

BAÚL DE LA CIENCIA

La importancia del tamaño en Biología: implicaciones del cambio de tamaño en el linaje humano.

Laura Rodríguez García^{1,2}

¹Dpto. de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Área de Antropología Física, Universidad de León, Campus de Vegazana s/n, 24071, León

²Laboratorio de Evolución Humana. Universidad de Burgos

lrodg@unileon.es

Resumen

El tamaño corporal es un rasgo biológico crucial que revela la estrategia adaptativa de una especie. Afecta tanto a los procesos fisiológicos (metabolismo, termorregulación, reproducción, etc....) como a las relaciones ecológicas (depredador/presa, tamaño de nicho ecológico, etc....). Su estimación es vital, especialmente en fósiles, para inferir parámetros como la densidad poblacional, la madurez sexual y la inversión parental, siendo el principal modulador del gasto energético total. Si tenemos en cuenta además la relación entre tamaño corporal y el tamaño cerebral, podemos conocer el grado de encefalización de la especie en estudio.

Un ejemplo en el registro fósil humano muestra que los neandertales y los homínidos de la Sima de los Huesos eran más pesados y bajos que los primeros humanos modernos, lo que implica un mayor requerimiento energético en ellos. Esta característica pudo dar a los humanos modernos una ventaja evolutiva clave frente a los neandertales en entornos con escasez de recursos debido a la Última Gran Glaciación.

El uso de estas variables, tamaño corporal, tamaño encefálico, metabolismo y gasto energético, permite acercarnos al estudio de la biología de una especie fósil e hipotetizar como eran y cuanta energía podían llegar a necesitar en su vida diaria.

Palabras clave

Cerebro, Crecimiento, Energía, Patrón de Historia Biológica, Tamaño.

El tamaño corporal de un ser vivo es, indiscutiblemente, el rasgo biológico más revelador para conocer la ecología de la especie. Actúa como una declaración de la estrategia adaptativa, codificando la respuesta evolutiva a las presiones de su entorno (Jungers, 1990; Pélabon *et al.*, 2014), está íntimamente ligado al comportamiento en el mundo que la rodea, afecta directamente a los procesos

fisiológicos internos, como la gestión del calor y el ritmo metabólico (McNab, 1990) y determina las relaciones ecológicas con otras especies, ya sea como depredador o como presa (Eisenberg, 1990; Calder, 1996). Por todo ello, el tamaño y cómo calcularlo tiene una gran importancia cuando se busca interpretar otros parámetros biológicos o factores vitales de una especie, sobre todo cuando no hay manera de calcularlo de manera directa, como es el caso de los fósiles.

El tamaño corporal permite inferir la densidad de población que un hábitat puede sostener (Damuth, 1981), la edad de la madurez, el tamaño de la camada (Charnov y Berrigan, 1993), el espacio entre nacimientos y la inversión en cuidados parentales (Harvey y Clutton-Brock, 1985), entre otros muchos parámetros biológicos, todos ellos relacionados con el gasto energético de una especie. Por ejemplo, es de sobra conocido que los ratones tienen un metabolismo más acelerado, poca longevidad, poco tiempo entre camadas, una estrategia de reproducción de la r, mientras que los elefantes, en el otro extremo, gozan de mucha longevidad, tienen mucho tiempo entre camadas y una estrategia de reproducción de la K (**Fig. 1**). Por tanto, el tamaño corporal es el principal modulador del gasto energético total de un organismo (Leutenegger y Kelly, 1977; White y Seymour, 2003; Prado-Novoa *et al.*, 2023).

Cerebro grande, gran cerebro

En animales en general, el tamaño del cuerpo está fuertemente relacionado con el tamaño cerebral, tanto que, si sabemos el peso del individuo (en casi cualquier especie) podemos saber su tamaño cerebral ya que sigue una relación común (Martin, 1990, Ruff *et al.*, 1997); A esta relación se denomina encefalización (**Fig. 2**). Por regla general esta encefalización tiene un valor de 1 o cercano a 1, con lo que podemos decir que grandes animales requieren cerebros grandes.

Pero, en toda regla existe una excepción (o excepciones) y en este caso la excepción son los cetáceos y los primates. Esta excepción implica que, en estos dos grupos, el tamaño cerebral es mucho mayor al esperado en relación al tamaño corporal (**Fig. 2**). En este sentido el salto cualitativo dentro de los primates lo dan los homíninos, sobre todo a partir de hace casi medio millón de años. En nuestra especie y dependiendo del cálculo que se realice, los humanos tenemos un índice de encefalización de alrededor de 4, lo que implica que tenemos el cerebro 4 veces más grande que un mamífero de nuestro tamaño (Foley *et al.*, 1997). Por otro lado, el cerebro humano tiene un gran coste energético, casi el 20 % de gasto energético diario, cuando el peso del cerebro es únicamente un 2 % del peso corporal (Raichlen y Gusnard, 2002). Así pues, éste es un factor también importante a la hora de determinar una estrategia ecológica que pueda soportarlo. Tenemos un cerebro grande, pero sobre todo un gran cerebro.

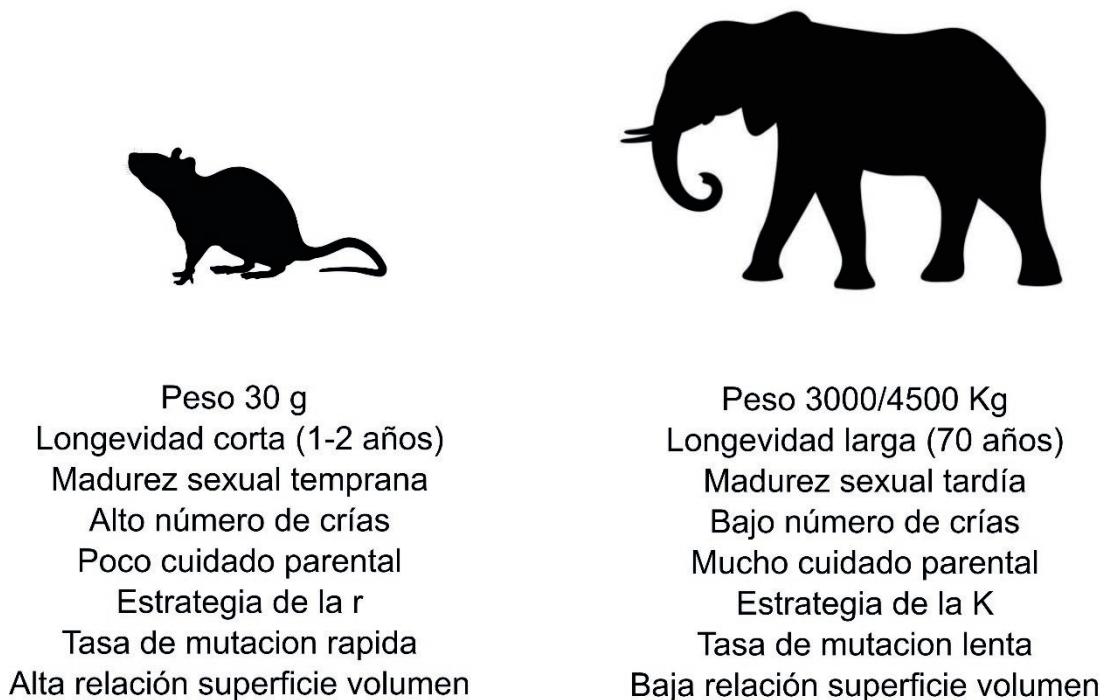


Figura 1. Ejemplo de estrategias ecológicas diferenciales más importantes entre especies de muy distinto tamaño. Elaboración propia.

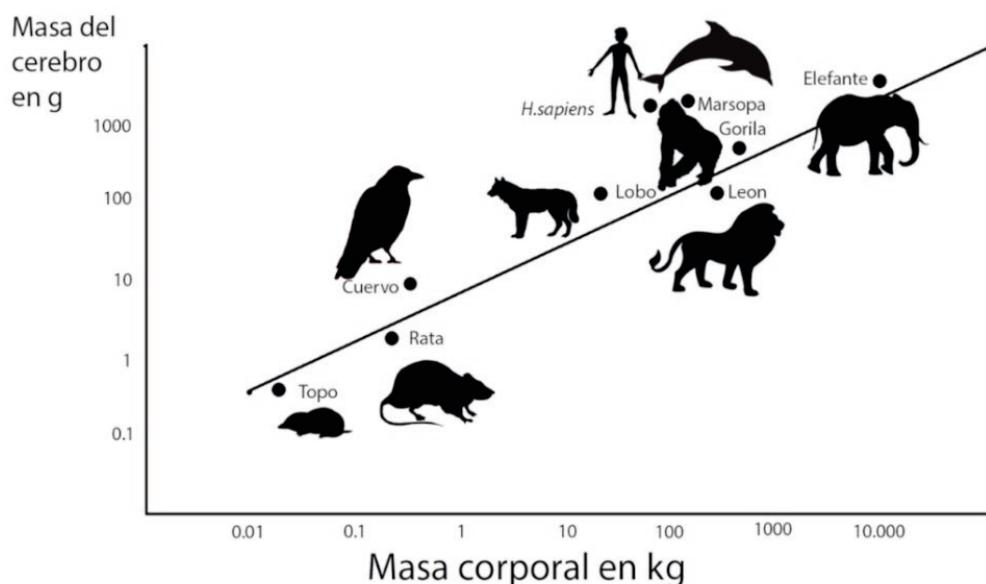


Figura 2. Relación entre el peso corporal y el peso del cerebro. $EBS = 0.60 \cdot \log_{10}BM + 2.68$ ($r=0.97$). Siendo EBS el tamaño del cerebro, BM la masa corporal en Kilos. Fórmula de Martin (1990).

El dilema evolutivo: Crecer o desaparecer

El análisis del tamaño de un linaje a lo largo del tiempo geológico sugiere la existencia de una fascinante, aunque compleja, tendencia evolutiva con la que se desarrolla una hipótesis, la conocida como la regla de Cope (o regla de Cope-Depéret). Esta hipótesis afirma que, dentro de un linaje evolutivo, el tamaño corporal tiende a aumentar a medida que transcurre el tiempo geológico, sin embargo, para algunos científicos esta hipótesis no está exenta de controversia (Monroe y Bokma, 2010). La lógica parece simple: ser más grande a menudo confiere ventajas en la competencia biológica, la defensa y la capacidad de explotar nuevos nichos. Pero, esta aparente ventaja tiene su lado oscuro, especialmente en períodos de crisis. Las grandes extinciones del Pleistoceno afectaron de forma desproporcionada a las especies más grandes con supervivencia de las más pequeñas (Damuth y MacFadden, 1990). La evolución del tamaño ha de ser, por tanto, un compromiso entre las ventajas del presente y la vulnerabilidad ante el hipotético cambio ambiental del futuro.

La gran solución: El cambio alométrico

Otro concepto esencial es que los cambios en tamaño en la naturaleza rara vez son uniformes (isométricos), sino que suelen ser alométricos, es decir, la forma de los organismos cambia al aumentar o disminuir el tamaño corporal de la especie con el tiempo y/o con el desarrollo. Este cambio de proporciones puede ocurrir durante el propio proceso de crecimiento de un individuo (no es la misma la forma de un recién nacido que la de una persona adulta, **Fig. 3**), a lo largo de la historia evolutiva de un linaje (no es igual un *Australopithecus* que un *Homo sapiens*, es decir, uno no es el cambio isométrico del otro), o debido al dimorfismo sexual, donde machos y hembras no solo difieren en tamaño, sino también en proporciones corporales (Pélabon *et al.*, 2014). Este cambio de forma es crucial, ya que permite que la estructura biológica se adapte a las leyes de la física a medida que la masa aumenta o disminuye.

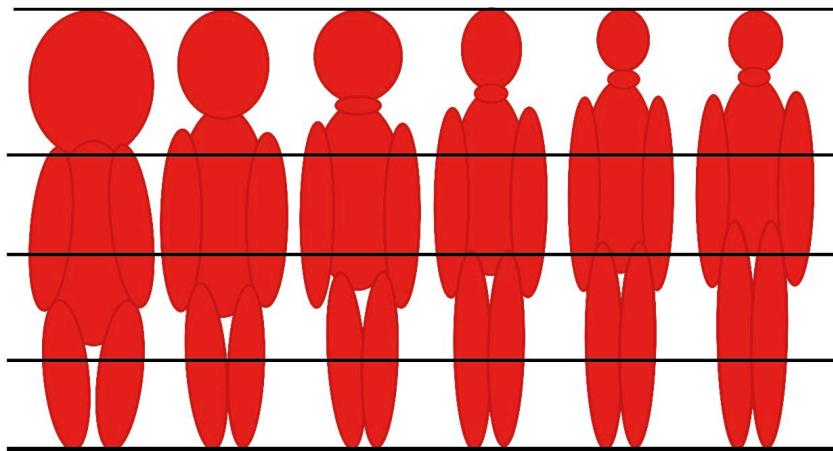


Figura 3. Alometría en el desarrollo del ser humano. Elaboración propia.

Desgranando el concepto de tamaño: Masa vs. estatura

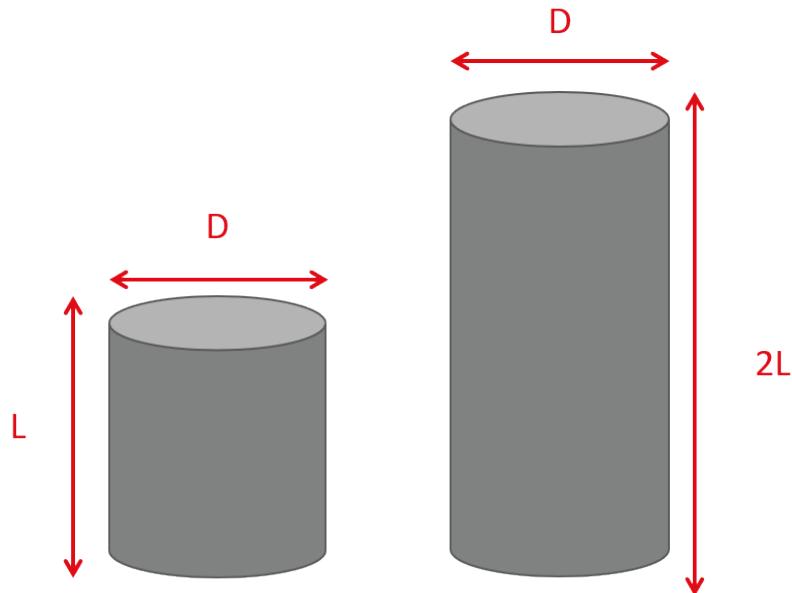
En la investigación biológica y, por supuesto en la antropología, el concepto de tamaño corporal puede ser ambiguo porque existe una mezcla del concepto de masa corporal pero también puede tenerse en cuenta la estatura.

Sin embargo, estos dos parámetros, aunque forman parte del “tamaño”, no son equivalentes y su distinción es clave para el análisis adaptativo. La masa corporal es, por definición, una medida de la inercia. Es, por tanto, una magnitud física y escalar que mide la resistencia de un cuerpo al cambio de velocidad o posición cuando se le aplica una fuerza; es decir, mide la cantidad de inercia (Britannica, T. Editors of Encyclopaedia, 2023).

La masa corporal ha sido y es vista como un parámetro relativamente sencillo de medir en seres vivos, ya que solo requiere el uso de una báscula. Por ello, puede considerarse como el tamaño puro y es el más utilizado para analizar otros parámetros biológicos más complejos. La masa corporal se erige como el predictor más útil para interpretar la adaptación de las especies a su medio. Su uso es extensivo en el campo de la morfología funcional y la evolución de las proporciones corporales, especialmente en especies extintas (Damuth y MacFadden, 1990). Este parámetro es, sin embargo, muy complicado de calcular en especies fósiles como veremos enseguida.

Por otro lado, la estatura puede ser considerada una variable de tamaño, pero también de forma corporal. La estatura está, en gran parte, determinada genéticamente (Preece, 2008; Ruff, 2002), lo que le permite proporcionar información valiosa sobre el perfil biológico de un individuo (Carretero *et al.*, 2012; Christensen *et al.*, 2019). Pero, también tiene un componente ambiental muy fuerte que es el que da información sobre la salud y la nutrición de un individuo durante su desarrollo (Silventoinen, 2003). Debido a su estabilidad una vez alcanzada la madurez y su relativa facilidad a la hora de ser estimada, la estatura puede ser, y es, utilizada como parámetro para el reconocimiento de un individuo en contextos forenses (De Mendonça, 2000) y puede ser considerado un buen estimador del estado de salud del individuo durante el desarrollo (Cardoso, 2009).

Finalmente hay que tener en cuenta la relación superficie/volumen, que puede ser tomada también como la relación entre la masa corporal y la estatura. Este es un factor que tiene una gran importancia a nivel ecológico y adaptativo, especialmente para la termorregulación y la eficiencia metabólica y por tanto de la energía necesaria para la supervivencia. En este sentido, Ruff (1991) demuestra que, en el ser humano, lo que más aporta en ese cociente es la anchura corporal y no la estatura (**Fig. 4**).



Área Lateral:	πDL	$\pi D2L$
Volumen (masa):	$\pi/4D^2 L$	$\pi/4D^22L$
Área/masa:	$4/D$	$4/D$

Figura 4. Relación superficie volumen. Modificado de Ruff (1991).

El Desafío de la estimación en fósiles humanos

La importancia del cálculo del tamaño corporal se refleja en la gran cantidad de literatura científica dedicada al tema. Solo en los últimos 10 años (2015-2025), una búsqueda en inglés en Google Scholar sobre la estimación y la variabilidad de la estatura en el ser humano actual arroja 59.900 trabajos (“stature” or “height” and “human”), cifra que se reduce a 1.210 al especificar homínidos (“stature” or “height” and “hominins”). Respecto al concepto de masa corporal, los trabajos llegan a 49.500 (“body size” or “body mass” and “human”) y 2.300 si especificamos homínidos (“body size” or “body mass” and “hominins”).

A pesar de esta gran cantidad de esfuerzo por parte del mundo científico, el cálculo de la masa corporal (tomado como sustituto del concepto tamaño corporal) de una especie tiene multitud de problemas a la hora de realizar análisis en especies fósiles.

Puede que, de todos ellos, el más importante sea que la masa corporal ha de ser estimada a través de restos óseos que no tienen por qué ser los que mejor correlación tengan con el tamaño corporal total (Damuth y MacFadden, 1990). Además, los restos fósiles son escasos, no siempre están completos, no tienen por qué ser la parte del cuerpo más informativa ni pertenecer al ejemplar ideal repre-

sentativo de la especie que queremos describir. Para estimar la masa corporal, es fundamental tener en cuenta el sexo del individuo, parámetro que tampoco es sencillo de determinar desde los restos fósiles. Esta determinación sexual previa es necesaria ya que la composición corporal es distinta, con los varones con más músculo que las mujeres y las mujeres con más grasa que los varones lo que lleva a estimaciones de peso distintas entre varones y mujeres con los mismos parámetros osteométricos. Las fórmulas de estimación de peso y estatura, por tanto, tienen en cuenta este problema y ofrecen una expresión diferente para ambos sexos (Auerbach y Ruff, 2004; Ruff *et al.*, 1997).

Aunque es cierto que, en los grandes primates el porcentaje de hueso es muy constante alrededor de un 13-14 % en gorilas, orangutanes, chimpancés y humanos modernos (Clarys *et al.*, 1999; Grand, 1990; Zilhman y Bolter, 2015; Carretero *et al.*, 2018), el componente dominante de los grandes tejidos (piel, músculos, hueso y grasa) puede variar también entre especies, igual que (ya lo hemos dicho antes) entre sexos. Es decir, con el mismo peso corporal, la proporción de los tejidos puede no ser la misma. El porcentaje de la masa muscular, no es la misma entre primates no humanos y los humanos y no están tampoco igualmente repartidos por el cuerpo. Por ejemplo, los chimpancés tienen más músculo que los humanos modernos, pero además lo tienen más desarrollado en la parte superior del cuerpo, mientras que los humanos tenemos la mayor parte de nuestro músculo en la parte inferior del cuerpo (Zilhman y Bolter, 2015). Hay que tener en cuenta además que, en condiciones de salud, la cantidad de masa muscular correlaciona con la masa ósea en cada especie, sin embargo, en condiciones extremas, el músculo se pierde (por enfermedad o por inmovilidad) y se gana (con ejercicio físico y nutrición adecuada) mucho más rápidamente que el hueso. Por tanto, el peso del esqueleto por sí mismo no reflejaría exactamente el tamaño corporal en todas las especies ni en todas ocasiones, aunque sí que se podría utilizar en condiciones de salud óptimas.

Puede que te sorprendas si te digo que la mayor diferencia entre los primates no humanos y los humanos modernos se encuentra en el porcentaje de grasa y en el grosor de la piel (Zilhman y Bolter, 2015). El ser humano se puede considerar una especie con grasa en comparación con otras especies de mamíferos, incluidas todas las de los primates no humanos (Wells, 2010; Zilhman y Bolter, 2015). Esto tiene sus ventajas, ya que la grasa es un almacén energético y tiene un papel crucial en la reproducción tanto en las hembras de gorilas, orangutanes, chimpancés como en *Homo sapiens* (Zilhman y Bolter, 2015), pero también, y aquí puede que esté la diferencia, en los recién nacidos, siendo los de humano modernos unos bebés que podemos definir como gorditos (Kuzawa, 1998). De hecho, una bajada excesiva de grasa en atletas puede llevar a una falta temporal de la secreción de espermatozoides o a la menstruación (Wells, 2010), y un recién nacido prematuro estaría perfectamente formado, pero sin esa grasa que le da esa imagen de salud. ¿Cuándo empieza el ser humano a tener tanta grasa corporal? Este es otro de los grandes misterios de la paleoantropología.

Por todo esto, la estimación del peso corporal de los mamíferos en general, pero de los homíninos en particular, está plagada de dificultades. La elección de los métodos, de las variables apropiadas y su error asociado (que puede ser grande o, peor, desconocido), la elección de las muestras de referencia, junto con el problema de la fragmentación de los restos, complican enormemente la tarea (Aiello y Wood, 1994; Auerbach y Ruff, 2004; Feldesman y Fountain, 1996; Feldesman y Lundy, 1988; Jungers, 1988; Smith *et al.*, 1996).

En paleoantropología, la especie que se suele usar como comparativa es la nuestra, *Homo sapiens*, una especie que es extremadamente variable en peso y en estatura. Encontramos individuos pequeños y ligeros como los pigmeos, y otros más grandes y pesados como los europeos, y en la que la variación en el peso global puede llegar al 50 % (Ruff, 2002). Mientras que la variación en estatura es alrededor de un 10 % y no sigue una tendencia geográfica, la anchura corporal (que está ligada al volumen y la masa) tiene un cambio mayor (25 %) y sí que sigue un gradiente latitudinal (Ruff, 2002).

A esto se suman las fluctuaciones temporales a corto o largo plazo. Por ejemplo, la masa corporal es un parámetro que fluctúa a lo largo del día, siempre pesaremos más al final del día que al principio, debido a la cantidad de agua que se nos acumula en el cuerpo. Si vamos a un periodo de tiempo y de espacio más amplio, los problemas de hambruna, dieta o de sobrealimentación son factores importantes, llevando a problemas de sobrepeso/obesidad o desnutrición en distintos países del mundo con una variación de peso (ganancia o pérdida) importante.

Otro factor muy importante es la edad, ni el peso corporal ni la composición corporal son iguales en un individuo en crecimiento, en uno que ha dejado de crecer recientemente, en un individuo maduro o en uno anciano (Abraham *et al.*, 1979; Shepard, 1991). De hecho, las fórmulas desarrolladas por Ruff y colaboradores (Ruff *et al.*, 1991) para humanos modernos, muestran que la cabeza femoral tiene una mayor relación con el peso del individuo a los 18 años (la edad tomada para alcanzar el estado de adulto), mientras que las secciones transversales del fémur (tomadas aproximadamente al 80 %) tienen una mayor correlación con el peso del individuo en el momento de la muerte. En este sentido, Shepard (1991) afirma que el peso más semejante al peso ideal (la masa que un individuo debe tener para maximizar la esperanza de vida) se alcanza en la etapa de adulto joven.

El consenso científico: La extremidad inferior

A pesar de todas estas limitaciones, la estimación de la masa corporal en los restos humanos sigue jugando un papel principal en la investigación sobre evolución humana, pero también en los campos de la antropología biológica y la forense. Hay un consenso generalizado en que el esqueleto postcranial tiene una mayor relación con el tamaño general, y la extremidad inferior es la preferida por los autores.

Dado que los homíninos y los humanos modernos son bípedos, sus extremidades inferiores han de ser capaces de soportar todo el peso corporal en condiciones estáticas, pero también en movimiento (Grabowski *et al.*, 2015). Es por esto que los huesos que conforman la extremidad inferior han de estar adaptados a soportarlo. El tamaño de las articulaciones y las secciones transversales de los huesos, han de ser las adecuadas para resistir el peso corporal, y por tanto las ecuaciones construidas con estas variables son las más precisas y exactas que se pueden obtener (Jungers, 1988; McHenry, 1992; Porter, 2002; Ruff, 1990; Ruff *et al.*, 1991, 1997; Trinkaus y Ruff, 2012, Ruff *et al.*, 2018). Y esto nos lleva de nuevo al principio, el dilema de la elección de las variables y de unas buenas fórmulas para el cálculo de la estatura y peso adecuados es el principal problema, tanto para los investigadores al reconstruir la ecología de especies extintas, como para los investigadores que se dediquen a nuestra propia especie al comparar incluso los valores de los pacientes con las tablas de peso medio o peso ideal (Shepard, 1991). Un factor más a tener en cuenta es que llamamos peso ideal, pero eso es otra cosa, como ya dijimos en el apartado anterior.

Cálculo de la masa corporal: Regresión lineal

La regresión lineal es un método estadístico para predecir el valor de una variable dependiente continua en función de una o más variables independientes creando lo que se llama una ecuación o fórmula de regresión (**Fig. 5**). En toda regresión existe un error que es la distancia entre el valor de la variable dependiente real y la estimada (a través de esa recta de regresión) y que es mayor cuanto más pequeño es el coeficiente de correlación (r). La mayor parte de las estimaciones de la masa corporal se realizan a través de regresión lineal por mínimos cuadrados (OLS). Este tipo de análisis es muy sensible a que el espécimen problema tenga una variable independiente (la medición del hueso, variable X) lo más parecida posible a la muestra problema desde la que se crea la recta de regresión. Por esta razón, Olivier (1976), en su estudio clásico para el cálculo de las estaturas en *Australopithecus*, tuvo la precaución de utilizar pigmeos como muestra de comparativa para que su tamaño corporal fuera el más parecido posible al de la especie a estudiar.

En relación a la estimación del peso corporal, el trabajo de McHenry (1992) es pionero y uno de los más completos. Incorporó restos de simios para calcular el peso de los primeros homíninos y desarrolló fórmulas con la media del peso de las especies de *Australopithecus*. McHenry observó que el cálculo del peso corporal a través de los restos óseos sigue una relación alométrica que depende, además, del hueso específico que se mida, es decir, de qué parte del cuerpo creamos la variable independiente.

Un estudio posterior (Auerbach y Ruff, 2004) analizó y combinó este trabajo con los de Ruff *et al.* (1997) y Grine *et al.* (1995), realizando una comprobación para ver qué fórmula (en la que la variable independiente es el diámetro de la cabeza femoral o la anchura biiliaca de la pelvis) obtenía mejores resultados.

El estudio demostró que la precisión de las fórmulas depende directamente del tamaño del individuo que se esté estimando y que debe ser similar (o lo más cercano posible) a la media del tamaño corporal de la población que está creando la recta de regresión. Esta última precaución fue reiterada por Trinkaus y Ruff (2012) y Ruff *et al.* (2018), quienes utilizaron únicamente una fórmula determinada dependiendo del tamaño específico de la cabeza femoral del individuo.

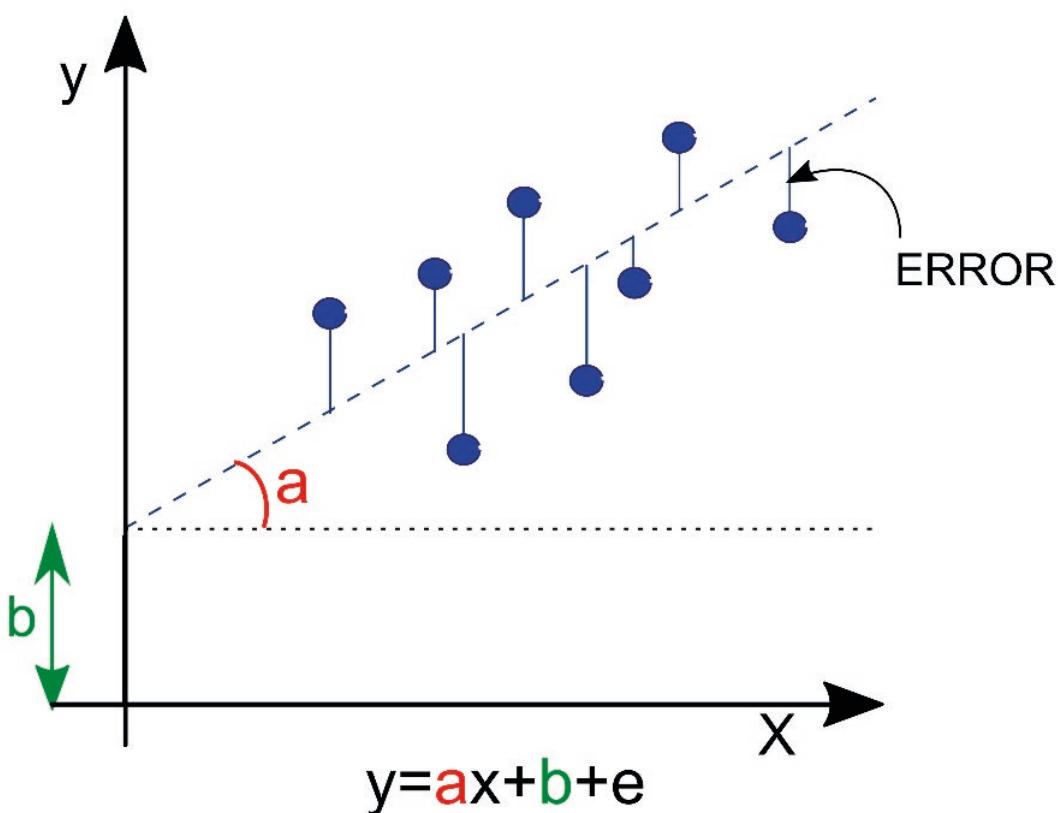


Figura 5. Regresión lineal. Elaboración propia. Y es la variable dependiente, x la variable independiente, a es la pendiente de la recta, b es ordenada en el origen y e es el error medio de la regresión.

Un ejemplo en el registro fósil

Con todo esto, la especie *Homo neanderthalensis* y la población preneandertal de la Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos), son los grupos fósiles mejor conocidos a excepción de nuestra propia especie.

El trabajo realizado por Arsuaga y colaboradores (Arsuaga *et al.*, 2014, 2015), analizan tanto el tamaño corporal como el grado de encefalización de estos humanos y lo comparan con nosotros. En este trabajo, los investigadores confirman que los neandertales y los humanos de la Sima de los Huesos son más pesados que la especie humana actual. Además, por el trabajo de (Carretero *et al.*, 2012)

sabemos que los neandertales son más bajos (166,7 cm para varones y 154,5 cm para mujeres) que los humanos de la Sima de los Huesos (169,5 cm para varones y 157,7 cm para mujeres), sin embargo los primeros humanos modernos son los más altos (188,5 cm para varones y 169,8 cm para mujeres). Otra cosa es el peso corporal, los neandertales están en los 72 kilos de peso de media, mientras que la Sima ronda los 69 kilos y los humanos modernos a nivel mundial es de 62 kilos.

Por otro lado, el coeficiente de encefalización se comparte en humanos modernos y neandertales, con alrededor de 3,90, mientras que la Sima de los Huesos, con cerebros un poco más pequeños, poseen una encefalización de 3,50.

Todo esto tiene influencia en la biología de estas especies, que tiene su reflejo en el desarrollo de sus bebés y en su capacidad reproductiva, cerebros grandes, cuerpos grandes y musculosos, es decir, alto requerimiento energético. Esto en un momento, al menos para los neandertales, en el que el clima se acerca al último máximo glacial en el que los humanos anatómicamente modernos llegamos a Europa, más gráciles, con menos requerimientos energéticos poseíamos una ventaja evolutiva importante respecto a ellos que nos ha permitido adaptarnos a un clima europeo lleno de cambios estacionales y con pocos recursos alimenticios.

Conclusión

La estimación del tamaño corporal es un cálculo primordial para el estudio de las especies actuales, pero también de las fósiles permitiendo en estas últimas llegar a ser el parámetro que permite conocer otros parámetros biológicos que de otra manera serían invisibles para la ciencia. En todas ellas y por supuesto en las especies humanas pasadas es un parámetro crítico para saber cómo eran, qué necesidades tenían y, por tanto, qué relación tenían con el medio ambiente.

Bibliografía

- Abraham, S., Johnson, C. L., & Najjar, M. F. 1979. Weight and height of adults 18-74 years of age, United States, 1971-74 (No. 211). Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service, Office of Health Research, Statistics, and Technology, National Center for Health Statistic.
- Aiello, L. C., & Wood, B. A. 1994. Cranial variables as predictors of hominine body mass. *American Journal of Physical Anthropology*, 95(4), 409-426. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330950405>
- Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gomez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodriguez, L., Garcia-Gonzalez, R., Bonmati, A., Quam, R., Pantoja-Perez, A., Martinez, I., Aranburu, A., Gracia-Tellez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcazar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Bermudez de Castro, J. M., & Carbonell, E. 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *PNAS*, 112(37), 11524-11529. <https://doi.org/10.1073/pnas.1514828112>

- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aranburu, A., Gracia-Tellez, A., Sharp, W. D., Quam, R., Falgueres, C., Pantoja-Perez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J. M., Carretero, J. M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martinón-Torres, M., García, N., Alcazar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C.-C., Rodríguez, L., Ortega Martinez, A. I., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344, 1358–1363. <https://doi.org/10.1126/science.1253958>
- Auerbach, B. M., & Ruff, C. 2004. Human Body Mass Estimation: A comparison of «Morphometric» and «Mechanical» Methods. *American Journal of Physical Anthropology*, 125, 331-342.
- Britannica, T. Editors of Encyclopaedia. 2023. Mass. En Encyclopedia Britannica.
- Calder, W. A. 1996. Size, function, and life history. Courier Corporation.
- Cardoso, H.F.V., Gomes, J.E.A., 2009. Trends in adult stature of peoples who inhabited the modern Portuguese territory from the Mesolithic to the late 20th century. *International Journal of Osteoarchaeology* 19, 711–725. <https://doi.org/10.1002/oa.991>
- Carretero, J. M., Rodríguez, L., García-González, R., Arsuaga, J. L., Gómez-Olivencia, A., Lorenzo, C., Bonmatí, A., Gracia, A., Martínez, I., & Quam, R. 2012. Stature estimation from complete long bones in the Middle Pleistocene humans from the Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca (Spain). *Journal of Human Evolution*, 62(2), 242-255.
- Carretero, J. M., Rodriguez, L., García-González, R., Quam, R., & Arsuaga, J. L. 2018. Exploring bone volume and skeletal weight in the Middle Pleistocene humans from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Anatomy*. <https://doi.org/10.1111/joa.12886>
- 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, 191-194.
- Christensen, A. M., Passalacqua, N., & Bartelink, E. J. 2019. Forensic Anthropology: Current Methods and Practice (Second). Academic Press.
- Clarys, J. P., Martin, A. D., Marfell-Jones, M. J., Janssens, V., Caboor, D., & Drinkwater, D. T. 1999. Human Body Composition; A review of Adult Dissection Data. *American Journal of Human Biology*, 11, 167-174.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290(5808), 699-700. <https://doi.org/10.1038/290699ao>
- Damuth, J., & MacFadden, B. J. 1990. Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications. Cambridge University Press.

- De Mendonça, M. C. 2000. Estimation of height from the length of long bones in a Portuguese adult population. *American Journal of Physical Anthropology*, 112, 39-48.
- Eisenberg, J. F. 1990. The behavioral/ecological significance of body size in Mammalia. En Body Size in Mammalian Paleobiology (Damuth, J; MacFadden, B.J). Cambridge University Press.
- Feldesman, M. R., & Fountain, R. L. 1996. Race Specific and the Femur/Stature Ratio. *American Journal of Physical Anthropology*, 100, 207-224.
- Feldesman, M. R., & Lundy, J. K. 1988. Stature estimates for some African Plio-Pleistocene fossils hominids. *Journal of Human Evolution*, 17, 583-596.
- Foley, R. A., Lee, P. C., Widdowson, E. M., Knight, C. D., Jonxis, J. H. P., & Bone, Q. 1997. Ecology and energetics of encephalization in hominid evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 334(1270), 223-232. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0111>
- Grabowski, M., Hatala, K. G., Jungers, W. L., & Richmond, B. G. 2015. Body mass estimates of hominin fossils and the evolution of human body size. *Journal of Human Evolution*, 85, 75-93. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.05.005>
- Grand, T. I. 1990. The functional anatomy of body mass. En Body Size in Mammalian Paleobiology (Damuth, J&MacFadden, B.J, pp. 39-48). Cambridge University Press.
- Grine, F. E., Jungers, W. L., Tobias, P. V., & Pearson, O. M. 1995. Fossil Homo Femur from Berg Aukas, Northern Namibia. *American Journal of Physical Anthropology*, 97, 151-185.
- 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>
- Jungers, W. L. 1988. Relative joint size and hominoid locomotor adaptations with implications for the evolution of hominid bipedalism. *Journal of Human Evolution*, 17, 247-265.
- Jungers, W. L. 1990. Problems and methods in reconstructing body size in fossil primates. En Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications (Damuth, J&MacFadden, B.J, pp. 103-118). Cambridge University Press.
- Kuzawa, C.W., 1998. Adipose tissue in human infancy and childhood: An evolutionary perspective. *American Journal of Physical Anthropology* 107, 177–209. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(1998\)107:27+%253C177::AID-AJPA7%253E3.0.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1998)107:27+%253C177::AID-AJPA7%253E3.0.CO;2-B)
- Leutenegger, W., & Kelly, J. T. 1977. Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social, behavioral, and ecological correlates in anthropoid primates. *Primates*, 18(1), 117-136. <https://doi.org/10.1007/BF02382954>
- Martin, R. D. 1990. *Primate origins and evolution*. Univ. Press, Princeton.

- McHenry, H. M. 1992. Body Size and Proportions in Early Hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 87, 407-431.
- McNab, B. K. 1990. The physiological significance of body size. En J. Damuth & B. J. MacFadden (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (pp. 11-23). Cambridge Academic Press.
- Monroe, M. J., & Bokma, F. 2010. Short communication: Little evidence for Cope's rule from Bayesian phylogenetic analysis of extant mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(9), 2017-2021. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02051.x>
- Olivier, G. 1976. The Stature of Australopithecines. *Journal of Human Evolution*, 5, 529-534.
- Pélabon, C., Firmat, C., Bolstad, G. H., Voje, K. L., Houle, D., Cassara, J., Rouzic, A. L., & Hansen, T. F. 2014. Evolution of morphological allometry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1320(1), 58-75. <https://doi.org/10.1111/nyas.12470>
- Porter, A. M. W. 2002. Estimation of body size and physique from hominin skeletal remains. *Homo- Journal of Comparative Human Biology*, 53(1), 17-38.
- Prado-Nóvoa, O., Howard, K. R., Laskaridou, E., Reid, G. R., Zorrilla-Revilla, G., Marinik, E. L., Davy, B. M., Speakman, J. R., & Davy, K. P. 2023. Validation of predictive equations to estimate resting metabolic rate of females and males across different activity levels. *American Journal of Human Biology*, n/a(n/a), e24005. <https://doi.org/10.1002/ajhb.24005>
- Preece, M. A. 2008. The Genetic Contribution to Stature. *Hormone Research*, 45(Suppl. 2), 56-58. <https://doi.org/10.1159/000184849>
- Raichle, M.E., Gusnard, D.A. 2002. Appraising the brain's energy budget. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 10237–10239. <https://doi.org/10.1073/pnas.172399499>
- Ruff, C. 1987. Sexual dimorphism in human lower limb bone structure: Relationship to subsistence strategy and sexual division of labor. *Journal of Human Evolution*, 16, 391-416.
- Ruff, C. B. 1990. Hindlimb bone allometry in anthropoid primates. En *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (Damuth, J&MacFadden, B.J, pp. 103-118). Cambridge University Press.
- Ruff, C., 1991. Climate and body shape in hominid evolution. *Journal of Human Evolution* 21, 81–105.
- Ruff, C. 2002. Variation in Human Body Size and Shape. *Annual Review of Anthropology*, 31(1), 211-232. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.31.040402.085407>
- Ruff, C. B., Burgess, M. L., Squyres, N., Junno, J.-A., & Trinkaus, E. 2018. Lower limb articular scaling and body mass estimation in Pliocene and Pleistocene hominins. *Body Mass Estimation: Methodological Issues and Fossil Applications*, 115, 85-111. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.10.014>

- Ruff, C. B., Scott, W. W., & Liu, A. Y. 1991. Articular and diaphyseal remodeling of the proximal femur with changes in body mass in adults. *American Journal of Physical Anthropology*, 86, 397-413.
- Ruff, C. B., Trinkaus, E., & Holliday, T. W. 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature*, 387, 173-176.
- Shepard, R. J. 1991. Body Composition in Biological Anthropology. Cambridge University Press.
- Silventoinen, K. 2003. Determinants of variation in adult body height. *Journal of Biosocial Science*, 35(2), 263-285. Cambridge Core. <https://doi.org/10.1017/S0021932003002633>
- Smith, R.J., Albrecht, G.H., Damuth, J., Di Bacco, M., Fortelius, M., Gingerich, P.D., Godfrey, L.R., Sutherland, M.R., Jungers, W.L., Leigh, S.R., Leney, M.D., Foley, R.A., Leonard, W.R., Robertson, M.L., Leutenegger, W., McHenry, H.M., Martin, R.D., Pilbeam, D., Plavcan, J.M., Wheeler, P.E., Wood, B.A., Collard, M. 1996. Biology and Body Size in Human Evolution: Statistical Inference Misapplied [and Comments and Reply]. *Current Anthropology* 37, 451–481. <https://doi.org/10.1086/204505>
- Trinkaus, E., & Ruff, C. B. 2012. Femoral and Tibial Diaphyseal Cross-sectional Geometry in Pleistocene *Homo*. *PaleoAnthropology*, 2012, 13-62.
- Wells, J. C. K. 2010. The evolutionary biology of human body fatness. Cambridge University Press.
- 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*, 100(7), 4046-4049. <https://doi.org/10.1073/pnas.0436428100>
- Zilhman, A., & Bolter, D. 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/10.1073/pnas.1505071112>