the origin of bipedality: Reply to Steudel-Numbers. *American Journal of Physical Anthropology*, 116(2), 174-176. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1111>
- Leonard, W. R., Robertson, M. L., Aiello, L. C., Wheeler, P. (1996). On Diet, Energy Metabolism, and Brain Size in Human Evolution. *Current Anthropology*, 37(1), 125-129. <https://doi.org/10.1086/204476>
- Leonard, W. R., Robertson, M. L., Snodgrass, J. J. (2007). Energetic models of human nutritional evolution. En Ungar, P. S. (Ed.) *Evolution of the human diet: the known, the unknown, and the unknowable*. Oxford: Oxford University Press, pp. 344-359.
- Leonard, W. R., Robertson, M. L., Snodgrass, J. J., Kuzawa, C. W. (2003). Metabolic correlates of hominid brain evolution. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 136(1), 5-15.
- Leonard, W. R., Snodgrass, J. J., Robertson, M. L. (2007). Effects of brain evolution on human nutrition and metabolism. *Annual Review of Nutrition*, 27(1), 311-327.
- Leonard, W. R., Snodgrass, J. J., Sorensen, M. V. (2005). Metabolic adaptation in indigenous Siberian populations. *Annual Review of Anthropology*, 34(1), 451-471.
- Leonard, W. R., Snodgrass, J. J., Sorensen, M. V. (2006). Metabolic variation and adaptation to cold stress among indigenous circumpolar populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 34(4), 121-121.
- Leonard, W. R., Ulijaszek, S. J. (2002). Energetics and evolution: An emerging research domain. *American Journal of Human Biology*, 14(5), 547-550. <https://doi.org/10.1002/ajhb.10068>
- Leong, A. (2006). Sexual dimorphism of the pelvic architecture: A struggling response to destructive and parsimonious forces by natural y mate selection. *McGill Journal of Medicine*, 9(1), 61-66.
- Lewton, K. L. (2012). Evolvability of the Primate Pelvic Girdle. *Evolutionary Biology*, 39(1), 126-139. <https://doi.org/10.1007/s11692-011-9143-6>
- Lloyd, R., Parr, B., Davies, S., Cooke, C. (2010). No free ride for African women: A comparison of head-loading versus backloading among Xhosa women. *South African Journal of Science*, 106(3/4), 5. <https://doi.org/10.4102/sajs>
- Lovejoy, C. O. (1981). The origin of man. *Science*, 211(4480), 341-350. <https://doi.org/10.1126/science.211.4480.341>
- Lovejoy, C. O. (1988). Evolution of Human Walking. *Scientific American*, 259(5), 118-125. <https://doi.org/10.2307/24989268>
- Lovejoy, C. O. (2005a). The natural history of human gait and posture: Part 2. Hip and thigh. *Gait and Posture*, 21(1), 113-124. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2004.06.010>
- Lovejoy, C. O. (2005b). The natural history of human gait and posture Part 1. Spine and pelvis. *Gait and Posture*, 21(1), 95-112. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2004.01.001>
- Lovejoy, C. O., Heiple, K. G., Meindl, R. S. (2001). Palaeoanthropology: Did our ancestors knuckle-walk?. *Nature*, 410(6826), 325-326.
- Lovejoy, Suwa, G., Spurlock, L., Asfaw, B., y White, T. D. (2009). The pelvis and femur of ardiripithecus



## BIBLIOGRAFÍA

- ramidus: The emergence of upright walking. *Science*, 326(5949).  
<https://doi.org/10.1126/science.1175831>
- Lozano, M., Mosquera, M., de Castro, J. M. B., Arsuaga, J. L., Carbonell, E. (2009). Right handedness of Homo heidelbergensis from Sima de los Huesos (Atapuerca, Spain) 500,000 years ago. *Evolution and Human Behavior*, 30(5), 369-376.
- Lozano Teruel, J. A. (1997). Obtención metabólica de la energía. En García-Borrón, J., Martínez-Liarte, J., Peñafiel, R. y Sola, N. (Eds.) *Bioquímica Para Ciencias de La Salud*, Madrid: McGraw-Hill, pp. 223-237.
- Lupo, K. D. (2006). What Explains the Carcass Field Processing and Transport Decisions of Contemporary Hunter-Gatherers? Measures of Economic Anatomy and Zooarchaeological Skeletal Part Representation. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 13(1), 19–66.  
<https://doi.org/10.1007/s10816-006-9000-6>
- Lupo, K. D., Schmitt, D. N. (2016). When bigger is not better: The economics of hunting megafauna and its implications for Plio-Pleistocene hunter-gatherers. *Journal of Anthropological Archaeology*, 44(1), 185–197. <https://doi.org/10.1016/J.JAA.2016.07.012>
- Lyman, R. L. (2008) *Quantitative Paleozoology*, Cambridge: Cambridge University Press.
- MarcArthur, R. H., Pianka, E. R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>
- MacDonald, K., Roebroeks, W., Verpoorte, A. (2009). *An Energetics Perspective on the Neandertal Record*. Dordrecht: Springer, pp. 211-220. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0\\_16](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0_16)
- Madrigal, T. C., Holt, J. Z. (2002), White-tailed deer meat and marrow return rates and their application to eastern woodlands archaeology, *American Antiquity*, 67(4), 745-759,
- Mallard, A. M., Savell, K. R. R., Auerbach, B. M. (2017). Morphological Integration of the Human Pelvis with Respect to Age and Sex. *Anatomical Record*, 300(4), 666–674.  
<https://doi.org/10.1002/ar.23547>
- Maloiy, G.M., Heglund N.C., Prager L.M., Cavagna G.A., Taylor C.R. (1986) Energetic cost of carrying loads: have African women discovered an economic way? *Nature* 319(6055), 668–669.  
<https://doi.org/10.1038/319668a0>
- Marín, J., Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E. (2017). Ungulate carcass transport strategies at the Middle Palaeolithic site of Abric Romaní (Capellades, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 16(1), 103–121. <https://doi.org/10.1016/J.CRPV.2015.11.006>
- Marlowe, F. W. (2005). Hunter-gatherers and human evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 14(2), 54–67. <https://doi.org/10.1002/evan.20046>
- Martin, P. E., Nelson, R. C. (1986). The effect of carried loads on the walking patterns of men and women. *Ergonomics*, 29(10), 1191–1202. <https://doi.org/10.1080/00140138608967234>
- Maslin, M. A., Brierley, C. M., Milner, A. M., Shultz, S., Trauth, M. H., Wilson, K. E. (2014). East african climate pulses and early human evolution. *Quaternary Science Reviews*, 101(1), 1–17.  
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.06.012>
- Matarese, L. E. (1997). Indirect Calorimetry. *Journal of the American Dietetic Association*, 97(10), S154–S160. [https://doi.org/10.1016/S0002-8223\(97\)00754-2](https://doi.org/10.1016/S0002-8223(97)00754-2)
- Mateos, A. (2020), Energetic expenditure during walking and load-carriage in humans. Dataset from EVOBREATH 2015”, Mendeley Data, V1, doi: 10.17632/rhmdzmx6kk.1
- Mateos, A., Goikoetxea, I., Leonard, W. R., Martín-González, J. Á., Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J. (2014). Neandertal growth: What are the costs?. *Journal of human evolution*, 77, 167-178.  
<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.09.003>

## BIBLIOGRAFÍA

- Mateos, A., Terradillos-Bernal, M., Rodríguez, J. (2019). Energy Cost of Stone Knapping. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 26(2), 561-580.
- McArdle, W., Katch, F., Katch, V. (2001). *Exercise physiology: energy, nutrition, and human performance* (5th ed.). Philadelphia: Lippincott Williams y Wilkins Lippincott.
- McCall, C. H. (1982). *Sampling and statistics handbook for research*. Ames: Iowa State University Press, pp. 241-248.
- McHenry, H. M. (1975). Biomechanical interpretation of the early hominid hip. *Journal of Human Evolution*, 4(5), 343-355. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(75\)90017-2](https://doi.org/10.1016/0047-2484(75)90017-2)
- McKight, P. E., Najab, J. (2010). Kruskal-wallis test. *The corsini encyclopedia of psychology*, 4, 1-12.
- McLean, J., MacLean, J., Tobin, G., McLean, J. (1987). *Animal and human calorimetry*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McNab, B. (2003). The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics. *Journal of Mammalogy*, 84(2), 774-775. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0774:TPEOVA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0774:TPEOVA>2.0.CO;2)
- Meehan, C. L., Quinlan, R., Malcom, C. D. (2013). Cooperative breeding and maternal energy expenditure among aka foragers. *American Journal of Human Biology*, 25(1), 42-57. <https://doi.org/10.1002/ajhb.22336>
- Melbinger, A., Vergassola, M. (2015). The Impact of Environmental Fluctuations on Evolutionary Fitness Functions. *Scientific Reports*, 5, 15211. <https://doi.org/10.1038/srep15211>
- Messer, E. (1988). Seasonal hunger and coping strategies: an anthropological discussion. En Huss-Ashmore, R. A., Curry, J. R., y Hitchcock, R. K. (Eds.), *Coping with Seasonal Constraints*. Philadelphia: MASCA Research Papers in Science and Archaeology, pp. 131-141.
- Milla, P. M., Poch, M. D., J., Puigdevall, R., Marsé, P. (2008). Calorimetría: aplicaciones y manejo. *Nutrición Clínica en Medicina*, 2(3), 155-166.
- Millward, D. J., Garlick, P. J., Reeds, P. J. (1976). The energy cost of growth. *Proceedings of the Nutrition Society*, 35(3), 339-349. <https://doi.org/10.1079/pns19760054>
- Minetti A.E., Formenti F., Ardigò L.P. (2006) Himalayan porter's specialization: metabolic power economy efficiency and skill. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 273, 2791-2797. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3653>
- Mittelbach, G. G. (1981). Foraging Efficiency and Body Size: A Study of Optimal Diet and Habitat Use by Bluegills. *Ecology*, 62(5), 1370-1386. <https://doi.org/10.2307/1937300>
- Monahan C.M. (1998) The Hadza Carcass Transport Debate Revisited and its Archaeological Implications. *Journal of Archaeological Science*, 25(5), 405-424. <https://doi.org/10.1006/JASC.1997.0241>
- Montgomery, E., Johnson, A. (1977). Machiguenga energy expenditure. *Ecology of Food and Nutrition*, 6(2), 97-105. <https://doi.org/10.1080/03670244.1977.9990487>
- Moreno, A. G. (2010). Haciendo humanos a los humanos. Una reflexión crítica sobre la aplicación de las teorías del forrajeo óptimo a las sociedades de cazadores-recolectores. *Revista Atlántica-Mediterránea de Prehistoria y Arqueología Social*, 12(1), 25-34.
- Morgan C, Webb D, Sprengeler K, Black M, George N (2018) Experimental construction of hunter-gatherer residential features mobility and the costs of occupying "persistent places". *Journal of Archaeological Science* 91(3), 65-76. <https://doi.org/10.1016/J.JAS.2018.01.010>
- Morren, G. E. (1977). From hunting to herding: Pigs and the control of energy in montane New Guinea. En Bayliss-Smith, T. P. y Feacham, F. (Eds.), *Subsistence and Survival. Rural Ecology in the Pacific*, Academic Press, pp. 275-315.

## BIBLIOGRAFÍA

- Mounier, A., Caparrós, M. (2015). The phylogenetic status of *Homo heidelbergensis*—a cladistic study of Middle Pleistocene hominins. *Bmsap*, 27(3-4), 110-134.
- Mtaweh, H., Taira, L., Floh, A. A., Parshuram, C. S. (2018). Indirect Calorimetry: History, Technology, and Application. *Frontiers in Pediatrics*, 6(6), 257-264. <https://doi.org/10.3389/fped.2018.00257>
- Murdock, M. (2006). These apes were made for walking: the pelves of *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus*. *Journal of Creation*, 20, 104–112.
- Murren, C., Auld, J., Callahan, H., Ghalambor, C., Handelsman, C., Heskell, M., ... Maughan, H. (2015). Constraints on the evolution of phenotypic plasticity: limits and costs of phenotype and plasticity. *Heredity*, 115(4), 293-301. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.8>
- Nagano, A., UMBERGER, B. R., MARZKE, M. W., GERRITSEN, K. G. M. (2005). Neuromusculoskeletal computer modeling and simulation of upright, straight-legged, bipedal locomotion of *Australopithecus afarensis* (A.L. 288-1). *American Journal of Physical Anthropology*, 126(1), 2-13. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10408>
- Napierala, M. A. (2012). What is the Bonferroni correction. *AAOS Now*, 6(4), 40-47.
- National Institutes of Health (NIH). (1996). Bioelectrical impedance analysis in body composition measurement: National Institutes of Health Technology Assessment Conference statement. *American Journal of Clinical Nutrition*, 64(3), 524–532. <https://doi.org/10.1093/ajcn/64.3.524s>
- Navarrete, A., van Schaik, C. P., Isler, K. (2011). Energetics and the evolution of human brain size. *Nature*, 480(7375), 91–93. <https://doi.org/10.1038/nature10629>
- Naya, D. E., Naya, H., Lessa, E. P. (2016). Brain size and thermoregulation during the evolution of the genus *Homo*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 191, 66-73.
- Nettle, D. (2009). Ecological influences on human behavioural diversity: a review of recent findings. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(11), 618–624. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.013>
- Nettle, D., Gibson, M. A., Lawson, D. W., Sear, R. (2013). Human behavioral ecology: Current research and future prospects. *Behavioral Ecology*, 24(5), 1031–1040. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars222>
- Norton, K., Olds, T. (1996). *Anthropometrica: a textbook of body measurement for sports and health courses*. UNSW press.
- O'Brien, R. M. (2007). A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality & Quantity*, 41(5), 673–690
- O'Connell, J. F., Hawkes, K. (1981). Alyawara plant use and optimal foraging theory. In A. Winterhalder, B., Smith (Ed.), *Hunter-gatherer foraging strategies: Ethnographic and archaeological analyses*, Chicago: University of Chicago Press, pp. 99–125.
- O'Connell, J. F., Hawkes, K., Jones, N. G. B. (1999). Grandmothering and the evolution of *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 36(5), 461–485. <https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0285>
- O'Connell, L. E. (2004). *An initial evaluation of the relationship between human pelvic size and shape and the distribution, type and severity of vertebral degenerative disease in archaeological material*. PhD dissertation: University of Bournemouth.
- O'Keefe, J. H., Vogel, R., Lavie, C. J., Cordain, L. (2010). Achieving hunter-gatherer fitness in the 21st century: Back to the future. *American Journal of Medicine*, 123(12), 1082–1086. <https://doi.org/10.1016/j.amjmed.2010.04.026>
- Okuyama, T. (2015). Optimal foraging behavior with an explicit consideration of within-individual behavioral variation: an example of predation. *Evolutionary Ecology*, 29(4), 599–607. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9758-7>
- Orians, G. H., Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. En Horn, D.J. Mitchell, R.D. y

## BIBLIOGRAFÍA

- Stairs, G. R. (Eds.). *Analysis of Ecological Systems*. Ohio: Ohio State University Press, pp. 155–177.
- Owers, S. K., Pastor, R. F. (2005). Analysis of quantitative methods for rib seriation using the spitalfields documented skeletal collection. *American Journal of Physical Anthropology*, 127(2), 210-218. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20038>
- Palombo, M. R. (2010). A scenario of human dispersal in the northwestern Mediterranean throughout the Early to Middle Pleistocene. *Quaternary International*, 223, 179–194. <https://doi.org/10.1016/J.QUAINT.2009.11.016>
- Pasquet, P., Koppert, G. (1993). Activity Patterns and Energy Expenditure in Camerronian Tropical Forest Populations. *Man and the Biosphere Series*, 13(2), 311–321.
- Payne, S., Kumar BC, R., Pomeroy, E., Macintosh, A., Stock, J. (2018). Thrifty phenotype versus cold adaptation: trade-offs in upper limb proportions of Himalayan populations of Nepal. *Royal Society Open Science*, 5(6), 172174. <https://doi.org/10.1098/rsos.172174>
- Pierce, G. J., Ollason, J. G. (1987). Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, 111-118.
- Pinheiro Volp, A. C., de Oliveira, F. C., Duarte Moreira Alves, R., Esteves, E. A., Bressan, J. (2011). Energy expenditure: components and evaluation methods. *Nutricion hospitalaria*, 26(3), 1-17. <https://doi.org/10.3305/nh.2011.26.3.5181>
- Polk, J. D. (2004). Influences of limb proportions and body size on locomotor kinematics in terrestrial primates and fossil hominins. *Journal of Human Evolution*, 47(4), 237–252. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.07.003>
- Pomeroy, E., Stock, J. T., Stanojevic, S., Miranda, J. J., Cole, T. J., Wells, J. C. K. (2012). Trade-Offs in Relative Limb Length among Peruvian Children: Extending the Thrifty Phenotype Hypothesis to Limb Proportions. *PLoS ONE*, 7(12), e51795. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051795>
- Ponce De León, M. S., Golovanova, L., Doronichev, V., Romanova, G., Akazawa, T., Kondo, O., ... Zollikofer, C. P. E. (2008). Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(37), 13764–13768. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0803917105>
- Pontzer, H., Raichlen, D.A., Wood, B.M., Emery Thompson, M., Racette, S.B., Mabulla, A.Z., Marlowe, F.W. (2015) Energy expenditure and activity among Hadza hunter-gatherers. *American Journal of Human Biology*, 27, 628–637. <https://doi.org/10.1002/ajhb.22711>
- Pontzer, H. (2005). A new model predicting locomotor cost from limb length via force production. *Journal of Experimental Biology*, 208(8), 1513–1524. <https://doi.org/10.1242/jeb.01549>
- Pontzer, H. (2007). Predicting the energy cost of terrestrial locomotion: A test of the LiMb model in humans and quadrupeds. *Journal of Experimental Biology*, 210(3), 484–494. <https://doi.org/10.1242/jeb.02662>
- Pontzer, H. (2012a). Ecological energetics in early Homo. *Current Anthropology*, 53(S6), S346-S358.
- Pontzer, H. (2012b). Relating ranging ecology, limb length, and locomotor economy in terrestrial animals. *Journal of Theoretical Biology*, 296(2), 6–12. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.11.018>
- Pontzer, H. (2017). The crown joules: energetics, ecology, and evolution in humans and other primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 26(1), 12–24. <https://doi.org/10.1002/evan.21513>
- Pontzer, H., Brown, M. H., Raichlen, D. A., Dunsworth, H., Hare, B., Walker, K., ... Ross, S. R. (2016). Metabolic acceleration and the evolution of human brain size and life history. *Nature*, 533(7603), 390–392. <https://doi.org/10.1038/nature17654>
- Pontzer, H., Durazo-Arvizu, R., Dugas, L. R., Plange-Rhule, J., Bovet, P., Forrester, T. E., ... Luke, A. (2016). Constrained total energy expenditure and metabolic adaptation to physical activity in adult humans.

## BIBLIOGRAFÍA

- Current Biology*, 26(3), 410–417. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.046>
- Pontzer, H., Raichlen, D. A., Sockol, M. D. (2009). The metabolic cost of walking in humans, chimpanzees, and early hominins. *Journal of Human Evolution*, 56(1), 43–54. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.09.001>
- Pontzer, H., Raichlen, D. A., Wood, B. M., Mabulla, A. Z. P., Racette, S. B., y Marlowe, F. W. (2012). Hunter-gatherer energetics and human obesity. *PLoS ONE*, 7(7), e40503. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040503>
- Pontzer, H., Rolian, C., Rightmire, G. P., Jashashvili, T., Ponce de León, M. S., Lordkipanidze, D., Zollikofer, C. P. E. (2010). Locomotor anatomy and biomechanics of the Dmanisi hominins. *Journal of Human Evolution*, 58(6), 492–504. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.03.006>
- Pontzer, H., Wrangham, R. W., Feibel, C. S., Lepre, C. J., Prat, S., Lenoble, A. (2017). Economy and Endurance in Human Evolution. *Current Biology*, 27(12), 613–621. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.031>
- Porter, A. M. (1999). Modern human, early modern human and Neanderthal limb proportions. *International Journal of Osteoarchaeology*, 9(1), 54–67.
- Potts, R. (1998). Variability selection in hominid evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 7(3), 81–96. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1998\)7:3<81::AID-EVAN3>3.0.CO;2-A](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1998)7:3<81::AID-EVAN3>3.0.CO;2-A)
- Powell, L. E., Isler, K., Barton, R. A. (2017). Re-evaluating the link between brain size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1865), 20171765.
- Prado-Nóvoa, O., Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Vidal-Cordasco, M., Rodríguez, J. (2017). Efficiency of gathering and its archaeological implications for an European Early Palaeolithic population. *Journal of Anthropological Archaeology*, 45, 131–141.
- Prado-Nóvoa, O., Rodríguez, J., Vidal-Cordasco, M., Zorrilla-Revilla, G., Mateos, A. (2020). No sex differences in the economy of load-carriage. *American Journal of Human Biology*, 32(3), e23352. DOI: 10.1002/ajhb.23352
- Preuschoft, H., Tardieu, C. (1996). Biomechanical reasons for the divergent morphology of the knee joint and the distal epiphyseal suture in hominoids. *Folia Primatologica*, 66(4), 82–92.
- Pulliam, H. R. (1974). On the Theory of Optimal Diets. *The American Naturalist*, 108(959), 59–74. <https://doi.org/10.1086/282885>
- Pyke, G. H. (1978). Optimal body size in bumblebees. *Oecologia*, 34(3), 255–266. <https://doi.org/10.1007/BF00344905>
- Pyke, G. H. (1984). Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), 523–575. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002515>
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., y Charnov, E. L. (1977). Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52, 137–154. <https://doi.org/10.2307/2824020>
- Pyke, G. H., Graham H. (2017). Do humans forage optimally and what does this mean for zoology on the table? *Australian Zoologist*, 39(1), 17–25. <https://doi.org/10.7882/AZ.2016.014>
- Quesada, P. M., Mengelkoch, L. J., Hale, R. C., Simon, S. R. (2000). Biomechanical and metabolic effects of varying backpack loading on simulated marching. *Ergonomics*, 43(3), 293–309. <https://doi.org/10.1080/001401300184413>
- Quesada-Leyva, L., León-Ramentol, C., Betancourt-Bethencourt, J., Nicolau-Pestana, E. (2016). Elementos teóricos y prácticos sobre la bioimpedancia eléctrica en salud. *Revista Archivo Médico de Camagüey*, 20(5), 565–578.
- Rappaport, R. A. (1968). *Pigs for the Ancestors: Ritual in the Ecology of a New Guinea People* Yale: Yale

## BIBLIOGRAFÍA

- University Press. <https://doi.org/10.1525/aa.1969.71.3.02a00310>
- Richard, E. (1999). *Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. Princeton: Princeton University Press.
- Richmond, B. G., Aiello, L. C., Wood, B. A. (2002). Early hominin limb proportions. *Journal of Human Evolution*, 43, 529–548.
- Robinson, J. R., Rowan, J., Campisano, C. J., Wynn, J. G., Reed, K. E. (2017). Late Pliocene environmental change during the transition from Australopithecus to Homo. *Nature Ecology and Evolution*, 1(6), 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0159>
- Robson, S. L., Wood, B. (2008). Hominin life history: reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy*, 212(4), 394–425.
- Rodman, P. S., McHenry, H. M. (1980). Bioenergetics and the origin of hominid bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 52(1), 103–106. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330520113>
- Rodríguez, G., Muñoz, T., Orozco, I., Hurtado, C. (2002). Análisis de los patrones de forrajeo de una pareja de gerbos macho (*Meriones unguiculatus*) bajo condiciones de abundancia y escasez de alimento. *Laberinto*, 3(1), 11–16.
- Rodríguez, J., Guillermo, Z. R., Ana, M. (2019). Does optimal foraging theory explain the behavior of the oldest human cannibals? *Journal of Human Evolution*, 131, 228–239. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.03.010>
- Rodríguez, J., Mateos, A. (2018). Carrying capacity, carnivoran richness and hominin survival in Europe. *Journal of Human Evolution*, 118, 72–88. <https://doi.org/10.1016/J.JHEVOL.2018.01.004>
- Rodríguez-Gómez, G., Mateos, A., Martín-González, J. A., Blasco, R., Rosell, J., Rodríguez, J., (2014), Discontinuity of human presence at Atapuerca during the early Middle Pleistocene: a matter of ecological competition?, *PLoS One*, 9(7), e101938,
- Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J., Martín-González, J. A., Mateos, A. (2017). Evaluating the impact of Homo -carnivore competition in European human settlements during the early to middle Pleistocene. *Quaternary Research*, 88(1), 129–151. <https://doi.org/10.1017/qua.2017.20>
- Rosenberg, K. (1992). The evolution of modern human childbirth. *American Journal of Physical Anthropology*, 35(S15), 89–124. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330350605>
- Rosenberg, K. R. (2007). Neandertal Pelvic Remains from Krapina: Peculiar or Primitive? *Periodicum Biologicum*, 57(4), 387–392.
- Rosenberg, K., Trevathan, W. (1995). Bipedalism and human birth: The obstetrical dilemma revisited. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 4(5), 161–168.
- Rosenberg, K.R., Trevathan, W. (2002). Birth, obstetrics and human evolution. *BJOG: An International Journal of Obstetrics and Gynaecology*, 109(11), 1199–1206. <https://doi.org/10.1046/j.1471-0528.2002.00010.x>
- Ross, C. (1992). Basal metabolic rate, body weight and diet in primates: an evaluation of the evidence. *Folia Primatologica*, 58(1), 7–23.
- Rue, M.J., Kramer, P.A. (2017) Minimal energetic expenditure of women walking burdened on gradients in urban environments. *American Journal of Human Biology* 29(1) e22907. <https://doi.org/10.1002/ajhb.22907>
- Ruff, C. (1991). Climate and body shape in hominid evolution. *Journal of Human Evolution*, 21(2), 81–105. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(91\)90001-C](https://doi.org/10.1016/0047-2484(91)90001-C)
- Ruff, C. (1994). Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 37(S19), 65–107. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330370605>

## BIBLIOGRAFÍA

- Ruff, C. (1995). Biomechanics of the hip and birth in early Homo. *American Journal of Physical Anthropology*, 98(4), 527–574. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330980412>
- Ruff, C. (1998). Evolution of the hominid hip. En Strasser, E., Fleagle, J., Rosenberger, A. y McHenry, H. (Eds.), *Primate locomotion: recent advances*. New York: Plenum Press, pp. 449–469.
- Ruff, C. (2002). Variation in human body size and shape. *Annual Review of Anthropology*, 31, 211–232. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.31.040402.085407>
- Ruff, C. (2010). Body size and body shape in early hominins - implications of the Gona Pelvis. *Journal of Human Evolution*, 58(2), 166-178. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.10.003>
- Ruff, C. (2017). Mechanical Constraints on the Hominin Pelvis and the “Obstetrical Dilemma.” *The Anatomical Record*, 300(5), 946–955. <https://doi.org/10.1002/ar.23539>
- Ruff, C., Burgess, M. L., Squyres, N., Junno, J. A., Trinkaus, E. (2018). Lower limb articular scaling and body mass estimation in Pliocene and Pleistocene hominins. *Journal of human evolution*, 115, 85-111.
- Ruff, C., Puymerau, L., Macchiarelli, R., Sipla, J., Ciochon, R. L. (2015). Structure and composition of the Trinil femora: Functional and taxonomic implications. *Journal of human evolution*, 80, 147-158.
- Ruff, C., Burgess, M. L., Squyres, N., Junno, J. A., Trinkaus, E. (2018). Lower limb articular scaling and body mass estimation in Pliocene and Pleistocene hominins. *Journal of Human Evolution*, 115, 85–111. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.10.014>
- Ruff, C., Scott, W. W., Liu, A. Y.-C. (1991). Articular and diaphyseal remodeling of the proximal femur with changes in body mass in adults. *American Journal of Physical Anthropology*, 86(3), 397–413. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330860306>
- Ruff, C., Trinkaus, E., Holliday, T. W. (1997). Body mass and encephalization in Pleistocene Homo. *Nature*, 387(6629), 173–176. <https://doi.org/10.1038/387173a0>
- Ruxton, G. D., Wilkinson, D. M. (2011). Thermoregulation and endurance running in extinct hominins: Wheeler’s models revisited. *Journal of Human Evolution*, 61(2), 169-175. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.02.012>
- Ryan, T. M., Carlson, K. J., Gordon, A. D., Jablonski, N., Shaw, C. N., Stock, J. T. (2018). Human-like hip joint loading in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *Journal of Human Evolution*, 121, 12–24. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.03.008>
- Ryan, T. M., Shaw, C. N. (2015). Gracility of the modern *Homo sapiens* skeleton is the result of decreased biomechanical loading. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(2), 372–377. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1418646112>
- Saco-Ledo, G., Porta, J., Duyar, I., Mateos, A. (2019). Stature estimation based on tibial length in different stature groups of Spanish males. *Forensic science international*, 304, 109973.
- Schmid, P. (1982). A reconstruction of the skeleton of AL 288–1 (Hadar) and its consequences. *Folia Primatologica*, 40, 283–306.
- Schoener, T. W. (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 369–404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- Schoville, B. J., Otárola-Castillo, E. (2014). A model of hunter-gatherer skeletal element transport: The effect of prey body size, carriers, and distance. *Journal of Human Evolution*, 73, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.06.004>
- Schneider, J. E. (2004). Energy balance and reproduction. *Physiology & behavior*, 81(2), 289-317.
- Segal, K. R., Gutin, B., Presta, E., Wang, J., Van Itallie, T. B. (1985). Estimation of human body composition by electrical impedance methods: A comparative study. *Journal of Applied Physiology*, 58(5), 1565–1571. <https://doi.org/10.1152/jappl.1985.58.5.1565>

## BIBLIOGRAFÍA

- Sellers, W. I., Cain, G. M., Wang, W., Crompton, R. H. (2005). Stride lengths, speed and energy costs in walking of *Australopithecus afarensis*: Using evolutionary robotics to predict locomotion of early human ancestors. *Journal of the Royal Society Interface*, 2(5), 431–441. <https://doi.org/10.1098/rsif.2005.0060>
- Shipman, Pat, Walker. (1989). The costs of becoming a predator. *Journal of Human Evolution*, 18,373–392.
- Shultz, S., Nelson, E., Dunbar, R. I. M. (2012). Hominin cognitive evolution: Identifying patterns and processes in the fossil and archaeological record. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 2130–2140. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0115>
- Sibly, R. M., Brown, J. H., Kodric-Brown, A. (2012). *Metabolic ecology : a scaling approach*. Cambridge: Wiley.
- Simms, S. R. (1985). Acquisition cost and nutritional data on Great Basin resources. *California Great Basin Anthropology*, 7(2), 117–126.
- Simpson, S. W., Quade, J., Levin, N. E., Butler, R., Dupont-Nivet, G., Everett, M., Semaw, S. (2008). A female *Homo erectus* pelvis from gona, Ethiopia. *Science*, 322(5904), 1089–1092. <https://doi.org/10.1126/science.1163592>
- Singh, S., Nair, S. K., Anjankar, V., Bankwar, V., Satpathy, D. K., Malik, Y. (2013). Regression equation for estimation of femur length in central Indians from inter-trochanteric crest. *Journal of Indian Academy of Forensic Medicine*, 35(3), 223-226.
- Sládek, V., Trinkaus, E., Hillson, S. W., Holliday, T. W. (2000). *The people of the Pavlovian : skeletal catalogue and osteometrics of the Gravettian fossil hominids from Dolní Věstonice and Pavlov*. Czech Republic: Academy of Sciences of the Czech Republic.
- Slavenko, A., Tallowin, O. J. S., Itescu, Y., Raia, P., Meiri, S. (2016). Late Quaternary reptile extinctions: size matters, insularity dominates. *Global Ecology and Biogeography*, 25(11), 1308–1320. <https://doi.org/10.1111/geb.12491>
- Smith, E. A. (1979). Human adaptation and energetic efficiency. *Human Ecology*, 7(1), 53–74. <https://doi.org/10.1007/BF00889352>
- Smith, E. A. (1980) Evolutionary ecology and the analysis of human foraging behavior: An Inuit example from the east coast of Hudson Bay. PhD thesis, Cornell University, Ithaca.
- Smith, B. H., Tompkins, R. L. (1995). Toward a life history of the Hominidae. *Annual Review of Anthropology*, 24(1), 257-279.
- Smith, E. A., Winterhalder, B. (1992). *Evolutionary ecology and human behavior*. New York: Routledge.
- Snodgrass, J. J., Leonard, W. R., Robertson, M. L. (2009). *The Energetics of Encephalization in Early Hominids*, Dordrecht: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0_2)
- Snodgrass, J., Leonard, W. R. (2009). Neandertal Energetics Revisited: Insights Into Population Dynamics and Life History Evolution. *PaleoAnthropology*, 24(7), 220–237. <https://doi.org/10.4207/PA.2009.ART31>
- Sokol, M. D., Raichlen, D. A., Pontzer, H. (2007). Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(30), 12265–12269. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0703267104>
- Sørensen, B. (2009). Energy use by Eem Neanderthals. *Journal of Archaeological Science*, 36(10), 2201–2205. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.06.003>
- Sorensen, M. V., Leonard, W. R. (2001). Neandertal energetics and foraging efficiency. *Journal of Human Evolution*, 40(6), 483–495. <https://doi.org/10.1006/JHEV.2001.0472>
- Soulsbury, C., Kervinen, M., Lebigre, C. (2014). Sexual dimorphism and the opportunity for sexual selection in birds and mammals. *Evolutionary Ecology Research*, 16(1), 63-76.



## BIBLIOGRAFÍA

- Sousa, T., Domingos, T., Poggiale, J. C., Kooijman, S. A. L. M. (2010). Dynamic energy budget theory restores coherence in biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3413–3428. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0166>
- Sjøvold, T. (1990). Estimation of stature from long bones utilizing the line of organic correlation. *Human evolution*, 5(5), 431-447.
- Speakman, J. R., Selman, C. (2003). Physical activity and resting metabolic rate. *The Proceedings of the Nutrition Society*, 62(3), 621–634. <https://doi.org/10.1079/PNS2003282>
- Stabentheiner, A., Kovac, H. (2016). Honeybee economics: optimisation of foraging in a variable world. *Scientific Reports*, 6(1), 28339. <https://doi.org/10.1038/srep28339>
- Stålberg, K., Bodstedt, Å., Lyrenäs, S., Axelsson, O. (2006). A narrow pelvic outlet increases the risk for emergency cesarean section. *Acta Obstetrica et Gynecologica Scandinavica*, 85(7), 821–824. <https://doi.org/10.1080/00016340600593521>
- Stearne, S. M., McDonald, K. A., Alderson, J. A., North, I., Oxnard, C. E., Rubenson, J. (2016). The foot's arch and the energetics of human locomotion. *Scientific reports*, 6(1), 1-10.
- Stegmann, A. T., Cerny, F. J., Holliday, T. W. (2002). Neandertal cold adaptation: Physiological and energetic factors. *American Journal of Human Biology*, 14(5), 566–583. <https://doi.org/10.1002/ajhb.10070>
- Stephens D.W., Brown J.S., Ydenberg R.C. (2008) Foraging: behavior and ecology. University of Chicago Press.
- Stern, J. T. (1999). The cost of bent-knee, bent-hip bipedal gait. A reply to Crompton et al., *Journal of Human Evolution*, 36(5), 567–570. <https://doi.org/10.1006/jhev.1999.0290>
- Studel-Numbers, K. L. (1994). Locomotor energetics and hominid evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 3(2), 42-48.
- Studel-Numbers, K. L. (1996). Limb morphology, bipedal gait, and the energetics of hominid locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 99(2), 345–355. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199602\)99:2<345::AID-AJPA9>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199602)99:2<345::AID-AJPA9>3.0.CO;2-X)
- Studel-Numbers, K. L. (2006). Energetics in *Homo erectus* and other early hominins: The consequences of increased lower-limb length. *Journal of Human Evolution*, 51(5), 445–453. <https://doi.org/10.1016/J.JHEVOL.2006.05.001>
- Studel-Numbers, K. L., Tilkens, M. J. (2004). The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins. *Journal of Human Evolution*, 47(1–2), 95–109. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.06.002>
- Studel-Numbers, K. L., Wall-Scheffler, C. M. (2009). Optimal running speed and the evolution of hominin hunting strategies. *Journal of Human Evolution*, 56(4), 335-360. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.11.002>
- Studel-Numbers, K. L., Weaver, T. D., Wall-Scheffler, C. M. (2007). The evolution of human running: effects of changes in lower-limb length on locomotor economy. *Journal of Human Evolution*, 53(2), 191-196.
- Stewart, J. R. (2007). Neanderthal extinction as part of the faunal change in Europe during Oxygen Isotope Stage 3. *Acta zoologica cracoviensia*, 50(1-2), 93-124.
- Stirling, G. D. (1998). *A study of Neanderthal physiology, energetics and behaviour* Doctoral dissertation, Durham University.
- Stock, J. T. (2006). Hunter-gatherer postcranial robusticity relative to patterns of mobility, climatic adaptation, and selection for tissue economy. *American Journal of Physical Anthropology*, 131(2), 194–204. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20398>

## BIBLIOGRAFÍA

- Stock, J. T., Pfeiffer, S. K. (2004). Long bone robusticity and subsistence behaviour among Later Stone Age foragers of the forest and fynbos biomes of South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 31(7), 999–1013. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2003.12.012>
- Stoessel, A., Kilbourne, B. M., Fischer, M. S. (2013). Morphological integration versus ecological plasticity in the avian pelvic limb skeleton. *Journal of Morphology*, 274(5), 483–495. <https://doi.org/10.1002/jmor.20109>
- Stolze, H., Kuhtz-Buschbeck, J. P., Mondwurf, C., Boczek-Funcke, A., Jöhnk, K., Deuschl, G., Illert, M. (1997). Gait analysis during treadmill and overground locomotion in children and adults. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Electromyography and Motor Control*, 105(6), 490-497.
- Storey, K. B. (2004). *Functional metabolism : regulation and adaptation*. John Wiley y Sons.
- Susman, R. L., Stern, J. T., Jungers, W. L. (1984). Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatologica*, 43(2–3), 113–156. <https://doi.org/10.1159/000156176>
- Svensson, E., RAberg, L., Koch, C., Hasselquist, D. (1998). Energetic stress, immunosuppression and the costs of an antibody response. *Functional Ecology*, 12(6), 912–919. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00271.x>
- Sylvester, A. D., Merkl, B. C., Mahfouz, M. R. (2008). Assessing AL 288-1 femur length using computer-aided three-dimensional reconstruction. *Journal of human evolution*, 55(4), 665-671.
- Tague, R. G. (1989). Variation in pelvic size between males and females. *American Journal of Physical Anthropology*, 80(1), 59–71. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330800108>
- Tague, R. G. (1992). Sexual dimorphism in the human bony pelvis, with a consideration of the Neandertal pelvis from Kebara cave, Israel. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(1), 1–21. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330880102>
- Tague, R. G., Lovejoy, C. O. (1986). The obstetric pelvis of A.L. 288-1 (Lucy). *Journal of Human Evolution*, 15(4), 237–255. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(86\)80052-5](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(86)80052-5)
- Taylor, C R, Heglund, N. C., Maloiy, G. M. (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *The Journal of Experimental Biology*, 97, 1–21.
- Taylor, C. Richard, Rowntree, V. J. (1973). Running on two or on four legs: Which consumes more energy? *Science*, 179(4069), 186–187. <https://doi.org/10.1126/science.179.4069.186>
- Taylor, Heglund, N. C., McMahon, T. A., Looney, T. R. (1980). Energetic Cost of Generating Muscular Force During Running: A Comparison of Large and Small Animals. *Journal of Experimental Biology*, 86(1), 9-18.
- Team, R. (2018). R: A language and environment for statistical computing. Austria: Vienna.
- Thomas, C. R. (1976). Energy flow at high altitude. En Baker, P. y Little, M. (Eds.), *Man in the Andes: a Multidisciplinary Study of High-altitude Quechua*, Stroudsburg, pp. 379–404.
- Thomas, F. R. (2002). An evaluation of central-place foraging among mollusk gatherers in Western Kiribati, Micronesia: linking behavioral ecology with ethnoarchaeology. *World Archaeology*, 34(1), 182-208.
- Thompson, M. (2013). Comparative reproductive energetics of human and nonhuman primates. *Annual Review of Anthropology*, 42, 287-304.
- Thompson, D. J., Hassall, C., Lowe, C. D., Watts, P. C. (2011). Field estimates of reproductive success in a model insect: behavioural surrogates are poor predictors of fitness. *Ecology Letters*, 14(9), 905–913. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01655.x>
- Tilkens, M. J., Wall-Scheffler, C., Weaver, T. D., Steudel-Numbers, K. (2007). The effects of body proportions on thermoregulation: an experimental assessment of Allen's rule. *Journal of Human*

## BIBLIOGRAFÍA

- Evolution*, 53(3), 286–291. <https://doi.org/10.1016/J.JHEVOL.2007.04.005>
- Tilman, D., HilleRisLambers, J., Harpole, S., Dybzinski, R., Fargione, J., Clark, C., Lehman, C. (2004). Does Metabolic Theory Apply to Community Ecology? It's a Matter of Scale. *Ecology*, 85, 1797–1799. <https://doi.org/10.2307/3450345>
- Tracer, D. P. (1996). Lactation, nutrition, and postpartum amenorrhea in lowland Papua New Guinea. *Human Biology*, 68(2), 277–292.
- Trauth, M. H., Maslin, M. A., Deino, A., Strecker, M. R. (2005). Climate change: Late cenozoic moisture history of east Africa. *Science*, 309(5743), 2051–2053. <https://doi.org/10.1126/science.1112964>
- Trevathan, W., Rosenberg, K. (2000). The shoulders follow the head: Postcranial constraints on human childbirth. *Journal of Human Evolution*, 39(6), 583–586. <https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0434>
- Trinkaus, E. (1986). The Neandertals and Modern Human Origins. *Annual Review of Anthropology*, 15(1), 193–218. <https://doi.org/10.1146/annurev.an.15.100186.001205>
- Trinkaus, E. (2006). Modern human versus neandertal evolutionary distinctiveness. *Current Anthropology*, 47(4), 597–620. <https://doi.org/10.1086/504165>
- Trinkaus, E., (1981). Neanderthal limb proportions and cold adaptation. En Stringer, C.B. (Ed.), *Aspects of Human Evolution*. London: Taylor and Francis, pp. 187-224.
- Trinkaus, E., Ruff, C. B. (2012). Femoral and tibial diaphyseal cross-sectional geometry in Pleistocene Homo. *PaleoAnthropology*, 2012, 13-62.
- Trinkaus, E. (1984). Neandertal postcrania and the adaptive shift to modern humans. *British Archaeological Reports*, 164, 165–200.
- Tuttle, R., Webb, D., Weidl, E., Baksh, M. (1990). Further progress on the Laetoli trails. *Journal of Archaeological Science*, 17(3), 347–362. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(90\)90028-4](https://doi.org/10.1016/0305-4403(90)90028-4)
- Ulijaszek, S. J. (1992). Human energetics methods in biological anthropology. *American Journal of Physical Anthropology*, 35(S15), 215–242. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330350609>
- United States Department of Agriculture (2016) Agriculture Research Service, National Nutrient Database for Standard Reference Release 28, <http://ndb.nal.usda.gov/ndb/foods> [11/11/2018].
- Urlacher, S. S., Kramer, K. L. (2018). Evidence for energetic tradeoffs between physical activity and childhood growth across the nutritional transition. *Scientific Reports*, 8(1), 369. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18738-4>
- Vargas, M., Lancheros, L., Barrera, M. (2011). Gasto energético en reposo y composición corporal en adultos. *Revista de La Facultad de Medicina*, 59(1), 43–58.
- Venkataraman V.V., Kraft T.S., Dominy N.J., Endicott K.M. (2017) Hunter-gatherer residential mobility and the marginal value of rainforest patches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(12), 3097–3102. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1617542114>
- Vermeij, G. J. (2015). Paleophysiology: From Fossils to the Future. *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 601–608. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.07.003>
- Verpoorte, A. (2006). Neanderthal energetics and spatial behaviour. *Before Farming*, (3), 1–6. <https://doi.org/10.3828/bfarm.2006.3.2>
- Vidal-Cordasco, M., Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Prado-Nóvoa, O., Rodríguez, J. (2017a). Energetic cost of walking in fossil hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, 164(3), 609–622. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23301>
- Vidal-Cordasco, M., Mateos, A., Prado-Nóvoa, O., Terradillos-Bernal, M., Rodríguez, J. (2017b). Shorter arms count: The energetic costs of raw material catchment in a new experimental approach at Sierra de Atapuerca. *Quaternary International*, 433, 179–188.

## BIBLIOGRAFÍA

- <https://doi.org/10.1016/J.QUAINT.2015.10.012>
- Wainwright, P. C. (1991). Ecomorphology: Experimental Functional Anatomy for Ecological Problems. *American Zoologist*, 31, 680–693. <https://doi.org/10.2307/3883566>
- Wales, N. (2012). Modeling Neanderthal clothing using ethnographic analogues. *Journal of human evolution*, 63(6), 781-795.
- Walker, A., Leakey, R. (1993). The Nariokotome Homo erectus Skeleton. Massachusetts: Harvard University Press.
- Wallace, D. C. (2013). Bioenergetics in human evolution and disease: Implications for the origins of biological complexity and the missing genetic variation of common diseases. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1622), 20120267. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0267>
- Wall-Scheffler, C. M. (2012a). Size and Shape: Morphology's Impact on Human Speed and Mobility. *Journal of Anthropology*, 12, 1–9. <https://doi.org/10.1155/2012/340493>
- Wall-Scheffler, C. M. (2012b). Energetics, locomotion, and female reproduction: implications for human evolution. *Annual Review of Anthropology*, 41, 71-85. <https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-092611-145739>
- Wall-Scheffler, C. M., Chumanov, E., Steudel-Numbers, K., Heiderscheit, B. (2010). Electromyography activity across gait and incline: The impact of muscular activity on human morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 143(4), 601–611. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21356>
- Wall-Scheffler, C. M., Geiger, K., Steudel-Numbers, K. L. (2007). Infant carrying: The role of increased locomotory costs in early tool development. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(2), 841–846. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20603>
- Wall-Scheffler, C. M., Kurki, H. K., Auerbach, B. M. (2020). *The Evolutionary Biology of the Human Pelvis: An Integrative Approach*. Cambridge: University Press.
- Wall-Scheffler, C. M., Myers, M. J. (2013). Reproductive costs for everyone: How female loads impact human mobility strategies. *Journal of Human Evolution*, 64(5), 448-456. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.01.014>
- Wall-Scheffler, C. M., Myers, M. J. (2017). The Biomechanical and Energetic Advantages of a Mediolaterally Wide Pelvis in Women. *Anatomical Record*, 300(4), 764–775. <https://doi.org/10.1002/ar.23553>
- Walrath, D. E., Glantz, M. M. (1996). Sexual dimorphism in the pelvic midplane and its relationship to Neandertal reproductive patterns. *American Journal of Physical Anthropology*, 100(1), 89–100. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199605\)100:1<89::AID-AJPA9>3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199605)100:1<89::AID-AJPA9>3.0.CO;2-8)
- Wang, W. J., Crompton, R. H. (2004) The role of load-carrying in the evolution of modern body proportions. *Journal of Anatomy*, 204(5), 417–430. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8782.2004.00295.x>
- Wang, S. P., Yang, H., Wu, J. W., Gauthier, N., Fukao, T., Mitchell, G. A. (2014). Metabolism as a tool for understanding human brain evolution: Lipid energy metabolism as an example. *Journal of Human Evolution*, 77, 41–49. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.06.013>
- Ward, C. V. (2002). Interpreting the posture and locomotion of Australopithecus afarensis: Where do we stand? *Yearbook of Physical Anthropology*, 45(35), 185–215. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10185>
- Ward, C. V., Kimbel, W. H., Johanson, D. C. (2011). Complete fourth metatarsal and arches in the foot of Australopithecus afarensis. *Science*, 331(6018), 750–753. <https://doi.org/10.1126/science.1201463>
- Warrener, A. G., Lewton, K. L., Pontzer, H., Lieberman, D. E. (2015). A wider pelvis does not increase locomotor cost in humans, with implications for the evolution of childbirth. *PLoS ONE*, 10(3), e0118903. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118903>

## BIBLIOGRAFÍA

- Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., Taskinen, S. (2012). smatr 3- an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 257–259. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x>
- Washburn, S. L. (1960). Tools and human evolution. *Scientific American*, 203(3), 63–75. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0960-62>
- Washburn, S. L. (1967). Behaviour and the Origin of Man. *Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 3(6), 21-27. <https://doi.org/10.2307/3031724>
- Waters R. L., Mulroy S. (1999). The energy expenditure of normal and pathologic gait. *Gait Posture*, 9(3), 207–231.
- Watson, J. C., Payne, R. C., Chamberlain, A. T., Jones, R. K., Sellers, W. I. (2008). The energetic costs of load-carrying and the evolution of bipedalism. *Journal of Human Evolution*, 54(5), 675–683. <https://doi.org/10.1016/J.JHEVOL.2007.10.004>
- Weaver, T. D. (2009). The meaning of Neandertal skeletal morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(38), 16028-16033.
- Weaver, T. D., Hublin, J. J. (2009). Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(20), 8151–8156. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0812554106>
- Weimerskirch H., Ancel A., Caloin M., Zahariev A., Spagiari J., Kersten M., Chastel O. (2003) Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 500–508. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00720.x>
- Weinstein, K. J. (2008). Thoracic morphology in Near Eastern Neandertals and early modern humans compared with recent modern humans from high and low altitudes. *Journal of Human Evolution*, 54(3), 287-295. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.08.010>
- Weir, J. (1949). New methods for calculating metabolic rate with special reference to protein metabolism. *The Journal of physiology*, 109(1-2), 1-9.
- Wells, J. C. K., DeSilva, J. M., Stock, J. T. (2012). The obstetric dilemma: An ancient game of russian roulette, or a variable dilemma sensitive to ecology? *Yearbook of Physical Anthropology*, 149(55), 40–71. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22160>
- Wells, J. C. K., Fewtrell, M. S. (2006). Measuring body composition. *Archives of Disease in Childhood*, 91(9), 612–617. <https://doi.org/10.1136/adc.2005.085522>
- Wells, J. C., Stock, J. T. (2007). The biology of the colonizing ape. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(S45), 191-222.
- West, G. B., Brown, J. H., Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309), 122–126. <https://doi.org/10.1126/science.276.5309.122>
- Wheeler, P. E. (1991). The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments: the contribution of increased convective heat loss and cutaneous evaporative cooling. *Journal of Human Evolution*, 21(2), 107–115. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(91\)90002-D](https://doi.org/10.1016/0047-2484(91)90002-D)
- Wheeler, P. E. (1992). The thermoregulatory advantages of large body size for hominids foraging in savannah environments. *Journal of Human Evolution*, 23(4), 351-362.
- Wheeler, P. E. (1993). The influence of stature and body form on hominid energy and water budgets; a comparison of Australopithecus and early Homo physiques. *Journal of human evolution*, 24(1), 13-28.
- Whitcome, K. K., Miller, E. E., Burns, J. L. (2017). Pelvic Rotation Effect on Human Stride Length: Releasing the Constraint of Obstetric Selection. *The Anatomical Record*, 300(4), 752–763. <https://doi.org/10.1002/ar.23551>

## BIBLIOGRAFÍA

- White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G., Woldegabriel, G. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326(5949), 75–86. <https://doi.org/10.1126/science.1175802>
- Wickham, H. (2011). ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 3(2), 180–185. <https://doi.org/10.1002/wics.147>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Kuhn, M. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686.
- Will, M., Pablos, A., Stock, J. T. (2017). Long-term patterns of body mass and stature evolution within the hominin lineage. *Royal Society Open Science*, 4(11), 171339. <https://doi.org/10.1098/rsos.171339>
- Will, M., Stock, J. T. (2015). Spatial and temporal variation of body size among early Homo. *Journal of Human Evolution*, 82, 15–33. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.02.009>
- Williams, G. (1966). *Adaptation and Natural Selection*, Princeton: Princeton University Press.
- Willmott, C. J., Matsuura, K. (2005). Advantages of the mean absolute error (MAE) over the root mean square error (RMSE) in assessing average model performance. *Climate research*, 30(1), 79–82.
- Winterhalder, B. (1981). Optimal foraging strategies and hunter-gatherer research in anthropology: Theory and models. En Winterhalder, A. E. y Smith, B. (Ed.), *Hunter-gatherer foraging strategies: Ethnographic and archaeological analyses*. Chicago: University of Chicago Press, pp. 13–35.
- Wittman, A. B., Wall, L. L. (2007). The evolutionary origins of obstructed labor: Bipedalism, encephalization, and the human obstetric dilemma. *Obstetrical and Gynecological Survey*, 62(11), 739–748. <https://doi.org/10.1097/01.ogx.0000286584.04310.5c>
- Wolf, D., Kolb, T., Alcaraz-Castaño, M., Heinrich, S., Baumgart, P., Calvo, R., ... Faust, D. (2018). Climate deteriorations and Neanderthal demise in interior Iberia. *Scientific Reports*, 8(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25343-6>
- Wolpoff, M. H. (1978). Some implications of relative biomechanical neck length in hominid femora. *American Journal of Physical Anthropology*, 48(2), 143–147.
- Wood, B., Harrison, T. (2011, February 17). The evolutionary context of the first hominins. *Nature*, 470(7334), 347–352. <https://doi.org/10.1038/nature09709>
- Wood, B., Collard, M. (1999). The changing face of genus Homo. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 8(6), 195–207. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1999\)8:6<195::AID-EVAN1>3.0.CO;2-2](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1999)8:6<195::AID-EVAN1>3.0.CO;2-2)
- Yamagiwa, J. (2015). Evolution of hominid life history strategy and origin of human family. En Furuichi, T., Yamagiwa, J. y Aureli, F. (Eds.) *Dispersing primate females*. Tokyo: Springer, pp. 255–285.
- Ydenberg, R. C., Clark, C. W. (1989). Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: An optimal foraging approach. *Journal of Theoretical Biology*, 139(4), 437–447. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(89\)80064-5](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(89)80064-5)
- Ydenberg, R. C., Welham, C. V. J., Schmid-Hempel, R., Schmid-Hempel, P., Beauchamp, G. (1994). Time and energy constraints and the relationships between currencies in foraging theory. *Behavioral Ecology*, 5(1), 28–34. <https://doi.org/10.1093/beheco/5.1.28>
- Zeanah, D. W. (2004). Sexual division of labor and central place foraging: a model for the Carson Desert of western Nevada. *Journal of Anthropological Archaeology*, 23(1), 1–32.
- Zemel, B. S., Ulijaszek, S. J., Leonard, W. (1996). Energetics, lifestyles, and nutritional adaptation: an introduction. *American Journal of Human Biology*, 8(2), 141–142.
- Zihlman, A., Brunner, L. (1979). Hominid bipedalism: then and now. *Journal of Physical Anthropology*, 22(4), 132–162.

## BIBLIOGRAFÍA

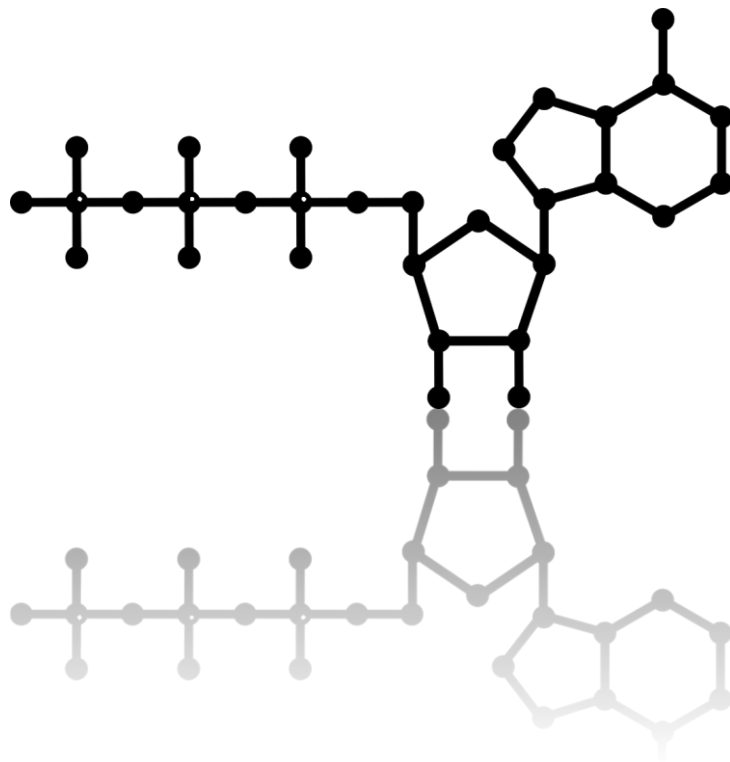
- Zimmerman, D. W. (1987). Comparative power of Student t test and Mann-Whitney U test for unequal sample sizes and variances. *The Journal of Experimental Education*, 55(3), 171-174.
- Zollikofer, C. P. E., Ponce De León, M. S., Lieberman, D. E., Guy, F., Pilbeam, D., Likius, A., Brunet, M. (2005). Virtual cranial reconstruction of Sahelanthropus tchadensis. *Nature*, 434(7034), 755–759. <https://doi.org/10.1038/nature03397>
- Zorrilla-Revilla, G., Mateos, A., Prado-Nóvoa, O., Vidal-Cordasco, M., Rodríguez, J. (2017). Carrying loads: Validating a portable tri-axial accelerometer during frequent and brief physical activity. *Journal of science and medicine in sport*, 20(8), 771-776.





# CAPÍTULO VIII

ANEXO





## 7. ANEXO

**Tabla 1.** Datos antropométricos de los homínidos empleados para estimar el coste energético de la locomoción, en Índice de Eficiencia de Forrajeo (IEF) y el Índice de Ganancia Neta de Energía (IGNE). LMF = Longitud Máxima del Fémur, MC= masa corporal, BIL= anchura bi-ilíaca. Los datos de masa corporal son tomados de Will, Pablos y Scott (2017), los valores entre paréntesis indican valores de masa corporal que se sitúan en el límite inferior y en el superior del 95% del intervalo de confianza.

Edad (Ma)	Especie	Espécimen	LMF (cm)	Ref.	MC (kg)	BIL (cm)	Ref.
4,4	<i>A. ramidus</i>	ARA-VP-6/500	31,2	Grabowski et al. (2015)	32,1 (19,4-53,3)	-	-
3,35	<i>A. afarensis</i>	AL 152-2	32,7	Holliday et al. (2019)	28,6 (17,2-47,6)	-	-
3,2	<i>A. afarensis</i>	AL 288-1	27,7	Sylvester et al. (2008)	26 (17,2-39,2)	26,8	Grabowski et al. (2015)
3,1	<i>A. afarensis</i>	AL 827-1	36,8	Grabowski et al. (2015)	38,2 (23,3-62,5)	-	-
2,4	<i>A. africanus</i>	Sts 14	27,6	Steu-del-Numbers (2004)	28,8 (13,4-38,6)	25,6	Berge y Goularas (2010)
2	<i>Early Homo</i>	KNM-ER 1472	40,1	Arsuaga et al. (2015)	53 (43-64)	-	-
1,97	<i>Au. Sediba</i>	MH1	28,7	Holliday et al. (2019)	29,7 (17,8-49,4)	-	-
1,95	<i>Early Homo</i>	KNM-ER 1481	39,6	Arsuaga et al. (2015)	61 (49-73)	-	-
1,9	<i>Early Homo</i>	KNM-ER 3728	38,5	Will y Stock (2015)	64 (55-75)	-	-
1,8	<i>H. erectus</i>	Dmanisi 4167	38,6	Arsuaga et al. (2015)	53 (42-64)	-	-
1,8	<i>H. erectus</i>	D 2600'	39	Arsuaga et al. (2015)	53 (42-64)	-	-
1,75	<i>Early Homo</i>	OH 53	36,25	Will y Stock (2015)	53 (40-63)	-	-
1,75	<i>Early Homo</i>	OH 62	28	Grabowski et al. (2015)	38 (30-51)	-	-
1,6	<i>H. erectus</i>	KNM ER 737	46	Will y Stock (2015)	78 (66-91)	-	-
1,6	<i>H. erectus</i>	KNM-ER 1808	48,5	Will y Stock (2015)	79 (59-82)	-	-
1,58	<i>H. erectus</i>	KNM ER 736	48,2	Will y Stock (2015)	80 (67-93)	-	-
1,5	<i>H. erectus</i>	KNM-ER 803	40	Will y Stock (2015)	69 (59-82)	-	-

Edad (Ma)	Especie	Espécimen	LMF (cm)	Ref.	MC (kg)	BIL (cm)	Ref.
1,47	<i>H. erectus</i>	KNM-WT 15000	43,2	Will y Stock (2015)	81 (64,8-97,2)	30	Arsuaga et al. (2015)
1,15	<i>H. erectus</i>	BSN49/P27	-	-	56,5 (45,2-67,8)	28,8	Arsuaga et al. (2015)
	<i>H. erectus</i>	Jinniushan 1	-	-	77,4 (61,9-92,8)	34,4	Arsuaga et al. (2015)
0,97	<i>H. erectus</i>	OH 34	38,5	Arsuaga et al. (2015)	55,3 (44,2-66,4)	-	-
0,9	<i>H. erectus</i>	Trinil II	43,8	Ruff et al. (2015)	50 (30-83,2)	-	-
0,9	<i>H. erectus</i>	Trinil III	43,6	Ruff et al. (2015)	49,3 (29,6-82,3)	-	-
0,9	<i>H. erectus</i>	Trinil IV	43,3	Ruff et al. (2015)	51,8 (30,9-86,7)	-	-
0,77	<i>H. erectus</i>	Zouk Fem 1	40	Arsuaga et al. (2015)	54,8 (32,9-91,2)	-	-
0,77	<i>H. erectus</i>	Zouk Fem 4	40,7	Arsuaga et al. (2015)	54,3 (32,5-90,7)	-	-
0,7	<i>H. erectus</i>	Aïn Maarouf 1	39,4	Trinkaus y Ruff (2012)	53,3 (38,5-66,2)	-	-
0,7	<i>H. erectus</i>	Gesher-B.-Y.1	38,8	Trinkaus y Ruff (2012)	52 (37,3-64,7)	-	-
0,7	<i>H. erectus</i>	OH 28	45	Arsuaga et al. (2015)	62,2 (37,2-103,8)	-	-
0,43	<i>H. heidelbergensis</i>	Femur X	45,8	Arsuaga et al. (2015)	83,3 (66,6-99,9)	-	-
0,43	<i>H. heidelbergensis</i>	Femur XII	45	Arsuaga et al. (2015)	73,8 (59-88,6)	-	-
0,43	<i>H. heidelbergensis</i>	Femur XIII	45	Arsuaga et al. (2015)	73,8 (59-88,6)	-	-
0,43	<i>H. heidelbergensis</i>	Pelvis 1	-	-	78,7 (63-94,5)	33,5	Arsuaga et al. (2015)
0,43	<i>H. heidelbergensis</i>	Pelvis 2	-	-	-	33,84	Arsuaga et al. (2015)
0,17	<i>H. neanderthalensis</i>	Tabun C1	41,6	Arsuaga et al. (2015)	54,2 (43,4-65,1)	26	Arsuaga et al. (2015)
0,119	<i>H. sapiens</i>	Skhul 4	49,4	Trinkaus y Ruff (2012)	72,4 (57,9-86,8)	-	-
0,119	<i>H. sapiens</i>	Skhul 5	51,8	Trinkaus y Ruff (2012)	76,9 (61,5-92,3)	-	-
0,119	<i>H. sapiens</i>	Skhul 6	47,7	Trinkaus y Ruff (2012)	69 (55,2-82,8)	-	-
0,091	<i>H. sapiens</i>	Qafzeh 9	47,2	Trinkaus y Ruff (2012)	64,4 (51,5-77,3)	-	-

Edad (Ma)	Especie	Espécimen	LMF (cm)	Ref.	MC (kg)	BIL (cm)	Ref.
0,06	<i>H. neanderthalensis</i>	Amud 1	48,4	Arsuaga et al. (2015)	72,1 (57,7-86,6)	-	-
0,06	<i>H. neanderthalensis</i>	Kebara 2	-	-	72,4 (57,9-86,8)	31,3	Arsuaga et al. (2015)
0,051	<i>H. neanderthalensis</i>	La Chapelle-aux-Saints	43	Arsuaga et al. (2015)	81,7 (65,3-98)	29,2	Arsuaga et al. (2015)
0,047	<i>H. neanderthalensis</i>	La Ferrasie 1	46,5	Arsuaga et al. (2015)	90,5 (72,4-108,6)	-	-
0,047	<i>H. neanderthalensis</i>	Shanidar 1	46,1	Arsuaga et al. (2015)	67,8 (54,3-81,4)	-	-
0,047	<i>H. neanderthalensis</i>	La Ferrasie 2	41,1	Arsuaga et al. (2015)	67,8 (54,3-81,4)	-	-
0,047	<i>H. neanderthalensis</i>	La Ferrasie 2	41,2	Trinkaus y Ruff (2012)	67,8 (54,3-81,4)	-	-
0,047	<i>H. neanderthalensis</i>	Shanidar 4	42,5	Trinkaus y Ruff (2012)	74,6 (59,7-89,6)	-	-
0,047	<i>H. neanderthalensis</i>	Shanidar 5	45	Trinkaus y Ruff (2012)	71,2 (57-85,5)	-	-
0,045	<i>H. neanderthalensis</i>	Sima de las Palomas 96	39,15	Arsuaga et al. (2015)	66,9 (53,5-80,3)	-	-
0,045	<i>H. neanderthalensis</i>	Sima de las Palomas 92	39,7	Trinkaus y Ruff (2012)	63,7 (51-76,5)	-	-
0,04	<i>H. neanderthalensis</i>	Neandertal 1	44,1	Arsuaga et al. (2015)	81,4 (65,1-97,7)	-	-
0,04	<i>H. sapiens</i>	Tianyuan 1	46,3	Trinkaus y Ruff (2012)	71,4 (57,1-85,7)	-	-
0,033	<i>H. neanderthalensis</i>	Spy 2	42,5	Arsuaga et al. (2015)	82,6 (66,1-99,1)	-	-
0,03	<i>H. sapiens</i>	Rochette 2	41,2	Trinkaus y Ruff (2012)	66,7 (53,4-80)	-	-
0,028	<i>H. sapiens</i>	Cro-Magnon 1	49,9	Trinkaus y Ruff (2012)	70,3 (56,3-84,4)	-	-
0,028	<i>H. sapiens</i>	Paviland 1	47,8	Trinkaus y Ruff (2012)	74 (59,2-88,7)	-	-
0,0275	<i>H. sapiens</i>	Sunghir 1	49,9	Trinkaus y Ruff (2012)	78,9 (63,2-94,7)	-	-
0,026	<i>H. sapiens</i>	Dolní Věstonice 3	42,7	Trinkaus y Ruff (2012)	55,8 (44,6-67)	-	-
0,026	<i>H. sapiens</i>	Dolní Věstonice 13	44,9	Trinkaus y Ruff (2012)	71,2 (57-85,5)	-	-

Edad (Ma)	Especie	Espécimen	LMF (cm)	Ref.	MC (kg)	BIL (cm)	Ref.
0,026	<i>H. sapiens</i>	Dolní Věstonice 14	50,5	Trinkaus y Ruff (2012)	79,4 (63,5-95,3)	-	-
0,026	<i>H. sapiens</i>	Dolní Věstonice 16	47,1	Trinkaus y Ruff (2012)	78 (62,4-93,6)	-	-
0,0245	<i>H. sapiens</i>	Barma Grande 2	51,6	Trinkaus y Ruff (2012)	82,3 (65,9-98,8)	-	-
0,024	<i>H. sapiens</i>	Veneri 1	47	Trinkaus y Ruff (2012)	77,1 (61,7-92,6)	-	-
0,024	<i>H. sapiens</i>	Veneri 2	45,9	Trinkaus y Ruff (2012)	74,2 (59,3-89)	-	-
0,023	<i>H. sapiens</i>	Paglicci 25	44,6	Trinkaus y Ruff (2012)	61,7 (49,4-74)	-	-
0,019	<i>H. sapiens</i>	Ohalo 2	46,4	Trinkaus y Ruff (2012)	74,9 (59,9-89,8)	-	-
0,017	<i>H. sapiens</i>	Minatogawa 1	39,8	Trinkaus y Ruff (2012)	63,3 (50,6-76)	-	-
0,017	<i>H. sapiens</i>	Minatogawa 2	36	Trinkaus y Ruff (2012)	48,6 (38,8-58,3)	-	-
0,017	<i>H. sapiens</i>	Minatogawa 3	38,2	Trinkaus y Ruff (2012)	50,8 (40,7-61)	-	-
0,017	<i>H. sapiens</i>	Minatogawa 4	36	Trinkaus y Ruff (2012)	47,4 (37,9-56,9)	-	-

### ***Energetic cost of locomotion in fossil hominins***

A continuación, se presenta un artículo publicado en la revista *American Journal of Physical Anthropology* donde se dan a conocer parte de los resultados presentados en esta tesis doctoral. En este trabajo, presentamos los modelos predictivos para estimar el coste de la locomoción a partir de la masa corporal, la anchura bi-ilíaca y la longitud trocantérica del fémur. Estos modelos son aplicados a diferentes especies de homínidos y se discuten los resultados obtenidos. También se adjuntan los documentos en los que los coautores de dicho artículo dan su consentimiento para incluir esta publicación como parte de la presente tesis doctoral.





# Energetic cost of walking in fossil hominins

M. Vidal-Cordasco<sup>1</sup>  | A. Mateos<sup>1</sup> | G. Zorrilla-Revilla<sup>2</sup> |

O. Prado-Nóvoa<sup>1</sup> | J. Rodríguez<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Paseo Sierra de Atapuerca, National Research Center on Human Evolution (CENIEH), 3, Burgos 09002, Spain

<sup>2</sup>Escuela Interuniversitaria de Posgrado en Evolucion Humana, Universidad de Burgos, Pza. Misael Bañuelos s/n, Burgos 09001, Spain

## Correspondence

M. Vidal-Cordasco, National Research Center on Human Evolution (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca, 3, 09002 Burgos, Spain.

Email: marco.vidal@cenieh.es

## Funding information

This research was funded by National Research Center on Human Evolution (CENIEH) and the MINECO project, CGL2015-65387-C3-3-P. Vidal-Cordasco and Prado-Nóvoa benefited from a predoctoral research grant from Junta de Castilla y León funded with Social European Fund, Operative Program of Junta de Castilla y León, through the Consejería de Educación.

## Abstract

**Objective:** Many biomechanical studies consistently show that a broader pelvis increases the reaction forces and bending moments across the femoral shaft, increasing the energetic costs of unloaded locomotion. However, a biomechanical model does not provide the real amount of metabolic energy expended in walking. The aim of this study is to test the influence of pelvis breadth on locomotion cost and to evaluate the locomotion efficiency of extinct Pleistocene hominins.

**Material and Methods:** The current study measures *in vivo* the influence of pelvis width on the caloric cost of locomotion, integrating anthropometry, body composition and indirect calorimetry protocols in a sample of 46 subjects of both sexes.

**Results:** We show that a broader false pelvis is substantially more efficient for locomotion than a narrower one and that the influence of false pelvis width on the energetic cost is similar to the influence of leg length. Two models integrating body mass, femur length and bi-iliac breadth are used to estimate the net and gross energetic costs of locomotion in a number of extinct hominins. The results presented here show that the locomotion of *Homo* was not energetically more efficient than that of *Australopithecus* and that the locomotion of extinct *Homo* species was not less efficient than that of modern *Homo sapiens*.

**Discussion:** The changes in the anatomy of the pelvis and lower limb observed with the appearance of *Homo ergaster* probably did not fully offset the increased expenditure resulting from a larger body mass. Moreover, the narrow pelvis in modern humans does not contribute to greater efficiency of locomotion.

## KEYWORDS

bioenergetics, efficiency, locomotion, mobility, pelvis

## 1 | INTRODUCTION

Several authors found that, controlling for phylogeny, travel time in primates is correlated with their population densities, which suggests that the energetic cost of travel is a key constraint on primate ecology (Chapman, 1990; Chapman, Chapman, & Wrangham, 1995; Chapman and Pavelka, 2005; Grove, 2009; Raichlen, Gordon, & Sechrest, 2011) and hunter-gatherers subsistence (Hamilton, Lobo, Rupley, Youn, & Wast, 2014). Indeed, there is some evidence that the evolutionary increases in daily travel distance are positively associated with the reproductive output among mammals (Pontzer and Kamilar, 2009), which recalls the importance played by the cost of travel on the total energetic budget and the subsistence strategies.

Ecomorphological approaches linking anatomy to performance highlight the importance of the relationships between lower limb length, locomotor efficiency and daily travel distance (Arnold, 1983; Pontzer, 2005, 2012a, 2016; Steudel-Numbers, 1996; Steudel-Numbers and Tilkens, 2004). Pelvic width is another somatic feature that influences locomotor dynamics and cost by altering hip abductor mechanics. Therefore, it has been suggested that a large biacetabular breadth relative to femoral neck length is biomechanically disadvantageous for the lateral support system of the hip and that it requires a larger hip abduction moment to keep the trunk upright during the stance phase (Biewener, Farley, Roberts, & Temaner, 2004; Henderson, Marulanda, Cheong, Temple, & Letson, 2011; Winter, Prince, Frank, Powell, & Zabjek, 1996). This idea is central to many

arguments concerning the nature of bipedalism in extinct hominins (Bramble and Lieberman, 2004; Lovejoy, 2005; Lovejoy, Suwa, Spurlack, Asfa, & White, 2009; Ruff, 1995, 1998) and the obstetrical dilemma hypothesis (ODH). The ODH, first proposed by Washburn (1960), aims to explain the increased difficulty of childbirth in modern day humans and the altriciality of their neonates. It suggests that two opposing evolutionary pressures occurred in the development of pelvic dimensions: a pelvis wide enough to permit the birth of large-brained infants and narrow enough for efficient bipedal locomotion (Wells, DeSilva, & Stock, 2012; Zihlman and Bruner, 1979). Consequently, locomotor performance differences between men and women are a central argument for the ODH. Many works have tested for differences in locomotion efficiency between men and women with varying results (Bhambhani and Singh, 1985; Hall, Figueroa, Femhall, & Kanaley, 2004), challenging the expectation of ODH that wider pelvis negatively affect locomotor economy. Furthermore, some recent studies have explicitly tested the importance of pelvic morphology and mechanics and conclude that there is little empirical data to support the ODH (Dunsworth, Warrener, Deacon, Ellison, & Pontzer, 2012; Kurki and Decrausaz, 2016; Warrener, Lewton, Pontzer, & Lieberman, 2015).

However, a biomechanical model does not provide the real amount of metabolic energy expended in walking (Nagano, Umberger, Marzke, & Gerritsen, 2005). Thus, it has been recently suggested that the relationship between biacetabular breadth and hip abductor mechanics, as currently understood, must be re-evaluated since it does not predict the real locomotor cost (Dunsworth et al., 2012; Warrener et al., 2015). As Warrener (2011) found out, the lack of relationship between the effective mechanical advantage (EMA) of the hip abductors and the cost of locomotion indicates that small changes in hip abductor mechanics have a negligible impact on total locomotion cost. Beyond biacetabular breadth, other measurements of the pelvis have been associated with locomotion efficiency. The false or greater pelvis is the space enclosed by the pelvic girdle above and in front of the pelvic brim. It is bounded on either side by the ilium. It has been suggested that the breadth of the false pelvis also influences the efficiency of locomotion insofar as broader bi-iliac breadth (BIL) is related with a reduced activity of adductors and hamstring muscles during walking (Wall-Scheffler, Chumanov, Steudel-Numbers, & Heiderscheidt, 2010). However, the effect of false pelvis breadth on the energetic cost of unloaded walking has not been thoroughly measured.

Conversely, it has been proposed that the gracility of the lower limb long bones in anatomically modern humans (AMHs) is related to a decreased level of physical activity and to biomechanical savings in the joint surfaces of the long bones (Ryan and Shaw, 2012). Descriptions of Pleistocene activity patterns are often derived from comparisons of long bone diaphyseal robustness, using the argument that these anatomical characteristics of Pleistocene individuals reflect an adaptation to very high levels of terrestrial mobility (Ruff, Trinkaus, Walker, & Larsen, 1993; Shaw & Ryan, 2012; Shackelford, 2007; Trinkaus and Ruff, 1989, 1999, 2012) and that the postcranial gracility of AMH is the consequence of a behavioral change related to decreased mobility

(Shaw and Stock, 2010, 2013). In this article, we use the term AMH to designate only the recent *Homo sapiens* bauplan, which skeletal anatomy was influenced by the appearance of agriculture and sedentism (Ryan and Shaw 2015), excluding the early *H. sapiens* populations. Therefore, there are two major hypotheses explaining the narrow pelvis of AMH:

1. Locomotion efficiency was a selective pressure for narrower pelvises in AMH (Washburn, 1960).
2. The narrow pelvis of *H. sapiens* is an effect of the modern human general postcranial gracility (Ryan and Shaw, 2015).

Consequently, evaluating the role of pelvis breadth, referred as BIL throughout this article, on locomotion efficiency has significant evolutionary implications. If narrower pelvises are more efficient for locomotion (the energetic cost is lower), the narrow BIL of AMH could be explained by this effect and locomotion would be less efficient in extinct Pleistocene hominin species than in AMH. In contrast, if locomotion efficiency was not a selective pressure on pelvis breadth, because the energetic cost of walking is independent of pelvis breadth, the narrower pelvises of AMH could be just a consequence of their general bone gracility, likely due to a reduced mobility.

The main purpose of this study is to test the influence of BIL on locomotion cost and to evaluate the locomotion efficiency of extinct Pleistocene hominins. Moreover, the energetic efficiency of bipedal locomotion in extinct hominins is estimated using a multivariate model that includes the somatic proportions that have a considerable influence on the costs of traveling.

## 2 | MATERIAL AND METHODS

An experimental study of *in vivo* subjects was carried out after being approved by the Hospital Universitario de Burgos Committee (Burgos, Spain) (Ref. CEIC 1480, Pl. A. Mateos). The sample consisted of 28 men and 18 women aged between 23 and 50, healthy, physically active and non-smokers. The sample was exhaustively controlled by means of exclusion criteria aimed at eliminating certain factors that influence metabolism, such as medication intake, food ingestion or pathologies. Each volunteer signed an informed consent prior to his/her participation in the study. The experiment was conducted at the Bioenergy Laboratory at the National Research Centre on Human Evolution (CENIEH). Subjects were required to fast overnight prior to having their metabolic measurements taken in the morning.

The experimental program consisted of several procedures:

1. The Anthropometric Protocol consisted of several direct measurements of the body, following normalized standards from Lapunzina and Aiello (2002). Measurements were taken with an anthropometric tape, a Holtain stadiometer and a Holtain anthropometer.
2. The Body Composition Protocol was applied with an analyzer vector of body impedance, BIA 101 AKERN, and the software Body-Gram Pro (v2010). We followed a standardized technique to perform the analysis of BIA, according to the requirements

established in the Consensus Conference of the National Institutes of Health (NIH, 1996). In this way, we obtained the proportion of fat mass (FM), fat-free mass (FFM), and muscle mass (MM) of each individual.

3. The Indirect Calorimetry Protocol was carried out with an ergo-spirometer MasterScreen CPX JAEGER and the LabManager IntelliSupport 5.2 application. Breath-by-breath oxygen consumption and carbon dioxide production were monitored over 30 min to quantify the resting metabolic rate (RMR) of each volunteer while they leaned back on a stretcher while wearing a breathing mask and a heart rate monitor. The same method was used on a treadmill hp COSMOS to compute the energy expenditure of the locomotion test. Therefore, the milliliters (ml) of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> and the equivalent metabolic rate in kilocalories (kcal) were measured (Weir, 1949). All these measurements were taken under standard environmental conditions of temperature, barometric pressure and relative humidity.

The locomotion test was performed by having volunteers walk on a treadmill with no inclination at a constant speed of 4 km/hr for 11 min. Subjects reached steady state oxygen consumption 1 min, and the following 10 minutes were analyzed. The 4 km/hr velocity was set because the optimal walking speed for the species in the genera *Australopithecus* and *Homo* has been estimated to be between 4 and 5 km/hr (Nagano et al., 2005; Wall-Scheffler, 2012). All the data obtained were incorporated into a database hosted at the CENIEH Bio-energy Lab (EVOBREATH Database, Mateos, Prado-Nóvoa, Vidal-Cordasco, Zorrilla-Revilla, & Rodríguez, 2016), and the statistical tests were run using *StatGraphics Centurion VI.I* and *SPSS*. Energy expenditure was standardized to kilocalories (kcal) per 2 hr because it has been shown that the energetic cost does not increase significantly during 2 hr of walking on flat terrain (Bramble and Lieberman, 2004; Epstein, Rosenblum, Burstein, & Sawka, 1988). Walking cost can be expressed in various ways. In this study, we follow the definitions of Steudel-Numbers, Weaver, & Wall-Scheffler (2007) for the terms used to describe the absolute amount of energy spent on walking. Thus, we use three estimates of walking cost: (a) gross cost of walking (GrossCOT), which is the cost of traveling a given distance, including the costs of keeping a vertical body position and maintaining the general metabolic functions during locomotion (named “postural cost”); (b) net cost of locomotion (NetCOT), which is the cost of traveling a given distance but excluding the basal metabolic rate and is representative of the energy used exclusively for locomotion; (c) mass-specific net and gross cost of walking (Mass-specific), which is the cost adjusted by body mass and is the value commonly used for interspecific comparisons (Brown, Gillooly, Allen, Savage, & West, 2004; Hora and Sladek, 2014).

All the measured variables are normally distributed. Body mass is known to be the main factor influencing energy expenditure (FAO, 2004; Kleiber, 1947; Pontzer et al., 2016; White and Seymour, 2003), and furthermore, it is highly correlated with other anthropometric measurements—e.g., height, femur length (FL) and BIL (Supporting Information Figure S1). Although the effect of body mass may be removed from the analyses by using the residuals of the linear

regressions of the energetic cost and anthropometric variables as a function of body size, it has been argued that using multiple regressions that include body mass as covariate is less likely to produce biased regression estimates than using residuals (Freckleton, 2002). Consequently, multiple regressions including body mass as a covariate were performed to analyze the correlation between anthropometry and cost of locomotion. A least squares multiple linear regression was fitted to estimate the NetCOT and GrossCOT of bipedal locomotion in extinct hominins with the variables of body mass, FL, and BIL. FL was included because many studies have shown that limb length is an anatomical determinant of locomotor cost in terrestrial animals (Kram and Taylor, 1990; Pontzer, 2005; Vidal-Cordasco, Mateos, Prado-Nóvoa, & Rodríguez, 2017). To make the FL of the modern human sample comparable with that of extinct hominins, the FL was obtained by measuring the distance from the proximal portion of the greater trochanter to the femoral lateral condyle. This measurement was obtained from high-quality cast replicas of KNM-WT 15000 and AL-2881 skeletons located at the Comparative Anatomy Collection of CENIEH. All other femur measurements were taken using photogrammetry with the software *analySISWORK*. BIL and bi-trochanteric width were measured in the extant human sample by pressing the anthropometer as tightly as possible against the top of the ilia and the most lateral projections of the greater trochanters respectively to get as close to the bone as possible. Body mass estimations were taken from literature. As the model was applied to fossil individuals, often consisting of several associated fossils, the body mass estimated for the individual and the average weight estimated for the species were used in the equation (Table 1). The predictive equation took into account the influence of somatic dimensions on locomotion efficiency in an ideal condition, rather than making an estimation of the real gross metabolic rate. Thus, several physiological and physical effects are not taken into account in the equation, such as menstruation cycle or ingestion of certain foods.

### 3 | RESULTS

The results of the main anthropometric measurements of the individuals in our sample are listed in Table 2. Men have significantly greater raw dimensions than females in all anthropometric measurements except FL ( $p > .369$ ). However, only FL scaled by height is statistically different between males and females ( $p > .014$ ). There is no difference in scaled bitrochanteric breadth ( $p > .076$ ) neither in scaled BIL ( $p > .754$ ) between sexes (Table 2). There is wide variability in anthropometric and body composition data, which enable an investigation of the correlations between these body measurements and the energetic cost. The average RMR of the male sample is 1,830.4 kcal/24 hr while in females RMR is 1,369.33 kcal/24 hr, similar to the mean RMR of other western populations with comparable body masses (Owen et al., 1987; Pontzer et al., 2012). Both GrossCOT and NetCOT are significantly greater in men than in women, but the differences are not statistically significant when the costs of locomotion are corrected by body mass (Table 3).

TABLE 1 Fossil species used to estimate cost of locomotion

Species	Age (Ma)	Specimen for body mass	Specimen for BIL	Specimen for FL	References
<i>A. afarensis</i>	3.2	AL 288-1	AL 288-1	AL 288-1	Grabowski et al. (2002), Schmid (1982)
Average					
<i>A. africanus</i>	2.4	Sts 14	Sts 14	Sts 14	Berge and Goularas (2010), Grabowsky et al. (2015)
Average					
<i>H. ergaster</i>	1.5	KNM-WT 15000	KNM-WT 15000	KNM-WT 15000	Arsuaga et al. (2015), Grabowsky et al. (2015), Will and Stock (2015)
Average			Predicted for an adult		
SH sample	0.43	Pelvis 1	Pelvis 1	Average of F-XIII; F-XII;F-X	Arsuaga et al. (1999, 2015)
Average					
<i>Homo neanderthalensis</i>	0.06	Kebara 2	Kebara 2	Spy I	Arsuaga et al. (2015), Tague (1989), Trinkaus et al. (2014)
Average					

The term “average” indicates that this value is the average estimated for the species. More detailed information about the measurements is provided in Table 5.

Table 4 shows the correlations between the anthropometric variables and cost for the male and female sub-samples and the mixed sample. Note that although BIL is strongly correlated with body weight (Supporting Information Figure S1), and both variables are collinear, the variance inflation factor (VIF) is lower than five in all cases and thus, the model is not affected by multicollinearity (according to Belsley, 1991; O'Brien, 2007). The semi-partial correlations of the FL and BIL with cost are similar between sexes, although not significant. In contrast, the correlation coefficients are significant when both sexes are taken into account together, which is likely explained by the relatively small sample sizes of the sub-samples. Body mass is the main anthropometric measurement

influencing both NetCOT and GrossCOT (Table 4). Once the effect of body mass is taken into account in multiple regressions, neither FFM nor bi-trochanteric breadth is correlated with metabolic costs (Supporting Information, Table S1). Interestingly, BIL has a negative correlation both with net cost (semi-partial correlation  $-0.21$ ) and gross cost (semi-partial correlation  $-0.20$ ) in the combined sex models (Table 4). Therefore, subjects with narrower BIL expended more energy than subjects with wider pelvises. On the other hand, FL also shows a similar negative correlation with NetCOT (semi-partial correlation  $-0.18$ ) and GrossCOT (semi-partial correlation  $-0.23$ ). Since the models for males, females and the mixed sample have similar coefficients, we consider it adequate to use

TABLE 2 Main anthropometric measurements used in this study

		Age (years)	FFM (kg)	FFM/kg	Body mass (kg)	Height (cm)	FL (cm)	FL/height	BIL (cm)	BIL/height	Bi-trochanteric breadth (cm)	Bi-trochanteric breadth/height
Males	Average (n = 28)	32.89	65.11	0.81	80.28	178	39.71	0.22	28.68	0.16	33.51	0.18
	Min.-Max.	23-50	53.5-84.3	0.7-0.96	61-113.2	161-190	32.5-45.1	0.19-0.25	24.6-33.2	0.14-0.18	29.2-38.9	0.17-0.21
	SD	7.37	7.42	0.007	13.18	6.49	3.30	0.01	2.35	0.01	2.29	0.009
Females	Average (n = 18)	28.66	44.24	0.76	58.41	163.76	38.72	0.23	26.53	0.16	31.65	0.19
	Min.-Max.	23-42	35.9-59.69	0.63-1.01	47.4-74.6	154.3-180.5	31.8-47.5	0.19-0.27	24.5-30	0.15-0.17	29.6-36.8	0.18-0.21
	SD	5.71	5.89	0.09	9.12	6.86	4.03	0.02	1.53	0.008	1.77	0.008
T-test	p-value	.045	<.001*	.002*	<.001*	<.001*	.369	.014*	.001*	.754	.005*	.076
	T	2.06	10.06	-3.14	6.14	7.09	0.90	-2.53	3.43	-0.31	2.91	-1.81

Anthropometric measurements were taken according to Lapunzina and Aiello (2002). T-test row is showing significant differences ( $p < .05$ ) between sexes. The asterisks mark the correlations that remain significant after applying the Bonferroni correction.

**TABLE 3** Summary statistics of RMR, GrossCOT, NetCOT, and net cost and gross cost corrected by body mass (mass-specific cost) in our sample

		RMR (kcal/24 hr)	GrossCOT (kcal/2 hr)	Mass-specific GrossCOT (kcal/2 hr/kg)	NetCOT (kcal/2 hr)	Mass-specific NetCOT (kcal/2 hr/kg)
Males (28)	Average	1,830.43	458.81	5.73	306.28	3.80
	SD	267.91	88.45	0.79	78.75	0.65
	Min.–Max.	1,342–2,244	316.5–664.41	4.15–7.59	117.16–508.66	2.29–5.43
Females (18)	Average	1,369.33	340.78	5.90	226.67	3.91
	SD	240.13	58.97	0.97	51.45	0.79
	Min.–Max.	816–1,768	260.83–510.83	3.84–7.53	145.16–369.08	2.52–5.04
t-test	<i>p</i> -value	<.001*	<.001*	.520	<.001*	.595
	<i>t</i>	5.92	4.98	–0.64	3.79	–0.53

t-test row is showing significant differences ( $p < .05$ ) between sexes. The asterisks mark the correlations that remain significant after applying the Bonferroni correction.

the mixed gender model to estimate the energetic cost of fossil species. Moreover, this choice is more parsimonious since it avoids any assumption about the sex of the fossil individual.

The main factor that determines the energy cost is body mass, although a broader bi-iliac width and a longer femur decrease the cost of locomotion. Figure 1 and Table 5 show the results of applying the model of NetCOT and GrossCOT to several fossil hominin species. The three best-preserved australopithecine pelvises are A.L. 288–1, Sts14, and MH2 (Kibii et al., 2011; Pontzer, Raichlen, & Sockol, 2009). Estimation of walking energy costs for MH2 was not performed since a reliable estimation of FL is not available (DeSilva et al., 2013). A.L. 288–1 and Sts14 show a high biacetabular distance (Berge and Goularas, 2010; Schmid, 1982), and the lower limbs are mainly characterized by a very short femur (Table 5), a very long femoral neck and a flat greater trochanter (Berge, 1994; Lovejoy, Heiple, & Burstein, 1973). According to our models NetCOT and GrossCOT are low in *Australopithecus* in comparison with the energetic cost in the genus *Homo*, mainly due to their lower estimated body mass, but also, due to their relatively wide BIL and thus, due to their different form of bipedal gait (Ruff and Higgins, 2013). However, all fossils fall within the modern human range for mass-specific NetCOT. The low body mass estimated for *Australopithecus* also involves a higher mass-specific GrossCOT than in the species of *Homo* (Figure 1).

Both the NetCOT and the GrossCOT of the Pleistocene *Homo* species analyzed fall within the range of those of modern humans (Figure 1). Therefore, it is clear that on the basis of the combined effect of femur length and pelvic breadth on locomotion efficiency, these extinct Pleistocene *Homo* species were not less energetically efficient during locomotion than modern humans.

## 4 | DISCUSSION

### 4.1 | Limitations and contributions of the model

Various modeling approaches have been used to assess locomotor performance in early hominins, and such models have explained a

considerable portion of the variance. Most models have included three biomechanical parameters: (1) EMA, (2) step length, and (3) muscle fascicle length (Hora and Sladek, 2014; Kram and Taylor, 1990; Kramer and Sylvester, 2011; Pontzer, 2005, 2007). One important assumption of these models is that EMA and the estimated muscle fascicle length scale isometrically in different hominin species (Pontzer et al., 2009). Conversely, it has been argued that these models do not directly consider some mechanical work, which also contributes to cost (Donlean, Kram, & Kuo, 2002; Pontzer et al., 2009).

In this way, the main contribution of our model is the quantification and evaluation of the influence of the false pelvis breadth on locomotor cost. In this sense, it is shown that the effect of a wider BIL reducing the cost of locomotion is similar to the effect of FL. On the other hand, the approach presented here has the advantage of using variables that may be easily measured directly on fossils (BIL and FL), thereby reducing the number of assumptions necessary. However, as in any modeling approach, the results are only as reliable as the assumptions underlying the model. In this way, the approach presented here is useful for explaining the relationship between anatomy and cost, but it is inherently sample-specific and therefore some caveats should be applied in broader comparative contexts. Although it would be desirable to extend the study in the future by including other recent populations, we consider the current sample representative of the morphotype of *H. sapiens*. Furthermore, two important simplifications of this model are that it assumes a similar locomotor gait pattern in extinct hominins and modern humans (although other authors highlight a different hip joint mechanics in australopithecines, see Ruff and Higgins, 2013) and that it does not take into account several physiological, biomechanical and physical effects on metabolism. It is also worth noting that caution is needed when applying the regressions to KNM-WT 15000, as done in previous works focused on the estimation of the locomotion cost for this specimen (Stuedel-Numbers, 2006; Stuedel-Numbers and Tilkens, 2004). On the one hand, because the somatic dimensions of this specimen do not correspond to an adult,

**TABLE 4** Model Parameters for multivariate analysis of NetCOT and GrossCOT with partial and semi-partial correlation of anthropometric variables of body mass (W), femur length (FL) and bi-iliac breadth (BIL)

	Weight (W)	Femur length (FL)	Bi-iliac breadth (BIL)	Models
<b>GrossCOT Males</b>				
Beta	1.068	-0.257	-0.298	$r^2 = 0.65$ , adj. $r^2 = 0.61$ .7 SE = 54.7 p-value < .001 GrossCOT (kcal/2 hr) = 478.003 + 7.17028*W (kg) - 6.8762*FL (cm) - 11.2167*BIL (cm)
SE	14.71	42.37	82.68	
p-value	<.001	.063	.117	
Partial correlation	0.766	-0.369	-0.315	
Semi-partial correlation	0.696	-0.232	-0.194	
VIF	2.3	1.2	2.3	
<b>GrossCOT females</b>				
Beta	0.783	-0.323	-0.388	$r^2 = 0.35$ , adj. $r^2 = 0.21$ SE = 52.1 p-value .095 GrossCOT (kcal/2 hr) = 622.144 + 5.05659*W (kg) - 4.71577*FL (cm) - 14.8525*BIL (cm)
SE	22.06	46.09	112.17	
p-value	.016	.240	.167	
Partial correlation	0.592	-0.312	-0.363	
Semi-partial correlation	0.590	-0.263	-0.313	
VIF	1.7	1.5	1.5	
<b>GrossCOT males and females</b>				
Beta	1.106	-0.253	-0.266	$r^2 = 0.72$ , adj. $r^2 = 0.70$ SE = 52.3 p-value < .001 GrossCOT (kcal/2 hr) = 507.17 + 6.7518*W (kg) - 6.80571*FL (cm) - 11.175*BIL (cm)
SE	9.439	28.961	65.082	
p-value	<.001	.007	.046	
Partial correlation	0.798	-0.399	-0.303	
Semi-partial correlation	0.691	-0.227	-0.197	
VIF	2.5	1.2	2.5	
<b>NetCOT males</b>				
Beta	1.186	-0.218	-0.436	$r^2 = 0.73$ , adj. $r^2 = 0.70$ SE = 42.8 p-value < .001 NetCOT (kcal/2 hr) = 362.827 + 7.08456*W (kg) - 5.19285*FL (cm) - 14.6092*BIL (cm)
SE	11.53	33.21	64.80	
p-value	<.001	.073	.012	
Partial correlation	0.833	-0.358	-0.483	
Semi-partial correlation	0.772	-0.197	-0.284	
VIF	2.3	1.2	2.3	
<b>NetCOT females</b>				
Beta	0.738	-0.238	-0.346	$r^2 = 0.31$ , adj. $r^2 = 0.16$ SE = 47 p-value .144 NetCOT (kcal/2 hr) = 407.809 + 4.16262*W (kg) - 3.03383*FL (cm) - 11.5622*BIL (cm)
SE	19.91	41.59	110.25	
p-value	.025	.396	.229	
Partial correlation	0.557	-0.228	-0.319	
Semi-partial correlation	0.556	-0.194	-0.279	
VIF	1.7	1.5	1.5	
<b>NetCOT males and females</b>				
Beta	1.127	-0.204	-0.344	$r^2 = 0.69$ , adj. $r^2 = 0.67$ SE = 44.9 p-value < .001 NetCOT (kcal/2 hr) = 376.075 + 5.61659*W (kg) - 4.48001*FL (cm) - 11.7656*BIL (cm)
SE	8.103	24.862	55.870	
p-value	<.001	.036	.015	
Partial correlation	0.789	-0.317	-0.363	
Semi-partial correlation	0.704	-0.183	-0.214	
VIF	2.5	1.2	2.5	

Significant correlations are in bold ( $p \leq .05$ ). VIFs below 5 indicate a moderate effect of multicollinearity.

fully grown, *Homo ergaster* individual (Ruff and Burgess, 2015) and, on the other hand, because these differences could imply some biomechanical features affecting the cost of locomotion. However, the KNM-WT 15000 measurements fall within the range of variation of the extant human sample and the models proposed here take into account the effect of specific somatic dimensions—FL, BIL, and body mass—to know how they influence the efficiency of locomotion rather than an

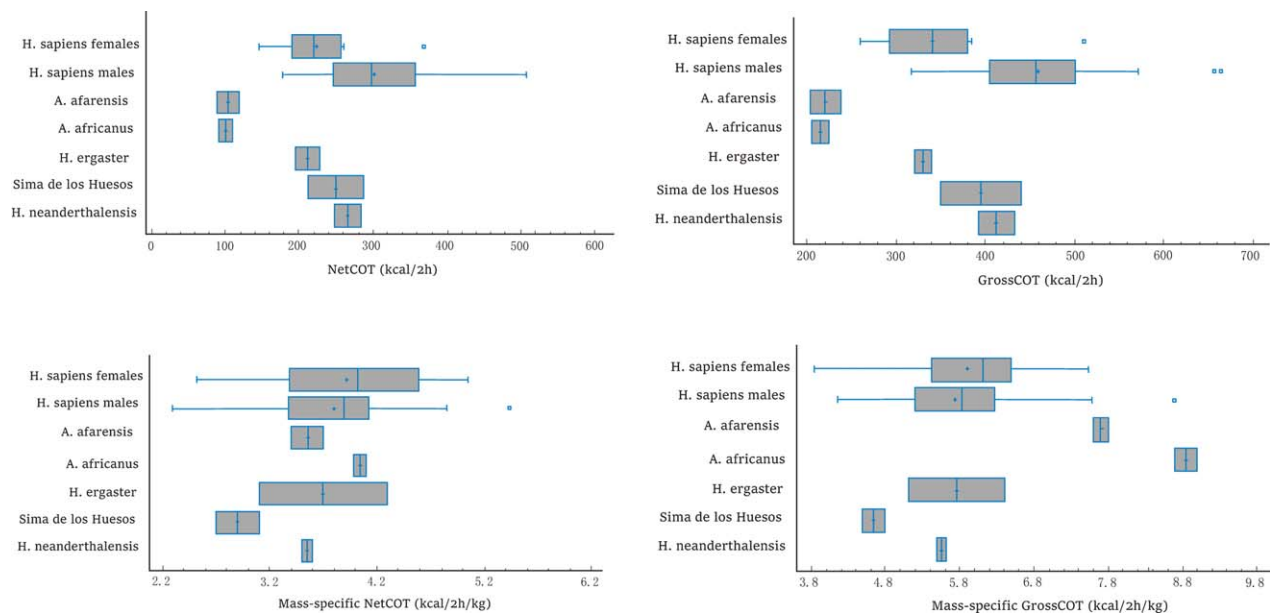
estimation of the real gross metabolic rate. In this sense, 30% of the variance of the cost of locomotion is not explained by the model.

The selected velocity of 4 km/hr is similar to the expected optimal walking speed estimated in previous studies for fossil hominins (Dingwall, Hatala, Wunderlich, & Richmond, 2013), although it is slightly below the estimated optimal walking speed of our experimental subjects (mean difference 0.831 km/hr,  $SD = 0.25$ ). However, the

TABLE 5 Summary of anthropometric variables used to estimate the cost of locomotion for different hominin species

Species	Sex	Weight kg	Method	FL		BIL cm	NetCOT kcal/2 hr	Mass-specific NetCOT kcal/2 hr/kg	GrossCOT kcal/2 hr	Mass-specific GrossCOT kcal/2 hr/kg
				cm	Method					
<i>A. afarensis</i>	F	26 <sup>a</sup> (AL 288-1)	FHD	26.3	Direct measurement on replica (AL 288-1)	26.8 <sup>b</sup>	88.9	3.4	204.2	7.8
		31.2 <sup>a</sup> (average)	FHD				118.1	3.7	239.3	7.6
<i>A. africanus</i>	F	22.8 <sup>a</sup> (Sts 14)	FHD	24.9	Photogrammetry (Lovejoy 1970) (Sts 14)	25.6 <sup>c</sup>	91.3	4	205.5	9
		25.8 <sup>a</sup> (average)	FHD				108.2	4.1	225.8	8.7
<i>H. ergaster</i>	M	52.5 <sup>d</sup> (KNM-WT 15000)	FHD	39.7	Direct measurement on replica (KNM-WT 15000)	22.5 <sup>e</sup>	228.3	4.3	340	6.4
		62.2 <sup>a</sup> (Average)	FHD				194.6	3.1	321.6	5.1
SH sample	M	90 <sup>e</sup> (Pelvis 1)	Pelvis	43.4	Photogrammetry (Carretero et al.) <sup>j</sup> (average of F-XIII; F-XII; F-X)	34 <sup>f</sup>	287.1	3.1	439.5	4.8
		76.8 <sup>e</sup> (average)	FHD				212.9	2.7	350.3	4.5
<i>H. neanderthalensis</i>	M	70.3 <sup>g</sup> (Kebara 2)	FHD	36.6	Photogrammetry ( <a href="http://www.efossils.org">http://www.efossils.org</a> ) (Spy I)	30.5 <sup>h</sup>	248.1	3.5	391.8	5.5
		76.3 <sup>e</sup> (average)	FHD				281.8	3.6	432.4	5.6
<i>H. sapiens</i>	M	80.2	Direct measurements	39.7	Direct measurements	28.6	306.28 (177.1-508.6)	3.8 (2.3-5.4)	458.8 (316.5-664.4)	5.7 (4.1-7.5)
	F	58.4	Direct measurements	38.7	Direct measurements	26.5	226.67 (145.1-369)	3.9 (2.5-5)	340.7 (260.8-510.8)	5.8 (3.8-7.5)

The term "average" in the body mass column indicates that this value is the mean body mass estimated for the species and FHD means that body was estimated with the femoral head diameter. Source. <sup>a</sup>Grabowski et al. (2015); <sup>b</sup>Schmid (1982); <sup>c</sup>Berge and Goullaras (2010); <sup>d</sup>Will and Stock (2015); <sup>e</sup>Arsuaga et al. (2015); <sup>f</sup>Simpson et al. (2008); <sup>g</sup>Arsuaga et al. (1999); <sup>h</sup>Trinkaus, Holliday, & Auerbach (2014); <sup>i</sup>Tague (1989); <sup>j</sup>Carretero et al. (2012).



**FIGURE 1** Box and whisker plots of the cost of locomotion measured in the extant human sample (*H. sapiens* males, and *H. sapiens* females) and estimated in some fossil species. NetCOT (kcal/2 hr) is the net metabolic cost of locomotion, excluding the RMR. GrossCOT (kcal/2 hr) is the cost of walking including the cost of keeping a vertical body position and maintaining the general metabolic functions during locomotion

difference between estimated optimal walking speed and the set velocity (4 km/hr) did not influence the energetic cost of walking in our experimental subjects (see Supporting Information Figures S2 and S3).

Nonetheless, the results presented here have relevant implications. It is often assumed that a greater pelvic breadth decreases locomotor efficiency (Zihlman and Bruner, 1979; Lovejoy, 1988; Rosenberg, 1992; Ruff, 1995; Biewener et al., 2004; Richmond and Jungers, 2008), and a narrow pelvis has repeatedly been considered more efficient during walking (Holliday, 2012; Bramble and Lieberman, 2004; Langdon, 2005; Rosenberg and Trevathan, 2007). Moreover, a narrow pelvis has been credited with being one of the reasons for the evolutionary success of AMH (Churchill, 2006). This assumption is based on a static model of hip abductor mechanics, where biacetabular width and femoral neck length characterize the EMA of hip abductors (Merchant, 1965; Henderson et al., 2011). However, the EMA predicts the force, effort and tension of a muscle rather than predicting the total locomotion cost (Biewener et al., 2004; Henderson et al., 2011; Warrener et al., 2015). Nevertheless, it is worth noting that results presented here do not contradict previous works that found no correlation between COT and pelvis breadth, such as Warrener et al. (2015). The apparent discrepancy is explained because here we use raw BIL while Warrener et al. (2015) focused on the cost of locomotion and the EMA of hip abductors, which depends on biacetabular breadth and femoral neck length. Furthermore, a pelvis can be broader in one way and narrower in another, particularly concerning BIL and bi-acetabular breadth (Tague, 1989; Holliday, 2012). Thus, although females are smaller-bodied than males (Table 2) they have absolutely wider bi-acetabular breadth than males (Tague, 1989), and absolutely narrower BIL than males (Table 2). Therefore, as stated above, it is important to take into account that pelvis breadth in this article refers to raw BIL. On the

other hand, it is also worth noting that when BIL is scaled by stature, there are not statistical differences between sexes, which suggest that differences in absolute BIL between sexes are proportional to height in the current sample. This study presents a bioenergetic model adjusted using empirical data that explains 70% of the variance in the metabolic cost of locomotion and confirms that a wider pelvis, at the level of the iliac crest, does not increase the cost of locomotion. Thus, the hypothesis that the relatively narrow false pelvis in AMH is a consequence of a selective pressure to increase the efficiency of locomotion is not supported by the evidence presented here.

Some studies have shown that a relatively broad pelvis increases lateral stability (Alexander, 1991; Elders, Greenwald, & Sartor, 1997), which has been shown to reduce the energetic expenditure of locomotion (Donlean et al., 2002). Moreover, it has been shown that a wider pelvis, that is, with a larger bi-acetabular breadth, increases the rotation of the pelvis in the transverse plane and this increase in rotation around the centerline of the body effectively increases step length without increasing vertical displacement of the center of gravity, which would minimize the cost of step to step transitions (Fiandra, Wagenaar, Holt, & Obusek, 2003; Kuo, Donlean, & Ruina, 2005; Nagano et al., 2005; Saunders, Inman, & Eberhart, 1953). Therefore, subjects with wider pelvises, measured as bi-trochanteric or biacetabular breadth, do take longer strides for a given velocity, and for a given stride length they flex and extend their hips less, suggesting a smoother pathway for the center of mass (Gruss, Gruss, & Schmitt, 2017). Although all those works provide some mechanisms whereby a broader pelvis can reduce the cost of locomotion, they are focused on biacetabular breadth because this is the biomechanically relevant measure in frontal plane for models of static biomechanics, as stated above. In contrast, Wall-Scheffler and Myers (2010) provide empirical data specifically showing



that a wider BIL is related to a reduction in the activity of the hip adductors group and the hamstring muscles group. Therefore, muscle cost of activation could explain why a wider BIL reduces the cost of locomotion. In addition, a number of recently published studies provide relevant results for a better understanding of the correlation found here. Some of those studies show, from multiple lines of evidence, that a medio-laterally wide biacetabular breadth reduces the number of strides needed to travel a given distance at a given speed (Wall-Scheffler and Myers, 2017). More interestingly, Whitcome, Miller, & Burns (2017) found that a wider inter anterior superior iliac spine diameter, a measure strongly related to BIL, influences stride length particularly in females. This is because females translate their hips farther per step than males of the same body mass and leg length. In contrast, males exhibit less hip translation at the same speed, despite sharing the same absolute mean pelvic breadth as females. Consequently, Whitcome et al. (2017) suggest that a model integrating limb length and pelvic breadth (measured at the iliac crest) is a better predictor of stride length than a simple limb model. This is therefore another mechanism that might explain the influence of BIL on the cost of locomotion and justify including both absolute BIL and FL in the model presented here. Nonetheless, this issue requires more research in the future.

Since broader pelvises reduce the net energetic cost of locomotion, the question is raised of whether pelvic breadth is related to mobility in the genus *Homo*. It has been shown by some authors (Ruff et al., 1993; Shaw and Stock, 2010; Trinkaus and Ruff, 2012) that a significant positive correlation exists in AMH between BIL and medio-lateral and antero-posterior robustness of the femur and tibia in the mid-shaft, once the effect of body mass has been removed. This led Shaw and Stock (2010) to hypothesize that activity patterns and mobility may constrain pelvis and lower limb proportions. Accordingly, a model of locomotion efficiency on extinct hominins should include the combined effect of these two variables.

## 4.2 | The fossil hominins

The A.L. 288-1 and Sts14 pelvises (Berge and Goularas, 2010; Berge, Orban-Segebarth, & Schmid, 1984) show, in addition to a wide biacetabular distance, wide iliac blades that have been described as hyperplatypelloid (Tague and Lovejoy, 1986). The very broad ilium of these specimens indicates an expanded area of attachment for the gluteus minimus compared with chimpanzees, and the posterior gluteal line indicates that the posterior portion of the gluteus maximus arose directly from the ilium (Haeusler, 2001; Warrener, 2011). The orientation of the ilium is slightly different between A.L. 288-1 and Sts14, with the external surface more posteriorly oriented in the latter, but whether this affected the function of hip abductors is uncertain (Berge and Goularas, 2010; Warrener, 2011). Some researchers suggest that A.L. 288-1 may have walked with a gait different to that of modern humans (Stern and Susman, 1983; Susman, Stern, & Jungers, 1984; Berge, 1994). Schmid (1982) interprets the lateral flaring of the ilium as greater attachment area for the *latissimus dorsi* muscle, which is greatly enlarged in tree climbers. Consequently, the lower limbs of australopithecines would have allowed for a greater degree of motion, which

suggests that they retained an adaptation for arboreal life and that they lacked the stabilization seen in modern humans during walking (Jungers, 1982; Kramer 1999; Kramer and Eck, 2000; Richmond, Aiello, & Wood, 2002).

In contrast, several studies support the contention that *Australopithecus* walked upright like humans do today (Latimer and Lovejoy, 1989, 1990; Lovejoy, Heiple, & Meindl, 2001; Murdock, 2006; Preuschoft and Tardieu, 1996). This interpretation is based on several features, such as the valgus position of the knee joint (Preuschoft and Tardieu, 1996), the development of transverse and longitudinal arches (Ward, Kimbel, & Johanson, 2011) and the well-developed anterior inferior iliac spine (Lovejoy, 2005; Lovejoy et al., 1973, 2009). Conversely, the small body mass and extremely short lower limb of A.L. 288-1 and Sts14 put these specimens out of the range of the data that were used in this study to develop the equation to estimate the cost of walking. Thus, some caveats are necessary when the equation is applied to *Australopithecus*, as was done in previous studies that estimated metabolic expenditure or muscle activity for australopithecines (Leonard and Robertson, 1992; Nagano et al., 2005; Steudel-Numbers, 1996).

The lower NetCOT and GrossCOT of A.L.288-1 and Sts14 in comparison with the genus *Homo* do not support the hypothesis that the bipedal locomotion of australopithecines was less efficient (energetically more expensive) than that of *H. ergaster*. Effectively, as it has been argued previously (Kramer and Eck, 2000; Steudel-Numbers, 1996, 2006; Steudel-Numbers and Tilkens, 2004), the shorter femur of the australopithecines entails an increase in locomotion costs in comparison with a longer one, but the total cost of locomotion also depends on other factors, with body size as the main contributor. Moreover, a functional interpretation of the morphology of hominins demands consideration of the proportions of lower limbs as well as the proportions of the pelvis. On this basis, *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus* are more efficient for upright walking than previously proposed (Nagano et al., 2005; Steudel-Numbers, 2006).

Ecological models for the evolution of our genus indicate that changes in foraging behavior result in a new set of selection pressures on postcranial changes and locomotor performance, particularly on lower limb length (Pontzer, 2012b). Analysis of energy budgets across mammals suggests that the larger body mass and increased diet quality in early *Homo* may reflect an increase in the hominin energy budget. Expanding the energy budget would enable a greater investment in reproduction without decreasing the amount of energy available for larger brains or increased activity. Conversely, food sharing and increased adiposity may have been integral to this metabolic strategy (Pontzer et al., 2016). However, a reduced cost of locomotion has not been a mechanism that backs these changes. Another consequence of the increased body size of the genus *Homo* was an increased cost of locomotion (both as NetCOT and GrossCOT). This increased cost might have promoted the appearance of a new selection pressure that favored compensatory adaptations to reduce the cost of traveling long distances.

In light of the environmental changes that occurred in the Early Pleistocene in East Africa, it has been suggested that the daily

movement distance of *H. ergaster* was similar to that of modern hunter-gatherers (Aiello and Wells, 2002; Leonard and Robertson, 1997; Steudel-Numbers, 2006). It has been proposed that longer lower limbs nearly compensated for the substantial increase in the daily movement distance of *H. ergaster*, mitigating the consequences of larger body mass (Steudel-Numbers, 2003, 2006, but see Halsey and White, 2012). However, the results presented here show that the energetic savings caused by the longer legs of *H. ergaster* only partially compensated for its greater body mass. The two best preserved pelvises of *H. ergaster* are KNM-WT 15000 and Gona BSN49/P2. The iliac tubercle and iliac pillar of these pelvises are very robust, while the lateral surface of the ilium shows a deep fossa for the attachment of the *gluteus medius* and *minimus* (Brown, Harris, Leakey, & Walker, 1985; Simpson et al., 2008). Predicted adult BIL for KNM-WT 15000 (Ruff, 2010) resulted in a debate on how further growth would have been expected to proceed for the specimen (Arsuaga et al., 1997, 2015; Graves, Lupo, McCarthy, Wescott, & Cunningham, 2010; Ruff and Burgess, 2015). Estimates of cost of locomotion are based on a sample of adult subjects; therefore our estimate for KNM-WT 15000 should be treated with caution. Consequently, the locomotion cost was estimated for *H. ergaster* according to the measurements taken on KNM-WT 15000 but also according to the body mass and BIL estimated for an adult *H. ergaster* by Grabowski, Hatala, Jungers, & Richmond (2015). Interestingly the BIL of Gona BSN49/P2 is greater than that of KNM-WT 15000 and quite similar to the BIL predicted for an adult *H. ergaster* male. Furthermore, the body mass estimated for Gona BSN49/P2 is significantly lower in comparison with the male body mass (Grabowski et al., 2015; Simpson et al., 2008). On this basis, the NetCOT of walking for BSN49/P2 would be significantly lower than that for a *H. ergaster* male. However, the lack of a complete femur associated with Gona BSN49/P2 does not allow a reliable comparison. These size differences calls to bear in mind that sexual size dimorphism in extinct hominins was greater than in AMH (Plavcan, 2012), which could imply larger differences in the cost of locomotion between sexes in those species. Although body mass dimorphism in australopithecines and *H. ergaster* was higher than in *H. sapiens* (Plavcan, 2012; Plavcan and Van Schaik 1997; Simpson et al. 2008), unfortunately, the scarce fossil record of hominin pelvises does not allow comparisons of BIL between males and females in those hominin species.

The maximum breadth of the false pelvis in SH Pelvis 1 exceeds that of any previously known hominin specimen (Arsuaga et al., 1997, 1999). Although Pelvis 1 is the most complete pelvis recovered from Sima de los Huesos (SH), its wideness is a feature common to the whole sample (Arsuaga et al., 1997, 2015). Due to these broad pelvises and long femurs, the costs of locomotion for the SH sample are within the range of variation of modern humans (Figure 1). There has been a long-standing debate on the extent of Neandertal mobility (Richards et al., 2008 but see Nowell and Horstwood, 2009). Some researchers have argued for reduced Neandertal mobility on the basis of their relatively short lower limbs (Caspari, 1992; Steudel-Numbers and Tilkens, 2004; Wolpoff, 1978 but see Higgins and Ruff, 2011). However, this idea has received only partial support in the literature, where many

authors propose that Neandertal limb proportions mainly reflect a climatic adaptation (Holliday and Falsetti, 1995; Weaver, 2003). In light of the results presented here, the negative effect of the Neandertal shorter lower limbs on the cost of locomotion may be compensated by a broader pelvis. Therefore, Neandertal locomotion may not be considered less efficient than that of AMH (Figure 1).

A broader BIL is a common feature of Pleistocene *Homo* species (Table 5). This feature has been interpreted according to ecogeographic rules since broader pelvises minimize the surface-to-volume ratio of the body cylinder (Arsuaga et al., 1997; Roseman and Auerbach, 2015; Rosenberg, Lu, & Ruff, 1999; Rosenberg, Zuné, & Ruff, 2006; Ruff, 1991; Tilkens, Wall-Scheffler, Weaver, & Steudel-Numbers, 2007). However, the interpretation of wider bodies as an adaptation to cold climates is not always consistent with the fossil record. Therefore, the wide bauplan of Pleistocene hominins has been proposed as a plesiomorphic character in *Homo* without a latitudinal cline, which was inherited from their early hominin ancestors (Arsuaga et al., 1999, 2015; Holliday, 2012; Simpsons et al., 2008). On this basis, a different selection pressure or behavioral change might be related to the narrow pelvis of modern humans.

In summary, the wide BIL of extinct *Homo* species was not disadvantageous for locomotion, while the narrow pelvis of AMH might be related to a behavioral change concerning mobility, as suggested by some authors, which entails an increase in the postcranial gracility (Ryan and Shaw, 2015; Stock, 2006; Stock and Pfeiffer, 2004) and, as a secondary effect, a narrower pelvis. At the light of the results presented here, the energetic savings during locomotion due to a larger BIL might be comparable to the savings due to a longer femur. Leg length has been the focus of numerous ecomorphological studies (Hora and Sladek, 2014; Kramer and Sylvester, 2011; Pontzer, 2007), but future approaches should also consider the effect of BIL on the cost of locomotion.

## 5 | CONCLUSIONS

It has been shown that a wider pelvis does not increase the cost of locomotion, and thus other factors of selection pressure may be related to the narrow modern human pelvis. A broader BIL reduces the energetic cost of walking. The results presented here suggest that the appearance of the genus *Homo* did not result in an improved energetic efficiency of walking and that locomotion of Middle Pleistocene hominins and Neandertals was not less efficient than in modern *H. sapiens*. On this basis, the hypothesis that locomotor efficiency was a selective pressure for narrower pelvises in *H. sapiens* is not supported by the evidence presented here.

## ACKNOWLEDGMENTS

We are deeply grateful to all the men and women who participated in this study. We thank the two anonymous reviewers and the associated editor who significantly enhanced the original manuscript with their constructive comments. The experimental design (Ref. CEIC 1480) was developed at the CENIEH facility Bioenergy

Laboratory (Burgos, Spain). Data were obtained from the EVO-BREATH DataBase hosted at CENIEH and managed by A. Mateos and J. Rodríguez.

## ORCID

M. Vidal-Cordasco  <http://orcid.org/0000-0002-0595-0633>

## REFERENCES

- Aiello, L. C., & Wells, J. C. (2002). Energetics and the evolution of the genus *Homo*. *Annual Review of Anthropology*, 31, 323–338.
- Alexander, R. M. (1991). Energy-saving mechanisms in walking and running. *Journal of Experimental Biology*, 160, 55–69.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23, 347–361.
- Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gracia, A., Martínez, I., Bermúdez de Castro, J. M., & Carbonell, E. (1997). Size variation in Middle Pleistocene humans. *Science*, 277, 1086–1088.
- Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., ... Carbonell, E. (2015). Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 11524–11529.
- Arsuaga, J. L., Lorenzo, C., Carretero, J. M., Gracia, A., Martínez, I., García, N., ... Carbonell, E. (1999). A complete human pelvis from the Middle Pleistocene of Spain. *Nature*, 399, 255–258.
- Belsley, D. A. (1991). Conditioning diagnostics: Collinearity and weak data in regression. New York, NY, John Wiley & Sons.
- Berge, C. (1994). How did the australopithecines walk? A biomechanical study of the hip and thigh of *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 26, 259–273.
- Berge, C., & Goullaras, D. (2010). A new reconstruction of Sts 14 pelvis (*Australopithecus africanus*) from computed tomography and three-dimensional modeling techniques. *Journal of Human Evolution*, 58, 262–272.
- Berge, C., Orban-Segebarth, R., & Schmid, P. (1984). Obstetrical interpretation of the australopithecine pelvic cavity. *Journal of Human Evolution*, 13, 573–587.
- Bhambhani, Y., & Singh, M. (1985). Metabolic and cinematographic analysis of walking and running in men and women. *Medicine Science and Sports Exercise*, 17, 131–137.
- Biewener, A. A., Farley, C. T., Roberts, T. J., & Temaner, M. (2004). Muscle mechanical advantage of human walking and running: implications for energy cost. *Journal of Applied Physiology*, 97, 2266–2274.
- Bramble, D. M., & Lieberman, D. E. (2004). Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature*, 432, 345–352.
- Brown, F., Harris, J., Leakey, R., & Walker, A. (1985). Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 316, 788–792.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Carretero, J. M., Rodríguez, L., García-González, R., Arsuaga, J. L., Gómez-Olivencia, A., Lorenzo, C., ... Quam, R. (2012). Stature estimation from complete long bones in the Middle Pleistocene humans from the Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca (Spain). *Journal of Human Evolution*, 62, 242–255.
- Caspari, R. (1992). Skeletal reflections of increased mobility in the Central European Upper Paleolithic. *American Journal of Physical Anthropology*, 14, 58–69.
- Chapman, C. A. (1990). Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica*, 55, 1–9.
- Chapman, C. A., & Pavelka, S. M. (2005). Group size in folivorous primates: ecological constraints and the possible influence of social factors. *Primates*, 46, 1–9.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., & Wrangham, R. W. (1995). Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 59–70.
- Churchill, S. E. (2006). In K. Harvati & T. Harrison (Eds.), *Bioenergetic perspectives on neanderthal thermoregulatory and activity budgets. Neanderthals revisited: New approaches and perspectives*, (pp. 113–134). Berlin: Springer.
- DeSilva, J. M., Holt, K. G., Churchill, S. E., Carlson, K. J., Walker, C. S., Zipfel, B., & Berger, L. R. (2013). The lower limb and mechanics of walking in *Australopithecus sediba*. *Science*, 340, 1232999.
- Dingwall, H. L., Hatala, K. G., Wunderlich, R. E., & Richmond, B. G. (2013). Hominin stature, body mass, and walking speed estimates based on 1.5 million-year-old fossil footprints at Iletet, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 64, 556–568.
- Donelan, J. M., Kram, R., & Kuo, A. D. (2002). Mechanical work for step-to-step transitions is a major determinant of the metabolic cost of human walking. *Journal of Experimental Biology*, 205, 3717–3727.
- Dunsworth, H. M., Warrener, A. G., Deacon, T., Ellison, P. T., & Pontzer, H. (2012). Metabolic hypothesis for human altriciality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 15212–15216.
- Elders, L. R., Greenwald, H. L., & Sartor, C. A. (1997). *A Preliminary Study of Trunk Kinematics during Walking in Normal Subjects*. Doctoral dissertation, Grand Valley State University, Allendale.
- Epstein, Y., Rosenblum, J., Burstein, R., & Sawka, M. (1988). External load can alter the energy cost of prolonged exercise. *American Journal of Applied Physiology*, 57, 243–247.
- Fiandra, M., Wagenaar, R. C., Holt, K. G., & Obusek, J. P. (2003). How do load carriage and walking speed influence trunk coordination and stride parameters?. *Journal of Biomechanics*, 36, 87–95.
- Food and Agriculture Organization/World Health Organization/United Nations University. (2004). Energy and Protein Requirements. Report of a Joint FAO/WHO/UNU Expert Consultation. Technical Report Series no. 724. Geneva: WHO.
- Freckleton, R. P. (2002). On the misuse of residuals in ecology: regression of residuals vs multiple regression. *Journal of Animal Ecology*, 71, 542–545.
- Grabowski, M., Hatala, K. G., Jungers, W. L., & Richmond, B. G. (2015). Body mass estimates of hominin fossils and the evolution of human body size. *Journal of Human Evolution*, 85, 75–93.
- Graves, R. R., Lupo, A. C., McCarthy, R. C., Wescott, D. J., & Cunningham, D. L. (2010). Just how strapping was KNM-WT 15000? *Journal of Human Evolution*, 59, 542–554.
- Grove, M. (2009). Hunter-gatherer movement patterns: causes and constraints. *Journal of Anthropological Archaeology*, 28, 222–233.
- Gruss, L. T., Gruss, R., & Schmitt, D. (2017). Pelvic breadth and locomotor kinematics in human evolution. *The Anatomical Record*, 300, 739–751.
- Hamilton, M. J., Lobo, J., Rupley, E., Youn, H., & Wast, G. B. (2014). *The ecology and Energetics of Hunter-Gatherer Residential Mobility*. Santa Fe Insitute, Nuevo México.
- Hall, C., Figueroa, A., Femhall, B., & Kanaley, J. (2004). Energy expenditure of walking and running: Comparison with prediction equations. *Medicine Science and Sports Exercise*, 36, 128–134.

- Halsey, L. G., & White, C. R. (2012). Comparative energetics of mammalian locomotion: Humans are not different. *Journal of Human Evolution*, 63, 718–722.
- Hausler, M., & Berger, L. (2001). Stw 441/465: a new fragmentary ilium of a small-bodied *Australopithecus africanus* from Sterkfontein, South Africa. *Journal of Human Evolution*, 40, 411–417.
- Henderson, E. R., Marulanda, G. A., Cheong, D., Temple, H. T., & Letson, G. D. (2011). Hip abductor arm. A mathematical analysis for proximal femoral replacement. *Journal of Orthopaedic Surgery and Research*, 6, 1–10.
- Higgins, R. W., & Ruff, C. B. (2011). The effects of distal limb segment shortening on locomotor efficiency in sloped terrain: implications for Neandertal locomotor behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 146, 336–345.
- Holliday, T. W. (2012). Body size, body shape, and the circumscription of the genus *Homo*. *Current Anthropology*, 53, 330–345.
- Holliday, T. W., & Falsetti, A. B. (1995). Lower limb length in European early modern humans in relationship to mobility and climate. *Journal of Human Evolution*, 29, 141–153.
- Hora, M., & Sladek, V. (2014). Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans. *Journal of Human Evolution*, 67, 19–32.
- Jungers, W. L. (1982). Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature*, 297, 676–678.
- Kibii, J. M., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Reed, N. D., de Ruiter, D. J., & Berger, L. R. (2011). A partial pelvis of *Australopithecus sediba*. *Science*, 333, 1407–1411.
- Kleiber, M. (1947). Body size and metabolic rate. *Physiological Review*, 27, 511–541.
- Kram, R., & Taylor, C. R. (1990). Energetics of running: a new perspective. *Nature*, 346, 265–267.
- Kramer, P. A. (1999). Modelling the locomotor energetics of extinct hominids. *Journal of Experimental Biology*, 202, 2807–2018.
- Kramer, P. A., & Eck, G. G. (2000). Locomotor energetics and leg length in hominid bipedality. *Journal of Human Evolution*, 38, 651–666.
- Kramer, P. A., & Sylvester, A. D. (2011). The energetic cost of walking: a comparison of predictive methods. *PLoS One*, 6, e21290.
- Kuo, A. D., Donlean, J. M., & Ruina, A. (2005). Energetic consequences of walking like an inverted pendulum: step-to-step transitions. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 32, 88–97.
- Kurki, H. K., & Decrausaz, S. L. (2016). Shape variation in the human pelvis and limb skeleton: Implications for the obstetric adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 159, 630–638.
- Langdon, J. H. (2005). *The human strategy: An evolutionary perspective on human anatomy*. Oxford: Oxford University Press.
- Lapunzina, P., & Aiello, H. (2002). *Manual de antropometría normal y patológica: Fetal, neonatal, niños y adultos*. España, Elsevier.
- Latimer, B., & Lovejoy, C. O. (1989). The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 369–386.
- Latimer, B., & Lovejoy, C. O. (1990). Metatarsophalangeal joints of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 83, 13–23.
- Leonard, W. R., & Robertson, M. L. (1992). Nutritional requirements and human evolution: a bioenergetics model. *American Journal of Human Biology*, 4, 179–195.
- Leonard, W. R., & Robertson, M. L. (1997). Comparative primate energetics and hominid evolution. *American Journal of Physiological Anthropology*, 102, 265–281.
- Lovejoy, C. O. (1988). Evolution of human walking. *Scientific American*, 259, 82–89.
- Lovejoy, C. O. (2005). The natural history of human gait and posture: Part 1. Spine and pelvis. *Gait Posture*, 21, 95–112.
- Lovejoy, C. O., Heiple, K. G., & Burstein, A. H. (1973). The gait of *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 38, 757–779.
- Lovejoy, C. O., Heiple, K. G., & Meindl, R. S. (2001). Palaeoanthropology: Did our ancestors knuckle-walk?. *Nature*, 410, 325–326.
- Lovejoy, C. O., Suwa, L., Spurlock, B., Asfaw, & White, T. D. (2009). The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: the emergence of upright walking. *Science*, 326, 71.
- Mateos, A., Prado-Nóvoa, O., Vidal-Cordasco, M., Zorrilla-Revilla, G., & Rodríguez, J. (2016). EVOBREATH. A new database for Evolutionary Bioenergetics Research on Paleoanthropology. Symposium conducted at the 6 Annual Meeting of the European Society for the study of Human Evolution, Alcalá de Henares, Madrid, Spain.
- Merchant, A. C. (1965). Hip abductor muscle force; an experimental study of the influence of hip position with particular reference to rotation. *The Journal of Bone & Joint Surgery*, 47, 462–476.
- Murdock, M. (2006). These apes were made for walking: the pelvis of *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus*. *Journal of Creation*, 20, 104–112.
- Nagano, A., Umberger, B., Marzke, M. W., & Gerritsen, K. G. (2005). Neuromusculoskeletal computer modeling and simulation of upright, straightlegged, bipedal locomotion of *Australopithecus afarensis* (A.L. 288-1). *American Journal of Physical Anthropology*, 126, 2–13.
- National Institutes of Health (NIH) (1996). Bioelectrical impedance analysis in body composition measurement: national institutes of health technology assessment conference statement. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 64, 524–532.
- Nowell, G. M., & Horstwood, M. S. A. (2009). Comments on Richards et al., *Journal of Archaeological Science* 35, 2008 "Strontium isotope evidence of Neanderthal mobility at the site of Lakonis, Greece using laser-ablation PIMMS". *Journal of Archaeological Science*, 36, 1334–1341.
- O'Brien, R. M. (2007). A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality & Quantity*, 41, 673–690.
- Owen, O. E., Holup, J. L., D'alessio, D. A., Craig, E. S., Polansky, M., Smalley, K. J., ... Boden, G. H. (1987). A reappraisal of the caloric requirements of men. *American Journal of Clinical Nutrition*, 46, 875–885.
- Plavcan, J. M., & Van Schaik, C. P. (1997). Interpreting hominid behavior on the basis of sexual dimorphism. *Journal of Human Evolution*, 32, 345–374.
- Plavcan, J. M. (2012). Body size, size variation, and sexual size dimorphism in early *Homo*. *Current Anthropology*, 56, 409–423.
- Pontzer, H., Raichlen, D. A., & Sockol, M. D. (2009). The metabolic cost of walking in humans, chimpanzees, and early hominins. *Journal of Human Evolution*, 56, 43–54.
- Pontzer, H., Raichlen, D. A., Wood, B. M., Racette, S. B., Mabulla, A. Z. P., & Marlowe, F. W. (2012). Hunter-gatherer energetics and modern human obesity. *PLoS One*, 7, 40503.
- Pontzer, H. (2005). A new model predicting locomotor cost from limb length via force production. *Journal of Experimental Biology*, 208, 1513–1524.
- Pontzer, H. (2007). Predicting the energy cost of terrestrial locomotion: a test of the LiMb model in humans and quadrupeds. *Journal of Experimental Biology*, 210, 484–494.

- Pontzer, H. (2012a). Relating ranging ecology, limb length, and locomotor economy in terrestrial animals. *Journal of Theoretical Biology*, 296, 6–12.
- Pontzer, H. (2012b). Ecological energetics in early Homo. *Current Anthropology*, 53, 346–358.
- Pontzer, H. (2016). A unified theory for the energy cost of legged locomotion. *Biology Letters*, 12, 20150935.
- Pontzer, H., Brown, M. H., Raichlen, D. A., Dunsworth, H., Hare, B., Walker, K. . . . Ross, (2016). Metabolic acceleration and the evolution of human brain size and life history. *Nature*, 533, 390–392.
- Pontzer, H., & Kamilar, J. M. (2009). Great ranging associated with greater reproductive investment in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 192–196.
- Preuschoft, H., & Tardieu, C. (1996). Biomechanical reasons for the divergent morphology of the knee joint and the distal epiphyseal suture in hominoids. *Folia Primatologica*, 66, 82–92.
- Raichlen, D. A., Gordon, A. D., & Sechrest, W. (2011). Bioenergetic constraints on primate abundance. *International Journal of Primatology*, 32, 118–133.
- Richards, M., Harvati, K., Grimes, V., Smith, C., Smith, T., Hublin, J. J., . . . Panagopoulou, E. (2008). Strontium isotope evidence of Neanderthal mobility at the site of Lakonis, Greece using laser-ablation PIMMS. *Journal of Archaeological Science*, 35, 1251–1256.
- Richmond, B. G., & Jungers, W. L. (2008). Orrorin tugenensis femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. *Science*, 319, 1662–1665.
- Richmond, B. G., Aiello, L. C., & Wood, B. A. (2002). Early hominin limb proportions. *Journal of Human Evolution*, 43, 529–548.
- Roseman, C. C., & Auerbach, B. M. (2015). Ecogeography, genetics, and the evolution of human body form. *Journal of Human Evolution*, 78, 80–90.
- Rosenberg, K. R. (1992). The evolution of modern human childbirth. *American Journal of Physical Anthropology*, 35, 89–124.
- Rosenberg, K. R., Lu, Z., & Ruff, C. B. (1999). Body size, body proportions and encephalization in the Jinniushan specimen. *American Journal of Physical Anthropology*, 60, 235–235.
- Rosenberg, K. R., & Trevathan, W. R. (2007). An anthropological perspective on the evolutionary context of preeclampsia in humans. *Journal of Reproductive Immunology*, 76, 91–97.
- Rosenberg, K. R., Zuné, L., & Ruff, C. B. (2006). Body size, body proportions, and encephalization in a Middle Pleistocene archaic human from northern China. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 10, 3552–3556.
- Ruff, C. (1995). Biomechanics of the Hip and Birth in Early Homo. *American Journal of Physical Anthropology*, 98, 527–574.
- Ruff, C. B. (1991). Climate and body shape in hominid evolution. *Journal of Human Evolution*, 21, 81–105.
- Ruff, C. B. (1998). Evolution of the hominid hip. In *Primate locomotion: Recent advances*. New York: Plenum Press.
- Ruff, C. B. (2010). Body size and body shape in early hominins - implications of the Gona pelvis. *Journal of Human Evolution*, 58, 166–178.
- Ruff, C. B., Trinkaus, E., Walker, A., & Larsen, C. S. (1993). Postcranial robusticity in Homo. I: Temporal trends and mechanical interpretation. *American Journal of Physical Anthropology*, 91, 21–53.
- Ruff, C. B., & Burgess, M. L. (2015). How much more would KNM-WT 15000 have grown?. *Journal of Human Evolution*, 30, 74–82.
- Ruff, C. B., & Higgins, R. (2013). Femoral neck structure and function in early hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, 150, 512–525.
- Ryan, T. M., & Shaw, C. N. (2015). Gracility of the modern Homo sapiens skeleton is the result of decreased biomechanical loading. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 372–377.
- Saunders, J. B., Inman, V. T., & Eberhart, H. D. (1953). The major determinants in normal and pathological gait. *Journal of Bone Joint Surgery*, 35, 543–558.
- Schmid, P. (1982). A reconstruction of the skeleton of AL 288-1 (Hadar) and its consequences. *Folia Primatologica*, 40, 283–306.
- Shackelford, L. L. (2007). Regional variation in the postcranial robusticity of late Upper Paleolithic humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 133, 655–668.
- Shaw, C., & Ryan, T. (2012). Does skeletal anatomy reflect adaptation to locomotor patterns? Cortical and trabecular architecture in human and non human anthropoids. *American Journal of Physical Anthropology*, 147, 187–200.
- Shaw, C. N., & Sotck, J. T. (2010). The influence of body proportions on femoral and tibial midshaft shape in hunter-gatherers. *American Journal of Physical Anthropology*, 144, 22–29.
- Shaw, C. N., & Stock, J. T. (2013). Extreme mobility in the Late Pleistocene? Comparing limb biomechanics among fossil Homo, varsity athletes and Holocene foragers. *Journal of Human Evolution*, 64, 242–249.
- Simpson, S. W., Quade, J., Levin, N. E., Butler, R., Dupont-Nivet, G., Everett, M., & Semaw, S. (2008). A female Homo erectus pelvis from Gona, Ethiopia. *Science*, 322, 1089–1092.
- Stern, J. T., & Susman, R. L. (1983). The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis. *American Journal of Physical Anthropology*, 60, 279–317.
- Studel-Numbers, K. L. (1996). Limb morphology, bipedal gait, and the energetics of hominid locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 99, 345–355.
- Studel-Numbers, K. (2003). The energetic cost of locomotion: Human and primates compared to generalized endotherms. *Journal of Human Evolution*, 44, 255–262.
- Studel-Numbers, K. (2006). Energetics in Homo erectus and other early hominins: the consequences of increased lower limb length. *Journal of Human Evolution*, 51, 445–453.
- Studel-Numbers, K. L., Weaver, T. D., & Wall-Scheffler, C. M. (2007). The evolution of human running: Effects of changes in lower-limb length on locomotor economy. *Journal of Human Evolution*, 53, 191–196.
- Studel-Numbers, K. L., & Tilkins, M. J. (2004). The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins. *Journal of Human Evolution*, 47, 95–109.
- Stock, J. (2006). Hunter-gatherer postcranial robusticity relative to patterns of mobility, climatic adaptation, and selection for tissue economy. *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 194–204.
- Stock, J. T., & Pfeiffer, S. (2004). Long bone robusticity and subsistence behavior among Later Stone Age foragers of the forest and fynbos biomes of South Africa. *Journal of Archeological Science*, 31, 999–1013.
- Susman, R. L., Stern, J. T., & Jungers, W. L. (1984). Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatologica*, 43, 113–156.
- Tague, R. G. (1989). Variation in pelvic size between males and females. *American Journal of Physical Anthropology*, 80, 59–71.
- Tague, R. G., & Lovejoy, C. O. (1986). The obstetric pelvis of AL 288-1 (Lucy). *Journal of Human Evolution*, 15, 237–255.

- Tilkens, M. J., Wall-Scheffler, C., Weaver, T. D., & Steudel-Numbers, K. (2007). The effects of body proportions on thermoregulation: An experimental assessment of Allen's rule. *Journal of Human Evolution*, 53, 286–291.
- Trinkaus, E., & Ruff, C. B. (1989). Diaphyseal cross-sectional morphology and biomechanics of the Fond-de-Forêt 1 femur and the Spy 2 femur and tibia. *Bulletin de la Société Royale Belge d'Anthropologie et de Préhistoire*, 100, 33–42.
- Trinkaus, E., & Ruff, C. B. (1999). Diaphyseal cross-sectional geometry of Near Eastern Middle Palaeolithic humans: the femur. *Journal of Archaeological Science*, 26, 409–424.
- Trinkaus, E., & Ruff, C. B. (2012). Femoral and tibial diaphyseal cross-sectional geometry in Pleistocene Homo. *PaleoAnthropology*, 2012, 13–62.
- Trinkaus, E., Holliday, T. W., & Auerbach, B. M. (2014). Neandertal clavicle length. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 4438–4442.
- Vidal-Cordasco, M., Mateos, A., Prado-Novoa, O., & Rodríguez, J. (2017). Shorter arms count: The energetic costs of raw material catchment in a new experimental approach at Sierra de Atapuerca. *Quaternary International*, 433, 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.012>.
- Wall-Scheffler, C. M., Chumanov, E., Steudel, -Numbers, K., & Heiderscheid, B. (2010). Electromyography activity across gait and incline: The impact of muscular activity on human morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 143, 601–611.
- Wall-Scheffler, C. M. (2012). Size and shape: morphology's impact on human speed and mobility. *Journal of Anthropology*, 155, 1–10.
- Wall, -Scheffler, C. M., & Myers, M. J. (2017). The biomechanical and energetic advantages of a mediolaterally wide pelvis in women. *The Anatomical Record*, 300, 764–775.
- Ward, C. V., Kimbel, W. H., & Johanson, D. C. (2011). Complete fourth metatarsal and arches in the foot of Australopithecus afarensis. *Science*, 331, 750–753.
- Warrener, A. G. (2011). *Pelvic shape, hip abductor mechanics and locomotor energetics in extinct hominins and modern humans*. Doctoral dissertation, Washington University in St. Louis.
- Warrener, A. G., Lewton, K. L., Pontzer, H., & Lieberman, D. E. (2015). A wider pelvis does not increase locomotor cost in humans, with implications for the evolution of childbirth. *PLoS One*, 10, 1–14.
- Washburn, S. L. (1960). Tools and human evolution. *Scientific American*, 203, 62–75.
- Weaver, T. D. (2003). The shape of the Neandertal femur is primarily the consequence of a hyperpolar body form. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 6926–6929.
- Weir, J. D. (1949). New methods for calculating metabolic rate with special reference to protein metabolism. *The Journal of Physiology*, 109, 1.
- Wells, J. C., DeSilva, J. M., & Stock, J. T. (2012). The obstetric dilemma: an ancient game of Russian roulette, or a variable dilemma sensitive to ecology?. *American Journal of Physical Anthropology*, 149, 40–71.
- Whitcome, K. K., Miller, E. E., & Burns, J. L. (2017). Pelvic rotation effect on human stride length: Releasing the constraint of obstetric selection. *The Anatomical Record*, 300, 752–763.
- White, C. R., & Seymour, R. S. (2003). Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 4046–4049.
- Will, M., & Stock, J. T. (2015). Spatial and temporal variation of body size among early Homo. *Journal of Human Evolution*, 82, 15–33.
- Winter, D. A., Prince, F. R., Frank, J. S., Powell, C. O., & Zabjek, K. F. (1996). Unified theory regarding A/P and M/L balance in quiet stance. *Journal of Neurophysiology*, 75, 2334–2343.
- Wolpoff, M. H. (1978). Some implications of relative biomechanical neck length in hominid femora. *American Journal of Physical Anthropology*, 48, 143–147.
- Zihlman, A. L., & Bruner, L. (1979). Hominid bipedalism: then and now. *Physical Anthropology*, 22, 132–162.

## SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

**How to cite this article:** Vidal-Cordasco M, Mateos A, Zorrilla-Revilla G, Prado-Nóvoa O, Rodríguez J. Energetic cost of walking in fossil hominins. *Am J Phys Anthropol*. 2017;00:1–14. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23301>

## ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES PUBLICACIONES INCLUIDAS EN TESIS DOCTORALES

Yo, doña **Ana Mateos Cachorro**, con DNI nº **07876677M**, como coautora de la publicación:

1) Vidal-Cordasco, M., Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Prado-Nóvoa, O., Rodríguez, J. 2017. Energetic cost of walking in fossil hominins. *American Journal of Physical Anthropology*. 164 (3), 609-622.

Doy mi consentimiento para que ésta forme parte de la Tesis Doctoral presentada en la Universidad de Burgos por D. Marco A. Vidal Cordasco, titulada “*El coste de la supervivencia en las poblaciones humanas del Pleistoceno*”.

Y, renuncio a la presentación de la publicación como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Fecha: 17 de Junio de 2020

Firma:



Fdo.: Ana Mateos Cachorro





## ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES PUBLICACIONES INCLUIDAS EN TESIS DOCTORALES

Yo, don **Jesús Rodríguez Méndez**, con DNI nº **33507781R**, como coautor de la publicación:

1) Vidal-Cordasco, M., Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Prado-Nóvoa, O., Rodríguez, J. 2017. Energetic cost of walking in fossil hominins. *American Journal of Physical Anthropology*. 164 (3), 609-622.

Doy mi consentimiento para que ésta forme parte de la Tesis Doctoral presentada en la Universidad de Burgos por D. Marco A. Vidal Cordasco, titulada “*El coste de la supervivencia en las poblaciones humanas del Pleistoceno*”.

Y, renuncio a la presentación de la publicación como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Fecha: 17 de Junio de 2020

Firma:



Fdo.: Jesús Rodríguez Méndez



**ACEPTACION DE LOS COAUTORES  
PUBLICACIONES INCLUIDAS EN TESIS DOCTORALES**

Yo, doña Olalla Prado Nóvoa, con DNI nº 44468774E como coautora de la publicación:

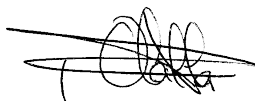
1) Vidal-Cordasco, M., Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Prado-Nóvoa, O., Rodríguez, J. 2017. Energetic cost of walking in fossil hominins. *American Journal of Physical Anthropology*. 164 (3), 609-622.

Doy mi consentimiento para que ésta forme parte de la Tesis Doctoral presentada en la Universidad de Burgos por D. Marco A. Vidal Cordasco, titulada “*El coste de la supervivencia en las poblaciones humanas del Pleistoceno*”.

Y, renuncio a la presentación de la publicación como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Fecha: 10 de junio de 2020

Firma:



Fdo.:



## ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES PUBLICACIONES INCLUIDAS EN TESIS DOCTORALES

Yo, don/doña Guillermo Zorrilla Revilla, con DNI nº 71287962-Z, como coautor/coautora de la publicación:

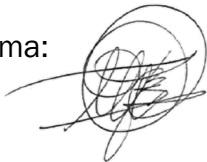
1) Vidal-Cordasco, M., Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Prado-Nóvoa, O., Rodríguez, J. 2017. Energetic cost of walking in fossil hominins. *American Journal of Physical Anthropology*. 164 (3), 609-622.

Doy mi consentimiento para que ésta forme parte de la Tesis Doctoral presentada en la Universidad de Burgos por D. Marco A. Vidal Cordasco, titulada "*El coste de la supervivencia en las poblaciones humanas del Pleistoceno*".

Y, renuncio a la presentación de la publicación como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Fecha: 10 de junio de 2020

Firma:



Fdo.:

