DEMANDAS ENERGÉTICAS DE ACTIVIDADES DE SUBSISTENCIA EN INDIVIDUOS SUBADULTOS. CONTRIBUCIONES A LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO HUMANO

TESIS DOCTORAL: GUILLERMO ZORRILLA REVILLA

UNIVERSIDAD DE BURGOS
2021

UNIVERSIDAD DE BURGOS

ESCUELA DE DOCTORADO

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

DEMANDAS ENERGÉTICAS DE ACTIVIDADES DE SUBSISTENCIA EN INDIVIDUOS SUBADULTOS. CONTRIBUCIONES A LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO HUMANO.

TESIS DOCTORAL POR

GUILLERMO ZORRILLA REVILLA

Burgos, 2021

Dirigida por:

Dra. Ana Mateos Cachorro
Dr. Jesús Rodríguez Méndez

ESCUELA DE DOCTORADO
Edificio de Administración y Servicios
C/Don Juan de Austria, 1, 1º planta
09001 Burgos (España)

Dña. ANA MATEOS CACHORRO, con D.N.I. 07876677M, 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 "*Demandas energéticas de actividades de subsistencia en individuos subadultos. Contribuciones a la Ecología del Comportamiento humano*", que presenta D. Guillermo Zorrilla Revilla 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, 11 de noviembre de 2021

Director de la tesis doctoral	Directora de la tesis doctoral
Dr. Jesús Rodríguez Méndez Científico CENIEH Grupo Paleoecología de Mamíferos Gestor de Colecciones	Dra. Ana Mateos Cachorro Científica CENIEH Grupo Paleofisiología y Ecología humana

Las ilustraciones utilizadas en la portada y el inicio de cada capítulo de esta tesis doctoral, han sido elaboradas por encargo por el ilustrado Diego Rodríguez Robredo mediante dibujo digital.

"Para ascender hay que dejar algo atrás"

Interstellar, Cristopher Nolan (2014)

Esta investigación ha sido financiada por la Junta de Castilla y León y el Fondo Social Europeo bajo la ORDEN EDU/602/2016. Parte del trabajo aquí incluido ha sido financiado por el proyecto PID2019-105101GB-I00 y el Proyecto CGL2015-65387-C3-3-P del Ministerio de Ciencia e Innovación. El proyecto PID2019-105101GB-I00 ha sufragado la estancia en el extranjero en el CIAS Coímbra (Portugal). El Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) ha sido el centro de adscripción donde se ha desarrollado la tesis doctoral.

Agradecimientos

Parece paradójico que en aquellos momentos en los que el ánimo decae seas más consciente de los soportes de una vida, y cuando encuentras pequeños momentos de felicidad, tiendes a ser menos consciente.

La vida es una caminata, con sus cuestas inclinadas, sus bajadas rápidas y excitantes, y sus tramos llanos y fáciles. Las bajadas rápidas duran poco, las zonas llanas las obviamos por ser la normalidad, pero las cuestas inclinadas son las que nos recuerdan que existen las otras dos. Además, nos recuerdan que debíamos ir bien equipados, con vendas, agua, botas, crema de sol, y alimentos, todo en su justo equilibrio. Mucha crema solar no sirve si no llevamos agua, pues nos deshidrataríamos. Mucha agua no sirve si no tenemos comida. Muchas vendas no sirven si las botas que calzamos no lastiman. Todo en equilibrio.

La tesis es una pequeña etapa de esa larga caminata, en su parte con pendientes. En mi caso tuve que subir una cuesta empinada, bien equipado, pero sin ser consciente de ello. Pero en las caminatas siempre hay paradas de descanso. Estas son necesarias, nos ayudan a tomar agua, ajustar el calzado, ponernos la crema, y curar las heridas. Una vez reequipado, la cuesta es la misma, pero el camino se hace más ameno.

Espero que los siguientes agradecimientos hagan justicia a los mejores equipamientos que facilitaron este pequeño tramo de mi gran caminata vital, y espero seguir contando con ellos para proseguir mi camino…

A mi madre y a mi padre. Nunca han puesto puertas al mar. Sea como sea, empujando. Qué más puedo agradecerles que yo esté aquí. En otra vida, quiero que ellos también sean mis padres.

A mi hermano Mikel, mi mejor amigo. Siempre ha sido un modelo para mí. Desde pequeño queriendo ser como él. El hecho de que yo esté haciendo esta cosa seguramente sea en parte por él.

A mis abuelos, tanto los que aún están como los que no. Son un ejemplo de lucha y sacrificio. Sé que les hago muy orgullosos siendo como soy, y yo intento que lo sean. Me han dado lo mejor que tienen. ¡Siempre intentando ser el mejor en aquello que quiero, abuelo! ¡Amama, eres una luchadora!

Olalla, sólo ella sabe lo que ha aportado a esto, no os lo podéis imaginar. Es mi sustento y mi compañera. Habría más agradecimientos que datos en esta tesis si tuviera que escribir todo lo que merece. Ella es lo mejor que me llevo de esta tesis.

A mis tíos, Javier, Miguel Ángel, Laura, Tere, Madita, Satur. Además de quererme, siempre me han animado en aquello en lo que hago. Miguel Ángel me dijo de pequeño que yo venía del hombre de Atapuerca y algo de razón tenía, mis tíos Javier y Madita me llevaron a la Trinchera del Ferrocarril cuando apenas se conocía. Mi tía Laura es un soporte en todo este camino, es una persona sensacional.

A mis primos, que también ponen su parte. A mi tío Martín por esas visitas a Huérmeces de pequeño, y a mi tío Gregorio por esas visitas a los dólmenes de Ruyales y menhires de la peña del "huevero", desde donde estés, sé que te acuerdas de ello.

A mi amigo de por vida Christian, poca gente hay como él hoy en día. Un sustento en los momentos buenos y en los peores. Por muchos años más de amistad. Y a mi amigo Alberto, otro loco con la tesis. También, un amigo desde la infancia. Siempre se puede contar con él. Por otros muchos años de amistad. A mis amigos del pueblo, Rodrigo, Raquel, Sergio, Carlota, Héctor, Félix, Borja. Me han aportado la infancia más feliz que se puede tener. Soy lo que soy porque fui lo que fui.

A mis directores de tesis, la Dra. Ana Mateos y el Dr. Jesús Rodríguez por darme la oportunidad de empezar esta tesis y aportar un tema de investigación tan interesante. Ellos han aportado los medios necesarios y el esfuerzo en ciertos momentos de desaliento para llegar a este punto.

A Marco Vidal, además de ser un genio ha sido un compañero de tesis, de CENIEH y de laboratorio, excepcional. Él ha puesto la templanza y en los momentos difíciles. Fuente de consejos acertados. Sé que le va a ir muy bien en todo lo que se proponga.

Marcos Terradillos, apoyo fundamental tanto en la tesis como fuera de ella, tira de todos los carros que pueda. Ha estado en las duras y en las maduras. Buen investigador y mejor persona. Un ejemplo a seguir en todos los aspectos. Es un privilegio tenerte como amigo.

A David Larreina y a Belén Notario, colegas del CENIEH y de fuera de él. Gracias por los mejores momentos en el centro, y fuera de este.

A todos los compañeros de trabajo de la Fundación Atapuerca, en especial al grupo "apretaditos": Álvaro, Zuriñe, Ángela, Clara, Iván, Cristina, Felipe, Bea, Virginia, David, Ana Delia, Raquel, esos dos años conjugando fines de semana con tesis fueron perfectos. Son todos unos profesionales como la copa de un pino.

A los compañeros del CENIEH, Patri, María, Laura, Carlos Saiz, Marina, Isidoro, Lucía, Diego, Virginia, ambas Nurias, Mario, Sofía, Cecilia, Annapaola, Theo, Miren, Chus, Abel, Daniel, Joseba, por sus ratos y consejos. A María José de Miguel, siempre echando una mano en lo que ha podido, un apoyo importante en el CENIEH.

Al todo el Equipo Atapuerca, en especial a Rosa Huguet y Palmira Saladié. 10 años soportándome cada verano. Gracias por haberme hecho sentir tan cómodo sentado en un estrato de arcillas y calizas de la sierra de Atapuerca. Tenéis parte de la culpa de esta tesis.

A Toni Pineda y Edgar Téllez, son muchos años de amistad y serán muchos más. Son muy yo, pero quitando la parte negativa de ser yo.

A mis profesores de carrera y máster: José Miguel Carretero (Carre), Rebeca García, Carlos Díez Fernández-Lomana, José Antonio Rodríguez Marcos, Laura Rodríguez, Miguel Ángel Arnáiz Alonso, Eduardo Carmona, Marta Navazo. Sois parte de mis inicios en esto que tanto me gusta. Y a mis compañeros de universidad, especialmente Gonzalo de Pedro, Sandra Albo, David Herrera, Daniel, Adán Ruiz, Eduardo Arancón, Jorge Santamaría, Rubén Martínez, Alberto Berzosa, Mireia, Alba.

A mis colegas de estancia de Coímbra, Daniela Rodrigues y Álvaro Monge. Me habéis hecho sentir como en casa durante esos tres meses maravillosos en Portugal. Sois geniales. De igual manera, a la profesora Dra. Cristina Padez por su amabilidad y por facilitar tanto mi estancia en Coímbra.

A Alba Antía Rodríguez y Mikel Rodríguez, grandes amigos que he ganado con Olalla.

A todos los voluntarios que han participado para la elaboración de esta investigación. No únicamente por su participación, también por los buenos momento que hemos pasado en el laboratorio, y fruto de ello nuevas amistades.

A mi psicóloga, por hacer muy bien su trabajo (un gran reconocimiento a la psicología).

A Diego Robredo por sus magníficas ilustraciones para esta tesis, pues es un artista.

A mis grupos de música, banda sonora de esta etapa del camino. Acicate para la vida. Fuente de inspiración y motivación.

A todos aquellos que me haya podido dejar en el tintero. Esta cabeza tiene sus limitaciones.

Pacing aimlessly
With my mind is at unrest
Unsure of what may come
What have I done to bring this down on me?
Helpless to make this undone

All in due time
See the world through different eyes
All in due time
The shadows will give way to light

How much more can I give of myself
As these walls close in on me?
As I slip down into this despair
There is nothing to attain
What victory?
When my soul is weak
Where does my help come from?

All in due time
See the world through different eyes
All in due time
Shadows will give way
Give way to light

All that we suffer through leads to determination
The trials we all go through gives us the strength to carry on
Something within us burns
Desire feeds the will to live
A reason to believe, I will see redemption

All in due time
See the world through different eyes
All in due time
The shadows will give way to light

Killswitch Engage, *Disarm The Descent* (2013)

Índice

Resumen

Esta tesis doctoral responde al interés de comprender el papel de la energía en las relaciones entre el ser humano y su entorno, siendo la energía la que modela y ajusta las adaptaciones biológicas y conductuales de los organismos terrestres y, por extensión, de la especie humana.

Son varios los estudios dentro de la ecología del comportamiento humano que han utilizado la energía para comprender la adaptación y la adaptabilidad humana. Dicha adaptabilidad es fruto de la flexibilidad que muestra nuestra especie, adquirida gracias a la prolongada inmadurez de *Homo sapiens*. Sin embargo, son menores los estudios que se han centrado en comprender cómo actúa la energía en la conducta y la biología de los individuos subadultos. Por ello, el principal interés de esta investigación es estudiar cómo afecta la energía a la puesta en marcha de diferentes actividades de subsistencia imprescindibles en los grupos de cazadores y recolectores. Concretamente, se evaluará si el inicio de la división de labores por sexo se explica en base a diferencias en el coste y la eficiencia energética de los distintos individuos. Así mismo, se valorará el papel activo y la productividad de los individuos subadultos dentro de un grupo humano, y si ello se ve limitado por cuestiones energéticas. Finalmente, se analizará si el coste de la locomoción y la velocidad óptima alcanzada por sujetos subadultos puede limitar la movilidad y la puesta en marcha de actividades que dependen de la locomoción en grupos humanos. Con todo, se tratará de conocer si la energía actúa como un limitante a la hora de aprender y desarrollar actividades complejas propias de nuestra especie y cómo afecta esto a las dinámicas energéticas del resto de individuos de un grupo humano.

Para ello se han empleado datos de dos estudios experimentales, llevados a cabo en el Laboratorio de Bioenergía y Análisis del Movimiento del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH). Estos corresponden a 118 volun-

tarios de entre 7 y 14 años de edad, y recogen diferentes medidas antropométricas, de composición corporal y de gasto energético. Los dos estudios experimentales incluían simulaciones de actividades comunes entre los individuos subadultos de ciertos grupos de cazadores y recolectores de la actualidad, como la recolección y la extracción de recursos y caminar a diferentes velocidades.

Los resultados obtenidos en el conjunto de las pruebas revelan que, tanto la energía gastada, como la eficiencia en una actividad productiva, no explican la diferencia de labores entre sexos, pero tampoco entre edades si se comparan con las velocidades óptimas adultas. Se propone que la división de labores en base al sexo debe responder a otras cuestiones, relacionadas con el aprendizaje temprano en habilidades complejas específicas para cada sexo. Además, debido a la relación entre el gasto energético y el tamaño corporal en actividades productivas en las que se aprenden esas habilidades, los individuos juveniles gozan de una ventaja, ya que comienzan a aprender en una fase en la que el crecimiento corporal se retiene y se consume menos energía porque se tiene un tamaño menor. Por ello, practicar durante esta etapa, supone un ahorro en forma de energía respecto a otras fases en las que se tiene un mayor tamaño corporal y sí se invierte más energía en crecimiento y desarrollo, como en la adolescencia.

Por otro lado, el gasto energético de la prueba de extracción de recursos bien se cubriría con el retorno calórico facilitado por diferentes autores, pero no podríamos confirmar que se alcancen ya tasas de productividad adulta. En esta prueba también se ha demostrado que, igual que se observa en el gasto energético del resto de actividades aquí desarrolladas, tampoco existen diferencias entre sexos en la eficiencia derivada de extraer recursos del suelo. Este resultado se ha obtenido al tener en cuenta la tasa de eficiencia (energía gastada/retorno conseguido).

Respecto a las actividades que dependen de la locomoción bípeda, no existen diferencias entre sexos en la velocidad óptima, ni el gasto derivado de alcanzar esta velocidad. Por lo tanto, se propone que ambas variables no condicionarían a los individuos aquí estudiados a la hora de acompañar a un grupo adulto de cazadores y recolectores, ni durante la movilidad ni mientras se captan recursos. Por otro lado, la capacidad para alcanzar velocidades óptimas semejantes a las publicadas para individuos adultos, podría suponer a los subadultos ventajas al consumir menos energía por ser más pequeños. No obstante, en determinadas sociedades estos individuos no se involucran en ciertas actividades de manera temprana, por lo que existen otras causas, más allá de la velocidad o el gasto energético, que pueden dificultar la participación de los subadultos en algunas actividades adultas.

Todas estas ventajas han podido propiciar en la especie *Homo sapiens* un ahorro de energía que directamente, no solo beneficia al individuo subadulto, sino también a otros individuos del grupo. Muchas de las ventajas aquí expuestas se ven acompasadas por la peculiar historia biológica humana. Por ello, otras especies de homininos que hayan requerido del aprendizaje de habilidades complejas para subsistir, se habrían beneficiado de las mismas ventajas que exponemos en esta investigación, solo si hubiesen tenido los mismos patrones de desarrollo y crecimiento encontrados en *Homo sapiens*.

Abstract

The main interest of this Ph.D. Dissertation is to understand the key-role of the energy in the relationship between humans and the environment, since energy is the factor that models and adjusts the biological and behavioural adaptations of all living organisms and, by extension, of humans too.

Several studies within the Human Behavioural Ecology have used the energy to understand human adaptation and adaptability. This adaptability is the main result of human plasticity, acquired thanks to the prolonged immaturity of Homo sapiens. However, fewer studies have focused on understanding how energy affects subadult behaviour and biology. Therefore, the main interest of this research is to study how energy affects the implementation of different essential human behaviours in hunter-gatherer societies. Specifically, it will be evaluated if the onset of division of labour by sex is caused by differences in the efficiency and the energetic demands of different individuals. In addition, the active role and the productivity of non-adult individuals will be assessed, together with possible energetic limitations in this regard. Finally, the cost of locomotion and the optimal speed will be analysed to test if non-adult individuals limit group mobility or the participation in foraging activities involving locomotion. Consequently, it will be discussed if energy is a limitation while learning-by-doing complex activities, commonly practiced by Homo sapiens species, and how this affects the energetic dynamics of a human group.

To achieve this, data from two experimental studies carried out in the Laboratory of Bioenergy and Analysis of the Movement of the CENIEH have been used. Data were obtained from 118 volunteers between 7 and 14 years of age, and referred to different

anthropometric, body composition and energy expenditure measurements. The two experimental studies consisted of three trials, simulating common activities among subadult individuals of certain groups of current hunter-gatherers. The recreated activities were a gathering test, a digging tubers trial, and a locomotion activity at different speeds.

The results obtained in all of the experimental studies reveal that the energy expended and the efficiency in a productive activity do not explain the onset of sex division of labor. It is proposed that the division of labor is caused by other questions related to the early learning in sex-specific complex skills. In addition, due to the relationship between energy expenditure and body size in some productive activities (through which non-adults learn these skills), juvenile individuals have an energetic advantage, because they decelerate the body growth in this phase and they consume less energy due to their smaller body size. Therefore, learning-by-doing at this stage promotes energy savings compared to other phases with a larger body size and a greater somatic investment, like adolescence.

On the other hand, the energy expenditure of digging would be covered with the energetic return reported by other investigations, but we cannot confirm that our individuals have already achieved adult productivity rates. In this test, taking into account the results of the efficiency index (energy expended/items reported) it has also been shown that there are no differences among sexes based on the efficiency of extracting tubers from the ground, as we have observed for the energy expenditure of the rest of the activities carried out here.

Regarding the locomotion test, there are no differences among sexes, or ages when compared with adult values from other studies, neither comparing the optimal walking speed, nor the energy expenditure at this speed. Thus, it is proposed that both variables are not a limitation for the individuals here studied if they would be part of a hunter-gatherer group, neither during the mobility of the group, nor while foraging. On the other hand, our volunteers reach similar optimal speeds as those reported in the literature for adult individuals. This could constitute and advantage for non-adult individuals, as they are consuming less energy because they are smaller. Nonetheless, in certain societies, non-adult individuals are not involved in some activities anyway, thus there may be other causes, beyond speed or energy costs, that can hinder the participation of non-adults in some adult activities.

All the mentioned advantages would allow energy savings for Homo sapiens. This savings would directly benefit the non-adult individual, but also the rest of the group. However, most of the advantages highlighted here are linked to the peculiar Homo sapiens Life History. Therefore, the advantages we expose in this research would benefit other extinct species with subsistence complex skills, only if Homo sapiens-like development and growth patterns were already present.

Capítulo

1. Introducción

1. ENERGÍA, ECOLOGÍA Y METABOLISMO

Según la Ley de Conservación de la Energía (primera Ley de la Termodinámica), la energía ni se crea ni se destruye, únicamente se transforma (Kleiber & Rogers, 1961; Snodgrass, 2012) [1]. Se encuentra en el medio en diversas formas, y actúa como interfaz entre el medio y los organismos vivos que habitan en él (Leonard & Robertson, 1992; Snodgrass, 2012; Ulijaszek, 1995). Por eso, la manera de buscar energía, captarla, y finalmente distribuirla entre los diferentes procesos biológicos, determina la relación del organismo con su entorno, siendo un aspecto fundamental para los estudios de Ecología (Leonard & Ulijaszek, 2002; McNab, 2002). Como la energía en un medio es limitada, es de suma importancia que los organismos desarrollen estrategias para optimizar su obtención y el uso que hacen de ella, y mejorar así su aptitud biológica o *fitness* (Stearns, 1989).

Afín a todas estas estrategias es la actuación ineludible de la evolución a través de la selección natural. En primer lugar, **la evolución** de la vida es el resultado de un proceso por el cual diversas formas compiten por conseguir energía del medio y destinarla a replicarse (Hill & Kaplan, 1999; Kaplan, Hill, Hurtado, & Lancaster, 2001). Conjuntamente, a través de **la selección natural**, sobreviven y se perpetúan aquellos organismos con mayores capacidades de optimizar la distribución de la energía a los diferentes procesos biológicos (B. H. Smith, 1992; Stearns, 1992).

Por otro lado, el **metabolismo** es el proceso fisiológico por el cual un organismo procesa la energía del medio y la distribuye entre sus diferentes necesidades vitales (Pettersen, Marshall, & White, 2018; Pettersen, White, & Marshall, 2016) (Figura 1). El metabolismo, por lo tanto, equivale a las necesidades energéticas de un individuo. En el presupuesto energético de un individuo (o gasto energético diario, o TEE) (Leonard, Snodgrass, & Sorensen, 2005; Snodgrass, 2012) va a influir la temperatura ambiental, su composición corporal y su tamaño corporal (Gillooly, Brown, West, Savage, & Charnov, 2001; Leonard et al., 2005; Ocobock, 2016; Pontzer et al., 2015; Simmen, Darlu, Hladik, & Pasquet, 2015; Westerterp, 2017), pero también, y principalmente, la energía que se destina a procesos como el crecimiento, el mantenimiento o supervivencia,

[1] Para esta tesis doctoral se ha utilizado el formato *American Psychological Association (APA) 6th edition* en su sexta edición para el sistema de referencias.

la reproducción y la actividad física (Ocobock, 2020, y todos los estudios citados en su trabajo), siendo todos estos procesos necesarios para la vida (J. H. Brown, Gillooly, Allen, Savage, & West, 2004; Glazier, 2008). Por lo tanto, el presupuesto energético diario que se dedica a estos procesos está compuesto por la Tasa Metabólica Basal, el efecto térmico de la alimentación y el gasto energético de la actividad física (Snodgrass, 2012; Vargas, Lancheros, & Barrera, 2011).

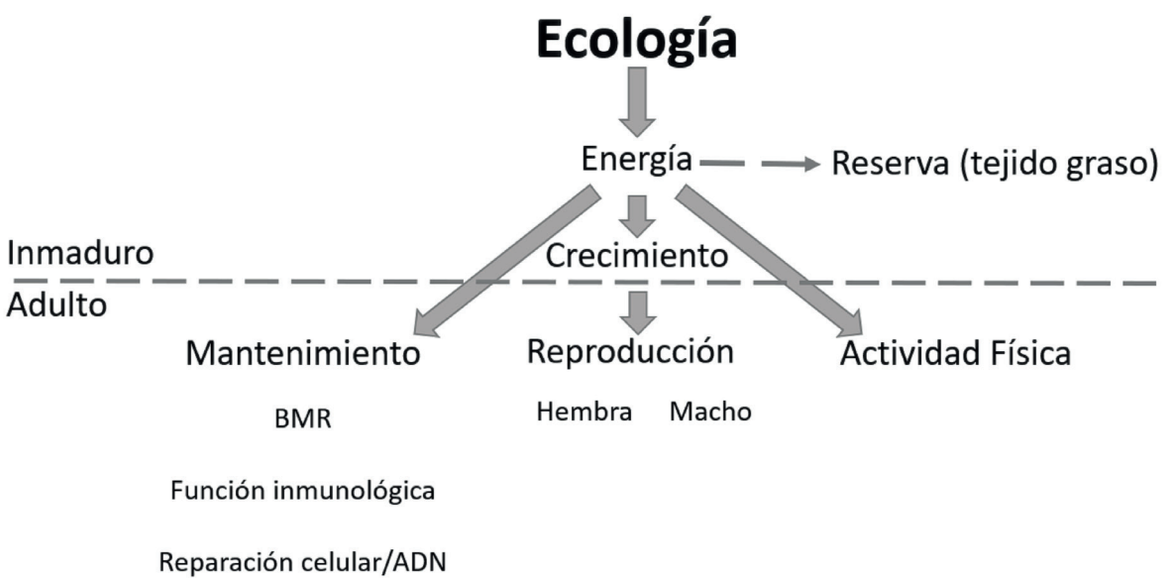


Figura 1. Imagen modificada de Kuzawa (2005).

Figure 1. Illustration modified from Kuzawa (2005).

El coste de mantener las funciones vitales esenciales en un estado de reposo (bajo condiciones de mínimo estrés ambiental y fisiológico) se denomina Tasa Metabólica Basal (*Basal Metabolic Rate*–BMR) (Hulbert & Else, 2004; Leonard, 2012; Vargas et al., 2011), y entre los humanos representa en torno al 60-75% del presupuesto energético diario (Galloway, Leonard, & Ivakine, 2000; McArdle, Katch, & Katch, 2016). Entre el tamaño corporal y la BMR existe una relación directa (Brody, 1934; Leonard, 2015; Snodgrass, 2012) que, entre los mamíferos, y también entre los humanos, equivale aproximadamente a la masa corporal del individuo elevada a un exponente de ¾ (Kleiber & Rogers, 1961; McNab, 2002; pero véase Hulbert & Else, 2004; Martin, 1996; Snodgrass, Leonard, & Robertson, 2007). La BMR incluye el coste del funcionamiento de los órganos corporales, del sistema nervioso, endocrino, y respiratorio, y del mantenimiento de la masa muscular; así como el coste del sustento y la reparación celular, la activación del sistema inmune para hacer frente a los patógenos externos, y

la termorregulación, *inter alia* (Elia, 1992; Galloway et al., 2000; Heymsfield, Thomas, Bosy-Westphal, & Müller, 2019; Holliday, Potter, Jarrah, & Bearg, 1967; Konarzewski & Książek, 2013; Leonard et al., 2005; Lieberman & Marks, 2009; Muehlenbein, 2010; Muehlenbein & Bribiescas, 2005; Ocobock, 2020; Shattuck & Muehlenbein, 2015; Speakman & Selman, 2003; Ulijaszek, 1995; Urlacher et al., 2018; Zurlo, Larson, Bogardus, & Ravussin, 1990). Además, la BMR contempla también el coste del crecimiento, con la creación y el incremento de los tejidos corporales, especialmente durante las primeras fases del desarrollo humano (Butte, 2000; FAO/WHO/UNU, 2004; Holliday, 1986; Ocobock, 2020) y, de igual manera, el mantenimiento de estados fisiológicos concretos, como el embarazo y la lactancia entre los individuos femeninos (Butte & King, 2005; Dufour & Sauther, 2002; Ocobock, 2020).

Por encima de la BMR, alrededor de un 10% del presupuesto energético diario se destinaría a la termogénesis endógena, que varía dependiendo de los macronutrientes ingeridos (Acheson, 1993; Fonseca et al., 2018; Horton, 1983; Norgan, 1990; Snodgrass, 2012; Westerterp, 2004; Westerterp, Wilson, & Rolland, 1999). Por otro lado, entre un 15-30% del presupuesto energético se dedica al gasto derivado de la actividad física (McArdle et al., 2016) que, entre otras cosas, se dispone a evitar el peligro o a la búsqueda de recursos, especialmente en sociedades humanas con economías de subsistencia (Cordain, Gotshall, & Eaton, 1998; Pontzer, 2015). Por ello, a nivel conductual, podría considerarse que la actividad física es un aspecto clave del esfuerzo de subsistencia (K. L. Kramer & Ellison, 2010; Wells & Stock, 2020).

La actividad física se define como cualquier movimiento corporal producido por el aparato músculo-esquelético que resulta en un incremento del gasto energético basal (Butte, Ekelund, & Westerterp, 2012; Caspersen, Powell, & Christenson, 1985), y es de tal importancia que el cuerpo prioriza el suministro de sangre a los músculos en detrimento del aparato digestivo, excretor y reproductor (Bortz, 1985). La parte del presupuesto energético relacionado con la actividad física es altamente variable entre individuos (Gómez-Campos & Cossio-Bolaños, 2020; Vargas et al., 2011), oscilando enormemente también entre diferentes sociedades humanas (Pontzer et al., 2016, 2012; Urlacher, 2016). Por ello, el coste de la actividad física es uno de los principales factores influyentes en el balance energético diario de un individuo (Caldwell, 2016; Ulijaszek, 1995), ya que la energía que se le destina, no está disponible para ser invertida en otras funciones fisiológicas (Caldwell, 2016; K. L. Kramer & Greaves, 2011; Stearns, 1989; Urlacher, 2016). Al igual que ocurre con la BMR, existe una relación entre el gasto energético derivado de la actividad física y el tamaño corporal (Westerterp, 2008) porque, en su mayoría, las actividades físicas implican el movimiento conjunto del cuerpo (Kumahara, Tanaka, & Schutz, 2004; Yamada et al., 2020).

1.1. DEMANDAS METABÓLICAS DE LOS INDIVIDUOS SUBADULTOS

A diferencia de lo que ocurre entre los humanos adultos, los individuos subadultos no destinan energía directamente a la reproducción hasta que no han alcanzado el tamaño corporal de un adulto[2] (Charnov & Berrigan, 1993). Por este motivo, el TEE de un humano subadulto incluye el coste del mantenimiento, del crecimiento y de la actividad física.

Entre estos individuos, el mantenimiento representa una parte nada desdeñable del TEE (entre el 55 y el 80% del presupuesto energético diario) (FAO/WHO/UNU, 2004). Este mantenimiento incluye el coste de sostener las funciones vitales explicadas en los párrafos anteriores referentes a la BMR. Como en los adultos, también existe gran variabilidad en el coste del mantenimiento entre individuos, en gran medida causada por las diferencias en el tamaño corporal (Holliday, 1986; Ulijaszek, 1995) y, particularmente, por la diferencia en la cantidad de tejidos metabólicamente activos (J. J. Cunningham, 1991; Goran, Kaskoun, & Johnson, 1994; Schofield, 1985). Como ya se había comentado para los humanos adultos, un alto porcentaje de la energía destinada al mantenimiento se dedica a la actividad del sistema inmune (Demas, 2004; Wolowczuk et al., 2008). Sin embargo, el coste de la activación inmune es mayor entre los individuos subadultos (McDade, 2003), lo que puede comprometer la energía que se destina a otras actividades metabólicas, como al crecimiento o a la actividad física (Caldwell, 2016; Garcia et al., 2020; McDade, 2003; McDade, Reyes-García, Tanner, Huanca, & Leonard, 2008; Urlacher et al., 2018; Urlacher & Kramer, 2018).

Exclusivo de los subadultos[3], es el coste del crecimiento, que ocupa una parte de su presupuesto energético diario (Holliday, 1986). Aquí, la energía se destina tanto a la síntesis de tejidos, como a la acreción de tejidos (Snodgrass, 2012; Urlacher, 2016). El coste de crear nuevo tejido dependerá de su composición, pero también del estado de desarrollo del individuo, aunque el coste medio del crecimiento tisular durante todo el crecimiento se ha estimado en 4,78 kilocalorías por gramo de masa

---

[2] Hay que diferenciar entre el término "adulto" desde la perspectiva sociocultural y el término biológico. Así, debido a la gran variabilidad que existe entre los diferentes grupos humanos (K. L. Kramer, 2017), hay individuos socioculturalmente denominados subadultos que destinan energía a la reproducción, aunque su desarrollo y maduración no hayan concluido. Así mismo, existen individuos cuyo desarrollo y maduración han concluido, aunque no destinen energía a la reproducción.

[3] Para esta tesis doctoral se va a utilizar el término subadulto para hacer referencia a todos los individuos no adultos, debido a que el término niño/a o juvenil hace referencia a diferentes fases del ciclo vital humano, y puede llevar a la confusión. Empero, en la traducción al inglés, se utilizará el término no-adulto, debido a que el término subadulto conlleva una connotación negativa en el ámbito de la antropología.

corporal ganada (Butte, Wong, et al., 2000). Por esto, el porcentaje de energía que se destina al crecimiento a lo largo de las fases de inmadurez también es variable. Por ejemplo, durante los primeros meses de vida, se destina al crecimiento el mayor porcentaje de energía del TEE de todas las fases del ciclo vital humano (en torno al 40%) (Wells & Davies, 1998). Desde el final de la infancia hasta la pubertad apenas se destina un 2% del presupuesto energético, aumentando de nuevo (entorno un 7% del TEE) en individuos adolescentes (FAO/WHO/UNU, 2004; Snodgrass, 2012; Urlacher, 2016). No obstante, como destaca Urlacher (2016), este coste puede estar infravalorado. En raras ocasiones se tiene en cuenta la perdida de tejido debido a balances negativos de energía que pueden producirse en contextos desfavorables y con pocos recursos. También es difícil tener en cuenta que, una vez sintetizados los nuevos tejidos, existe un coste adicional indirecto para mantenerlos, utilizarlos y moverlos, lo cual aumenta el coste del mantenimiento y de la actividad física (Urlacher, 2016).

La energía restante del TEE se destina a la actividad física. En párrafos posteriores se detallarán aspectos más concretos de la actividad física en humanos no adultos, sin embargo, aquí nos centraremos en la energía dedicada a este proceso biológico. Entre los más jóvenes el coste asociado a esta actividad vital consume entre el 20 y el 50% de su presupuesto energético diario (Butte et al., 2012; Torun, 2005; Westerterp & Speakman, 2008). Sin embargo, este coste depende, como se ha destacado anteriormente, del tamaño corporal, pero también del estado de desarrollo de cada individuo. Por ello, la energía que destina a la actividad física un individuo infantil, mucho más pasivo, no es igual que la que dedica un niño o juvenil (Holliday, 1986), con un tamaño superior y mucho más activo por las demandas de su desarrollo psicomotor. Así mismo, es diferente la energía destinada a la actividad física según la sociedad en la que se vive (Torun, 2005). En este caso, las sociedades industrializadas, con estilos de vida más sedentarios, destinan entre un 10 y un 40% menos de energía a la actividad física que aquellos individuos subadultos pertenecientes a sociedades con economías de subsistencia (Urlacher, 2016; extraído de Torun, 2005).

Por todo lo expuesto en los párrafos anteriores, es evidente que el contexto ecológico influye en las demandas energéticas diarias de los individuos, tanto adultos como subadultos, determinando así los costes de la termorregulación, de la actividad física, del sistema inmune, entre otros (Wells & Stock, 2020). Por otro lado, los factores culturales (conducta humana) configuran cómo las poblaciones extraen energía del medio ambiente y la asignan a diversas funciones a nivel del individuo y del grupo (Snodgrass, 2012; Ulijaszek, 1995, p.30). En esta línea, a continuación, se profundizará en una de las principales disciplinas empleadas para construir el marco teórico de esta tesis doctoral.

2. LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO HUMANO

Como el resto de los organismos, la especie *Homo sapiens* es el resultado de un largo proceso de optimización de energía, cuyo reflejo queda patente en su biología y en su conducta. Gran parte de los estudios de bioenergía[4] aplicados a la evolución humana se han centrado en comprender los cambios biológicos y fisiológicos de esta especie y de sus ancestros (Aiello & Wheeler, 1995a; Alexander, 1992; Foley & Lee, 1991; Leonard & Robertson, 1995, 1997; Leonard & Ulijaszek, 2002; Snodgrass, 2012; Snodgrass, Leonard, & Robertson, 2009; Steudel-Numbers, 1994, 1996). En parte, la anatomía y fisiología humanas son un reflejo de un largo camino acompasado por hambrunas (Kirchengast, 2014) que favorecieron el ahorro energético. Entre los mecanismos biológicos que habrían promovido este ahorro, se reconoce la progresiva gracilidad de las estructuras corporales (Leonard & Robertson, 1994; Ryan & Shaw, 2015; Wheeler, 1993), la marcha bípeda (Pontzer, Raichlen, & Rodman, 2014; Sockol, Raichlen, & Pontzer, 2007), la reducción del aparato digestivo (Aiello & Wheeler, 1995b), o la gran capacidad de acumular grasa que tienen los humanos (Caldwell, 2016; Cunnane, 2005; Cunnane & Crawford, 2003; Navarrete, van Schaik, & Isler, 2011; Wells, 2012a) en comparación con otros primates (Altmann, Schoeller, Altmann, Muruthi, & Sapolsky, 1993; Zihlman, 1984; Zihlman & Bolter, 2015).

De igual manera y, paralelamente, la cultura, materializada en la tecnología o en el comportamiento social, ha proporcionado una herramienta clave para optimizar el uso de la energía. Son muchos los estudios centrados en evaluar las estrategias óptimas en actividades de subsistencia en poblaciones humanas extintas (Dusseldorp, 2009, 2010; A. G. Henry, Büdel, & Bazin, 2018; D. O. Henry, Belmaker, & Bergin, 2017; Mateos, Terradillos-Bernal, & Rodríguez, 2019; Prado-Nóvoa, Mateos, Zorrilla-Revilla, Vidal-Cordasco, & Rodríguez, 2017; Rodríguez, Zorrilla-Revilla, & Mateos, 2019; Verpoorte, 2006; Vidal-Cordasco, 2020; Vidal-Cordasco, Rodríguez, Prado-Nóvoa, Zorrilla-Revilla, & Mateos, 2021) y de *Homo sapiens* (Burger, Hamilton, & Walker, 2005; Byers & Ugan, 2005; Cannon, 2003; Hill, Kaplan, Hawkes, & Hurtado, 1987; Lupo & Schmitt, 2016; Lupo, Schmitt, & Madsen, 2020; Marín Arroyo, 2009; Mateos, Zorrilla-Revilla, & Rodríguez, 2021b, Under Review; Ugan, 2005), siempre entendiendo que dichas estrategias conductuales son el resultado de adaptaciones a diferentes ambientes. Todo ello se analiza dentro del marco teórico de la **Ecología del Comportamiento**.

[4] Antes de centrarse en el interés evolutivo, los estudios de bioenergía nacen en el siglo XX con la intención de comprender mejor los determinantes de la biología humana. Para más información sobre esto, consúltese los estudios recopilados en los siguientes trabajos aquí citados (Shephard & Aoyagi, 2012; Ulijaszek, 1995).

Esta disciplina se centra en estudiar la evolución de las conductas en relación con los condicionantes ecológicos (Borgerhoff Mulder, 1988; Davies, Krebs, & West, 2012; Krebs & Davies, 1978) en determinados contextos sociales (R. L. Kelly, 2013). El objetivo de esta disciplina es comprender cómo la variación en los condicionantes ambientales predice las estrategias conductuales de los organismos (Nettle, Gibson, Lawson, & Sear, 2013). De igual manera, la ecología del comportamiento mide las consecuencias en la adecuación biológica (***fitness***) de adoptar diferentes estrategias conductuales. Como el *fitness* es difícilmente medible a corto plazo, se utilizan diferentes variables y aproximaciones relacionados con ella, como lo son la supervivencia del organismo, el éxito de apareamiento, o la maximización del retorno energético (Mandal, 2015; Nettle et al., 2013).

La **Ecología del Comportamiento Humano**, a su vez, se centra en aplicar la teoría de la evolución por selección natural al estudio de los diferentes comportamientos humanos (Borgerhoff Mulder & Schacht, 2012; Cronk, 1991; E. A. Smith, 1992; Winterhalder & Smith, 2000). Bajo estas premisas, el ser humano actual es el resultado de su evolución respondiendo con flexibilidad a los diferentes condicionantes ambientales, de modo que mejora su *fitness* (Borgerhoff Mulder & Schacht, 2012). En otras palabras, esta disciplina intenta comprender la habilidad humana y la plasticidad de su fenotipo para adoptar diferentes estrategias dependiendo de las circunstancias. Los seres humanos destacan por su capacidad de adaptarse a nuevos nichos mucho más rápido que el tiempo requerido para el cambio genético (Laland & Brown, 2006; Nettle, 2009; Perreault, 2012; Waring & Wood, 2021; Wells & Stock, 2007). Y, debido a esta rápida adaptación y diversidad, el concepto de plasticidad del fenotipo se ha convertido en una pieza clave en la Ecología del Comportamiento Humano (Nettle et al., 2013).

El enfoque de este marco teórico adquiere su importancia entre los años 60 y 70 del siglo XX, centrándose en estudiar las sociedades de **cazadores y recolectores**[5] (Dyson-Hudson & Smith, 1978; Winterhalder, 1981; Winterhalder & Smith, 2000). Esto se fundamentaba en que su supuesto modo ancestral de subsistencia era el más adecuado para testar hipótesis evolutivas (Veile, 2018, pero véase Fitzpatrick & Berbesque, 2018; Hawkes, O'Connell, & Blurton Jones, 2018, y los trabajos citados en ambos artículos) y para aplicar diferentes modelos de captación de recursos (Nettle et al., 2013), bajo la premisa de que los humanos son capaces de optar por comportamientos que maximicen la captación de recursos energéticos en un menor tiempo. Resultado de

[5] A lo largo del manuscrito la referencia a grupos de cazadores y recolectores incluye sociedades con economías de subsistencia basadas en la recolección, la caza y la pesca (Lane, 2014).

estos estudios son los **Modelos de Forrajeo Óptimo**[6] (del inglés, *Optimal Foraging Models*) (Bliege Bird, 1999; Bliege Bird & Codding, 2015; Gurven & Hill, 2009; Hill et al., 1987; Hooper, Demps, Gurven, Gerkey, & Kaplan, 2015; Winterhalder, 1981), cuya eficiencia se puede evaluar en energía o tiempo (Borgerhoff Mulder, 1988; Hill et al., 1987). Ello se basa en que los organismos vivos modulan sus decisiones de forrajeo de tal manera que tienden a incrementar la relación entre energía obtenida y unidad de tiempo invertido en conseguir esa energía (véase Vidal-Cordasco, 2020, y los trabajos aquí citados).

Por ese motivo, los modelos matemáticos son herramientas ampliamente utilizadas para testar hipótesis dentro de este marco teórico (Cronk, 1991; Winterhalder & Smith, 2000). A partir de la aplicación de ciertos modelos a diferentes grupos de cazadores y recolectores, surgieron estudios referentes a otros temas más diversos, como el patrón de transporte de recursos, los cambios en las tecnologías de subsistencia, la organización social, o la evolución de la historia biológica humana (Bird & O'Connell, 2006), subyaciendo un interés arqueológico, etnográfico, ecológico y evolutivo (Bird & Bliege Bird, 2002; Byers & Ugan, 2005; Dusseldorp, 2009; Hill et al., 1987; Lupo & Schmitt, 2016; Marín Arroyo, 2009; Mateos, 2005; Rodríguez et al., 2019). Con el tiempo, y debido a que la Ecología del Comportamiento Humano enfatiza la capacidad de adaptación de los humanos a diferentes ambientes, el espectro de sociedades a estudio terminó ampliándose a otras no necesariamente forrajeras[7] (Borgerhoff Mulder, 1990).

Como resultado de muchas de las investigaciones mencionadas, se reconoce que la gran plasticidad humana para adaptarse a diversos contextos es adquirida gracias a su prolongada inmadurez (Hill & Kaplan, 1999). Periodos prolongados de aprendizaje, afianzamiento, y refinamiento de conocimientos, dotan a los humanos de mayor plasticidad, en gran parte, debido a su gran capacidad cerebral (Strassman & Mace, 2008). Por ello, la mayoría de las conductas humanas son aprendidas durante estas fases de inmadurez.

Una de las consecuencias de la plasticidad del comportamiento de los grupos humanos es el grado con el que dividen entre sexos sus actividades diarias (Elston, Zeanah, &Codding, 2014; Marlowe, 2007; Stiner & Kuhn, 2009). **La división sexual de labores** se

[6] Para un conocimiento más amplio sobre la Teoría del Forrajeo Óptimo en diversos organismos, más allá de los humanos, véase los estudios clásicos (Charnov, 1976; Pyke, Pulliam, & Charnov, 1977; Schoener, 1971).

[7] Término adaptado al castellano, del inglés *Foragers*, que hace también alusión a los grupos sustentados en recursos alimenticios silvestres.

considera una óptima complementación en las actividades de subsistencia (Bliege Bird, 1999), y está muy extendida entre diferentes sociedades humanas (Murdock, 1937), tanto del presente (Berbesque & Marlowe, 2009; Bliege Bird & Codding, 2015; Burton & White, 1984; Deere, 1982; Gurven, Winking, Kaplan, von Rueden, & McAllister, 2009; R. L. Kelly, 2013; Marlowe, 2007; Panter-Brick, 2002) como del pasado (Estalrrich & Rosas, 2015; Laffranchi, Charisi, Jiménez-Brobeil, & Milella, 2020; Lozano et al., 2021; Masclans, Hamon, Jeunesse, & Bickle, 2021). Existe consenso al considerar que la diferencia entre los objetivos y las practicas desarrolladas entre hombres y mujeres responde a la abundancia o escasez de recursos energéticos (Codding, Bliege Bird, & Bird, 2011). De cualquier manera, este tipo de estrategias supone que cada sexo deba desarrollar habilidades complejas (Kaplan et al., 2001). Esta conducta está ya presente en las primeras fases del ciclo vital (Crittenden, 2016b; Crittenden, Conklin-Brittain, Zes, Schoeninger, & Marlowe, 2013; Froehle et al., 2019; Lew-levy et al., 2020). Aunque no está claro que esté presente en las primeras actividades de la infancia, las lúdicas (Draper & Cashdan, 1988; Fouts, Hallam, & Purandare, 2013; Konner, 2005; Lew-Levy, Boyette, Crittenden, Hewlett, & Lamb, 2020), parece sí estarlo en aquellos juegos que simulan realizar **actividades productivas**[8], como la recolección o la caza (Lew-Levy, Boyette, et al., 2020), asentándose la diferencia por sexos en la fase juvenil (Froehle et al., 2019; Gallois, Duda, Hewlett, & Reyes-García, 2015; Lew-Levy, Lavi, Reckin, Cristóbal-Azkarate, & Ellis-Davies, 2018), como se destacará a lo largo de esta monografía.

Es amplia la bibliografía que estudia la división de labores por sexos en poblaciones adultas con diferentes modos de subsistencia (Bliege Bird, 2007; Bliege Bird & Bird, 2008; Bliege Bird & Codding, 2015; Blurton Jones, 1986; Blurton Jones & Sibly, 1978; J. K. Brown, 1970; Codding et al., 2011; Gurven & Hill, 2009; Hawkes, 1990; Hurtado, Hill, Hurtado, & Kaplan, 1992; Marlowe, 2005, 2010). Sin embargo, aún son pocos los estudios centrados en conocer cómo, cuándo y por qué surge dicho comportamiento humano, en su mayoría desde el ámbito de la antropología y la psicología (Lew-Levy & Boyette, 2018; Lew-Levy, Lavi, Reckin, Cristóbal-Azkarate, & Ellis-Davies, 2017; Lew-Levy et al., 2018; Lew-levy et al., 2020; Sarma et al., 2020) y, en menor número, desde el punto de vista energético (Froehle et al., 2019).

Los primeros estudios sobre la Ecología del Comportamiento humano relegaban a los individuos subadultos a un papel secundario, subordinado a ciertos requerimientos

[8] El concepto actividades productivas que se usa para esta tesis doctoral hace referencia a todas las actividades económicas de subsistencia que no tienen un carácter lúdico. En muchas ocasiones se utiliza para remarcar aquellas actividades del ámbito adulto en contraposición de aquellas actividades del ámbito infantil. Para un ejemplo, véase los siguientes trabajos (Bock, 2002a, 2002b).

de los adultos, o en gran parte, como un factor que limita o afecta a las diferentes estrategias conductuales de los adultos (Baxter, 2005; Bentley, 1985; Bird-David, 2005; Blurton Jones, Hawkes, & Draper, 1994b).

Con el tiempo, un número creciente de estudios ha tratado de comprender el papel de los individuos subadultos en el aporte de recursos energéticos (Bird & Bliege Bird, 2005; Blurton Jones, Hawkes, & O'Connell, 1989; Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019; Tucker & Young, 2005; Zeller, 1987), y cómo los factores ambientales, sociales, somáticos, ontogénicos o conductuales, favorecen o dificultan la puesta en práctica de actividades productivas (Bird & Bliege Bird, 2002, 2005; Bliege Bird & Bird, 2002; Blurton Jones et al., 1994b; Blurton Jones, Hawkes, & Draper, 1994a; Blurton Jones & Marlowe, 2002; Crittenden et al., 2013; Hawkes, O'Connell, & Blurton Jones, 1995). En muchos de los casos, el tiempo o la energía se utilizan como unidades para, por ejemplo, comparar, ya sea por grupos de edad o sexo, o entre diferentes grupos de cazadores y recolectores, los recursos obtenidos por los más jóvenes en partidas de recolección (Bird & Bliege Bird, 2002; Blurton Jones et al., 1994b; Crittenden, 2009; Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019; Hawkes et al., 1995; Tucker & Young, 2005); para comparar el coste de la actividad entre chicos y chicas (Froehle et al., 2019; Hagino & Yamauchi, 2014); también para calcular los requerimientos energéticos que pueden llegar a cubrir por sí solos (Blurton Jones et al., 1994a; Froehle et al., 2019); o para evaluar cómo las limitaciones fisiológicas o cognitivas afectan a la puesta en práctica de actividades productivas y a sus retornos (Bird & Bliege Bird, 2000; Blurton Jones & Marlowe, 2002). No obstante, en ninguno de los casos se ha medido directamente el coste de una actividad concreta.

Del mismo modo, y de forma muy relevante para esta tesis doctoral, otras investigaciones han evaluado cómo determinadas conductas afectarían a la historia biológica humana (Kaplan et al., 2001; K. L. Kramer, 2005b, 2005a, 2011, 2014; K. L. Kramer & Ellison, 2010; K. L. Kramer & Greaves, 2011; K. L. Kramer & Otárola-Castillo, 2015; Reiches et al., 2009; Urlacher & Kramer, 2018). Algunas de estas investigaciones se asientan en que la Ecología del Comportamiento intenta explicar la variación en la conducta como solución adaptativa a las demandas competitivas de crecimiento, desarrollo y reproducción. Por ello, a continuación, se expondrá otro concepto clave para configurar el marco teórico de esta tesis doctoral: la historia biológica.

3. LA HISTORIA BIOLÓGICA

El modelo de historia biológica es la forma que tienen los organismos de invertir la energía de la que disponen para su **crecimiento**, **mantenimiento**, **reproducción** y **supervivencia** (Bogin, 1999b, 2009; B. H. Smith & Tompkins, 1995; Urlacher, 2016), conformando el ciclo vital de una especie. Debido a que debería primarse siempre la optimización de los recursos (Stearns, 2000), los organismos tienen diferentes estrategias respecto a cómo y cuándo nacer, cuándo cambiar de fase vital o cuándo reproducirse (Bogin, 2009). Estas características son los denominados "**rasgos**" de la historia biológica (Stearns, 1992). El rasgo más importante en un organismo es aquel cuyo cambio produce una diferencia significativa en su *fitness* (Hochberg, 2012). Sin embargo, cualquier cambio ha de venir acompañado de compensaciones (*trade-off*), ya que recursos como la energía y el tiempo son limitados (B. H. Smith, 1992), y lo invertido en unos aspectos vitales no está disponible para otros (Charnov, 1993). Por eso, a lo largo del ciclo vital de un organismo, deberían seleccionarse sólo aquellos rasgos que preserven y maximicen el éxito reproductivo (Flatt & Heyland, 2011).

Las decisiones que determinan cómo invertir la energía de la manera más eficaz están fijadas en la filogenia de los organismos, y se regulan a nivel molecular, fisiológico, y conductual (Hill, 1993). Por este motivo, la historia biológica puede ser estudiada también siguiendo los postulados de la Ecología del Comportamiento Humano.

Las diferentes estrategias que emplean los organismos para moldear su historia biológica están influidas por factores ambientales (Griskevicius, Delton, Robertson, & Tybur, 2011; Hill & Kaplan, 1999; McDade, 2003; McDade et al., 2008; Quinlan, 2007; Roff, 2002). En los contextos más impredecibles, con mayores tasas de mortalidad, la energía se destina a una rápida reproducción (Promislow & Harvey, 1990). La descendencia que se obtiene es mayor en número, pero con menores probabilidades de sobrevivir (Charnov, 1993; Figueredo et al., 2006; Harvey, Read, & Promislov, 1989; Stearns, 1989). Esta estrategia se conoce como la estrategia de la "r" (Figueredo et al., 2005; MacArthur & Wilson, 2001). Por el contrario, en contextos ambientales predecibles, los organismos acometen estrategias de vida que presentan etapas de desarrollo más lentas, con menor descendencia, pero con mayor probabilidad de supervivencia (Griskevicius et al., 2011; Kirkwood & Rose, 1991). Esta estrategia se conoce como la estrategia de la "K" (Figueredo et al., 2005; MacArthur & Wilson, 2001).

3.1. LA HISTORIA BIOLÓGICA DE *HOMO SAPIENS*

En comparación con otros mamíferos y primates[9], existen determinadas características que distinguen a la historia biológica humana: una excepcional esperanza de vida que alcanza entre los 68 y los 85 años (Gurven & Kaplan, 2007), el apoyo a la reproducción por parte de individuos post-reproductivos, el soporte aloparental o cooperativo en la reproducción y la crianza, y la excepcional prolongación de la inmadurez (Bogin, Bragg, & Kuzawa, 2014; Gopnik, Frankenhuis, & Tomasello, 2020; Hawkes, 2006; Hawkes, O'Connell, Blurton Jones, Alvarez, & Charnov, 1998; Hill & Kaplan, 1999; Hrdy, 2011; Kaplan et al., 2001; Mace & Sear, 2005; Richerson & Boyd, 2020), siendo esta última la propuesta por muchos estudiosos como la más genuina de *Homo sapiens* (Bogin, 1997, 1999b; Bogin & Smith, 2012; Lancaster, Kaplan, Hill, & Hurtado, 2000; A. H. Schultz, 1969).

La historia biológica humana se caracteriza por priorizar una prolongada inversión de tiempo y energía en el esfuerzo somático[10] (crecimiento, mantenimiento o supervivencia, actividad del desarrollo[11]) (Geary, 2002), postergando la reproducción (Kaplan, Hill, Lancaster, & Hurtado, 2000). Como resultado, *Homo sapiens* ha insertado dos nuevas fases vitales a lo largo de su historia evolutiva: la **niñez** y la **adolescencia** (Bermúdez de Castro et al., 2010; Bermúdez de Castro, Ramírez Rozzi, Martinón-Torres, Sarmiento Perez, & Rosas, 2003; Bock & Sellen, 2002; Bogin, 1994, 1997, 2011, 2012; Bogin & Smith, 2012; Dean et al., 2001; Hochberg, 2012; Hochberg & Albertsson-Wikland, 2008). Sin embargo, existen discrepancias sobre la exclusividad de esta última fase, como se detallará en el párrafo específico sobre la adolescencia (Leigh 1996, 2001; Watts and Gavan 1982; Zihlman et al. 2007).

Sin embargo, invertir mucha energía en crecer puede ser un hándicap si esa inversión no conlleva una mejora en la reproducción y, por lo tanto, en el *fitness*. En este sentido, la **paradoja humana** se refleja en la combinación de rasgos de estrategias de historia biológica aceleradas ("r") y ralentizadas ("K") (Ellis, Figueredo, Brumbach, & Schlomer, 2009; K. L. Kramer & Ellison, 2010). En comparación con otros mamíferos y primates de similar tamaño corporal, los *Homo sapiens* tienen más descendencia,

---

[9] Para saber más sobre diferencias en la historia biológica entre humanos y otros mamíferos y primates, consúltese entre otros (Harvey & Clutton-Brock, 1985; Isler & van Schaik, 2012; Kaplan et al., 2000; Kelley & Schwartz, 2012; Key, 2000).

[10] El concepto de esfuerzo somático hace referencia a los recursos dedicados al crecimiento físico y al mantenimiento durante el desarrollo y en la edad adulta (Geary, 2002).

[11] Con el término actividades del desarrollo se hace referencia a aquellas actividades sociales, conductuales y cognitivas desarrolladas durante las fases pre-reproductivas que promueven la supervivencia y aumentan el potencial reproductivo (Geary, 2002).

con un menor intervalo entre nacimientos y edades de destete más tempranas (Ellis et al., 2009; Isler & van Schaik, 2012; Kelley & Schwartz, 2012; Key, 2000; K. L. Kramer & Ellison, 2010; Mace & Sear, 2005). A su vez, sus crías tienen un mayor tamaño al nacer, pero son dependientes más tiempo. Por ello, empiezan a reproducirse más tarde, debido a la gran inversión somática que requieren; lo cual incrementa sus probabilidades de sobrevivir (Ellis et al., 2009; Kaplan et al., 2000; K. L. Kramer, 2014).

Toda esta inversión de energía y tiempo en estas fases supone para la especie *Homo sapiens* disponer de: un tiempo prolongado para el desarrollo de un cerebro complejo (Kuzawa et al., 2014); un tiempo mayor para adquirir habilidades complejas (Kaplan et al., 2001); y de más tiempo para aprender roles y comportamientos sociales y culturales (Bogin, 1999b; Konner & Candler Dobbs, 2010). Esto repercute enormemente en la plasticidad del fenotipo humano (Bogin, 1997; Kuzawa et al., 2014), con grandes ventajas para la adaptabilidad de la especie. Todo ello tuvo que suponer para las poblaciones pasadas una mejora en el éxito reproductivo, y/o en el éxito de su supervivencia (Bogin, 2002, 2009), pues así se compensaría el alto coste que conlleva la inserción de nuevas fases en el ciclo vital.

A continuación, pasaremos a exponer las fases del ciclo vital de los individuos subadultos, cuyo resumen se puede consultar en la Tabla 1. Posteriormente, comentaremos alguna de las hipótesis que han tratado de explicar la configuración de las primeras etapas de la vida.

Fases no-adultas del ciclo vital	Periodo (años)	Inversión somática	Inversión conductual
Infancia	0-3	Crecimiento corporal y cerebral rápido. Erupción de dientes deciduos.	Plena dependencia.
Niñez	3-7	Crecimiento corporal moderado y cerebral alto. Erupción del primer molar permanente.	Dependencia parcial. Aprendizaje de habilidades complejas.
Juventud	7-10♀ 7-12♂	Ralentización del crecimiento corporal y cerebral. Incremento de la masa grasa corporal ¥. Maduración de la locomoción bípeda ¥	Capacidad de conseguir recursos. Aprendizaje de habilidades complejas y sociales, y diferenciación de actividades por sexos*.
Adolescencia	10-18♀ 12-21♂	Crecimiento corporal alto. Diferenciación en la composición corporal por sexos (dimorfismo sexual). Erupción dental de piezas permanentes completada.	Proceso de maduración socio-sexual, intensificación en el afianzamiento de habilidades económicas, culturales y sociales.

Tabla 1. La siguiente tabla ha sido modificada de Bogin y Varea (2017). El asterisco (*) indica afirmación según los siguientes autores (Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Keith, 2006; K. L. Kramer, 2011; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010). El símbolo (¥) indica afirmación extraída de los siguientes autores (Bogin, 2010; Campbell, 2006; Froehle, Nahhas, Sherwood, & Duren, 2013; Hochberg, 2008; P. A. Kramer, 1998). El proceso de maduración en la especie Homo sapiens varía entre sociedades y épocas debido a factores nutricionales, sanitarios y ambientales (Bogin, 2011; Gluckman & Hanson, 2006b, 2006a; Hill & Hurtado, 2017; Hochberg, 2010; Mace, 2000), *por lo que tales edades son aproximadas.*

*Table 1. The table has been modified from Bogin and Varea (2017). * Statement according to the following authors (Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Keith, 2006; KL Kramer, 2011; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010). ¥ Statement taken from the following authors (Bogin, 2010; Campbell, 2006; Froehle, Nahhas, Sherwood, & Duren, 2013; Hochberg, 2008; PA Kramer, 1998). The maturation process in Homo sapiens species varies among different societies and periods due to nutritional, health and environmental factors (Bogin, 2011; Gluckman & Hanson, 2006b, 2006a; Hill & Hurtado, 2017; Hochberg, 2010; Mace, 2000), so the ages are approximate.*

3.1.1. FASES DEL CICLO VITAL DE LOS INDIVIDUOS SUBADULTOS

La primera fase del ciclo vital humano es la **infancia**[12]. Sin embargo, durante la infancia, los individuos inmaduros son prácticamente pasivos. Por lo tanto, esta etapa no se tendrá en cuenta para las investigaciones planteadas en esta tesis doctoral.

3.1.1.1. LA NIÑEZ

La niñez es el periodo posterior a la infancia, comprendido entre los 3 y los 7 años (Bogin, 2006), en el que se abandona la lactancia materna pero todavía se depende de los cuidados y los alimentos que proporcionan los progenitores y otros miembros del grupo social (Bogin, 1990, 1998; Crews & Bogin, 2010; Kaplan et al., 2000). La posibilidad de que los humanos introduzcan alimentos sólidos antes que otros primates (Humphrey, 2010), facilita que las hembras de *Homo sapiens* puedan tener y mantener más descendencia mientras el resto del grupo soporta también la crianza del niño (Bogin, 2012; Humphrey, 2010; Kaplan et al., 2000). Por ello, como formula Barry Bogin en su pregunta «¿Por qué la niñez?» (Bogin, 2012, p.554), la respuesta es que esta fase en la evolución de nuestro ciclo vital provee de una ventaja reproductiva respecto a los grandes simios, ayudando a reducir el intervalo entre nacimiento en las mujeres (Bogin, 2012).

En la especie *Homo sapiens*, la niñez se caracteriza por un descenso en la tasa de crecimiento corporal, que parece retenerse en favor del crecimiento cerebral (Kuzawa et al., 2014). Al final de este ciclo, entre los 5 y 7 años, se experimenta un pequeño estirón esquelético que se denomina *midgrowth spurt* (Bogin, 1999b; Konner & Candler Dobbs, 2010; Lejarraga, 2012). Es en este momento cuando el volumen cerebral adquiere prácticamente las dimensiones de los adultos (Crews & Bogin, 2010; Jurmain, Kilgore, & Trevathan, 2009; Larsen, 2014), aunque aún no ha terminado de madurar (B. H. Smith, 2018).

Durante la niñez, los humanos apenas presentan dimorfismo sexual respecto a su tamaño corporal (Bogin, 1994, 1999b; Forbes, 2012; Forest, 1981; Kirchengast, 2010; R. W. Taylor, Gold, Manning, & Goulding, 1997; Wells, 2007), aunque las niñas ya muestran diferencias en la cantidad de tejido adiposo corporal (Kirchengast, 2010; Rogol, Roemmich, & Clark, 2002; R. W. Taylor et al., 1997).

[12] Para más información sobre esta fase del ciclo vital humano, consúltese la siguiente bibliografía (Dunsworth, Warrener, Deacon, Ellison, & Pontzer, 2012; Lejarraga, 2012; Mateos, 2018; Portmann, 1969; Robson, Van Schaik, & Hawkes, 2006).

En esta fase, los niños y niñas empiezan a ser individuos activos dentro del grupo social (Boyette, 2010; B. S. Hewlett, 2016; Lew-Levy et al., 2017). Atendiendo a las sociedades humanas con economías basadas en la recolección y la caza, los niños y niñas comienzan a adquirir habilidades complejas a través del juego y la realización de labores productivas, necesarias para introducirse en la complejidad de los contextos adultos (Kaplan et al., 2000; Lancaster & Kaplan, 2009) sin comprometer su seguridad (Blurton Jones et al., 1989).

3.1.1.2. LA JUVENTUD

La juventud, etapa juvenil o *middle-childhood*, es una fase de transición entre los 7 años y el comienzo del estirón puberal (Bogin, 1999b) que se caracteriza por ajustes endocrinos, metabólicos y de composición corporal, que repercuten en cambios de asignaciones sociales y de maduración psicológica (Del Giudice, 2009; Hochberg, 2008).

En esta fase se ralentiza el crecimiento cerebral (Robson & Wood, 2008) y el crecimiento corporal (Hochberg, 2008, 2012), siendo la etapa con menores tasas de crecimiento de todo el período de inmadurez humana (Hochberg, 2008). No obstante, cambian las proporciones corporales, aumentando la talla de las extremidades inferiores y de la anchura de la cadera en proporción al tamaño corporal (Hochberg, 2012). Todo ello se traduce en una reducción del coste energético en actividades que dependan de la locomoción (Hochberg, 2008), que además madura completamente durante esta fase[13] (Farmer, 2003; Froehle, Nahhas, et al., 2013; Holm, Tveter, Fredriksen, & Vøllestad, 2009; Kimura & Yaguramaki, 2009; P. A. Kramer, 1998; Malina, Bouchard, & Bar-Or, 2004; Müller, Müller, Baur, & Mayer, 2013).

Probablemente, los reajustes comentados en las líneas anteriores, responden a estrategias de compensación entre crecer rápido o adquirir mayor capacidad de reserva[14], integración física, y neurológica (Crews & Bogin, 2010). Bajo esta perspectiva deben entenderse los cambios producidos en la composición de los tejidos corporales. El final de la niñez y el inicio de la etapa juvenil comienza con un aumento de la adiposidad corporal, conocida como *adiposity rebound* (Bogin, 2011; Hochberg, 2008; pero véase K. L. Kramer, Campbell, Achenbach, & Hackman, 2021). Este incremento

[13] Este tema se desarrollará en el apartado 4.1. titulado: LA LOCOMOCIÓN.

[14] Entendida la capacidad de reserva como el conjunto de recursos somáticos y energéticos que exceden los mínimos necesarios para vivir y permitir la reproducción, disponibles para un futuro, y que mejoran el éxito reproductivo (Bogin, 2009; Crews, 2003; Crews & Bogin, 2010).

se produce primero en las chicas y después en los chicos (Hochberg, 2008, 2012). Se ha sugerido que la energía antes destinada al cerebro y al crecimiento corporal ahora se acumula con el fin de soportar el costoso crecimiento acelerado de la adolescencia y la maduración sexual (Campbell, 2006).

En sociedades cazadoras y recolectoras es durante la juventud cuando comienza a incorporase progresivamente el aprendizaje de actividades diferenciadas por sexo (Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Keith, 2006; K. L. Kramer, 2011; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010), y, progresivamente, disminuyen las actividades lúdicas a favor de actividades domésticas y productivas propias de los adultos (Bock & Johnson, 2004; Boyette, 2016; Crittenden et al., 2013; Gray, 2009; Konner & Candler Dobbs, 2010; Pollom, Herlosky, Mabulla, & Crittenden, 2020)[15]. Algunos estudios han demostrado que durante esta fase, los individuos juveniles son capaces de cubrir la totalidad de sus necesidades energéticas (Froehle et al., 2019; R. S. Walker, Gurven, et al., 2006), o una cantidad muy significativa de estas (Blurton Jones et al., 1989; Crittenden et al., 2013), amortiguando el gasto energético de otros individuos del grupo (K. L. Kramer, 2011; K. L. Kramer & Ellison, 2010; Reiches et al., 2009), y posibilitando indirectamente la dedicación de un mayor esfuerzo a la crianza de nuevos individuos (Bogin et al., 2014; K. L. Kramer, 2011).

3.1.1.3. LA ADOLESCENCIA

La adolescencia es la última de las cuatro etapas pre-reproductivas del desarrollo humano (Bogin, 1995, 1998, 1999b) y, como se destaca en la literatura, es la única etapa genuina de *Homo sapiens* [16] (Bermúdez de Castro et al., 2010, 2003; Bock & Sellen, 2002; Bogin, 1994, 1997, 2011, 2012; Bogin & Smith, 2012; Dean et al., 2001; Hochberg, 2012; Hochberg & Albertsson-Wikland, 2008).

La adolescencia biológica comienza con la pubertad (Bogin, 2012), que es como se denomina a la transición entre la fase juvenil y la adolescencia (Hochberg & Belsky,

---

[15] Esta cuestión se desarrollará debidamente en el 4.2. apartado denominado: LA RECOLECCIÓN.

[16] Los antropólogos físicos y biológicos consideran el crecimiento corporal adolescente, exclusivamente humano, como la definición operativa de la adolescencia (Bogin, 1999a). Por el contrario, los primatólogos y autores como Leigh y Shea (Leigh & Shea, 1996) destacan una fase similar, con un estirón puberal, entre los chimpancés. Así, se ha detectado una fase subadulta en las hembras que dura tres años y de hasta cinco en los machos (Zihlman et al., 2007). Sin embargo, otros autores afirman que, en esta especie, se produce también un aumento perceptible en la masa corporal, aunque sin afectar a la talla (Hamada & Udono, 2002), por lo que los chimpancés carecerían de estirón puberal y del resto de cambios tan notables a nivel anatómico y fisiológico que experimenta *H. sapiens* (Locke & Bogin, 2006).

2013; Tanner, 1981). Esta varía entre los diferentes grupos humanos (R. S. Walker, Gurven, et al., 2006) según condicionantes genéticos (Biro et al., 2001; Rogol et al., 2002), o socioculturales, como la dieta, el ejercicio físico, la salud o la higiene (Baxter-Jones, Helms, Baines-Preece, & Preece, 1994; Bogin, 2011; Gluckman & Hanson, 2006b, 2006a; Hill & Hurtado, 2017; Hochberg, 2010; Mace, 2000; Rogol et al., 2002). Sin embargo, entre las sociedades industrializadas se ha encontrado mucha menos variabilidad (Thompson & Nelson, 2016).

Una de las características más visibles de la adolescencia es el crecimiento corporal (Bogin, 1999b, 2011). Si durante la niñez y la juventud el crecimiento en tamaño se había retenido, dando preferencia al crecimiento cerebral y a la inversión en tejido adiposo (Bogin, 1997), con la adolescencia, como si se quisiera recuperar el tiempo perdido, el cuerpo adquiere sus dimensiones adultas, incrementando repentinamente su altura (9-10,3 cm/año en chicos, y 7,1-9 cm/año en chicas) (Bogin, 1994; Largo, Gasser, Prader, Stuetzle, & Huber, 1978; Tanner, Whitehouse, Marubini, & Resele, 1976). Es lo que se denomina estirón puberal o *growth spurt* (Bogin, 2012).

Coincidiendo con el pico máximo del estirón puberal varían las proporciones antropométricas (Ackland & Bloomfield, 1996; Tanner, 1981). Aumenta el tamaño del tronco superior en mayor proporción que las extremidades inferiores y, posteriormente, aumenta la longitud de las extremidades superiores (S. L. Smith & Buschang, 2005). Todos los acompasamientos entre compartimentos corporales comienzan antes entre las chicas, con una diferencia de casi dos años (S. L. Smith & Buschang, 2005). Sin embargo, la duración e intensidad es mayor entre ellos, lo que explica la diferencia en tamaño durante la fase adulta (Rogol et al., 2002; Tanner, 1978).

De igual manera, también varía la composición corporal (Bogin, 1994; Wells, 2007). Entre las chicas aumenta la acumulación de tejido adiposo en las aéreas glúteo-femorales debido a los estrógenos (Cameron, 2012; Wells, 2007), y entre los chicos disminuye el tejido adiposo y aumenta la acumulación de masa magra (Rogol et al., 2002), especialmente la masa muscular (Bogin, 1994), debido al aumento de testosterona (Bogin, 1999b; Bribiescas, 2001; Griggs et al., 1989; Wells, 2007). Estos contrastes responden a las diferentes estrategias reproductivas que caracterizan a un sexo o al otro (Apicella, 2014; Bribiescas, 2001; Ellison, 2003, 2009; Lassek & Gaulin, 2007, 2009; Wells, 2007), aunque tal tendencia podría ya estar presente en etapas previas (Kirchengast, 2010; Scheffler & Hermanussen, 2018).

Desde el punto de vista del comportamiento humano, durante la adolescencia se es capaz de adquirir gran parte de los recursos energéticos para cubrir el propio crecimiento y desarrollo (Bogin, 2011, 2015; Kaplan et al., 2000), e incluso generar

excedentes para compartir con otros individuos del grupo social (Bogin, 2011, 2015; Crews & Bogin, 2010). Sin embargo, aún no se es socioculturalmente o biológicamente maduro para lograr el máximo potencial reproductivo[17] (Bogin, 1994, 2011, 2015; Crews, 2003; Cunnington, 2001). Por este motivo, la adquisición de habilidades complejas requeridas para la futura etapa reproductiva hace que la adolescencia sea una fase clave para afianzar y refinar estas habilidades (Bogin, 1994, 2015; Lancaster & Kaplan, 2009). Por ello, como estrategia característica de la historia biológica humana, además de retrasar la reproducción, la adolescencia es necesaria para asegurar el éxito en la futura reproducción (Bogin, 2003, 2012), y para albergar una mejor capacidad de reserva (Crews & Bogin, 2010).

Tras exponer qué define a las diferentes etapas que transcurren a lo largo de la vida subadulta, a continuación, se presentarán las principales hipótesis que se han construido para intentar explicar la particular configuración de estas fases en *Homo sapiens*.

3.1.2. HIPÓTESIS PARA LA INCLUSIÓN DE NUEVAS ETAPAS EN EL CICLO VITAL HUMANO

Son varias las hipótesis que se han formulado para entender la inclusión de nuevas etapas en el ciclo vital humano[18]. Sin embargo, para configurar el marco teórico de esta tesis doctoral, a continuación, se desarrollarán las hipótesis que se consideran de mayor interés para las investigaciones que se han llevado a cabo. Aunque puedan actuar de manera diferente, estas hipótesis no son excluyentes entre sí, pudiendo funcionar simultáneamente.

3.1.2.1. ECOLOGICAL RISK AVERSION HYPOTHESIS

La *Ecological risk aversion hypothesis*, desarrollada por Janson y van Schaik (1993) explica la prolongada inmadurez como una respuesta de los individuos subadultos de

[17] Como en los párrafos anteriores de este apartado, estas implicaciones hacen referencia a las sociedades de cazadores y recolectores.

[18] Para saber más de estas hipótesis se pueden consultar trabajos como los defendidos por Nicholas G. Blurton-Jones, Kristen Hawkes y James O´Connell (Hawkes et al., 1998; O'Connell et al., 1999) en torno al papel de las mujeres post-reproductivas (*Grandmother hypothesis*), o los desarrollados por Bogin y colaboradores (Bogin et al., 2014, 2015) que proponen que la prolongada inmadurez humana es el resultado de una crianza cooperativa sustentada en parientes biológicos y cuidadores sin unión consanguínea.

grupos de primates sociales a diferentes riesgos ecológicos, como la depredación y la inanición. De esta manera, manteniendo un cuerpo pequeño, evitan el riesgo de deficiencia metabólica y desarrollan habilidades sociales sin entrar en competencia intergrupal. Esta estrategia minimiza la mortalidad derivada de la dependencia alimentaria adquirida una vez alcanzada la etapa juvenil entre diversos primates (Figura 2).

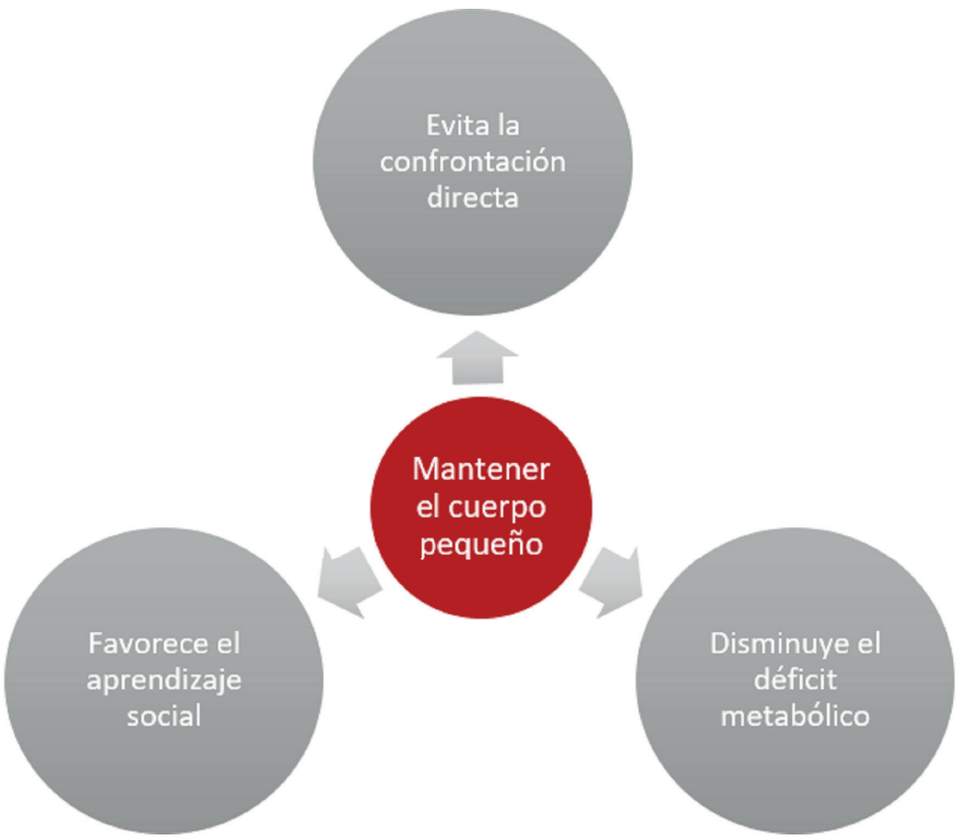


Figura 2. Principales ventajas de prolongar la inmadurez y mantener un cuerpo pequeño según la Ecological risk aversion hypothesis.

Figure 2. Main benefits of lengthening immaturity and maintaining a small body size according to the Ecological risk aversion hypothesis.

3.1.2.2. EMBODIED CAPITAL HYPOTHESIS

La prolongación de la inmadurez puede ser el resultado directo de la acción de presiones selectivas sobre esta fase. En esta línea, destaca la hipótesis del *Embodied capital* que enfatiza, como clave para explicar esta prolongación, la necesidad del aprendizaje humano en habilidades y comportamientos complejos. Según Kaplan y colaboradores (2000), la prolongación de la inmadurez y el incremento de la encefalización es la respuesta de una evolución conjunta ante ese aprendizaje complejo

(Kaplan et al., 2000; Kaplan & Robson, 2002). Crecer y desarrollarse pausadamente es el resultado necesario de la inversión somática de energía en capacidad corporal. La compensación de tal inversión y de postergar la reproducción es conseguir ser un adulto competente en habilidades necesarias que obtendrán más y mejor productividad. Además, esa productividad conseguida por los individuos inmaduros en forma de flujo de energía reduciría su mortalidad (Figura 3). Por ende, la menor productividad energética mostrada durante el aprendizaje de habilidades complejas podría equilibrarse con la futura maximización de los rendimientos energéticos, por lo tanto, el aprendizaje prolongado y la reducción de la mortalidad podrían haber ido de la mano (Kaplan & Gangestad, 2005).

Figura 3. Relación de las principales características que afectan a la historia biológica humana según la Embodied capital hypothesis.

Figure 3. Circular flow relationships between the main features that affect the human Life History according to the Embodied capital hypothesis.

3.1.2.3. POOLED ENERGY BUDGET HYPOTHESIS

Por otro lado, la hipótesis del *Pooled energy budget* (K. L. Kramer & Ellison, 2010; Reiches et al., 2009) explica de manera conjunta la combinación entre la rápida tasa de reproducción en las hembras humanas y la prolongada inmadurez de las crías. La

hipótesis explica la inversión de energía y tiempo como un flujo en ambas direcciones (Figura 4). Por un lado, la inversión en tiempo y energía de los progenitores y cuidadores hacia las crías, en línea con la crianza cooperativa (Emmott & Page, 2019; Hill & Hurtado, 2009; Hrdy, 2005, 2008, 2011), o la reproducción biocultural[19] (Bogin et al., 2014; Bogin, Bragg, & Kuzawa, 2015). Por otro lado, y en dirección contraria, otras crías mayores, con un desarrollo pausado y prolongado, ayudan ahorrando o proporcionando energía (K. L. Kramer, 2002, 2005a, 2005b), para amortiguar el coste de la reproducción (Figura 4).

Este tipo de comportamientos se da entre diferentes grupos humanos, en los cuales, niños y juveniles comienzan a desarrollar actividades de cuidados intergeneracionales y de recolección de alimentos (K. L. Kramer, 2011). De esta manera, no sólo estarían favoreciendo la reproducción de manera indirecta (Reiches et al., 2009), sino que también estarían aportando energía a su propio crecimiento somático. En esta línea, el esfuerzo indirecto en la reproducción puede ser una fuerza selectiva tanto en la vida pre- como en la post-reproductiva (Reiches et al., 2009).

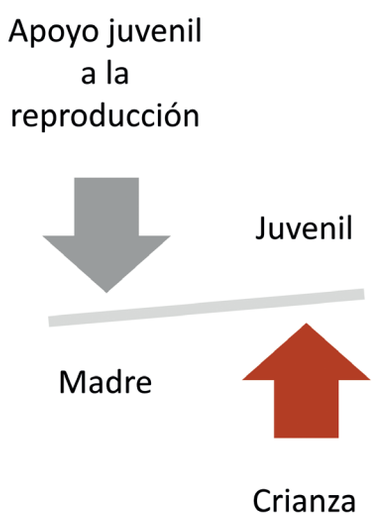


Figura 4. Soporte bidireccional en forma de energía por parte de los individuos subadultos hacia la madre, y de los criadores hacia los individuos subadultos.

Figure 4. Bidirectional support in the form of flow energy by subadult individuals towards the mothers, and in the other direction, by breeders towards subadult individuals.

[19] Según Bogin, la prolongación de la inmadurez humana estaría también sustentada en la crianza cooperativa. Sin embargo, la crianza cooperativa es una estrategia puramente biológica, en la que se involucran aquellos individuos biológicamente emparentados (Bogin, 2011), por lo que todos sus miembros mejoran su propio *fitness*. La reproducción biocultural, por el contrario, enfatiza en que la organización social humana trasciende más allá de los lazos de consanguinidad más directos (madre y padre), incluso de parientes directos (hermanos, abuelos o tíos), formándose parentescos ficticios o bioculturales (padrino, ahijado, o compadre) (Foster, 1953), que favorecen la crianza de los más pequeños.

4. LOS INDIVIDUOS SUBADULTOS COMO UNA PARTE ACTIVA DE LA POBLACIÓN. JUSTIFICACIÓN DE LAS INVESTIGACIONES

Como se ha señalado en apartados anteriores, que los individuos subadultos adquieran gradualmente roles activos dentro de una población se considera un aspecto muy relevante para comprender el progreso de las etapas de crecimiento y desarrollo humanos. Por ello, este apartado se centrará en caracterizar qué actividades físicas son las realizadas preferentemente por los individuos subadultos de un grupo humano. A raíz de este apartado se elaborarán las hipótesis de trabajo de esta tesis doctoral.

Entre la gran mayoría de los organismos, y también entre los humanos, la **actividad física** está relacionada con la necesidad de conseguir recursos energéticos, por lo que debe existir un equilibrio entre el gasto energético derivado de estas actividades y el retorno energético que proporcionan (Cordain et al., 1998), ya que es un factor determinante que afecta a la historia biológica (Caldwell, 2016; K. L. Kramer & Greaves, 2011; Urlacher, 2016) y, por lo tanto, a la ecología del comportamiento de los individuos. La necesidad de que exista una relación equilibrada entre gasto y el retorno de energía es más común en grupos humanos con economías de subsistencia, sin embargo, la conducta en torno a la actividad física en las sociedades humanas postindustriales depende tanto de factores biológicos como socioculturales y psicosociales, y de su interacción en conjunto (Guinhouya, 2012).

Esta relación entre actividad física y retorno energético no necesariamente se cumple entre los individuos subadultos de *Homo sapiens*, en parte, porque son dependientes de los recursos que otros les proporcionan (Crittenden, 2016a; Crittenden et al., 2013). Para los individuos subadultos, esto supone una oportunidad única de aprovechar los beneficios de la actividad física (desarrollo corporal, psicomotriz, cognitivo y social) sin que ello repercuta negativamente en su supervivencia. Por lo tanto, desde la perspectiva de la historia biológica, cabría esperar que el gasto en actividad física no repercuta negativamente en otros aspectos biológicos que requieren la inversión de energía (Caldwell, 2016). No obstante, existen numerosos estudios que confirman que sí existe una dicotomía entre la energía disponible para la actividad física y para el coste del mantenimiento y del crecimiento (consúltese a Urlacher, 2016, y los estudios incluidos en su trabajo).

Al igual que en otros aspectos que implican la distribución de energía, existen diferencias entre sexos en la actividad física. En muchas de las sociedades humanas industrializadas, los chicos son más activos que las chicas (Abbott & Davies, 2004; Bernhardsen et al., 2019; Gába, Mitáš, & Jakubec, 2017; Larouche et al., 2019; Mielgo-Ayuso et al., 2016; Peral-Suárez et al., 2020; Riso, Kull, Mooses, Hannus, &

Jürimäe, 2016; Sardinha, Marques, Minderico, & Ekelund, 2017; Schwarzfischer et al., 2017; Troiano et al., 2008; Zhu et al., 2019; Ziviani, MacDonald, Ward, Jenkins, & Rodger, 2008), aunque podría deberse a diferencias en el *tempo* de maduración ente sexos (Thomson, Baxter-Jones, Mirwald, & Bailey, 2003). Ellos tienden a realizar más actividad física, y a hacerla con mayor intensidad, en gran medida por las diferentes tácticas en el aprendizaje de habilidades y roles sociales entre sexos (Boulton & Smith, 1992; Geary, 2010; Lombardo, 2012; Yuki & Yokota, 2009), que podrían repercutir también en distintas estrategias de emparejamiento y reproducción (Kirchengast & Marosi, 2009). Ojiambo y colaboradores (2013) también observan esa tendencia en un grupo rural de niños y adolescentes de Kenia (Ojiambo et al., 2013). Sin embargo, en este ámbito apenas existen trabajos en sociedades con economías basadas en la recolección y la caza. Froehle et al. (2019) no encuentra tales diferencias en su estudio con grupos de cazadores y recolectores Hadza, al menos en actividades de locomoción y juego. Tiempo e intensidad también varían con la edad, aunque, en términos absolutos, los adultos destinan más tiempo e intensidad a la actividad física (Hoos, Gerver, Kester, & Westerterp, 2003; Westerterp, 2013b). Sin embargo, en relación a su tamaño corporal, son los individuos no adultos los que más actividad física realizan (Blair, 1992), aunque en episodios cortos e intermitentes (Westerterp, 2013a, 2013b).

La actividad física entre los individuos subadultos se inicia con las actividades lúdicas que, gradualmente con la edad, se reemplazan por actividades productivas, al menos entre los grupos de cazadores y recolectores (Bock & Johnson, 2004; Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gray, 2009; Hagino, 2015; K. L. Kramer, 2021; Lew-Levy, Boyette, et al., 2020; Tucker & Young, 2005). No obstante, entre los individuos subadultos de los grupos de cazadores y recolectores, apenas existe una línea divisible entre el juego y el trabajo (Crittenden, 2016a; Gray, 2009; Kamei, 2005; Lave & Wenger, 1991; Lew-Levy & Boyette, 2018; Lew-Levy et al., 2017; Tucker & Young, 2005). La ventaja del juego frente a las actividades productivas es que permite la práctica de actividades adultas sin que con ello se comprometa la integridad de los individuos (Lew-Levy et al., 2017). Por ello, la puesta en práctica de unas actividades u otras es imprescindible de igual manera para el aprendizaje de habilidades complejas (Bock, 2002b; Bock & Johnson, 2004; Hagino, 2015; Lew-Levy & Boyette, 2018).

4.1. LA LOCOMOCIÓN

La **locomoción bípeda** es la base del movimiento humano y está implícita en la mayoría de las actividades diarias, tanto en sociedades humanas postindustriales

(Barazesh & Ahmad Sharbafi, 2020; King, Bentley, Thornton, & Kavanagh, 2015; Lakka & Laaksonen, 2007; Owen, Humpel, Leslie, Bauman, & Sallis, 2004; Siegel, Brackbill, & Heath, 1995; Tudor-Locke, Johnson, & Katzmarzyk, 2009), como en los grupos de cazadores y recolectores. La locomoción es necesaria para jugar, correr, recolectar, cazar o trasladarse (Bouterse & Wall-Scheffler, 2018; Malina & Little, 2008), todas ellas, actividades imprescindibles en un modo de subsistencia tradicional (Cordain et al., 1998). Por ello, los humanos destinan la mayor parte del coste energético de la actividad física a la locomoción (Passmore & Durnin, 1955). Así, se propone que la locomoción bípeda ha labrado la anatomía, la fisiología y las conductas humanas, destacando el hecho de que habría evolucionado bajo presiones selectivas hacia una mayor eficiencia (Pontzer, Raichlen, & Sockol, 2009). Por otro lado, el ahorro energético derivado de la locomoción bípeda, frente a otras formas de locomoción (Cordain et al., 1998; Rodman & McHenry, 1980), podría haber moldeado también la historia biológica de los humanos (Steudel-Numbers & Tilkens, 2004).

Dado que se dedica mucho tiempo a las actividades de locomoción, la energía gastada y **la velocidad** alcanzada al caminar influyen en aspectos importantes de la movilidad individual y grupal (Costa, 2010; Wall-Scheffler, 2012). Según Wagnild y Wall-Scheffler (Wagnild & Wall-Scheffler, 2013; Wall-Scheffler, 2012), los cambios en la velocidad al caminar o el ahorro de energía, deberían tener consecuencias importantes en la composición de los grupos de forrajeo (Wagnild & Wall-Scheffler, 2013), según el sexo o la edad (Bouterse & Wall-Scheffler, 2018; Wagnild & Wall-Scheffler, 2013). Por ello, y debido a que, a diferencia de la mayoría de los animales vertebrados, la locomoción humana necesita años para madurar (Carrier, 1996; Inman, 1966), la velocidad y el coste de la locomoción de los más jóvenes pueden estar explicando diferencias en las conductas de movilidad y forrajeo entre gran parte de los grupos de cazadores y recolectores.

La locomoción bípeda comienza en los primeros estadios de nuestro desarrollo (Malina et al., 2004; Yaguramaki & Kimura, 2002; Zelazo, 1983). Entre los individuos infantiles, la marcha bípeda comienza entre los 9 y 17 meses de edad (Lacquaniti, Ivanenko, & Zago, 2012; Malina et al., 2004; Yaguramaki & Kimura, 2002). Sin embargo, su locomoción difiere de la adulta en varios rasgos biomecánicos (consúltese a Cowgill, Warrener, Pontzer, & Ocobock, 2010; Frost, Dowling, Dyson, & Bar-Or, 1997; Ivanenko et al., 2004; Lacquaniti et al., 2012; Rodriguez, Chagas, Silva, Kirkwood, & Mancini, 2013; Shefelbine, Tardieu, & Carter, 2002; Tardieu, 1998), lo que conlleva un mayor gasto energético por unidad de peso (Cavagna, Franzetti, & Fuchimoto, 1983; Waters, Hislop, Thomas, & Campbell, 1983), bien porque requieren de mayor trabajo muscular para mantener una velocidad pareja a la de los adultos (Cavagna

et al., 1983; Frost et al., 1997; Schepens, Bastien, Heglund, & Willems, 2004), o bien porque contienen proporcionalmente más masa metabólicamente activa, en relación a su tamaño corporal (Waters et al., 1983).

Sin embargo, como se ha descrito en párrafos anteriores, las proporciones corporales cambian en la fase juvenil (a partir de los 7 años) (Bogin, 1999b; Bogin & Varela-Silva, 2010; Busscher et al., 2011; Coelho e Silva, Figueiredo, Elferink-Gemser, & Malina, 2010; Hattori, Hirohara, & Satake, 2011; P. M. Kelly & Diméglio, 2008; Malina et al., 2004; Tanner, 1978; Ulijaszek, Preece, & Johnston, 1998). Estos cambios afectan al paso durante la locomoción (Adolph & Avolio, 2000; Adolph, Vereijken, & Shrout, 2003; Bogin & Varela-Silva, 2010) y, de acuerdo al modelo de péndulo invertido que caracteriza a la marcha humana adulta (Cavagna, Saibene, & Margaria, 1963; Kuo, Donelan, & Ruina, 2005) (véase Figura 5), también afectan a la velocidad durante la locomoción bípeda (Norlin, Odenrick, & Sandlund, 1981). De esta forma, se ha propuesto que los individuos juveniles tienen ya una locomoción prácticamente madura (Froehle, Nahhas, et al., 2013; Holm et al., 2009; P. A. Kramer, 1998; Malina et al., 2004; Müller et al., 2013), alcanzando velocidades similares a las adultas (DeJaeger, Willems, & Heglund, 2001; Froehle, Nahhas, et al., 2013).

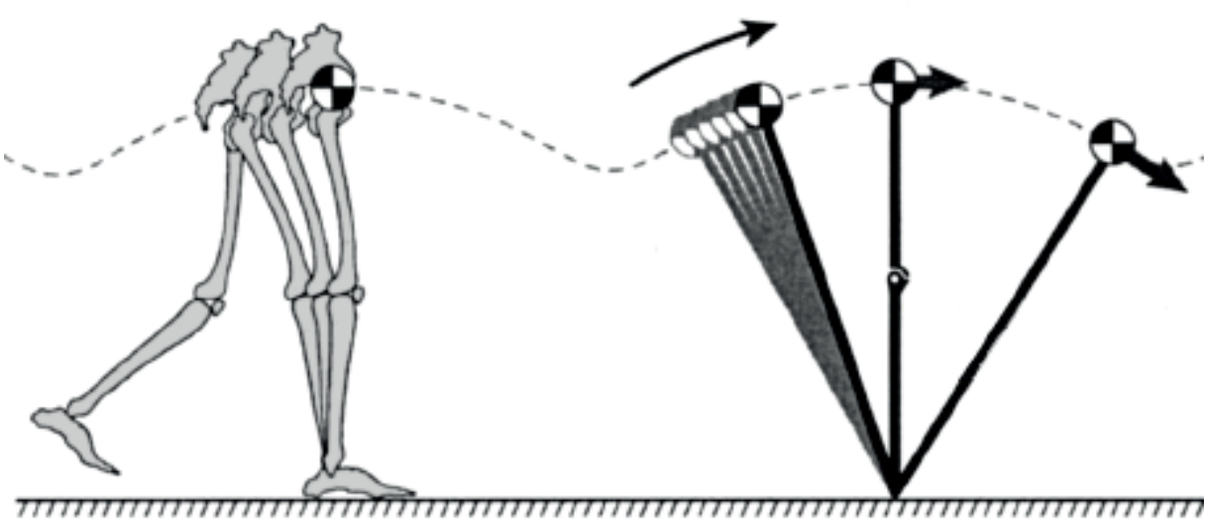


Figura 5. Modelo simplificado de locomoción bípeda humana representado por un péndulo invertido. El modelo de péndulo invertido simplifica la dinámica del movimiento del centro de masa (círculo) durante una sola fase de apoyo (Kagawa & Uno, 2010). La línea discontinua representa la trayectoria del centro de masa. Imagen extraída de Omer, Hashimoto, Lim, & Takanishi (2014).

Figure 5. Inverted pendulum model that characterizes the human bipedal locomotion. The inverted pendulum model simplifies the dynamics of the movement of the center of mass (circle) during a single phase of support (Kagawa & Uno, 2010). The dashed line represents the path of the center of mass. Illustration from Omer, Hashimoto, Lim, & Takanishi (2014).

Como una posible consecuencia de estas mejoras en la marcha, los individuos juveniles comienzan a practicar roles sociales de los adultos (Hochberg, 2008, 2012). Principalmente, los individuos juveniles de las sociedades cazadoras y recolectoras desarrollan actividades de apoyo, como el cuidado intergeneracional (Konner & Candler Dobbs, 2010), pero también actividades de subsistencia del ámbito adulto, ya sea con otros individuos de edades similares, pero también con adultos (Bird & Bliege Bird, 2002, 2005; Bliege Bird & Bird, 2002; Boyette, 2016; Crittenden, 2016a; Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Gosso, Otta, Leite Ribeiro, & Bussab, 2005; Gray, 2009; Kamei, 2005; Keith, 2006; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010; Tucker & Young, 2005).

Por todo ello, la implicación de los individuos subadultos en estas actividades se puede considerar de gran importancia. No obstante, no hay, hasta el momento, trabajos que se centran en la influencia que puede tener la velocidad y el coste energético de la locomoción de los más jóvenes en las estrategias de movilidad de un grupo (véase Wagnild & Wall-Scheffler, 2013; Wall-Scheffler, 2012, para los adultos).

4.2. LA RECOLECCIÓN

La recolección es una de las primeras **actividades productivas** que acometen los individuos subadultos entre los grupos de cazadores y recolectores, comenzando durante la niñez (Bliege Bird & Bird, 2002; Blurton Jones et al., 1989; Blurton Jones & Marlowe, 2002; Bock, 2002b; Crittenden et al., 2013; Hawkes et al., 1995; K. L. Kramer, 2002, 2005a, 2005b; Robinson, Lee, & Kramer, 2008; Tucker & Young, 2005), ya sea solos o acompañados por otros individuos (Blurton Jones et al., 1994b, 1994a; Hagino, 2015) (Figura 6). Los niños y niñas recolectan una gran variedad de alimentos, como frutos carnosos, frutos secos y semillas, tubérculos y raíces, o legumbres (Bird & Bliege Bird, 2005; Blurton Jones & Marlowe, 2002; Crittenden et al., 2013; Hawkes et al., 1995; Tucker & Young, 2005). En ocasiones, cerca del campamento, evitando peligros como los depredadores y la falta de recursos hídricos (Blurton Jones et al., 1994a). Pero, en otros casos, cada vez más alejados del campamento según aumenta la edad (Hagino & Yamauchi, 2014). No solo son capaces de captar una gran variedad de recursos, además, pueden aportar una parte importante de energía en forma de alimento (Blurton Jones et al., 1994b; Crittenden et al., 2013; Draper & Cashdan, 1988; Froehle et al., 2019; Hawkes et al., 1995; Robinson et al., 2008), ya sea para su propio mantenimiento, o para otros individuos del grupo (K. L. Kramer & Ellison, 2010; Reiches et al., 2009). No obstante, varios autores aseguran

que aún están lejos de alcanzar la ratio de captación de los adultos (Kaplan et al., 2000; Tucker & Young, 2005).

Con la etapa juvenil, y de la mano de la maduración del aparato locomotor, como previamente se ha resaltado, los individuos subadultos acometen nuevas actividades productivas (Hochberg, 2008). En este caso, chicas y chicos comienzan a desarrollar actividades diferentes (Crittenden et al., 2013) y a enfocarse en diferentes objetivos (Froehle et al., 2019). En ciertas sociedades de cazadores y recolectores, ellos comienzan a acompañar a los hombres adultos en actividades como la caza (Gray, 2009). Por otro lado, ellas mejoran sus actividades de recolección de frutas, vegetales y tubérculos, aumentando su productividad con la edad (Kaplan et al., 2000; Tucker & Young, 2005), a la vez que, en ocasiones, acompañan a los hombres en la caza (Konner, 2005).

Figura 6. Foto a) extraída de la web www.livescience.com, con el consentimiento de Brian M. Wood, que muestra un niño Hadza extrayendo tubérculos en compañía de un adulto. Foto b) extraída de Kramer y Ellison (2010) que muestra un niño Pumé sosteniendo un conjunto de peces capturados.

Figure 6. Photo a) taken from the website www.livescience.com, with the consent of Brian M. Wood, showing a Hadza child extracting tubers with an adult. Photo b) taken from Kramer and Ellison (2010) that shows a Pumé boy holding a set of caught fishes.

Como ya se ha mencionado en el apartado de la Ecología del Comportamiento Humano, son pocas las investigaciones que se centran en tratar de entender qué motivos hay tras el inicio de la división sexual de las tareas productivas. Estos trabajos suelen enfocarse en el aprendizaje de estas actividades y ciertos roles sociales por parte de los subadultos (Boyette, 2013; Lew-Levy, Boyette, et al., 2020; Lew-Levy et al., 2019; Lew-levy et al., 2020). También se ha planteado la productividad de estos individuos, cuantificando el retorno energético de ciertas actividades y estimando el coste de las mismas para hablar de eficiencia de la captación (Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019). Sin embargo, en ningún caso, se ha cuantificado objetivamente el coste calórico de estas actividades. En individuos adultos, investigaciones con enfoque similares han tratado de entender si posibles diferencias metabólicas entre sexos explican la división en ciertas actividades de locomoción y transporte implícitas también en el forrajeo (Prado-Nóvoa, Rodríguez, Vidal-Cordasco, Zorrilla-Revilla, & Mateos, 2020). No obstante, otros autores han propuesto que la división en la organización de tareas puede deberse a cuestiones que vayan más allá de lo puramente biológico o fisiológico (Boserup, 1970; citado en Deere, 1982). Así, se puede considerar que son muchos los enfoques todavía por explorar para intentar entender el inicio de la división sexual de tareas y la relevancia del aprendizaje de ciertas actividades de forma temprana. Principalmente, hasta el momento, no se ha publicado ningún trabajo que mida el coste de actividades implícitas en la recolección para ver si, posibles diferencias en el gasto energético entre sexos, explican el inicio de la división de ciertas tareas. Por otro lado, tampoco existen muchos trabajos que se centren en medir objetivamente el coste y estimen la productividad de ciertas actividades extractivas para testar si existen diferencias entre sexos que permitan cuantificar el aporte de recursos de los individuos subadultos.

5. OBJETIVOS DE INVESTIGACIÓN

A partir de las bases teóricas expuestas en los apartados de la Introducción y de la información recogida en el apartado de Justificación, la presente tesis doctoral tiene como objetivo general comprender, a partir del estudio de la energía, cómo los individuos subadultos aprenden y se involucran en actividades de subsistencia importantes entre los grupos de cazadores y recolectores, y cómo las demandas energéticas de estos individuos moldean su ecología del comportamiento. Para responder a este objetivo general, estudiando a un grupo de individuos subadultos de Burgos y otras provincias limítrofes, se han establecido una serie de objetivos específicos.

- Objetivo 1. Conocer si el inicio de la división de labores por sexo puede ser explicado por diferencias energéticas en base al gasto y el retorno. Para conseguir este primer objetivo será necesario:

  a) Evaluar el gasto energético en la simulación de diferentes actividades de subsistencia, para hacer inferencias en poblaciones subadultas de grupos de cazadores y recolectores, teniendo en cuenta la eficiencia por sexo.

  b) Discutir e hipotetizar el inicio de la división de labores encontrada en estudios centrados en individuos subadultos cazadores y recolectores de acuerdo a los resultados aquí obtenidos.

- Objetivo 2. Conocer el papel activo de los individuos subadultos en la productividad de un grupo humano y testar su capacidad de cubrir el coste energético de una actividad extractiva. Para conseguir este segundo objetivo será necesario:

  a) Evaluar el retorno energético de determinados recursos alimenticios subterráneos para valorar la eficacia de la actividad de extracción.

  b) Comparar los resultados con datos obtenidos en estudios sobre cazadores y recolectores en los que se detalla la productividad de estos individuos subadultos.

- Objetivo 3. Conocer cómo el metabolismo de los humanos subadultos limita la movilidad y la puesta en marcha de actividades que dependen de la locomoción en grupos humanos. Para conseguir este tercer objetivo será necesario:

  a) Evaluar la velocidad óptima al caminar y la energía gastada en dicha velocidad, comparando con los datos de adultos extraídos de otras investigaciones.

  b) Discutir aspectos sobre la movilidad y la puesta en marcha de actividades que involucran la locomoción en grupos cazadores y recolectores.

Con todo ello, se propondrá finalmente cómo características particulares de la historia biológica humana son ventajosas a la hora de poner en marcha conductas complejas características de la especie *Homo sapiens*.

1. *SUMMARY OF THE CHAPTER 1. INTRODUCTION*

Energy is a key limiting factor in the relationships between an organism and its environment, and metabolism is the physiological process by which the organism processes energy from the environment and distributes it among its vital needs (Pettersen et al., 2018, 2016). *Therefore, energy consumption and allocation have many consequences on human Life History (Biology) and human behavioural ecology (Culture).*

The influence of energy on human Life History has been broadly studied, both in the past and in the present, trying to explain some peculiar traits. One of these traits is the long immature phase that includes two new stages, childhood and adolescence. Among other advantages of these phases, it is proposed that humans increase their brain but also their body size. Besides, immatures add complex skills and roles, required to exploit and adapt to different environments, improving their phenotypic plasticity. Long periods of learning and refinement of knowledge endow humans with this greater plasticity, in large part, due to their great brain capacity. Therefore, most human behaviours are learned during these phases of immaturity.

For instance, children in hunter-gatherers' societies start to develop adult activities "learning-by-doing", through imitation, playing or directly producing. This usually happens during the end of the childhood. At the beginning of the juvenile phase, they divide their labours by sex and, then, along with the maturation of locomotion, they join to male or female adult's chores, for example hunting. Differences in energy expenditure may be shaping the beginning of these behaviours. However, there are not many examples within human behavioural ecology that focus on studying the relationship between the energy demands and this conduct in immature individuals.

Some investigations have focused on understanding child productivity based on environmental, social, somatic, and ontogenetic issues. Other researches have evaluated how certain behaviours would affect human Life History. Nevertheless, there are hardly any cases that have measured the energy cost of activities in immature individuals directly.

The main intention of this dissertation is to bring some light to this void. Thus, we have developed several physical activities and we have directly measured the energy costs, and in some cases estimated their efficiency (cost per productivity). In this line, gathering fruits or tubers are common activities developed by different ages and sexes. However, they start to diverge, as previously highlighted. On the other hand, locomotion is a basic activity in most hunter gatherer daily activities. Therefore, non-adult speed and energy expenditure during walking would have consequences on group composition during mobility or foraging activities.

Based on these premises, this doctoral thesis wants to achieve several objectives within the theoretical framework of human behavioural ecology and human energetics.

First of all, we want to know if the beginning of the division of labour by sex can be explained by energy differences based on energy expenditure and efficiency. To achieve this first objective, it will be necessary:

a) *To evaluate the energy expenditure simulating different subsistence activities in order to make inferences in non-adult individuals from different groups of hunter-gatherers, taking into account the efficiency by sex.*

b) *To discuss and hypothesize the onset of the division of labour found in studies about non-adult hunter-gatherers according to the results obtained here.*

On the other hand, we want to know the active role of non-adult individuals in the productivity of a human group and test their ability to cover the energy cost of an extractive activity. To achieve this second objective, it will be necessary:

a) *To evaluate the energetic return of certain underground storage organs to assess the efficiency of an extractive activity.*

b) *To compare the results found with those obtained by studies focused on non-adult hunter-gatherers in which their productivity is detailed.*

Finally, we want to know how the metabolism of non-adult Homo sapiens limits mobility and the starting-up of the activities that depend on locomotion in human groups. To achieve this third objective, it will be necessary:

a) *To evaluate the optimal locomotion speed and the energy expended on that speed, comparing it with adult data from other studies.*

b) *To discuss aspects of mobility and the implementation of activities that involve locomotion in hunter-gatherer groups.*

With all this, it will finally be discussed how particular features of the Human Life History are beneficial when initiating some complex behaviours specifics of the Homo sapiens species.

Capítulo

2. Métodos

Para llevar a cabo los objetivos previamente planteados para esta tesis doctoral, se han utilizado datos de dos estudios experimentales que incluyen actividades diferentes. A continuación, se presentarán los sujetos de estudio y el conjunto de metodologías empleadas a lo largo de toda la investigación.

1. SUJETOS DE ESTUDIO

El conjunto de las dos pruebas experimentales con datos incluidos en esta tesis doctoral ha requerido de la participación de 118 voluntarios y voluntarias, con edades comprendidas entre los 7 y 14 años. Todos los datos de los voluntarios están registrados en EVOBREATH DataBase (Mateos, Prado-Nóvoa, Vidal-Cordasco, Zorrilla-Revilla, & Rodríguez, 2016), gestionada por los doctores Ana Mateos y Jesús Rodríguez (CENIEH). Los dos estudios experimentales, liderados por la Dra. Ana Mateos, "El gasto energético de la realización de actividades combinadas en niños y adolescentes-Gymkana prehistórica" (Proyecto BioE5-CEIC 1586) y "Velocidad óptima de la locomoción en niños y adolescentes" (Proyecto BioE8-CEIC 1815), fueron llevados a cabo en el Laboratorio de BioEnergía y Análisis de Movimiento (LabBioEM) del CENIEH en los años 2016, 2017 y 2018. En la Tabla 2 se resume la distribución de la muestra entre las diferentes pruebas experimentales realizadas.

Proyecto	Prueba	♂ n	Edad (SD)	♀ n	Edad (SD)	Fecha
BioE5-CEIC 1586	Simulación Recolectar Simulación Extraer tubérculos	25	10,94 (2.19)	17	10,56 (2,04)	01/07/2016–15/09/2016
BioE8-CEIC 1815	Velocidad óptima de la locomoción	39	10,94 (2.12)	37	10,79 (2,07)	01/07/2017–15/09/2018
	Total	64	10,91 (2.16)	54	10,63 (2,05)	01/07/2016–15/09/2018

Tabla 2. Resumen de las principales características de la muestra, con la distribución de edades medias y desviación típica (SD) por cada sexo, de los sujetos participantes en las dos pruebas experimentales con datos incluidos en esta tesis doctoral (Proyecto BioE5-CEIC

1586= "El gasto energético de la realización de actividades combinadas en niños y adolescentes-Gymkana prehistórica"; Proyecto BioE8-CEIC 1815= "Velocidad óptima de la locomoción en niños y adolescentes").

Table 2. Summary of the main sample features, with the mean ages and standard deviation (SD) by sex, for the two experimental studies which data were included in this Ph.D. dissertation (Project BioE5-CEIC 1586 = "The energy expenditure of carrying out combined activities in children and adolescents-Prehistoric Gymkhana"; Project BioE8-CEIC 1815 = Optimal speed of locomotion in children and adolescents.

Debido a la gran cantidad de abreviaturas utilizadas en esta tesis doctoral, pero también en este campo de estudios, muchas de ellas préstamos del inglés, se ha realizado un resumen en forma de tabla, para facilitar la lectura del texto (Tabla 3).

Abreviatura	Significado
TEE	Energía diaria total (del inglés, *total energy expenditure)*
BMR	Gasto o tasa metabólica basal (del inglés, *basal metabolic rate)*
RMR	Gasto metabólico en reposo (del inglés, *rest metabolic rate*)
AEE	Gasto energético de la actividad (del inglés, *activity energy expenditure*)
EE	Gasto energético (del inglés, *energy expenditure*)
BIA	Bioimpedancia Eléctrica (del inglés, *Bioelectrical impedance analysis*)
FFM	Masa magra (del inglés, *fat free mass*)
FM	Masa grasa (del inglés, fat mass)
BIL	Anchura bi-ilíaca (del inglés, *bi-iliac breadth*)
FL	Longitud del fémur (del inglés, *femur lenght*)
r^2	Coeficiente de determinación
ANOVA	Análisis de la varianza (del inglés, *analysis of variance*)
IE	Índice de eficiencia
kcal	Kilocalorías
RQ	Cociente respiratorio (del inglés, *respiratory quotient*)
$Gross_{COT}$	Coste bruto del transporte (del inglés, *gross cost of transport*)
$minGross_{COT}$	Coste bruto mínimo del transporte (del inglés, *minimum gross cost of transport*)
$CosteBruto_{CAVAR}$	Coste energético bruto de cavar
$CosteNeto_{CAVAR}$	Coste energético neto de cavar
OLS	Velocidad óptima de la locomoción (del inglés, *optimal locomotion speed*)
n	número de la muestra
SD	Desviación estándar o típica (del inglés, *standard deviation*)
SS	Suma de cuadrados (del inglés, *sum of squares*)
DF	Grados de libertad (del inglés, *degree freedom*)

Tabla 3. Resumen del conjunto de abreviaturas más utilizadas en esta tesis doctoral.

Table 3. Summary of the main set of abbreviations used in this manuscript.

2. MÉTODOS

Aunque cada prueba experimental presenta sus particularidades, a continuación, se describen aquellos métodos comunes a todas las pruebas experimentales, para, finalmente, concretar en aquellos específicos por cada prueba.

2.1. MÉTODOS DE COMUNICACIÓN PARA LA CAPTACIÓN DE VOLUNTARIOS/AS

Todas las pruebas contenidas en los proyectos experimentales fueron realizadas por participantes voluntarios. La participación de voluntarios dificulta el reclutamiento pues hay que adecuarse a su disponibilidad. Este problema se magnifica si los voluntarios son participantes menores de edad. En primer lugar, los participantes menores de edad deben acudir a las mediciones acompañados por un tutor legal. En segundo lugar, durante la mayor parte del año, los participantes menores de edad deben acudir a recibir la educación obligatoria, lo que restringe los horarios matinales. Uniendo estos dos requisitos, el problema aumenta. La solución a estos problemas fue desarrollar las pruebas experimentales durante los meses de julio, agosto y septiembre, meses en los que los voluntarios no acuden a recibir la educación obligatoria y los tutores pueden disponer de días de vacaciones.

Los medios necesarios para captar voluntarios tuvieron un doble objetivo, los participantes y sus tutores. Los medios disponibles para captar voluntarios fueron los mismos para todas las pruebas.

Inicialmente, se colocaron carteles y se facilitaron panfletos informativos en espacios públicos susceptibles de ser utilizados por ambos objetivos a reclutar. Entre estos espacios se encuentran: centros cívicos, bibliotecas, polideportivos, gimnasios y piscinas municipales. Ciertos colegios también participaron publicitando nuestra información. Simultáneamente, se dispusieron de diferentes anuncios en redes sociales, como *Facebook* o *Twitter*, tanto en cuentas propias como en las de diferentes instituciones que ayudaron a la difusión. De igual manera, medios de difusión locales, autonómicos, y nacionales, se hicieron eco de las pruebas experimentales, por lo que facilitaron la difusión de las mismas (Figura 7).

Figura 7. Principales materiales utilizados para la captación de participantes a lo largo de las pruebas experimentales.

Figure 7. Main materials used to recruit participants throughout the experimental tests.

2.2. ACCESO Y PARTICIPACIÓN

Los proyectos experimentales fueron enviados por la Dra. A. Mateos al Comité Ético del Hospital Universitario de Burgos (HUBU) para recibir su aprobación y garantizar el

cumplimiento de la legislación vigente sobre la toma, almacenamiento y utilización de datos personales de los voluntarios. Todos los participantes acudieron al Laboratorio de BioEnergía y Análisis de Movimiento (LabBioEM) del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) en Burgos, para participar en las pruebas experimentales, posteriormente a que fuera aprobada la solicitud de acceso a la infraestructura que la Dra. Ana Mateos presentó en los años 2016, 2017 y 2018 al ICTS-CENIEH.

De igual manera, cada voluntario/a y tutor/res legales fueron debidamente informados sobre los procedimientos de medición que serían utilizados, de los criterios de exclusión, y de la finalidad científica de la recogida de los datos medidos. Para poder participar, cada tutor legal, y los voluntarios/as mayores de 12 años, debían aceptar formalmente la toma de datos para realizar las investigaciones. Todo ello se formalizaba mediante la firma del Consentimiento Informado. En el caso de tomar algún tipo de registro gráfico (foto o video), debían firmar un segundo consentimiento de toma de imágenes. Al tratarse de menores de edad, las imágenes y otros archivos gráficos fueron posteriormente modificados para no facilitar la identidad del voluntario. Todos los proyectos experimentales (IP. Dra. Ana Mateos) han sido aprobados por el Comité Ético del Hospital Universitario de Burgos (Proyecto BioE5-CEIC 1586 y Proyecto BioE8-CEIC 1815).

Se han seguido los protocolos experimentales estandarizados y previamente utilizados para otros trabajos de índole científica, establecidos por la Dra. Ana Mateos desde el año 2011. Los protocolos establecidos consistían en un Protocolo de Antropometría, un Protocolo de Composición Corporal y un Protocolo de Calorimetría Indirecta Ventilatoria

Previamente a la realización de los protocolos experimentales, los voluntarios/as debían cumplir con los criterios de inclusión y quedar exentos de los criterios de exclusión, como se detalla a continuación.

- Acudir en horario matinal, en estado post-absortivo, sin haber realizado ninguna actividad física 4 horas antes de acudir al LabBioEM.
- Cumplir con las edades especificadas para cada prueba experimental (7-14 años).
- No sufrir ninguna patología que pueda afectar al metabolismo.
- No consumir medicación que pueda alterar el metabolismo.
- No acudir durante la menstruación (en el caso específico de las voluntarias).

2.3. PROTOCOLO DE ANTROPOMETRÍA

La antropometría es el método más utilizado para medir la variación física humana (Ulijaszek & Komlos, 2010). Debido a la diversidad biológica humana, el interés por la caracterización humana hunde sus raíces en la antigüedad, con los primeros tratados clásicos sobre la representación del cuerpo humano en las artes figurativas (M. Squire, 2011), o el estudio de las proporciones humanas desde la estética en el Renacimiento, bajo la capa de grandes artistas-humanista como Leon Battista Alberti (Röhrl, 2000), Leonardo da Vinci (Belt, 1969), o Durero (Röhrl, 2000).

Sin embargo, el uso de las proporciones corporales desde una perspectiva científico-médica comienza en el siglo XVII con Johann Sigismund Elsholtz, quien en su tratado *Anthropometria* propone el uso de instrumentos necesarios para determinar mediciones del cuerpo humano (Ulijaszek & Mascie-Taylor, 2005). El uso de las técnicas antropométricas se generalizó en el siglo XVIII, en un contexto de colonialismo europeo. Las descripciones físicas durante este siglo sirven para categorizar la variabilidad humana en función de "razas" según sus descripciones morfométricas. Por ejemplo, Carl Von Linné "Linneo" (1767) categoriza en cuatro segmentos a la humanidad: *Homo sapiens americanus*, *Homo sapiens asiaticus*, *Homo sapiens africanus*, *Homo sapiens europeanus,* según son sus diferencias físicas. No obstante, no es hasta el siglo XIX cuando la antropometría se desprende de la mera descripción visual para formalizar su intención científica, mediante la cuantificación de dicha variación biológica. Ya en el siglo XX, más concretamente en su segunda mitad, la disciplina adquiere su estatus actual coincidiendo con su interés en las ciencias de la salud (Tanner, 1981). Es igualmente, en estos años, cuando la disciplina toma su importancia dentro de la antropología biológica. El replanteamiento de la antropometría para la investigación de la adaptabilidad humana refleja el interés por comprender los procesos de selección natural que impulsan a la adaptación en diferentes contextos ecológicos a través de la plasticidad física humana (Ulijaszek & Komlos, 2010).

En el desarrollo de esta tesis doctoral, la antropometría va a ser un método necesario para caracterizar la muestra utilizada, y comprender cómo las estructuras corporales humanas afectan al gasto energético (Leonard, 2010), y consecuentemente, nuevos conocimientos sobre la variedad de las estrategias adaptativas humanas.

Para la realización del protocolo antropométrico los materiales utilizados para medir los segmentos del cuerpo fueron:

- Un estadiómetro Harpenden (Holtain Limited) ajustado a 0,1 cm, mediante el cual se obtuvo la altura corporal (cm) de cada participante.

- Una báscula digital ajustada a 0,1 kg para medir la masa corporal (kg) de cada participante.
- Un antropómetro Harpenden (Holtain Limited) (Ilustración 2), para medir las distintas secciones corporales (cm) que se han requerido para nuestros estudios.
- Una cinta métrica Harpenden (Holtain Limited), para medir las principales circunferencias (cm) de las diferentes secciones corporales requeridas (ver Figura 8).

Los protocolos antropométricos que se han llevado a cabo son los especificados por Eston and Reilly (2009), la *National Health and Nutrition Examination Survey* (National Health and Nutrition Examination Survey (NHANES), 2009), y el manual *Anthropometrica* (Norton & Olds, 1996). Las medidas fueron realizadas sobre los tramos corporales del lado dominante de cada voluntario/a.

Los segmentos corporales se describen a continuación, con su representación gráfica y su abreviatura, en inglés, utilizadas a lo largo del texto (ver Figura 9). Para la mayoría de las mediciones de los segmentos corporales, la posición que se requirió fue la siguiente: voluntario en pie, con las extremidades superiores a ambos lados del cuerpo, y sus palmas y dedos de las manos rectas, proyectándose hacia la superficie del suelo. La cabeza recta y mirando hacia el frente. Empero, en los casos que requirió de otra posición, se especifica en cada descripción.

- Peso corporal (*Body mass*): Es la fuerza de atracción originada por la aceleración de la gravedad que actúa sobre el punto de apoyo de la masa de un cuerpo. El vector, apunta al centro de la tierra.
- Altura corporal (*Height*): Es la distancia máxima vertical desde la superficie de sustentación hasta la parte superior y más prominente de la cabeza (vértex).
- Anchura biilíaca (*Bi-iliac Breadth*–BIL): distancia máxima horizontal entre los puntos más laterales de los tubérculos ilíacos, sobre el borde superior de la cresta ilíaca.
- Longitud del fémur (*Femur Length*–FL): Distancia máxima vertical desde el trocánter mayor femoral hasta el punto tibial lateral.

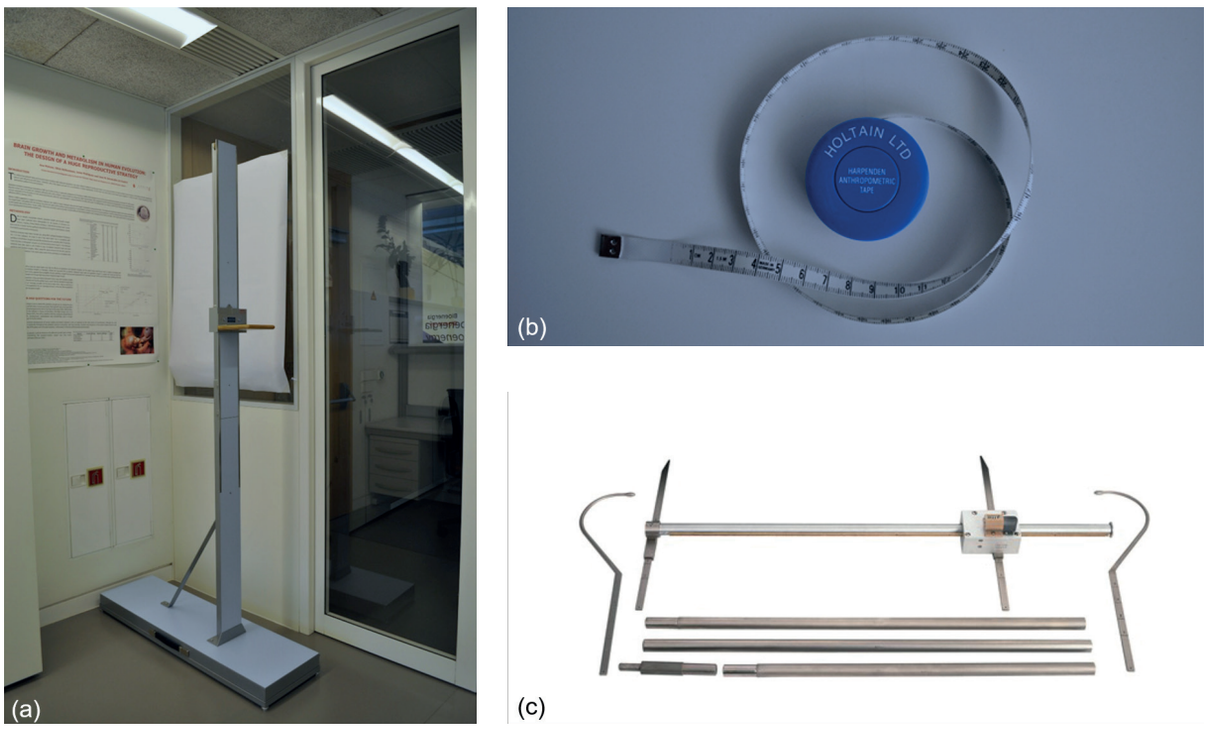


Figura 8. Instrumental utilizado durante el protocolo. (a) Estadiómetro, (b) cinta métrica, y (c). antropómetro. Fotos hechas por O. Prado-Nóvoa y G. Zorrilla-Revilla.

Figure 8. Anthropometric tools used during the protocol. (a) Stadiometer, (b) tape measure, and (c) anthropometer. Photos made by O. Prado-Nóvoa and G. Zorrilla-Revilla.

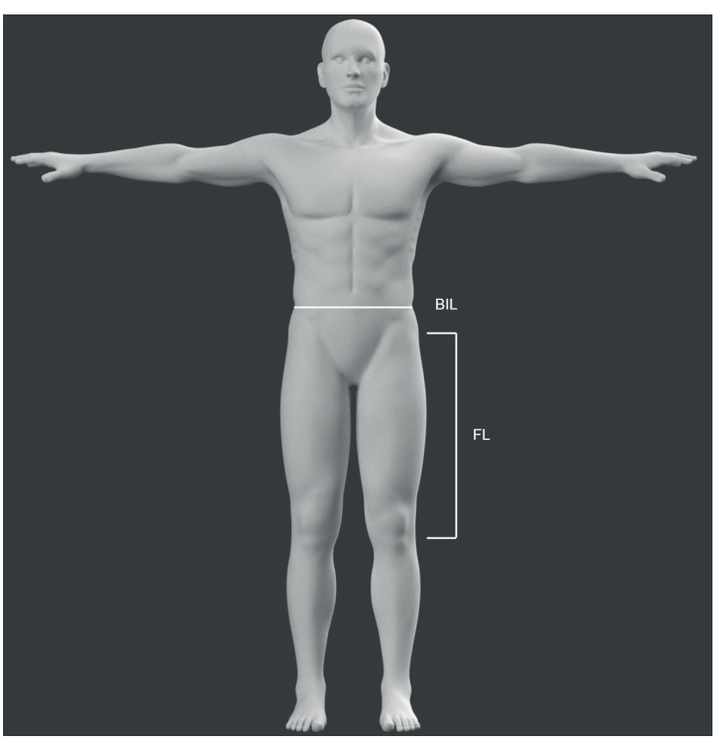


Figura 9. Segmentos corporales medidos en el protocolo de antropometría.

Figure 9. Body sections measured during the anthropometric protocol.

2.4. PROTOCOLO DE COMPOSICIÓN CORPORAL

El cuerpo humano se compone de diferentes tejidos conformados por células, y por extensión, por los órganos viscerales, los músculos, los huesos y por el tejido adiposo o grasa. Crear, mantener, y reparar estos tejidos, conllevan un gasto energético (Cheng, 2016; C. J. K. Henry, 2000; Heymsfield et al., 2021; National Research Council, 1989; Raichlen, Gordon, Muchlinski, & Snodgrass, 2010; White & Kearney, 2013). El coste energético depende de la proporción de distintas moléculas que conforman dichos tejidos. Los tejidos metabólicamente activos son los órganos viscerales y la masa muscular, que en su conjunto se denomina Masa Magra (*Fat Free Mass*–FFM). El restante, que apenas requiere de energía para su integración en el cuerpo ni para su mantenimiento (Nelson, Weinsier, Long, & Schutz, 1992), se denomina tejido adiposo o grasa (*Fat Mass*–FM). El coste energético de mantener estos dos compartimentos corporales compone en su mayoría el gasto metabólico en reposo (Nelson et al., 1992). La proporción de tejidos corporales no es estanca ni homogénea, y su variación y distribución depende tanto de condicionantes genéticos, biológicos, ambientales o culturales, como se destaca a continuación.

Un condicionante biológico es el sexo. Existe un evidente dimorfismo sexual en la especie *Homo sapiens* atendiendo a la composición corporal (Bogin, 1994; Wells, 2007). Causado por los requerimientos energéticos derivados de las estrategias reproductivas (Caro & Sellen, 1990; Ellison, 2001, 2008), las hembras de los mamíferos (Heldstab, van Schaik, & Isler, 2017), y en especial las humanas, tienden a acumular más grasa corporal (Pike & Milligan, 2010), que sus compañeros que, debido a la testosterona (Griggs et al., 1989), aumentan en masa muscular (Bribiescas, 2001; van den Beld, de Jong, Grobbee, Pols, & Lamberts, 2000).

Otro condicionante que varía la proporción de tejidos corporales es la edad (Bosy-Westphal et al., 2003; Guo, Chumlea, Roche, & Siervogel, 1997; Guo, Zeller, Chumlea, & Siervogel, 1999; St-Onge & Gallagher, 2010). A lo largo de las diferentes etapas del ciclo vital humano, la energía se distribuye de distinta manera en los tejidos corporales (Wells, 2012b). La masa magra va aumentando durante los primeros estadios de desarrollo humano, de manera similar a la altura y el peso (Ulijaszek et al., 1998), hasta alcanzar su máxima proporción en el final de la adolescencia, en gran parte debido al aumento en la masa muscular (Liu, Yan, Xi, Huang, & Mi, 2019). Alcanzada la madurez, y en torno a los 40 años (Heymsfield, Lohman, Wang, & Going, 2005; Kyle, Genton, Slosman, & Pichard, 2001), la proporción de masa magra tiende a disminuir (Evans & Campbell, 1993) de manera conjunta a la masa muscular, debido al descenso en la secreción de testosterona (Fukagawa, Bandini, & Young, 1990). Este

proceso se denomina *sarcopenia* (Greenlund & Nair, 2003). El tejido adiposo o masa grasa, sin embargo, mantiene durante las fases juveniles diferentes fluctuaciones, aumentando durante los primeros meses de vida (Butte, Hopkinson, Wong, Smith, & Ellis, 2000), con un pequeño repunte al final de la niñez (Rolland-Cachera et al., 1984), para finalmente alcanzar los niveles más bajos en la adolescencia (Ulijaszek et al., 1998), con diferencias marcadas entre sexos. Bien entrada la madurez, y coincidiendo con el descenso en masa muscular, la masa grasa aumenta en proporción (Campbell, Gray, & Ellison, 2006; Ellison, 2008; Kyle, Genton, et al., 2001).

Además de los condicionantes auxológicos, otros de carácter conductual influyen en la variación de la composición corporal. El aumento en la actividad física favorece la creación de masa muscular y por consiguiente al crecimiento de la FFM (Hunter, Wetzstein, Fields, Brown, & Bamman, 2000; Westerterp & Meijer, 2001). Los niños y adolescentes son más activos que los individuos adultos, en términos relativos (Caldwell, 2016; Westerterp, 2013b), por lo que su proporción en masa magra es también mayor. El estilo de vida sedentario de las sociedades occidentales, con niveles de actividad física ligeros y nutrición basada en alimentos refinados y con alto nivel glucémico (Booth, Chakravarthy, Gordon, & Spangenburg, 2002; Carrera-Bastos, Fontes-Villalba, O'Keefe, Lindeberg, & Cordain, 2011; Cordain et al., 2005), favorece la aparición de mayor proporción del tejido adiposo en contraposición al tejido magro (Chastin, Ferriolli, Stephens, Fearon, & Greig, 2011; Kohrt, Malley, Dalsky, & Holloszy, 1992; Kyle, Gremion, et al., 2001; Miller, Niederpruem, Wallace, & Lindeman, 1994; Rennie, Johnson, & Jebb, 2005; St-Onge, Keller, & Heymsfield, 2003; Wang & Lobstein, 2006).

La primera aproximación al estudio de la composición del cuerpo humano surge en la Grecia Clásica (400 a.C.). Según la creencia helénica, el cuerpo humano estaba compuesto de los mismos elementos que conforman el cosmos (S. G. Schultz, 2002). Pero es a mediados del siglo XIX cuando los estudios centrados en la composición del cuerpo humano afianzan su carácter investigador. El caso más relevante de este siglo es el de Justus von Liebig que observaba que el cuerpo humano contiene muchas de las sustancias presentes en los alimentos (Forbes, 2012). A partir de esa fecha, los estudios centrados en comprender los cambios de los tejidos corporales y las técnicas para su estudio aumentaron en gran número aportando problemáticas en torno al crecimiento, a la edad, a la dieta, a la actividad física, a la salud o a la enfermedad.

Desde el comienzo de la actividad investigadora en el campo de la composición corporal, se han desarrollado varias metodologías para poder medir los diferentes tejidos que componen el cuerpo humano. La manipulación directa de los cadáveres fue la primera, además de la más precisa (Wells, 2005). Sin embargo, los métodos

indirectos no requieren de la manipulación de los tejidos, por lo que permiten un análisis de la composición corporal *in vivo* (Moreira, Alonso-Aubin, de Oliveira, Candia-Luján, & de Paz, 2015). Los más destacables entre los métodos indirectos son la tomografía axial computarizada (TAC), la resonancia magnética nuclear (RMN), la absorciometría dual de rayos X (DXA), la plestimografía, la plicometría y la bioimpedancia eléctrica.

Para la presente tesis doctoral se ha utilizado el método de Bioimpedancia Eléctrica con el dispositivo BIA 101 AKERN® y el software Body Gram Pro (v2010) (Figura 10) que alberga el LabBioEM del CENIEH. Es el método que mejor se ajusta a nuestras necesidades por su fácil uso y su aplicación a sujetos *in vivo*.

Los principios de la Bioimpedancia (BIA) consisten en analizar la resistencia y reactancia que ofrece un tejido corporal al paso de una corriente alterna. La resistencia, que depende del contenido en agua y la conducción iónica del organismo (Quesada Leyva, León Ramentol, Betancourt Bethencourt, & Nicolau Pestana, 2016), es la oposición de los tejidos al paso de una corriente eléctrica. La reactancia es una oposición adicional de esos tejidos y de las membranas celulares (Alvero-Cruz, Correas Gómez, Ronconi, Fernández Vázquez, & Porta i Manzañido, 2011). La Bioimpedancia es un método indirecto, pues analiza los parámetros bioeléctricos que ofrecen los tejidos del cuerpo humano (resistencia, reactancia, ángulo de fase e impedancia). A través de una ecuación, se estima la proporción de cada compartimento de composición corporal. El tejido adiposo y el óseo apenas tienen propiedades conductivas (Thomasset, 1962). En cambio, la masa magra es un tejido corporal con buenas propiedades conductivas, por su alto contenido en agua (Roche, 1992), y las estimaciones del tejido adiposo es una extensión derivada de la diferencia de la masa magra (Alvero-Cruz et al., 2011).

Por otro lado, la Bioimpedancia es un método no invasivo, rápido, y de fácil aplicación, que permite medir sujetos *in vivo*. El BIA 101 utiliza un método tetrapolar, con la colocación de 4 electrodos: dos que introducen la corriente alterna y dos que recogen esa corriente en relación a la resistencia y reactancia. Las mediciones de impedancia deben tomarse con el participante en posición de decúbito supino y los electrodos deben disponerse en la mano-muñeca y el pie-tobillo (Figura 10). La posición de decúbito supino disminuye los efectos de la gravedad, que dispone el agua en las extremidades inferiores causados por la bipedestación (Alvero-Cruz et al., 2011; Lukaski & Bolonchuk, 1987; Slinde, Bark, Jansson, & Rossander-Hulthén, 2003).

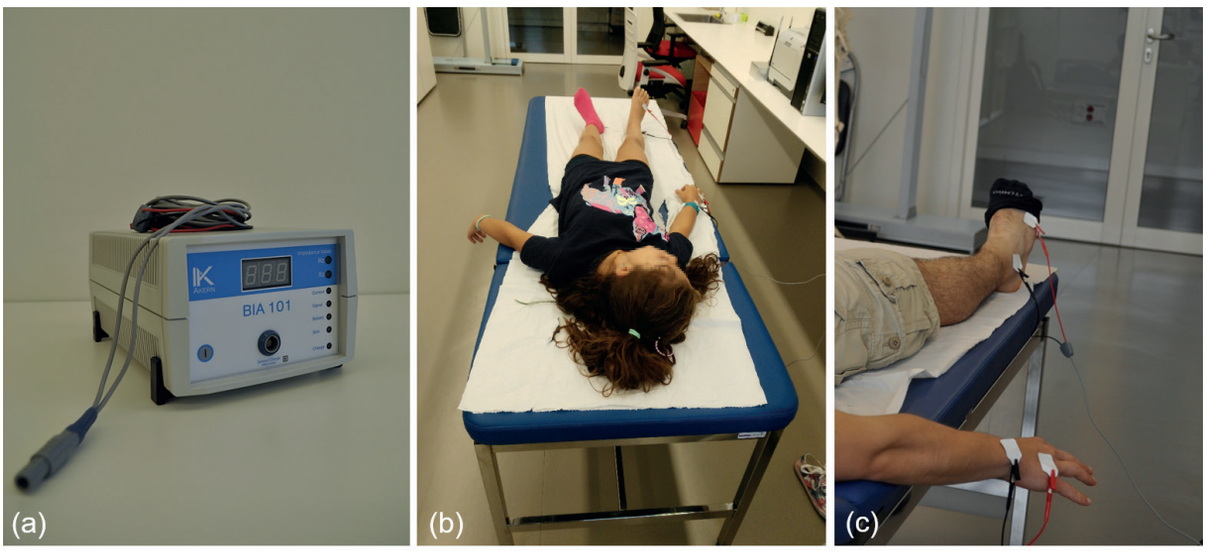


Figura 10. Protocolo de composición corporal. Imagen (a) corresponde al dispositivo BIA 101 AKERN®. La imagen (b) muestra la posición de los voluntarios durante el protocolo. La imagen (c) muestra la colocación tetrapolar del dispositivo muñeca-mano/tobillo-pie. Fotos realizadas por O. Prado-Nóvoa y G. Zorrilla-Revilla.

Figure 10. Body composition protocol. Photo (a) shows the BIA 101 AKERN® device. Photo (b) shows the position of the volunteers during the protocol. Photo (c) shows the quadripolar placement of the wrist-hand / ankle-foot device. The photos were taken by O. Prado-Nóvoa and G. Zorrilla-Revilla.

2.5. PROTOCOLO DE CALORIMETRÍA INDIRECTA

El principio de calorimetría se basa en la medición de la transferencia de poder calorífico, expresado en kilocalorías (kcal) (Leonard, 2010). Una kilocaloría es la unidad que expresa la cantidad de calor requerida para aumentar en 1ºC la temperatura de 1 Litro de agua. Existen dos métodos de calorimetría, dependiendo de los parámetros requeridos, el método directo y el indirecto. La calorimetría directa mide el aumento de temperatura del aire, asociado al aumento de la temperatura de un cuerpo, en una habitación acondicionada y aislada. Esta técnica, aunque es muy precisa, condiciona la movilidad de los sujetos a medir. Por otro lado, la calorimetría indirecta utiliza el intercambio de gases producto de la respiración (O_2-CO_2), como sustitutivo equivalente a la transferencia de calor. El método usa la relación existente entre el poder calorífico necesario (5 kcal) para consumir 1 Litro de oxígeno (Leonard, 2010, 2012). El método de calorimetría indirecta, con sistema abierto, es la técnica más utilizada en los estudios de ecología energética (Leonard, 2010). Mediante el sistema de circuito abierto, los participantes respiran aire que contiene concentraciones constantes de oxígeno

(20,93%), dióxido de carbono (0,03%), y nitrógeno (79,04%) (Leonard, 2010). En cada inspiración, en presencia de O_2, el cuerpo quema sustratos (carbohidratos, proteínas y grasas), liberando energía en forma de ATP (adenosín trifosfato), por lo que la energía que gasta un individuo depende de las diferencias entre el VO_2 – VCO_2. La relación existente entre el volumen de oxígeno y de dióxido de carbono se representa como una ratio, expresado como RQ o cociente respiratorio (Diener, 1997).

El Laboratorio de Bioenergía y Análisis de Movimiento del CENIEH dispone de un equipo de Calorimetría Indirecta ventilatoria Master Screen CPX, y su versión portátil Oxycon Mobile de JAEGER® (Figura 11). Ambos dispositivos cuentan con un sistema de circuito abierto para el análisis de respiración *breath-by-breath.* De igual forma, los dos dispositivos utilizan el software LabManager IntelliSupport 5.72, que calcula la cantidad de energía gastada aplicando la ecuación de Weir (1) (Weir, 1949), a los datos de VO_2 y VCO_2 medidos.

$$(1) \quad kcal = (3{,}941 * VO_2) + (1{,}106 * VCO_2) - (2{,}17 * N)$$

Debido a que, en las pruebas experimentales, no se ha medido la excreción de Nitrógeno en la orina (N) el equipo de calorimetría empleado aplica un valor constante para resolver la ecuación.

Figura 11. (a) Equipo Master Screen CPX de JAEGER®. (b) Dispositivo portátil Oxycon Mobile de JAEGER®. Fotos realizadas por G. Zorrilla-Revilla.

Figure 11. (a) Master Screen CPX JAEGER® device. (b) Oxycon Mobile JAEGER®. Photos made by G. Zorrilla-Revilla.

2.5.1. GASTO ENERGÉTICO EN REPOSO

Como se ha adelantado en los párrafos introductorios, la BMR representa la energía mínima necesaria que una persona requiere para vivir (Leonard, 2012) manteniendo sus funciones fisiológicas básicas, y representa la mayor cantidad de gasto diario de una persona (entre el 60-75%) (Black, Coward, Cole, & Prentice, 1996; Leibel, Rosenbaum, & Hirsch, 1995; Ocobock, 2020). Sin embargo, por la complejidad logística para su medición, y por la mínima diferencia que existe, es más común usar el gasto energético en reposo (*Resting Metabolic Rate*–RMR) (Leonard, 2012; McArdle et al., 2016). Por el hecho de ser un alto componente del gasto energético diario, conocer los condicionantes que afectan al gasto en reposo es un objetivo fundamental de la biología humana. Así, los primeros estudios con interés en este ámbito se remontan 200 años atrás, hasta finales del siglo XVIII (Speakman & Selman, 2003). Pero es en la actualidad, cuando se ha incrementado el número de estudios, causado en gran parte por el alarmante aumento de las enfermedades metabólicas derivadas del estilo de vida sedentario occidental. El componente que mejor explica la variación del gasto en reposo es la FFM (Bosy-Westphal et al., 2003; Johnstone, Murison, Duncan, Rance, & Speakman, 2005; Stiegler & Cunliffe, 2006), entre un 50-70% (Johnstone et al., 2005; Speakman & Selman, 2003). Sin embargo, existe un porcentaje variable que puede estar explicado por diferentes factores genéticos o por la variación en los estados fisiológicos, influidos en gran medida por el estado tiroideo (Freake, 1995).

Para las estimaciones en humanos, existe un amplio abanico de ecuaciones que predicen el gasto en reposo (FAO/WHO/UNU, 2004; Harris & Benedict, 1918; Kleiber, 1947; Schofield, 1985), siendo las más precisas las que utilizan la FFM como variable (J. J. Cunningham, 1991).

El procedimiento necesario para medir el gasto energético en reposo requiere ciertas condiciones controladas. El lugar debe ser termoneutral (22-25°C) (Calderón Montero, 2012; Levine, 2005), mientras el voluntario se encuentra relajado, en posición supina, en estado post-absortivo de, al menos 10 horas (Leonard, 2012; Schofield, 1985; Speakman & Selman, 2003). Durante no menos de 20 minutos (Leonard, 2012), el VO_2, VCO_2 y el RQ del voluntario son monitorizados. Para el desarrollo de las pruebas experimentales en el LabBioEM todos estos procedimientos fueron adoptados. La monitorización de la respiración se llevó a cabo mediante el dispositivo fijo Master Screen CPX de JAEGER®. Los voluntarios se dispusieron en posición decúbito supino sobre una camilla regulable Imnoclinc® (Figura 12).

Figura 12. Protocolo de gasto energético en reposo. Ambas imágenes (a y b) muestran la posición en decúbito supino de los participantes sobre la camilla regulable Imnoclinc®. Fotos realizadas por G. Zorrilla-Revilla

Figure 12. RMR protocol. Both images (a and b) show participants in supine position over the Imnoclinc® adjustable stretcher. Photos made by G. Zorrilla-Revilla.

2.5.2. GASTO ENERGÉTICO EN ACTIVIDAD

El movimiento implica el cambio de un cuerpo en el espacio respecto a un sistema de referencia temporal. La energía es la capacidad para transformar un cuerpo, y en este caso, para cambiarlo de posición. En el cuerpo humano el movimiento implica un trabajo. El trabajo mecánico se consigue transformando la energía potencial en cinética y calor (McArdle et al., 2016). El trabajo se consigue mediante la activación de los músculos esqueléticos que requieren de energía para trasladar al cuerpo en el espacio.

A diferencia del gasto en reposo, el gasto energético derivado de la actividad física (*Activity Energy Expenditure*–AEE) es la energía necesaria para producir un conjunto

de movimientos. Como las actividades que llevamos a cabo los humanos han ido cambiando a lo largo de la historia, como respuesta a diversos ambientes ocupados y a otros factores como el desarrollo tecnológico, el consumo de energía derivado del trabajo también ha variado. En la actualidad, entre las sociedades con estilos de vida occidentalizados, el AEE es menor que en otros grupos culturales con modos de subsistencia tradicionales (Pontzer et al., 2012; Urlacher & Kramer, 2018; Urlacher et al., 2019). Debido a esas diferencias, existe un consistente número de estudios que miden el coste asociado a tareas particulares: andar, correr, transportar pesos o procesar alimentos, *inter alia* (P. A. Kramer, 2010; Lawrence, Singh, Lawrence, & Whitehead, 1985; Maloiy, Heglund, Prager, Cavagna, & Taylor, 1986; Mateos et al., 2019; Prado-Nóvoa et al., 2017; Prado-Nóvoa et al., 2020; Steudel-Numbers & Tilkens, 2004; Vidal-Cordasco, Mateos, Zorrilla-Revilla, Prado-Nóvoa, & Rodríguez, 2017; Vidal-Cordasco et al., 2021).

En este sentido, a lo largo de las diferentes etapas del ciclo vital, los humanos tampoco requieren de las mismas actividades. Las actividades físicas que desarrollan los individuos subadultos varían dependiendo de la sociedad en la que vivan, de sus modos de vida, de su entorno, y de los estados de desarrollo que alcancen (Blurton Jones et al., 1994a; Bock, 2002b; Froehle et al., 2019; K. L. Kramer & Boone, 2002; K. L. Kramer & Greaves, 2011; Leonard, 1991; Pollom et al., 2020; Torun, 2005; Urlacher & Kramer, 2018). Un rasgo en común a todas ellas es la necesidad de desarrollar y madurar de forma correcta las habilidades motoras, mediante el movimiento (Berghänel, Schülke, & Ostner, 2015; Fisher et al., 2005; Okely, Booth, & Patterson, 2001), y en la mayoría de los casos, ello se consigue mediante el juego (Keith, 2006; Lancy, Bock, & Gaskins, 2010), un aspecto bastante común en mamíferos y primates, y especialmente en la especie *Homo sapiens* (Crittenden, 2016a; Goncu & Gaskins, 2007).

Apoyados en la literatura etnográfica, en los proyectos experimentales citados anteriormente se recrearon actividades que en los grupos de cazadores y recolectores realizan los individuos durante su juventud y adolescencia, entre los 7 y los 14 años.

i. PRUEBA EXPERIMENTAL BIOE5-CEIC 1586. EL COSTE DE LA RECOLECCIÓN Y EXTRACCIÓN DE ALIMENTOS

La primera prueba experimental se llevó a cabo mediante la realización de una gymkana (Figura 13). Ésta estaba compuesta de múltiples actividades físicas que simulaban los gestos y movimientos involucrados en la actividad de la recolección de

frutos y tubérculos, como se recoge en la literatura entre los grupos de cazadores y recolectores (Crittenden, 2009; Crittenden et al., 2013; Hawkes, 1996; Hawkes et al., 1995; Tucker & Young, 2005).

Para participar en esta prueba se debía tener una edad comprendida entre los 8 y los 14 años. Son en estas edades, durante la *middle-childhood* (Hewlett, 2016) y el inicio de la adolescencia, cuando se comienzan a realizar actividades adultas (Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Gosso et al., 2005; Kamei, 2005; Keith, 2006; Lancy, 2018; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010), mostrándose una tendencia hacia la división sexual de labores.

La primera de las pruebas simulaba los gestos y movimientos involucrados en la captación de frutas carnosas o bayas. Esta actividad es una de la más desarrolladas por los individuos juveniles en gran parte de los grupos de cazadores y recolectores actuales (Bird & Bliege Bird, 2005; Crittenden et al., 2013; Hawkes et al., 1995), y seguramente, desarrollada durante gran parte del Paleolítico (Zeller, 1987). Para procurar una óptima realización detallada de la prueba, se dispusieron pinzas de colores en diferentes alturas a lo largo de una valla de 2,3 metros de altura (Figura 14). Para "recolectarlas", cada individuo debía agacharse y alzarse, a la par que se desplazaba andando (nunca corriendo), a la velocidad que cada individuo escogía. La prueba terminaba a los 5 minutos. Una vez concluida la parte de la recolección de frutos, cada individuo tuvo que andar 333 metros en 5 minutos, alcanzando una velocidad media de 4 kilómetros hora. Esta fase simulaba el desplazamiento caminando para alcanzar el lugar de la recolección de frutos.

La segunda prueba experimental incluida en la gymkana consistió en cavar, ayudado de un palo cavador, para obtener el máximo de objetos que simulaban recursos subterráneos, como tubérculos y raíces. Los tubérculos y raíces fueron reemplazados por estacas de madera con similares dimensiones, introducidos previamente a cada prueba, a una profundidad de 25 cm. Se eligió está profundidad siguiendo los datos publicados sobre este tipo de actividades (Vincent, 1985). Los palos cavadores utilizados fueron replicados según las dimensiones facilitadas por Vincent (1985). La prueba concluyó una vez transcurridos 15 minutos. Los gestos y movimientos que realizaron los voluntarios son los representados en las imágenes de la Figura 15, alternando posiciones en pie y en cuclillas/de rodillas.

Todas las pruebas se desarrollaron en un recinto de 2000 m^2 proporcionado por la Universidad de Burgos (UBU), en la actual facultad de Ciencias de la Educación durante los meses de julio y agosto de 2016. El recinto se situaba al aire libre. La superficie era de grava y tierra compacta, con zonas de jardín en las zonas periféricas y arbolado

disperso. El área utilizada fue triángulo escaleno de 50, 29 y 33,3 metros en sus lados, como se puede observar en la Figura 15.

Para obtener el consumo energético en las pruebas de actividad se empleó el dispositivo móvil Oxycon Mobile JAEGER®. Previamente a la puesta en marcha de la gymkana, se llevaron a cabo los protocolos estandarizados de antropometría, composición corporal, y gasto energético en reposo (Figura 16).

Figura 13. Esta imagen representa la disposición de las actividades en la gymkana. Las sombras azules marcan el recorrido caminado (33,3 m en diez ocasiones) que simula el desplazamiento para alcanzar el lugar de recolección de frutas. Los iconos de manzanas representan el área de captación donde los voluntarios simularon recolectar frutos mientras se movían. El área marrón representa el espacio donde se desarrolló la prueba de extracción. Los números rojos muestran el orden de cada prueba.

Figure 13. The illustration represents all the gymkhana tasks. Blue-shadow shows the walking path (33.3 meters for ten times) during the fruit collection. Apple icons represent the gathering site where volunteers collected fruits while moving. Brown-shadow shows the path where the volunteers dig to extract tubers. Red numbers show the test order.

Figura 14. Imágenes del desarrollo de la prueba multitareas de recolección y traslado durante la actividad de recolección. Fotos extraídas de Zorrilla-Revilla, Rodríguez, & Mateos (2021).

Figure 14. All the images show the developtment of multitasking trials walking and picking fruis. Photos taken from Zorrilla-Revilla, Rodríguez, & Mateos (2021).

Figura 15. Imágenes del desarrollo de la prueba específica de recolección mediante palo cavador. Las imágenes (a y b) representan los gestos y movimientos implicados a la hora de cavar. Imágenes tomadas de Mateos et al. (2021b, Under Review).

Figure 15. Photos of the digging task. The images (a and b) represent the gestures and movement involved in digging up tubers. All images are taken from Mateos, Zorrilla-Revilla & Rodríguez (2021b, Under Review).

Figura 16. Representación escalonada de cada protocolo realizado en cada prueba experimental.

Figure 16. Stepped representation of the protocol followed in each experimental test.

ii. PRUEBA EXPERIMENTAL BIOE8-CEIC 1815. VELOCIDAD ÓPTIMA DE LA LOCOMOCIÓN

Como en todas las pruebas experimentales, antes de realizar la prueba de actividad física, se llevaron a cabo los protocolos estandarizados de antropometría, composición corporal, y gasto energético en reposo, como se ha revelado en párrafos anteriores.

Esta prueba experimental tenía la finalidad de medir el gasto energético de la locomoción para, consecuentemente, calcular la velocidad óptima de los participantes. Para participar en esta segunda prueba experimental se debía tener entre 7 y 14 años de edad, ya que, a partir de los 7 años de edad, la locomoción humana madura y se asemeja a la de los adultos (Cromer, Schembri, Harel, & Maruff, 2015; Froehle et al., 2019; P. A. Kramer, 1998).

Para obtener el consumo energético durante esta segunda prueba se empleó el dispositivo Master Screen CPX de JAEGER® con el software LabManager IntelliSupport 5.72 (Figura 11). La prueba experimental fue íntegramente desarrollada en el LabBioEM del CENIEH. Los voluntarios/as acudieron en horario matinal, vestidos con ropa cómoda para la práctica deportiva. Antes de comenzar con la prueba, los participantes que lo requirieron, pudieron practicar con el tapiz rodante para habituarse al dispositivo. A continuación, cada voluntario completó una única prueba de locomoción sobre el tapiz rodante del Laboratorio (Figura 17). La prueba de locomoción se realizó caminando en el tapiz en 6 fases correspondientes a 6 velocidades distintas, con una duración de 5 minutos cada una. Las velocidades escogidas fueron 2, 3, 4, 5, 6, 7 kilómetros por hora (km h^{-1}), siguiendo el modelo de DeJaeger et al. (2011). Las velocidades seleccionadas contienen el rango de velocidades óptimas entre adultos (4-5 km h^{-1}) (Gomeñuka, Bona, da Rosa, & Peyré-Tartaruga, 2014; Steudel-Numbers & Tilkens, 2004; Wagnild & Wall-Scheffler, 2013; Wall-Scheffler, 2012; Waters, Lunsford, Perry, & Byrd, 1988), además de dos velocidades superiores y dos inferiores. Además, estos rangos de velocidad son similares a los utilizados por Gomeñuka et al. (2014) con adultos, y por DeJaeger et al. (2001), con individuos subadultos.

El orden en que se realizaron las etapas fue elegido aleatoriamente para cada individuo, de tal forma que se trató de evitar el aumento de consumo energético debido al incremento sumativo de la velocidad (Carey & Crompton, 2005), utilizando para la elección el software *Random.org* (Haahr, 1998, 2010). Aquellos voluntarios que no podían alcanzar una de las velocidades caminando (intentaban alcanzar la velocidad corriendo), pasaron directamente a la siguiente velocidad programada de manera aleatoria. Una vez concluida la prueba, se evaluó el gasto energético durante los 3 últimos minutos de cada fase, minutos en los que el incremento en el gasto

se estabilizaba (Browning & Kram, 2005; Usherwood & Bertram, 2003), alcanzando el *steady state*[1]. Siguiendo el trabajo de DeJaeger et al. (2001), se ha eliminado únicamente una de las pruebas cuyo RQ excedía el valor de 1.0.

Tras obtener estos datos, se pusieron en común y se compararon con la velocidad óptima que otros autores calculan para los adultos (Wall-Scheffler, 2012; Wall-Scheffler & Myers, 2013). Los procedimientos que se siguieron para ello se detallarán en el apartado 3. ANÁLISIS DE DATOS.

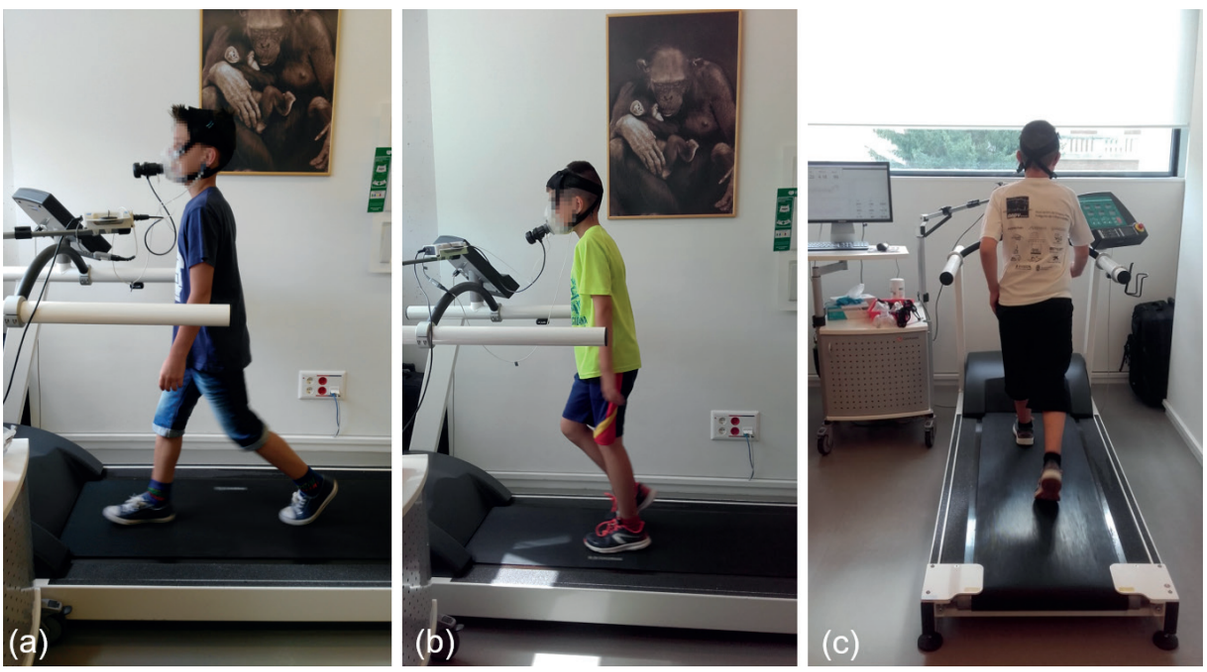


Figura 17. Las imágenes (a), (b), y (c), muestran diferentes fases de locomoción a diferentes velocidades sobre tapiz rodante. Fotos realizadas por G. Zorrilla-Revilla.

Figure 17. Photos (a), (b), and (c), show different locomotion phases at different speeds on the treadmill. Photos made by G. Zorrilla-Revilla.

3. ANÁLISIS DE DATOS

Los datos empleados en esta tesis doctoral han sido extraídos de EVOBREATH Database (Mateos et al., 2016) y analizados estadísticamente utilizando softwares como: Statgraphics Centurion XVI.I©, Statgraphics Centurion XVIII©; PAST 3.26 (Hammer,

[1] El *steady state* se refiere a la estabilización en el consumo de oxígeno, que se alcanza después de unos minutos de ejercicio (Porcari, Bryant, & Comana, 2015).

Harper, & Ryan, 2001); Dell® Statistica 13 Academic; IBM SPSS© 25.0 statistics, Dell® Statistica 13 Academic, y Microsoft Excel 2019 con su herramienta estadística XLSTAT v2020, estableciendo en todos los casos el nivel de significación en α= 0,05.

Para todos los análisis estadísticos (ver en el CAPÍTULO 3. RESULTADOS) se ha incluido la estadística descriptiva de las principales características de la muestra, incluyendo la media y la desviación típica (SD) (Sokal & Rohlf, 1986). Ninguna de las variables analizadas se aparta significativamente de una distribución normal (pruebas de Shapiro-Wilk y Kolmogorov-Smirnov; *p*-valor>0,05), y presentan homogeneidad en la varianza (prueba de Levene; *p*-valor>0,05), supuestos necesarios para aplicar métodos estadísticos paramétricos.

Con el fin de comparar las diferentes variables medidas en los estudios experimentales, se ha aplicado la prueba estadística paramétrica de la *T* de *Student* (o *T*-test). Dicho test evalúa si existe una diferencia estadísticamente significativa (*p*-valor>0,05) entre las medias de dos poblaciones independientes (Sánchez Turcios, 2015). Mediante el test del Análisis de la Varianza o ANOVA unifactorial (*Analysis of Variance*), se han comparado medias para varias muestras independientes (Kim, 2017).

Para observar las relaciones entre algunas de las variables de los estudios experimentales se han realizado análisis de regresión lineal simple "tipo I" (Boca, Pérez, & Perelman, 2020; Sokal & Rohlf, 1995). Estos análisis describen una situación en la que una variable dependiente (*Y*), es función de una variable independiente (*X*): $Y= a+bx$ (Sokal & Rohlf, 1986), en donde "*a*" representa el intercepto (o la ordenada en el origen) y "*b*" la pendiente de la línea que aporta el modelo de regresión. Dentro de las regresiones simples, se ha escogido el procedimiento por mínimos cuadrados, que minimiza la distancia vertical entre el punto (x_i, y_i) y la recta, lo que se define como residuo (Laguna, 2014). En los casos requeridos, se han comparado el intercepto y la pendiente de las líneas de regresión obtenidas en los diferentes estudios mediante un test ANOVA. Además, se han realizado modelos de regresión múltiple por mínimos cuadrados y por pasos hacia adelante entre las variables independientes y una dependiente. Conceptualmente, la única diferencia con la regresión lineal simple es que el número de variables independientes es >1 (Álvarez Cáceres, 2007). Mediante este método se incluyen en cada paso una variable independiente, y permanece en el modelo únicamente si: explica una parte significativa de la varianza que no aporta el resto de variables independientes (criterio de exclusión: *p-valor*>0,05), y, evita una alta multicolinealidad entre las variables independientes (Freckleton, 2002). Finalmente, se han calculado funciones polinómicas de segundo grado: $Y= ax^2+bx+c$, como se describe más detalladamente en el punto 3.3. VELOCIDAD ÓPTIMA, de este mismo apartado.

3.1. EL COSTE DE LA RECOLECCIÓN

Los datos energéticos de recolectar y andar para este estudio[2] se expresan como $CosteBruto_{RECOLECTAR}$ y $CosteBruto_{ANDAR}$, que incluye el gasto energético en reposo y el de la actividad física (RMR + AEE). Los datos energéticos se expresaron en kcal por hora (kcal h^{-1}).

En primer lugar, se ha realizado la estadística descriptiva de las variables antropométricas (peso corporal, altura corporal, longitud del fémur, anchura bi-ilíaca) y energéticas ($CosteBruto_{RECOLECTAR}$, $CosteBruto_{ANDAR}$, y RMR), medidas para este estudio.

A continuación, se ha efectuado la prueba estadística del Análisis de Varianza (ANOVA) unifactorial. El uso de este método ha sido requerido para detectar si existen diferencias entre las medias de las variables antropométricas y energéticas diferenciando entre sexos.

Con el objetivo de comprobar qué variables antropométricas se correlacionan con el gasto energético, se han desarrollado regresiones lineales simples por mínimos cuadrados. Además, siendo consciente de que existe una correlación entre todas las variables antropométricas y el peso corporal (Kleiber, 1947; Pontzer et al., 2016; White & Seymour, 2003), y de este con respecto al gasto energético (Goran, Hunter, Nagy, & Johnson, 1997; Pontzer et al., 2015; Speakman, 1997; Zakeri, Puyau, Adolph, Vohra, & Butte, 2006), se han aplicado regresiones lineales múltiples por pasos hacia adelante entre el gasto energético bruto de ambas actividades y las variables antropométricas y la edad. Mediante este método se pretende incluir únicamente aquellas variables que sean estadísticamente significativas en la predicción de la variable independiente (criterio de exclusión: *p-valor*>0,05), y así, evitar la multicolinealidad. Finalmente, para conocer si el gasto energético se correlaciona proporcionalmente con el peso corporal entre ambos sexos se han comparado los interceptos y las pendientes de las líneas de regresión mediante un test ANOVA.

3.2. EL COSTE DE LA EXTRACCIÓN DE TUBÉRCULOS

Para responder al objetivo de esta segunda prueba experimental (Mateos et al., 2021b), la energía gastada durante la extracción de tubérculos se expresó en

[2] Estos resultados han sido materializados en un artículo científico titulado: "*Gathering is not only for girls: No influence of energy expenditure on the onset of sexual division of labor*", en la revista *Human Nature*. (Zorrilla-Revilla et al., 2021). Dicho artículo se encuentra disponible en los ANEXOS (1.2. ANEXO) de esta tesis doctoral.

$CosteNeto_{CAVAR}$, que incluye el gasto energético de la actividad ($CosteBruto_{CAVAR}$) sin el gasto energético en reposo (AEE - RMR), en kilocalorías por hora (kcal h^{-1}). No obstante, para obtener el $CosteNeto_{CAVAR}$, es necesario el $CosteBruto_{CAVAR}$, que incluye el gasto energético en reposo y el gasto de la actividad (AEE + RMR), también en kilocalorías por hora (kcal h^{-1}).

Para los intereses de esta investigación, todos los individuos fueron divididos acorde a su sexo, y en base a ello, se ha realizado la estadística descriptiva incluyendo datos antropométricos (peso corporal, altura corporal, masa magra) y energéticas (RMR, $CosteBruto_{CAVAR}$ y $CosteNeto_{CAVAR}$). A continuación, se ha efectuado la prueba T de *Student*. Se usa este método para detectar si existen diferencias entre las medias de las variables antropométricas (peso corporal, altura corporal, masa magra) y energéticas (RMR y $CosteNeto_{CAVAR}$), diferenciando entre sexos.

Utilizando las estacas recuperadas por cada individuo, se ha calculado un índice de eficiencia (IE) dividiendo el coste neto de cavar ($CosteNeto_{CAVAR}$) por los ítems recuperados (Estacas) (2), como se expresa en Mateos et al. (2021b, Under Review):

$$(2) \quad IE = CosteNeto_{CAVAR} / Estacas$$

El test ANOVA fue utilizado para testar el efecto del sexo en el IE.

Finalmente, mediante los datos aportados por Vincent (1985) en su Tabla 3, se estimó el peso de cada unidad de tubérculo de cuatro tipos diferentes (en sus denominaciones tradicionales para los Hadza: *shumuko*, *ekwa hasa*, *do 'aiko*, y *ekwa gadabi*), y siguiendo la Tabla 4 del mismo autor, el aporte calórico de cada uno. Para estimar el peso de cada tubérculo, se multiplicó el número de tubérculos que aporta cada planta de cada especie por el número de plantas cavadas y extraídas por cada individuo. A continuación, se dividieron los gramos de tubérculos conseguidos por el número de recursos subterráneos extraídos por cada individuo, obteniendo los gramos que pesa cada especie de tubérculo. Finalmente, se multiplicaron las kcal que aporta un gramo de cada especie (Tabla 4 de Vincent, 1985) por el peso de cada una, obteniendo las kcal que aporta cada unidad de recurso (kcal unidad). Para todo el cálculo, se cambiaron las unidades del trabajo de Vincent (1985) de kilogramos a gramos, y de kcal kg^{-1} a kcal g^{-1}. Este procedimiento sirvió para saber cuántas kilocalorías aportará cada ítem conseguido (kcal unidad). Este valor (kcal unidad), se dividió entre el IE, tanto de las chicas como de los chicos. Con ello, se pretende evaluar cuántas kilocalorías se obtienen por cada kcal gastada en el acto de cavar. De igual manera, se restaron las kcal gastadas para conseguir un ítem subterráneo (IE) a las kcal que aporta un único

tubérculo (kcal unidad), obteniendo el Retorno Neto. Todos estos pasos se repitieron para cada ejemplar de tubérculo destacada en este párrafo.

3.3. LA VELOCIDAD ÓPTIMA DURANTE LA LOCOMOCIÓN EN INDIVIDUOS SUBADULTOS

Como en los anteriores casos, se ha realizado la estadística descriptiva de las variables energéticas y de la velocidad óptima (denominada aquí como OLS, *Optimal Locomotion Speed*), atendiendo al sexo. El coste bruto del transporte, de aquí en adelante *Gross Cost of transport* ($Gross_{COT}$), ha sido expresado en kilocalorías por hora (kcal km^{-1}).

Mediante el software Excel 2019 se han ajustado los datos de $Gross_{COT}$ (kcal km^{-1}) por cada velocidad andada (km h^{-1}) a una función polinómica de segundo grado, siguiendo a Steudel-Numbers and Wall-Scheffler (2009) y Wall-Scheffler (2012), para cada uno de los 76 participantes (Mateos, Zorrilla-Revilla, & Rodríguez, 2021a, Submitted). Este software aporta la ecuación de la función polinómica de segundo grado (3) y su coeficiente cuadrático (siendo *a* en la función 3), que se ha tenido en cuenta para observar y comparar la amplitud de cada función entre sexos.

$$(3) \quad Gross_{COT}\ (kcal\ km^{-1}) = aV^2 + bV + c$$

Se obtuvo la primera derivada de la ecuación (3), para encontrar el punto de inflexión en el que COT es mínimo (vértice de la parábola)[3]. La ecuación (4) es el resultado de despejar la variable velocidad (V) en la primera derivada, tras igualarla a 0. A continuación, la ecuación (4) se resolvió para V, obteniendo la velocidad óptima de la locomoción (OLS), es decir, la velocidad en la cual el $Gross_{COT}$ es mínimo.

$$(4) \quad OLS\ (km\ h^{-1}) = -b/2a$$

Finalmente, se determinó el $Gross_{COT}$ mínimo ($minGross_{COT}$, en adelante) sustituyendo el valor de V (que es la OLS) en la ecuación (3).

A continuación, se ha efectuado, el Análisis de la Varianza unifactorial. Se usa este método para detectar si existen diferencias entre las medias de las variables energéticas y de velocidad óptima entre sexos. Para concluir, mediante el test ANOVA unifactorial se compararon por sexo las medias del coeficiente cuadrático de cada ecuación

[3] Al trabajar con un polinomio de segundo grado, solamente se va a encontrar un vértice en la parábola, en este caso un mínimo.

polinómica de segundo orden, para ver la amplitud de la parábola de la ecuación. En una función polinómica de segundo grado, f(y)= ax^2+bx+c, cuanto mayor sea el valor de *a*, menor será la amplitud de la parábola, y viceversa (Figura 18). Este procedimiento permite comparar si un sexo tiene una mayor penalización energética cuando camina más lejos de su velocidad óptima (menor amplitud en la parábola); o si, por el contrario, hay un rango más amplio de velocidades, próximas a su óptima, a las que puede caminar sin que su gasto energético se vea muy penalizado (mayor amplitud de la parábola) (Figura18).

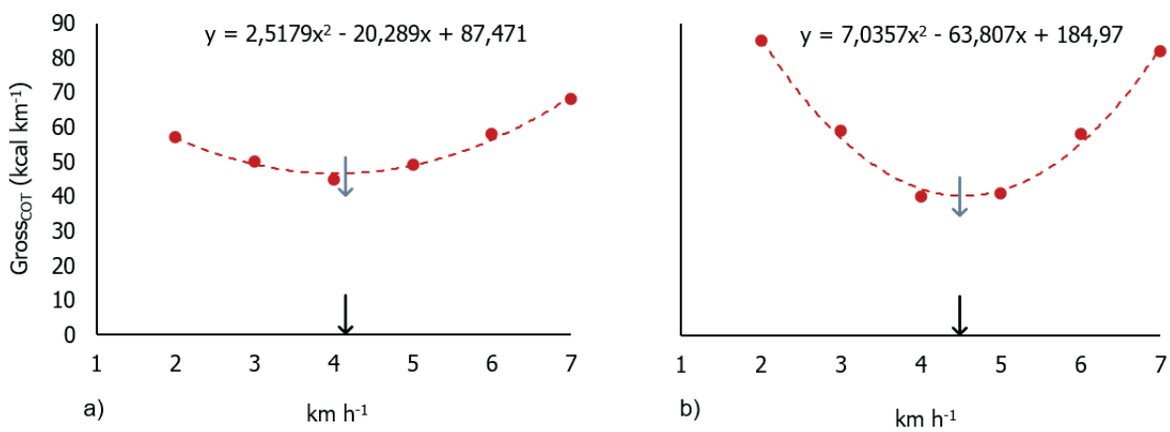


Figura 18. La gráfica a) muestra una funcion con menor coeficiente cuadrático, y por tanto, con mayor amplitud. Esto implica que exsite poco incremento en el Gross$_{COT}$ pese caminar a velocidades lejos de la óptima. La flecha indica la velocidad óptima, que en este caso es 4,02 km h^{-1}. La gráfica b) muestra una menor amplitud, indicada por su mayor coeficiente cuadrático. Esto implica que existe mayor incremento en el Gross$_{COT}$ al caminar a velocidades lejos de la óptima. La flecha indica la velocidad óptima, que en este caso es 4,53 km h^{-1}. Figura modificada a partir de Figura 2 de Mateos et al. (2021a, Submitted).

Figure 18. Graph a) shows a Second-Degree Polynomial Function with a lower quadratic coefficient, and therefore, with a greater breadth. This implies that there is little increase in Gross$_{COT}$ despite walking at speeds far from the optimal locomotion speed. The black arrow marks the optimal locomotion speed, which in this case is 4.02 km h^{-1}. On the contrary, graph b) shows a lower breadth, indicated by its higher quadratic coefficient. This implies that there is a larger increase in Gross$_{COT}$ when walking at speeds far from the optimal locomotion speed. The black arrow shows the optimal speed, which in this case is 4.53 km h^{-1}. Figure modified from Figure 2 from Mateos et al. (2021a, Submitted).

También se evaluó cuál sería el coste energético de andar, para los individuos subadultos de esta investigación, a las velocidades óptimas publicadas para hombres y mujeres adultos por Wall-Scheffler (2012) y Wall-Scheffler & Myers (2013). En el caso

de Wall-Scheffler & Myers (2013), se tomaron los datos de las pruebas sin transportar pesos. Ambos trabajos utilizan Julios como unidad para el $minGross_{COT}$, y metros por segundo como unidad para la OLS, por lo que estas unidades fueron transformadas a kcal y kilómetros por hora. A continuación, se sustituyó cada OLS adultas en cada ecuación polinómica de segundo grado de los individuos subadultos de nuestra muestra, para conocer el $Gross_{COT}$ ($Gross_{COT}$ subadultos) que les supone andar a OLS adultas y, por lo tanto, fuera de su velocidad óptima. Posteriormente, se expresó como un porcentaje (%) cuánto les cuesta energéticamente a los individuos de nuestra muestra caminar fuera de su OLS (porcentaje de incremento) de la siguiente forma (5). Conjuntamente, se compararon mediante un *T*-test los resultados obtenidos del $Gross_{COT}$ caminando a velocidades adultas respecto al $Gross_{COT}$ de andar a su propia OLS, es decir, respecto a su $minGross_{COT}$.

$$(5)\ \text{Porcentaje de incremento} = \frac{\text{GrossCOT subadultos} - \text{minGrossCOT subadultos}}{\text{minGrossCOT subadultos}} \times 100$$

Para concluir, se hicieron porcentajes para observar las diferencias entre el $Gross_{COT}$ de los subadultos ($Gross_{COT}$ subadultos) caminando a velocidades adultas (Wall-Scheffler, 2012; Wall-Scheffler & Myers, 2013) respecto a los $Gross_{COT}$ de los adultos caminando a su propia OLS (Wall-Scheffler, 2012; Wall-Scheffler & Myers, 2013), es decir, su $minGross_{COT}$ ($minGross_{COT}$ adultos) de la siguiente manera (6).

$$(6)\ \text{Porcentaje de diferencia} = \frac{\text{minGrossCOT adultos} - \text{GrossCOT subadultos}}{\text{minGrossCOT adultos}} \times 100$$

1. *SUMMARY OF THE CHAPTER 2. METHODS*

Trying to test the objectives exposed in Chapter 1, data from 118 non-adult volunteers were gathered (Table 3). All the data were obtained from EVOBREATH DataBase (Mateos et al., 2016), managed by Dra. Ana Mateos and Dr. Jesús Rodríguez. All data belong to two experimental studies named "The energy expenditure of the performance of combined activities in children and adolescents-Prehistoric Gymkhana" (Proyecto BioE5-CEIC 1586) and "Optimal speed of locomotion in children and adolescents" (Proyecto BioE8-CEIC 1815), both leaded by Dra. Ana Mateos and developed during 2016, 2017 and 2018 at BioEnergy and Motion Analysis Laboratory from National Research Center on Human Evolution (CENIEH) (Burgos, Spain).

Volunteers were recruited via flyers and with announcements in social networks and local media, but also contacting with different associations and collectives from the city of Burgos (Spain). All the subjects and their guardians were properly informed about the experimental procedures, as well as about the inclusion and exclusion criteria (minimize the effect of metabolic pathologies, food ingestion, medication intake). Prior to data acquisition and trials performance, written informed consent was obtained from the participants and their legal guardians. All of them signed an informed consent. Dra. Mateos managed the projects and the contact with the Hospital Universitario de Burgos Ethical Committee, which approved both protocols (Ref. CEIC 1586 and CEIC 1815, respectively).

Then, experimental procedures to obtain anthropometry, body composition and energy expenditure data were obtained by an experimental procedure designed by Dra. Mateos since 2011. Height was measured nearest to 0.1 cm with a Harpenden stadiometer (Holtain Limited). For body segments (bi-iliac breadth and femur length), an anthropometer and an anthropometric tape (Harpenden, Holtain Limited) were used. Body mass was measured with a digital scale to the nearest 0.1 kg. Body composition (Fat Free Mass-FFM) was obtained by Bioelectrical impedance analysis (BIA 101 AKERN© and software Body Gram Pro, v2010). To monitor oxygen consumption and carbon dioxide production, indirect calorimetry protocol was applied using the Master Screen CPX JAEGER® device and the LabManager IntelliSupport 5.72 application, breath-by-breath. Outdoors, the Oxycon Mobile JAEGER® portable device was used.

For each participant, the Resting Metabolic Rate (RMR) was quantified for 30 minutes, with the volunteer laying back on a stretcher.

Regarding physical activity energy expenditure, two experimental studies (BioE5 and BioE8), with three different tasks were carried out. Physical activity tests of BioE5 consist of two tasks (Figure 13). The first one was composed by a walking trial and a

gathering trial. This test consisted of walking 333 meters in 5 minutes, monitored by a chronometer, reaching an average speed of 4 km h^{-1} (trial named Walking hereafter), simulating the movement to the gathering site. Consecutively, each participant had to pick up clothespins pinned at different heights for 5 minutes. The clothespins simulated bush fruits (trial named Gathering hereafter). Thus, this trial consists of locomotion movements and picking gestures (Figure 14). During the picking trial, each participant was allowed to choose the speed that they were more comfortable with. Acknowledging the importance of motivation in this kind of activities, and as a way to homogenise effort during the test, a reward was offered to the individual who collected the highest number of clothespins. The second trial of the BioE5 study was a digging trial that consisted of digging up wooden wedges simulating shallow tubers (buried by the research team), with the help of a wooden stick (Figure 15). A total of 25 simulated tubers were buried to a depth of 25 cm. The wooden sticks ranged in length from 74.4 to 101.5 cm, with an average of 84.40 cm. Digging test was performed for 15 minutes.

Physical activity tests of BioE8 were carried out on the treadmill hp Cosmos© in the Bioenergy Laboratory at the National Research Centre on Human Evolution (CENIEH, Burgos, Spain). Before starting the test, the volunteers who required it, could practice with the treadmill to get used to the device. Then, each volunteer completed a single locomotion test on the treadmill (Figure 17). This test had 6 phases corresponding to 6 different speeds, each lasting 5 minutes. The chosen speeds were 2, 3, 4, 5, 6, 7 kilometres per hour (km h^{-1}). These selected velocities contain the optimal speed range among adults (4-5 km h^{-1}), in addition to two upper and two lower speeds, similar ranges used by other studies with adults, but also with non-adult individuals. The order in which the phases were carried out was randomized for each individual, using Random.org software to avoid the EE increment related to speed addition. The speed changed when the volunteer was not able to keep walking and he/she started to run. The first two minutes of the tests were removed to exclude the time while the participant adapted the gait to the treadmill and up to the steady state was attained. Following the bibliography, only one test was eliminated because its respiratory quotient exceeded 1.0.

For the statistics analyses several proves were applied, setting an overall significance level as $\alpha = 0.05$. As the entire set of measurements displayed normal distribution (Shapiro-Wilk and Kolmogorov-Smirnov tests; p-value>0.05) and homogeneity of variance (test of Levene's tests; p-value>0.05), parametric tests were applied. One-Way ANOVA tests were used to analyse the effect of sex in Body mass (Peso corporal) Height (Altura corporal), BIL, and FL, but also in the metabolic variables such as RMR, $Gross_{GATHERING}$ ($CosteBruto_{RECOLECTAR}$) and $Gross_{WALKING}$ ($CosteBruto_{ANDAR}$), in the first task of the BioE5. Then, Ordinary Least Squares simple regressions of EE variables on anthropometric measures were computed. Following this line, multiple stepwise linear

regressions via forward selection were used (selection criterion to enter p-value<0.05), including body mass as a covariate, to investigate the relationship between age, height, BIL and FL, and the $Gross_{COT}$ of simulated walking and gathering activities. To test if energy expenditure was the same for girls and boys with the same body mass, the slopes and intercepts of the simple models were compared with ANOVA tests.

According to the second task of the BioE5, all individuals were divided by sex. A T-test (Student's t) was used to assess differences in the main variables (Body mass, Height, and fat-free mass, and metabolic rates, RMR and net cost of digging ($CosteNeto_{CAVAR}$) by sex. The index used to assess the efficiency of the task (EI) was obtained by dividing the net cost of digging ($CosteNeto_{CAVAR}$) by the number of wood wedges extracted by each volunteer. Likewise, a One-Way ANOVA test was used to test the effects of the sex factors on EI. Then, following Vincent (1985) tables, it was estimated the energy supplied by four different types of tubers. Each tuber caloric content was replaced by the wood wedges extracted by each volunteer. Thus, each tuber caloric value was divided by the IE to know how many kcal is obtained for each kcal spent to get a wooden stick (= one tuber). Alike, the cost of obtain one of these tubers (IE) was subtracted from each tuber's caloric content, to obtain the Net Return (Retorno Neto).

To accomplish the second experimental study (BioE8), Gross cost of transport ($Gross_{COT}$) (kcal km^{-1}) was calculated by dividing the gross cost of locomotion (kcal h^{-1}) by the speed (V) (km h^{-1}). Then, a second-order polynomial curvilinear fit was computed for each individual following the literature, as follows: $Gross_{COT}$ (kcal km^{-1}) = $a(V)^2 + b(V) + c$. One-Way ANOVA tests were applied to analyze the effect of Sex in $minGross_{COT}$ (minimal Gross Cost of Transport), in the OLS (Optimal Locomotion Speed). Alike, One-Way ANOVA test among the quadratic coefficients of the parabolas (being "a" in function 1) between sexes was applied, taken into account to observe and compare the amplitude of each function between sexes. The higher the value of a, the narrower is the parabola of the function. This procedure allows us to compare whether a sex has a greater energy penalty walking far from its optimal speed (less amplitude in the parabola) or vice versa (Figure 18).

Using the Wall-Scheffler (2012) and Wall-Scheffler & Myers (2013) adult's OLS and $minGross_{COT}$ values, we calculated the non-adult $Gross_{COT}$ ($Gross_{COT}$ subadultos) while walking at males and female adults' optimal speeds. These $Gross_{COT}$ while walking at adult speeds were compared with their own subadults $minGross_{COT}$ using a T-test. Alike, these differences were expressed as percentages. Finally, the non-adult $Gross_{COT}$ ($Gross_{COT}$ subadultos) while walking at males and female adults' optimal speeds were compared with the adults $minGross_{COT}$ ($minGross_{COT}$ adultos) provided by Wall-Scheffler (2012) and Wall-Scheffler & Myers (2013) using percentages.

Capítulo

3. Resultados

Parte de los resultados de esta tesis doctoral se han materializado en tres manuscritos en los que participa el autor de este monográfico. Uno de ellos actualmente publicado, un segundo se encuentra en revisión, y un tercero enviado.

1. COMPARACIÓN ENTRE CHICAS Y CHICOS EN UNA PRUEBA DE SIMULACIÓN DE RECOLECCIÓN

Las principales variables antropométricas y energéticas de la muestra estudiada[1] se presentan en la Tabla 4. La aplicación del test de análisis de varianza unifactorial (ANOVA) revela que el factor sexo no afecta al gasto energético de andar y recolectar (kcal h^{-1}), ni a las variables antropométricas medidas en este estudio (*p*-valor>0,05). Por lo tanto, no existen diferencias estadísticamente significativas en la energía media gastada durante la actividad de locomoción hasta el lugar de la recolección, ni durante la actividad que simulaba los gestos y movimientos de la recolección, entre los chicos y las chicas. Tampoco existen tales diferencias entre las variables antropométricas medidas en ambos sexos. Únicamente se han encontrado diferencias en las medias de la longitud del fémur, medido desde el trocánter mayor femoral hasta el cóndilo lateral, siendo mayores las medidas de la muestra femenina (F= 4,26; *p*-valor<0,05). Además, en todos los casos, pese a no ser significativas, la muestra femenina sobrepasa los valores mostrados por sus compañeros masculinos.

[1] Estos resultados han sido materializados en un artículo científico titulado: "*Gathering is not only for girls: No influence of energy expenditure on the onset of sexual division of labor*", en la revista *Human Nature*. (Zorrilla-Revilla et al., 2021).

Variable	n= 42	n= 17 ♀	n= 25 ♂	*F*
Peso corporal (kg)	40,5 (12,38)	41,84 (13,85)	39,6 (11,48)	0,33
Altura (cm)	147,93 (13,53)	148,7 (14,93)	147,40 (12,79)	0,09
BIL (cm)	23,14 (2,99)	23,29 (3,33)	23,03 (2,81)	0,08
FL (cm)	33,86 (4,16)	35,41 (4,24) *	32,81 (3,84) *	4,26
Edad (años)	10,71 (2,09)	10,94 (2,19)	10,56 (2,04)	0,33
RMR (kcal/24 h)	1457,33 (333,14)	1527,47 (278,93)	1439,88 (366,73)	0,69
$CosteBruto_{ANDAR}$ (kcal h^{-1})	203,12 (52,47)	205 (DE 44,71)	201,99 (58,03)	0,86
$CosteBruto_{RECOLECTAR}$ (kcal h^{-1})	251,25 (70,56)	261,28 (59,09)	244,43 (77,84)	0,45

Tabla 4. Resumen de la media y de la desviación típica (entre paréntesis) de las variables energéticas y antropométricas, además de la edad, de la muestra estudiada. La RMR se expresa en 24 horas. El asterisco (*) indica diferencias estadísticamente significativas entre ambos sexos (p-valor<0,05) Andar hace referencia al desplazamiento caminando para alcanzar el lugar de la recolección de frutos. Tabla 1 de Zorrilla-Revilla et al. (2021).

Table 4. Mean and standard deviation (in parentheses) of the metabolic and body parameters. "CosteBruto" includes the Gross walking and the collecting energy cost ($CosteBruto_{ANDAR}$ and $CosteBruto_{RECOLECTAR}$, respectively) in kcal per hour. For this test, "Andar" refers to the movement walking to the collection site. The RMR is expressed in kcal per day. "Edad (Años)= Age (Years); "Altura corporal (cm)"= Height (cm); "Peso corporal (kg)"= Body mass (kg). The asterisk (*) shows significant differences (p-value<0.05) among sexes. Table 1 from Zorrilla-Revilla et al. (2021).

Al no encontrarse diferencias significativas entre ambos sexos, la muestra se ha estudiado homogéneamente, con el objetivo de conocer qué variables antropométricas están correlacionadas con el gasto energético bruto en cada actividad. En este caso, se han encontrado relaciones significativas entre todas las variables antropométricas medidas y la energía gastada en ambas pruebas, siendo el peso corporal la variable que más variabilidad explica, cercana al 80% (Tabla 5).

Mismo resultado ha sido obtenido al introducir todas las variables antropométricas, y el peso corporal como covariable, en las regresiones múltiples por pasos hacia adelante. En este caso, el método ha incluido el peso corporal como única variable estadísticamente significativas en la predicción de la variable dependiente, y excluyendo el resto de variables, por no ser significativas (*p*-valor>0,05) (Maté Jiménez,

1995), revelando los mismos valores que en la regresión simple (r^2= 0,8089; = 0,7699, andando y recolectando respectivamente).

Actividad	Variable	Modelo de regresión	r^2	*P* valor
CosteBruto$_{ANDAR}$ *(kcal h*$^{-1}$*)*	Edad (años)	= 118,289 + 8,50113*edad	0,1993	<0,01*
	Altura corporal (cm)	= -45,7835 + 1,75391*altura corporal	0,4378	<0,01*
	Peso corporal (kg)	= 108,348 + 2,65286* peso corporal	0,8089†	<0,01*
	FL (cm)	= -13,3853 + 6,57317*FL	0,3426	<0,01*
	BIL (cm)	= -7,92304 + 9,64736*BIL	0,5355	<0,01*
CosteBruto$_{RECOLECTAR}$ *(kcal h*$^{-1}$*)*	Edad (años)	= 35,6082 + 20,4761*edad	0,4113	<0,01*
	Altura corporal (cm)	= -285,752 + 3,70797*altura corporal	0,6747	<0,01*
	Peso corporal (kg)	= 74,684 + 4,69309* peso corporal	0,7699†	<0,01*
	FL (cm)	= -118,006 + 11,004*FL	0,4717	<0,01*
	BIL (cm)	= -178,347 + 18,7063*BIL	0,5721	<0,01*

Tabla 5. Modelos lineales simples por mínimos cuadrados, con el nivel de significación (p-valor) y el coeficiente de determinación (r^2). El asterisco (*) indica la significación del modelo (p-valor<0,01). El símbolo † indica que este resultado concuerda con el obtenido por la regresión múltiple por pasos hacia adelante, que incluye únicamente el peso corporal. Andar hace referencia al desplazamiento caminando para alcanzar el lugar de la recolección de frutos. Tabla 2 de Zorrilla-Revilla et al. (2021).

Table 5. Simple regression models by ordinary least squares of the gross energetic cost of walking (CosteBruto$_{ANDAR}$ *in kcal h*$^{-1}$*) and gathering (CosteBruto*$_{RECOLECTAR}$ *in kcal h*$^{-1}$*) in terms of age and anthropometric variables. The asterisk (*) indicates the significance of the model (p-value<0.01). The symbol (†) indicates that this result agrees with that obtained by the forward stepwise multiple linear regression, which includes only body mass. "Edad (Años)"= Age (Years); "Altura corporal (cm)"= Height (cm); "Peso corporal (kg)"= Body mass (kg). For this test, "Andar" refers to the movement walking to the collection site. Table 2 from Zorrilla-Revilla et al. (2021).*

Establecido el peso corporal como única variable corporal correlacionada significativamente con el gasto energético en ambas pruebas, se ha realizado una comparación de líneas de regresión entre sexos. La comparación de líneas de regresión entre sexos muestra que no hay diferencias significativas ni en la pendiente ni en el intercepto en ambas pruebas (Tabla 6 y Figura 19), demostrando que los modelos no son diferentes entre sexos. Estos resultados revelan que el gasto energético en ambas actividades es proporcional al peso corporal y, por lo tanto, chicos y chicas con similar masa corporal gastan la misma energía realizando las mismas actividades.

Actividad	Sexo	Modelos de regresión	r^2	*P* valor	*P* Pend.	*P* Inter.
Andar	♀	CosteBruto= 105,868 + 2,77459*Peso corporal	0,88	<0,001	0,51	0,46
	♂	CosteBruto = 114,23 + 2,45435*Peso corporal	0,73	<0,001		
Recolectar	♀	CosteBruto = 97,2145 + 4,06739*Peso corporal	0,71	<0,001	0,17	0,64
	♂	CosteBruto = 53,7625 + 5,26901*Peso corporal	0,84	<0,001		

Tabla 6. Parámetros de los modelos de regresión por mínimos cuadrados con los niveles de significación (p-valor) y el coeficiente de determinación (r^2). Peso corporal en kilogramos. El p-valor de la pendiente (Pend.) y del intercepto (Inter.) entre cada modelo de regresión indican que no hay diferencias estadísticamente significativas (p-valor>0,05). CosteBruto hace referencia a la energía total gastada durante la actividad. Andar hace referencia al desplazamiento caminando para alcanzar el lugar de la recolección. Tabla 3 de Zorrilla-Revilla et al. (2021).

Table 6. Ordinary least squares model parameters of energy expenditure in terms of body mass (Peso corporal) by sex. "CosteBruto" refers to the Gross cost expressed in kcal per hour. "Andar, Recolectar" refers to the Gross cost of walking and collecting, respectively. "P-valor" is the simple regression p-value. The p-values of the ANOVA test used to compare the slopes (P Pend.) and intercepts (P Inter.) of the regression models among sexes are also shown. Table 3 from Zorrilla-Revilla et al. (2021).

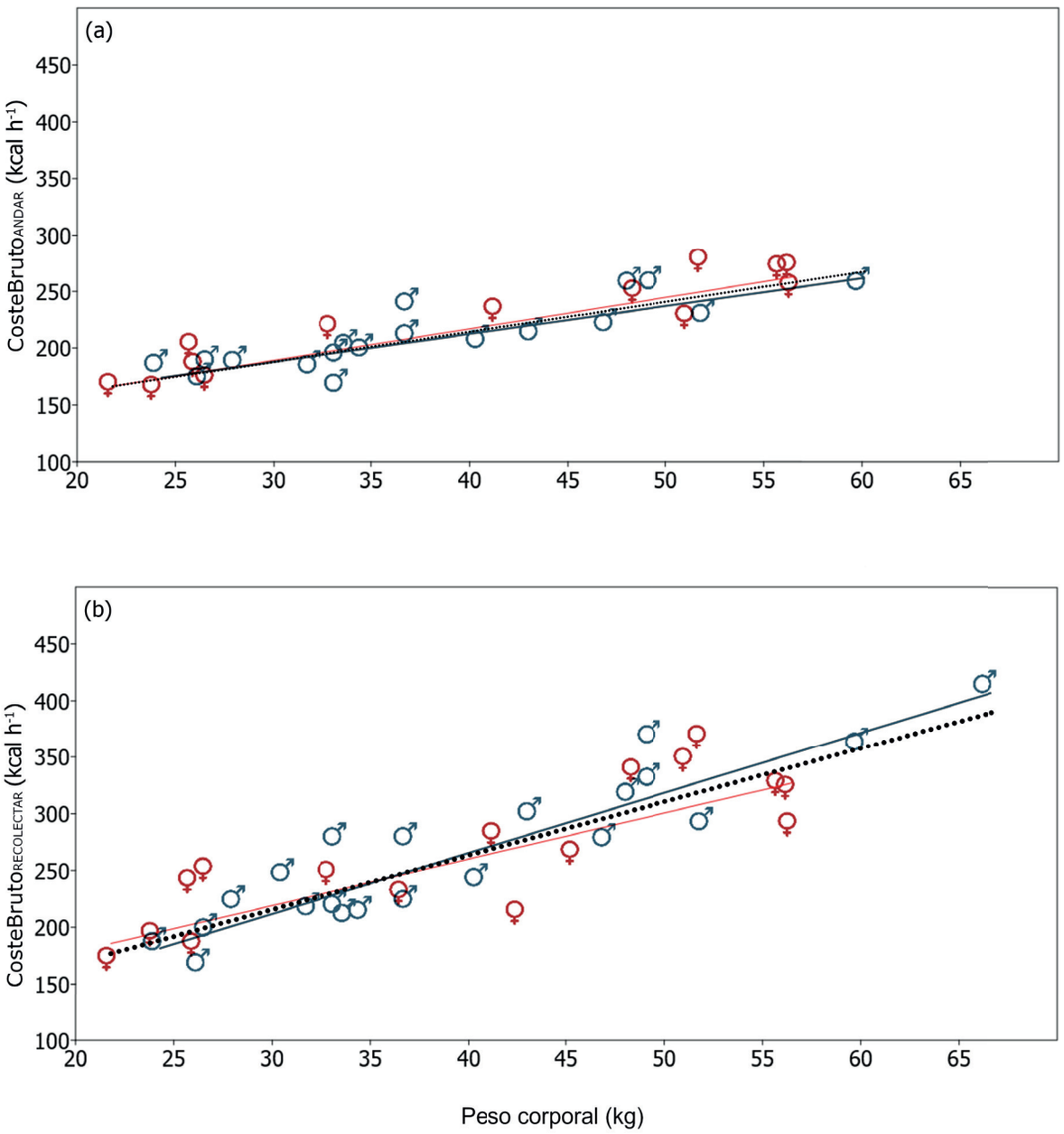


Figura 19. Modelos de regresiones lineales entre el peso corporal y el gasto bruto de cada prueba (a= andar; b= recolectar. La línea punteada muestra la tendencia general de ambos sexos. La línea azul y roja muestra la tendencia en chicos y chicas, respectivamente. A partir de Figura 2 de Zorrilla-Revilla et al. (2021).

Figure 19. Effect of body mass (Peso corporal) on Gross cost in each test (a= walking to the collection site; b= gathering). The dotted line represents the trend for both sexes together. Red thin and blue thick lines show the trends for girls and boys, respectively. The regression equations are shown in Tables 4 and 5. Figure taken from Zorrilla-Revilla et al. (2021).

2. COMPARACIÓN ENTRE CHICAS Y CHICOS EN UNA PRUEBA DE SIMULACIÓN DE EXTRACCIÓN DE TUBÉRCULOS

Este apartado se ha elaborado a partir del trabajo de Mateos et al. (2021b, Under Review)[2] titulado "*Let's Play to Dig: A Vigorous Energetic Task for a Young Forager?*". Las principales características antropométricas y energéticas de la muestra se resumen en la Tabla 7.

Variable	n=23 ♂	n=17 ♀	n=40 ♂♀
Altura corporal (cm)	147,87 (13,25)	148,71 (14,93)	148,23 (13,81)
Peso corporal (kg)	39,67 (11,90)	41,84 (13,85)	40,59 (12,64)
FFM (kg)	32,47 (10,66)	31,69 (9,62)	32,14 (10,11)
RMR (kcal/24 h)	1505 (294,21)	1527,47 (278,93)	1515,05 (284,37)
$CosteBruto_{CAVAR}$ (kcal h^{-1})	239,02 (109,19)	202,21 (52,62)	223,44 (90,58)
$CosteNeto_{CAVAR}$ (kcal h^{-1})	176,39 (105,07)	138,56 (50,45)	160,31 (87,35)

Tabla 7. Resumen de la media y de la desviación típica (entre paréntesis) de las variables energéticas y corporales de la muestra estudiada. La RMR se expresa en 24 horas. $CosteBruto_{CAVAR}$ y $CosteNeto_{CAVAR}$ se expresa en kilocalorías a la hora. A partir de Mateos et al. (2021b, Under Review).

Table 7. Mean and standard deviation (in parentheses) of body parameters and metabolic rates of the volunteers participating in the tests by sex. RMR is expressed in kcal per day. "$CosteBruto_{CAVAR}$" includes the gross cost of digging. "$CosteNeto_{CAVAR}$" displays the cost of digging minus the RMR. "Sexo"= sex; "Altura corporal (cm)"= Height (cm); "Peso corporal (kg)"= Body mass (kg). Data from Mateos et al. (2021b, Under Review).

En este estudio, tanto las chicas como los chicos no muestran diferencias estadísticamente significativas entre los valores antropométricos y de composición corporal: altura, peso corporal y FFM (*p-valor*>0,05) (Tabla 8). Pese a no ser significativos, son ellas las que muestran mayores valores en todas estas variables antropométricas, a excepción de la variable de composición corporal (FFM) (Tabla 7).

[2] Los resultados de este apartado han sido extraídos de Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Rodríguez, J. (2021b, Under Review). Let's Play to Dig: A Vigorous Energetic Task for a Young Forager? *Human Nature*.

Variable	Sexo	
	t	*P valor*
Altura corporal	0,19	0,85
Peso corporal	0,53	0,6
FFM	-0,24	0,81

Tabla 8. Tabla de comparativa de medias antropométricas y de composición corporal, a través del T-test. No se muestran diferencias estadísticamente significativas entre las medias de las variables. Datos a partir de Mateos et al. (2021b, Under Review).

Table 8. Student's t test for the main body variables by sex (Sexo). "Altura corporal"= Height; "Peso corporal"= Body mass. There are not significant differences in the means by sex. Data from Mateos et al. (2021b, Under Review).

Referente a los datos energéticos, no existen diferencias estadísticamente significativas en la RMR entre las chicas y los chicos (*p-valor*= 0,84) (Tabla 9), ni tampoco existen diferencias significativas al analizar el $CosteNeto_{CAVAR}$ por sexos (*p-valor*= 0,18) (Tabla 9), aunque ellos muestran mayores valores en el Coste Neto que ellas (Tabla 7).

Atendiendo a la productividad, el número de estacas conseguidas varía entre individuos. Durante la prueba experimental, dos individuos no llegaron a conseguir extraer ningún ítem subterráneo y, sin embargo, un participante consiguió 21 ítems. La media de todos los ítems extraídos fue de 5,8 (Mateos et al., 2021b). Referente a la tasa de eficiencia entre el coste neto de cavar y el número de ítems extraídos, los chicos muestran, de media, un mayor valor en el índice de eficiencia que las chicas (EI= 9,81 kcal/estacas; 7,73 kcal/estacas, respectivamente) (Mateos et al., 2021b), lo que se traduce en una menor eficiencia, aunque tales diferencias no son significativas (*p-valor*>0,05) (Tabla 9).

	RMR		$CosteNeto_{CAVAR}$		IE	
	t	*P valor*	*t*	*P valor*	*F*	*P valor*
Sexo	0,23	0,84	-1,37	0,18	1,11*	0,30

Tabla 9. T-test y Análisis de varianza en la RMR, $CosteNeto_{CAVAR}$, and IE categorizando por sexo. A partir de Tabla 4 de Mateos et al. (2021b, Under Review).

Table 9. T-test and Analysis of variance in RMR, Net cost of digging ($CosteNeto_{CAVAR}$), and IE (índice de eficiencia), categorizing by sex (Sexo). Data from Table 4 from Mateos et al. (2021b, Under Review).

Por otro lado, si se atiende a los cálculos realizados del posible retorno energético de diferentes especies de tubérculos respecto al coste real de conseguirlos, se puede observar que, en todos los supuestos, el retorno es positivo, aunque con diferencias según el recurso. Así, el recurso con menos poder calórico por unidad, *do 'aiko* (*Vigna macrorhyncha*), aportaría entre 5,75 y 7,3 kcal, a chicos y chicas respectivamente, por cada kcal gastada en cavarlo y extraerlo (Figura 20). En cualquiera de los casos, se cubriría el coste energético, y el retorno energético sería positivo (46, 59 kcal para los chicos; 48,67 kcal para las chicas) (Figura 20). Por otro lado, atendiendo al recurso con mayor poder calórico, *ekwa gadabi*, aportaría entre 22,61 y 28,69 kcal por cada kcal gastada en cavarlo y extraerlo, mostrando un Retorno Neto entre las 212 kcal para los chicos, y de 214,08 kcal para las chicas (Figura 20).

Nombre Hadza (*Especie*)	Gramos	kcal g^{-1}	kcal unidad
shumuko (*Vatovaea pseudolablab)*	86,58	0,763	66,06
*ekwa hasa *(Vigna frutescens)*	215,79	0,81	174,79
do 'aiko *(Vigna macrorhyncha)*	80	0,705	56,4
*ekwa gadabi *(Vigna frutescens)*	262,5	0,845	221,81

*Tabla 10. Pesos y valores energéticos de diferentes tubérculos consumidos como alimento por los Hadza. Valores estimados a partir de la Tabla 3 y Tabla 4 de Vincent (1985). Gramos por unidad hace referencia al peso de una unidad de cada tubérculo. kcal g^{-1} hace referencia al poder calórico de cada gramo de cada especie. kcal unidad refleja el aporte calórico de cada unidad de tubérculo. *Ekwa hasa y *Ekwa gadabi son la misma especie, sin embargo, se ha optado por incluirlas separadamente por presentar Vincent (1985) diferentes valores en sus tablas.*

*Table 10. Weight and energy values of the different tubers consumed by Hadza hunter-gatherers, estimated from Table 3 and Table 4 from Vincent (1985). "Gramos por unidad"= Grams per unit; "kcal unidad"= kcal unit. Grams per unit is the weight in grams of one item of each tuber species. kcal g^{-1} is the energy per gram of tuber species. kcal unit is the energy contained in one tuber. *Ekwa hasa and *Ekwa gadabi are the same species, however we have included both because Vincent (1985) reveals different values for them in their tables.*

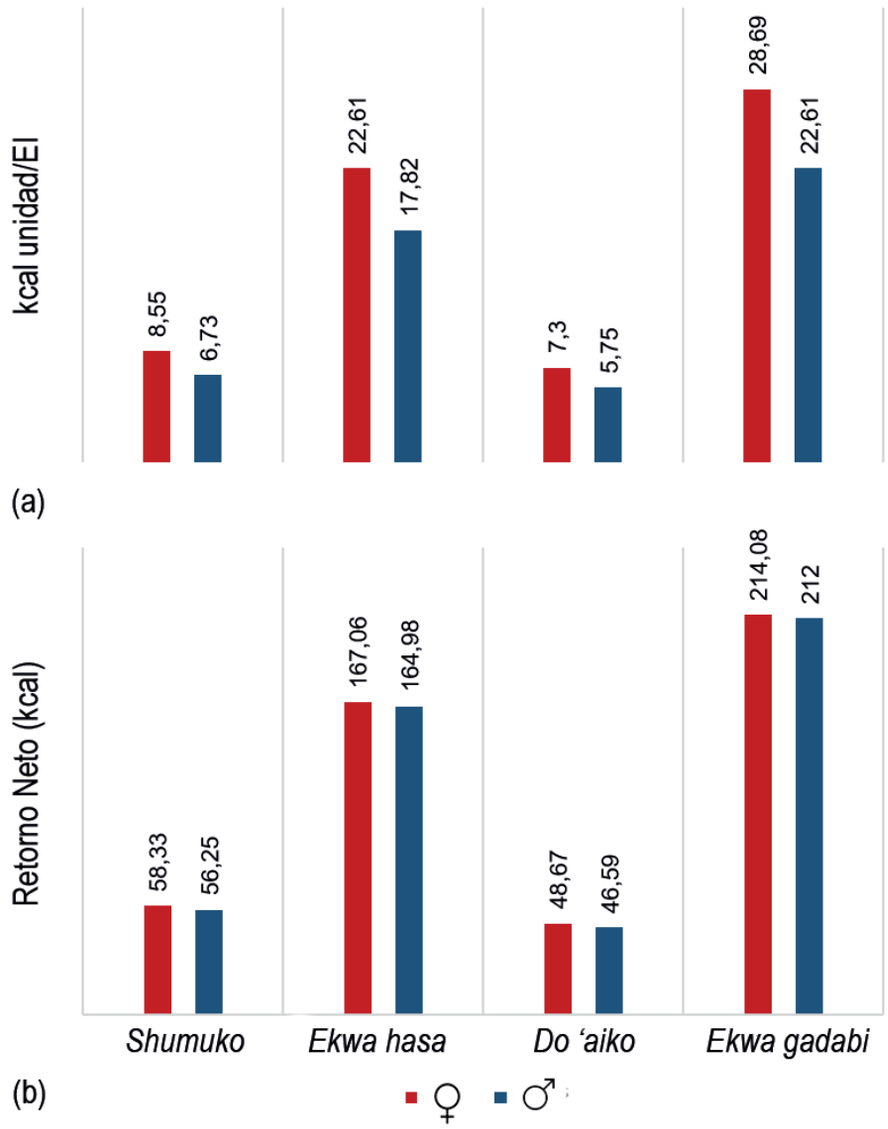


Figura 20. Comparativa por sexos respecto al Retorno Neto y las kcal unidad/IE en cada especie de tubérculo que representarían las estacas de madera obtenidas en la prueba de simulación de extracción. El gráfico a (kcal unidad/IE) representa las kcal que aporta cada recurso subterráneo por cada kcal gastada en cavarlo y extraerlo, resultado de dividir las kcal que aporta cada tubérculo entre el IE (IE ♂= 9,81; IE ♀= 7,73). El gráfico b (Retorno Neto) representa la diferencia entre el aporte energético de cada especie de tubérculo y el coste de cavarlo y extraerlo. El color rojo y azul representa a las chicas y chicos, respectivamente.

Figure 20. Comparison by sex of the Net Return (Retorno Neto) and the kcal per unit/IE (kcal unidad/IE) in each tuber species that would represent the wooden stakes extracted in the experimental simulation test. The graphic a) represents the kcal that each underground resource contributes for each kcal spent digging and extracting it, being the result of dividing the kcal contained in one tuber by the IE (IE ♂= 9.81; IE ♀= 7.73). The graphic b) represents the difference between the energy provided by each species of tuber and the cost of digging and extracting it. The red and blue colours represent girls and boys, respectively.

3. COMPARACIÓN ENTRE CHICAS Y CHICOS EN LA VELOCIDAD ÓPTIMA DE LA LOCOMOCIÓN

Este apartado se ha elaborado a partir del trabajo de Mateos, et al. (2021a, Submitted)[3]. Sin embargo, todas las variables de velocidad y energía, al igual que las funciones polinómicas de segundo grado previamente destacadas en la metodología, han sido transformadas a km h^{-1} y kcal.

Las características energéticas y de velocidad del total de la muestra empleada en este estudio se resumen en la Tabla 11, atendiendo al sexo. Hay dos individuos cuyo $Gross_{COT}$ no se ajusta a una relación curvilínea de segundo grado, por lo que no se incluyeron en el estudio.

Factor	Variable	*n*	OLS (km h^{-1})	$minGross_{COT}$ (kcal km^{-1})	*a*
Total N=76 (media 10.83, SD 2.1)	Muestra total	74*	5,27 (0,47)	39,67 (8,82)	2,4 (0,81)
Sexo	♂	39	5,27 (0,08)	40,08 (8,87)	2,44 (0,83)
	♀	35	5,26 (0,08)	39,22 (8,86)	2,35 (0,8)

Tabla 11. Resumen de la media y de la desviación típica (entre paréntesis) de las variables correspondientes a la velocidad óptima en la locomoción (OLS), al coste bruto mínimo durante la OLS ($minGross_{COT}$), y del Coeficiente Cuadrático (a), del conjunto de la muestra estudiada. El asterisco (*) marca los datos en los que se han excluido dos individuos que no ajustaban sus datos a una polinómica de segundo grado. A partir de Tabla 2 Mateos et al. (2021a, Submitted).

Table 11. Descriptive data of the OLS, the metabolic values ($minGross_{COT}$), and the quadratic coefficients from the second-degree polynomial functions (a), of the volunteers participating in the tests by sex. The values are expressed as mean and standard deviation (in parenthesis). The asterisk (*) marks the sample size reduction from 76 to 74 individuals because the data of two of them did not fit in a second-order polynomial function. Data from Table 2 from Mateos et al. (2021a, Submitted).

[3] Los resultados de este apartado se conformaron a partir de Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Rodríguez, J. (2021a, Submitted). At their own pace. Optimal walking speed in children and adolescents. *American Journal of Biological Anthropology*

El test ANOVA unifactorial muestra que no existen diferencias significativas en las medias de OLS (*Optimal Locomotion Speed*) entre sexos (*F*= 0,03; *p*-valor= 0,86) (Tabla 12 y Figura 21). Si bien, pese a no ser significativo, los individuos masculinos muestran una velocidad óptima mayor que los individuos femeninos (Tabla 11 y Figura 22). Tampoco se muestran diferencias en las medias de la $minGross_{COT}$ entre sexos (*F*= 0,17; *p*-valor= 0,68) (Tabla 12 y Figura 21), aunque el coste bruto es mayor en los individuos masculinos andando a su velocidad óptima que en los individuos femeninos (Tabla 11 y Figura 22).

	OLS (km h^{-1})				$minGross_{COT}$ (kcal km^{-1})				*a*			
	SS	df	*F*	*P valor*	SS	df	*F*	*P valor*	SS	df	*F*	*P valor*
Sexo	0,007	1	0,03	0,86	13,36	1	0,17	0,68	0,15	1	0,23	0,63

Tabla 12. Análisis de varianza de la OLS, $minGross_{COT}$, y a (coeficiente cuadrático) categorizando por sexo.

Table 12. Analysis of variance for OLS, *$minGross_{COT}$*, and *a* (quadratic coefficient), by sex (Sexo). *The asterisk (*) indicates a significant difference.*

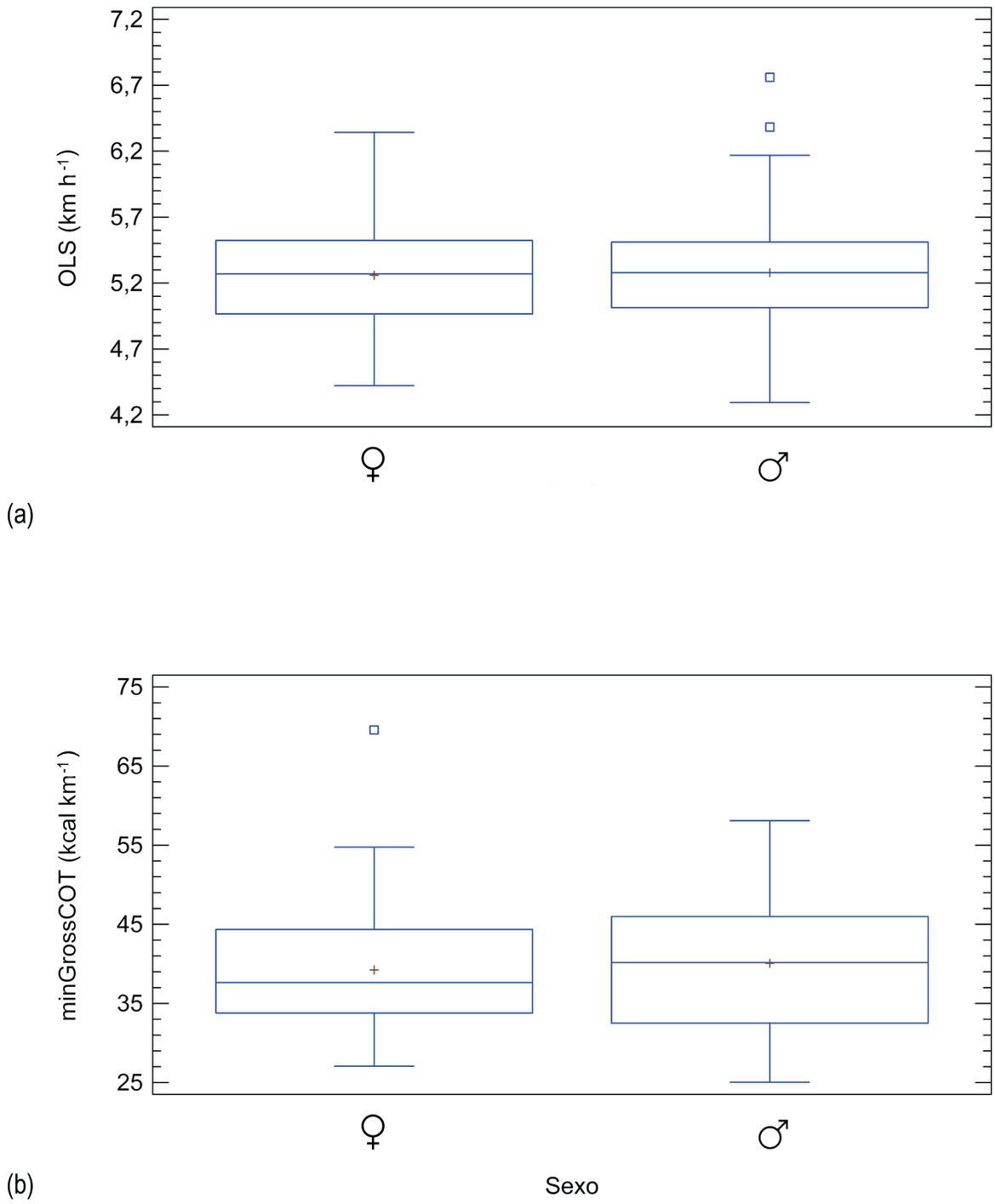


Figura 21. Gráficos de Cajas y Bigotes respecto al OLS (a) y el minGross$_{COT}$ (b) por cada sexo. Las cruces rojas en el interior de la caja muestran la media. Aunque las diferencias no son significativas, los chicos muestran valores superiores a las chicas en ambas figuras.

Figure 21. Box and whisker plots among sexes regarding the OLS (a) and minGross$_{COT}$ (b). The red crosses indicate mean values. Although the differences are not significant, boys show higher values than girls in both figures.

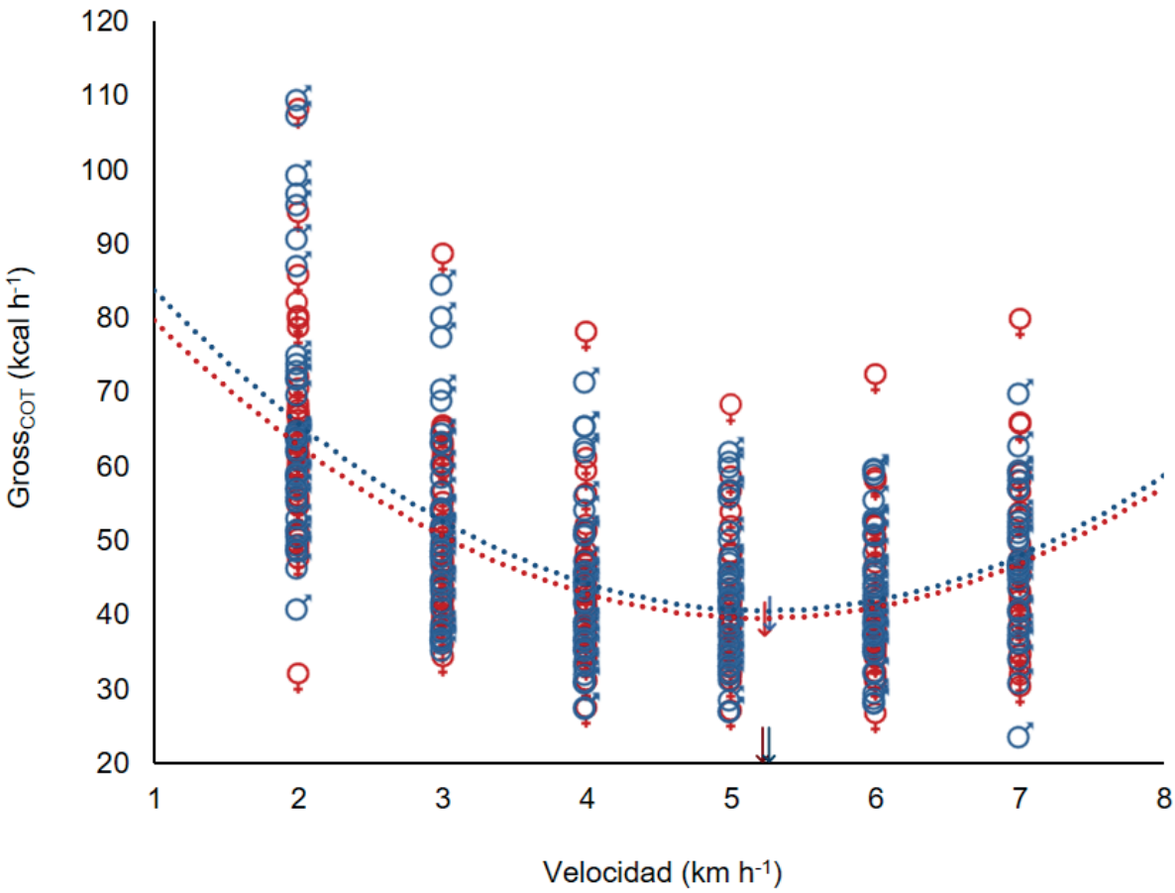


Figura 22. Los puntos de datos (símbolos masculinos y femeninos) representan valores del Gross$_{COT}$ para cada individuo en las velocidades desarrolladas en la prueba experimental. Las líneas punteadas de color rojo y azul, muestran la relación curvilínea del gasto energético por cada velocidad andada, en chicas y chicos, respectivamente. Las flechas, roja y azul (chicas y chicos, respectivamente), indican la velocidad en la cual se gasta la cantidad mínima de energía (minGross$_{COT}$), siendo esta velocidad la óptima en la locomoción (OLS). Figura modificada a partir de la Figura 3 de Mateos et al. (2021a, Submitted).

Figure 22. Data points (male and female symbols) represent the Gross$_{COT}$ por each individual at the different speeds here studied. Blue (boys) and red (girls) dotted lines show the U-shaped relationship between gross energy consumed per distance unit and walking speed. The arrows (red= girls; blue=boys) indicate the speed at which Gross$_{COT}$ is minimum (minGross$_{COT}$): Optimal Locomotion Speed (OLS). Figure modified from Figure 3 from Mateos et al. (2021a, Submitted).

Finalmente, no existen diferencias significativas entre sexos (chicos: 2,44, SD 0,83; chicas: 2,35, SD 0,8) (Tabla 11) en la amplitud de la parábola revelada por el coeficiente cuadrático (F= 0,23; *p*-valor= 0,63) (Figura 23) (Tabla 12).

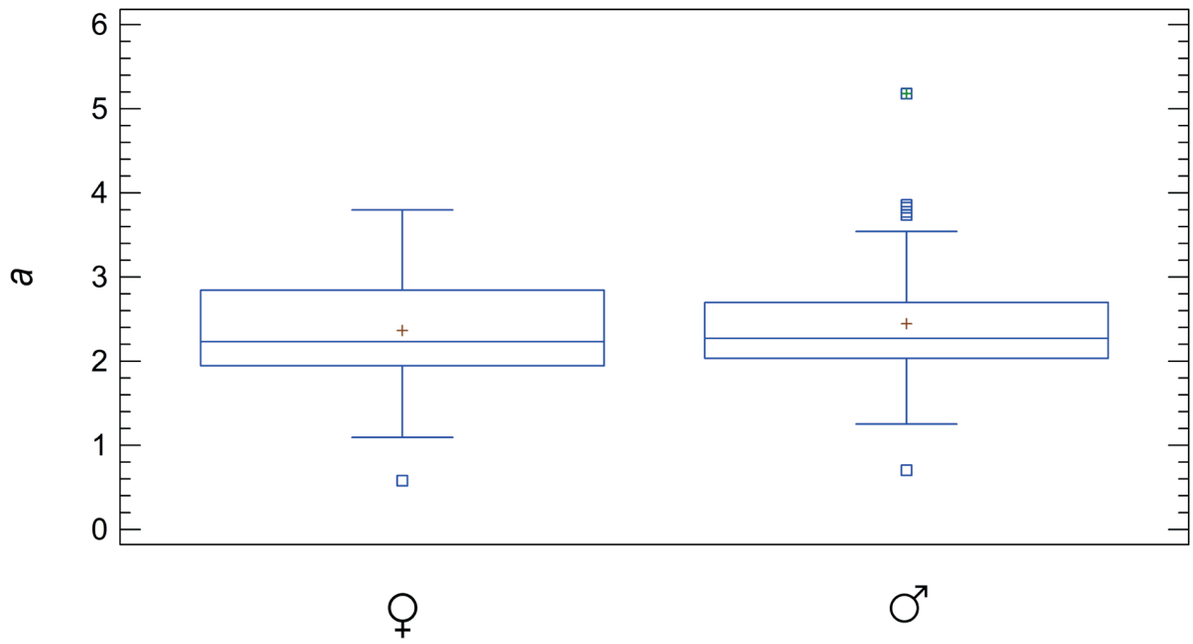


Figura 23. Gráfico de Caja y Bigotes del valor de a (coeficiente cuadrático en una polinómica de segundo grado) por cada sexo. Las cruces rojas en el interior de la caja muestran la media. Aunque la diferencia no es significativa, los chicos muestran un valor superior respecto a las chicas. A partir de la Figura 5 de Mateos et al. (2021a, Submitted).

Figure 23. Box and whisker plot of a value (quadratic coefficient in a second-order polynomial function) by sex. The red crosses indicate mean values. Although the difference is not significant, boys show a higher value than girls. Figure 5 from Mateos et al. (2021a, Submitted).

Al mismo tiempo, a los individuos de nuestro estudio, se les incrementa el coste de caminar ($Gross_{COT}$ subadultos) respecto a su $minGross_{COT}$ entre un 1,23 y un 2,61% si siguen las OLS de mujeres y hombres adultas presentadas por los estudios de Wall-Scheffler (2012) y Wall-Scheffler & Myers (2013) (Tabla 13). Estos incrementos no son estadísticamente significativos. Además, el coste energético de caminar a OLS adultas para los subadultos, supone un coste bruto energético mucho menor (entre un 22,34 y 38,83%) respecto a lo que les supone energéticamente caminar a los hombres y mujeres adultas a sus propias OLS (es decir a sus propios $minGross_{COT}$) (Tabla 14).

Estudio	*Sexo*	OLS (km h^{-1})	$Gross_{COT}$ subadultos (kcal km^{-1})	% Incremento	*t*	*P valor*
Mateos et al. (2021a)	♂♀	5,27	39,67 (8,81)*	-	-	-
Wall-Scheffler & Myers (2013)	♀	4,82	40,51 (9,05)	2,10	-0,52	0,57
Wall-Scheffler (2012)	♀	4,72	40,71 (9,15)	2,61	0,7	0,48
Wall-Scheffler (2012)	♂	5,21	40,16 (8,8)	1,23	-0,34	0,74

*Tabla 13. Coste energético ($Gross_{COT}$ en kcal km^{-1}) que supone a los individuos subadultos caminar en la OLS obtenida en Mateos et al. (2021a); y en la OLS marcada por los estudios de Wall-scheffler (2012) y Wall-Scheffler & Myers (2013) para individuos adultos. *El $Gross_{COT}$ de nuestro estudio representa el $minGross_{COT}$. La columna "% Incremento" representa la diferencia entre el $minGross_{COT}$ de los individuos subadultos caminando a su OLS, según nuestro estudio, y el $Gross_{COT}$ estimado teniendo en cuenta las OLS de los individuos adultos según la literatura. La comparación de estos valores indica que no existen diferencias significativas (p-valor> 0,05).*

*Table 13. The energy cost ($Gross_{COT}$ in kcal km^{-1}) of walking for non-adult individuals at the OLS obtained in our study (BioE8-CEIC 1812); and the energy cost of walking for non-adult individuals ($Gross_{COT}$ subadulto) at the adults OLS following Wall-scheffler (2012) and Wall-Scheffler & Myers (2013). *The $Gross_{COT}$ of our study represents the $minGross_{COT}$. The column % Increase ("% Incremento) indicates the difference between the $minGross_{COT}$ of the non-adult individuals walking at their OLS according to Mateos et al. (2021a) and the $Gross_{COT}$ estimated taking into account the OLS of the adult individuals following Wall-scheffler, (2012) and Wall-Scheffler & Myers (2013). There are no significant differences when these values are compared (p-value> 0.05).*

Variables	Wall-Scheffler & Myers (2013) ♀	Wall-Scheffler (2012) ♀	Wall-Scheffler (2012) ♂
OLS (km h^{-1})	4,82	4,72	5,21
**$Gross_{COT}$ subadultos (kcal km^{-1})*	40,51	40,71	40,16
$minGross_{COT}$ adultos (kcal km^{-1})	52,16	53,87	65,65
% de diferencia	22,34	24,43	38,83

*Tabla 14. Diferencia en porcentaje entre $Gross_{COT}$ subadultos caminando a las OLS adultas respecto a $Gross_{COT}$ adulto ($minGross_{COT}$ adultos) caminando a sus propias OLS según Wall-Scheffler (2012) y Wall-Scheffler & Myers (2013). *$Gross_{COT}$ subadultos es el coste de caminar a las velocidades óptimas adultas según los estudios citados en la tabla. El $minGross_{COT}$ adulto es el coste para los adultos de caminar a su propia OLS, extraído y transformado a km h^{-1} y kcal de Wall-Scheffler (2012) y Wall-Scheffler & Myers (2013).*

*Table 14. Difference as a percentage (% de diferencia) between the non-adult $Gross_{COT}$ ($Gross_{COT}$ subadultos) walking at the adult OLS and the adult $Gross_{COT}$ ($minGross_{COT}$ adultos) walking at their own OLS following Wall-Scheffler (2012) y Wall-Scheffler and Myers (2013). *The non-adult $Gross_{COT}$ is the cost of walking at optimal adult speeds according to the studies cited in the table. The adult $minGross_{COT}$ is the cost of walking for adults at their own OLS, taken and transformed to km h^{-1} and kcal from Wall-Scheffler (2012) and Wall-Scheffler & Myers (2013).*

1. *SUMMARY OF THE CHAPTER 3. RESULTS*

Regarding the first task of the first experimental study (BioE5), the results obtained (Zorrilla-Revilla et al., 2021) show that there are no statistically significant differences between sexes in terms of EE during trials (Walking and Gathering), neither in the anthropometric variables (p-value>0.05) (Table 3). The only exception is femur length, which is significantly larger in girls than in boys (F= 4.26; p-value<0.05). Significant correlations between Gross EE (both picking and moving) and all anthropometric variables exist in both trials (p-value<0.01) (Table 4). The best correlation of energy expenditure in both Walking and Gathering trials is with body mass. Moreover, only body mass was entered into the models computed through forward stepwise multiple linear regression (Maté Jiménez, 1995), *explaining approximately 80% of the variance (Walking: r^2= 0.8089; Gathering: r^2= 0.7699) (Figure 19). The comparison of the simple linear models for girls and boys in both trials show no significant differences between sexes neither in the slopes nor in the intercepts (Table 5). Thus, girls and boys with equal body mass expend a similar amount of energy during Walking and Gathering trials. In both sexes, an increase in energy expenditure is strongly proportional to body mass (Figure 19).*

Regarding the second task of the first experimental study (BioE5) (the digging test, Mateos et al., 2021b), we reveal that there are no statistically significant differences in body parameters (Height, Body mass and FFM) (Table 8) among boys and girls. On the other hand, no significant differences were displayed among sexes in the RMR (Table 9). Alike, no significant differences were shown in the Net cost of digging among sexes, (Table 9), presenting boys higher values than girls. Taking into account the efficiency index (Net cost of Digging/ wood wedges obtained) no significant differences were displayed among sexes.

Concerning the BioE8 study (Mateos et al., 2021a), no significant differences were shown in the OLS and the $minGross_{COT}$ among sexes (Table 12, Figure 21 a and b), neither significant differences were appreciated in the breadth of the parabola by sex (F= 0.23; p-value= 0.63) (Table 12 and Figure 23). Non-adult individuals consume more $Gross_{COT}$ while walking at adult optimal locomotion speeds compared with their $minGross_{COT}$ at their non-adult optimal locomotion speed, but not significantly (Table 13). Finally, if non-adult individuals walk at adults' OLS, they save a large percentage of energy (between a 22.34 and a 38.83%) compared to adults at their respective optimal speeds (Table 14).

Capítulo

4. Discusiones

En este capítulo dedicado a las discusiones se expondrán, en primer lugar, las limitaciones encontradas en esta tesis doctoral para, a continuación, pasar a comentar y poner en común con la bibliografía los resultados que se han obtenido en cada estudio experimental. Posteriormente, se mostrarán las principales contribuciones a la Ecología del Comportamiento y a la historia biológica humana que se pueden aportar desde las investigaciones aquí realizadas.

1. LIMITACIONES DE LA INVESTIGACIÓN

Antes de discutir los resultados obtenidos, es necesario subrayar ciertas limitaciones que transversalmente han acompañado la realización de esta tesis doctoral.

En primer lugar, hay que destacar que el tamaño de la muestra es fundamental para hacer inferencias bioestadísticas, sobre todo al detectarse diferencias entre grupos (Eng, 2003). En este sentido, los dos primeros estudios cuentan con una muestra menor al tercero y último, aunque en todos los casos son muestras similares, e incluso superiores a las empleadas en estudios con temáticas y objetivos similares (Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019; Hagino & Yamauchi, 2014; K. L. Kramer & Greaves, 2011; Prado-Nóvoa et al., 2020; Sarma et al., 2020; Wall-Scheffler, 2012). En esta línea, pese a utilizarse la misma muestra en la prueba de recolectar y la prueba de cavar, cierta falta de concordancia entre los datos antropométricos de ambos podría deberse a la eliminación de algún individuo de la muestra, reduciéndola, lo que afecta a la dispersión de los datos.

Para esta tesis doctoral se ha considerado la recreación de tres actividades físicas desarrolladas actualmente por diferentes grupos de cazadores y recolectores, pero esto implica una problemática. Hacer de los grupos cazadores y recolectores modelos vivientes del pasado puede ser simplista y algo reduccionista (véase Fitzpatrick & Berbesque, 2018; Hawkes, O'Connell, & Blurton Jones, 2018, y los trabajos citados en ambos artículos). Sin embargo, como se adelantó en la introducción, las conductas actuales, y al igual que la biología y la fisiología, son el resultado de la adaptación a diferentes ambientes a lo largo de la evolución (Caro & Borgerhoff Mulder, 1987; Nettle et al., 2013), por lo que no se descarta que tales actividades ya fueran comunes en el pasado, sobre todo atendiendo a las dos actividades de recolección (Aranguren et al., 2018;

D'Errico et al., 2012; Hunt, 1994; Revedin, Grimaldi, Florindi, Santaniello, & Aranguren, 2020; Rios-Garaizar et al., 2018; Zeller, 1987) y, sin duda alguna, a la tercera referente a la locomoción (Hatala et al., 2016; Hunt, 1994; Vidal-Cordasco, 2020; Vidal-Cordasco et al., 2021). Además, como destacan Milks y colaboradores (2021), prestando atención al registro etnográfico actual se puede obtener una mejor comprensión del comportamiento humano y la diversidad cultural, lo que puede ampliar los marcos interpretativos para comprender el pasado (Milks, Lew-Levy, Lavi, Friesem, & Reckin, 2021).

Por otro lado, también puede resultar reduccionista hacer implicaciones generales sobre la división sexual de labores, la eficiencia de la recolección, o el inicio de diferentes actividades debido a la locomoción y sus implicaciones en un grupo, estudiando únicamente tres actividades. Sin embargo, la elección de estas, está justificada por los vacíos e interrogantes que han dejado determinadas investigaciones realizadas hasta el momento, como se comentó en el apartado de justificación de la introducción. Por ello, pese a que tres pruebas experimentales pueden parecer escasas para tratar temas relevantes de la ecología humana, se ha podido abarcar una amplia gama de conductas entre los individuos subadultos de los grupos de cazadores y recolectores actuales, pero también del pasado.

Basarse primordialmente en determinadas sociedades clásicas y ampliamente estudiadas de cazadores y recolectores (Lane, 2014), como pueden ser los Hadza, Martu, Mikea, Baka, Hiwi, Pumé, *inter alia,* también puede resultar controvertido a la hora de justificar la realización de las actividades aquí llevadas a cabo, o para apoyar las discusiones que se desarrollarán a continuación. Sin embargo, no son tantas las sociedades sobre las que se tiene información, al menos para nuestros intereses, y son muchos menos los que aportan información necesaria respecto a la población subadulta (Bird & Bliege Bird, 2005; Blurton Jones et al., 1989; Blurton Jones & Marlowe, 2002; Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019; Hawkes et al., 1995; Tucker & Young, 2005).

En relación al párrafo anterior, una solución podría haber sido hacer mediciones reales a varios grupos de cazadores y recolectores que habitan diferentes ambientes y, por consiguiente, con distintas estrategias conductuales, lo que aportaría mayor variabilidad a nuestra muestra y a las implicaciones de nuestros estudios. No obstante, el coste en tiempo y recursos sería muy elevado para la realización de esta tesis doctoral y ha de tenerse en cuenta que, en condiciones naturales, determinados factores que sí se han tenido en cuenta en estos estudios experimentales, no podrían haberse controlado. Por ejemplo, a la hora de tratar de comparar a diferentes individuos, en un contexto experimental pueden estandarizarse los tiempos de las diferentes pruebas, las velocidades, los movimientos, los objetivos a alcanzar, entre otros.

Con todo, las pruebas experimentales incluidas en parte en esta investigación intentaron abarcar actividades generales que pueden realizar los individuos subadultos de los grupos de cazadores y recolectores actuales. A pesar de ello, trabajar con una muestra de individuos subadultos occidentales puede ser un hándicap porque no están habituados a practicar actividades de subsistencia, como sí ocurre entre los subadultos cazadores y recolectores. Por otro lado, puede no ser del todo realista extrapolar datos del gasto energético entre poblaciones, debido a que la antropometría y la composición corporal no tienen por qué ser similares. Por todo ello, merece destacar estas limitaciones.

En otra línea, y como otra limitación del actualismo, es difícil inferir estados de desarrollos entre la muestra utilizada a través de su edad, y extrapolar los datos obtenidos a los estados de desarrollo de grupos humanos del pasado. Esto no solo supone un obstáculo a la hora de entender a una población pasada, sino que también existen diferencias aparentes entre sociedades actuales postindustriales y urbanas, como las utilizadas en nuestros estudios experimentales, y otras sociedades actuales con economías de subsistencia (R. S. Walker, Gurven, et al., 2006), como aquellas que utilizamos para establecer comparaciones y para las discusiones. Se propone que estas diferencias se deben a factores socioeconómicos y culturales relacionados con la higiene, la nutrición o las mejoras en la sanidad (Bogin, 2011; Gluckman & Hanson, 2006b, 2006a; Hill & Hurtado, 2017; Hochberg, 2010; Mace, 2000; Papadimitriou, 2016). Por ello, hemos intentado ampliar el espectro a diferentes edades (8-14) y hemos procurado hablar de fases del ciclo vital entendiendo que, al menos en la especie *Homo sapiens*, estas existen de la misma manera, aunque con cierta variabilidad en las edades (Bogin, 1994, 1999b, 2011; Bogin & Varea, 2017; Hochberg, 2009; Hochberg & Belsky, 2013).

En este sentido, debido a la gran variabilidad que existe entre la especie *Homo sapiens* a la hora de alcanzar las fases del ciclo vital y a la diferencia que existe entre sexos en este aspecto, puede que hayamos adscrito a algún individuo a una fase concreta por su edad, que no le corresponde por su estado real de desarrollo. Para solventar esta limitación, no debería haberse utilizado la edad, si no otros parámetros clínicos, como los rasgos físicos utilizados por Tanner (Emmanuel & Bokor, 2020; Marshall & Tanner, 1969, 1970; Tanner, 1955, 1981), o la maduración esquelética (Bernal & Arias, 2007), que pueden ser evaluados radiográficamente (Hernández Rodríguez, 1991; Scheuer & Black, 2004), sobre todo atendiendo a la fusión epifisaria (C. Cunningham, Scheuer, & Black, 2016; Roche, 1980; Šešelj, 2013; Tanner & Whitehouse, 1976; Tardieu, 1998). No obstante, estos métodos pueden ser costosos, invasivos y, por consiguiente, problemáticos a la hora de ser aceptados por un comité ético.

En otro orden de cosas, los métodos de estimación de gasto energético que existen actualmente en el ámbito de la antropología biológica son variados y precisos. Ya en el apartado de los materiales y metodologías, se destacan tanto la calorimetría directa como la calorimetría indirecta. Sin embargo, existen otros métodos empleados en este campo de investigación como el agua doblemente marcada (Pontzer et al., 2012; Urlacher et al., 2021, 2019), la acelerometría y dispositivos que miden el movimiento (Hagino, 2015; Hagino & Yamauchi, 2014; Urlacher et al., 2021), o el uso de ecuaciones predictivas ya previamente testadas (Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019). La calorimetría indirecta se considera el mejor método para medir la RMR y el gasto energético en una actividad concreta (Leonard, 2012; Ndahimana & Kim, 2017), sin embargo, por cuestiones logísticas, es poco utilizada para obtener datos sobre el gasto energético en un tiempo prolongado (Speakman, 1998). Para este último fin, el agua doblemente marcada es un método muy efectivo pues no requiere de ningún tipo de dispositivo (Speakman, 1998), aunque su alto coste económico restringe su uso (Ndahimana & Kim, 2017; Ulijaszek, 1995). La utilización de dispositivos que miden el movimiento como los acelerómetros, son cada vez más recurrentes debido a sus bajos costes económicos y su facilidad de uso. A pesar de ello, no son tan precisos como las técnicas anteriores, y mucho menos para medir actividades físicas concretas (Zorrilla-Revilla, Mateos, Prado-Nóvoa, Vidal-Cordasco, & Rodríguez, 2017). Finalmente, el uso de ecuaciones predictivas para estimar la RMR (Harris & Benedict, 1918; Schofield, 1985), y el método factorial para calcular el gasto energético es más simple, pero es el menos preciso de todos. El uso de todas estas técnicas, y los diferentes resultados que se obtienen derivados de las diversas variables que tienen en cuenta, dificultan la comparativa entre los estudios que utilizan la energía como interfaz para explicar las diferentes conductas humanas o la variación en la historia biológica humana.

Por último, hay que destacar, que la escasez de estudios que miden el coste energético en actividades concretas en individuos subadultos, dificulta la investigación en varios frentes. El primero, hace que sea difícil encontrar estudios comparativos para discutir los datos. Por otro lado, hace complicado encontrar líneas argumentales que discutir y contrastar. No obstante, también es una ventaja, pues ante este vacío, existe un campo por explorar.

2. COMPARACIÓN ENTRE SEXOS EN EL COSTE DE LA SIMULACIÓN DE LA RECOLECCIÓN

El estudio aquí desarrollado muestra que no existen diferencias estadísticamente significativas entre chicos y chicas en la energía gastada en la recolección y durante el desplazamiento andando para alcanzar el lugar de la recolección. En la muestra analizada, las chicas gastan más energía, aunque no de manera estadísticamente significativa. Esto se debería a que ellas tienen, de media, un tamaño corporal mayor que los chicos. Se descarta así que un sexo tenga ventajas o desventajas metabólicas sobre el otro en la práctica de estas actividades. Es común que, en las edades aquí estudiadas, las chicas tengan dimensiones corporales superiores a los chicos, debido a las diferencias en el *tempo* de desarrollo (Bogin, 2015; Kotler & Haig, 2018; Malina et al., 2004; S. L. Smith & Buschang, 2005; Tanner, 1978). Así, ellas suelen alcanzar el tamaño adulto con precocidad respecto a sus compañeros masculinos (Bogin, 1994, 1999b; Humphrey, 1998; Roche, 1992), aunque tales diferencias se eliminan durante la plena adolescencia (Rogol et al., 2002; Tanner, 1978).

Cabe destacar que, aunque ellas muestran longitudes en los fémures estadísticamente superiores a ellos, y esta variable esté altamente correlacionada con el tamaño corporal (Abrahamyan, Gazarian, & Braillon, 2008; Ruff, 2007), no hay diferencias significativas en el tamaño corporal. Una posible explicación para tal diferencia en la longitud de los fémures es aportada por Feldesman (1992). Según este autor, el incremento en la longitud del fémur entre las chicas ocurre con anterioridad al estirón corporal acaecido durante la pubertad (Feldesman, 1992). En cualquier caso, la falta de diferencia total en el tamaño corporal explica las similitudes en el coste energético de las actividades implicadas en la recolección.

Únicamente la variable peso corporal ha explicado el 80% de la varianza del gasto energético de las pruebas de recolectar y del traslado durante la recolección. A pesar de que el resto de las variables corporales utilizadas para este estudio (BIL, FL, Edad, Altura corporal) también muestran correlaciones estadísticamente significativas con la energía gastada en las pruebas físicas (andar hasta el lugar de la recolección, y recolectar), la regresión múltiple por pasos hacia adelante ha descartado estas variables, escogiendo el peso corporal como la variable significativa que mejor explica la variable dependiente. La elección de este análisis estadístico eliminó la correlación existente entre el peso corporal y el resto de variables antropométricas, respecto al gasto energético.

Siguiendo con este hilo argumental, pero con una muestra de individuos adultos, Vidal-Cordasco y colaboradores (Vidal-Cordasco, Mateos, Zorrilla-Revilla, Prado-

Nóvoa, & Rodríguez, 2017) demostraron la influencia de la anchura bi-ilíaca y la longitud del fémur en la reducción del gasto energético durante la locomoción a 4 km h^{-1}. Caderas más anchas (Gruss, Gruss, & Schmitt, 2017), y piernas más largas (Steudel-Numbers & Tilkens, 2004), reducirían el coste energético de trasladar el peso corporal durante la marcha bípeda. Sin embargo, en nuestro estudio, no se han podido encontrar tales patrones. Un posible esclarecimiento a estas diferencias puede explicarse por: la incompleta maduración de los huesos de la cadera en nuestros participantes atendiendo a sus edades (Bogin, 1994; Moerman, 1982; Sharma, Gupta, & Shandilya, 2016; Verbruggen & Nowlan, 2017), la baja varianza en los datos de la anchura bi-ilíaca entre la muestra o, incluso, la ausencia de diferentes velocidades en la prueba de locomoción (P. A. Kramer & Sarton-Miller, 2008), como sugiere un estudio exploratorio que incluyó pruebas de locomoción con varias velocidades (véase en 1.1. ANEXO, el póster científico titulado: *Like father like son. Long legs and wide hips also reduce the cost of locomotion in subadults*, de Zorrilla-Revilla, Rodríguez, & Mateos, 2020). En dicho estudio, la velocidad y el peso corporal se muestran como las principales variables que explican positivamente la mayoría de la varianza en el gasto energético de la locomoción, así mismo, la anchura bi-ilíaca y la longitud del fémur reducen el coste de esta actividad.

A pesar de esa ausencia, nuestro estudio está en consonancia con otros previos que muestran la relación entre el peso corporal y el gasto de la locomoción (Brooks, Gunn, Withers, Gore, & Plummer, 2005; Froehle, Yokley, & Churchill, 2013; Passmore & Durnin, 1955; Pontzer et al., 2016; Steudel-Numbers, 1994, 1996; Steudel-Numbers & Tilkens, 2004). En nuestro estudio experimental, ambas actividades están altamente correlacionadas con el peso corporal de los individuos porque, en este caso, recolectar incluye la locomoción, tanto durante el desplazamiento para alcanzar el lugar de la recolección, como durante el proceso de la captación de los frutos. Estos resultados tienen importancia debido a que la locomoción es la forma más común de actividad física entre los humanos (Brooks et al., 2005; Passmore & Durnin, 1955), y también para los niños, juveniles y adolescentes de los grupos de cazadores y recolectores (Hagino & Yamauchi, 2014). Así, otros autores han destacado que la mayoría de las actividades físicas, y por lo tanto del gasto energético diario de un individuo forrajero, están afectadas por el tamaño corporal (Pontzer et al., 2012; Torun, 2005). Es por ello que, si el peso corporal afecta al gasto de la locomoción, y la mayoría de las actividades de los individuos forrajeros implican la locomoción, el peso corporal es una variable a tener en cuenta en el coste diario total, también en población no adulta.

Pese a las importantes implicaciones que tiene caracterizar energéticamente actividades de subsistencia para la ecología humana, como se ha destacado en la introducción de esta tesis doctoral, se desconocen estudios que hayan cuantificado

directamente el coste energético de actividades de subsistencia diarias entre individuos subadultos cazadores y recolectores. Pero también son escasos los estudios centrados en los adultos, destacando el trabajo realizado por Prado-Nóvoa et al. (2020), que compara, con una perspectiva similar, el coste del transporte de cargas entre hombres y mujeres. En esta línea, Froehle et al. (2019) han discutido la diferenciación de tareas entre los chicos y chicas juveniles de los grupos Hadza, atendiendo al tiempo dedicado a diferentes actividades, y al coste total de energía de la actividad física dividida en niveles de esfuerzo físico (*metabolic equivalent tasks*–METs). Aunque estos autores han encontrado diferencias en el tiempo invertido y en los niveles de esfuerzo físico entre sexos en el final de la niñez y el inicio de la juventud, el enfoque difiere del aquí propuesto. En nuestro caso, se ha estandarizado la actividad y el tiempo, con el objetivo de vislumbrar ventajas o desventajas entre sexos ante una misma tarea.

Debido a la falta de trabajos centrados en esta problemática desde la perspectiva energética en individuos subadultos, es necesario buscar investigaciones con temáticas diferentes pero que incorporen comparativas en actividades más generales, como la locomoción o actividades físicas comunes en sociedades postindustriales. En esta línea, existen trabajos como los de Freedson y colaboradores (1981) que revelan diferencias estadísticamente significativas en el gasto energético entre chicas y chicos de 6 a 7 años de edad, aunque la muestra era muy reducida (n=9) (Freedson, Katch, Gilliam, & MacConnie, 1981). Con una muestra de 209 participantes, Trost y colaboradores midieron el coste energético, mediante calorimetría indirecta, de 12 actividades físicas desarrolladas por chicos y chicas de sociedades postindustriales con edades comprendidas entre los 6 y 18 años de edad, entre las que se encontraban caminar y correr sobre un tapiz rodante a diferentes velocidades, bailar, o jugar al baloncesto (Trost, Drovandi, & Pfeiffer, 2016). La muestra fue tratada de manera homogénea respecto al sexo, pues no se advirtieron diferencias en base a este factor al dividir la muestra en cohortes de edad. Esta misma tendencia es confirmada por Harrell et al. (2005), quienes afirman que el coste energético de diferentes actividades no varía entre sexos, al menos de los 7 a los 12 años de edad (Harrell et al., 2005).

3. COMPARACIÓN ENTRE SEXOS EN EL COSTE DE LA SIMULACIÓN DE LA EXTRACCIÓN DE TUBÉRCULOS

Por otro lado, en la prueba que simulaba la extracción de tubérculos, si la muestra se trata en conjunto (8 a 14 años), tampoco existen diferencias significativas en todas las

variables antropométricas y de composición corporal. Además, de manera similar a lo que ocurre con el primer estudio de recolectar frutos, son las chicas las que muestran valores mayores en las variables antropométricas (Peso y Altura corporal), a excepción de la composición corporal, aunque no sea estadísticamente significativa.

La falta de diferencias antropométricas podría estar explicando también la ausencia de diferencias estadísticamente significativas en los valores de la RMR y del $CosteNeto_{CAVAR}$. Como se ha adelantado en la introducción, el peso corporal y la FFM son los principales factores que explican la variabilidad de la RMR. Por lo tanto, con pesos corporales y FFM similares, se obtienen valores semejantes en la RMR. Sin embargo, esta relación entre gasto energético y antropometría no queda patente en el $CosteNeto_{CAVAR}$ (kcal h^{-1}), debido a que, a pesar de mostrarse similitudes en la antropometría y la composición corporal, con valores superiores en las chicas, son ellos los que presentan mayores valores en esta variable energética. Es por ello que, en el caso aquí desarrollado, no se puede descartar el factor de la motivación. A mayor motivación, más esfuerzo por conseguir recursos, como ya apuntaron Crittenden y colaboradores (2013). Un mayor esfuerzo podría estar relacionado con un mayor gasto energético, debido a que no está estandarizado, y se propone que ellos tienden a competir más que ellas (Apicella & Dreber, 2015; Deaner & Smith, 2013) en actividades físicas que generalmente demuestran fuerza (Apicella & Dreber, 2015; Lombardo, 2012). Además, pese a ser la misma muestra utilizada en Mateos et al. (2021b, Under Review), cuando la muestra se divide únicamente por sexo, no se encuentran diferencias significativas en el $CosteNeto_{CAVAR}$. Posiblemente, el hecho de dividir la muestra entre grupos de edad (8-10, 11-12, 13-14) y sexos en ese estudio, hace que ambos factores, edad y sexo, interaccionen, pues las diferencias se manifiestan en las edades mayores. Por lo tanto, si no se tiene en cuenta el factor de la edad, las diferencias entre sexos desaparecen.

Por otro lado, la misma tendencia a no encontrarse diferencias significativas entre sexos en el $CosteNeto_{CAVAR}$, se muestran cuando se aplica un factor de eficiencia (IE= energía neta gastada/estacas extraídas)[1] (Mateos et al., 2021b, Under Review). Esto se debe a que, aunque ellos gastan más energía que ellas, no consiguen proporcionalmente más recursos que las chicas. Además, pese a que no existan diferencias significativas, ellas son más eficientes por cada ítem conseguido. Estos resultados concuerdan con los revelados por Tucker y Young (2005) entre niños y niñas prepu-

[1] Esto mismo ocurre cuando se sustituye las estacas por el valor energético de extraer un tubérculo, debido a que en el IE se está sustituyendo las estacas por un mismo valor energético tanto para chicas como para chicos, dependiendo de la especie de tubérculo que se elija.

berales de los grupos Martu. Este trabajo demuestra que no existen diferencias entre sexos, en la energía obtenida por hora, al extraer tubérculos. Estos mismos patrones han sido encontrados por Crittenden y colaboradores (2013), aunque tienen en cuenta los recursos conseguidos en muchas otras actividades productivas, además de la extracción de tubérculos. En su estudio con subadultos Hadza, la media de los retornos energéticos por viaje de forrajeo fue similar entre chicos y chicas de 3 a 17 años de edad (Crittenden et al., 2013). Por otro lado, Froehle et al. (2019) en una muestra de individuos subadultos cazadores y recolectores, tampoco revelan diferencias entre ambos sexos. Así, Froehle y colaboradores (2019) constatan que, pese a la aparente diferencia entre las medias de las ratios de eficiencia, tanto calculadas en kcal/h como en kcal/energía total derivada del forrajeo, la gran dispersión en los datos hace que no existan diferencias significativas en base al sexo. No obstante, hay que destacar, como en el caso anterior, que el estudio está teniendo en cuenta otras actividades de forrajeo además de la extracción de tubérculos. También, pese a las similitudes encontradas con ambos estudios, tanto Crittenden et al. (2013) como Froehle et al. (2019), están incluyendo la actividad de caminar dentro del forrajeo, a diferencia de nuestra prueba de simulación de extracción de tubérculos. Aun así, considerando la falta de diferencias entre sexos en las pruebas de locomoción de nuestros estudios, es probable que, aun incluyendo la locomoción, nuestros resultados coincidiesen igualmente con los observados en la literatura.

4. COMPARACIÓN ENTRE SEXOS EN LA VELOCIDAD ÓPTIMA DURANTE LA LOCOMOCIÓN

Los resultados obtenidos en la prueba experimental de la velocidad óptima en la locomoción concluyen que no existen diferencias significativas entre sexos en las edades aquí estudiadas (Mateos et al., 2021a, Submitted). Pese a que existen pocos estudios centrados en medir la velocidad óptima entre no adultos (Cavagna et al., 1983; DeJaeger et al., 2001), las velocidades óptimas alcanzadas en nuestro estudio son similares a las observadas en la investigación de DeJaeger et al. (2001). En este sentido, aunque no se utilice la velocidad óptima *sensu stricto*, Waters et al. (1983, 1988) no encuentran diferencias significativas en las velocidades preferidas al caminar entre sexos. En determinadas ocasiones, estas velocidades preferidas al caminar suelen aproximarse a las velocidades óptimas en la locomoción (Cavagna et al., 1983).

En la prueba experimental que se ha realizado, chicos y chicas muestran en conjunto velocidades óptimas similares (5,27 km h^{-1} y 5,26 km h^{-1}, respectivamente) y costes

energéticos semejantes en esa velocidad (39,5 kcal km^{-1} y 38,59 kcal km^{-1}, respectivamente) (Figura 22), como ya han mostrado previamente Smeby (2017), o Holm et al. (2009) y Waters et al. (1983) pero teniendo en cuenta la velocidad preferida al andar[2]. Esta falta de diferencias ligadas al sexo en la locomoción ha sido descrita también entre adolescentes por Saborit González (2009) en su tesis doctoral. De igual manera, Holm et al. (2009) muestran que no existen diferencias significativas entre chicos y chicas en parámetros de la marcha bípeda como la longitud del paso, la longitud del paso normalizada y la cadencia. Además, estas similitudes se refuerzan por el hecho de que ambos sexos tienen una misma amplitud en las parábolas definidas por la relación entre la velocidad y el gasto energético por unidad de tiempo (Figura 22 y 23), por lo que ambos sexos tienen la misma ventaja, o penalización, caminando en rangos de velocidades alejadas de sus óptimas (Mateos et al., 2021a, Submitted). Este patrón difiere de lo encontrado entre adultos de ambos sexos por Wall-Scheffler (2012). No obstante, en nuestra muestra, los chicos tienden a mostrar una curvatura algo más cerrada (Figura 22). Esto podría estar atisbando ya la tendencia a reducir más la curvatura en fase adulta, concordando con los datos de Wall-Scheffler (2012).

Aunque las diferencias no son significativas, ellos tienen un mayor $minGross_{COT}$ que ellas (Figuras 21 y 22) (Mateos et al., 2021a, Submitted). Esto puede deberse al hecho de tener una muestra más grande de chicos en los rangos de edad mayores. Así, es durante los 14 años el momento en el que los chicos pueden superar a sus compañeras en peso (Nakano et al., 2010), y altura (Ljung, Bergsten-Brucefors, & Lindgren, 1974; Nakano et al., 2010), lo que podría explicar el mayor gasto.

Es destacable que, los valores de velocidad óptima alcanzadas por chicos y chicas de estas edades, están en línea con los obtenidos por estudios con hombres adultos que también tienen en cuenta el $Gross_{COT}$ (DeJaeger et al., 2001; Wall-Scheffler, 2012), e incluso son superiores a las velocidades óptimas obtenidas para las mujeres adultas de la muestra de Wall-Scheffler (2012) y de Wall-Scheffler & Myers (2013) caminando sin pesos. Es más, debido a la gran curvatura de la parábola de nuestra muestra, cuando los chicos y chicas andan a las velocidades óptimas reveladas por Wall-Scheffler (2012) y Wall-Scheffler & Myers (2013) para hombres y mujeres adultas, apenas sufren penalización energética. Esto supone que incrementen su $minGross_{COT}$ entre un 1,23 y un 2,61%, y que tengan un coste energético muy inferior al de los adultos andando a sus respectivas velocidades óptimas (de entre un 22,34 y un 38,83 % menor)

[2] Trabajos previos como los aquí indicados (Browning & Kram, 2005; O'Connor & Donelan, 2012; Selinger, O'Connor, Wong, & Donelan, 2015; Wall-Scheffler & Myers, 2013), han establecido que las personas eligen caminar a una velocidad cercana a la más óptima energéticamente.

(Tabla 13 y 14), siendo esto un importante ahorro energético. Es bien conocida la influencia que tiene la masa corporal en las demandas energéticas durante la locomoción en mamíferos, y por lo tanto entre humanos (Brooks et al., 2005; Froehle, Yokley, et al., 2013; P. A. Kramer & Sylvester, 2011; Passmore & Durnin, 1955; Pontzer et al., 2016; Steudel-Numbers, 1994, 1996; Steudel-Numbers & Tilkens, 2004; C. R. Taylor, Heglund, & Maloiy, 1982). Por ello, los más jóvenes, y seguramente más pequeños en tamaño corporal, gastan menos energía absoluta durante la locomoción respecto a los adultos, probablemente mayores en tamaño corporal. Esta relación entre gasto energético absoluto en actividades que incluyen la locomoción y el tamaño corporal ya se ha mostrado y discutido en la prueba de recolección. Además, si se compara la energía gastada en la prueba de recolectar, no difiere significativamente de la encontrada en esta prueba experimental de la locomoción y la velocidad óptima.

El coste energético mínimo a la velocidad óptima durante la locomoción de un adulto se atribuye a la eficiencia biomecánica (Saibene & Minetti, 2003). La marcha de un adulto funciona como un péndulo invertido (Cavagna et al., 1983; Cavagna, Thys, & Zamboni, 1976), donde el coste metabólico es mínimo cuando se recupera la energía necesaria para mover los mecanismos del péndulo (Saibene & Minetti, 2003). Como ya se ha comentado anteriormente, algunos autores proponen que la locomoción humana madura entre los 7 y los 8 años de edad (Dusing & Thorpe, 2007; Frost et al., 1997; Holm et al., 2009; Jeng, Liao, Lai, & Hou, 1997; P. A. Kramer, 1998; Sutherland, Olshen, Biden, & Wyatt, 1988), alcanzando los mismos mecanismos de marcha bípeda de los adultos (Jeng et al., 1997) que optimizan la eficiencia energética caminando a la velocidad preferida (Jeng et al., 1997). Así, podríamos proponer que los individuos de nuestra muestra ya habrían desarrollado la eficiencia mecánica que caracteriza la locomoción adulta.

No obstante, si el gasto energético se expresase en términos relativos por unidad de masa corporal (kg), como exponen Cavagna et al. (1983) y Waters et al. (1983), a pesar de tener la misma OLS, los subadultos serían menos eficientes durante la locomoción. Esto podría deberse a que los niños dan más pasos y relativamente más largos, para mantener la misma velocidad que los adultos (Cavagna et al., 1983; Malina et al., 2004; Waters et al., 1983). Una frecuencia de zancada más alta es mecánicamente más exigente y, por lo tanto, requiere más energía (Unnithan & Eston, 1990). Además, relativo a su tamaño corporal, los subadultos necesitan un mayor desplazamiento vertical del centro de gravedad a las mismas velocidades que los adultos (Cavagna et al., 1983). Asimismo, otros autores han propuesto que, en términos relativos, los individuos más pequeños contienen proporcionalmente más tejidos

metabólicamente activos que los más grandes (Waters et al., 1983), sin embargo, las causas de esta ineficiencia no se comprenden completamente (P. A. Kramer, 2004).

5. CONTRIBUCIONES A LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO HUMANO

Las actividades de subsistencia relacionadas con la recolección de recursos son muy comunes entre los individuos subadultos de los grupos cazadores y recolectores contemporáneos (Bliege Bird & Bird, 2002; Blurton Jones et al., 1989; Blurton Jones & Marlowe, 2002; Bock, 2002b; Crittenden et al., 2013; Hawkes et al., 1995; K. L. Kramer, 2002, 2005a, 2005b; Robinson et al., 2008; Tucker & Young, 2005) (para un ejemplo gráfico, véase la figura 24). Además de ser una de las primeras actividades desarrolladas, se practica conjuntamente por ambos sexos en edades tempranas, ya sea entre subadultos o junto a los adultos (Blurton Jones et al., 1994b, 1994a; Crittenden et al., 2013; Hagino, 2015; Hawkes et al., 1995). Así, los individuos subadultos consiguen obtener gran cantidad y variedad de recursos (Bird & Bliege Bird, 2005; Crittenden et al., 2013; Hawkes et al., 1995; Tucker & Young, 2005) que, en parte, emplean para cubrir sus propios requerimientos energéticos (Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019). No obstante, como ya se ha expuesto en la introducción, con el incremento de la edad y coincidiendo con la etapa juvenil, ellos divergen sus intereses y prácticas más allá de la recolección de frutas y la extracción de tubérculos, focalizándose también en la caza; mientras que ellas, entre otras, siguen manteniendo estas actividades durante sus fases adultas.

Por otro lado, la locomoción bípeda es la actividad física principal en los homininos (P. A. Kramer, 2004; Malina & Little, 2008; Passmore & Durnin, 1955), tanto como medio para el transporte, como transversalmente en otras actividades físicas, sobre todo en aquellas desarrolladas en grupos de cazadores y recolectores, como la recolección de frutos, la caza, o la búsqueda de otros recursos.

Por todo lo expuesto, a continuación, se desarrollarán las principales aportaciones a la Ecología del Comportamiento extraídas de los resultados incluidos en esta tesis doctoral.

5.1. EL INICIO DE LA DIVISIÓN DE LABORES

Los datos recopilados en los diferentes experimentos realizados nos permiten hipotetizar sobre el inicio de la división de labores por sexo, analizando diferentes

actividades de subsistencia, como lo son la recolección de frutos, la obtención de tubérculos y la locomoción.

En relación con los resultados expuestos en la primera y la segunda prueba del primer trabajo experimental, se puede hipotetizar que el inicio de la división sexual en la recolección de frutos y la extracción de tubérculos no se debe a las diferencias energéticas entre sexos. Se descarta, por lo tanto, que la división en estas actividades, y el inicio de tal divergencia, esté apoyado por ventajas o desventajas energéticas derivadas del sexo. Del mismo modo, también podemos sugerir que el inicio de la división en tareas que involucran la locomoción no puede ser explicado por diferencias en la velocidad óptima ni en las demandas energéticas, de acuerdo con el segundo estudio experimental.

Esta última afirmación concuerda con los resultados obtenidos por Prado-Nóvoa et al. (2020) en su trabajo desarrollado con individuos adultos. Prado-Nóvoa y colaboradores (2020) advierten que el coste energético durante la locomoción y el transporte de pesos es similar entre adultos de ambos sexos, teniendo en cuenta el peso corporal. Es decir, que realizar esta actividad no conlleva una penalización energética por ser hombre o mujer, sino por la diferencia en el tamaño corporal. Así mismo, los hallazgos de Crittenden y colaboradores (2013) muestran que el sexo no afectaba significativamente a la distancia diaria recorrida en una muestra de subadultos durante la búsqueda de recursos energéticos.

Pese a ello, entre cazadores y recolectores las actividades de locomoción difieren enormemente entre sexos (Hilton & Greaves, 1995, 2008; Murdock & Provost, 1973; Prado-Nóvoa et al., 2020) y, por ejemplo, el inicio y la participación en partidas de caza empieza a involucrar a los niños cuando alcanzan los 10 a 12 años de edad en diferentes sociedades (Bird & Bliege Bird, 2002; Blurton Jones, Hawkes, & O'Connell, 1997; Crittenden et al., 2013; Dira & Hewlett, 2016; Gray, 2009; Imamura & Akiyama, 2016; Keith, 2006). Así mismo, la diferenciación sexual en las actividades productivas aquí evaluadas es un fenómeno conductual ampliamente documentado en diferentes investigaciones (Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Keith, 2006; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010). En ellas se recoge que, tanto la recolección de frutos como la extracción de tubérculos y raíces, son actividades preferentemente femeninas y que, en diferentes grupos cazadores y recolectores, es durante el final de la niñez e inicios de la fase juvenil cuando comienza la división sexual (Boyette, 2016; Crittenden, 2016a; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Keith, 2006; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010). Tal diferenciación es perceptible en el tiempo que estos individuos dedican a

cada actividad (Froehle et al., 2019), o la preferencia por los recursos captados entre ellas y ellos (Crittenden et al., 2013). Por lo tanto, en base a estos datos, si la diferencia en el gasto energético entre chicos y chicas no es causa de la divergencia en todas las actividades mencionadas, deben existir otras causas que expliquen el inicio de este fenómeno, como discuten Prado-Nóvoa y colaboradores (2020).

Figura 24. Niño Hadza recolecta bayas durante la estación húmeda. Foto extraída con permiso de Jimmy Nelson Foundation: https://www.jimmynelsonfoundation.com/culture/the-hadzabe/ y de su autor Michael Holtby.

Figure 24. Hadza kid collects berries during the wet season. Photo taken with permission from Jimmy Nelson Foundation: https://www.jimmynelsonfoundation.com/culture/the-hadzabe/ and its author Michael Holtby.

En este sentido, una posible explicación para aclarar el inicio de la división de tareas podría ser la necesidad temprana de desarrollar habilidades complejas específicas para cada sexo. De acuerdo con la literatura (Gurven & Kaplan, 2006; Kaplan et al., 2001, 2000), el patrón de la historia biológica humana influye en el éxito reproductivo y productivo como adulto: se requiere un desarrollo largo y lento y una reproducción tardía para invertir más esfuerzos en el aprendizaje de habilidades

complejas (Gurven & Walker, 2006; Kaplan et al., 2001, 2000; Lancaster & Kaplan, 2009), necesarias para conseguir altas tasas de productividad en el futuro (Kaplan et al., 2000).

Bajo esta premisa, los individuos subadultos realizan cada vez más actividades apropiadas para su respectivo futuro productivo y reproductivo (P. I. Henry, Morelli, & Tronick, 2005). Por ello, tanto chicas como chicos invertirán en diferentes actividades para implementar habilidades complejas, como consecuencia de los roles sexuales que les corresponderían por la anisogamia (Bulmer & Parker, 2002), pero a su vez mediante la realización de actividades que se complementan entre sexos (Kaplan et al., 2001). Las mujeres desarrollan las habilidades de búsqueda de alimento y crianza de los más pequeños, mientras que las actividades de persistencia, como la caza, son realizadas preferentemente por hombres adultos (Gurven & Kaplan, 2006). Por lo tanto, los chicos y las chicas en sociedades cazadoras y recolectoras empiezan a aprender y practicar sus futuros roles y competencias mientras juegan a emular actividades adultas (Salali et al., 2019), o mientras participan directamente en ellas (Bock, 2002b, 2005; Bock & Johnson, 2004; Boyette, 2013, 2016; Crittenden, 2016a; Gallois et al., 2015; Gaskins, 2000; Kamei, 2005; K. L. Kramer, 1998; Lew-Levy et al., 2017; Rogoff, Paradise, Arauz, Correa-Chávez, & Angelillo, 2003; Tucker & Young, 2005), siempre sin comprometer su integridad (Blurton Jones et al., 1989; Crittenden, 2016a). Este proceso de aprendizaje es más favorable en las sociedades de pequeña escala, como los grupos de cazadores y recolectores, debido a que los individuos subadultos no son ajenos a las rutinas diarias adultas, lo que les proporciona suficientes oportunidades para observar e imitar las actividades que desarrollarán en el futuro (Gaskins & Paradise, 2010; Lew-Levy et al., 2017).

Por otro lado, debido a la relación entre gasto energético y peso corporal, los resultados obtenidos con la primera actividad del primer estudio experimental (recolección de frutas) podrían suponer un apoyo a la teoría del proceso de aprendizaje prolongado (Bogin, 1999b; Kaplan & Robson, 2002) en futuras habilidades complejas específicas por cada sexo (Gurven & Kaplan, 2006), pero con una novedad, a un bajo coste energético.

El ahorro energético se da en términos absolutos, pues el menor coste energético entre los individuos juveniles se debería a su menor tamaño corporal (atendiendo a nuestros resultados entre el coste energético de recolectar frutas y el tamaño corporal), pero también por la menor inversión absoluta en tiempo, energía, y esfuerzo físico, en actividades productivas y físicas que suelen realizar estos individuos (Boyette, 2013; Gaskins, 2000; Hagino, 2015; Hagino & Yamauchi, 2014; Hoos et al., 2003;

K. L. Kramer, 1998, 2002, 2005a; K. L. Kramer & Ellison, 2010; K. L. Kramer & Greaves, 2011; Malina & Little, 2008; Torun, 2005). Sin embargo, el coste derivado de aprender también es menor en términos relativos. Así, los individuos juveniles pueden gastar más energía y tiempo en actividades físicas, en comparación con los adolescentes, debido a que podrían estar libres de la carga de la maduración sexual y el crecimiento corporal acelerado (Caldwell, 2016).

5.2. EL PAPEL ACTIVO EN EL GRUPO Y LA PRODUCTIVIDAD

Como se ha explicado en la introducción de esta tesis doctoral, más allá de la visión pasiva de los individuos subadultos (Derevenski, 2005), son cada vez más los estudios que corroboran el apoyo de estos en las economías de un grupo, ya sea indirecta o directamente (Baxter, 2005; Cain, 1977; Draper, 1975; Hawkes et al., 2018). En esta línea, la segunda prueba incluida en el primer estudio experimental nos permite plantear la contribución energética de estos rangos de edad dentro de un grupo humano con economías de subsistencia.

En este caso, debido a que no se ha contabilizado directamente el retorno energético de los recursos conseguidos al cavar, al no tratarse de recursos alimenticios reales, no podemos medir qué cantidad de requerimientos energéticos cubren los niños y niñas de 8 a 14 años. Sin embargo, en base a las estimaciones indirectas elaboradas a partir de asimilar las estacas a diferentes especies de tubérculos y su aporte energético, se puede destacar la capacidad de los individuos subadultos de compensar ampliamente el coste neto de esta actividad en ambos sexos. Así, dependiendo de la calidad del recurso extraído del suelo, ambos sexos podrían recuperar entre 5,75 y 28,68 veces el coste de conseguir un tubérculo (kcal unidad/IE) (Figura 20). O, atendiendo al Retorno Neto, podrían conseguir entre 46,59 y 214,08 kcal por cada tubérculo que consiguen (Figura 20). Así, con un solo tubérculo de *do 'aiko*, podrían cubrir alrededor de una quinta parte del $\text{CosteNeto}_{\text{CAVAR}}$ durante una hora. Por otro lado, con un tubérculo de *ekwa gadabi*, podrían llegar a compensar casi completamente el coste neto de cavar durante una hora. Sin embargo, atendiendo a los casi 6 ítems de media conseguidos en el estudio (en 15 minutos de prueba), el $\text{CosteNeto}_{\text{CAVAR}}$ por hora se subsanaría casi con cualquiera de los diferentes tipos de recursos en solo 15 minutos.

Empero, hay que ser cauto con los resultados, pues estas aproximaciones sobrepasan los valores destacados en la literatura (Hawkes et al., 1995; Tucker & Young, 2005). Por ejemplo, como se recoge en Mateos et al. (2021b, Under Review), Tucker

y Young (2005) observan que los individuos juveniles Mikea obtienen alrededor de 536 kcal h^{-1} para la chicas y 504 kcal h^{-1} para los chicos en forma de tubérculos. Hawkes et al. (1995) documentan que los juveniles Hadza retornan 436 kcal h^{-1}, aunque Tucker & Young (2005) también para los juveniles Hadza contabilizan 85 kcal h^{-1}. Tales diferencias entre grupos cazadores y recolectores en los retornos energéticos por hora, se deberían a la calidad energética de los recursos escogidos, como explican Tucker & Young (2005).

Posiblemente, la falta de concordancia entre nuestras estimaciones indirectas y los retornos energéticos facilitados por la bibliografía se deba a que nuestro estudio experimental no contempla el tiempo y el coste energético de andar y buscar los recursos subterráneos, lo que podría reducir las ratios calculadas. Además, habría que sumarle el hecho de que las especies de tubérculos utilizadas para equiparar a las estacas de madera, pueden encontrarse en profundidades diferentes a las planteadas para nuestra simulación experimental. Así, el coste energético de conseguir un tubérculo podría ser mayor, afectando también a las ratios calculadas.

Aun con todo, nuestros datos apoyarían lo encontrado por Crittenden, Blurton-Jones, o Hawkes, *inter alia* (Blurton Jones et al., 1994b; Crittenden et al., 2013; Draper & Cashdan, 1988; Hawkes et al., 1995; Robinson et al., 2008; Tucker & Young, 2005) que han estimado que niños y niñas de grupos cazadores y recolectores pueden cubrir más del 50% de sus requerimientos energéticos, y en algún caso, la totalidad (Froehle et al., 2019; pero véase Gurven & Kaplan, 2006; Gurven & Walker, 2006; Kaplan et al., 2000; R. S. Walker, Hill, Kaplan, & McMillan, 2002), aunque en ninguno de los casos se ha medido directamente el coste de la actividad o el coste de sus requerimientos energéticos. Todo esto, resaltaría la capacidad temprana de conseguir recursos, repercutiendo en su propio *fitness* y en el del grupo (Lee & Kramer, 2002; Lew-Levy, Kissler, et al., 2020; Lew-Levy et al., 2017), lo que podría mejorar indirectamente la reproducción del grupo, como sostiene la hipótesis "*Pooled energy budget*" (Reiches et al., 2009).

Las altas ratios de productividad que se han destacado en el párrafo anterior, pueden llevar a pensar que ya en estas edades estudiadas se hayan alcanzado las mismas tasas de productividad de los adultos. Sin embargo, hay que ser cautos por una serie de cuestiones que se van a desarrollar a continuación. Pese a que todos los participantes han podido llevar a cabo la prueba sin experiencia previa, la actividad de extraer tubérculos aquí simulada es un gesto puntual y concreto. En primer lugar, conseguir tubérculos implica también desplazarse, y buscar y localizar los recursos subterráneos. Parte de esta labor es facilitada por adultos u otros miembros experimentados, que

en la mayoría de grupos cazadores y recolectores acompañan a los más pequeños (K. L. Kramer, 2011; Vincent, 1985), guiándoles en esta tarea. Posiblemente, es en estos pasos de la cadena operativa de extracción de recursos del subsuelo donde se albergue un alto componente de conocimientos complejos adquiridos a lo largo de la vida, por lo que podemos estar obviando esta información. Siguiendo con esta línea argumental, extraer tubérculos, a menudo, implica la resolución de «intrincados problemas de ingeniería» (Hawkes, O'Connell, & Blurton-Jones, 1989: 344). Es por todo esto, que, entre los grupos de cazadores y recolectores, los máximos ratios de productividad se alcanzan en la etapa adulta (K. L. Kramer & Greaves, 2011). En esta línea, como se detalla en Mateos et al. (2021b, Under Review), las mujeres Hiwi consiguen las mayores ratios de productividad extrayendo tubérculos entre los 35 y 45 años (Kaplan et al., 2000), más allá de los picos máximos de fuerza física que se logran durante la veintena (Gurven, Kaplan, & Gutierrez, 2006). Así, entre los Pumé de Venezuela, las chicas de 10 años apenas consiguen el 25% de la cantidad de raíces recolectadas por los adultos, por unidad de tiempo, a pesar de haber alcanzado ya el 88% del tamaño corporal de un adulto (K. L. Kramer & Greaves, 2011).

Todo esto estaría demostrando que la productividad de cavar no solamente está limitada por el tamaño corporal o la fuerza física, como afirman Blurton Jones & Marlowe (2002), sino principalmente por un continuo aprendizaje en conocimientos y habilidades complejos. Con resultados similares, Gurven y colaboradores (2006) destacan que, entre los Tsimane de Bolivia, en actividades de caza, la productividad se alcanza años después de sobrepasar el máximo de fuerza física (Gurven et al., 2006). Una tendencia similar se observa en otro trabajo centrado en los Ache de Paraguay (R. S. Walker et al., 2002), los Gidra Papuans de Papúa Nueva Guinea (Ohtsuka, 1989), o en los más de 1800 individuos pertenecientes a 40 sociedades cazadoras y recolectoras distribuidas por todo el globo terráqueo, analizados por Koster y colaboradores (Koster et al., 2019). Además, una característica de la especie *Homo sapiens*, es que en edades adultas se consigue más cantidad de energía que la requerida por un individuo (Kaplan, 1997; Kaplan et al., 2000; Lee & Kramer, 2002), facilitando que esos superávits se puedan redistribuir hacia otros individuos del grupo (Kaplan et al., 2000).

5.3. ACTIVIDADES DE LOCOMOCIÓN EN INDIVIDUOS SUBADULTOS

Los resultados encontrados en la prueba de la locomoción tienen implicaciones relevantes para la ecología humana. Desde esta perspectiva ecológica, los cambios en la velocidad o en las demandas de energía durante la locomoción pueden

tener consecuencias notables para la movilidad[3] de las poblaciones postindustriales y de cazadores y recolectores (P. A. Kramer, 2010; Pontzer, 2012; Pontzer et al., 2009; Rathkey & Wall-Scheffler, 2017; Steudel-Numbers & Wall-Scheffler, 2009; Wagnild & Wall-Scheffler, 2013; Wall-Scheffler & Myers, 2013).

Entre los grupos de cazadores y recolectores, se propone que las diferentes demandas de la locomoción limitan la composición de los grupos (Wagnild & Wall-Scheffler, 2013). De acuerdo con Wall-Scheffler (2012), el desplazamiento de un grupo, compuesto por individuos con diferentes velocidades óptimas, conlleva una penalización energética para quienes caminan más lejos de esta. En este sentido, los hombres con OLS más altos y amplitudes de sus parábolas más agudizadas que las mujeres, podrían verse más penalizados energéticamente si caminan en un grupo y adaptan su velocidad a la de otros (Wagnild & Wall-Scheffler, 2013). Así, Wagnild y Wall-Scheffler (2013) corroboran que, cuando hombres y mujeres con una relación afectiva caminan juntos, los hombres adaptan su velocidad a la de su pareja (Wagnild & Wall-Scheffler, 2013), y Costa (Costa, 2010) señala que la velocidad tiende a disminuir cuando se camina en grupos mixtos. En este sentido, Bouterse y Wall-Scheffler (2018) encontraron que entre los grupos de adultos de ambos sexos que caminan conjuntamente con individuos subadultos, se reduce la velocidad de la marcha.

Por otro lado, como las mujeres tienen un mayor rango de velocidades cerca del $minGross_{COT}$ (Wall-Scheffler, 2012), estarían menos penalizadas moviéndose a la velocidad promedio del conjunto del grupo. Esto también podría explicar que, entre los grupos de cazadores y recolectores, las mujeres tiendan a desplazarse en grupos del mismo sexo y/o con individuos subadultos de ambos sexos (Blurton Jones et al., 1989; Hawkes et al., 1995; Hurtado, Hawkes, Hill, & Kaplan, 1985; Wall-Scheffler, 2012; Wall-Scheffler & Myers, 2013); y los hombres de manera individual o en grupos del mismo sexo (Wall-Scheffler, 2012; Wall-Scheffler & Myers, 2013).

En cualquier caso, los resultados obtenidos en Mateos et al. (2021a, Submitted) muestran que las velocidades alcanzadas por los individuos subadultos de 7 a 14 años no afectarían a la movilidad de un grupo ni a la composición de este[4] (para un ejem-

[3] Debido a la diversidad de acepciones que alberga el concepto de movilidad, para este estudio se ha optado por escoger el concepto descrito en la introducción de Wall-Scheffler (2014) por tener presente la implicación de la locomoción como medio de desplazamiento relacionado con las estrategias de subsistencia humana.

[4] Esta afirmación podría reforzarse aún más por los resultados de los estudios en huellas de homininos del pasado, en las que se advierten la diversidad edades entre los grupos de diferentes especies del género *Homo* (Altamura et al., 2018; Aramayo, 2009; Ashton et al., 2014; Duveau, Berillon, Verna, Laisné, & Cliquet, 2019; Mayoral et al., 2021).

plo gráfico véase la Figura 25), en contra de lo expuesto por la bibliografía en los dos párrafos anteriores. En este sentido, los más jóvenes podrían alcanzar velocidades similares a la de los hombres adultos estudiados por Wall-Scheffler (2012), e incluso más altas que las velocidades de las mujeres adultas publicadas por Wall-Scheffler (2012) y Wall-Scheffler & Myers (2013). Además, la amplitud de las velocidades que pueden alcanzar estos individuos, independientemente del sexo, podría resultar ventajosa si un grupo necesita aumentar o disminuir la velocidad de locomoción. Wall-Scheffler (2014) propone que la amplitud de la parábola (en forma de U) producto de la relación entre las demandas energéticas de locomoción y la velocidad, puede explicarse por un menor tamaño corporal. Además, derivado de un tamaño corporal más pequeño, los individuos subadultos pueden moverse a menores costes energéticos. Esto contrastaría con K. L. Kramer (2014), que afirma que los individuos subadultos se especializan en tareas que no requieren largas distancias de viaje porque son energéticamente ineficientes. En esta línea, como se ha comentado previamente, los chicos no se involucran generalmente en las tareas de caza hasta que alcanzan los 10 o 12 años (Bird & Bliege Bird, 2002; Blurton Jones, Hawkes, & O'Connell, 1997; Crittenden et al., 2013; Dira & Hewlett, 2016; Gray, 2009; Imamura & Akiyama, 2016; Keith, 2006). Sin embargo, en base a lo demostrado en los resultados, no existiría ningún impedimento, en base a la energía o la velocidad, en que las chicas de 7 a 14 años pudieran involucrarse de la misma manera en esta actividad. En esta misma línea argumental, si solamente la velocidad o el coste energético fuese un limitante para participar en las partidas de caza, ya desde los 7 años de edad, estos individuos también podrían involucrarse en esta actividad.

Por el contrario, más allá de la velocidad y la energía gastada, existen otras causas que pueden influir en la movilidad del grupo y en la diferenciación por sexos y edades, y que deben tenerse en cuenta. En primer lugar, los individuos subadultos, en general, tienen una mayor superficie por kilogramo de masa corporal (D. L. Squire, 1990). Esta relación implica un mayor intercambio de flujo de calor entre la superficie de su cuerpo y el ambiente que los rodea, ganando calor más rápidamente si la temperatura ambiente excede la temperatura de la piel, o perdiendo calor más rápidamente en un ambiente frío (D. L. Squire, 1990). Además, se ha demostrado que tener las extremidades inferiores más largas y cuerpos más grandes, como en los adultos, mejora la resistencia (Carrier, 1996), reduce el sobrecalentamiento del cuerpo, y aumenta la pérdida de calor al descansar y al caminar, lo que permite mantener velocidades más altas durante la marcha (Cross, Collard, & Nelson, 2008; Speakman & Król, 2010; Tilkens, Wall-Scheffler, Weaver, & Steudel-Numbers, 2007; Wall-Scheffler, 2014; Wheeler, 1993). Todo esto concuerda con las afirmaciones de Draper y Cashdan (1988), que

Figura 25. Conjunto de niños, juveniles y adultos aborígenes Martu (desierto oeste de Australia), trasladándose en grupo. Imagen de Rebecca Bird, extraída de la web https://news.stanford.edu/news/2006/june21/martu-062106.html.

Figure 25. A group of Martu aboriginal children, juveniles and adults (western Australian desert), moving together. Photo from Rebecca Bird, at https://news.stanford.edu/news/2006/june21/martu-062106.html.

relatan las dificultades de los más jóvenes para seguir el ritmo de la marcha adulta, por carecer de resistencia, durante varios kilómetros desde el campamento. De igual manera, Blurton Jones y colaboradores revelan que entre los ¡Kung de Botsuana, los niños más pequeños se cansan más y tienen más sed en las caminatas largas (Blurton Jones et al., 1994b), especialmente en ambientes secos y calurosos (Malina & Little, 2008), ralentizando la movilidad de los adultos.

Por otro lado, la participación en actividades como la caza implica múltiples peligros para los individuos subadultos, como desorientarse y perderse, la extenuación, o los encuentros con animales peligrosos (Blurton Jones et al., 1994b, pero véase Lew-Levy et al., 2021). Además, la caza implica dominar habilidades complejas (Gurven et al., 2006) como el rastreo de animales, el sigilo durante la caza, o en el uso de herramientas

de caza (Dira & Hewlett, 2016; Gray, 2009). Todos estos factores, o alguno en particular, podrían desalentar la participación de los más jóvenes, a pesar de poder alcanzar la velocidad de los adultos con menores costes energéticos.

6. CONTRIBUCIONES A LA HISTORIA BIOLÓGICA HUMANA Y SU EVOLUCIÓN

Con los resultados presentados son varias las aportaciones que se pueden hacer para comprender mejor la historia biológica humana.

En primer lugar, en un contexto de aprendizaje y puesta a punto de habilidades, tener un mayor tamaño corporal no aporta más ventajas que mantener un cuerpo pequeño en las edades aquí estudiadas. Por otro lado, estos chicos y chicas podrían ser capaces de recuperar la energía gastada en una actividad de intensidad moderada, como clasifica Tucker and Young (2005) a la actividad de cavar para extraer tubérculos. Finalmente, tanto las chicas como los chicos, podían disfrutar de las ventajas de alcanzar una velocidad óptima adulta, a un menor coste bruto, suponiéndoles un ahorro importante de energía.

De especial interés en este aspecto es la prueba de recolectar frutos. Así, desarrollar la práctica de actividades que conllevan la locomoción y la recolección durante el final de la niñez y la juventud, se complementa adecuadamente con los ciclos de desarrollo y crecimiento humano (Bogin, 2015), especialmente porque la especie *Homo sapiens* retarda el crecimiento corporal durante esta fase (Kaplan et al., 2000; R. S. Walker, Hill, Burger, & Hurtado, 2006). Por lo tanto, ya que la mayoría del coste energético de esta actividad depende del tamaño corporal, y los individuos más pequeños de nuestra muestra (juveniles) gastan menos energía que los más grandes de nuestra muestra (adolescentes), los juveniles pueden ser más eficientes mientras adquieren habilidades de los adultos específicas por sexo (Kaplan et al., 2000), mejorando su plasticidad fenotípica (Bogin, 1997, 1999b, 2003). Esto podría explicar que en la mayoría de grupos de cazadores y recolectores, es esta fase cuando se empieza a participar en ciertas actividades.

Lo comentado en el párrafo anterior se consolida aún más por el hecho de que, entre la especie *Homo sapiens*, la adquisición de recursos energéticos no depende únicamente del tamaño corporal, sino también del aprendizaje acumulativo de ciertas habilidades (Bock, 2002b; Gurven & Kaplan, 2006; Gurven et al., 2006; Ohtsuka, 1989; R. S. Walker et al., 2002). Así, alcanzar un tamaño corporal mayor antes de tiempo no implica necesariamente ser más productivo (R. S. Walker et al., 2002); o al

menos, no lo suficiente como para soportar las altas demandas energéticas derivadas de tener un tamaño corporal mayor (Gurven & Walker 2006; pero ver Froehle et al. 2019). Es más, un rápido y temprano crecimiento y desarrollo en las fases juveniles podría conllevar un mayor coste de mantenimiento para los progenitores y el resto del grupo. Por el contrario, retener un cuerpo pequeño, durante ciertas etapas pre-reproductivas del ciclo vital, podría ser una ventaja en condiciones de carestía de recursos energéticos (Bogin, 1999b; Urlacher et al., 2019), lo que es consistente con la *Ecological risk aversión hypothesis* (Janson & van Schaik, 1993), por lo que mantenerse pequeño reduce la competencia alimentaria y evita la inanición (Gurven & Walker, 2006; Ulijaszek, 1995).

Con esta interpretación no podríamos afirmar que retrasar la maduración en la especie *Homo sapiens* fuese una consecuencia directa de requerir de tiempo extra para aprender habilidades complejas, como sugiere Kaplan y colaboradores (2000) en su hipótesis del *Embodied capital* (e.g. Embodied Capital Theory; Kaplan et al., 2000), en detrimento de otras posibilidades (Charnov, 1993; O'Connell, Hawkes, & Blurton Jones, 1999). Pero si podemos recalcar que, teniendo en cuenta los patrones actuales de crecimiento y desarrollo de *Homo sapiens*, la práctica temprana en habilidades adultas complejas (P. I. Henry et al., 2005), acarrearía un bajo coste energético. Por lo tanto, ciertas características de la historia biológica humana que han sido resultado de otras adaptaciones, han podido resultar beneficiosas también porque pueden suponer un ahorro energético. Esto, en el campo de la Biología, se conoce como exaptación[5].

Con todo ello, el ahorro energético que se propone podría tener varias ventajas. Por un lado, dado que la energía es finita, se podría destinar más energía a otras cuestiones como el crecimiento, el mantenimiento y supervivencia, o la actividad física, entre otras (Stearns, 1989, 1992). Por otro lado, el ahorro de energía reduciría la carga energética sobre las madres, pudiendo destinar ellas también dicha energía a otros aspectos, como la reducción de los intervalos entre nacimientos (Bogin et al., 2015; Humphrey, 2010), lo que permite mantener más individuos dependientes a la vez (K. L. Kramer & Ellison, 2010; K. L. Kramer & Greaves, 2011; Reiches et al., 2009), de acuerdo con la hipótesis conocida como *Pooled energy budget*.

Tales consecuencias podrían acarrear ventajas respecto a otras especies de homínidos. En especies del género *Homo* con patrones de crecimiento acelerados, derivados de un desarrollo rápido (Dean et al., 2001; Modesto-Mata et al., 2020; B. H. Smith,

[5] En Biología, se denomina exaptación (Gould & Vrba, 1982), a los rasgos o características de un organismo originadas para una adaptación a unas determinadas condiciones, pero una vez consolidadas, se aprovechan o tienen ventajas para otras finalidades.

1993; Thompson & Nelson, 2016, 2011; Weidenreich, 1943), existiría un menor tiempo para el aprendizaje. Así mismo, la independencia de los subadultos sería más temprana, y empezarían a cubrir antes sus demandas energéticas, como ocurre entre otros primates (Gurven & Walker, 2006; Kaplan, 1996; Kramer, 2011; Pereira & Fairbanks, 2002). Especies como *Homo neanderthalensis,* y posiblemente sus ancestros, pudieron alcanzar el tamaño adulto con mayor precocidad que *Homo sapiens*, pero también requerían del aprendizaje de habilidades complejas (Estalrrich & Marín-Arroyo, 2021; A. Henry, Brooks, & Piperno, 2014; Marín, Saladié, Rodríguez-Hidalgo, & Carbonell, 2017; Rios-Garaizar, 2020; Rios-Garaizar et al., 2018; Rodriguez-Hidalgo et al., 2017; Romagnoli, Baena, & Sarti, 2016; Villa et al., 2020). Si se cumpliesen ambas condiciones en esas especies (desarrollarse más rápido y tener que aprender habilidades complejas), se observaría una mayor dependencia energética, derivada de mantener un cuerpo de mayor tamaño mientras se practica y aprende. Parte de esta penalización energética debería ser cubierta por los adultos del grupo (Bogin et al., 2014; Meehan, Quinlan, & Malcom, 2013), hasta que el individuo subadulto consiguiera ser un adulto competente (Kaplan et al., 2001). Todo ello podría tener varias consecuencias: a) un mayor coste de la crianza del individuo, b) la capacidad de criar un número menor de dependientes en el grupo o, c) mayores requerimientos energéticos del grupo, *inter alia*. Si esta carga energética incurriese únicamente sobre la madre, sin cooperación del grupo, podría reducir drásticamente su fertilidad (Humphrey, 2010). Sin una crianza cooperativa o soporte grupal, otra alternativa podría ser que los individuos dependientes tuviesen que hacerse cargo de parte de su alto coste de aprendizaje, como ocurre en ciertas especies de primates durante su etapa juvenil (Gurven & Walker, 2006; Kaplan, 1996; Kramer, 2011; Pereira & Fairbanks, 2002). Ante tal tesitura, la práctica, la experimentación, y el aprendizaje, tendrían un menor margen de error, menos carga lúdica, y mayor importancia productiva. Esto podría comprometer la integridad de los individuos, lo que apoyaría la supuesta alta mortalidad juvenil observada entre los Neandertales (Hockett & Haws, 2005; Pettitt, 2000; pero véase Spikins, Hitchens, Needham, & Rutherford, 2014).

Sin embargo, si entre *Homo neanderthalensis* (y otras especies que desarrollan habilidades complejas) existiese un patrón de crecimiento ralentizado o similar al de *Homo sapiens*, como otros autores defienden (Kondo & Ishida, 2003; Mateos et al., 2014; Rosas et al., 2017), los juveniles se estarían beneficiando de las mismas ventajas señaladas en esta tesis: mantener un cuerpo pequeño y practicar a un bajo coste (Bogin, 1997; Bogin et al., 2014; Gurven & Kaplan, 2009; Humphrey, 2010; K. L. Kramer & Greaves, 2011; Lancaster et al., 2000). Esta estrategia proporcionaría a esta especie, o especies, de tiempo para practicar jugando y produciendo (Spikins et al., 2014).

1. SUMMARY OF THE CHAPTER 4. DISCUSSIONS

Trying to answer the objectives planned in the introduction, several limitations have appeared. For example, sample size is important to make statistical inferences, however; our sample is in line with other similar studies. We are aware that current hunter-gatherer groups are not a static image of past societies, but human behaviours are the results of adaptations gained along with the years. Besides, by paying attention to the current ethnographic record, a better understanding of human behaviours and cultural diversity can be gained, which can broaden interpretive frameworks to understand the past. In this line, there are studies of the past that support that the activities that we have developed were also carried out among past human groups, and even more, the locomotion action. Although the three activities we have recreated may seem scarce to make general inferences about human behavioural ecology, these are developed by most non-adults' hunter-gatherer individuals.

In another line, we are aware of the possible gap on the onset of puberty between traditional and urban and industrialized societies due to the improvements in hygiene, nutrition and infection control. However, the results of these studies try to make reference to the changes and benefits achieved in the life cycle stages here studied, which are common to all Homo sapiens populations.

In another vein, there are many other methods and techniques to measure or estimate human energy expenditure in this field-research, for instance, the doubly labelled water, accelerometer devices, or predictive equations. However, the Indirect Calorimetry is known to be a gold standard method to measure the cost of specific physical activities, as those included in this research.

Despite these caveats, this Ph.D. dissertation provides several contributions to human behavioural ecology and Human Life History. Firstly, the energy expenditure while simulating some productive activities, commonly performed by non-adult hunter-gatherers, has been directly measured. Firstly, we have found that division of labour by sex is not supported by differences in the energy expenditure of the activities we have recreated. Most of the similarities in the metabolic values are caused by the likeness in the anthropometry between the sexes studied here. Besides, we haven't found advantages or disadvantages in the IE because girls are as efficient as boys obtaining similar resource returns per each kcal expended. Hence, as there are no energy advantages or disadvantages by sex, other causes may explain the beginning of certain human behaviours analysed here.

In this line, one possible explanation to support the precocious division of labour could be the early sex-specific investment in complex skills as soon as possible. Further

supported by the lack of advantages of attaining a larger body size in these ages. According to the literature, the human life history pattern influences the reproductive and productive success as an adult: a long and slow development and a delayed reproduction are required to invest more effort in learning complex abilities. Under these premises, non-adult individuals will increasingly perform activities appropriate to their prospective adult productive and reproductive role. Both females and males invest in skill-complex activities in a different way, as a consequence of their anisogamy related sex roles.

On the other hand, we can propose that non-adult individuals are active agents in hunter-gatherer groups. In this vein, although most of the participants had never simulated a digging action, they were able to perform it. Besides, according to the caloric estimation made from Vincent (1985) with several species of tubers, all the energy cost of the digging activity would be easily covered. However, we should be cautious, because other studies include the walking and searching actions involved in this extractive activity. Even so, this activity could have positive consequences on their own fitness and that of the group, which could indirectly improve the reproduction of other individuals, as the "Pooled energy budget" hypothesis supports.

Taking into account the locomotion research, we can highlight important findings. Optimal locomotion speed and the derived energetic cost in the ages here studies do not affect human group composition or limit group movements or activities that involve locomotion. According to our results (Mateos et al., 2021a), the subjects can reach the same walking speed described by Wall-Scheffler (2012) for adult men, and faster than adult females' walking speed, also described by Wall-Scheffler (2012) and Wall-Scheffler & Myers (2013). Besides, the energy cost is lower in our individuals while they can walk at the same speeds, so this saved energy can be directed to other biological issues. Thus, we could conclude that, according to speed or energy costs, non-adult individuals among 7-14-years old could perform foraging activities and be part of adult foraging groups. However, other causes could explain why non-adult individuals are not involved in some activities, such as reduced stamina, overheating during long walks, disorientation and loss, or encounters with dangerous animals.

Regarding Life History contributions, in the first place, in a context of learning and developing skills, having a larger body size does not provide more advantages than keeping a small body at the ages studied here, as previously described. On the one hand, those boys and girls could be able to recover the energy expended in an extractive activity of moderate intensity, as classifies the literature to the activity of digging to extract tubers. Finally, those youngers could benefit from the advantages of reaching an optimal adult speed, at a lower gross cost, allowing them to save energy that can be allocated to other necessities.

Of special interest in this regard is the test of collecting the fruits. These results could provide reliable support to the theory of the long learning process of future sex-specific complex skills with a lower energy cost. Thus, the development of gathering and locomotion activities during the juvenile phases, especially during the juvenile stage, matches well with the human growth and development cycles, especially because Homo sapiens delays body growth during this phase. Since most of the energetic cost of these activities depends on body size, individuals during the middle-childhood can be more efficient while acquiring sex-specific adults' complex skills, enhancing developmental plasticity.

In summary, it is well established that the acquisition of energy resources in humans depends not only on their body size but also on the cumulative knowledge of certain skills. Thus, obtaining a larger body size early in human development does not necessarily imply being more productive or, at least, is not enough productivity to support the higher demands of a greater body size. Moreover, an early rapid growth in the juvenile phases would be costly for other providers and, in contrast, retaining a small body could be an advantage under conditions of limited energy resources, which is consistent with the Ecological risk-aversion hypothesis, whereby staying small reduces feeding competition and avoids starvation.

With all this, the energy savings proposed in this doctoral thesis could have several advantages. On the one hand, given that energy is finite, more energy could be allocated to other issues such as growth, maintenance and physical activity, among others. On the other hand, saving energy would reduce the energy burden on mothers, and they could also allocate this energy to other aspects, such as reducing the intervals between births. This would allow mothers to support more dependent individuals at the same time, according to the hypothesis known as Pooled energy budget.

These consequences could have advantages for Homo sapiens over other hominin species. For instance, Homo neanderthalensis and their ancestors would have accelerated body growth and development, as some scholars suggest, but with the learning of complex skills requirements. Thus, a greater energy dependence will be required, derived from maintaining a larger body while learning-by-doing. All this could have several penalties: a) a higher cost of raising a dependent individual, b) lower capability to support a smaller number of dependents in the group or, c) higher energy requirements supported by the group, inter alia. Besides, if this energy burden would have been exclusively supported by the mother, without the cooperation of the group, it could have drastically reduced her fertility.

On the contrary, if these Homo species would display Homo sapiens-like growth and development features, as other scholars highlight, they would have benefited from the advantages described in previous paragraphs.

Capítulo

5. Conclusión

1. CONCLUSIONES

Para esta tesis doctoral se han manejado datos de dos estudios experimentales con información referente a la antropometría, la composición corporal y el gasto energético de 118 sujetos voluntarios. En ellos se llevaron a cabo diferentes pruebas de actividades que simulaban la recolección y extracción de recursos, así como pruebas de locomoción, en sujetos de diferentes edades de etapas subadultas y de ambos sexos. La metodología ha permitido medir directamente la energía de tres actividades simuladas de subsistencia y compararla entre ambos sexos, y en algunos casos, el efecto de diferentes variables corporales en el gasto energético en estas actividades. En su conjunto, se ha intentado encuadrar los resultados en el marco de la Ecología del Comportamiento Humano. En base a estos resultados se ha podido evaluar si el inicio en la división de labores responde a ventajas o desventajas energéticas entre sexos. De igual manera, se ha estimado la productividad de esta cohorte de edad en actividades extractivas y, por lo tanto, valorar el papel de estos individuos dentro de un grupo de cazadores y recolectores. Finalmente, se ha podido discutir si posibles diferencias en el coste y la velocidad óptima de la locomoción pueden llegar a afectar a la composición de un grupo y a las dinámicas de desplazamiento y forrajeo de un grupo humano de cazadores y recolectores. Todo en conjunto, ha permitido evaluar el ahorro energético derivado de la particular historia biológica humana a la hora de practicar, aprender y poner en marcha diferentes actividades de subsistencia para, finalmente, hacer inferencias dentro de un grupo de cazadores y recolectores. Aprender de esta forma habilidades para el futuro puede tener beneficios indirectos en otros miembros del grupo.

En los siguientes puntos, se aportan las principales conclusiones de esta tesis doctoral.

1. Se ha discutido que el inicio de la división de labores en ciertas actividades aquí desarrolladas no se ve determinada por la existencia de ventajas o desventajas energéticas entre sexos. Sin embargo, tal diferenciación se puede deber a otras cuestiones más complejas, como iniciarse lo antes posible en un aprendizaje complejo y específico para cada sexo.

2. Se ha comprobado que el tamaño corporal no aporta grandes ventajas durante ciertas actividades y, además, los individuos más jóvenes gastan menos energía

durante estas actividades productivas porque tienen cuerpos más pequeños (debido a que el gasto energético en muchas de estas actividades, especialmente las que implican locomoción, dependen del tamaño corporal). Si mediante la práctica de estas actividades se aprenden habilidades complejas para el futuro (*learning-by-doing*), instruirse en fases en las cuales se retiene el crecimiento (etapa juvenil) es una ventaja frente a otras fases en las cuales se tienen mayores tamaños corporales y se invierte energía en crecimiento corporal (etapa adolescente).

3. Los individuos subadultos son capaces de llevar a cabo actividades productivas soportando parte, o la totalidad, del coste energético de llevar a cabo dicha actividad, por muy costosa que sea. Tal ahorro puede mejorar el *fitness* del propio individuo, pero también el *fitness* de sus cuidadores de manera indirecta, de acuerdo con la *Pooled energy budget hypothesis*.

4. La fisiología y la biología de los individuos de las edades aquí estudiadas no limita la puesta en marcha o la composición de un grupo, durante actividades que dependan de la locomoción. Por el contrario, existe un ahorro energético mientras pueden alcanzar las mismas velocidades óptimas que los adultos de un grupo humano.

5. La etapa juvenil, transición entre la niñez y la adolescencia es clave para integrar habilidades físicas y conocimientos, a un bajo coste energético en comparación con otras fases vitales que requieren de la inversión somática en crecimiento o en reproducción. Las características que conforman esta fase en *Homo sapiens* podrían conllevar una ventaja respecto a otras especies.

1. *CHAPTER 5. CONCLUSIONS*

For this doctoral thesis, data of 118 non-adult volunteers on anthropometry, body composition and energy expenditure have been used, during trials of simulated gathering and digging and walking tests. The methodology employed has made it possible to directly quantify the energy of three simulated subsistence activities and compare this between both sexes and, in some cases, the effect of different body variables on energy expenditure in these activities. All the results have been discussed within the framework of the Ecology of Human Behavior. Based on these results, it has been possible to assess whether the onset of the division of labor responds to energy advantages (or disadvantages) between sexes. Similarly, the productivity of these age cohorts has been estimated in extractive activities and, therefore, to evaluate the role of these individuals within a hunter and gatherer group. Finally, we have discussed if differences in the energy cost and optimal speed of locomotion could affect the composition, the movements and the foraging dynamics of human groups. All together allow us to reflect about the energetic consequences derived from a unique Human Life History while practicing, learning, and starting different subsistence activities to, finally, make inferences about human hunter and gatherer groups. With all this, some features of the Homo sapiens Life History could save energy during the learning of future complex skills, which can have indirect benefits in other members of the group.

In the following points, the main conclusions of this doctoral thesis are provided:

1. *It has been proven that the beginning of the division of labour in some activities is not determined by energy advantages or disadvantages between sexes. However, this behavioural differentiation may be due to other more complex issues, such as learning complex skills specific-by-sex as soon as possible.*

2. *At the ages here studied, body size does not provide great advantages during some activities and, furthermore, younger individuals expend less energy during these productive activities because they have smaller bodies (due to the energy expenditure in most of these activities, especially for those involving locomotion, depends on body size). If complex skills are learned for the future through the practice of these activities (learning-by-doing), training in phases in which*

growth slows down (Juvenile phase) would be an advantage over other phases in which there are larger body sizes and energy is invested in body growth (Adolescent phase).

3. *Non-adult individuals can carry out productive activities, bearing part (or the totality) of the energy cost of carrying out this activity even if it is expensive. Such savings can improve the individual's own fitness, but indirectly the fitness of their caregivers too, according to the Pooled energy budget hypothesis.*

4. *The physiology and biology of individuals of the ages studied here do not limit the mobility of human hunter-gatherer groups during foraging activities that depend on locomotion. On the contrary, there is an energy saving while they can reach the same optimal speeds as the adults of a human group.*

5. *The juvenile stage, transition between childhood and adolescence, is key to integrating physical skills and knowledge, at a low energy cost compared to other vital phases that require somatic investment in growth or reproduction. This could bring Homo sapiens advantages compared to other species.*

Capítulo

6. Bibliografía

Abbott, R. A., & Davies, P. S. W. (2004). Habitual physical activity and physical activity intensity: their relation to body composition in 5.0–10.5-y-old children. *European Journal of Clinical Nutrition*, *58*(2), 285–291. https://doi.org/https://doi.org/10.1038/sj.ejcn.1601780

Abrahamyan, D. O., Gazarian, A., & Braillon, P. (2008). Estimation of stature and length of limb segments in children and adolescents from whole-body dual-energy X-ray absorptiometry scans. *Pediatric Radiology*, *38*(3), 311–315. https://doi.org/10.1007/s00247-007-0720-x

Acheson, K. J. (1993). Influence of autonomic nervous system on nutrient-induced thermogenesis in humans. *Nutrition (Burbank, Los Angeles County, Calif.)*, *9*(4), 373–380.

Ackland, T. R., & Bloomfield, J. (1996). Stability of human proportions through adolescent growth. *Australian Journal of Science and Medicine in Sport*, *28*(2), 57–60.

Adolph, K. E., & Avolio, A. M. (2000). Walking infants adapt locomotion to changing body dimensions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *26*(3), 1148–1166. https://doi.org/https://doi.org/10.1037/0096-1523.26.3.1148

Adolph, K. E., Vereijken, B., & Shrout, P. E. (2003). What changes in infant walking and why. *Child Development*, *74*(2), 475–497. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1467-8624.7402011

Aiello, L. C., & Wheeler, P. (1995a). The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology*, *36*(2), 199–221.

Aiello, L. C., & Wheeler, P. (1995b). The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution. *Current Anthropology*, *36*(2), 199–221. https://doi.org/10.1086/204350

Alexander, R. M. (1992). A model of bipedal locomotion on compliant legs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *338*(1284), 189–198. https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0138

Altamura, F., Bennett, M. R., D'Août, K., Gaudzinski-Windheuser, S., Melis, R. T., Reynolds, S. C., & Mussi, M. (2018). Archaeology and ichnology at Gombore II-2,

Melka Kunture, Ethiopia: everyday life of a mixed-age hominin group 700,000 years ago. *Scientific Reports*, *8*(1), 2815. https://doi.org/10.1038/s41598-018-21158-7

Altmann, J., Schoeller, D., Altmann, S. A., Muruthi, P., & Sapolsky, R. M. (1993). Body size and fatness of free-living baboons reflect food availability and activity levels. *American Journal of Primatology*, *30*(2), 149–161. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajp.1350300207

Álvarez Cáceres, R. (2007). *Estadística aplicada a las ciencias de la salud*. (R. Álvarez Cáceres, Ed.). España: Ediciones Díaz de Santos.

Alvero-Cruz, J. R., Correas Gómez, L., Ronconi, M., Fernández Vázquez, R., & Porta i Manzañido, J. (2011). La bioimpedancia eléctrica como método de estimación de la composición corporal, normas prácticas de utilización. *Revista Andaluza de Medicina Del Deporte*, *4*(4), 167–174.

Apicella, C. L. (2014). Upper-body strength predicts hunting reputation and reproductive success in Hadza hunter-gatherers. *Evolution and Human Behavior*, *35*(6), 508–518. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2014.07.001

Apicella, C. L., & Dreber, A. (2015). Sex Differences in Competitiveness: Hunter-Gatherer Women and Girls Compete Less in Gender-Neutral and Male-Centric Tasks. *Adaptive Human Behavior and Physiology*, *1*(3), 247–269. https://doi.org/10.1007/s40750-014-0015-z

Aramayo, S. A. (2009). A Brief Sketch of the Monte Hermoso Human Footprint Site, South Coast of Buenos Aires Province, Argentina. *Ichnos*, *16*(1–2), 49–54. https://doi.org/10.1080/10420940802470748

Aranguren, B., Revedin, A., Amico, N., Cavulli, F., Giachi, G., Grimaldi, S., … Santaniello, F. (2018). Wooden tools and fire technology in the early Neanderthal site of Poggetti Vecchi (Italy). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(9), 2054 LP – 2059. https://doi.org/10.1073/pnas.1716068115

Ashton, N., Lewis, S. G., De Groote, I., Duffy, S. M., Bates, M., Bates, R., … Stringer, C. (2014). Hominin Footprints from Early Pleistocene Deposits at Happisburgh, UK. *PLOS ONE*, *9*(2), e88329. Retrieved from https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088329

Barazesh, H., & Ahmad Sharbafi, M. (2020). A biarticular passive exosuit to support balance control can reduce metabolic cost of walking. *Bioinspiration & Biomimetics*, *15*(3), 036009. https://doi.org/10.1088/1748-3190/ab70ed

Baxter-Jones, A. D. G., Helms, P., Baines-Preece, J., & Preece, M. (1994). Menarche in intensively trained gymnasts, swimmers and tennis players. *Annals of Human Biology*, *21*(5), 407–415. https://doi.org/10.1080/03014469400003422

Baxter, J. E. (2005). *The archaeology of childhood: children, gender, and material culture*. (J. E. Baxter, Ed.). Oxford, UK: Rowman Altamira.

Belt, E. (1969). *Leonardo the anatomist*. (E. Belt, Ed.). New York, US: Greenwood Press.

Bentley, G. R. (1985). Hunter-gatherer energetics and fertility: A reassessment of the !Kung San. *Human Ecology*, *13*(1), 79–109. https://doi.org/10.1007/BF01531090

Berbesque, J. C., & Marlowe, F. W. (2009). Sex differences in food preferences of Hadza hunter-gatherers. *Evolutionary Psychology*, *7*(4), 601–616.

Berghänel, A., Schülke, O., & Ostner, J. (2015). Locomotor play drives motor skill acquisition at the expense of growth: A life history trade-off. *Science Advances*, *1*(7), e1500451–e1500451. https://doi.org/10.1126/sciadv.1500451

Bermúdez de Castro, J. M., Martinón-Torres, M., Prado, L., Gómez-Robles, A., Rosell, J., López-Polín, L., Carbonell, E. (2010). New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(26), 11739–11744. https://doi.org/10.1073/pnas.1006772107

Bermúdez de Castro, J. M., Ramírez Rozzi, F., Martinón-Torres, M., Sarmiento Perez, S., & Rosas, A. (2003). Patterns of dental development in Lower and Middle Pleistocene hominins from Atapuerca (Spain). In J. L. Thompson, G. E. Krovitz, & A. J. Nelson (Eds.), *Patterns of Growth and Development in the Genus Homo* (pp. 246–270). Cambridge, UK: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/cbo9780511542565.010

Bernal, N., & Arias, M. I. (2007). Indicadores de maduración esquelética y dental. *CES Odontología*, *20*(1), 59–68. https://doi.org/https://doi.org/10.21615/cesodon

Bernhardsen, G. P., Stensrud, T., Nystad, W., Dalene, K. E., Kolle, E., & Ekelund, U. (2019). Early life risk factors for childhood obesity—Does physical activity modify the associations? The MoBa cohort study. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, *29*(10), 1636–1646. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/sms.13504

Bird-David, N. (2005). Studying Children in "Hunter-Gatherer" Societies: Reflections from a Nay oka Perspective. In B. S. Hewlett & M. Lamb (Eds.), *Hunter-gatherer Childhoods: Evolutionary, Developmental, and Cultural Perspectives* (pp. 92–101). New York, US: Routledge.

Bird, D. W., & Bliege Bird, R. (2000). The Ethnoarchaeology of Juvenile Foragers: Shellfishing Strategies among Meriam Children. *Journal of Anthropological Archaeology*, *19*(4), 461–476. https://doi.org/10.1006/jaar.2000.0367

Bird, D. W., & Bliege Bird, R. (2002). Children on the Reef: Slow Learning or Strategic Foraging? *Human Nature*, *13*(2), 269–297. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1010-9

Bird, D. W., & Bliege Bird, R. (2005). Martu children's hunting strategies in the Western Desert, Australia. In B. S. Hewlett & M. Lamb (Eds.), *Hunter-Gatherer Childhoods: Evolutionary, Developmental and Cultural Perspectives* (1st ed., pp. 129–146). New York, US: Routledge.

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

Biro, F. M., McMahon, R. P., Striegel-Moore, R., Crawford, P. B., Obarzanek, E., Morrison, J. A., … Falkner, F. (2001). Impact of timing of pubertal maturation on growth in black and white female adolescents: The National Heart, Lung, and Blood Institute Growth and Health Study. *The Journal of Pediatrics*, *138*(5), 636–643. https://doi.org/10.1067/mpd.2001.114476

Black, A. E., Coward, W. A., Cole, T. J., & Prentice, A. M. (1996). Human energy expenditure in affluent societies: an analysis of 574 doubly-labelled water measurements. *European Journal of Clinical Nutrition*, *50*(2), 72–92.

Blair, S. N. (1992). Are American Children and Youth Fit? The Need for Better Data. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, *63*(2), 120–123. https://doi.org/10.1080/02701367.1992.10607569

Bliege Bird, R. (1999). Cooperation and conflict: The behavioral ecology of the sexual division of labor. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *8*(2), 65–75. https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1999)8:2<65::AID-EVAN5>3.0.CO;2-3

Bliege Bird, R. (2007). Fishing and the Sexual Division of Labor among the Meriam. *American Anthropologist*, *109*(3), 442–451. https://doi.org/10.1525/aa.2007.109.3.442

Bliege Bird, R., & Bird, D. W. (2002). Constraints of knowing or constraints of growing? *Human Nature*, *13*(2), 239–267. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1009-2

Bliege Bird, R., & Bird, D. W. (2008). Why Women Hunt. *Current Anthropology*, *49*(4), 655–693. https://doi.org/10.1086/587700

Bliege Bird, R., & Codding, B. F. (2015). The Sexual Division of Labor. In S. M. Kosslyn & R. A. Scott (Eds.), *Emerging Trends in the Social and Behavioral Sciences* (pp. 1–16). Hoboken, New Jersey, US: John Wiley & Sons, Inc. https://doi.org/10.1002/9781118900772.etrds0300

Blurton Jones, N. G. (1986). Bushman birth spacing: A test for optimal interbirth intervals. *Ethology and Sociobiology*, *7*(2), 91–105. https://doi.org/10.1016/0162-3095(86)90002-6

Blurton Jones, N. G., Hawkes, K., & Draper, P. (1994a). Differences Between Hadza and Kung Children's Work: Original Affluence or Practical Reason? In E. S. Burch & L. J. Ellana (Eds.), *Key issues in Hunter Gatherer Research* (1st ed., pp. 189–215). London, UK: Routledge.

Blurton Jones, N. G., Hawkes, K., & Draper, P. (1994b). Foraging Returns of !Kung Adults and Children: Why Didn't !Kung Children Forage? *Journal of Anthropological Research*, *50*(3), 217–248. https://doi.org/10.1086/jar.50.3.3630178

Blurton Jones, N. G., Hawkes, K., & O'Connell, J. F. (1989). Modelling and measuring costs of children in two foraging societies. In V. Standen & R. A. Foley (Eds.), *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals* (1st ed., pp. 367–390). Oxford, UK: Blackwell Scientific.

Blurton Jones, N. G., Hawkes, K., & O'Connell, J. F. (1997). Why do Hadza children forage? In N. L. Segal, G. E. Weisfeld, & C. C. Weisfeld (Eds.), *Uniting psychology and biology: Integrative perspectives on human development* (pp. 279–313). Washington DC, US: American Psychological Association.

Blurton Jones, N. G., & Marlowe, F. (2002). Selection for delayed maturity. Does It take 20 years to learn to hunt and gather? *Human Nature*, *13*(2), 199–238. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1008-3

Blurton Jones, N. G., & Sibly, R. M. (1978). Testing adaptiveness of culturally determined behaviour: do Bushman women maximize their reproductive success by spacing births widely and foraging seldom? In V. Reynolds & N. G. Blurton Jones (Eds.), *Human behavior and adaptation. Symposia for the Study of Human Biology, Vol. 18* (pp. 135–157). London: Wiley.

Boca, T., Pérez, A., & Perelman, S. (2020). Variables explicativas que no pueden controlarse ni fijarse: ¿Funciona la regresión? *Ecología Austral*, *30*(3), 344–353. https://doi.org/10.25260/EA.20.30.3.0.1066

Bock, J. (2002a). Evolutionary demography and intrahousehold time allocation: School attendance and child labor among the Okavango Delta Peoples of Botswana. *American Journal of Human Biology*, *14*(2), 206–221. https://doi.org/10.1002/ajhb.10040

Bock, J. (2002b). Learning, life history, and productivity: Children's lives in the Okavango Delta, Botswana. *Human Nature*, *13*(2), 161–197. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s12110-002-1007-4

Bock, J. (2005). Farming, foraging, and children's play in the Okavango Delta, Botswana. In A. D. Pellegrini & P. K. Smith (Eds.), *The nature of play: Great apes and humans* (pp. 254–281). New York: Guilford.

Bock, J., & Johnson, S. E. (2004). Subsistence ecology and play among the okavango delta peoples of botswana. *Human Nature*, *15*(1), 63–81. https://doi.org/10.1007/s12110-004-1004-x

Bock, J., & Sellen, D. W. (2002). Childhood and the evolution of the human life course: An introduction. *Human Nature*, *13*(2), 153–159. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1006-5

Bogin, B. (1990). The Evolution of Human Childhood. *BioScience*, *40*(1), 16–25. https://doi.org/10.2307/1311235

Bogin, B. (1994). Adolescence in evolutionary perspective. *Acta Paediatrica*, *83*(s406), 29–35. https://doi.org/10.1111/j.1651-2227.1994.tb13418.x

Bogin, B. (1995). Growth and development: recent evolutionary and biocultural research. In N. T. Boaz & L. D. Wolfe (Eds.), *Biological Anthropology: The State of the Science* (pp. 49–70). Bend, Oregon, US: International Institute for Human Evolutionary Research Bend, Oregon.

Bogin, B. (1997). Evolutionary Hypotheses for Human Childhood. *Journal of Physical Anthropology*, *140*(s25), 63–89. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1997)25+<63::AID-AJPA3>3.0.CO;2-8

Bogin, B. (1998). Evolutionary and biological aspects of childhood. In C. Panter-Brick (Ed.), *Biosocial perspectives on children* (Vol. 10, p. 10). Cambridge: Cambridge University Press.

Bogin, B. (1999a). Evolutionary Perspective on Human Growth. *Annual Review of Anthropology*, *28*(1), 109–153. https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.28.1.109

Bogin, B. (1999b). *Patterns of Human growth*. (B. Bogin, Ed.) (2nd ed., Vol. 23). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Bogin, B. (2002). The Evolution of Human Growth. In N. Cameron & B. Bogin (Eds.), *Human Growth and Development* (pp. 295–320). Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-012156651-7/50015-0

Bogin, B. (2003). The human pattern of growth and development in paleontological perspective. In J. L. Thompson, G. E. Krovitz, & A. J. Nelson (Eds.), *Patterns of Growth and Development in the Genus Homo* (pp. 15–44). Cambridge, UK: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511542565.002

Bogin, B. (2006). The evolution of Human childhood and fertility. In K. Hawkes & R. R. Paine (Eds.), *Modern Human Life History* (pp. 197–230). Santa Fe, US: School of American Reseach Press.

Bogin, B. (2009). Childhood, adolescence, and longevity: A multilevel model of the evolution of reserve capacity in human life history. *American Journal of Human Biology*, *21*(4), 567–577. https://doi.org/10.1002/ajhb.20895

Bogin, B. (2010). Evolution of Human Growth. In M. P. Muehlenbein (Ed.), *Human Evolutionary Biology* (pp. 379–395). Cambridge: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511781193.028

Bogin, B. (2011). Puberty and Adolescence: An Evolutionary Perspective. In B. Brown Bradford & Mitchell J. Prinstein (Eds.), *Encyclopedia of Adolescence* (Vol. 1, pp. 275–286). San Diego: Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373951-3.00033-8

Bogin, B. (2012). The evolution of human growth. In N. Cameron & B. Bogin (Eds.), *Human growth and development* (2nd ed., pp. 287–324). London, UK: Academic Press.

Bogin, B. (2015). Human Growth and Development. In M. P. Muehlenbein (Ed.), *Basics in Human Evolution* (pp. 285–293). London, UK: Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802652-6.00020-7

Bogin, B., Bragg, J., & Kuzawa, C. (2014). Humans are not cooperative breeders but practice biocultural reproduction. *Annals of Human Biology*, *41*(4), 368–380. https://doi.org/10.3109/03014460.2014.923938

Bogin, B., Bragg, J., & Kuzawa, C. (2015). Childhood, biocultural reproduction, and human lifetime reproductive effort. In C. L. Meehan & A. N. Crittenden (Eds.), *Childhood: Origins, Evolution and Implications* (pp. 45–74). Albuquerque, US: University of New Mexico Press.

Bogin, B., & Smith, B. H. (2012). Evolution of the Human Life Cycle. In S. Stinson, B. Bogin, & D. H. O'Rourke (Eds.), *Human Biology* (pp. 513–586). Hoboken, New Jersey, US: John Wiley & Sons, Inc. https://doi.org/10.1002/9781118108062.ch11

Bogin, B., & Varea, C. (2017). Evolution of Human Life History. In J. H. Kaas (Ed.), *Evolution of Nervous Systems* (2nd ed., Vol. 6300, pp. 37–50). London, UK: Academic Press. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820584-6.00031-3

Bogin, B., & Varela-Silva, M. I. (2010). Leg Length, Body Proportion, and Health: A Review with a Note on Beauty. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *7*(3), 1047–1075. https://doi.org/10.3390/ijerph7031047

Booth, F. W., Chakravarthy, M. V., Gordon, S. E., & Spangenburg, E. E. (2002). Waging war on physical inactivity: using modern molecular ammunition against an ancient

enemy. *Journal of Applied Physiology*, *93*(1), 3–30. https://doi.org/10.1152/japplphysiol.00073.2002

Borgerhoff Mulder, M. (1988). Behavioural ecology in traditional societies. *Trends in Ecology & Evolution*, *3*(10), 260–264. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90059-6

Borgerhoff Mulder, M. (1990). Kipsigis women's preferences for wealthy men: evidence for female choice in mammals? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *27*(4), 255–264. https://doi.org/10.1007/BF00164897

Borgerhoff Mulder, M., & Schacht, R. (2012). Human Behavioural Ecology. In *eLS* (pp. 1–10). Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0003671.pub2

Bortz, W. M. (1985). Physical exercise as an evolutionary force. *Journal of Human Evolution*, *14*(2), 145–155. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0047-2484(85)80003-8

Boserup, E. (1970). *Woman's role in economic development*. (E. Boserup, Ed.), *Woman's role in economic development*. London: Allen & Unwin.

Bosy-Westphal, A., Eichhorn, C., Kutzner, D., Illner, K., Heller, M., & Müller, M. J. (2003). The Age-Related Decline in Resting Energy Expenditure in Humans Is Due to the Loss of Fat-Free Mass and to Alterations in Its Metabolically Active Components. *The Journal of Nutrition*, *133*(7), 2356–2362. https://doi.org/10.1093/jn/133.7.2356

Boulton, M. J., & Smith, P. K. (1992). The social nature of play fighting and play chasing: Mechanisms and strategies underlying cooperation and compromise. In J. H. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 429–444). New York: Oxford University Press.

Bouterse, L., & Wall-Scheffler, C. (2018). Children are not like other loads: a cross-cultural perspective on the influence of burdens and companionship on human walking. *PeerJ*, *6*(9), e5547. https://doi.org/10.7717/peerj.5547

Boyette, A. H. (2010). Middle Childhood among Aka Forest Foragers of the Central African Republic: A Comparative Perspective. *Anthropology WSU Vancouver Education*, 1–32.

Boyette, A. H. (2013). *Social learning during middle childhood among Aka foragers and Ngandu farmers of the Central African Republic. Dissertation Abstracts International Section A: Humanities and Social Sciences*. Doctoral Dissertation, Washington State University, US.

Boyette, A. H. (2016). Children's Play and Culture Learning in an Egalitarian Foraging Society. *Child Development*, *87*(3), 759–769. https://doi.org/10.1111/cdev.12496

Bribiescas, R. G. (2001). Reproductive ecology and life history of the human male. *American Journal of Physical Anthropology*, *116*(S33), 148. https://doi.org/10.1002/ajpa.10025.abs

Brody, S. (1934). Basal metabolism, endogenous nitrogen, creatinine and neutral sulphur excretions as functions of body weight. *University of Missouri Agricultural Experiment Station Research Bulletin*, *220*, 1–40.

Brooks, A. G., Gunn, S. M., Withers, R. T., Gore, C. J., & Plummer, J. L. (2005). Predicting Walking METs and Energy Expenditure from Speed or Accelerometry. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *37*(7), 1216–1223. https://doi.org/10.1249/01.mss.0000170074.19649.0e

Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology*, *85*(7), 1771–1789. https://doi.org/10.1890/03-9000

Brown, J. K. (1970). A Note on the Division of Labor by Sex. *American Anthropologist*, *72*(5), 1073–1078. https://doi.org/10.1525/aa.1970.72.5.02a00070

Browning, R. C., & Kram, R. (2005). Energetic Cost and Preferred Speed of Walking in Obese vs. Normal Weight Women. *Obesity Research*, *13*(5), 891–899. https://doi.org/10.1038/oby.2005.103

Bulmer, M. G., & Parker, G. A. (2002). The evolution of anisogamy: A game-theoretic approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*(1507), 2381–2388. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2161

Burger, O., Hamilton, M. J., & Walker, R. S. (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

Burton, M. L., & White, D. R. (1984). Sexual Division of Labor in Agriculture. *American Anthropologist*, *86*(3), 568–583. https://doi.org/https://doi.org/10.1525/aa.1984.86.3.02a00020

Busscher, I., Gerver, W. J. M., Kingma, I., Wapstra, F. H., Verkerke, G. J., & Veldhuizen, A. G. (2011). The growth of different body length dimensions is not predictive for the peak growth velocity of sitting height in the individual child. *European Spine Journal*, *20*(5), 791–797. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s00586-010-1584-6

Butte, N. F. (2000). Fat intake of children in relation to energy requirements. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *72*(5), 1246s-1252s. https://doi.org/10.1093/ajcn/72.5.1246s

Butte, N. F., Ekelund, U., & Westerterp, K. R. (2012). Assessing physical activity using wearable monitors: Measures of physical activity. *Medicine and Science*

in Sports and Exercise, *44*(SUPPL. 1), S5–S12. https://doi.org/10.1249/MSS.0b013e3182399c0e

Butte, N. F., Hopkinson, J. M., Wong, W. W., Smith, E. O., & Ellis, K. J. (2000). Body Composition during the First 2 Years of Life: An Updated Reference. *Pediatric Research*, *47*(5), 578–585. https://doi.org/10.1203/00006450-200005000-00004

Butte, N. F., & King, J. C. (2005). Energy requirements during pregnancy and lactation. *Public Health Nutrition*, *8*(7a), 1010–1027. https://doi.org/10.1079/PHN2005793

Butte, N. F., Wong, W. W., Hopkinson, J. M., Heinz, C. J., Mehta, N. R., & O'Brian Smith, E. . (2000). Energy requirements derived from total energy expenditure and energy deposition during the first 2 y of life. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *72*(6), 1558–1569. https://doi.org/10.1093/ajcn/72.6.1558

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

Cain, M. T. (1977). The Economic Activities of Children in a Village in Bangladesh. *Population and Development Review*, *3*(3), 201–227. https://doi.org/10.2307/1971889

Calderón Montero, F. J. (2012). *Fisiología Humana. Aplicación a la actividad física*. (F. J. Calderón Montero, Ed.). Madrid: Médica Panamericana, D.L.

Caldwell, A. E. (2016). *Human Physical Fitness and Activity. An Evolutionary and Life History Perspective*. (J. B. Lancaster, Ed.). New Mexico, USA: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30409-0

Cameron, N. (2012). The Human Growth Curve, Canalization and Catch-Up Growth. In N. Cameron & B. Bogin (Eds.), *Human Growth and Development* (2nd ed., pp. 1–22). London, UK: Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-383882-7.00001-5

Campbell, B. C. (2006). Adrenarche and the evolution of human life history. *American Journal of Human Biology: The Official Journal of the Human Biology Association*, *18*(5), 569–589. https://doi.org/DOI: 10.1002/ajhb.20528

Campbell, B. C., Gray, P. B., & Ellison, P. T. (2006). Age-related patterns of body composition and salivary testosterone among Ariaal men of Northern Kenya. *Aging Clinical and Experimental Research*, *18*(6), 470–476. https://doi.org/10.1007/BF03324846

Cannon, M. D. (2003). A model of central place forager prey choice and an application to faunal remains from the Mimbres Valley, New Mexico. *Journal of Anthropological Archaeology*. https://doi.org/10.1016/S0278-4165(03)00002-3

Carey, T. S., & Crompton, R. H. (2005). The metabolic costs of "bent-hip, bent-knee" walking in humans. *Journal of Human Evolution*, *48*(1), 25–44. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.10.001

Caro, T. M., & Borgerhoff Mulder, M. (1987). The problem of adaptation in the study of human behavior. *Ethology and Sociobiology*, *8*(1), 61–72. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0162-3095(87)90058-6

Caro, T. M., & Sellen, D. W. (1990). The reproductive advantages of fat in women. *Ethology and Sociobiology*, *11*(1), 51–66. https://doi.org/10.1016/0162-3095(90)90005-Q

Carrera-Bastos, P., Fontes-Villalba, M., O'Keefe, J., Lindeberg, S., & Cordain, L. (2011). The western diet and lifestyle and diseases of civilization. *Research Reports in Clinical Cardiology*, *2*, 15. https://doi.org/10.2147/RRCC.S16919

Carrier, D. R. (1996). Ontogenetic Limits on Locomotor Performance. *Physiological Zoology*, *69*(3), 467–488. https://doi.org/10.1086/physzool.69.3.30164211

Caspersen, C. J., Powell, K. E., & Christenson, G. M. (1985). Physical activity, exercise, and physical fitness: definitions and distinctions for health-related research. *Public Health Reports (Washington, D.C. : 1974)*, *100*(2), 126–131. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3920711

Cavagna, G. A., Franzetti, P., & Fuchimoto, T. (1983). The mechanics of walking in children. *The Journal of Physiology*, *343*(1), 323–339. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1983.sp014895

Cavagna, G. A., Saibene, F. P., & Margaria, R. (1963). External work in walking. *Journal of Applied Physiology*, *18*(1), 1–9. https://doi.org/https://doi.org/10.1152/jappl.1963.18.1.1

Cavagna, G. A., Thys, H., & Zamboni, A. (1976). The sources of external work in level walking and running. *The Journal of Physiology*, *262*(3), 639–657. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1976.sp011613

Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, *9*(2), 129–136. https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X

Charnov, E. L. (1993). *Life history invariants. Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology*. (E. L. Charnov, Ed.). Oxford Univ. Press.

Charnov, E. L., & Berrigan, D. (1993). Why do female primates have such long lifespans and so few babies? or Life in the slow lane. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *1*(6), 191–194. https://doi.org/10.1002/evan.1360010604

Chastin, S. F. M., Ferriolli, E., Stephens, N. A., Fearon, K. C. H., & Greig, C. (2011). Relationship between sedentary behaviour, physical activity, muscle quality and

body composition in healthy older adults. *Age and Ageing*, *41*(1), 111–114. https://doi.org/10.1093/ageing/afr075

Cheng, H. M. (2016). Energy Balance, Metabolism. In H. M. Cheng (Ed.), *Physiology Question-Based Learning: Neurophysiology, Gastrointestinal and Endocrine Systems* (pp. 171–182). Singapore: Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-10-0877-1_14

Codding, B. F., Bliege Bird, R., & 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: Biological Sciences*, *278*(1717), 2502–2509. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2403

Coelho e Silva, M. J. ., Figueiredo, A. J., Elferink-Gemser, M. T., & Malina, R. M. (2010). *Youth sports: growth, maturation and talent*. (M. J. . Coelho e Silva, A. J. Figueiredo, M. T. Elferink-Gemser, & R. M. Malina, Eds.). Coimbra: Imprensa da Universidade de Coimbra/Coimbra University Press.

Cordain, L., Eaton, S. B., Sebastian, A., Mann, N., Lindeberg, S., Watkins, B. A., … Brand-Miller, J. (2005). Origins and evolution of the Western diet: health implications for the 21st century. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *81*(2), 341–354. https://doi.org/10.1093/ajcn.81.2.341

Cordain, L., Gotshall, R. W., & Eaton, S. B. (1998). Physical activity, energy expenditure and fitness: An evolutionary perspective. *International Journal of Sports Medicine*, *19*(5), 328–335. https://doi.org/10.1055/s-2007-971926

Costa, M. (2010). Interpersonal Distances in Group Walking. *Journal of Nonverbal Behavior*, *34*(1), 15–26. https://doi.org/10.1007/s10919-009-0077-y

Cowgill, L. W., Warrener, A., Pontzer, H., & Ocobock, C. (2010). Waddling and toddling: The biomechanical effects of an immature gait. *American Journal of Physical Anthropology*, *143*(1), 52–61. https://doi.org/10.1002/ajpa.21289

Crews, D. E. (2003). *Human senescence: Evolutionary and biocultural perspectives*. (D. E. Crews, Ed.) (Vol. 36). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Crews, D. E., & Bogin, B. (2010). Growth, Development, Senescence, and Aging: A Life History Perspective. In C. Spencer Larsen (Ed.), *A Companion to Biological Anthropology* (Vol. 128, pp. 124–152). Oxford, UK: Wiley-Blackwell. https://doi.org/10.1002/9781444320039.ch7

Crittenden, A. N. (2009). *Allomaternal care and juvenile foraging among the Hadza: Implications for the evolution of cooperative breeding in humans. Doctoral Dissertation*. University of California, San Diego.

Crittenden, A. N. (2016a). Children's foraging and play among the Hadza. In C. L. Meehan & A. N. Crittenden (Eds.), *Origins and implications of the evolution of childhood* (pp. 155–172). Albuquerque, US: School of Advanced Research (SAR) Series, University of New Mexico Press.

Crittenden, A. N. (2016b). To Share or Not to Share? Social Processes of Learning to Share Food Among Hadza Hunter-Gatherer Children. In *Social learning and innovation in contemporary hunter-gatherers* (pp. 61–70). Springer. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55997-9_5

Crittenden, A. N., Conklin-Brittain, N. L., Zes, D. A., Schoeninger, M. J., & Marlowe, F. W. (2013). Juvenile foraging among the Hadza: Implications for human life history. *Evolution and Human Behavior*, *34*(4), 299–304. https://doi.org/10.1016/J.EVOLHUMBEHAV.2013.04.004

Cromer, J. A., Schembri, A. J., Harel, B. T., & Maruff, P. (2015). The nature and rate of cognitive maturation from late childhood to adulthood. *Frontiers in Psychology*, *6*, 1–12. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00704

Cronk, L. (1991). Human Behavioral Ecology. *Annual Review of Anthropology*, *20*(1), 25–53. https://doi.org/10.1146/annurev.an.20.100191.000325

Cross, A., Collard, M., & Nelson, A. (2008). Body Segment Differences in Surface Area, Skin Temperature and 3D Displacement and the Estimation of Heat Balance during Locomotion in Hominins. *PLOS ONE*, *3*(6), 1–9. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002464

Cunnane, S. C. (2005). *Survival of the fattest: the key to human brain evolution*. (S. C. Cunnane, Ed.). London, UK: World Scientific Publishing Company.

Cunnane, S. C., & Crawford, M. A. (2003). Survival of the fattest: Fat babies were the key to evolution of the large human brain. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*. https://doi.org/10.1016/S1095-6433(03)00048-5

Cunningham, C., Scheuer, L., & Black, S. (2016). *Developmental juvenile osteology*. (C. Cunningham, L. Scheuer, & S. Black, Eds.) (2nd ed.). London, UK: Academic Press.

Cunningham, J. J. (1991). Body composition as a determinant of energy expenditure: a synthetic review and a proposed general prediction equation. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *54*(6), 963–969. https://doi.org/10.1093/ajcn/54.6.963

Cunnington, A. J. (2001). What's so bad about teenage pregnancy? *Journal of Family Planning and Reproductive Health Care*, *27*(1), 36–41. https://doi.org/10.1783/147118901101194877

D'Errico, F., Backwell, L., Villa, P., Degano, I., Lucejko, J. J., Bamford, M. K., … Beaumont, P. B. (2012). Early evidence of San material culture represented by organic artifacts from Border Cave, South Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(33), 13214 LP – 13219. https://doi.org/10.1073/pnas.1204213109

Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. (N. B. Davies, J. R. Krebs, & S. A. West, Eds.) (4th ed.). Oxford, UK: John Wiley & Sons, Inc.

Dean, M. C., 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

Deaner, R. O., & Smith, B. A. (2013). Sex Differences in Sports Across 50 Societies. *Cross-Cultural Research*, *47*(3), 268–309. https://doi.org/10.1177/1069397112463687

Deere, C. D. (1982). The Division of Labor by Sex in Agriculture: A Peruvian Case Study. *Economic Development and Cultural Change*, *30*(4), 795–811. https://doi.org/10.1086/452590

DeJaeger, D., Willems, P. A., & Heglund, N. C. (2001). The energy cost of walking in children. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*, *441*(4), 538–543. https://doi.org/10.1007/s004240000443

Del Giudice, M. (2009). Sex, attachment, and the development of reproductive strategies. *Behavioral and Brain Sciences*, *32*(1), 1–21. https://doi.org/10.1017/S0140525X09000016

Demas, G. E. (2004). The energetics of immunity: a neuroendocrine link between energy balance and immune function. *Hormones and Behavior*, *45*(3), 173–180.

Derevenski, J. S. (2005). Material culture shock. In J. S. Derevenski (Ed.), *Children and material culture* (pp. 21–34). London, UK: Routledge.

Diener, J. R. C. (1997). Calorimetria indireta. *Revista Da Associação Médica Brasileira*, *43*(3), 245–253. https://doi.org/10.1590/S0104-42301997000300013

Dira, S. J., & Hewlett, B. S. (2016). Learning to Spear Hunt Among Ethiopian Chabu Adolescent Hunter-Gatherers. In H. Terashima & B. S. Hewlett (Eds.), *Social Learning and Innovation in Contemporary Hunter-Gatherers. Replacement of Neanderthals by Modern Humans Series* (pp. 71–81). Tokyo: Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55997-9_6

Draper, P. (1975). !Kung women: contrasts in sexual egalitarianism in foraging and sedentary context. In R. R. Reiter (Ed.), *Toward an anthropology of women* (pp. 77–109). London, UK: Monthly Review Press.

Draper, P., & Cashdan, E. (1988). Technological change and child behavior among the! Kung. *Ethnology*, *27*(4), 339–365. https://doi.org/10.2307/3773398

Dufour, D. L., & Sauther, M. L. (2002). Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation. *American Journal of Human Biology*, *14*(5), 584–602. https://doi.org/10.1002/ajhb.10071

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

Dusing, S. C., & Thorpe, D. E. (2007). A normative sample of temporal and spatial gait parameters in children using the GAITRite® electronic walkway. *Gait & Posture*, *25*(1), 135–139. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2006.06.003

Dusseldorp, G. L. (2009). *A view to a kill : investigating Middle Palaeolithic subsistence using an optimal foraging perspective*. (G. L. Dusseldorp, Ed.). Leiden: Sidestone Press.

Dusseldorp, G. L. (2010). Prey Choice During the South African Middle Stone Age: Avoiding Dangerous Prey or Maximising Returns? *African Archaeological Review*, *27*(2), 107–133. https://doi.org/10.1007/s10437-010-9072-2

Duveau, J., Berillon, G., Verna, C., Laisné, G., & Cliquet, D. (2019). The composition of a Neandertal social group revealed by the hominin footprints at Le Rozel (Normandy, France). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(39), 19409 LP – 19414. https://doi.org/10.1073/pnas.1901789116

Dyson-Hudson, R., & Smith, E. A. (1978). Human Territoriality: An Ecological Reassessment. *American Anthropologist*, *80*(1), 21–41. https://doi.org/10.1525/aa.1978.80.1.02a00020

Elia, M. (1992). Organ and tissue contribution to metabolic rate. In J. M. Kinney & H. N. Tucker (Eds.), *Energy metabolism: Tissue determinants and cellular corollaries* (pp. 61–80). New York, US: Raven Press.

Ellis, B. J., Figueredo, A. J., Brumbach, B. H., & Schlomer, G. L. (2009). Fundamental Dimensions of Environmental Risk. *Human Nature*, *20*(2), 204–268. https://doi.org/10.1007/s12110-009-9063-7

Ellison, P. T. (2001). *Reproductive ecology and Human Evolution*. (P. T. Ellison, Ed.). New Jersey, US: Transaction Publishers.

Ellison, P. T. (2003). Energetics and reproductive effort. *American Journal of Human Biology*, *15*, 342–351. https://doi.org/10.1002/ajhb.10152

Ellison, P. T. (2008). Energetics, Reproductive Ecology, and Human Evolution. *PaleoAnthropology*, 172–200.

Ellison, P. T. (2009). *On fertile ground: A natural history of human reproduction*. (P. T. Ellison, Ed.). Cambridge, Massachusetts, US: Harvard University Press.

Elston, R. G., Zeanah, D. W., & Codding, B. F. (2014). Living outside the box: An updated perspective on diet breadth and sexual division of labor in the Prearchaic Great Basin. *Quaternary International*, *352*(1), 200–211. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.09.064

Emmanuel, M., & Bokor, B. R. (2020). *Tanner Stages*. University of Florida: StatPearls Publishing, Treasure Island (FL).

Emmott, E. H., & Page, A. E. (2019). Alloparenting. In T. K. Shackelford & V. A. Weekes-Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (pp. 1–14). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6_2253-1

Eng, J. (2003). Sample Size Estimation: How Many Individuals Should Be Studied? *Radiology*, *227*(2), 309–313. https://doi.org/10.1148/radiol.2272012051

Estalrrich, A., & Marín-Arroyo, A. B. (2021). Evidence of habitual behavior from non-alimentary dental wear on deciduous teeth from the Middle and Upper Paleolithic Cantabrian region, Northern Spain. *Journal of Human Evolution*, *158*, 103047. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103047

Estalrrich, A., & Rosas, A. (2015). Division of labor by sex and age in Neandertals: An approach through the study of activity-related dental wear. *Journal of Human Evolution*, *80*, 51–63. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.07.007

Eston, R., & Reilly, T. (2009). *Kinanthropometry and exercise physiology laboratory manual. Tests, procedures and data*. (3rd ed.). Oxford, UK: Taylor & Francis.

Evans, W. J., & Campbell, W. W. (1993). Sarcopenia and Age-Related Changes in Body Composition and Functional Capacity. *The Journal of Nutrition*, *123*(suppl_2), 465–468. https://doi.org/10.1093/jn/123.suppl_2.465

FAO/WHO/UNU. (2004). Human energy requirements. Report of a Joint FAO/WHO/UNU Expert Consultation: Rome, 17–24 October 2001. *FAO Food and Nutrition Technical Report Series*, 103.

Farmer, S. E. (2003). Key factors in the development of lower limb co-ordination: implications for the acquisition of walking in children with cerebral palsy. *Disability and Rehabilitation*, *25*(14), 807–816. https://doi.org/10.1080/0963828031000106148

Feldesman, M. R. (1992). Femur/stature ratio and estimates of stature in children. *American Journal of Physical Anthropology*, *87*(4), 447–459. https://doi.org/10.1002/ajpa.1330870406

Figueredo, A. J., Vásquez, G., Brumbach, B. H., Schneider, S. M. R., Sefcek, J. A., Tal, I. R., Jacobs, W. J. (2006). Consilience and Life History Theory: From genes to brain to reproductive strategy. *Developmental Review*, *26*(2), 243–275. https://doi.org/10.1016/j.dr.2006.02.002

Figueredo, A. J., Vásquez, G., Hagenah Brumbach, B., Sefcek, J. A., Kirsner, B. R., & Jacobs, W. J. (2005). The K-factor: Individual differences in life history strategy. *Personality and Individual Differences*, *39*(8), 1349–1360. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.paid.2005.06.009

Fisher, A., Reilly, J. J., Kelly, L. A., Montgomery, C., Williamson, A., Paton, J. Y., & Grant, S. (2005). Fundamental movement skills and habitual physical activity in young children. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *37*(4), 684–688. https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000159138.48107.7D

Fitzpatrick, K., & Berbesque, J. C. (2018). Hunter-Gatherer Models in Human Evolution. In H. Callan & S. Coleman (Eds.), *The International Encyclopedia of Anthropology* (pp. 1–10). Wiley. https://doi.org/10.1002/9781118924396.wbiea2051

Flatt, T., & Heyland, A. (2011). *Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. (T. Flatt & A. Heyland, Eds.). New York, US: Oxford University Press.

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

Fonseca, D. C., Sala, P., de Azevedo Muner Ferreira, B., Reis, J., Torrinhas, R. S., Bendavid, I., & Linetzky Waitzberg, D. (2018). Body weight control and energy expenditure. *Clinical Nutrition Experimental*, *20*, 55–59. https://doi.org/10.1016/j.yclnex.2018.04.001

Forbes, G. B. (2012). *Human Body Composition: Growth, Aging, Nutrition, and Activity*. (G. B. Forbes, Ed.). New York, US: Springer-Verlag.

Forest, M. G. (1981). Control of the onset of puberty. In P. G. Crosignani & B. L. Rubin (Eds.), *Endocrinology of Human Infertility: New Aspects* (pp. 267–306). London, UK: Academic Press.

Foster, G. M. (1953). Cofradia and compadrazgo in Spain and Spanish America. *Southwestern Journal of Anthropology*, *9*(1), 1–28.

Fouts, H. N., Hallam, R. A., & Purandare, S. (2013). Gender Segregation in Early-Childhood Social Play among the Bofi Foragers and Bofi Farmers in Central Africa. *American Journal of Play*, *5*(3), 333–356.

Freake, H. C. (1995). Thermogenesis and Thyroid Function. *Annual Review of Nutrition*, *15*(1), 263–291. https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.15.1.263

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. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00618.x

Freedson, P. S., Katch, V. L., Gilliam, T. B., & MacConnie, S. (1981). Energy expenditure in prepubescent children: influence of sex and age. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *34*(9), 1827–1830. https://doi.org/10.1093/ajcn/34.9.1827

Froehle, A. W., Nahhas, R. W., Sherwood, R. J., & Duren, D. L. (2013). Age-related changes in spatiotemporal characteristics of gait accompany ongoing lower limb linear growth in late childhood and early adolescence. *Gait and Posture*, *38*(1), 14–19. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2012.10.005

Froehle, A. W., Wells, G. K., Pollom, T. R., Mabulla, A. Z. P., Lew-Levy, S., & Crittenden, A. N. (2019). Physical activity and time budgets of Hadza forager children: Implications for self-provisioning and the ontogeny of the sexual division of labor. *American Journal of Human Biology*, *31*(1), e23209. https://doi.org/10.1002/ajhb.23209

Froehle, A. W., Yokley, T. R., & Churchill, S. E. (2013). Energetics and the Origin of Modern Humans. In F. Smith & J. Ahern (Eds.), *The Origins of Modern Humans* (2nd ed., pp. 285–320). Hoboken, New Jersey, US: John Wiley & Sons, Inc. https://doi.org/10.1002/9781118659991.ch8

Frost, G., Dowling, J., Dyson, K., & Bar-Or, O. (1997). Cocontraction in three age groups of children during treadmill locomotion. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *7*(3), 179–186. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1050-6411(97)84626-3

Fukagawa, N. K., Bandini, L. G., & Young, J. B. (1990). Effect of age on body composition and resting metabolic rate. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism*, *259*(2), E233–E238. https://doi.org/10.1152/ajpendo.1990.259.2.E233

Gába, A., Mitáš, J., & Jakubec, L. (2017). Associations between accelerometer-measured physical activity and body fatness in school-aged children. *Environmental Health and Preventive Medicine*, *22*(1), 1–8. https://doi.org/doi: 10.1186/s12199-017-0629-4

Gallois, S., & Duda, R. (2016). Beyond productivity: The socio-cultural role of fishing among the Baka of southeastern Cameroon. *Revue d'ethnoécologie*, (10). https://doi.org/10.4000/ethnoecologie.2818

Gallois, S., Duda, R., Hewlett, B., & Reyes-García, V. (2015). Children's daily activities and knowledge acquisition: A case study among the Baka from southeastern

Cameroon. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, *11*(1), 86. https://doi.org/10.1186/s13002-015-0072-9

Galloway, V. A., Leonard, W. R., & Ivakine, E. (2000). Basal metabolic adaptation of the Evenki reindeer herders of Central Siberia. *American Journal of Human Biology*, *12*(1), 75–87. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6300(200001/02)12:1<75::AID-AJHB9>3.0.CO;2-G

Garcia, A. R., Blackwell, A. D., Trumble, B. C., Stieglitz, J., Kaplan, H., & Gurven, M. (2020). Evidence for height and immune function trade-offs among preadolescents in a high pathogen population. *Evolution, Medicine, and Public Health*, *2020*(1), 86–99. https://doi.org/10.1093/emph/eoaa017

Gaskins, S. (2000). Children's Daily Activities in a Mayan Village: A Culturally Grounded Description. *Cross-Cultural Research*, *34*(4), 375–389. https://doi.org/10.1177/106939710003400405

Gaskins, S., & Paradise, R. (2010). Learning through observation in daily life. In D. F. Lancy, J. C. Bock, & S. Gaskins (Eds.), *The anthropology of learning in childhood* (pp. 85–117). London, UK: Rowan & Littlefield.

Geary, D. C. (2002). Sexual Selection and Human Life History. In R. V. Kail (Ed.), *Advances in Child Development and Behavior* (Vol. 30, pp. 41–101). London, UK: Academic Press. https://doi.org/10.1016/S0065-2407(02)80039-8

Geary, D. C. (2010). *Male, female: The evolution of human sex differences.* (D. C. Geary, Ed.) (2nd ed.). Washington DC, US: American Psychological Association. https://doi.org/10.1037/12072-000

Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., & Charnov, E. L. (2001). Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science*, *293*(5538), 2248 LP – 2251. https://doi.org/10.1126/science.1061967

Glazier, D. S. (2008). Effects of metabolic level on the body size scaling of metabolic rate in birds and mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *275*(1641), 1405–1410. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0118

Gluckman, P. D., & Hanson, M. A. (2006a). Changing times: The evolution of puberty. *Molecular and Cellular Endocrinology*, *254–255*, 26–31. https://doi.org/10.1016/j.mce.2006.04.005

Gluckman, P. D., & Hanson, M. A. (2006b). Evolution, development and timing of puberty. *Trends in Endocrinology & Metabolism*, *17*(1), 7–12. https://doi.org/10.1016/j.tem.2005.11.006

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 & Science in Sports*, *24*(3), e165–e173. https://doi.org/10.1111/sms.12129

Gómez-Campos, R., & Cossio-Bolaños, M. (2020). Evaluación de la actividad física por podómetros en niños y adolescentes. *Revista Peruana de Ciencia de La Actividad Fisica y Del Deporte*, *7*(3), 982–990. https://doi.org/https://doi.org/10.53820/rpcafd.v7i3.103

Goncu, A., & Gaskins, S. (2007). *Play and development: Evolutionary, sociocultural, and functional perspectives*. (A. Goncu & S. Gaskins, Eds.). New York, US: Lawrence Erlbaum Associates.

Gopnik, A., Frankenhuis, W. E., & Tomasello, M. (2020). Introduction to special issue: 'Life history and learning: how childhood, caregiving and old age shape cognition and culture in humans and other animals.' *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *375*(1803), 20190489. https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0489

Goran, M. I., Hunter, G., Nagy, T. R., & Johnson, R. (1997). Physical activity related energy expenditure and fat mass in young children. *International Journal of Obesity*, *21*(3), 171–178. https://doi.org/10.1038/sj.ijo.0800383

Goran, M. I., Kaskoun, M., & Johnson, R. (1994). Determinants of resting energy expenditure in young children. *The Journal of Pediatrics*, *125*(3), 362–367. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-3476(05)83277-9

Gosso, Y., Otta, E., Leite Ribeiro, F. J., & Bussab, V. S. (2005). Play in Hunter-Gatherer Society. In A. D. Pellegrini & P. K. Smith (Eds.), *The nature of play: Great apes and humans* (pp. 213–253). New York, US: The Guilford Press.

Gould, S. J., & Vrba, E. S. (1982). Exaptation—a Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology*, *8*(1), 4–15. https://doi.org/10.1017/S0094837300004310

Gray, P. (2009). Play as a Foundation for Hunter-Gatherer Social Existence. *American Journal of Play*, *1*(4), 476–522.

Greenlund, L. J. S., & Nair, K. S. (2003). Sarcopenia - Consequences, mechanisms, and potential therapies. *Mechanisms of Ageing and Development*, *124*(3), 287–299. https://doi.org/10.1016/S0047-6374(02)00196-3

Griggs, R. C., Kingston, W., Jozefowicz, R. F., Herr, B. E., Forbes, G., & Halliday, D. (1989). Effect of testosterone on muscle mass and muscle protein synthesis. *Journal of Applied Physiology*, *66*(1), 498–503. https://doi.org/10.1152/jappl.1989.66.1.498

Griskevicius, V., Delton, A. W., Robertson, T. E., & Tybur, J. M. (2011). Environmental contingency in life history strategies: The influence of mortality and socioeconomic

status on reproductive timing. *Journal of Personality and Social Psychology*, *100*(2), 241–254. https://doi.org/10.1037/a0021082

Gruss, L. T., Gruss, R., & Schmitt, D. (2017). Pelvic Breadth and Locomotor Kinematics in Human Evolution. *Anatomical Record*, *300*(4), 739–751. https://doi.org/10.1002/ar.23550

Guinhouya, B. C. (2012). Physical Activity in the Prevention of Childhood Obesity. *Paediatric and Perinatal Epidemiology*, *26*(5), 438–447. https://doi.org/10.1111/j.1365-3016.2012.01269.x

Guo, S. S., Chumlea, W. C., Roche, A. F., & Siervogel, R. M. (1997). Age-and maturity-related changes in body composition during adolescence into adulthood: the Fels Longitudinal Study. *International Journal of Obesity*, *21*(12), 1167.

Guo, S. S., Zeller, C., Chumlea, W. C., & Siervogel, R. M. (1999). Aging, body composition, and lifestyle: the Fels Longitudinal Study. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *70*(3), 405–411. https://doi.org/10.1093/ajcn/70.3.405

Gurven, M., & Hill, K. (2009). Why Do Men Hunt? *Current Anthropology*, *50*(1), 51–74. https://doi.org/10.1086/595620

Gurven, M., & Kaplan, H. (2006). Determinants of time allocation across the lifespan: A theoretical model and an application to the Machiguenga and Piro of Peru. *Human Nature*, *17*(1), 1–49. https://doi.org/10.1007/s12110-006-1019-6

Gurven, M., & Kaplan, H. (2007). Longevity among hunter-gatherers: A cross-cultural examination. *Population and Development Review*, *33*(2), 321–365. https://doi.org/10.1111/j.1728-4457.2007.00171.x

Gurven, M., & Kaplan, H. (2009). Beyond the grandmother hypothesis: evolutionary models of human longevity. In J. Sokolovsky (Ed.), *The cultural context of aging: worldwide perspectives* (Vol. 3, pp. 53–66). Santa Barbara, California, US: Praeger Publishers/Greenwood Publishing Group.

Gurven, M., Kaplan, H., & Gutierrez, M. (2006). How long does it take to become a proficient hunter? Implications for the evolution of extended development and long life span. *Journal of Human Evolution*, *51*(5), 454–470. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.05.003

Gurven, M., & Walker, R. S. (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

Gurven, M., Winking, J., Kaplan, H., von Rueden, C., & McAllister, L. (2009). A bioeconomic approach to marriage and the sexual division of labor. *Human Nature*, *20*(2), 151–183. https://doi.org/10.1007/s12110-009-9062-8

Haahr, M. (1998). {RANDOM.ORG:} True Random Number Service.

Haahr, M. (2010). Random. org: True random number service. *School of Computer Science and Statistics, Trinity College, Dublin, Ireland. Website (Http://Www. Random. Org). Accessed*, *10*.

Hagino, I. (2015). *Ecology of Baka hunter-gatherers' children in southeast Cameroon*: *nutritional status, physical activities, and daily behaviors. Doctoral dissertation*. Hokkaido University, Sapporo, Japan. https://doi.org/doi/10.14943/doctoral.k11869

Hagino, I., & Yamauchi, T. (2014). Daily Physical Activity and Time-Space Using of Pygmy Hunter-Gatherers' Children in Southeast Cameroon. In *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 2* (pp. 91–97). Tokyo: Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-54553-8_10

Hamada, Y., & Udono, T. (2002). Longitudinal analysis of length growth in the chimpanzee (Pan troglodytes). *American Journal of Physical Anthropology*, *118*(3), 268–284. https://doi.org/10.1002/ajpa.10078

Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, *4*(1), 9.

Harrell, J. S., Mcmurray, R. G., Baggett, C. D., Pennell, M. L., Pearce, P. F., & Bangdiwala, S. I. (2005). Energy costs of physical activities in children and adolescents. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *37*(2), 329–336. https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000153115.33762.3F

Harris, J. A., & Benedict, F. G. (1918). A biometric study of human basal metabolism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *4*(12), 370.

Harvey, P. H., & Clutton-Brock, T. H. (1985). Life History variation in Primates. *Evolution*, *39*(3), 559–581. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00395.x

Harvey, P. H., Read, A. F., & Promislov, D. E. L. (1989). Life history variation in placental mammals: Unifying the data with theory. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, *6*, 13–31.

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

Hattori, K., Hirohara, T., & Satake, T. (2011). Body proportion chart for evaluating changes in stature, sitting height and leg length in children and adolescents. *Annals of Human Biology*, *38*(5), 556–560. https://doi.org/10.3109/03014460.2011.577456

Hawkes, K. (1990). Why Do Men Hunt? Benefits for Risky Choices. In E. Cashdan (Ed.), *Risk and Uncertainty in Tribal and Peasant Economies* (1st ed., pp. 145–166). Routledge.

Hawkes, K. (1996). Foraging differences between men and women. In S. Shennan & J. Steele (Eds.), *Power, sex and tradition: the archaeology of human ancestry* (pp. 283–305). London, UK: Routledge.

Hawkes, K. (2006). A Chronicle of Ideas and Findings. In K. Hawkes & R. R. Paine (Eds.), *The Evolution of Human Life History* (pp. 45–94). Santa Fe and Oxford: SAR Press.

Hawkes, K., O'Connell, J., & Blurton-Jones, N. G. (2018). Hunter-gatherer studies and human evolution: A very selective review. *American Journal of Physical Anthropology*, *165*(4), 777–800. https://doi.org/10.1002/ajpa.23403

Hawkes, K., O'Connell, J. F., & Blurton-Jones, N. G. (1989). Hardworking Hadza grandmothers. In V. Standen & R. A. Foley (Eds.), *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and other Mammals* (pp. 341–366). London, UK: Basil Blackwell.

Hawkes, K., O'Connell, J. F., & Blurton Jones, N. G. (1995). Hadza Children's Foraging: Juvenile Dependency, Social Arrangements, and Mobility among Hunter-Gatherers. *Current Anthropology*, *36*(4), 688–700. https://doi.org/10.1086/204420

Hawkes, K., O'Connell, J. F., Blurton Jones, N. G., Alvarez, H., & Charnov, E. L. (1998). Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(3), 1336–1339. https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.1336

Heldstab, S. A., van Schaik, C. P., & Isler, K. (2017). Getting fat or getting help? How female mammals cope with energetic constraints on reproduction. *Frontiers in Zoology*, *14*(1), 29. https://doi.org/10.1186/s12983-017-0214-0

Henry, A., Brooks, A., & Piperno, D. (2014). Plant foods and the dietary ecology of Neanderthals and early modern humans. *Journal of Human Evolution*, *69*, 44–54. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.12.014

Henry, A. G., Büdel, T., & Bazin, P.-L. (2018). Towards an understanding of the costs of fire. *Quaternary International*, *493*, 96–105. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.06.037

Henry, C. J. K. (2000). Mechanisms of changes in basal metabolism during ageing. *European Journal of Clinical Nutrition*, *54*(3), S77–S91. https://doi.org/10.1038/sj.ejcn.1601029

Henry, D. O., Belmaker, M., & Bergin, S. M. (2017). The effect of terrain on Neanderthal ecology in the Levant. *Quaternary International*, *435*, 94–105. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.023

Henry, P. I., Morelli, G. A., & Tronick, E. Z. (2005). Child caretakers among Efe foragers of the Ituri forest. In B. S.- Hewlett & M. E. Lamb (Eds.), *Hunter-Gatherer Childhoods: Evolutionary, Developmental and Cultural Perspectives* (pp. 191–213). Transaction New Brunswick, NJ.

Hernández Rodríguez, M. (1991). *Maduración y predicción de talla. Atlas y métodos numéricos*. (M. Hernández Rodríguez, E. Sánchez, B. Sobradillo, & M. Rincón, Eds.). Madrid, España: Diaz de Santos S.A.

Hewlett, B. S. (2016). Social Learning and Innovation in Hunter-Gatherers. In B. S. Hewlett (Ed.), *Social Learning and Innovation in Contemporary Hunter-Gatherers* (pp. 1–15). Springer, Tokyo. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55997-9_1

Heymsfield, S. B., Lohman, T., Wang, Z., & Going, S. (2005). *Human body composition* (Vol. 918). Human kinetics.

Heymsfield, S. B., Smith, B., Dahle, J., Kennedy, S., Fearnbach, N., Thomas, D. M., Müller, M. J. (2021). Resting Energy Expenditure: From Cellular to Whole-Body Level, a Mechanistic Historical Perspective. *Obesity*, *29*(3), 500–511. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/oby.23090

Heymsfield, S. B., Thomas, D. M., Bosy-Westphal, A., & Müller, M. J. (2019). The anatomy of resting energy expenditure: body composition mechanisms. *European Journal of Clinical Nutrition*, *73*(2), 166–171. https://doi.org/10.1038/s41430-018-0319-3

Hill, K. (1993). Life history theory and evolutionary anthropology. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *2*(3), 78–88. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/evan.1360020303

Hill, K., & Hurtado, A. M. (2009). Cooperative breeding in South American hunter–gatherers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1674), 3863–3870. https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1061

Hill, K., & Hurtado, A. M. (2017). *Ache life history: The ecology and demography of a foraging people*. (K. Hill & A. M. Hurtado, Eds.). New York, US: Routledge.

Hill, K., & Kaplan, H. (1999). Life History Traits in Humans: Theory and Empirical Studies. *Annual Review of Anthropology*, *28*(1), 397–430. https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.28.1.397

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

Hilton, C. E., & Greaves, R. D. (1995). Mobility patterns in modern human foragers. Presented at the 64th Annual Meeting of the American Anthropological Association

of Physical Anthropologists. *American Journal of Physical Anthropology*, *38*(S20), 111. https://doi.org/10.1002/ajpa.1330380505

Hilton, C. E., & Greaves, R. D. (2008). Seasonality and Sex Differences in Travel Distance and Resource Transport in Venezuelan Foragers. *Current Anthropology*, *49*(1), 144–153. https://doi.org/10.1086/524760

Hochberg, Z. (2008). Juvenility in the context of life history theory. *Archives of Disease in Childhood*, *93*(6), 534–539. https://doi.org/10.1136/adc.2008.137570

Hochberg, Z. (2009). Evo-devo of child growth II: Human life history and transition between its phases. *European Journal of Endocrinology*, *160*(2), 135–141. https://doi.org/10.1530/EJE-08-0445

Hochberg, Z. (2010). Evo-Devo of Child Growth III: Premature Juvenility as an Evolutionary Trade-Off. *Hormone Research in Paediatrics*, *73*(6), 430–437. https://doi.org/10.1159/000282109

Hochberg, Z. (2012). *Evo-Devo of Child Growth: treatise on child growth and human evolution.* (Z. Hochberg, Ed.). Hoboken, New Jersey, US: John Wiley & Sons, Inc. https://doi.org/10.1002/9781118156155

Hochberg, Z., & Albertsson-Wikland, K. (2008). Evo-Devo of Infantile and Childhood Growth. *Pediatric Research*, *64*(1), 2–7. https://doi.org/10.1203/PDR.0b013e318177590f

Hochberg, Z., & Belsky, J. (2013). Evo-devo of human adolescence: beyond disease models of early puberty. *BMC Medicine*, *11*(1), 113. https://doi.org/10.1186/1741-7015-11-113

Hockett, ., & Haws, J. A. (2005). Nutritional ecology and the human demography of Neandertal extinction. *Quaternary International*, *137*(1), 21–34. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2004.11.017

Holliday, M. A. (1986). Body Composition and Energy Needs during Growth. In F. Falkner & J. M. Tanner (Eds.), *Postnatal Growth Neurobiology* (pp. 101–117). Boston, Massachusetts, US: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0522-2_5

Holliday, M. A., Potter, D., Jarrah, A., & Bearg, S. (1967). The Relation of Metabolic Rate to Body Weight and Organ Size. *Pediatric Research*, *1*(3), 185–195. https://doi.org/10.1203/00006450-196705000-00005

Holm, I., Tveter, A. T., Fredriksen, P. M., & Vøllestad, N. (2009). A normative sample of gait and hopping on one leg parameters in children 7–12 years of age. *Gait & Posture*, *29*(2), 317–321. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2008.09.016

Hooper, P. L., Demps, K., Gurven, M., Gerkey, D., & Kaplan, H. (2015). Skills, division of labour and economies of scale among Amazonian hunters and South Indian

honey collectors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *370*(1683), 20150008. https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0008

Hoos, M. B., Gerver, W. J. M., Kester, A. D., & Westerterp, K. R. (2003). Physical activity levels in children and adolescents. *International Journal of Obesity*, *27*(5), 605–609. https://doi.org/10.1038/sj.ijo.0802246

Horton, E. S. (1983). Introduction: an overview of the assessment and regulation of energy balance in humans. *American Journal of Clinical Nutrition (USA)*, *38*(6), 972–997.

Hrdy, S. B. (2005). Evolutionary context of human development. The Cooperative Breeding Model. In C. S. Carter, L. Ahnert, K. E. Grossmann, S. B. Hrdy, M. E. Lamb, S. W. Porges, & N. Sachser (Eds.), *Attachment and bonding: A new synthesis* (pp. 9–32). Cambridge: the MIT Press.

Hrdy, S. B. (2008). Evolutionary context of human development: The cooperative breeding model. In C. G. Salmon, C. A. Salmon, & T. K. Shackelford (Eds.), *Family relationships: An evolutionary perspective* (pp. 39–68). Oxford, UK: Oxford University Press.

Hrdy, S. B. (2011). Cooperative Breeding and the Paradox of Facultative Fathering. In H. Bertram & N. Ehlert (Eds.), *Family, Ties and Care: Family Transformation in a Plural Modernity* (pp. 207–222). Berlin, Germany: Verlag Barbara Budrich.

Hulbert, A. J., & Else, P. L. (2004). Basal Metabolic Rate: History, Composition, Regulation, and Usefulness. *Physiological and Biochemical Zoology*, *77*(6), 869–876. https://doi.org/10.1086/422768

Humphrey, L. T. (1998). Growth patterns in the modern human skeleton. *American Journal of Physical Anthropology*, *105*(1), 57–72. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199801)105:1<57::AID-AJPA6>3.0.CO;2-A

Humphrey, L. T. (2010). Weaning behaviour in human evolution. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, *21*(4), 453–461. https://doi.org/10.1016/J.SEMCDB.2009.11.003

Hunt, K. D. (1994). The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology. *Journal of Human Evolution*, *26*(3), 183–202. https://doi.org/https://doi.org/10.1006/jhev.1994.1011

Hunter, G. R., Wetzstein, C. J., Fields, D. A., Brown, A., & Bamman, M. M. (2000). Resistance training increases total energy expenditure and free-living physical activity in older adults. *Journal of Applied Physiology*, *89*(3), 977–984. https://doi.org/10.1152/jappl.2000.89.3.977

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

Hurtado, A. M., Hill, K., Hurtado, I., & Kaplan, H. (1992). Trade-Offs between female food acquisition and child care among hiwi and ache foragers. *Human Nature*, *3*(3), 185–216. https://doi.org/10.1007/BF02692239

Imamura, K., & Akiyama, H. (2016). How Hunter-Gatherers Have Learned to Hunt: Transmission of Hunting Methods and Techniques among the Central Kalahari San (Natural History of Communication among the Central Kalahari San). *African Study Monographs. Supplementary Issue.*, *52*, 61–76. https://doi.org/https://doi.org/10.14989/207694

Inman, V. T. (1966). Human locomotion. *Canadian Medical Association Journal*, *94*(20), 1047.

Isler, K., & van Schaik, C. P. (2012). Allomaternal care, life history and brain size evolution in mammals. *Journal of Human Evolution*, *63*(1), 52–63. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.03.009

Ivanenko, Y. P., Dominici, N., Cappellini, G., Dan, B., Cheron, G., & Lacquaniti, F. (2004). Development of pendulum mechanism and kinematic coordination from the first unsupported steps in toddlers. *Journal of Experimental Biology*, *207*(21), 3797–3810. https://doi.org/10.1242/jeb.01214

Janson, C. H., & van Schaik, C. P. (1993). Ecological risk aversion in juvenile primates: slow and steady wins the race. In M. E. Pereira & L. A. Fairbanks (Eds.), *Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior* (pp. 57–74). New York, US: Oxford University Press.

Jeng, S. F., Liao, H. F., Lai, J. S., & Hou, J.-W. (1997). Optimization of walking in children. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *29*(3), 370–376. https://doi.org/DOI: 10.1097/00005768-199703000-00012

Johnstone, A. M., Murison, S. D., Duncan, J. S., Rance, K. A., & Speakman, J. R. (2005). Factors influencing variation in basal metabolic rate include fat-free mass, fat mass, age, and circulating thyroxine but not sex, circulating leptin, or triiodothyronine. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *82*(5), 941–948. https://doi.org/10.1093/ajcn/82.5.941

Jurmain, R., Kilgore, L., & Trevathan, W. (2009). *Essentials of physical anthropology*. (R. Jurmain, L. Kilgore, & W. Trevathan, Eds.), *Essentials of physical anthropology* (7th ed.). Belmont, California, US: Wadsworth, Inc.

Kagawa, T., & Uno, Y. (2010). Necessary condition for forward progression in ballistic walking. *Human Movement Science*, *29*(6), 964–976. https://doi.org/10.1016/j.humov.2010.03.007

Kamei, N. (2005). Play among Baka children in Cameroon. In B. S. Hewlett & M. E. Lamb (Eds.), *Hunter-Gatherer Childhoods: Evolutionary, Developmental and Cultural Perspectives* (pp. 343–362). New York, US: Routledge.

Kaplan, H. (1996). A theory of fertility and parental investment in traditional and modern human societies. *American Journal of Physical Anthropology*, *101*(S23), 91–135. https://doi.org/10.1002/(sici)1096-8644(1996)23+<91::aid-ajpa4>3.0.co;2-c

Kaplan, H. (1997). The Evolution of the Human Life Course. In K. W. Wachter & C. E. Finch (Eds.), *Between Zeus and the Salmon: The Biodemography of Longevity* (pp. 175–211). Washington DC, US: National Academies Press (US).

Kaplan, H., & Gangestad, S. W. (2005). Life History Theory and Evolutionary Psychology. In D. M. Buss (Ed.), *The Handbook of Evolutionary Psychology* (pp. 68–95). Hoboken, New Jersey, US: John Wiley & Sons, Inc. https://doi.org/10.1002/9780470939376.ch2

Kaplan, H., Hill, K., Hurtado, A. M., & Lancaster, J. (2001). The embodied capital theory of human evolution. In P. T. Ellison (Ed.), *Reproductive Ecology and Human Evolution* (pp. 293–317). London, UK: Aldine Transaction.

Kaplan, H., Hill, K., Lancaster, J., & Hurtado, A. M. (2000). A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology*, *9*(4), 156–185. https://doi.org/10.1002/1520-6505(2000)9:4<156::AID-EVAN5>3.0.CO;2-7

Kaplan, H., & Robson, A. J. (2002). The emergence of humans: The coevolution of intelligence and longevity with intergenerational transfers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(15), 10221–10226. https://doi.org/10.1073/pnas.152502899

Keith, K. (2006). Childhood Learning and the Distribution of Knowledge in Foraging Societies. *Archeological Papers of the American Anthropological Association*, *15*(1), 27–40. https://doi.org/10.1525/ap3a.2006.15.27

Kelley, J., & Schwartz, G. T. (2012). Life-History Inference in the Early Hominins Australopithecus and Paranthropus. *International Journal of Primatology*, *33*(6), 1332–1363. https://doi.org/10.1007/s10764-012-9607-2

Kelly, P. M., & Diméglio, A. (2008). Lower-limb growth: how predictable are predictions? *Journal of Children's Orthopaedics*, *2*(6), 407–415. https://doi.org/10.1007/s11832-008-0119-8

Kelly, R. L. (2013). *The lifeways of hunter-gatherers: the foraging spectrum*. (R. L. Kelly, Ed.) (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9781139176132

Key, C. A. (2000). The evolution of human life history. *World Archaeology*, *31*(3), 329–350. https://doi.org/10.1080/00438240009696925

Kim, T. K. (2017). Understanding one-way ANOVA using conceptual figures. *Korean Journal of Anesthesiology*, *70*(1), 22–26. https://doi.org/10.4097/kjae.2017.70.1.22

Kimura, T., & Yaguramaki, N. (2009). Development of bipedal walking in humans and chimpanzees: a comparative study. *Folia Primatologica*, *80*(1), 45–62. https://doi.org/10.1159/000209676

King, T. L., Bentley, R. J., Thornton, L. E., & Kavanagh, A. M. (2015). Does the presence and mix of destinations influence walking and physical activity? *International Journal of Behavioral Nutrition and Physical Activity*, *12*(1), 115. https://doi.org/10.1186/s12966-015-0279-0

Kirchengast, S. (2010). Gender Differences in Body Composition from Childhood to Old Age: An Evolutionary Point of View. *Journal of Life Sciences*, *2*(1), 1–10. https://doi.org/10.1080/09751270.2010.11885146

Kirchengast, S. (2014). Human obesity from the viewpoint of evolutionary medicine. In K. Bose & R. Chakraborty (Eds.), *Health Consequences of Human Central Obesity* (pp. 55–70). New York: Nova Science Publishers, Inc.

Kirchengast, S., & Marosi, A. (2009). Gender differences in body composition, physical activity, eating behavior and body image among normal weight adolescents an evolutionary approach. *Collegium Antropologicum*, *32*(4), 1079–1086.

Kirkwood, T. B. L., & Rose, M. R. (1991). Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *332*(1262), 15–24. https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0028

Kleiber, M. (1947). Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews*, *27*(4), 511–541. https://doi.org/10.1152/physrev.1947.27.4.511

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

Kohrt, W. M., Malley, M. T., Dalsky, G. P., & Holloszy, J. O. (1992). Body composition of healthy sedentary and trained, young and older men and women. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *24*(7), 832–837.

Konarzewski, M., & Książek, A. (2013). Determinants of intra-specific variation in basal metabolic rate. *Journal of Comparative Physiology B*, *183*(1), 27–41. https://doi.org/10.1007/s00360-012-0698-z

Kondo, O., & Ishida, H. (2003). Ontogenetic variation in the Dederiyeh Neandertal infants: Postcranial evidence. In J. L. Thompson, G. E. Krovtiz, & A. J. Nelson (Eds.), *Patterns of Growth and Development in the Genus Homo* (pp. 386–411). Cambridge, UK: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511542565.016

Konner, M. (2005). Hunter-gatherer infancy and childhood: The! Kung and others. In B. S. Hewlett & M. E. Lamb (Eds.), *Hunter-gatherer childhoods* (1st ed., pp. 19–64). New York, US: Routledge.

Konner, M., & Candler Dobbs, S. (2010). *The evolution of childhood: Relationships, emotion, mind*. (M. Konner, Ed.). Cambridge, Massachusetts, US: The Belknap Press of Harvard University Press.

Koster, J., Mcelreath, R., Hill, K., Yu, D., Shepard, G., Vliet, N. V., … Ross, C. (2019). The Life History Of Human Foraging: Cross-Cultural And Individual Variation. *BioRxiv*, 574483. https://doi.org/10.1101/574483

Kotler, J., & Haig, D. (2018). The tempo of human childhood: a maternal foot on the accelerator, a paternal foot on the brake. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *27*(2), 80–91. https://doi.org/10.1002/evan.21579

Kramer, K. L. (1998). *Variation in Children's Work Among Modern Maya Subsistence Agriculturalists (Mexico). Doctoral dissertation*. University of New Mexico, Albuquerque.

Kramer, K. L. (2002). Variation in juvenile dependence: Helping behavior among Maya children. *Human Nature*, *13*(2), 299–325. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1011-8

Kramer, K. L. (2005a). Children's help and the pace of reproduction: Cooperative breeding in humans. *Evolutionary Anthropology*, *14*(6), 224–237. https://doi.org/10.1002/evan.20082

Kramer, K. L. (2005b). *Maya Children*. (K. L. Kramer, Ed.), *Maya Children*. London, UK: Harvard University Press. https://doi.org/10.2307/j.ctvjz80pb

Kramer, K. L. (2011). The evolution of human parental care and recruitment of juvenile help. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(10), 533–540. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.002

Kramer, K. L. (2014). Why What Juveniles Do Matters in the Evolution of Cooperative Breeding. *Human Nature*, *25*(1), 49–65. https://doi.org/10.1007/s12110-013-9189-5

Kramer, K. L. (2017). Evolutionary Perspectives on Teen Motherhood: How Young Is Too Young? In G. Jasienska, D. S. Sherry, & D. J. Holmes (Eds.), *The Arc of Life: Evolution and Health Across the Life Course* (pp. 55–75). New York, US: Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-4038-7_5

Kramer, K. L. (2021). Childhood Teaching and Learning among Savanna Pumé Hunter-Gatherers. *Human Nature*. https://doi.org/10.1007/s12110-021-09392-x

Kramer, K. L., & Boone, J. L. (2002). Why Intensive Agriculturalists Have Higher Fertility: A Household Energy Budget Approach. *Current Anthropology*, *43*(3), 511–517. https://doi.org/10.1086/340239

Kramer, K. L., Campbell, B. C., Achenbach, A., & Hackman, J. V. (2021). Sex differences in adipose development in a hunter-gatherer population. *American Journal of Human Biology*, *n/a*(n/a), e23688. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajhb.23688

Kramer, K. L., & 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, K. L., & Greaves, R. D. (2011). Juvenile Subsistence Effort, Activity Levels, and Growth Patterns: Middle Childhood among Pumé Foragers. *Human Nature*, *22*(3), 303–326. https://doi.org/10.1007/s12110-011-9122-8

Kramer, K. L., & Otárola-Castillo, E. (2015). When mothers need others: The impact of hominin life history evolution on cooperative breeding. *Journal of Human Evolution*, *84*, 16–24. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.01.009

Kramer, P. A. (1998). The costs of human locomotion: Maternal investment in child transport. *American Journal of Physical Anthropology*, *107*(1), 71–85. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199809)107:1<71::AID-AJPA6>3.0.CO;2-G

Kramer, P. A. (2004). The Behavioral Ecology of Locomotion. In D. J. Meldrum & C. E. Hilton (Eds.), *From Biped to Strider. The Emergence of Modern Human Walking, Running, and Resource Transport* (pp. 101–115). Boston, MA, US: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8965-9_7

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/https://doi.org/10.1002/ajhb.21027

Kramer, P. A., & Sarton-Miller, I. (2008). The energetics of human walking: Is Froude number (Fr) useful for metabolic comparisons? *Gait & Posture*, *27*(2), 209–215. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2007.03.009

Kramer, P. A., & Sylvester, A. D. (2011). The Energetic Cost of Walking: A Comparison of Predictive Methods. *PLoS ONE*, *6*(6), e21290. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021290

Krebs, J. R., & Davies, N. B. (1978). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. (J. R. Krebs & N. B. Davies, Eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Kumahara, H., Tanaka, H., & Schutz, Y. (2004). Daily physical activity assessment: what is the importance of upper limb movements vs whole body movements? *International Journal of Obesity*, *28*(9), 1105–1110. https://doi.org/10.1038/sj.ijo.0802712

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

Kuzawa, C. W. (2005). Fetal origins of developmental plasticity: Are fetal cues reliable predictors of future nutritional environments? *American Journal of Human Biology*, *17*(1), 5–21. https://doi.org/10.1002/ajhb.20091

Kuzawa, C. W., Chugani, H. T., Grossman, L. I., Lipovich, L., Muzik, O., Hof, P. R., … Lange, N. (2014). Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(36), 13010–13015. https://doi.org/10.1073/pnas.1323099111

Kyle, U. G., Genton, L., Slosman, D. O., & Pichard, C. (2001). Fat-free and fat mass percentiles in 5225 healthy subjects aged 15 to 98 years. *Nutrition*, *17*(7–8), 534–541. https://doi.org/10.1016/S0899-9007(01)00555-X

Kyle, U. G., Gremion, G., Genton, L., Slosman, D. O., Golay, A., & Pichard, C. (2001). Physical activity and fat-free and fat mass by bioelectrical impedance in 3853 adults. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *33*(4), 576–584. https://doi.org/DOI: 10.1097/00005768-200104000-00011

Lacquaniti, F., Ivanenko, Y. P., & Zago, M. (2012). Development of human locomotion. *Current Opinion in Neurobiology*, *22*(5), 822–828. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.conb.2012.03.012

Laffranchi, Z., Charisi, D., Jiménez-Brobeil, S. A., & Milella, M. (2020). Gendered division of labor in a Celtic community? A comparison of sex differences in entheseal changes and long bone shape and robusticity in the pre-Roman population of Verona (Italy, third–first century BC). *American Journal of Physical Anthropology*, *173*(3), 568–588. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajpa.24111

Laguna, C. (2014). Correlación y regresión lineal. *Instituto Aragonés de Ciencias de La Salud*, *4*, 1–18.

Lakka, T. A., & Laaksonen, D. E. (2007). Physical activity in prevention and treatment of the metabolic syndrome. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, *32*(1), 76–88. https://doi.org/10.1139/h06-113

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

Lancaster, J. B., & Kaplan, H. (2009). The Endocrinology of the Human Adaptive Complex. In P. T. Ellison & P. B. Gray (Eds.), *The Endocrinology of Social Relationships* (pp. 95–119). Cambridge, Massachusetts, US: Harvard University Press.

Lancaster, J. B., Kaplan, H., Hill, K., & Hurtado, A. M. (2000). The evolution of life history, intelligence and diet among chimpanzees and human foragers. In F. Tonneau & N. S. Thompson (Eds.), *Perspectives in Ethology: Evolution, Culture, and Behavior* (pp. 47–72). New York, US: Springer Science & Business Media.

Lancy, D. F. (2018). Becoming Workers. In D. F. Lancy (Ed.), *Anthropological Perspectives on Children as Helpers, Workers, Artisans, and Laborers* (pp. 85–129). New York: Palgrave Macmillan US. https://doi.org/10.1057/978-1-137-53351-7_4

Lancy, D. F., Bock, J. C., & Gaskins, S. (2010). *The anthropology of learning in childhood*. (D. F. Lancy, J. C. Bock, & S. Gaskins, Eds.). Plymouyh, UK: AltaMira Press.

Lane, P. J. (2014). Hunter-gatherer-fishers, ethnoarchaeology, and analogical reasoning. In V. Cummings, P. Jordan, & M. Zvelebil (Eds.), *The Oxford Handbook of the Archaeology and Anthropology of Hunter-gatherers* (pp. 104–150). Oxford, UK: Oxford University Press.

Largo, R. H., Gasser, T., Prader, A., Stuetzle, W., & Huber, P. J. (1978). Analysis of the adolescent growth spurt using smoothing spline functions. *Annals of Human Biology*, *5*(5), 421–434. https://doi.org/10.1080/03014467800003071

Larouche, R., Mire, E. F., Belanger, K., Barreira, T. V., Chaput, J.-P., Fogelholm, M., … Maia, J. (2019). Relationships between outdoor time, physical activity, sedentary time, and body mass index in children: A 12-country study. *Pediatric Exercise Science*, *31*(1), 118–129. https://doi.org/doi: 10.1123/pes.2018-0055

Larsen, C. S. (2014). *Our origins: Discovering physical anthropology*. (J. Schindel, Ed.). New York, US: WW Norton & Company.

Lassek, W. D., & Gaulin, S. J. C. (2007). Menarche is related to fat distribution. *American Journal of Physical Anthropology*, *133*(4), 1147–1151. https://doi.org/10.1002/ajpa.20644

Lassek, W. D., & Gaulin, S. J. C. (2009). Costs and benefits of fat-free muscle mass in men: relationship to mating success, dietary requirements, and native immunity. *Evolution and Human Behavior*, *30*(5), 322–328. https://doi.org/10.1016/J.EVOLHUMBEHAV.2009.04.002

Lave, J., & Wenger, E. (1991). *Situated learning: Legitimate peripheral participation*. (J. Lave & E. Wenger, Eds.). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Lawrence, M., Singh, J., Lawrence, F., & Whitehead, R. G. (1985). The energy cost of common daily activities in African women: increased expenditure in pregnancy? *The American Journal of Clinical Nutrition*, *42*(5), 753–763. https://doi.org/10.1093/ajcn/42.5.753

Lee, R. D., & Kramer, K. L. (2002). Children's Economic Roles in the Maya Family Life Cycle: Cain, Caldwell, and Chayanov Revisited. *Population and Development Review*, *28*(3), 475–499. https://doi.org/10.1111/j.1728-4457.2002.00475.x

Leibel, R. L., Rosenbaum, M., & Hirsch, J. (1995). Changes in Energy Expenditure Resulting from Altered Body Weight. *New England Journal of Medicine*, *332*(10), 621–628. https://doi.org/10.1056/NEJM199503093321001

Leigh, S. R. (1996). Evolution of human growth spurts. *American Journal of Physical Anthropology*, *101*(4), 455–474. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199612)101:4<455::AID-AJPA2>3.0.CO;2-V

Leigh, S. R. (2001). Evolution of human growth. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *10*(6), 223–236. https://doi.org/10.1002/evan.20002

Leigh, S. R., & Shea, B. T. (1996). Ontogeny of body size variation in African apes. *American Journal of Physical Anthropology*, *99*(1), 43–65. https://doi.org/DOI: 10.1002/(SICI)1096-8644(199601)99:1<43::AID-AJPA3>3.0.CO;2-0

Lejarraga, H. (2012). Growth in infancy and childhood: A pediatric approach. In N. Cameron & B. Bogin (Eds.), *Human growth and development* (Vol. 2, pp. 23–56). London, UK: Academic Press.

Leonard, W. R. (1991). Household-level strategies for protecting children from seasonal food scarcity. *Social Science and Medicine*. https://doi.org/10.1016/0277-9536(91)90228-5

Leonard, W. R. (2010). Measuring human energy expenditure and metabolic function: Basic principles and methods. *Journal of Anthropological Sciences*, *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/https://doi.org/10.1002/ajhb.22260

Leonard, W. R. (2015). Physiological Adaptations to Environmental Stressors. In M. P. Muehlenbein (Ed.), *Basics in Human Evolution* (pp. 251–272). London, UK: Academic Press. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802652-6.00018-9

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. https://doi.org/10.1002/ajhb.1310060111

Leonard, W. R., & Robertson, M. L. (1995). Energetic efficiency of human bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*. https://doi.org/10.1002/ajpa.1330970308

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

Leonard, W. R., Snodgrass, J. J., & Sorensen, M. V. (2005). Metabolic adaptation in indigenous Siberian populations. *Annual Review of Anthropology*, *34*(1), 451–471. https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.34.081804.120558

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

Levine, J. A. (2005). Measurement of energy expenditure. *Public Health Nutrition*, *8*(7a), 1123–1132. https://doi.org/10.1079/PHN2005800

Lew-Levy, S., & Boyette, A. H. (2018). Evidence for the Adaptive Learning Function of Work and Work-Themed Play among Aka Forager and Ngandu Farmer Children from the Congo Basin. *Human Nature*, *29*(2), 157–185. https://doi.org/10.1007/s12110-018-9314-6

Lew-Levy, S., Boyette, A. H., Crittenden, A. N., Hewlett, B. S., & Lamb, M. E. (2020). Gender-Typed and Gender-Segregated Play Among Tanzanian Hadza and Congolese BaYaka Hunter-Gatherer Children and Adolescents. *Child Development*, *91*(4), 1284–1301. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/cdev.13306

Lew-Levy, S., Crittenden, A. N., Boyette, A. H., Mabulla, I. A., Hewlett, B. S., & Lamb, M. E. (2019). Inter- and intra-cultural variation in learning-through-participation among Hadza and BaYaka forager children and adolescents from Tanzania and the Republic of Congo. *Journal of Psychology in Africa*, *29*(4), 309–318. https://doi.org/10.1080/14330237.2019.1647957

Lew-Levy, S., Kissler, S. M., Boyette, A. H., Crittenden, A. N., Mabulla, I. A., & Hewlett, B. S. (2020). Who teaches children to forage? Exploring the primacy of child-to-child teaching among Hadza and BaYaka Hunter-Gatherers of Tanzania and Congo. *Evolution and Human Behavior*, *41*(1), 12–22. https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2019.07.003

Lew-Levy, S., Lavi, N., Reckin, R., Cristóbal-Azkarate, J., & Ellis-Davies, K. (2017). How Do Hunter-Gatherer Children Learn Subsistence Skills?: A Meta-Ethnographic Review. *Human Nature*, *28*(4), 367–394. https://doi.org/10.1007/s12110-017-9302-2

Lew-Levy, S., Lavi, N., Reckin, R., Cristóbal-Azkarate, J., & Ellis-Davies, K. (2018). How Do Hunter-Gatherer Children Learn Social and Gender Norms? A Meta-Ethnographic Review. *Cross-Cultural Research*, *52*(2), 213–255. https://doi.org/10.1177/1069397117723552

Lew-Levy, S., Reckin, R., Kissler, S., Pretelli, I., Boyette, A., Crittenden, A., … Davis, H. (2021). Cross-cultural variation in child and adolescent time allocation to work and play in twelve hunter-gatherer and mixed-subsistence societies. https://doi.org/10.31235/osf.io/94udc

Lew-levy, S., Ringen, E., Crittenden, A. N., Mabulla, I. A., Broesch, T., & Kline, M. A. (2020). The life history of learning subsistence skills among Hadza and BaYaka

foragers from Tanzania and the Republic of Congo. *The Life History of Learning Subsistence Skills among Hadza and BaYaka Foragers from Tanzania and the Republic of Congo*, 1–50. https://doi.org/https://doi.org/10.31234/osf.io/mvqpf

Lieberman, M., & Marks, A. D. (2009). *Marks' basic medical biochemistry: a clinical approach*. (M. Lieberman & A. D. Marks, Eds.) (3th ed.). Philadelphia, US: Lippincott Williams & Wilkins.

Linné, C. (1767). *Systema naturae, per regna tria naturae : secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. (Vol. v. 1, pt.). Vindobonae [Vienna] :Typis Ioannis Thomae ...,.

Liu, J., Yan, Y., Xi, B., Huang, G., & Mi, J. (2019). Skeletal muscle reference for Chinese children and adolescents. *Journal of Cachexia, Sarcopenia and Muscle*, *10*(1), 155–164. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/jcsm.12361

Ljung, B.-O., Bergsten-Brucefors, A., & Lindgren, G. (1974). The secular trend in physical growth in Sweden. *Annals of Human Biology*, *1*(3), 245–256. https://doi.org/10.1080/03014467400000291

Locke, J. L., & Bogin, B. (2006). Language and life history: A new perspective on the development and evolution of human language. *Behavioral and Brain Sciences*, *29*(3), 259–280. https://doi.org/10.1017/S0140525X0600906X

Lombardo, M. P. (2012). On the Evolution of Sport. *Evolutionary Psychology*, *10*(1), 1–28. https://doi.org/10.1177/147470491201000101

Lozano, M., Jiménez-Brobeil, S. A., Willman, J. C., Sánchez-Barba, L. P., Molina, F., & Rubio, Á. (2021). Argaric craftswomen: Sex-based division of labor in the Bronze Age southeastern Iberia. *Journal of Archaeological Science*, *127*, 105239. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jas.2020.105239

Lukaski, H. C., & Bolonchuk, W. W. (1987). Theory and validation of the tetrapolar bioelectrical impedance method to assess human body composition. In *In vivo body composition studies; proceedings of an international symposium held at Brookhaven National Laboratory, New York on September 28-October 1, 1986, and sponsored by: United States Department Energy, Brookhaven National Laboratory, Associated Uni*. London: The Institute of Physical Sciences in Medicine, 1987. IPSM; 3.

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*, 185–197. https://doi.org/10.1016/j.jaa.2016.07.012

Lupo, K. D., Schmitt, D. N., & Madsen, D. B. (2020). Size matters only sometimes: the energy-risk trade-offs of Holocene prey acquisition in the Bonneville basin,

western USA. *Archaeological and Anthropological Sciences*, *12*(8), 160. https://doi.org/10.1007/s12520-020-01146-7

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (2001). *The theory of island biogeography*. (R. H. MacArthur & E. O. Wilson, Eds.) (Vol. 1). Princeton, US: Princeton university press.

Mace, R. (2000). Evolutionary ecology of human life history. *Animal Behaviour*, *59*(1), 1–10. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1287

Mace, R., & Sear, R. (2005). Are humans cooperative breeders? In E. Voland, A. Chasiotis, & W. Schiefenhövel (Eds.), *Grandmotherhood: The evolutionary significance of the second half of female life* (pp. 143–159). London, UK: Rutgers University Press.

Malina, R. M., Bouchard, C., & Bar-Or, O. (2004). *Growth, maturation, and physical activity*. (R. M. Malina, C. Bouchard, & O. Bar-Or, Eds.) (2nd ed.). Leeds, UK: Human kinetics.

Malina, R. M., & Little, B. B. (2008). Physical activity: The present in the context of the past. *American Journal of Human Biology*, *20*(4), 373–391. https://doi.org/10.1002/ajhb.20772

Maloiy, G. M. O., 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

Mandal, F. B. (2015). *Textbook of animal behaviour*. (F. B. Mandal, Ed.) (3rd ed.). New Delhi, India: PHI Learning Pvt. Ltd.

Marín Arroyo, A. B. (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

Marín, J., Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., & Carbonell, E. (2017). Neanderthal hunting strategies inferred from mortality profiles within the Abric Romaní sequence. *PLOS ONE*, *12*(11), e0186970. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186970

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

Marlowe, F. W. (2007). Hunting and Gathering. *Cross-Cultural Research*, *41*(2), 170–195. https://doi.org/10.1177/1069397106297529

Marlowe, F. W. (2010). *The Hadza: hunter-gatherers of Tanzania*. (F. W. Marlowe, Ed.) (Vol. 3). Berkeley, US: University of California Press.

Marshall, W. A., & Tanner, J. M. (1969). Variations in pattern of pubertal changes in girls. *Archives of Disease in Childhood*, *44*(235), 291 LP – 303. https://doi.org/10.1136/adc.44.235.291

Marshall, W. A., & Tanner, J. M. (1970). Variations in the Pattern of Pubertal Changes in Boys. *Archives of Disease in Childhood*, *45*(239), 13 LP – 23. https://doi.org/10.1136/adc.45.239.13

Martin, R. D. (1996). Scaling of the Mammalian Brain: the Maternal Energy Hypothesis. *Physiology*, *11*(4), 149–156. https://doi.org/10.1152/physiologyonline.1996.11.4.149

Masclans, A., Hamon, C., Jeunesse, C., & Bickle, P. (2021). A sexual division of labour at the start of agriculture? A multi-proxy comparison through grave good stone tool technological and use-wear analysis. *PLOS ONE*, *16*(4), e0249130. Retrieved from https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249130

Maté Jiménez, C. (1995). *Curso general sobre STATGRAPHICS : procedimientos, métodos estadísticos, aplicaciones, ejercicios resueltos*. Madrid: Universidad Pontificia Comillas.

Mateos, A. (2005). *Comportamientos de subsistencia y nicho ecológico de los grupos cazadores recolectores del Occidente asturiano en el Final del Pleistoceno. Tesis Doctoral Inédita*. Universidad de Salamanca, Salamanca.

Mateos, A. (2018). Homo infans. Las ventajas de crecer y madurar despacio. *Investigacion y Ciencia*, pp. 40–46.

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

Mateos, A., Prado-Nóvoa, O., Vidal-Cordasco, M., Zorrilla-Revilla, G., & Rodríguez, J. (2016). EVOBREATH. A new database for Evolutionary Bioenergetics Research on Paleoanthropology. In *6 Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution, Alcalá de Henares, Madrid, Spain*.

Mateos, A., Terradillos-Bernal, M., & Rodríguez, J. (2019). Energy Cost of Stone Knapping. *Journal of Archaeological Method and Theory*, *26*(2), 561–580. https://doi.org/10.1007/s10816-018-9382-2

Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., & Rodríguez, J. (2021a, Submitted). At their own pace. Optimal walking speed in children and adolescents. *American Journal of Biological Anthropology.*

Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., & Rodríguez, J. (2021b, Under Review). Let's Play to Dig: A Vigorous Energetic Task for a Young Forager? *Human Nature*.

Mayoral, E., Díaz-Martínez, I., Duveau, J., Santos, A., Rodríguez Ramírez, A., Morales, J. A., Díaz-Delgado, R. (2021). Tracking late Pleistocene Neandertals on the Iberian coast. *Scientific Reports*, *11*(1), 4103. https://doi.org/10.1038/s41598-021-83413-8

McArdle, W. D., Katch, F. I., & Katch, V. L. (2016). *Essentials of Exercise Physiology*. (W. D. McArdle, F. I. Katch, & V. L. Katch, Eds.) (Fifth). Philadelphia, US: Wolters Kluwer.

McDade, T. W. (2003). Life history theory and the immune system: Steps toward a human ecological immunology. *American Journal of Physical Anthropology*, *122*(S37), 100–125. https://doi.org/10.1002/ajpa.10398

McDade, T. W., Reyes-García, V., Tanner, S., Huanca, T., & Leonard, W. R. (2008). Maintenance versus growth: Investigating the costs of immune activation among children in lowland Bolivia. *American Journal of Physical Anthropology*, *136*(4), 478–484. https://doi.org/10.1002/ajpa.20831

McNab, B. K. (2002). *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. (B. K. McNab, Ed.). Ithaca, Nueva York, US: Cornell University Press.

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

Mielgo-Ayuso, J., Aparicio-Ugarriza, R., Castillo, A., Ruiz, E., Ávila, J. M., Aranceta-Batrina, J., González-Gross, M. (2016). Physical Activity Patterns of the Spanish Population Are Mostly Determined by Sex and Age: Findings in the ANIBES Study. *PLOS ONE*, *11*(2), e0149969. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149969

Milks, A., Lew-Levy, S., Lavi, N., Friesem, D., & Reckin, R. (2021). Hunter-gatherer children in the past: an archaeological review. https://doi.org/https://doi.org/10.31235/osf.io/hz9a3

Miller, W. C., Niederpruem, M. G., Wallace, J. P., & Lindeman, A. K. (1994). Dietary fat, sugar, and fiber predict body fat content. *Journal of the American Dietetic Association*, *94*(6), 612–615. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0002-8223(94)90155-4

Modesto-Mata, M., Dean, M. C., Lacruz, R. S., Bromage, T. G., García-Campos, C., Martínez de Pinillos, M., Bermúdez de Castro, J. M. (2020). Short and long period growth markers of enamel formation distinguish European Pleistocene hominins. *Scientific Reports*, *10*(1), 4665. https://doi.org/10.1038/s41598-020-61659-y

Moerman, M. (1982). Growth of the birth canal in adolescent girls. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*, *143*(5), 528–532. https://doi.org/10.1016/0002-9378(82)90542-7

Montgomery, H. (2010). Learning Gender Roles. In D. F. Lancy, J. C. Bock, & S. Gaskins (Eds.), *The anthropology of learning in childhood* (1st ed., pp. 287–305). Plymouth, UK: AltaMira Press Walnut Creek, CA.

Moreira, O. C., Alonso-Aubin, D. A., de Oliveira, C. E. P., Candia-Luján, R., & de Paz, J. A. (2015). Métodos de evaluación de la composición corporal: una revisión actualizada de descripción, aplicación, ventajas y desventajas. *Archivos de Medicina Del Deporte*, *32*(6), 387–394.

Muehlenbein, M. P. (2010). *Human Evolutionary Biology*. (M. P. Muehlenbein, Ed.). New York, US: Cambridge University Press.

Muehlenbein, M. P., & Bribiescas, R. G. (2005). Testosterone-mediated immune functions and male life histories. *American Journal of Human Biology*, *17*(5), 527–558. https://doi.org/10.1002/ajhb.20419

Müller, J., Müller, S., Baur, H., & Mayer, F. (2013). Intra-individual gait speed variability in healthy children aged 1-15 years. *Gait and Posture*, *38*(4), 631–636. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2013.02.011

Murdock, G. P. (1937). Comparative Data on the Division of Labor By Sex. *Social Forces*, *15*(4), 551–553. https://doi.org/10.2307/2571428

Murdock, G. P., & Provost, C. (1973). Factors in the division of labor by sex: A cross-cultural analysis. *Ethnology*, *12*(2), 203–225. https://doi.org/https://doi.org/10.2307/3773347

Nakano, T., Sei, M., Ewis, A., Munakata, H., Onishi, C., & Nakahori, Y. (2010). Weight and height growth velocities of Japanese boys and girls between age 7 and 14 years: a critical window for early adolescent overweight risk. *The Journal of Medical Investigation*, *57*(1,2), 124–132. https://doi.org/10.2152/jmi.57.124

National Health and Nutrition Examination Survey (NHANES). (2009). *Anthropometry Procedures Manual*. National Health and Nutrition Examination Survey (NHANES).

National Research Council. (1989). *Diet and health: implications for reducing chronic disease risk*. National Academies Press.

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

Ndahimana, D., & Kim, E. K. (2017). Measurement Methods for Physical Activity and Energy Expenditure: a Review. *Clinical Nutrition Research*, *6*(2), 68. https://doi.org/10.7762/cnr.2017.6.2.68

Nelson, K. M., Weinsier, R. L., Long, C. L., & Schutz, Y. (1992). Prediction of resting energy expenditure from fat-free mass and fat mass. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *56*(5), 848–856. https://doi.org/10.1093/ajcn/56.5.848

Nettle, D. (2009). Ecological influences on human behavioural diversity: a review of recent findings. *Trends in Ecology & 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

Norgan, N. G. (1990). Thermogenesis above maintenance in humans. *Proceedings of the Nutrition Society*, *49*(2), 217–226. https://doi.org/doi:10.1079/PNS19900025

Norlin, R., Odenrick, P., & Sandlund, B. (1981). Development of gait in the normal child. *Journal of Pediatric Orthopaedics*, *1*(3), 261–266. https://doi.org/DOI: 10.1097/01241398-198111000-00004

Norton, K., & Olds, T. (1996). *Anthropometrica*. Sidney: Southwood Press.

O'Connell, J. F., Hawkes, K., & Blurton Jones, N. G. (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'Connor, S. M., & Donelan, J. M. (2012). Fast visual prediction and slow optimization of preferred walking speed. *Journal of Neurophysiology*, *107*(9), 2549–2559. https://doi.org/10.1152/jn.00866.2011

Ocobock, C. (2016). Human energy expenditure, allocation, and interactions in natural temperate, hot, and cold environments. *American Journal of Physical Anthropology*, *161*(4), 667–675. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajpa.23071

Ocobock, C. (2020). Human Energy Expenditure in Anthropology and Beyond. *American Anthropologist*, *122*(2), 236–249. https://doi.org/10.1111/aman.13392

Ohtsuka, R. (1989). Hunting activity and aging among the gidra papuans: A biobehavioral analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, *80*(1), 31–39. https://doi.org/10.1002/ajpa.1330800105

Ojiambo, R., Gibson, A. R., Konstabel, K., Lieberman, D. E., Speakman, J. R., Reilly, J. J., & Pitsiladis, Y. P. (2013). Free-living physical activity and energy expenditure of rural children and adolescents in the Nandi region of Kenya. *Annals of Human Biology*, *40*(4), 318–323. https://doi.org/10.3109/03014460.2013.775344

Okely, A. D., Booth, M. L., & Patterson, J. W. (2001). Relationship of physical activity to fundamental movement skills among adolescents. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *33*(11), 1899–1904. https://doi.org/10.1097/00005768-200111000-00015

Omer, A., Hashimoto, K., Lim, H., & Takanishi, A. (2014). Study of bipedal robot walking motion in low gravity: investigation and analysis. *International Journal of Advanced Robotic Systems*, *11*(9), 139. https://doi.org/DOI: 10.5772/58731

Owen, N., Humpel, N., Leslie, E., Bauman, A., & Sallis, J. F. (2004). Understanding environmental influences on walking: Review and research agenda. *American*

Journal of Preventive Medicine, *27*(1), 67–76. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.amepre.2004.03.006

Panter-Brick, C. (2002). Sexual division of labor: Energetic and evolutionary scenarios. *American Journal of Human Biology*, *14*(5), 627–640. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajhb.10074

Papadimitriou, A. (2016). Timing of Puberty and Secular Trend in Human Maturation. In P. Kumanov & A. Agarwal (Eds.), *Puberty: Physiology and Abnormalities* (1st ed., pp. 121–136). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32122-6_9

Passmore, R., & Durnin, J. V. G. A. (1955). Human Energy Expenditure. *Physiological Reviews*, *35*(4), 801–840. https://doi.org/10.1152/physrev.1955.35.4.801

Peral-Suárez, Á., Cuadrado-Soto, E., Perea, J. M., Navia, B., López-Sobaler, A. M., & Ortega, R. M. (2020). Physical activity practice and sports preferences in a group of Spanish schoolchildren depending on sex and parental care: a gender perspective. *BMC Pediatrics*, *20*(1), 1–10. https://doi.org/10.1186/s12887-020-02229-z

Pereira, M. E., & Fairbanks, L. A. (2002). *Juvenile primates: life history, development and behavior, with a new foreword*. (M. E. Pereira & L. A. Fairbanks, Eds.). Chicago, US: University of Chicago Press.

Perreault, C. (2012). The Pace of Cultural Evolution. *PLOS ONE*, *7*(9), e45150. https://doi.org/https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045150

Pettersen, A. K., Marshall, D. J., & White, C. R. (2018). Understanding variation in metabolic rate. *The Journal of Experimental Biology*, *221*(1), jeb166876. https://doi.org/10.1242/jeb.166876

Pettersen, A. K., White, C., & Marshall, D. J. (2016). Metabolic rate covaries with fitness and the pace of the life history in the field. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*, 20160323. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0323

Pettitt, P. B. (2000). Neanderthal lifecycles: developmental and social phases in the lives of the last archaics. *World Archaeology*, *31*(3), 351–366. https://doi.org/10.1080/00438240009696926

Pike, I. L., & Milligan, L. A. (2010). Pregnancy and Lactation. In M. P. Muehlenbein (Ed.), *Human evolutionary biology* (p. 338). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Pollom, T. R., Herlosky, K. N., Mabulla, I. A., & Crittenden, A. N. (2020). Changes in Juvenile Foraging Behavior among the Hadza of Tanzania during Early Transition to a Mixed-Subsistence Economy. *Human Nature*, *31*(2), 123–140. https://doi.org/10.1007/s12110-020-09364-7

Pontzer, H. (2012). Relating ranging ecology, limb length, and locomotor economy in terrestrial animals. *Journal of Theoretical Biology*, *296*, 6–12. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.11.018

Pontzer, H. (2015). Constrained Total Energy Expenditure and the Evolutionary Biology of Energy Balance. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, *43*(3), 110–116. https://doi.org/10.1249/JES.0000000000000048

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. *Current Biology*, *26*(3), 410–417. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.046

Pontzer, H., Raichlen, D. A., & Rodman, P. S. (2014). Bipedal and quadrupedal locomotion in chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, *66*, 64–82. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.10.002

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., Emery Thompson, M., Racette, S. B., Mabulla, A. Z. P., & Marlowe, F. (2015). Energy expenditure and activity among Hadza hunter-gatherers. *American Journal of Human Biology*, *27*(5), 628–637. https://doi.org/10.1002/ajhb.22711

Pontzer, H., Raichlen, D. A., Wood, B. M., Mabulla, A. Z. P., Racette, S. B., & Marlowe, F. (2012). Hunter-Gatherer Energetics and Human Obesity. *PLoS ONE*, *7*(7), e40503. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040503

Porcari, J., Bryant, C., & Comana, F. (2015). *Exercise Physiology*. (J. Porcari, C. Bryant, & F. Comana, Eds.) (1st ed.). Philadelphia, US: F. A. Davis Company.

Portmann, A. (1969). *Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen*. Basel: Benno Schwabe.

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. https://doi.org/10.1016/j.jaa.2016.12.002

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. https://doi.org/10.1002/ajhb.23352

Promislow, D. E. L., & Harvey, P. H. (1990). Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology*, *220*(3), 417–437. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb04316.x

Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*. The University of Chicago Press. https://doi.org/10.2307/2824020

Quesada Leyva, L., León Ramentol, C. C., Betancourt Bethencourt, J., & Nicolau Pestana, E. (2016). Elementos teóricos y prácticos sobre la bioimpedancia eléctrica en salud. In *Revista Archivo Médico de Camagüey* (Vol. 20, pp. 565–578). 1996, Editorial Ciencias Médicas Camagüey.

Quinlan, R. J. (2007). Human parental effort and environmental risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1606), 121–125. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3690

Raichlen, D. A., Gordon, A. D., Muchlinski, M. N., & Snodgrass, J. J. (2010). Causes and significance of variation in mammalian basal metabolism. *Journal of Comparative Physiology B*, *180*(2), 301–311. https://doi.org/10.1007/s00360-009-0399-4

Rathkey, J. K., & Wall-Scheffler, C. M. (2017). People choose to run at their optimal speed. *American Journal of Physical Anthropology*, *163*(1), 85–93. https://doi.org/10.1002/ajpa.23187

Reiches, M. W., Ellison, P. T., Lipson, S. F., Sharrock, K. C., Gardiner, E., & Duncan, L. G. (2009). Pooled energy budget and human life history. *American Journal of Human Biology*, *21*(4), 421–429. https://doi.org/10.1002/ajhb.20906

Rennie, K. L., Johnson, L., & Jebb, S. A. (2005). Behavioural determinants of obesity. *Best Practice & Research Clinical Endocrinology & Metabolism*, *19*(3), 343–358. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.beem.2005.04.003

Revedin, A., Grimaldi, S., Florindi, S., Santaniello, F., & Aranguren, B. (2020). Experimenting the Use of Fire in the Operational Chain of Prehistoric Wooden Tools: the Digging Sticks of Poggetti Vecchi (Italy). *Journal of Paleolithic Archaeology*, *3*(4), 525–536. https://doi.org/10.1007/s41982-019-00043-3

Richerson, P. J., & Boyd, R. (2020). The human life history is adapted to exploit the adaptive advantages of culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *375*(1803), 20190498. https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0498

Rios-Garaizar, J. (2020). Microlithic lithic technology of Neandertal shellfishers from El Cuco rockshelter (Cantabrian Region, northern Spain). *Journal of Archaeological Science: Reports*, *30*, 102201. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2020.102201

Rios-Garaizar, J., López-Bultó, O., Iriarte, E., Pérez-Garrido, C., Piqué, R., Aranburu, A., Libano, I. (2018). A Middle Palaeolithic wooden digging stick from Aranbaltza III, Spain. *PLOS ONE*, *13*(3), e0195044. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195044

Riso, E.-M., Kull, M., Mooses, K., Hannus, A., & Jürimäe, J. (2016). Objectively measured physical activity levels and sedentary time in 7–9-year-old Estonian schoolchildren: independent associations with body composition parameters. *BMC Public Health*, *16*(1), 346. https://doi.org/https://doi.org/10.1186/s12889-016-3000-6

Robinson, R. S., Lee, R. D., & Kramer, K. L. (2008). Counting women's labour: A reanalysis of children's net production using Cain's data from a Bangladeshi village. *Population Studies*, *62*(1), 25–38. https://doi.org/10.1080/00324720701788590

Robson, S. L., Van Schaik, C. P., & Hawkes, K. (2006). The derived features of human life history. In K. Hawkes & R. R. Paine (Eds.), *The evolution of human life history* (Vol. 17, pp. 17–44). Santa Fe, US: School of American Research Press.

Robson, S. L., & Wood, B. (2008). Hominin life history: reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy*, *212*(4), 394–425. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00867.x

Roche, A. F. (1980). The Measurement of Skeletal Maturation. In F. E. Johnston, A. F. Roche, & C. Susanne (Eds.), *Human Physical Growth and Maturation. Methodologies and Factors* (pp. 61–82). Boston, Massachusetts, US: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-6994-3_5

Roche, A. F. (1992). *Growth, maturation, and body composition : the Fels Longitudinal Study, 1929-1991*. (A. F. Roche, Ed.). Cambridge: Cambridge University Press.

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

Rodriguez-Hidalgo, A., Saladie, P., Olle, A., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., & Carbonell, E. (2017). Human predatory behavior and the social implications of communal hunting based on evidence from the TD10. 2 bison bone bed at Gran Dolina (Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, *105*, 89–122. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.01.007

Rodriguez, E. B., Chagas, P. S. C., Silva, P. L. P., Kirkwood, R. N., & Mancini, M. C. (2013). Impact of leg length and body mass on the stride length and gait speed of infants with normal motor development: A longitudinal study. *Brazilian Journal of Physical Therapy*, *17*(2), 163–169. https://doi.org/10.1590/S1413-35552012005000080

Rodríguez, J., Zorrilla-Revilla, G., & Mateos, A. (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

Roff, D. (2002). *Life History Evolution*. (D. Roff, Ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.

Rogoff, B., Paradise, R., Arauz, R. M., Correa-Chávez, M., & Angelillo, C. (2003). Firsthand Learning Through Intent Participation. *Annual Review of Psychology*, *54*(1), 175–203. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.54.101601.145118

Rogol, A. D., Roemmich, J. N., & Clark, P. A. (2002). Growth at puberty. *Journal of Adolescent Health*, *31*(6 SUPPL.), 192–200. https://doi.org/10.1016/S1054-139X(02)00485-8

Röhrl, B. (2000). *History and bibliography of artistic anatomy. Hildesheim, New York, Olms.*

Rolland-Cachera, M. F., Deheeger, M., Bellisle, F., Sempé, M., Guilloud-Bataille, M., & Patois, E. (1984). Adiposity rebound in children: a simple indicator for predicting obesity. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *39*(1), 129–135. https://doi.org/10.1093/ajcn/39.1.129

Romagnoli, F., Baena, J., & Sarti, L. (2016). Neanderthal retouched shell tools and Quina economic and technical strategies: An integrated behaviour. *Quaternary International*, *407*, 29–44. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.07.034

Rosas, A., Ríos, L., Estalrrich, A., Liversidge, H., García-Tabernero, A., Huguet, R., Dean, M. C. (2017). The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain). *Science*, *357*(6357), 1282–1287. https://doi.org/10.1126/science.aan6463

Ruff, C. (2007). Body size prediction from juvenile skeletal remains. *American Journal of Physical Anthropology*, *133*(1), 698–716. https://doi.org/10.1002/ajpa.20568

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

Saborit González, G. (2019). *Modelización biomecánica de la locomoción bípeda en humanos y homininos. Tesis Doctoral*. Universitat de Barcelona, Barcelona.

Saibene, F., & Minetti, A. E. (2003). Biomechanical and physiological aspects of legged locomotion in humans. *European Journal of Applied Physiology*, *88*(4–5), 297–316. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s00421-002-0654-9

Salali, G. D., Chaudhary, N., Bouer, J., Thompson, J., Vinicius, L., & Migliano, A. B. (2019). Development of social learning and play in BaYaka hunter-gatherers of Congo. *Scientific Reports*, *9*(1), 11080. https://doi.org/10.1038/s41598-019-47515-8

Sánchez Turcios, R. A. (2015). T-Student. Usos y abusos. *Revista Mexicana de Cardiologia*, *26*(1), 59–61.

Sardinha, L. B., Marques, A., Minderico, C., & Ekelund, U. (2017). Cross-sectional and prospective impact of reallocating sedentary time to physical activity on children's body composition. *Pediatric Obesity*, *12*(5), 373–379. https://doi.org/10.1111/ijpo.12153

Sarma, M. S., Boyette, A. H., Lew-Levy, S., Miegakanda, V., Kilius, E., Samson, D. R., & Gettler, L. T. (2020). Sex differences in daily activity intensity and energy expenditure and their relationship to cortisol among BaYaka foragers from the Congo Basin. *American Journal of Physical Anthropology*, *172*(3), 423–437. https://doi.org/10.1002/ajpa.24075

Scheffler, C., & Hermanussen, M. (2018). Growth in childhood and adolescence. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, 1–11. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/9781118584538.ieba0537

Schepens, B., Bastien, G. J., Heglund, N. C., & Willems, P. A. (2004). Mechanical work and muscular efficiency in walking children. *Journal of Experimental Biology*, *207*(4), 587–596. https://doi.org/10.1242/jeb.00793

Scheuer, L., & Black, S. (2004). *The juvenile skeleton*. (L. Scheuer & S. Black, Eds.). London, UK: Academic Press.

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

Schofield, W. N. (1985). Predicting basal metabolic rate, new standards and review of previous work. *Human Nutrition. Clinical Nutrition*, *39*, 5–41.

Schultz, A. H. (1969). *The life of primates*. (A. H. Schultz, Ed.). New York, US: Universe Books.

Schultz, S. G. (2002). William Harvey and the Circulation of the Blood: The Birth of a Scientific Revolution and Modern Physiology. *Physiology*, *17*(5), 175–180. https://doi.org/10.1152/nips.01391.2002

Schwarzfischer, P., Weber, M., Gruszfeld, D., Socha, P., Luque, V., Escribano, J., … Grote, V. (2017). BMI and recommended levels of physical activity in school children. *BMC Public Health*, *17*(1), 1–9. https://doi.org/10.1186/s12889-017-4492-4

Selinger, J. C., O'Connor, S. M., Wong, J. D., & Donelan, J. M. (2015). Humans can continuously optimize energetic cost during walking. *Current Biology*, *25*(18), 2452–2456. https://doi.org/O'Connor, S.M., Donelan, J.M., 2012. Fast visual prediction and slow optimization of preferred walking speed. J. Neurophysiol. 107, 2549–2559. https://doi.org/10.1152/jn.00866.2011

Šešelj, M. (2013). Relationship between dental development and skeletal growth in modern humans and its implications for interpreting ontogeny in fossil

hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, *150*(1), 38–47. https://doi.org/10.1002/ajpa.22209

Sharma, K., Gupta, P., & Shandilya, S. (2016). Age related changes in pelvis size among adolescent and adult females with reference to parturition from Naraingarh, Haryana (India). *HOMO*, *67*(4), 273–293. https://doi.org/10.1016/J.JCHB.2016.04.002

Shattuck, E. C., & Muehlenbein, M. P. (2015). Human sickness behavior: Ultimate and proximate explanations. *American Journal of Physical Anthropology*, *157*(1), 1–18. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajpa.22698

Shefelbine, S. J., Tardieu, C., & Carter, D. R. (2002). Development of the femoral bicondylar angle in hominid bipedalism. *Bone*, *30*(5), 765–770. https://doi.org/10.1016/S8756-3282(02)00700-7

Shephard, R. J., & Aoyagi, Y. (2012). Measurement of human energy expenditure, with particular reference to field studies: An historical perspective. *European Journal of Applied Physiology*, *112*, 2785–2815. https://doi.org/10.1007/s00421-011-2268-6

Siegel, P. Z., Brackbill, R. M., & Heath, G. W. (1995). The epidemiology of walking for exercise: implications for promoting activity among sedentary groups. *American Journal of Public Health*, *85*(5), 706–710. https://doi.org/10.2105/ajph.85.5.706

Simmen, B., Darlu, P., Hladik, C. M., & Pasquet, P. (2015). Scaling of free-ranging primate energetics with body mass predicts low energy expenditure in humans. *Physiology & Behavior*, *138*, 193–199. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.10.018

Slinde, F., Bark, A., Jansson, J., & Rossander-Hulthén, L. (2003). Bioelectrical impedance variation in healthy subjects during 12 h in the supine position. *Clinical Nutrition*, *22*(2), 153–157. https://doi.org/https://doi.org/10.1054/clnu.2002.0616

Smeby, S. H. (2017). *Evaluation of energy expenditure during walking in typically developed children and children with cerebral palsy*. Norwegian Universit of Science and Technology.

Smith, B. H. (1992). Life history and the evolution of human maturation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *1*(4), 134–142. https://doi.org/10.1002/evan.1360010406

Smith, B. H. (1993). The physiological age of KNM-WT 15000. In A. Walker & R. Leakey (Eds.), *The Nariokotome Homo erectus skeleton* (pp. 195–220). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Smith, B. H. (2018). Life History: Evolution of Infancy, Childhood, and Adolescence. In *The International Encyclopedia of Anthropology* (pp. 1–10). Oxford, UK: John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9781118924396.wbiea2104

Smith, B. H., & Tompkins, R. L. (1995). Toward A Life History of the Hominidae. *Annual Review of Anthropology*, *24*(1), 257–279. https://doi.org/10.1146/annurev.an.24.100195.001353

Smith, E. A. (1992). Human behavioral ecology: I. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *1*(1), 20–25. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/evan.1360010107

Smith, S. L., & Buschang, P. H. (2005). Longitudinal models of long bone growth during adolescence. *American Journal of Human Biology*, *17*(6), 731–745. https://doi.org/10.1002/ajhb.20441

Snodgrass, J. J. (2012). Human Energetics. In S. Stinson, B. Bogin, & D. O'Rourke (Eds.), *Human Biology: An Evolutionary and Biocultural Perspective: Second Edition* (pp. 325–384). New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. https://doi.org/10.1002/9781118108062.ch8

Snodgrass, J. J., Leonard, W. R., & Robertson, M. L. (2007). Primate Bioenergetics: An Evolutionary Perspective. In M. J. Ravosa & M. Dagosto (Eds.), *PRIMATE ORIGINS: Adaptations and Evolution* (pp. 703–737). Boston, Massachusetts, US: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-0-387-33507-0_20

Snodgrass, J. J., Leonard, W. R., & Robertson, M. L. (2009). The Energetics of Encephalization in Early Hominids. In J.-J. Hublin & M. P. Richards (Eds.), *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence* (pp. 15–29). Dordrecht, Netherlands: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0_2

Sockol, M. D., Raichlen, D. A., & Pontzer, H. (2007). Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*(30), 12265–12269. https://doi.org/10.1073/pnas.0703267104

Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1986). *Introducción a la Bioestadística*. Barcelona: Ediotrial Reverté, S. A.

Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1995). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: W.H. Freeman and Co.

Speakman, J. R. (1997). Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals. *Proceedings of the Nutrition Society*, *56*(3), 1119–1136. https://doi.org/10.1079/pns19970115

Speakman, J. R. (1998). The history and theory of the doubly labeled water technique. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *68*(4), 932S-938S. https://doi.org/10.1093/ajcn/68.4.932S

Speakman, J. R., & Król, E. (2010). Maximal heat dissipation capacity and hyperthermia risk: neglected key factors in the ecology of endotherms. *Journal of Animal Ecology*, *79*(4), 726–746. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01689.x

Speakman, J. R., & Selman, C. (2003). Physical activity and resting metabolic rate. *Proceedings of the Nutrition Society*, *62*(3), 621–634. https://doi.org/10.1079/PNS2003282

Spikins, P., Hitchens, G., Needham, A., & Rutherford, H. (2014). The Cradle of Thought: Growth, Learning, Play and Attachment in Neanderthal Children. *Oxford Journal of Archaeology*, *33*(2), 111–134. https://doi.org/10.1111/ojoa.12030

Squire, D. L. (1990). Heat illness: fluid and electrolyte issues for pediatric and adolescent athletes. *Pediatric Clinics of North America*, *37*(5), 1085–1109. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0031-3955(16)36976-0

Squire, M. (2011). *The art of the body: antiquity and its legacy*. (M. Squire, Ed.). London: I.B. Tauris.

St-Onge, M.-P., & Gallagher, D. (2010). Body composition changes with aging: the cause or the result of alterations in metabolic rate and macronutrient oxidation? *Nutrition*, *26*(2), 152–155. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.nut.2009.07.004

St-Onge, M.-P., Keller, K. L., & Heymsfield, S. B. (2003). Changes in childhood food consumption patterns: a cause for concern in light of increasing body weights. *The American Journal of Clinical Nutrition*, *78*(6), 1068–1073. https://doi.org/https://doi.org/10.1093/ajcn/78.6.1068

Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology*, *3*(3), 259. https://doi.org/10.2307/2389364

Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. (S. C. Stearns, Ed.), *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.

Stearns, S. C. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, *87*(11), 476–486. https://doi.org/10.1007/s001140050763

Steudel-Numbers, K. L. (1994). Locomotor energetics and hominid evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *3*(2), 42–48. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/evan.1360030205

Steudel-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

Steudel-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

Steudel-Numbers, K. L., & Wall-Scheffler, C. M. (2009). Optimal running speed and the evolution of hominin hunting strategies. *Journal of Human Evolution*, *56*(4), 355–360. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.11.002

Stiegler, P., & Cunliffe, A. (2006). The Role of Diet and Exercise for the Maintenance of Fat-Free Mass and Resting Metabolic Rate During Weight Loss. *Sports Medicine*, *36*(3), 239–262. https://doi.org/10.2165/00007256-200636030-00005

Stiner, M. C., & Kuhn, S. L. (2009). Paleolithic diet and the division of labor in mediterranean Eurasia. In J. J. Hublin & M. P. Richards (Eds.), *The Evolution of Hominin Diets. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology.* (pp. 157–169). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0_11

Strassman, B., & Mace, R. (2008). Perspectives on human health and disease from evolutionary and behavoral ecology. In S. C. Stearns & J. C. Koella (Eds.), *Evolution in health and disease* (2nd ed., pp. 109–121). Oxford: Oxford University Press, USA.

Sutherland, D., Olshen, R., Biden, E., & Wyatt, M. P. (1988). *The development of mature walking*. (D. Sutherland, R. Olshen, E. Biden, & M. P. Wyatt, Eds.). Cambridge University Press.

Tanner, J. M. (1955). *Growth at adolescence.* (C. C. Thomas, Ed.), *Oxford: Blackwell Scientific*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Tanner, J. M. (1978). *Physical growth from conception to maturity*. (J. M. Tanner, Ed.), *Foetus into man*. London, UK: Open Books.

Tanner, J. M. (1981). Growth and Maturation during Adolescence. *Nutrition Reviews*, *39*(2), 43–55. https://doi.org/10.1111/j.1753-4887.1981.tb06734.x

Tanner, J. M., & Whitehouse, R. H. (1976). Clinical longitudinal standards for height, weight, height velocity, weight velocity, and stages of puberty. *Archives of Disease in Childhood*, *51*(3), 170–179. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1136/adc.51.3.170

Tanner, J. M., Whitehouse, R. H., Marubini, E., & Resele, L. F. (1976). The adolescent growth spurt of boys and girls of the Harpenden Growth Study. *Annals of Human Biology*, *3*(2), 109–126. https://doi.org/10.1080/03014467600001231

Tardieu, C. (1998). Short adolescence in early hominids: Infantile and adolescent growth of the human femur. *American Journal of Physical Anthropology*, *107*(2), 163–178. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199810)107:2<163::AID-AJPA3>3.0.CO;2-W

Taylor, C. R., Heglund, N. C., & Maloiy, G. M. (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental Biology*, *97*(1), 1–21. https://doi.org/https://doi.org/10.1242/jeb.97.1.1

Taylor, R. W., Gold, E., Manning, P., & Goulding, A. (1997). Gender differences in body fat content are present well before puberty. *International Journal of Obesity*, *21*(11), 1082–1084. https://doi.org/10.1038/sj.ijo.0800522

Thomasset, M. A. (1962). Bioelectric properties of tissue. Impedance measurement in clinical medicine. Significance of curves obtained. *Lyon Médical*, *94*, 107–118.

Thompson, J. L., & Nelson, A. (2016). Childhood and Patterns of Growth in the Genus Homo. In C. L. Meehan & A. N. Crittenden (Eds.), *Childhood: Origins, evolution, and implications* (pp. 75–102). Albuquerque, US: University of New Mexico Press.

Thompson, J. L., & Nelson, A. J. (2011). Middle Childhood and Modern Human Origins. *Human Nature*, *22*(3), 249–280. https://doi.org/10.1007/s12110-011-9119-3

Thomson, A. M., Baxter-Jones, A. D. G., Mirwald, R. L., & Bailey, D. A. (2003). Comparison of Physical Activity in Male and Female Children: Does Maturation Matter? *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *35*(10), 1684–1690. https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000089244.44914.1F

Tilkens, M. J., Wall-Scheffler, C., Weaver, T. D., & Steudel-Numbers, K. L. (2007). The effects of body proportions on thermoregulation: an experimental assessment of Allen's rule. *Journal of Human Evolution*, *53*(3), 286–291. https://doi.org/10.1016/J.JHEVOL.2007.04.005

Torun, B. (2005). Energy requirements of children and adolescents. *Public Health Nutrition*, *8*(7a), 968–993. https://doi.org/10.1079/PHN2005791

Troiano, R. P., Berrigan, D., Dodd, K. W., Masse, L. C., Tilert, T., & McDowell, M. (2008). Physical activity in the United States measured by accelerometer. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *40*(1), 181. https://doi.org/doi: 10.1249/mss.0b013e31815a51b3

Trost, S. G., Drovandi, C. C., & Pfeiffer, K. (2016). Developmental Trends in the Energy Cost of Physical Activities Performed by Youth. *Journal of Physical Activity and Health*, *13*(s1), S35–S40. https://doi.org/10.1123/jpah.2015-0723

Tucker, B., & Young, A. G. (2005). Growing up Mikea. In B. S. Hewlett & M. E. Lamb (Eds.), *Hunter-Gatherer Childhoods: Evolutionary, Developmental and Cultural Perspectives* (1st ed., pp. 147–171). New York, US: Routledge.

Tudor-Locke, C., Johnson, W. D., & Katzmarzyk, P. T. (2009). Accelerometer-Determined Steps per Day in US Adults. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *41*(7), 1384–1391. https://doi.org/DOI: 10.1249/mss.0b013e318199885c

Ugan, A. (2005). Does Size Matter? Body Size, Mass Collecting, and Their Implications for Understanding Prehistoric Foraging Behavior. *American Antiquity*, *70*(1), 75–89. https://doi.org/10.2307/40035269

Ulijaszek, S. J. (1995). *Human Energetics in Biological Anthropology*. (S. J. Ulijaszek, Ed.). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Ulijaszek, S. J., & Komlos, J. (2010). From a History of Anthropometry to Anthropometric History. In N. Mascie-Taylor, A. Yasukouchi, & S. Ulijaszek (Eds.), *Human variation: from the laboratory to the field* (p. 183). London, England: CRC Press.

Ulijaszek, S. J., & Mascie-Taylor, C. G. N. (2005). *Anthropometry: the individual and the population* (Vol. 14). Cambridge University Press.

Ulijaszek, S. J., Preece, M., & Johnston, F. (1998). *The Cambridge encyclopedia of human growth and development*. (S. J. Ulijaszek, M. Preece, & F. Johnston, Eds.). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Unnithan, V. B., & Eston, R. G. (1990). Stride Frequency and Submaximal Treadmill Running Economy in Adults and Children. *Pediatric Exercise Science*, *2*(2), 149–155. https://doi.org/10.1123/pes.2.2.149

Urlacher, S. S. (2016). *Growing Up Shuar: Life History Tradeoffs and Energy Allocation in the Context of Physical Growth Among an Indigenous Amazonian Population*. *Doctoral dissertation*. Harvard University.

Urlacher, S. S., Ellison, P. T., Sugiyama, L. S., Pontzer, H., Eick, G., Liebert, M. A., … Snodgrass, J. J. (2018). Tradeoffs between immune function and childhood growth among Amazonian forager-horticulturalists. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(17), E3914–E3921. https://doi.org/10.1073/pnas.1717522115

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), 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-017-18738-4

Urlacher, S. S., Snodgrass, J. J., Dugas, L. R., Madimenos, F. C., Sugiyama, L. S., Liebert, M. A., … Pontzer, H. (2021). Childhood Daily Energy Expenditure Does Not Decrease with Market Integration and Is Not Related to Adiposity in Amazonia. *The Journal of Nutrition*, *151*(3), 695–704. https://doi.org/10.1093/jn/nxaa361

Urlacher, S. S., Snodgrass, J. J., Dugas, L. R., Sugiyama, L. S., Liebert, M. A., Joyce, C. J., & Pontzer, H. (2019). Constraint and trade-offs regulate energy expenditure during childhood. *Science Advances*, *5*(12), eaax1065. https://doi.org/10.1126/sciadv.aax1065

Usherwood, J. R., & Bertram, J. E. A. (2003). Gait transition cost in humans. *European Journal of Applied Physiology*, *90*(5), 647–650. https://doi.org/10.1007/s00421-003-0980-6

van den Beld, A. W., de Jong, F. H., Grobbee, D. E., Pols, H. A. P., & Lamberts, S. W. J. (2000). Measures of Bioavailable Serum Testosterone and Estradiol and

Their Relationships with Muscle Strength, Bone Density, and Body Composition in Elderly Men 1. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, *85*(9), 3276–3282. https://doi.org/10.1210/jcem.85.9.6825

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.

Veile, A. (2018). Hunter-gatherer diets and human behavioral evolution. *Physiology & Behavior*, *193*, 190–195. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2018.05.023

Verbruggen, S. W., & Nowlan, N. C. (2017). Ontogeny of the Human Pelvis. *The Anatomical Record*, *300*(4), 643–652. https://doi.org/10.1002/ar.23541

Verpoorte, A. (2006). Neanderthal energetics and spatial behaviour. *Before Farming*, *2006*(3), 1–6. https://doi.org/10.3828/bfarm.2006.3.2

Vidal-Cordasco, M. (2020). *El coste de la supervivencia en las poblaciones humanas del Pleistoceno. Tesis Doctoral Inédita*. Universidad de Burgos, Burgos.

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. https://doi.org/10.1002/ajpa.23301

Vidal-Cordasco, M., Rodríguez, J., Prado-Nóvoa, O., Zorrilla-Revilla, G., & Mateos, A. (2021). Locomotor Economy and Foraging Ecology in Hominins. *Journal of Anthropological Research*, *77*(3), 338–361. https://doi.org/10.1086/715402

Villa, P., Soriano, S., Pollarolo, L., Smriglio, C., Gaeta, M., D'Orazio, M., … Tozzi, C. (2020). Neandertals on the beach: Use of marine resources at Grotta dei Moscerini (Latium, Italy). *PLOS ONE*, *15*(1), e0226690. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226690

Vincent, A. S. (1985). Plant foods in savanna environments: A preliminary report of tubers eaten by the Hadza of northern Tanzania. *World Archaeology*, *17*(2), 131–148. https://doi.org/10.1080/00438243.1985.9979958

Wagnild, J., & Wall-Scheffler, C. M. (2013). Energetic Consequences of Human Sociality: Walking Speed Choices among Friendly Dyads. *PLoS ONE*, *8*(10), e76576. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076576

Walker, R. S., Gurven, M., Hill, K., Migliano, A., Chagnon, N., De Souza, R., … Yamauchi, T. (2006). Growth rates and life histories in twenty-two small-scale societies. *American Journal of Human Biology*, *18*(3), 295–311. https://doi.org/10.1002/ajhb.20510

Walker, R. S., Hill, K., Burger, O., & Hurtado, A. M. (2006). Life in the slow lane revisited: Ontogenetic separation between Chimpanzees and humans. *American Journal of Physical Anthropology*, *129*(4), 577–583. https://doi.org/10.1002/ajpa.20306

Walker, R. S., Hill, K., Kaplan, H., & McMillan, G. (2002). Age-dependency in hunting ability among the Ache of Eastern Paraguay. *Journal of Human Evolution*, *42*(6), 639–657. https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0541

Wall-Scheffler, C. M. (2012). Size and Shape: Morphology's Impact on Human Speed and Mobility. *Journal of Anthropology*, *2012*, 1–9. https://doi.org/10.1155/2012/340493

Wall-Scheffler, C. M. (2014). The Balance Between Burden Carrying, Variable Terrain, and Thermoregulatory Pressures in Assessing Morphological Variation. In K. J. Carlson & D. Marchi (Eds.), *Reconstructing Mobility* (pp. 173–192). Boston, US: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7460-0_10

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

Wang, Y., & Lobstein, T. (2006). Worldwide trends in childhood overweight and obesity. *International Journal of Pediatric Obesity*, *1*(1), 11–25. https://doi.org/DOI: 10.1080/17477160600586747

Waring, T. M., & Wood, Z. T. (2021). Long-term gene–culture coevolution and the human evolutionary transition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *288*(1952), 20210538. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0538

Waters, R. L., Hislop, H. J., Thomas, L., & Campbell, J. (1983). Energy cost of walking in normal children and teenagers. *Developmental Medicine & Child Neurology*, *25*(2), 184–188. https://doi.org/DOI: 10.1111/j.1469-8749.1983.tb13742.x

Waters, R. L., Lunsford, B. R., Perry, J., & Byrd, R. (1988). Energy-speed relationship of walking: Standard tables. *Journal of Orthopaedic Research*, *6*(2), 215–222. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/jor.1100060208

Watts, E. S., & Gavan, J. A. (1982). Postnatal growth of nonhuman primates: the problem of the adolescent spurt. *Human Biology*, *54*(1), 53.

Weidenreich, F. (1943). The skull of Sinanthropus pekinensis: a comparative study on a primitive hominid skull. *Paleontologia Sinica, Series D*, *10*, 96–157.

Weir, J. B. de V. (1949). New methods for calculating metabolic rate with special reference to protein metabolism. *The Journal of Physiology*, *109*(1–2), 1–9. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1949.sp004363

Wells, J. C. K. (2005). Measuring body composition. *Archives of Disease in Childhood*, *91*(7), 612–617. https://doi.org/10.1136/adc.2005.085522

Wells, J. C. K. (2007). Sexual dimorphism of body composition. *Best Practice & Research Clinical Endocrinology & Metabolism*, *21*(3), 415–430. https://doi.org/10.1016/j.beem.2007.04.007

Wells, J. C. K. (2012a). Ecogeographical associations between climate and human body composition: Analyses based on anthropometry and skinfolds. *American Journal of Physical Anthropology*, *147*(2), 169–186. https://doi.org/10.1002/ajpa.21591

Wells, J. C. K. (2012b). Sexual dimorphism in body composition across human populations: Associations with climate and proxies for short- and long-term energy supply. *American Journal of Human Biology*, *24*(4), 411–419. https://doi.org/10.1002/ajhb.22223

Wells, J. C. K., & Davies, P. S. W. (1998). Estimation of the energy cost of physical activity in infancy. *Archives of Disease in Childhood*, *78*(2), 131–136.

Wells, J. C. K., & Stock, J. T. (2007). The biology of the colonizing ape. *American Journal of Physical Anthropology*, *134*(S45), 191–222. https://doi.org/10.1002/ajpa.20735

Wells, J. C. K., & Stock, J. T. (2020). Life History Transitions at the Origins of Agriculture: A Model for Understanding How Niche Construction Impacts Human Growth, Demography and Health. *Frontiers in Endocrinology*, *11*, 325. https://doi.org/10.3389/fendo.2020.00325

Westerterp, K. R. (2004). Diet induced thermogenesis. *Nutrition & Metabolism*, *1*(1), 1–5. https://doi.org/https://doi.org/10.1186/1743-7075-1-5

Westerterp, K. R. (2008). Physical activity as determinant of daily energy expenditure. *Physiology & Behavior*, *93*(4–5), 1039–1043. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.01.021

Westerterp, K. R. (2013a). Energy Expenditure, Physical Activity, Body Weight and Body Composition. In K. R. Westerterp (Ed.), *Energy Balance in Motion* (pp. 47–61). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-34627-9_4

Westerterp, K. R. (2013b). Physical activity and physical activity induced energy expenditure in humans: measurement, determinants, and effects. *Frontiers in Physiology*, *4*, 90. https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00090

Westerterp, K. R. (2017). Control of energy expenditure in humans. *European Journal of Clinical Nutrition*, *71*(3), 340–344. https://doi.org/10.1038/ejcn.2016.237

Westerterp, K. R., & Meijer, E. P. (2001). Physical Activity and Parameters of Aging: A Physiological Perspective. *The Journals of Gerontology: Series A*, *56*(suppl_2), 7–12. https://doi.org/10.1093/gerona/56.suppl_2.7

Westerterp, K. R., & Speakman, J. R. (2008). Physical activity energy expenditure has not declined since the 1980s and matches energy expenditures of wild mammals.

International Journal of Obesity, *32*(8), 1256–1263. https://doi.org/https://doi.org/10.1038/ijo.2008.74

Westerterp, K. R., Wilson, S. A. J., & Rolland, V. (1999). Diet induced thermogenesis measured over 24h in a respiration chamber: effect of diet composition. *International Journal of Obesity*, *23*(3), 287–292. https://doi.org/https://doi.org/10.1038/sj.ijo.0800810

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. https://doi.org/10.1006/jhev.1993.1003

White, C. R., & Kearney, M. R. (2013). Determinants of inter-specific variation in basal metabolic rate. *Journal of Comparative Physiology B*, *183*(1), 1–26. https://doi.org/10.1007/s00360-012-0676-5

White, C. R., & Seymour, R. S. (2003). Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass2/3. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(7), 4046–4049. https://doi.org/10.1073/pnas.0436428100

Winterhalder, B. (1981). Optimal Foraging Strategies and Hunter-Gatherer Research in Anthropology: Theory and Models. In B. Winterhalder & E. A. Smith (Eds.), *Hunter-gatherer foraging strategies: Ethnographic and archaeological analyses* (pp. 13–56). Chicago: University of Chicago Press.

Winterhalder, B., & Smith, E. A. (2000). Analyzing adaptive strategies: Human behavioral ecology at twenty-five. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *9*(2), 51–72. https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(2000)9:2<51::AID-EVAN1>3.0.CO;2-7

Wolowczuk, I., Verwaerde, C., Viltart, O., Delanoye, A., Delacre, M., Pot, B., & Grangette, C. (2008). Feeding Our Immune System: Impact on Metabolism. *Clinical and Developmental Immunology*, 1–19. https://doi.org/10.1155/2008/639803

Yaguramaki, N., & Kimura, T. (2002). Acquirement of stability and mobility in infant gait. *Gait & Posture*, *16*(1), 69–77. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0966-6362(01)00205-3

Yamada, Y., Sagayama, H., Itoi, A., Nishimura, M., Fujisawa, K., Higaki, Y., … Aoki, Y. (2020). Total Energy Expenditure, Body Composition, Physical Activity, and Step Count in Japanese Preschool Children: A Study Based on Doubly Labeled Water. *Nutrients*, *12*(5), 1223. https://doi.org/10.3390/nu12051223

Yuki, M., & Yokota, K. (2009). The primal warrior: Outgroup threat priming enhances intergroup discrimination in men but not women. *Journal of Experimental Social Psychology*, *45*(1), 271–274. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jesp.2008.08.018

Zakeri, I., Puyau, M. R., Adolph, A. L., Vohra, F. A., & Butte, N. F. (2006). Normalization of Energy Expenditure Data for Differences in Body Mass or Composition in Children and Adolescents. *The Journal of Nutrition*, *136*(5), 1371–1376. https://doi.org/10.1093/jn/136.5.1371

Zelazo, P. R. (1983). The Development of Walking. *Journal of Motor Behavior*, *15*(2), 99–137. https://doi.org/10.1080/00222895.1983.10735292

Zeller, A. C. (1987). A Role for Children in Hominid Evolution. *Man*, *22*(3), 528. https://doi.org/10.2307/2802504

Zhu, Z., Tang, Y., Zhuang, J., Liu, Y., Wu, X., Cai, Y., … Chen, P. (2019). Physical activity, screen viewing time, and overweight/obesity among Chinese children and adolescents: an update from the 2017 physical activity and fitness in China—the youth study. *BMC Public Health*, *19*(1), 1–8. https://doi.org/10.1186/s12889-019-6515-9

Zihlman, A. L. (1984). Body Build and Tissue Composition in Pan paniscus and Pan troglodytes, with Comparisons to Other Hominoids. In R. L. Susman (Ed.), *The Pygmy Chimpanzee* (pp. 179–200). Boston, Massachusetts, US: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0082-4_8

Zihlman, A. L., & Bolter, D. R. (2015). Body composition in Pan paniscus compared with Homo sapiens has implications for changes during human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(24), 7466–7471. https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.1505071112

Zihlman, A. L., Bolter, D. R., & Boesch, C. (2007). Skeletal and dental growth and development in chimpanzees of the Taï National Park, Côte D'Ivoire. *Journal of Zoology*, *273*(1), 63–73. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00301.x

Ziviani, J., MacDonald, D., Ward, H., Jenkins, D., & Rodger, S. (2008). Physical activity of young children: a two-year follow-up. *Physical & Occupational Therapy in Pediatrics*, *28*(1), 25–39. https://doi.org/https://doi.org/10.1300/J006v28n01_03

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. https://doi.org/10.1016/j.jsams.2017.01.236

Zorrilla-Revilla, G., Rodríguez, J., & Mateos, A. (2021). Gathering Is Not Only for Girls. *Human Nature*, *32*(3), 582–602. https://doi.org/10.1007/s12110-021-09411-x

Zorrilla-Revilla, G., Rodríguez, J., & Mateos Cachorro, A. (2020). Like father like son. Long legs and wide hips also reduce the cost of locomotion in subadults. In *Proceedings of the european Society for the study of Human evolution* (pp. 129–130). Worldwide: European Society for the study of Human Evolution.

Zurlo, F., Larson, K., Bogardus, C., & Ravussin, E. (1990). Skeletal muscle metabolism is a major determinant of resting energy expenditure. *Journal of Clinical Investigation*, *86*(5), 1423–1427. https://doi.org/10.1172/JCI114857

Anexos

ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES
PUBLICACIONES INCLUIDAS EN TESIS DOCTORALES

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

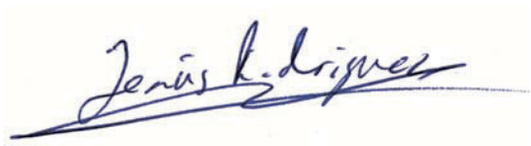
1) Zorrilla-Revilla, G., Rodríguez, J., Mateos, A. 2021. Gathering Is Not Only for Girls. *Human Nature*, *32* (3), 582–602. https://doi.org/10.1007/s12110-021-09411-x

2) Zorrilla-Revilla, G., Rodríguez, J., Mateos, A. 2020. Like father like son. Long legs and wide hips also reduce the cost of locomotion in subadults. In *Proceedings of the European Society for the Study of Human Evolution*, ESHE, 129–130.

Doy mi consentimiento para que formen parte de la Tesis Doctoral presentada en la Universidad de Burgos por D. Guillermo Zorrilla Revilla, titulada "*Demandas energéticas de actividades de subsistencia en individuos subadultos. Contribuciones a la Ecología del Comportamiento humano*".

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

Fecha: 11 de Noviembre de 2021



Fdo.: Jesús Rodríguez Méndez

ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES
PUBLICACIONES INCLUIDAS EN TESIS DOCTORALES

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

1) Zorrilla-Revilla, G., Rodríguez, J., Mateos, A. 2021. Gathering Is Not Only for Girls. *Human Nature*, *32* (3), 582–602. https://doi.org/10.1007/s12110-021-09411-x

2) Zorrilla-Revilla, G., Rodríguez, J., Mateos, A. 2020. Like father like son. Long legs and wide hips also reduce the cost of locomotion in subadults. In *Proceedings of the European Society for the Study of Human Evolution*, ESHE, 129–130.

Doy mi consentimiento para que formen parte de la Tesis Doctoral presentada en la Universidad de Burgos por D. Guillermo Zorrilla Revilla, titulada "*Demandas energéticas de actividades de subsistencia en individuos subadultos. Contribuciones a la Ecología del Comportamiento humano*".

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

Fecha: 11 de Noviembre de 2021

Fdo.: Ana Mateos Cachorro

1.1. ANEXO

Like father like son. Long legs and wide hips also reduce the cost of locomotion in subadults

Guillermo Zorrilla-Revilla[1], Jesús Rodríguez[1], Ana Mateos[1]

1 - National Research Centre on Human Evolution (CENIEH), Burgos, Spain.

Biped locomotion is essential to human physical activities, and specially in those required to obtain resources. Due to the importance of human locomotion, the existence of some behavioural and morphological features to save energy that could be invested in other necessities, as individual maintenance, development or reproduction, may be expected. So, it is suggested that selective pressures could affect human morphology to favour locomotion efficiency. Several studies propose that some anatomical features, as larger legs or wider hips, reduce energy expenditure during locomotion (EE), due to an increased stride length or because of the reduction in the number of steps. Humans reach gait maturation between 8 and 10 years of age. Because of the importance of locomotion activities for playing and learning, we would expect the adult morphological features that save energy to emerge during the immature stages. Besides, leg length growth starts prior the pubertal body spurt. It is known that leg length influences the cost of locomotion, thus, the early ontogenetic development of this character might be related to a reduction in the cost of locomotion in children. The main purpose of this study is to test whether the anatomical features that have been shown to reduce the energetic cost of walking in adults effect also and in a similar way in subadults.

An experimental study was developed with 25 males and 17 females between 8 and 14 years of age. Each volunteer carried out 5 minutes outdoor walking tasks over 290, 333 and 500 meters, attaining speeds (V) of 3.5, 4, and 6 km/h. Walking EE was monitored using the Oxycon Mobile JAEGER® device. Body Mass (BM), Bi-iliac breadth (BIL) and Femur Length (FL) were measured with a digital scale to the nearest 0.1 kg and an anthropometer nearest to 0.1 cm. Multiple stepwise linear regressions via forward were computed, including BM as a covariate, to explore the relationship between BIL and FL and the energetic cost of locomotion trials (selection criterion to enter $p<.05$). Besides, a speed factor (V) was included into the multiple regression since it is known to be a fundamental factor in the cost of locomotion.

Moreover, BM and V, BIL and FL display significant correlations with EE ($R^2=.71$, $p<.001$) as revealed in previous studies on adults [1,2,3]. The main factor that determines EE is V, followed by BM, while a wider bi-iliac width and a longer femur decrease the cost of locomotion (Partial correlation: .807, .488, -.390, -.236, respectively). These results are similar to those obtained by Vidal-Cordasco et al. [1] for the locomotion of adults. However, our results show a minor influence of FL and a higher effect of BIL on energy expenditure. These differences might be explained by the effect of speed, since Vidal-Cordasco et al. carried out their experiments at a constant velocity of 4 km/h. A wider BIL might provide more stability and lesser cadence at higher velocities. Besides, children show higher tibial growth relative to the rest of body proportions [4], therefore FL does not reveal the total influence of leg length in walking cost. However, increasing leg length relative to body size before the pubertal spurt would reduce the energetic cost of a wide variety of physical activities.

In summary, an improved and mature gait during subadult phases could have reduced the mortality caused by predators throughout the human evolutionary history. Therefore, the evolutionary pressures that affected human locomotion would have a higher influence during the subadult phases [5] than during adulthood. So, we propose that the same morphological characters that save energy in adults, act also in children, juveniles and early adolescents. The importance of maintaining high levels of physical activity to learn by doing and the development of body segments involved in gait maturation would save energy to be invested in other issues like somatic growth.

The authors are sincerely grateful to all the volunteers who participated in this experimental study, headed by Dr. A. Mateos. The research was performed at the CENIEH LabBioEM, Bioenergy Laboratory. Data were obtained from the EVOBREATH DataBase, managed by A. Mateos and J. Rodríguez. We also acknowledge the assistance during the experimental tests to Cristina Esteban, Olalla Prado and Marco Vidal. G. Zorrilla-Revilla benefited from predoctoral research grant EDU/602/2016 from Junta de Castilla y León funded with the Social European Fund, Operative Program of Junta de Castilla y León, through the Consejería de Educación.

References: [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, 609–622. [2] Pontzer, H., 2005. A new model predicting locomotor cost from limb length via force production. Journal of Experimental Biology. 208, 1513–1524. [3] Wall-Scheffler, C.M., 2012. Size and Shape: Morphology's Impact on Human Speed and Mobility. Journal of Anthropology. 2012, 1–9. [4] Bogin, B., Varela-Silva, M.I., 2010. Leg length, body proportion, and health: a review with a note on beauty. International journal of environmental research and public health. 7, 1047–1075. [5] Carrier, D.R., 1996. Ontogenetic limits on locomotor performance. Physiological zoology. 69, 467–488.

Like Father Like Son

Long legs and wide hips also reduce the cost of locomotion in subadults

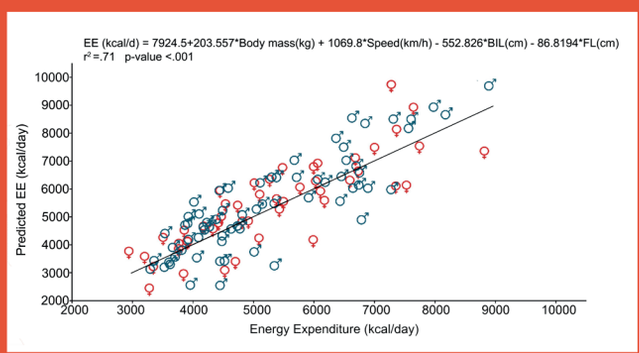
[1]Zorrilla-Revilla, G.; [1]Rodríguez, J.; [1]Mateos, A.
[1]National Research Center on Human Evolution (CENIEH), 09002, Burgos, Spain guillermo.zorrillla@cenieh.es

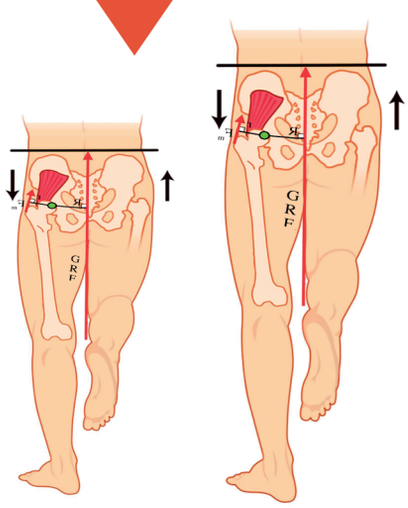
Objetive

Does subadult human anthropometry save energy during locomotion?

Results

Besides Speed and Body Mass, Femur Lenght and Bi-iliach breadth reduce the cost of walking.





Conclusions

Our results agree with prior studies in adults[1,2,3].
Wide BIL adds stability and decreases cadence[3].
Increasing FL before puberal spurt[4] would reduce the EE of several physical activities.
Due to the higher predation pressure on juveniles, the locomotor phenotype of adults may be more a reflection of selection acting on the locomotor performance of the early life stages of many animal species[5].

References

[1] Vidal-Cordasco, M., et al., 2017. Energetic cost of walking in fossil hominins. Am. J. Phys. Anthropol. 164, 609–622.
[2] Pontzer, H., 2005. A new model predicting locomotor cost from limb length via force production. J. Exp. Biol. 208, 1513–1524.
[3] Wall-Scheffler, C.M., 2012. Size and Shape: Morphology's Impact on Human Speed and Mobility. J. Anthropol. 2012, 1–9.
[4] Bogin, B., Varela-Silva, M.I., 2010. Leg length, body proportion, and health: a review with a note on beauty. Int. J. Environ. Res. **Public Health.** 7, 1047–1075.
[5] Carrier, D.R., 1996. Ontogenetic limits on locomotor performance. Physiol. Zool. 69, 467–488.

1.2. ANEXO

Human Nature
https://doi.org/10.1007/s12110-021-09411-x

Gathering Is Not Only for Girls

No Influence of Energy Expenditure on the Onset of Sexual Division of Labor

Guillermo Zorrilla-Revilla[1] · Jesús Rodríguez[1] · Ana Mateos[1]

Accepted: 23 July 2021

Abstract
In some small-scale societies, a sexual division of labor is common. For subadult hunter-gatherers, the onset of this division dates to middle childhood and the start of puberty; however, there is apparently no physiological explanation for this timing. The present study uses an experimental approach to evaluate possible energetic differences by sex in gathering-related activities. The energetic cost of gathering-related activities was measured in a sample of 42 subjects of both sexes aged between 8 and 14 years. Body mass and other anthropometric variables were also recorded. Our results show that the energetic differences in the simulated gathering activities depend only on body mass. Both sexes expend a similar amount of energy during locomotion activities related to gathering. Discarding the energetic factor, the sexual division of tasks may be explained as an adaptation to acquire the skills needed to undertake the complex activities required during adulthood as early as possible. Carrying out gathering activities during childhood and adolescence could be favored by the growth and development cycles of *Homo sapiens*. Moreover, if most of the energetic costs of gathering activities depend on body mass, the delayed growth in humans relative to other primates allows subadults to practice these tasks for longer periods, and to become better at performing them. In fact, this strategy could enable them to acquire adults' complex skills at a low energetic cost that can be easily subsidized by other members of the group.

Keywords Sexual division of labor · Body mass · Energy expenditure · Children · Adolescents

✉ Ana Mateos
ana.mateos@cenieh.es

[1] National Research Center On Human Evolution (CENIEH), 09002 Burgos, Spain

Published online: 27 September 2021

Human life history is characterized by unusual features when compared with other primates and other mammals (Antón & Snodgrass, 2012; Schwartz, 2012). One of the most distinctive and well-studied features of human life history is the long juvenile period (Blurton Jones & Marlowe, 2002; Charnov, 1993; Dunbar, 1998; Janson & van Schaik, 1993; Kaplan et al., 2000; Lancaster et al., 2000). Human life history includes two new prereproductive stages—childhood and adolescence—considered by some authors to be recently acquired features in the genus *Homo* (Bermúdez de Castro et al., 2003, 2010; Bock & Sellen, 2002; Bogin, 1997; Bogin & Smith, 2012; Dean et al., 2001), although some traits of adolescence may be tracked in other primates (Leigh, 1996, 2001; Watts & Gavan, 1982; Zihlman et al., 2007). In any case, human childhood and adolescence are unique in a number of aspects (Bogin, 1999a, 2010, 2015). Childhood is an obligatory extra time for brain development and learning (Bogin, 1997), while body growth is delayed. The slow physical growth of children and juveniles results from the selection pressure toward the conservation of energy (Gurven & Kaplan, 2006). The small-bodied children expend little energy while training to acquire adult abilities, but concurrently they also begin to be productive (Blurton Jones et al., 1989; Crittenden et al., 2013) although they are still mainly dependent on adults for subsistence. Moreover, childhood is a unique human stage in which sex-specific skills, necessary to assume the complex adult role, are acquired free of the burden of body growth (Lancaster & Kaplan, 2009).

Adolescence is an extra phase (relative to other primates) marked by an abrupt increase in height and weight to achieve adult body size (Bogin, 1994, 1997) and to complete the onset of sexual maturation. Body growth is noticeable and delayed in adolescents (Bogin, 1999a, 1999b, 2011, 2015; Hochberg, 2011; Leigh, 1996; but see Tardieu, 1998), carrying a high overall energetic cost (FAO/WHO/UNU 2004; Stang & Story, 2005; Torun, 2005). The somatic investment of energy during this period is not directly apportioned to reproductive effort; however, it improves reproductive fitness in the long term (Bogin, 1994, 2009, 2010). During adolescence, the *Homo sapiens* individual acquires most of its body strength and concludes the maturation of its psychomotor skills (Cromer et al., 2015). Furthermore, adolescents continue fixing and tuning adult skills (Bogin, 1994, 2015) since they are still far from the peak of their net productive energy (Walker et al., 2002).

Therefore, one of the main issues of the subadult period is the learning of adult roles. In hunter-gatherer societies, sex-specific tasks are evident in the daily routines of immature individuals. In fact, a general tendency is that tasks such as playing to simulate foraging activities and productive chores begins during middle childhood (Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Gosso et al., 2005; Kamei, 2005; Keith, 2006; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010; Salali et al., 2019). Crittenden and colleagues (2013), for example, reveal that boys and girls among the Hadza of Tanzania tend to choose different activities around the age of 10–12 years, especially those related to hunting and gathering tasks. This same trend, where boys start accompanying the hunting bands while girls improve their skills at fruit collection, has been revealed in several other studies (Crittenden, 2016a; Garfield et al., 2016; Gray, 2009; Keith, 2006; Lee, 1979). Indeed, the differences in sex-specific tasks are obvious in the returns and the types of food resources obtained by both sexes (Crittenden et al., 2013). This general

pattern is evident in several other foraging societies inhabiting diverse environments, such as the Aka in the Central African Republic and Republic of the Congo, or the Baka from southeastern Cameroon (Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gallois et al., 2015; Lew-Levy et al., 2017, 2018).

The sexual division of labor among adults is a key topic of debate as viewed from several approaches: optimal foraging theory (Bird, 1997; Blurton Jones, 1987a), life history theory (Blurton Jones, 1987b; Kramer, 2018), the point of view of individual fitness (Blurton Jones, 1984; Hamilton, 1963; Trivers, 1971), or as part of a population-level pooling (Kaplan et al., 2018). Thus, a sexual division of labor can be explained as part of the anisogamy hypothesis (Bulmer & Parker, 2002) or as an optimal subsistence strategy (Bliege Bird, 1999; Nakahashi & Feldman, 2014). In any case, it requires learning sex-specific skills to enhance an individual's fitness (Kaplan et al., 1985). The majority of the studies show that males perform the most risky activities (Codding et al., 2011) in search of the most energy-dense food resources, which are often difficult to obtain (Gurven & Hill, 2009). In contrast, females usually focus on obtaining safe and reliable resources (Bliege Bird, 2007; Bliege Bird & Bird, 2008; Marlowe, 2010) while performing infant care activities (but see Goodman et al., 1985; Noss & Hewlett, 2001). Studies have used different approaches to explain the sex-based point of view in relation to household economy (Marlowe, 2005), productivity (Bliege Bird, 2007), mating (Hawkes, 1990), reproduction (Blurton Jones & Sibly, 1978), optimal nutrition (Gurven & Hill, 2009), and childcare (Blurton Jones, 1986; Brown, 1970; Hurtado et al., 1992). According to some authors, the differentiation of chores results not only in benefits obtained by both males and females in the short term but also direct benefits obtained by the immature dependents (Gurven & Hill, 2009).

The present study aims to detect the existence of energetic differences in children and early adolescents of both sexes in simulated gathering and locomotion activities, and to evaluate the energetic constraints when the sexual division of tasks begins. Our hypothesis is that the sex-based division of labor in adolescents, as in adults, is not caused by differences in energy expenditure between the sexes (Prado-Nóvoa et al., 2020). If this is true, the onset of the sex-based division of tasks could be explained by the human necessity to learn complex skills that require several years to be acquired (Kaplan et al., 2000; Walker et al., 2002). Thus, we compare the energetic cost of simulated gathering and locomotion tests between boys and girls, addressing the differences in body mass and anthropometric dimensions that may influence the energetic cost of these activities. Although total energy expenditure has previously been measured in subadults (Urlacher et al., 2019), to the best of our knowledge this is the first study in which the energetic costs of the movements and gestures involved in a foraging activity are being measured. Energetic approaches have been used in a number of previous studies on non-adult hunter-gatherers (Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019; Hagino, 2015). The majority of researchers focused on the efficiency of the energetic return of subadults (Bird & Bliege Bird, 2002; Blurton Jones & Marlowe, 2002; Tucker & Young, 2005), or on the learning of certain skills (Bird & Bliege Bird, 2005; Bliege Bird & Bird, 2002; Gurven et al., 2006); however, few studies have highlighted the sexual division of labor during these early phases of life (Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019).

Material and Methods

Data collection was carried out in 2016 and 2017. Volunteers were recruited by distributing flyers in local schools, and through advertisements in local media and CENIEH social networks. Mail distribution lists of LabBioEM facility were also used. The sample was composed of 42 volunteer individuals (25 males and 17 females between 8 and 14 years of age) who were in middle childhood and early adolescence. All children and adolescents participating in the experimental study are white and live in Burgos, a medium-sized city in the north of Spain. They are healthy individuals (neither overweight nor obese) and are from middle-class families. Parental socioeconomic status was not established on the basis of a standardized survey. Instead, we selected participants living in urban middle-class residential areas. The age interval was selected on the basis of ethnographic studies (Hewlett, 2016; Lancy, 2018), which point to the end of middle childhood as the period when individuals adopt productive activities in most subsistence-based societies. Likewise, at the beginning of middle childhood, the body adapts to physical tasks, the brain is almost trained for higher rates of productivity (Kaplan & Gangestad, 2005), and locomotion is almost fully mature and similar to adult walking (Froehle et al., 2013a P. A. Kramer, 1998). Moreover, given the differences in the energetic burden of growth between childhood and adolescence explained above, the age interval considered here allows us to explore the possible emergence of age-related changes in the energetic economy of the studied activities.

This experimental study has been approved by the Hospital Universitario de Burgos Ethical Committee (Burgos, Spain) (Ref. CEIC 1586), and ethical guidelines were followed by the research team, led by A. Mateos. Prior to data acquisition, written informed consent was obtained from the participants and their legal guardians. Individuals with metabolic or cardio-respiratory pathologies were excluded from the sample. Prior to performing the trials, all volunteers were required to fast overnight to avoid the thermic effect of food on Energy Expenditure (EE). The experimental design was carried out in two different sessions.

The first session was developed indoor in the Bioenergy Laboratory at the National Research Centre on Human Evolution (CENIEH, Burgos, Spain). Here, standardized protocols were applied to all individuals:

- Participants were characterized anthropometrically following normalized standards from Lapunzina and Aiello (2002). Height was measured to the nearest 0.1 cm with a Harpenden stadiometer (Holtain Limited). For body segments (bi-iliac breadth and femur length), an anthropometer (Harpenden, Holtain Limited) was used. Body mass was measured with a digital scale to the nearest 0.1 kg.
- To monitor oxygen consumption and carbon dioxide production, the indirect calorimetry protocol was applied using the Master Screen CPX JAEGER® device and the LabManager IntelliSupport 5.72 application, breath-by-breath. Thus, the equivalent metabolic rate in kilocalories (kcal) (de V. Weir 1949)

was computed. The Resting Metabolic Rate (RMR) was quantified for 30 min, with each participant lying on a stretcher. Outdoors, the energy expenditure during the different trials was monitored using the Oxycon Mobile JAEGER® portable device.

The second session was performed outdoors, where a multitask gymkhana was developed to emulate the performance of gathering tasks. We use the term *gymkhana* because the volunteers were asked to perform a number of trials in order and following a previously marked route. Gathering is one of the most common foraging activities among immature hunter-gatherers (Blurton Jones et al., 1989; Crittenden et al., 2013; Froehle et al., 2019; Hawkes et al., 1995), performed by both girls and boys, within a wide range of ages, up to middle childhood when male and female foragers begin targeting sex-specific productive activities (Crittenden, 2016b; Crittenden et al., 2013). Gathering is a very profitable activity (Froehle et al., 2019; Hawkes et al., 1995; Tucker & Young, 2005), and it can be performed along with adults (Hawkes et al., 1995) or in sex-based peer groups (Crittenden et al., 2013). Gathering mostly requires locomotion (Malina & Little, 2008), not only during the phase of movement toward the place of collection but also while collecting the items. In addition, locomotion activities are the most frequently performed activities among hunter-gatherer children (Hagino, 2015; Hagino & Yamauchi, 2014).

The outdoor gymkhana was composed of a walking trial and a gathering trial. The walking test was performed at a speed close to the optimal locomotion speed of the participants to ensure their comfort. Optimal locomotion speed depends on anthropometric variables such as limb dimensions (Steudel-Numbers & Tilkens, 2004); for this study, the chosen speed was slightly slower than the average optimal locomotion speed for adult individuals (~4.5 km/h; Steudel-Numbers & Tilkens, 2004; Wall-Scheffler et al., 2007). This test consisted of walking 333 m in 5 min, monitored by a chronometer, reaching an average speed of 4 km/h. Each participant then had 5 min to collect clothespins pinned on a fence at different heights. The clothespins simulated bush fruits. The test was composed of locomotion (Walking) and hand movements (Gathering; Fig. 1). During the gathering trial, each participant was allowed to work at their own speed. Given the importance of motivation (Crittenden et al., 2013; Tucker & Young, 2005), and as a way to even out the effort expended during the test, a reward was offered to the individual who collected the most clothespins. The entire data set acquired was incorporated into the EVOBREATH© database (Mateos et al., 2016). For this research, all metabolic values are expressed in kilocalories per hour. The Gathering and Walking energy costs include the resting metabolic cost and activity cost (GrossCOT).

Statistical analyses were performed utilizing *StatGraphics Centurion XVI.I*© and *PAST3*® software (Hammer et al., 2001), setting the overall significance level at $\alpha = 0.05$. Descriptive statistics were calculated for EE trials, age, and anthropometric measures: body mass, height, bi-iliac breadth (BIL), and femur length (FL), split by sex. One-way ANOVA tests were applied to analyze the effect of sex in both EE trials and on the anthropometric variables described above. Outlier individuals with EE values of 2.5 standard deviations above or below the mean were removed from the analyses. Ordinary Least Squares simple regressions of EE variables on

Fig. 1 Volunteers simulating the gestures and movements involved in the outdoor multitask activity (Gymkhana). **a** Walking trial. **b–d** Locomotion and picking gestures used during the Gathering trial

anthropometric measures were computed. Following this, multiple stepwise linear regressions via forward selection were used (with a selection criterion to enter of $p < 0.05$), including body mass as a covariate (Kleiber, 1947; Pontzer et al., 2016;

White & Seymour, 2003), to investigate the relationship between age, height, BIL and FL, and the GrossCOT of simulated walking and gathering activities. To test if energy expenditure was the same for girls and boys with the same body mass, the slopes and intercepts of the simple models were compared with an ANOVA test. All figures were processed using Adobe Photoshop CS6® software.

Results

The main anthropometric and metabolic characteristics of the sample are listed in Table 1. The one-way ANOVA test showed no statistically significant differences between males and females in terms of EE during trials (Walking and Gathering), nor in the anthropometrical variables ($p > 0.05$). The only exception is femur length, which is significantly larger in girls than in boys ($f = 4.26$; $p < 0.05$), notwithstanding similarities in body height. However, despite the absence of significant differences, girls exhibited slightly higher values than boys in all variables.

Significant correlations between GrossCOT EE and all anthropometric variables exist in both trials ($p < 0.01$) (Table 2). The best correlation of energy expenditure in both Walking and Gathering trials is with body mass, followed by height and bi-iliac breadth (Table 2). Moreover, only body mass was entered into the models computed through forward stepwise multiple linear regression (Maté Jiménez, 1995), explaining approximately 80% of the variance (Walking: $r^2 = 0.8089$; Gathering: $r^2 = 0.7699$) (Fig. 2). The comparison of the simple linear models for girls and boys in both trials shows no significant differences between the sexes in either the slopes or the intercepts (Walking slopes $p = 0.51$; intercepts $p = 0.46$; and Gathering slopes $p = 0.17$; intercepts $p = 0.64$) (Table 3). Thus, girls and boys with equal body mass expend a similar amount of energy during Walking and Gathering trials. In both sexes, an increase in energy expenditure is strongly proportional to body mass (Fig. 2).

Table 1 Metabolic and body parameters of the volunteers participating in the tests: mean and standard deviation (in parentheses). GrossCOT includes the resting metabolic rate and the activity cost. RMR is the Resting Metabolic Rate; BIL = bi-iliac breadth; FL = femur length. The asterisk indicates significant differences $p < 0.05$

Sample size	All 42	17 ♀	25 ♂	*f*
Body mass (kg)	40.5 (12.38)	41.84 (13.85)	39.6 (11.48)	0.33
Height (cm)	147.93 (13.53)	148.7 (14.93)	147.40 (12.79)	0.09
BIL (cm)	23.14 (2.99)	23.29 (3.33)	23.03 (2.81)	0.08
FL (cm)	33.86 (4.16)	35.41 (4.24) *	32.81 (3.84) *	4.26
Age (years)	10.71 (2.09)	10.94 (2.19)	10.56 (2.04)	0.33
RMR (kcal/24 h)	1457.33 (333.14)	1527.47 (278.93)	1439.88 (366.73)	0.69
GrossCOT Walking (kcal/h)	203.12 (52.47)	205 (44.71)	201.99 (58.03)	0.86
GrossCOT Gathering (kcal/h)	251.25 (70.56)	261.28 (59.09)	244.43 (77.84)	0.45

Table 2 Simple regression models of the gross energetic cost of walking and gathering in terms of age and anthropometric variables. FL = femur length and BIL = bi-iliac breadth. $^{**}(p < 0.01)$

Task	Variable	Regression models	r^2	p
Walking (kcal/h)	Age (years)	GrossCOT = 118.289 + 8.50113 × age	0.1993	$<0.01^{**}$
	Height (cm)	GrossCOT = - 45.7835 + 1.75391 × height	0.4378	$<0.01^{**}$
	Body mass (kg)	GrossCOT = 108.348 + 2.65286 × body mass	0.8089	$<0.01^{**}$
	FL (cm)	GrossCOT = - 13.3853 + 6.57317 × FL	0.3426	$<0.01^{**}$
	BIL (cm)	GrossCOT = - 7.92304 + 9.64736 × BIL	0.5355	$<0.01^{**}$
Gathering (kcal/h)	Age (years)	GrossCOT = 35.6082 + 20.476 × age	0.4113	$<0.01^{**}$
	Height (cm)	GrossCOT = - 285.752 + 3.70797 × height	0.6747	$<0.01^{**}$
	Body mass (kg)	GrossCOT = 74.684 + 4.69309 × body mass	0.7699	$<0.01^{**}$
	FL (cm)	GrossCOT = - 118.006 + 11.004 × FL	0.4717	$<0.01^{**}$
	BIL (cm)	GrossCOT = - 178.347 + 18.7063 × BIL	0.5721	$<0.01^{**}$

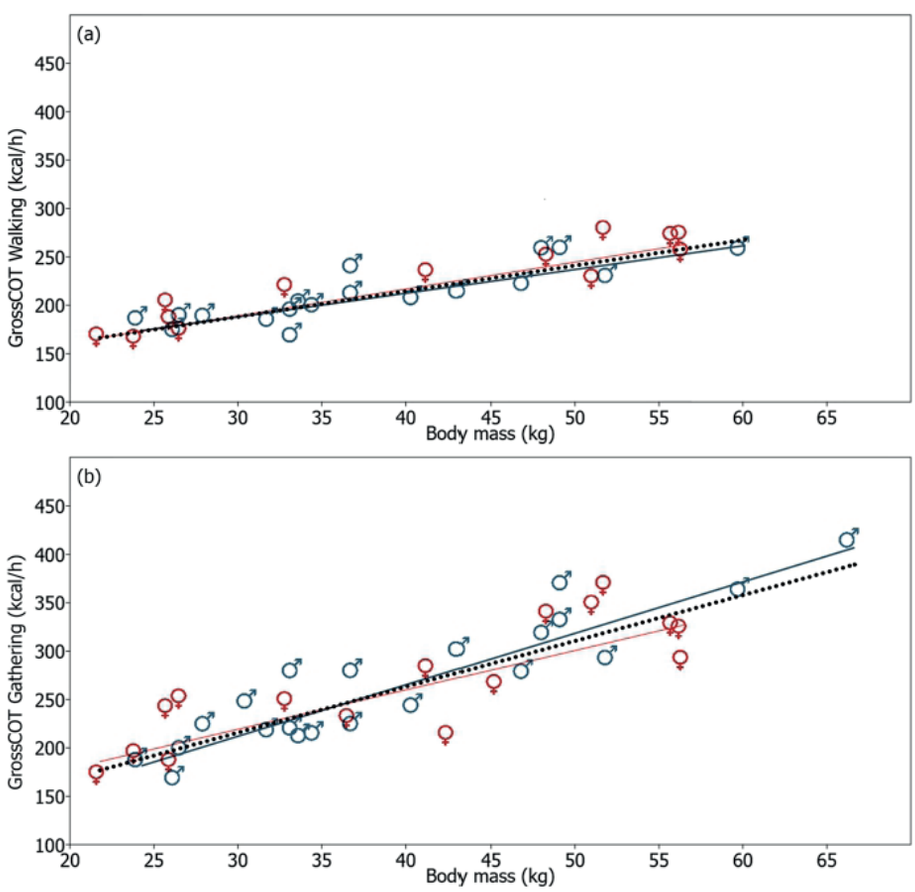


Fig. 2 Effect of body mass on GrossCOT in both tests **a**, **b**. The dotted line represents the trend for both sexes together. Red thin and blue thick lines show the trends for girls and boys, respectively. The regression equations are shown in Tables 2 and 3

Table 3 Ordinary least squares model of energy expenditure in terms of body mass (BM) by sex. GrossCOT in kcal/h. The *p*-values from the ANOVA test used to compare the slopes and intercepts of the regression models between sexes are also shown. $^{***}(p<0.001)$

Task	Sex	Regression models	r^2	*p*	*P slopes*	*P intercepts*
Walking	Female	GrossCOT = 105.868 + 2.77459 × BM	0.88	$<0.001^{***}$	0.51	0.46
	Male	GrossCOT = 114.233 + 2.45435 × BM	0.73	$<0.001^{***}$		
Gathering	Female	GrossCOT = 97.2145 + 4.06739 × BM	0.71	$<0.001^{***}$	0.17	0.64
	Male	GrossCOT = 53.7625 + 5.26901 × BM	0.84	$<0.001^{***}$		

Discussion

Our results show no significant differences between the sexes in the energetic cost of Gathering and Walking. In our sample, girls tend to expend more energy, likely due to their larger body mass than boys of the same age and not because of metabolic differences. Further, the girls' average for all body parameters is larger than the boys' average. It is well known that certain sex-specific differences exist in the timing of development (Bogin, 2015; Kotler & Haig, 2018; Malina et al., 2004; Smith & Buschang, 2005; Tanner, 1978) and that, during puberty, females achieve an adult's body size earlier than males (Bogin, 1994, 1999a; Humphrey, 1998; Roche, 1992). Even though girls' femurs are significantly longer in our sample, both sexes display similar body sizes. Based on the correlation between body size and femur length (Abrahamyan et al., 2008; Ruff, 2007), Feldesman (1992) highlights the increase in femur length which occurs in females before the adolescent peak in body size. In any case, in our sample, boys and girls with the same body mass expended similar amounts of energy while performing the experimental tests (Fig. 2).

Body mass is the single parameter that explains approximately 80% of the variation in EE during the Gathering and Walking tests. Furthermore, although other anthropometric variables, such as age, BIL, FL, and height, are also correlated to EE, the stepwise multiple regression selects body mass as the only significant independent variable. However, all of these anthropometric variables are correlated with body mass (FAO/WHO/UNU 2006; Kurki, 2011; Ruff, 2000a, b, 2007; Ruff et al., 2005). Vidal-Cordasco et al. (2017) showed that bi-iliac breadth and femur length also influence the EE during locomotion in adults, lessening the effect of body mass during walking. In contrast, our results show no significant influence of bi-iliac breadth and femur length on energy expenditure. A possible explanation for this effect could be the incomplete maturation of the hip bones in our participants (Bogin, 1994; Moerman, 1982; Sharma et al., 2016; Verbruggen & Nowlan, 2017), the low variation in bi-iliac breadth in our data set, or even the effect of performing the test at the same velocity (Kramer & Sarton-Miller, 2008).

We are aware of some drawbacks in our experimental study. First, although we attempted to simulate natural conditions, in real-world environments, resources could be distributed unevenly, which could influence the strategy of acquisition by children. Moreover, our small study sample came from an industrialized and urban society and therefore is not familiar with the subsistence activities performed by

hunter-gatherer groups. Taking into account these limitations, our trials are not reenactments of actual gathering activities, and therefore we cannot estimate the real cost of daily gathering tasks. This study is valid, however, in detecting energetic differences between the sexes while performing the same activities, as in similar studies (Prado-Nóvoa et al., 2020; Vidal-Cordasco et al., 2017; Wall-Scheffler, 2012). In hunter-gatherer societies, boys and girls perform other foraging activities, beyond gathering and picking fruits, which are not included in our approach. However, gathering fruit is a very common activity for both sexes during middle childhood, before the onset of sex-labor differentiations. By focusing on this activity we may be able to evaluate whether the emergence of sex-related differences in energetic expenditure is linked to the boys giving up this activity. Nevertheless, similar experiments comparing the energetic expenditure of children and early adolescents when performing other activities traditionally performed by adult males and females will improve our understanding of the onset of the division of labor in those societies. Furthermore, we are aware of the possible gap in the onset of puberty between traditional and urban or industrialized societies (Walker, et al., 2006a) resulting from improvements in hygiene, nutrition, and infection control in the latter (Bogin, 2011; Gluckman & Hanson, 2006a, 2006b; Hill & Hurtado, 2017; Hochberg, 2010; Mace, 2000). However, we argue that the results of this study can be transferred to traditional societies after adjusting for differences in growth or development rates.

In consonance with previous studies (Brooks et al., 2005; Froehle et al., 2013b; Passmore & Durnin, 1955; Pontzer et al., 2016; Steudel-Numbers, 1996, 2005; Steudel-Numbers & Tilkens, 2004), our results show the effect of body mass on locomotion. In our experimental study, both activities are highly correlated with body mass because gathering includes locomotion; in addition, locomotion activities are the most common form of physical activity in general (Brooks et al., 2005; Passmore & Durnin, 1955) for hunter-gatherer children (Hagino & Yamauchi, 2014). Other authors have pointed out that the main daily activities, and therefore daily EE, of a gatherer are influenced by body mass (Pontzer et al., 2012; Torun, 2005). However, to the best of our knowledge, few studies relate corporal parameters to energy expenditure in hunter-gatherer children during physical activities or foraging tasks (Urlacher et al., 2019). In contrast, several papers evaluate the influence of body size on resource acquisition by foraging children (Bird & Bliege Bird, 2005; Blurton Jones & Marlowe, 2002; Blurton Jones et al., 1989; Kramer & Greaves, 2011).

Based on our results, the onset of the sexual division of labor in some daily tasks is not supported by differences between the sexes in energy expenditure. Furthermore, the beginning of the sex-based division of daily tasks in subadults is not supported by any energetic constraint. However, an abundant literature documents the onset of the sexual division of labor among hunter-gatherers during middle childhood (Boyette, 2016; Froehle et al., 2019; Gallois & Duda, 2016; Gallois et al., 2015; Keith, 2006; Lew-Levy et al., 2017; Montgomery, 2010). Moreover, a recent paper (Prado-Nóvoa et al., 2020) shows that energy costs of locomotion and carrying of burdens is similar in adults of both sexes when differences in body mass are accounted for. Concerning subadults, one possible explanation for the precocious sex-based division of labor could be the early sex-specific investment in complex skills. According to the literature (Gurven & Kaplan, 2006; Kaplan et al., 2000,

2001), the human life history pattern influences reproductive and productive success as an adult: a long and slow development and delayed reproduction are required to invest more effort in learning complex abilities (Gurven & Walker, 2006; Kaplan et al., 2001; Lancaster & Kaplan, 2009). Moreover, the acquisition of adult competency in specific tasks entails a step-like relationship between growth and learning (Growth-based and Experience-based Embodied Capital) in the ontogeny of ability acquisition. Parents (Bock, 2002a) and labor requirements of the household (Gaskins, 2000) are determinants in the trade-off in a child's time budget between productive activities with an immediate return and nonproductive activities with a return in the future (Bock, 2002a, 2002b, 2005a; Bock & Johnson, 2004; Bock & Sellen, 2002). Under this premise, immature individuals will increasingly perform activities appropriate to their prospective adult productive and reproductive roles (Henry et al., 2005). Bock and Johnson (2004) show that children from the Okavango Delta peoples of Botswana spend significantly more time in play activities related to their gender-specific productive role during adulthood, suggesting that acquisition of proficiency in those tasks is a key factor in explaining differences in the time allocated by boys and girls to different play activities. Females and males invest in activities requiring complex skills in different ways as a consequence of their anisogamy-related sex roles (Bulmer & Parker, 2002), and also in carrying out complementary activities (Kaplan et al., 2001). Extractive foraging and child-rearing skills are developed by women, whereas persistence activities, such as hunting, are preferentially carried out by adult men (Gurven & Kaplan, 2006). Thus, hunter-gatherer children start training and learning their adult roles and competencies while playing to emulate adult activities or participating in adult activities as they grow older (Bock, 2002a, 2005b; Bock & Johnson, 2004; Boyette, 2013, 2016; Crittenden, 2016a; Gallois et al., 2015; Gaskins, 2000; Kamei, 2005; K. L. Kramer, 1998; Lew-Levy et al., 2017; Rogoff et al., 2003; Tucker & Young, 2005), without compromising their safety (Blurton Jones et al., 1989; Crittenden, 2016a). Furthermore, children in small-scale societies are not separated from adult daily routines, providing sufficient opportunities to observe and emulate adult activities (Gaskins & Paradise, 2010; Lew-Levy et al., 2017).

Our results may provide support for the hypothesis of the long learning process (Bogin, 1999a; Kaplan & Robson, 2002) needed for future sex-specific complex skills (Gurven & Kaplan, 2006) with a lower energetic cost than in older individuals (Gurven & Walker, 2006; Walker, et al., 2006b). The low energetic cost of children, in absolute terms, is derived from their small body size, but also from a lower investment in time, energy, and physical effort in productive and physical activities (K. L. Kramer, 1998, 2002, 2005; Kramer & Ellison, 2010; Kramer & Greaves, 2011; Malina & Little, 2008; Torun, 2005). However, the energetic cost of learning is also lower in children in relative terms because children can and do expend more time and energy in physical activities in comparison with adolescents since they are free of the burden of sexual maturation and accelerated body growth (Caldwell, 2016). Thus, the development of gathering and locomotion activities during the juvenile phases, especially during middle childhood, matches well with human growth and development cycles (Bogin, 2015), especially because body growth in *Homo sapiens* is delayed during this phase (Kaplan et al., 2000; Walker, et al., 2006a, 2006b).

Since most of the energetic cost of these activities depends on body size, individuals during middle childhood can be more efficient while acquiring sex-specific complex skills (Blurton Jones & Marlowe, 2002), enhancing developmental plasticity (Bogin, 1997, 1999a, 2003).

In summary, it is well established that the acquisition of energetic resources in humans depends not only on their body size but also on the cumulative knowledge of certain skills (Bock, 2002a, 2002b; Gurven & Kaplan, 2006; Gurven et al., 2006; Ohtsuka, 1989; Walker et al., 2002). Thus, reaching a larger body size early in human development does not necessarily imply being more productive (Walker et al., 2002), or at least not enough productivity to support the greater demands of a larger body size (Gurven & Walker, 2006; but see Froehle et al., 2019). Moreover, early rapid growth in the juvenile phases would be costly for other providers and, in contrast, retaining a small body could be an advantage under conditions of limited energy resources (Bogin, 1999a; Urlacher et al., 2019). This is consistent with the "ecological risk-aversion hypothesis" (Janson & van Schaik, 1993), whereby staying small reduces feeding competition and avoids starvation (Gurven & Walker, 2006). Notwithstanding all of the above, and contrary to other hypotheses (Barton, 1999; Charnov, 1993; Dunbar, 1998; O'Connell et al., 1999), it is not our intention to suggest that the delayed maturation of humans is a direct consequence of the required time to learn complex skills, as is stated by the Embodied Capital Theory (Kaplan et al., 2000, 2001). Here, we only highlight that the long and slow juvenile period, whatever its causes, enables subadults to practice, early and at a lower cost owing to their smaller size, daily tasks that enable them to acquire sex-specific skills they will need in the future.

Conclusions

Our outcomes do not show sex-dependent differences in terms of energy expenditure during gathering-related activities. Although boys and girls display differences in body size, these differences are not statistically significant in the study sample. Thus, according to the evidence presented here, the early sexual differentiation of activities, reported in many hunter-gatherer societies, cannot be explained by differences in the energetic cost of these activities among boys and girls of similar ages. The complexity of most of the activities carried out by adult hunter-gatherers requires a long learning period. Many of these activities, especially foraging activities, are different for men and women, and thus, boys and girls start training for them at an early age. Since body mass strongly influences the energetic cost of foraging activities, a slowed growth and development pattern may represent an advantage. Children are able to learn and practice the adult chores during a long period at a lower energetic cost while still being dependent on adults for their subsistence.

Acknowledgments The authors are sincerely grateful to all the volunteers who participated in this experimental study, headed by Dr. A. Mateos. The research was performed at the CENIEH LabBioEM, Bioenergy and Motion Analysis Laboratory. Data were obtained from the EVOBREATH database, managed by A. Mateos and J. Rodríguez. We also acknowledge the assistance provided during the experimental tests by Cristina Esteban, and the help by Olalla Prado and Marco Vidal. An anonymous editor from Elsevier's

Language Services improved the English of the original manuscript. We are grateful to June-el Piper for her suggestions to improve the text.

Authors' Contributions Conceptualization: Ana Mateos (PI), Jesús Rodríguez; Methodology: Ana Mateos, Jesús Rodríguez, Guillermo Zorrilla-Revilla; Investigation: Guillermo Zorrilla-Revilla; Formal Analysis: Guillermo Zorrilla-Revilla; Jesús Rodríguez; Writing-original draft: Guillermo Zorrilla-Revilla; Writing-review and editing: Ana Mateos, Jesús Rodríguez; Supervision: Ana Mateos, Jesús Rodríguez; Resources: Ana Mateos; Submission Project 1586 to the Ethical Committee: Ana Mateos.

Funding Guillermo Zorrilla-Revilla benefited from a predoctoral research grant from Junta de Castilla y León EDU/602/2016 funded by Social European Fund, Operative Program of Junta de Castilla y León, through the Consejería de Educación.

Data Availability Data that support the findings of this study are available on request from the corresponding author. The data are not publicly available due to privacy restrictions.

Declarations

Ethics Approval This experimental study has been approved by the Hospital Universitario de Burgos Ethical Committee (Burgos, Spain) (Ref. CEIC 1586), and complies with the 1964 Helsinki declaration and its later amendments or comparable ethical standards.

Consent to Participate Written informed consent was obtained from all legal guardians and parents.

Consent for publication Additional informed consent for publication and photographs was obtained from parents and/or legal guardians of all participants in the trials.

Conflicts of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

Abrahamyan, D. O., Gazarian, A., & Braillon, P. (2008). Estimation of stature and length of limb segments in children and adolescents from whole-body dual-energy X-ray absorptiometry scans. *Pediatric Radiology, 38*(3), 311–315. https://doi.org/10.1007/s00247-007-0720-x

Antón, S. C., & Snodgrass, J. J. (2012). Origins and evolution of genus *Homo*. *Current Anthropology, 53*(S6), S479–S496. https://doi.org/10.1086/667692

Barton, R. A. (1999). The evolutionary ecology of the primate brain. In P. C. Lee (Ed.), *Comparative primate socioecology* (pp. 167–194). Cambridge University Press.

Bermúdez de Castro, J. M., Martinón-Torres, M., Prado, L., Gómez-Robles, A., Rosell, J., López-Polín, L., et al. (2010). New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107*(26), 11739–11744. https://doi.org/10.1073/pnas.1006772107

Bermúdez de Castro, J. M., Ramírez Rozzi, F., Martinón-Torres, M., Sarmiento Perez, S., & Rosas, A. (2003). Patterns of dental development in Lower and Middle Pleistocene hominins from Atapuerca (Spain). In J. L. Thompson, G. E. Krovitz, & A. J. Nelson (Eds.), *Patterns of growth and development in the genus Homo* (pp. 246–270). Cambridge: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/cbo9780511542565.010

Bird, D. W. (1997). Delayed reciprocity and tolerated theft: The behavioral ecology of food-sharing strategies. *Current Anthropology, 38*(1), 49–78. https://doi.org/10.1086/204581

Bird, D. W., & Bliege Bird, R. (2002). Children on the reef: Slow learning or strategic foraging? *Human Nature, 13*(2), 269–297. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1010-9

Bird, D. W., & Bliege Bird, R. (2005). Mardu children's hunting strategies in the Western Desert, Australia. In B. S. Hewlett & M. Lamb (Eds.), *Hunter-gatherer childhoods: Evolutionary, developmental and cultural perspectives* (pp. 129–146). Aldine de Gruyter.

Bliege Bird, R. (1999). Cooperation and conflict: The behavioral ecology of the sexual division of labor. *Evolutionary Anthropology, 8*(2), 65–75. https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1999)8:2%3c65::AID-EVAN5%3e3.0.CO;2-3

Bliege Bird, R. (2007). Fishing and the sexual division of labor among the Meriam. *American Anthropologist, 109*(3), 442–451. https://doi.org/10.1525/aa.2007.109.3.442

Bliege Bird, R., & Bird, D. W. (2002). Constraints of knowing or constraints of growing? *Human Nature, 13*(2), 239–267. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1009-2

Bliege Bird, R., & Bird, D. W. (2008). Why women hunt. *Current Anthropology, 49*(4), 655–693. https://doi.org/10.1086/587700

Blurton Jones, N. (1984). A selfish origin for human food sharing: Tolerated theft. *Ethology and Sociobiology, 5*(1), 1–3. https://doi.org/10.1016/0162-3095(84)90030-X

Blurton Jones, N. (1986). Bushman birth spacing: A test for optimal interbirth intervals. *Ethology and Sociobiology, 7*(2), 91–105. https://doi.org/10.1016/0162-3095(86)90002-6

Blurton Jones, N. (1987a). Tolerated theft, suggestions about the ecology and evolution of sharing, hoarding and scrounging. *Social Science Information, 26*(1), 31–54. https://doi.org/10.1177/053901887026001002

Blurton Jones, N. (1987b). Bushman birth spacing: Direct tests of some simple predictions. *Ethology and Sociobiology, 8*(3), 183–203. https://doi.org/10.1016/0162-3095(87)90043-4

Blurton Jones, N., Hawkes, K., & O'Connell, J. F. (1989). Modelling and measuring costs of children in two foraging societies. In V. Standen & R. A. Foley (Eds.), *Comparative socioecology: The behavioural ecology of humans and other mammals* (pp. 367–390). Blackwell Scientific.

Blurton Jones, N., & Marlowe, F. (2002). Selection for delayed maturity. *Human Nature, 13*(2), 199–238. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1008-3

Blurton Jones, N., & Sibly, R. M. (1978). Testing adaptiveness of culturally determined behaviour: do Bushman women maximize their reproductive success by spacing births widely and foraging seldom? In V. Reynolds & N. G. Blurton Jones (Eds.), *Human behavior and adaptation.* (pp. 135–157). Symposia for the Study of Human Biology, Vol. 18. Wiley. https://www.popline.org/node/447419

Bock, J. (2002a). Learning, life history, and productivity: Children's lives in the Okavango Delta, Botswana. *Human Nature*, *13*(2), 161–197. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1007-4

Bock, J. (2002b). Evolutionary demography and intrahousehold time allocation: School attendance and child labor among the Okavango Delta peoples of Botswana. *American Journal of Human Biology, 14*(2), 206–221. https://doi.org/10.1002/ajhb.10040

Bock, J. (2005a). What makes a competent adult forager? In B. S. Hewlett & M. E. Lamb (Eds.), *Hunter-gatherer childhoods: Evolutionary, developmental, and cultural perspectives* (pp. 109–128). Routledge.

Bock, J. (2005b). Farming, foraging, and children's play in the Okavango Delta, Botswana. In A. D. Pellegrini & P. K. Smith (Eds.), *The nature of play: Great apes and humans* (pp. 254–281). Guilford.

Bock, J., & Johnson, S. E. (2004). Subsistence ecology and play among the Okavango Delta peoples of Botswana. *Human Nature, 15*(1), 63–81. https://doi.org/10.1007/s12110-004-1004-x

Bock, J., & Sellen, D. W. (2002). Childhood and the evolution of the human life course: An introduction. *Human Nature, 13*(2), 153–159. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1006-5

Bogin, B. (1994). Adolescence in evolutionary perspective. *Acta Paediatrica, 83*(s406), 29–35. https://doi.org/10.1111/j.1651-2227.1994.tb13418.x

Bogin, B. (1997). Evolutionary hypotheses for human childhood. *Journal of Physical Anthropology, 140*(s25), 63–89. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1997)25+%3c63::AID-AJPA3%3e3.0.CO;2-8

Bogin, B. (1999a). *Patterns of human growth.* Cambridge University Press.

Bogin, B. (1999b). Evolutionary perspective on human growth. *Annual Review of Anthropology, 28*(1), 109–153. https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.28.1.109

Bogin, B. (2003). The human pattern of growth and development in paleontological perspective. In J. L. Thompson, G. E. Krovitz, & A. J. Nelson (Eds.), *Patterns of growth and development in the genus* Homo (pp. 15–44). Cambridge: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511542565.002

Bogin, B. (2009). Childhood, adolescence, and longevity: A multilevel model of the evolution of reserve capacity in human life history. *American Journal of Human Biology, 21*(4), 567–577. https://doi.org/10.1002/ajhb.20895

Bogin, B. (2010). Evolution of human growth. In M. P. Muehlenbein (Ed.), *Human evolutionary biology* (pp. 379–395). Cambridge: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511781193.028

Bogin, B. (2011). Puberty and adolescence: An evolutionary perspective. In B. Brown Bradford & Mitchell J. Prinstein (Eds.), *Encyclopedia of adolescence* (Vol. 1, pp. 275–286). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373951-3.00033-8

Bogin, B. (2015). Human growth and development. In M. P. Muehlenbein (Ed.), *Basics in human evolution* (pp. 285–293). London: Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802652-6.00020-7

Bogin, B., & Smith, B. H. (2012). Evolution of the human life cycle. In S. Stinson, B. Bogin, & D. H. O'Rourke (Eds.), *Human biology* (pp. 513–586). Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1002/9781118108062.ch11

Boyette, A. H. (2013). *Social learning during middle childhood among Aka foragers and Ngandu farmers of the Central African Republic*. PhD dissertation. Retrieved from http://hdl.handle.net/2376/4768

Boyette, A. H. (2016). Children's play and culture learning in an egalitarian foraging society. *Child Development, 87*(3), 759–769. https://doi.org/10.1111/cdev.12496

Brooks, A. G., Gunn, S. M., Withers, R. T., Gore, C. J., & Plummer, J. L. (2005). Predicting walking METs and energy expenditure from speed or accelerometry. *Medicine & Science in Sports & Exercise, 37*(7), 1216–1223. https://doi.org/10.1249/01.mss.0000170074.19649.0e

Brown, J. K. (1970). A note on the division of labor by sex. *American Anthropologist, 72*(5), 1073–1078. https://doi.org/10.1525/aa.1970.72.5.02a00070

Bulmer, M. G., & Parker, G. A. (2002). The evolution of anisogamy: A game-theoretic approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 269*(1507), 2381–2388. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2161

Caldwell, A. E. (2016). *Human physical fitness and activity*. Cham: Springer International. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30409-0

Charnov, E. L. (1993). *Life history invariants*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford Univ.

Codding, B. F., Bliege Bird, R., & 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: Biological Sciences, 278*(1717), 2502–2509. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2403

Crittenden, A. N. (2016a). Children's foraging and play among the Hadza. In C. Meehan & A. N. Crittenden (Eds.), *Origins and implications of the evolution of childhood* (pp. 155–172). School of Advanced Research (SAR) Series, University of New Mexico Press.

Crittenden, A. N. (2016b). To share or not to share? Social processes of learning to share food among Hadza hunter-gatherer children. In *Social learning and innovation in contemporary hunter-gatherers* (pp. 61–70). Springer. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55997-9_5

Crittenden, A. N., Conklin-Brittain, N. L., Zes, D. A., Schoeninger, M. J., & Marlowe, F. W. (2013). Juvenile foraging among the Hadza: Implications for human life history. *Evolution and Human Behavior, 34*(4), 299–304. https://doi.org/10.1016/J.EVOLHUMBEHAV.2013.04.004

Cromer, J. A., Schembri, A. J., Harel, B. T., & Maruff, P. (2015). The nature and rate of cognitive maturation from late childhood to adulthood. *Frontiers in Psychology, 6*, 1–12. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00704

de V. Weir, J. B. (1949). New methods for calculating metabolic rate with special reference to protein metabolism. *The Journal of Physiology, 109*(1–2), 1–9. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1949.sp004363

Dean, C., 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

Dunbar, R. I. M. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology, 6*(5), 178–190. https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:5%3c178::AID-EVAN5%3e3.0.CO;2-8

FAO/WHO/UNU. (2004). Human energy requirements. Report of a Joint FAO/WHO/UNU Expert Consultation: Rome, 17–24 October 2001. FAO Food and Nutrition Technical Report Series, 103. Available at http://www.fao.org/3/y5686e/y5686e.pdf

FAO/WHO/UNU. (2006). WHO child growth standards: length/height-for-age, weight-for-age, weight-for-length, weight-for-height and body mass index-for-age: methods and development. Available at https://www.who.int/publications/i/item/924154693X

Feldesman, M. R. (1992). Femur/stature ratio and estimates of stature in children. *American Journal of Physical Anthropology, 87*(4), 447–459. https://doi.org/10.1002/ajpa.1330870406

Froehle, A. W., Nahhas, R. W., Sherwood, R. J., & Duren, D. L. (2013a). Age-related changes in spatio-temporal characteristics of gait accompany ongoing lower limb linear growth in late childhood and early adolescence. *Gait and Posture, 38*(1), 14–19. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2012.10.005

Froehle, A. W., Yokley, T. R., & Churchill, S. E. (2013b). Energetics and the origin of modern humans. In F. Smith & J. Ahern (Eds.), *The origins of modern humans* (2nd ed., pp. 285–320). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1002/9781118659991.ch8

Froehle, A. W., Wells, G. K., Pollom, T. R., Mabulla, A. Z. P., Lew-Levy, S., & Crittenden, A. N. (2019). Physical activity and time budgets of Hadza forager children: Implications for self-provisioning and the ontogeny of the sexual division of labor. *American Journal of Human Biology, 31*(1), e23209. https://doi.org/10.1002/ajhb.23209

Gallois, S., & Duda, R. (2016). Beyond productivity: The socio-cultural role of fishing among the Baka of southeastern Cameroon (Au de là productivité: Rôle socioculturel de la pêche chez les Baka du Sud-Est du Cameroun). *Revue d'Ethnoécologie*. https://doi.org/10.4000/ethnoecologie.2818

Gallois, S., Duda, R., Hewlett, B., & Reyes-García, V. (2015). Children's daily activities and knowledge acquisition: A case study among the Baka from southeastern Cameroon. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine, 11*(1), 86. https://doi.org/10.1186/s13002-015-0072-9

Garfield, Z. H., Garfield, M. J., & Hewlett, B. S. (2016). A cross-cultural analysis of hunter-gatherer social learning. In H. Terashima & B. S. Hewlett (Eds.), *Social learning and innovation in contemporary hunter-gatherers* (pp. 19–34). Tokyo: Springer. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55997-9_2

Gaskins, S. (2000). Children's daily activities in a Mayan village: A culturally grounded description. *Cross-Cultural Research, 34*(4), 375–389. https://doi.org/10.1177/106939710003400405

Gaskins, S., & Paradise, R. (2010). Learning through observation in daily life. In D. F. Lancy, J. C. Bock, & S. Gaskins (Eds.), *The anthropology of learning in childhood* (pp. 85–117). Rowan & Littlefield.

Gluckman, P. D., & Hanson, M. A. (2006a). Evolution, development and timing of puberty. *Trends in Endocrinology & Metabolism, 17*(1), 7–12. https://doi.org/10.1016/j.tem.2005.11.006

Gluckman, P. D., & Hanson, M. A. (2006b). Changing times: The evolution of puberty. *Molecular and Cellular Endocrinology, 254–255*, 26–31. https://doi.org/10.1016/j.mce.2006.04.005

Goodman, M. J., Griffin, P. B., Estioko-Griffin, A. A., & Grove, J. S. (1985). The compatibility of hunting and mothering among the Agta hunter-gatherers of the Philippines. *Sex Roles, 12*(11–12), 1199–1209. https://doi.org/10.1007/BF00287829

Gosso, Y., Otta, E., Leite Ribeiro, F. J., & Bussab, V. S. (2005). Play in hunter-gatherer society. In A. D. Pellegrini & P. K. Smith (Eds.), *The nature of play: Great apes and humans* (pp. 213–253). Guilford Press.

Gray, P. (2009). Play as a foundation for hunter-gatherer social existence. *American Journal of Play, 1*(4), 476–522.

Gurven, M., & Hill, K. (2009). Why do men hunt? A reevaluation of "Man the Hunter" and the sexual division of labor. *Current Anthropology, 50*(1), 51–74. https://doi.org/10.1086/595620

Gurven, M., & Kaplan, H. (2006). Determinants of time allocation across the lifespan: A theoretical model and an application to the Machiguenga and Piro of Peru. *Human Nature, 17*(1), 1–49. https://doi.org/10.1007/s12110-006-1019-6

Gurven, M., Kaplan, H., & Gutierrez, M. (2006). How long does it take to become a proficient hunter? Implications for the evolution of extended development and long life span. *Journal of Human Evolution, 51*(5), 454–470. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.05.003

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

Hagino, I. (2015). *Ecology of Baka hunter-gatherers' children in southeast Cameroon. Nutritional status, physical activities, and daily behaviors*. Doctoral dissertation, Hokkaido University, Sapporo, Japan. Retrieved from http://hdl.handle.net/2115/60893

Hagino, I., & Yamauchi, T. (2014). Daily physical activity and time-space using of Pygmy hunter-gatherers' children in southeast Cameroon. In *Dynamics of learning in Neanderthals and modern humans* (Vol. 2, pp. 91–97). Tokyo: Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-54553-8_10

Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist, 97*(896), 354–356. https://doi.org/10.1086/497114

Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica, 4*(1), 9.

Hawkes, K. (1990). Why do men hunt? Benefits for risky choices. In E. Cashdan (Ed.), *Risk and uncertainty in tribal and peasant economies* (pp. 145–166). Westview Press.

Hawkes, K., O'Connell, J. F., & Blurton Jones, N. (1995). Hadza children's foraging: Juvenile dependency, social arrangements, and mobility among hunter-gatherers. *Current Anthropology, 36*(4), 688–700. https://doi.org/10.1086/204420

Henry, P. I., Morelli, G. A., & Tronick, E. Z. (2005). Child caretakers among Efe foragers of the Ituri forest. In B. S. Hewlett & M. E. Lamb (Eds.), *Hunter-gatherer childhoods: Evolutionary, developmental and cultural perspectives* (pp. 191–213). Aldine Transaction.

Hewlett, B. S. (2016). Social learning and innovation in hunter-gatherers. In B. S. Hewlett (Ed.), *Social learning and innovation in contemporary hunter-gatherers* (pp. 1–15). Tokyo: Springer. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55997-9_1

Hill, K., & Hurtado, A. M. (2017). *Ache life history: The ecology and demography of a foraging people*. Routledge.

Hochberg, Z. (2010). Evo-devo of child growth III: Premature juvenility as an evolutionary trade-off. *Hormone Research in Paediatrics, 73*(6), 430–437. https://doi.org/10.1159/000282109

Hochberg, Z. (2011). *Evo-devo of child growth: Treatise on child growth and human evolution*. John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1002/9781118156155

Humphrey, L. T. (1998). Growth patterns in the modern human skeleton. *American Journal of Physical Anthropology, 105*(1), 57–72. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199801)105:1%3c57::AID-AJPA6%3e3.0.CO;2-A

Hurtado, A. M., Hill, K., Hurtado, I., & Kaplan, H. (1992). Trade-offs between female food acquisition and child care among Hiwi and Ache foragers. *Human Nature, 3*(3), 185–216. https://doi.org/10.1007/BF02692239

Janson, C. H., & van Schaik, C. P. (1993). Ecological risk aversion in juvenile primates: Slow and steady wins the race. In M. E. Pereira & L. A. Fairbanks (Eds.), *Juvenile primates: Life history, development, and behavior* (pp. 57–74). Oxford University Press.

Kamei, N. (2005). Play among Baka children in Cameroon. In B. S. Hewlett & M. E. Lamb (Eds.), *Hunter-gatherer childhoods: Evolutionary, developmental and cultural perspectives* (pp. 343–362). Aldine Transaction.

Kaplan, H., & Gangestad, S. W. (2005). Life history theory and evolutionary psychology. In D. M. Buss (Ed.), *The handbook of evolutionary psychology* (pp. 68–95). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1002/9780470939376.ch2

Kaplan, H., Hill, K., Cadeliña, R. V., Hayden, B., Hyndman, D. C., Preston, R. J., et al. (1985). Food sharing among Ache foragers: Tests of explanatory hypotheses [and comments and reply]. *Current Anthropology, 26*(2), 223–246. https://doi.org/10.1086/203251

Kaplan, H., Hill, K., Hurtado, A. M., & Lancaster, J. (2001). The embodied capital theory of human evolution. In P. T. Ellison (Ed.), *Reproductive ecology and human evolution* (pp. 293–317). Aldine Transaction.

Kaplan, H., Hill, K., Lancaster, J., & Hurtado, A. M. (2000). A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology, 9*(4), 156–185. https://doi.org/10.1002/1520-6505(2000)9:4%3c156::AID-EVAN5%3e3.0.CO;2-7

Kaplan, H., & Robson, A. J. (2002). The emergence of humans: The coevolution of intelligence and longevity with intergenerational transfers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 99*(15), 10221–10226. https://doi.org/10.1073/pnas.152502899

Kaplan, H., Schniter, E., Smith, V. L., & Wilson, B. J. (2018). Experimental tests of the tolerated theft and risk-reduction theories of resource exchange. *Nature Human Behaviour, 2*(6), 383–388. https://doi.org/10.1038/s41562-018-0356-x

Keith, K. (2006). Childhood learning and the distribution of knowledge in foraging societies. *Archeological Papers of the American Anthropological Association, 15*(1), 27–40. https://doi.org/10.1525/ap3a.2006.15.27

Kleiber, M. (1947). Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews, 27*(4), 511–541. https://doi.org/10.1152/physrev.1947.27.4.511

Kotler, J., & Haig, D. (2018). The tempo of human childhood: A maternal foot on the accelerator, a paternal foot on the brake. *Evolutionary Anthropology, 27*(2), 80–91. https://doi.org/10.1002/evan.21579

Kramer, K. L. (1998). *Variation in children's work among modern Maya subsistence agriculturalists (Mexico)*. PhD dissertation, University of New Mexico.

Kramer, K. L. (2002). Variation in juvenile dependence: Helping behavior among Maya children. *Human Nature, 13*(2), 299–325. https://doi.org/10.1007/s12110-002-1011-8

Kramer, K. L. (2005). Children's help and the pace of reproduction: Cooperative breeding in humans. *Evolutionary Anthropology, 14*(6), 224–237. https://doi.org/10.1002/evan.20082

Kramer, K. L. (2018). The cooperative economy of food: Implications for human life history and physiology. *Physiology and Behavior, 193*, 196–204. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2018.03.029

Kramer, K. L., & Ellison, P. T. (2010). Pooled energy budgets: Resituating human energy-allocation trade-offs. *Evolutionary Anthropology, 19*(4), 136–147. https://doi.org/10.1002/evan.20265

Kramer, K. L., & Greaves, R. D. (2011). Juvenile subsistence effort, activity levels, and growth patterns: Middle childhood among Pumé foragers. *Human Nature, 22*(3), 303–326. https://doi.org/10.1007/s12110-011-9122-8

Kramer, P. A. (1998). The costs of human locomotion: Maternal investment in child transport. *American Journal of Physical Anthropology, 107*(1), 71–85. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199809)107:1%3c71::AID-AJPA6%3e3.0.CO;2-G

Kramer, P. A., & Sarton-Miller, I. (2008). The energetics of human walking: Is Froude number (Fr) useful for metabolic comparisons? *Gait & Posture, 27*(2), 209–215. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2007.03.009

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

Lancaster, J. B., & Kaplan, H. (2009). The endocrinology of the human adaptive complex. In P. T. Ellison & P. B. Gray (Eds.), *The endocrinology of social relationships* (pp. 95–119). Cambridge.

Lancaster, J. B., Kaplan, H., Hill, K., & Hurtado, A. M. (2000). The evolution of life history, intelligence and diet among chimpanzees and human foragers. In F. Tonneau & N. S. Thompson (Eds.), *Perspectives in ethology* (pp. 47–72). Springer.

Lancy, D. F. (2018). Becoming workers. In D. F. Lancy (Ed.), *Anthropological perspectives on children as helpers, workers, artisans, and laborers* (pp. 85–129). New York: Palgrave Macmillan. https://doi.org/10.1057/978-1-137-53351-7_4

Lapunzina, P., & Aiello, H. (2002). *Manual de antropometría normal y patológica: Fetal, neonatal, niños y adultos*. Elsevier España.

Lee, R. B. (1979). *The !Kung San: Men, women and work in a foraging society*. Cambridge University Press.

Leigh, S. R. (1996). Evolution of human growth spurts. *American Journal of Physical Anthropology, 101*(4), 455–474. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199612)101:4%3c455::AID-AJPA2%3e3.0.CO;2-V

Leigh, S. R. (2001). Evolution of human growth. *Evolutionary Anthropology, 10*(6), 223–236. https://doi.org/10.1002/evan.20002

Lew-Levy, S., Lavi, N., Reckin, R., Cristóbal-Azkarate, J., & Ellis-Davies, K. (2017). How do hunter-gatherer children learn subsistence skills? A Meta-Ethnographic Review. *Human Nature, 28*(4), 367–394. https://doi.org/10.1007/s12110-017-9302-2

Lew-Levy, S., Lavi, N., Reckin, R., Cristóbal-Azkarate, J., & Ellis-Davies, K. (2018). How do hunter-gatherer children learn social and gender norms? A Meta-Ethnographic Review. *Cross-Cultural Research, 52*(2), 213–255. https://doi.org/10.1177/1069397117723552

Mace, R. (2000). Evolutionary ecology of human life history. *Animal Behaviour, 59*(1), 1–10. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1287

Malina, R. M., Bouchard, C., & Bar-Or, O. (2004). *Growth, maturation, and physical activity,* 2nd ed. Human Kinetics.

Malina, R. M., & Little, B. B. (2008). Physical activity: The present in the context of the past. *American Journal of Human Biology, 20*(4), 373–391. https://doi.org/10.1002/ajhb.20772

Marlowe, F. (2005). Hunter-gatherers and human evolution. *Evolutionary Anthropology, 14*(2), 54–67. https://doi.org/10.1002/evan.20046

Marlowe, F. (2010). *The Hadza: Hunter-gatherers of Tanzania*. University of California Press.

Maté Jiménez, C. (1995). *Curso general sobre STATGRAPHICS : Procedimientos, métodos estadísticos, aplicaciones, ejercicios resueltos*. Universidad Pontificia Comillas.

Mateos, A., Prado-Nóvoa, O., Vidal-Cordasco, M., Zorrilla-Revilla, G., & Rodríguez, J. (2016). EVO-BREATH. A new database for Evolutionary Bioenergetics Research on Paleoanthropology. Poster presented at the 6 Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution, Alcalá de Henares, Madrid, Spain.

Moerman, M. (1982). Growth of the birth canal in adolescent girls. *American Journal of Obstetrics and Gynecology, 143*(5), 528–532. https://doi.org/10.1016/0002-9378(82)90542-7

Montgomery, H. (2010). Learning gender roles. In David F. Lancy, J. C. Bock, & S. Gaskins (Eds.), *The anthropology of learning in childhood* (pp. 287–305). AltaMira Press.

Nakahashi, W., & Feldman, M. W. (2014). Evolution of division of labor: Emergence of different activities among group members. *Journal of Theoretical Biology, 348*, 65–79. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.01.027

Noss, A. J., & Hewlett, B. S. (2001). The contexts of female hunting in Central Africa. *American Anthropologist, 103*(4), 1024–1040. https://doi.org/10.1525/aa.2001.103.4.1024

O'Connell, J. F., Hawkes, K., & Blurton Jones, N. (1999). Grandmothering and the evolution of *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution, 36*(5), 461–485. https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0285

Ohtsuka, R. (1989). Hunting activity and aging among the Gidra Papuans: A biobehavioral analysis. *American Journal of Physical Anthropology, 80*(1), 31–39. https://doi.org/10.1002/ajpa.1330800105

Passmore, R., & Durnin, J. V. G. A. (1955). Human energy expenditure. *Physiological Reviews, 35*(4), 801–840. https://doi.org/10.1152/physrev.1955.35.4.801

Pontzer, H., Durazo-Arvizu, R., Dugas, L. R., Plange-Rhule, J., Bovet, P., Forrester, T. E., et al. (2016). Constrained total energy expenditure and metabolic adaptation to physical activity in adult humans. *Current Biology, 26*(3), 410–417. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.046

Pontzer, H., Raichlen, D. A., Wood, B. M., Mabulla, A. Z. P., Racette, S. B., & Marlowe, F. (2012). Hunter-gatherer energetics and human obesity. *PLoS ONE, 7*(7), e40503. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040503

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. https://doi.org/10.1002/ajhb.23352

Roche, A. F. (1992). *Growth, maturation, and body composition: The Fels Longitudinal Study, 1929–1991*. Cambridge University Press.

Rogoff, B., Paradise, R., Arauz, R. M., Correa-Chávez, M., & Angelillo, C. (2003). Firsthand learning through intent participation. *Annual Review of Psychology, 54*, 175–203. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.54.101601.145118

Ruff, C. (2000a). Body size, body shape, and long bone strength in modern humans. *Journal of Human Evolution, 38*(2), 269–290. https://doi.org/10.1006/jhev.1999.0322

Ruff, C. (2000b). Body mass prediction from skeletal frame size in elite athletes. *American Journal of Physical Anthropology, 113*(4), 507–517. https://doi.org/10.1002/1096-8644(200012)113:4%3c507::AID-AJPA5%3e3.0.CO;2-F

Ruff, C. (2007). Body size prediction from juvenile skeletal remains. *American Journal of Physical Anthropology, 133*(1), 698–716. https://doi.org/10.1002/ajpa.20568

Ruff, C., Niskanen, M., Junno, J. A., & Jamison, P. (2005). Body mass prediction from stature and bi-iliac breadth in two high latitude populations, with application to earlier higher latitude humans. *Journal of Human Evolution, 48*(4), 381–392. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.11.009

Salali, G. D., Chaudhary, N., Bouer, J., Thompson, J., Vinicius, L., & Migliano, A. B. (2019). Development of social learning and play in BaYaka hunter-gatherers of Congo. *Scientific Reports, 9*(1), 11080. https://doi.org/10.1038/s41598-019-47515-8

Schwartz, G. T. (2012). Growth, development, and life history throughout the evolution of *Homo*. *Current Anthropology, 53*(S6), S395–S408. https://doi.org/10.1086/667591

Sharma, K., Gupta, P., & Shandilya, S. (2016). Age-related changes in pelvis size among adolescent and adult females with reference to parturition from Naraingarh, Haryana (India). *Homo, 67*(4), 273–293. https://doi.org/10.1016/J.JCHB.2016.04.002

Smith, S. L., & Buschang, P. H. (2005). Longitudinal models of long bone growth during adolescence. *American Journal of Human Biology, 17*(6), 731–745. https://doi.org/10.1002/ajhb.20441

Stang, J., & Story, M. (2005). Adolescent growth and development. In J. Stang & M. Story (Eds.), *Guidelines for adolescent nutrition services* (Vol. 1, pp. 1–7). Center for Leadership, Education and Training in Maternal and Child Nutrition, University of Minnesota.

Steudel-Numbers, K. (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%3c345::AID-AJPA9%3e3.0.CO;2-X

Steudel-Numbers, K. (2005). Locomotor energetics and hominid evolution. *Evolutionary Anthropology, 3*(2), 42–48. https://doi.org/10.1002/evan.1360030205

Steudel-Numbers, K., & 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

Tanner, J. M. (1978). *Physical growth from conception to maturity*. London: Open Books.

Tardieu, C. (1998). Short adolescence in early hominids: Infantile and adolescent growth of the human femur. *American Journal of Physical Anthropology, 107*(2), 163–178. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199810)107:2%3c163::AID-AJPA3%3e3.0.CO;2-W

Torun, B. (2005). Energy requirements of children and adolescents. *Public Health Nutrition, 8*(7a), 968–993. https://doi.org/10.1079/PHN2005791

Trivers, R. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology, 46*(1), 35–57. https://doi.org/10.1086/406755

Tucker, B., & Young, A. G. (2005). Growing up Mikea. In B. S. Hewlett & M. E. Lamb (Eds.), *Hunter-gatherer childhoods: Evolutionary, developmental and cultural perspectives* (pp. 147–171). Aldine Transaction.

Urlacher, S. S., Snodgrass, J. J., Dugas, L. R., Sugiyama, L. S., Liebert, M. A., Joyce, C. J., & Pontzer, H. (2019). Constraint and trade-offs regulate energy expenditure during childhood. *Science Advances*, *5*(12), eaax1065. https://doi.org/10.1126/sciadv.aax1065

Verbruggen, S. W., & Nowlan, N. C. (2017). Ontogeny of the human pelvis. *The Anatomical Record, 300*(4), 643–652. https://doi.org/10.1002/ar.23541

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. https://doi.org/10.1002/ajpa.23301

Walker, R., Gurven, M., Hill, K., Migliano, A., Chagnon, N., De Souza, R., et al. (2006a). Growth rates and life histories in twenty-two small-scale societies. *American Journal of Human Biology, 18*(3), 295–311. https://doi.org/10.1002/ajhb.20510

Walker, R., Hill, K., Burger, O., & Hurtado, A. M. (2006b). Life in the slow lane revisited: Ontogenetic separation between Chimpanzees and humans. *American Journal of Physical Anthropology, 129*(4), 577–583. https://doi.org/10.1002/ajpa.20306

Walker, R., Hill, K., Kaplan, H., & McMillan, G. (2002). Age-dependency in hunting ability among the Ache of eastern Paraguay. *Journal of Human Evolution, 42*(6), 639–657. https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0541

Wall-Scheffler, C. M. (2012). Size and shape: Morphology's impact on human speed and mobility. *Journal of Anthropology, 2012*, 1–9. https://doi.org/10.1155/2012/340493

Wall-Scheffler, C. M., Geiger, K., & Steudel, K. (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

Watts, E. S., & Gavan, J. A. (1982). Postnatal growth of nonhuman primates: The problem of the adolescent spurt. *Human Biology, 54*(1), 53.

White, C. R., & Seymour, R. S. (2003). Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass$^{2/3}$. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 100*(7), 4046–4049. https://doi.org/10.1073/pnas.0436428100

Zihlman, A., Bolter, D., & Boesch, C. (2007). Skeletal and dental growth and development in chimpanzees of the Taï National Park, *Côte d'Ivoire. Journal of Zoology, 273*(1), 63–73. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00301.x

Guillermo Zorrilla-Revilla completed an undergraduate degree and a MA degree at University of Burgos (Spain), specializing in Humanities and Human Evolution. Currently, he holds a PhD fellowship in the National Research Centre on Human Evolution (CENIEH) focusing on bioenergetics of children and adolescents.

Jesús Rodríguez has a PhD in Biology and is currently a Researcher and Curator of Vertebrate Palaeontological Collections at CENIEH (Spain). He is a senior researcher specialist in the palaeoecology of the Pleistocene mammals of Europe, with a special interest in human palaeoecology. He has published several papers on different aspects of the palaeoecology of early Palaeolithic hunter-gatherers.

Ana Mateos has a PhD in Prehistoric Archaeology and MA in Primatology. She is a senior head researcher of the Palaeophysiology and Human Ecology Group at National Research Centre on Human Evolution (CENIEH, Spain). Her current lines of research cover human experimental bioenergetics, human palaeoecology of Pleistocene hominins, and optimisation energetic models on reproduction and foraging in early Palaeolithic hunter-gatherers.

Unión Europea
Fondo Social Europeo

Junta de Castilla y León

UNIVERSIDAD DE BURGOS

CENIEH
Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana