



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Modelización biomecánica de la locomoción bípeda en humanos y homínidos

Gerard Saborit González

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) i a través del Dipòsit Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) y a través del Repositorio Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service and by the UB Digital Repository (diposit.ub.edu) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

Gerard Saborit González

Modelización biomecánica de la locomoción bípeda en humanos y homínidos

Modelización biomecánica de la locomoción bípeda en humanos y homínidos

Gerard Saborit González



Modelización biomecánica de la locomoción bípeda en humanos y homíninos.

Gerard Saborit González

Barcelona, 2019

Ilustración: Simulación 3D de una montaña. Open source.

Diseño: Gerard Saborit González



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Modelización biomecánica de la locomoción bípeda en humanos y homíninos.

Memoria presentada por

Gerard Saborit González

para optar al grado de doctor por la Universidad de Barcelona.

Programa EEES de doctorado en biodiversidad.

Facultad de Biología. Departamento de Biología Evolutiva,
Ecología y Ciencias Ambientales. Universidad de Barcelona

Doctorando:

Gerard Saborit González

Director y tutor de la tesis:

Dr. Adrià Casinos Pardos

A mi familia, que me animó a tomar la decisión de realizar la tesis,

A Esperança, que me ha acompañado todos estos largos años mostrando su apoyo incondicional,

Al Dr. Adrià Casinos, que me sugirió el tema de la tesis, hemos creado el modelo y discutido sus aplicaciones y resultados en incontables ocasiones y a la Dra. Dolors Vinyoles que me dio fuerza en el sprint final hacia la meta.

Esta tesis ha sido posible gracias a los proyectos CGL2011-23919 y CGL2016-78577-P.

RESUMEN DE LA TESIS

Resumen de la tesis

La locomoción bípeda humana es un importante hito evolutivo. Los humanos aprendemos a caminar a temprana edad, aunque no por ello los procesos mecánicos involucrados son simples. Fuerzas y energía deben sincronizarse creando un equilibrio dinámico complejo. Ejemplo de ello es que el mínimo consumo energético en locomoción en gradiente se da con una pendiente negativa aproximada del -12% o bien que la trayectoria que minimiza el consumo energético entre dos puntos no necesariamente sea la más recta.

Esta tesis presenta un modelo teórico de análisis biomecánico a fin de servir de marco conceptual en el que desarrollar los análisis energéticos de la locomoción bípeda en gradiente. De dicho modelo se extraen conclusiones como el rol dominante de la energía potencial gravitatoria en el balance energético, y emerge un parámetro adimensional, K , que gobierna el proceso de optimización del consumo energético determinando para cada valor de K un gradiente óptimo. Con el marco teórico desarrollado, se pueden explicar algunos de los resultados experimentales conocidos en aparente contradicción.

A continuación y dada la relevancia del parámetro K , la tesis realiza una medición experimental en humanos modernos para determinar los rangos fisiológicamente permitidos para el parámetro K . Dicha medición se realiza en humanos adultos y adolescentes, hallando

resultados consistentes. Se halla también un dimorfismo sexual entre mujeres y hombres adultos en el valor del parámetro K en el rango de valores naturales.

Finalmente la tesis compara el valor de K para humanos modernos con el de diferentes homínidos haciendo estimaciones de registros fósiles como los de Roccamonfina (Italia), Laetoli (Tanzania), Ileret (Kenia) o Happisburgh (Reino Unido). Basándonos en los valores hallados para humanos modernos se puede concluir que no todos los homínidos estudiados tienen un valor del parámetro K dentro del rango de valores de los humanos modernos, y en consecuencia, podemos determinar que su grado de bipedismo no era mecánicamente igual al de los humanos contemporáneos.

ÍNDICE

Índice

1. Introducción general	17
1.1 El bipedismo	19
1.2 Tipos de bipedismo	21
i. Bipedismo facultativo	21
ii. Bipedismo permanente	23
1.3 Bipedismo humano	34
i. Origen	34
ii. Evolución	36
iii. <i>Homo sapiens</i>	37
1.4 Bipedismo en otros primates	41
1.5 Dinámica del bipedismo humano actual	45
i. Caminar	45
ii. Correr	47
iii. Locomoción en pendiente	51
iv. Energética y registro fósil	54
2. Objetivos y estructura	57
2.1 Objetivos	59
2.2 Estructura de la tesis	62
3. Materiales y métodos	63
4. Informe del director	73
5. Capítulo 1: Modelo de locomoción en gradiente	77
5.1 Introducción	79
5.2 Resultados	84
5.3 Discusión	96

6. Capítulo 2: Medición de valores del parámetro K	99
6.1 Introducción	101
6.2 Resultados	103
6.3 Discusión	116
7. Capítulo 3: Aplicación del modelo a registros fósiles de homínidos	119
7.1 Sección 3.1: Registro fósil ‘Devil’s Trail’, Roccamonfina, Italia	121
7.1.1 Introducción	123
7.1.2 Resultados	126
7.1.3 Discusión	129
7.2 Sección 3.2: Otros registros fósiles: Laetoli, Happpisburgh e Ileret	131
7.2.1 Introducción	133
7.2.2 Resultados	134
i. Laetoli, Tanzania	134
ii. Happpisburgh, Reino Unido	137
iii. Ileret, Kenia	140
7.2.3 Discusión	144
8. Discusión general	147
9. Conclusiones	153
10. Bibliografía	159
Anexo 1 – Parametric Modeling of Human Gradient Walking for Predicting Minimum Energy Expenditure.	169
Anexo 2 – A Dynamic Analysis of Middle Pleistocene human walking gait adjustment and control.	171

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 El bipedismo

El antropocentrismo, como prisma a través del que miramos cualquier aspecto de nuestra vida, juega una mala pasada cuando se piensa en el bipedismo. En primera instancia la asociación de ideas lleva inmediatamente a considerar al ser humano y extendiendo el bipedismo consideramos a los primates en general o, a lo sumo, a los mamíferos. Sin embargo, hay dos otros grupos de vertebrados en los que existe o ha existido el bipedismo y en los que, cuantitativamente, es más importante que en los primates en general o en el linaje humano en particular. Se trata de los reptiles y las aves. Teniendo en cuenta esa amplia distribución de la locomoción bípeda en los vertebrados, solo cabe pensar que obviamente ha aparecido de forma independiente. Cuántas veces lo ha hecho a lo largo de la historia evolutiva es difícil decirlo. En aves y humanos una sola vez, como en su momento se verá, pero en otros casos lo ha hecho de manera independiente.

Es por lo tanto razonable considerar el bipedismo una convergencia evolutiva. Si se piensa ahora en términos de selección natural, inmediatamente emerge la idea de que la locomoción bípeda otorga alguna o varias ventajas adaptativas a la especie que la usa, motivo por el cual ha aparecido de manera múltiple e independiente. Probablemente la presión selectiva no habrá sido siempre la misma y en algún caso no será el principal impulsor de dicha adaptación. Por ejemplo, el bipedismo existente en un determinado grupo (aves) ha venido impuesto por ser una limitación de tipo filogenético

heredada de los antecesores como se expone en Casinos y Gasc (2002).

En términos generales pueden considerarse dos presiones selectivas a favor del bipedismo, que no tienen necesariamente que ser antagónicas. En primer lugar una implicaría una mayor eficacia de la actividad locomotora, como forma de alcanzar un incremento de velocidad. Como se verá posteriormente, dicha presión selectiva podría haber actuado sobre todo en el bipedismo que puede denominarse facultativo. La segunda presión selectiva podría haber actuado en el sentido de liberar las extremidades anteriores para ejercer otro tipo de función distinta a la locomotora que podría llegar al extremo de facilitar el desarrollo de un tipo de locomoción diferente y complementario. El ejemplo más paradigmático sería el surgimiento de la capacidad de volar en las aves. Esta segunda presión selectiva, aunque podría haber también actuado en situaciones de bipedismo temporal o facultativo, por razones que se expondrán más adelante, parece estar más relacionada con la plena adaptación, al menos en su origen, a la locomoción bípeda.

1.2 Tipos de bipedismo

En tenor de lo expuesto anteriormente, podrían distinguirse dos tipos de bipedismo según si el animal se sirve permanentemente de él o lo utiliza en ocasiones puntuales. Esta última posibilidad, se denominará bipedismo facultativo. En caso contrario, se conocerá como bipedismo permanente.

i. Bipedismo facultativo

El bipedismo facultativo es una actividad propia de formas de vertebrados terrestres que habitualmente se desplazan sobre sus cuatro patas, pero que en situaciones puntuales emplean tan solo las traseras. Entre los lagartos, especialmente dentro del orden Iguania, se dan diversos casos de bipedismo facultativo que van ligados al aumento de velocidad de desplazamiento, como se describe en Irschick y Jayne, (1999).

Las explicaciones que se han dado a este tipo de bipedismo son diversas. Generalmente se considera una de las causas el balance energético de la locomoción. Cuando un lagarto corre, se detiene periódicamente para respirar. No hay sincronización entre la locomoción y el ritmo respiratorio. En la locomoción, especialmente durante la carrera, los músculos laterales se mueven alternativamente los de un lado y los del otro. Para respirar actúan los mismos músculos, pero se contraen y se relajan los de ambos

costados al mismo tiempo, comprimiendo o relajando alternativamente la caja torácica Carrier (1987). Esta desincronización conduce a que no es posible mantener durante un largo período de tiempo la locomoción bípeda. En los mamíferos, no obstante, la situación es la contraria: el movimiento de las patas y la respiración están sincronizados de forma que sus ciclos tienen idéntica frecuencia Bramble y Carrier (1983). Esto es posible porque en los mamíferos la flexión corporal es dorso-ventral. Contrariamente, en los reptiles la flexión corporal es lateral, tal y como sucede con los peces. El bipedismo le permitiría al reptil liberar sus músculos laterales de la actividad locomotora.

Parece también indudable que el cuerpo de un lagarto, tal y como es, favorece que el animal pueda erguirse sobre sus patas traseras. La razón reside principalmente en la cola, que acostumbra a ser muy larga, de forma que desplaza el centro de masa del cuerpo hacia atrás facilitando así un punto de equilibrio próximo a las extremidades posteriores. Se ha demostrado que si cercena parcial o totalmente la cola, los animales tienen mayor dificultad para mantener la postura bípeda o pierden esa capacidad del todo. En este sentido todo parece indicar que la cola ejerce un rol vital en el equilibrio de fuerzas necesarias para mantener el bipedismo.

Una explicación suplementaria está ligada al hecho que las extremidades posteriores sean más largas que las anteriores, lo que ocasionaría también zancadas mayores. Al aumentar la velocidad, el movimiento de los pies posteriores interferiría con el de los anteriores.

Entre los mamíferos hallamos un caso extremo de bipedalismo facultativo, desde el punto de vista del tamaño del animal (estimado en 3.800 kg), en el del perezoso fósil *Megatherium americanum*. Se han encontrado en Argentina rastrilladas de icnitas pertenecientes a esa especie, o alguna semejante, que atestiguarían que el megaterio habría sido capaz de desplazarse solo sobre sus patas traseras. Casinos (1996) indica que estructuralmente no parece que tuviera demasiadas dificultades para hacerlo. Nótese que los perezosos actuales, de mucho menor tamaño, tienen facilidad para ponerse en una postura erguida similar.

Algunos primates son también bípedos facultativos, no obstante, el tema se analizará en más profundidad en otro apartado.

ii. Bipedismo permanente

Se entiende por bipedismo permanente el que implica que la única forma de locomoción sea con las patas traseras, habiéndose adaptado las delanteras a otro tipo de función.

A diferencia de lo que ocurre en los bípedos facultativos, especialmente en los lagartos ya comentados anteriormente en los que la estructura de las extremidades, tanto desde el punto de vista esquelético como miológico, es muy semejante en las formas cuadrúpedas y bípedas, en los bípedos permanentes las modificaciones estructurales son muy importantes.

Un primer ejemplo de bipedismo permanente es el bipedismo aviano. Asociar aves y vuelo es algo tan intuitivo que, con frecuencia, se olvida otro hecho adaptativo notable en términos de locomoción: las aves constituyen el mayor conjunto de vertebrados adaptados a la locomoción bípeda que existe y, probablemente, que haya existido. En realidad el bipedismo es plesiomórfico con respecto al grupo, dado que el linaje de dinosaurios terópodos, que la mayor parte de los autores consideran antecesores de las aves, ya se desplazaban únicamente sobre las patas traseras. Dicho de otro modo, la adaptación al bipedismo precedió a la del vuelo. Y se enfatizar que esa capacidad simultánea de caminar y volar es también única entre los vertebrados vivientes, ya que el único grupo equiparable globalmente en capacidad de vuelo, los quirópteros, tan solo pueden desplazarse sobre el sustrato de manera nada ágil.

Es razonable suponer que el gran grupo extinguido de formas voladoras, los pterosaurios, no se desplazarían por el sustrato de manera mucho más eficiente que los quirópteros.

El desarrollo adicional y posterior de la capacidad de locomoción bípeda aviana ha conllevado, en ciertos casos, la pérdida de la capacidad de vuelo. En algunos casos esa pérdida es una adaptación puntual de un taxón en un grupo que, mayoritariamente, ha conservado la facultad del vuelo. En el caso de las ratites (ñandú, avestruz, casuar, kiwi) es sobradamente conocido que se trata de formas exclusivamente terrestres. Aunque de distribución geográfica muy diversa (Sudamérica, África, Nueva Guinea, Australia y Nueva Zelanda), son filogenéticamente afines. En todos

esos taxones la pérdida de la capacidad de volar va asociada a la reducción de los huesos de las alas, siendo los extintos moas de Nueva Zelanda el caso límite, ya que se podrían describir como mancos (Cubo y Casinos (1997)).

Se ha discutido largamente si esta pérdida de la capacidad voladora se ha dado independientemente u ocurrió ya en los antecesores comunes. Dada la amplia distribución geográfica de las diferentes ratites, en zonas continentales fragmentadas con anterioridad al fenómeno, parece plausible la hipótesis de una pérdida de la facultad voladora que se habría dado de forma independiente en repetidas ocasiones. En definitiva, los antepasados de las diversas especies exclusivamente terrestres no habrían podido colonizar las diferentes áreas de distribución sin disponer necesariamente de la capacidad de volar. A su vez, dicha hipótesis no es incompatible con la posibilidad de la existencia de un factor génico subyacente que habría canalizado las pérdidas paralelas de desplazamiento en el aire.

Se considera que la semejanza metabólica entre aves y mamíferos (ambos grupos son endotermos) condiciona en un grado importante determinadas convergencias evolutivas pero es indudable que el esqueleto aviano presenta diversas peculiaridades, con respecto al de los mamíferos, que no pueden ser atribuibles más que a la presión selectiva ejercida por los tipos de locomoción aludidos, vuelo y bipedismo. Hay, no obstante, una particularidad compartida por las estructuras óseas de ambas extremidades: la neumatización.

Los huesos más proximales, ya sean de las patas o de las alas (es decir, el húmero y el fémur) carecen de médula en su canal interno. El llamado canal medular está lleno de aire, contenido en digitaciones procedentes de los llamadas sacos aéreos. Las propiedades mecánicas de los huesos apendiculares que presentan esta particularidad, son diferentes de los que presentan médula, menos rígidos y resistentes como se demostró en Cubo y Casinos (2000). Dado que esta característica es independiente del tipo de locomoción al que sirven una u otra extremidad, solo puede interpretarse como una cuestión plesiomórfica; dicha hipótesis estaría de acuerdo con lo que se conoce a través del registro fósil, esto es, que la neumatización ya existía en los dinosaurios terópodos antecesores de las aves, que eran simplemente bípedos y no voladores, como se ha comentado anteriormente.

La gran importancia que se le da en muchos textos a la estructura alar, contrasta con la poca atención que se presta a las patas de las aves, que aparece necesariamente ligada a la locomoción bípeda. Dicha estructura es única en el conjunto de los vertebrados y no menos original que el ala, aunque tradicionalmente no se haya valorado de igual manera.

En efecto, la extremidad posterior aviar está muy transformada respecto al patrón presente en otros tetrápodos. Algo parecido ocurre con la cintura pelviana, extraordinariamente rígida por el hecho de su fusión a la región vertebral sacra.

A diferencia de lo que ocurre en los otros vertebrados terrestres, en los que, salvo especializaciones, la pata está formada por dos segmentos largos, en las aves hay en realidad tres. El más proximal, el fémur, es comparativamente corto y, tanto en situación estática como durante la locomoción, está muy flexionado con respecto a su articulación pelviana. Los otros dos segmentos, son en general más largos y están posicionados de forma más extendida y vertical. Son los denominados tibiotarso y tarsometarso, nombres que contrastan con los que se utilizan en otros vertebrados terrestres (tibia, tarso y metatarso).

La diferencia terminológica tiene su razón de ser ya que no puede considerarse que haya una homología estricta entre unas y otras estructuras. El tibiotarso es el resultado de la fusión de la tibia con los elementos más proximales del tarso. Por su parte los elementos tarsianos distales se fusionan con los metarsianos de los tres dedos delanteros que presenta un ave, dando lugar al segmento que se ha mencionado como tarsometarso. Tan solo el primer dedo, dirigido hacia atrás, conserva su metatarsiano de forma independiente. Esas fusiones se producen durante etapas muy tempranas de la ontogenia.

La transformación de la extremidad que se ha descrito, implica cambios funcionales importantes. Por ejemplo, la rodilla efectiva, entendida como la articulación que permite el paso, no se corresponde a la morfológica, la existente entre fémur y tibia, como ocurre en cualquier otro vertebrado terrestre, sino que se sitúa entre el tibiotarso y el tarsometarso. Esta particularidad conlleva que

cuando un ave camina, su fémur apenas sea visible, en contraste con los dos segmentos más distales.

Las filmaciones de la marcha de un ave demuestran que no difiere excesivamente de las fases que pueden distinguirse en la marcha humana (véase más adelante). Fundamentalmente, hay una alternancia entre el doble apoyo (ambos pies en contacto con el suelo) y el apoyo simple (un solo pie posicionado en contacto con el suelo, de forma alterna).

De manera semejante al caminar humano, un ave puede aumentar su velocidad utilizando dos estrategias diferentes consistentes en aumentar la frecuencia del paso o su longitud. Los datos experimentales indican que la primera estrategia es especialmente frecuente en las especies de tamaño grande, mientras que las de menor talla tenderían a dar pasos más largos, hasta agotar tal posibilidad, antes de pasar a aumentar la frecuencia.

Las imágenes muestran también que la posición de las patas no es la misma en las aves pequeñas y en las grandes. Las primeras caminan de una forma que podría denominarse como “acurrucada”, es decir, adoptando una fuerte flexión entre el tibiotarso y el tarsometatarso. Por el contrario, las de mayor tamaño se desplazan con las patas mucho más erguidas. Cabe destacar que para un mismo rango de masa corporal, existen considerables diferencias. Las aves más corredoras o veloces se desplazan más erguidas que las lentas, luego la posición erguida podría considerarse como una mayor adaptación a una locomoción bípeda a más velocidad.

Ciertas adaptaciones secundarias, como las debidas a la natación, muestran que la presión selectiva correspondiente puede superponerse a la más general, ligada al bipedismo.

El bipedismo aviar, al igual que ocurre en los humanos, genera la capacidad de caminar y correr. Los resultados experimentales muestran diferencias importantes en la transición entre ambos tipos de locomoción. Avanzando lo que se verá a propósito de la situación en *Homo sapiens*, puede decirse que mientras en la especie humana actual la transición es abrupta, es decir, hay una transición clara entre dos regímenes completamente diferentes, todo apunta a que en aves dicha transición es gradual, al menos en las especies más capaces de correr. La diferencia puede expresarse a través de la existencia, en aves, de un factor de apoyo igual a 0.5, factor ausente, como se verá, en la especie humana moderna. El parámetro factor de apoyo se definirá más adelante.

Existen otras formas de bipedismo permanente no humano, tanto extinguidas como existentes en la actualidad, ejemplarizadas en los dinosaurios y los canguros respetivamente.

La aparición y origen del bipedismo en los dinosaurios ha sido discutido durante largo tiempo y justificado con arreglo a diferentes hipótesis. En términos generales, dada la amplia distribución de tal tipo de locomoción en el grupo, tanto en la línea ornitisquia como en la saurisquia, lo que ha sido tradicionalmente admitido es que la adquisición de la bipedia era una característica ancestral, plesiomórfica, heredada de lo que podría denominarse

protodinosaurios. Por supuesto esta explicación es, desde el punto de vista evolutivo, mucho más económica (parsimoniosa) que aceptar la posibilidad de diversas apariciones independientes.

La hipótesis tradicional suponía que había sido la presión selectiva ejercida para liberar los miembros anteriores de su función locomotora hacia propósitos depredadores la que estaría en el origen de dicho bipedismo ancestral. Dicha hipótesis había sido repetidamente puesta en duda a causa del hecho que hubieran existido numerosas formas herbívoras bípedas. En realidad, tampoco esto parece un argumento suficiente, si se mantiene la idea de la aparición del bipedismo en los antecesores de los dinosaurios en general. Los herbívoros habrían mantenido la condición locomotora ancestral en ausencia de alguna presión selectiva de signo contrario, en forma de lo que podría considerarse quizá un carácter neutro. Alternativamente, y recientemente, Persons et Currie (2017) han propuesto una hipótesis alternativa que pone el acento exclusivamente en razones de orden exclusivamente locomotor. El símil análogo, antes visto, serían saurios actuales que pasan de la locomoción cuadrúpeda a la bípeda para conseguir correr, ante la imposibilidad de sincronizar locomoción y respiración. La presencia de una potente musculatura caudofemoral, habría facilitado una propulsión exclusiva a partir de los miembros posteriores. Persons et Currie (2017) remarcan también la gran abundancia de formas bípedas en los amniotas diápsidos, en especial en los arcosaurios, en contraste con la línea sinápsida, que habría llevado a los mamíferos. Para entender dicha diferencia debe

pensarse una vez más en la aparición del galope en los mamíferos, gracias al hecho de que, simplificando, correr no les impedía respirar.

Los canguros constituyen quizá el ejemplo más evocado de bipedismo en los mamíferos actuales, excepción hecha de los primates. Normalmente utilizan el salto bípedo, que implica por supuesto una fase de apoyo simultánea de ambas extremidades posteriores, cuando se desplazan a la carrera, jugando la cola, cuando está presente en forma musculada, un papel equilibrador y de contrapeso. Constituyen pues un buen ejemplo de bipedismo que, en cierta manera, podría denominarse también facultativo, si se quiere, aunque en este caso, el término no parece adecuado, ya que es una característica global de diversos marsupiales australianos, en especial los macropódidos, y no todos, en función de la velocidad. Lo que es cierto es que, como señalan O'Connor et al. (2014), ni es tan frecuente que dichos animales se sirvan de la carrera, ni se les puede entender únicamente como bípedos. Para algunos autores, su adscripción únicamente a esa actividad locomotora, sería pues totalmente discutible. Ocurriría lo que en muchas especies de primates, que se adscriben a uno de los grandes tipos generalistas de locomoción, pero que dicha adscripción representa, en el mejor de los casos, su actividad locomotora predominante, pero en absoluto la única, como demuestra cualquier etograma. No obstante cabe destacar una diferencia importante: en los primates la transición de un sustrato locomotor a otro se suele dar en función del sustrato más que de la velocidad.

Por supuesto que hay formas de marsupiales de la misma área geográfica, que podrían denominarse “canguroides”, por la reducción de las extremidades anteriores con respecto a las posteriores, a los que no es aplicable el esquema de locomoción referido. Debe recordarse que existen marsupiales australianos de apéndice caudal muy reducido, bípedos, en los que este no juega obviamente ningún papel en la locomoción. Un ejemplo sería el quokka (*Setonix brachiurus*), que no deja de ser un macropódido (Casinos et al., (2016)).

En su trabajo O’Connor et al. (2014) pusieron especial énfasis en el análisis de la locomoción de los canguros a baja velocidad. Su trabajo se centró en una especie particular de macropódido, el canguro rojo (*Macropus rufus*). En realidad su análisis es, en última instancia, únicamente válido para los representantes de dicha familia, dotados de una cola con una fuerte musculatura, y para la especie en concreto.

En el canguro rojo el movimiento a baja velocidad implica un tipo de locomoción que se puede calificar de “pentápodo”; la cola toma contacto con el suelo en una secuencia de sucesión con las patas anteriores y las posteriores. O’Connor et al. (2014) midieron la fuerza que la cola puede ejercer sobre el sustrato en unos pocos ejemplares de la referida especie y hallaron que dicho apéndice podía generar tanta fuerza propulsora como la que generaban las cuatro patas. Dichos resultados evidencian que el salto bípedo de dichos animales debe implicar necesariamente una fuerza impulsora

de las extremidades posteriores muy fuerte, las únicas implicadas, lo que implica un tipo de bipedismo muy particular.

1.3 Bipedismo humano

Es innegable que el bipedismo en cualquier grupo de vertebrados terrestres es una actividad locomotora derivada. En consecuencia, es importante formular una hipótesis sobre de qué otro tipo de locomoción proviene en cada una de las situaciones. En el caso de los humanos hay un consenso mayoritario entre los especialistas en considerar que el cuadrupedalismo terrestre sería el tipo de locomoción a partir del que habría derivado el bipedismo humano. Existe, no obstante, también una hipótesis alternativa que pone el acento sobre el cuadrupedalismo arbóreo; en ese caso concreto la idea es que el abandono del cuadrupedalismo por el bipedismo, se habría dado por una necesidad de estabilidad sobre ramas flexibles, con una fuerte recuperación elástica al moverse un animal de cierto peso sobre ellas. Si se busca un símil entre las especies actuales, sobre como hubiera podido ser el antecesor, innegablemente cuadrúpedo, en el primer caso sería el tipo babuino y en el segundo, el morfo orangután.

En otro momento se revisitará la idea de que ese cuadrupedalismo arbóreo ancestral, se podría haber combinado con la capacidad de trepar.

i. Origen

En lo referente al origen del bipedismo, ya estrictamente en los homínidos, la mayor parte de los autores están de acuerdo en que los australopitécinos, tanto los gráciles (*Australopithecus africanus*,

Australopithecus afarensis) como los robustos (*Paranthropus robustus*, *Paranthropus boisei*), eran bípedos en grado más o menos variable. Las huellas de Laetoli, analizadas en esta memoria de tesis, que se remontan a unos 3.7 millones de años (M.a.) y que son hasta la fecha la primera muestra inequívoca de bipedismo humano, han sido interpretadas como pertenecientes a *Australopithecus afarensis*.

El punto de vista tradicional sobre el origen del bipedismo humano, implicaba, desde un punto de vista gradualista, su consideración como un proceso lineal y progresivo hasta alcanzar la locomoción bípeda que practicamos. No obstante, en la actualidad tiende a abrirse paso nuevas interpretaciones surgidas de la posibilidad de aceptación de un grado importante de diversidad locomotora bípeda en los homínidos basales (Harcourt-Smith y Aiello (2004)). La consecuencia directa es plantearse la pregunta de si realmente el bipedismo de la estirpe humana tuvo un origen único o no; si realmente existió una gradación única precediendo al patrón locomotor de *Homo sapiens*. Es desde este planteamiento que se consideran detalles que, en principio, parecían carentes de importancia. Por ejemplo, ciertas diferencias estructurales en el pie de *A. afarensis* y *A. africanus*. En la primera de dichas especies el dedo gordo sería todavía oponible, mientras que en la segunda ya no, lo que podría interpretarse como el indicio de una doble tendencia evolutiva y paralela del bipedismo homínido. Dar respuesta o, al menos, arrojar luz a la pregunta de si la adaptación al bipedismo humano fue una transición lenta y progresiva o bien tuvo

diferentes orígenes y estos fueron súbitos será uno de los objetivos de esta memoria.

ii. Evolución

Para entender la evolución de la marcha bípeda de la estirpe humana, una ineludible fuente de información son las rastrilladas fósiles que se han encontrado hasta el momento. Lockley et al. (2008) han hecho una revisión sintética de dichas icnitas. En total citan 63 restos, que van desde el Plioceno (3.7M.a.) hasta el Holoceno (1.800 a.c). Además de las ya mencionadas de Laetoli, cabe citar, inmediatamente posterior, otra rastrillada africana del Pleistoceno inferior (alrededor de 1.5M.a.) atribuible a *Homo erectus*, que se revisará con detalle en otro apartado. Del Pleistoceno medio tan solo se conoce la de Roccamonfina (provincia de Caserta, Italia; unos 350.000 años), que ha sido objeto especial de estudio en esta memoria por sus peculiares características. La rastrillada de Roccamonfina se adscribe a *Homo erectus/Homo heidelbergensis* y hasta hace muy poco era la más antigua fuera de África. Ahora ese honor recae en el reciente hallazgo de Happisburgh, Reino Unido (Ashton et al. (2014)), con una antigüedad de 850.000-900.000 años, de acuerdo con la arqueología asociada.

iii. Homo sapiens

Una simple ojeada general a un esqueleto humano, si se compara con el de un primate que le sea relativamente cercano como el de un gorila o un chimpancé, ofrece claramente una idea de las diferencias. Dichas diferencias están generalmente relacionadas con la locomoción bípeda del ser humano actual en mayor o menor medida.

En lo que respecta al esqueleto humano, al comparar los dos pares de extremidades, se percibe con claridad que las piernas son mucho más largas que los brazos, situación que no se da en el caso de los ejemplos de primates no humanos antedichos. Cabe decir que las extremidades posteriores no son totalmente verticales, ya que el fémur humano moderno presenta una trayectoria oblicua en el sentido medial, lo que aproxima las rodillas entre sí, situándolas consecuentemente muy cercanas a la vertical del centro de masa. En el pie, el primer dedo no es oponible respecto al resto y presenta una importante curvatura, tanto en el plano vertical como en el horizontal. Veremos que este tipo de pie es de suma importancia para comprender la energética de la locomoción humana. Así mismo, la pelvis humana es más corta y más ancha. La caja torácica más estrecha. El foramen magnum, u occipucio, tiene una posición totalmente ventral. La columna vertebral presenta mucha más curvatura, con dos convexidades, o cifosis, en las regiones torácica y sacra, y dos concavidades, o lordosis, en la regiones cervical y lumbar. El conjunto de esos cambios esqueléticos conlleva una

redistribución de la masa ósea, de manera que en los humanos actuales se hacen más ligeros los brazos y la caja torácica, y más pesados los huesos de la pierna.

Algunos de estas características se adquieren a lo largo de la ontogenia, de modo que en un humano recién nacido no son ni de lejos evidentes. Un niño de corta edad tiene los brazos proporcionalmente más largos que un adulto. Mientras que las mencionadas cifosis se consideran curvaturas primarias, ya que el niño nace con ellas, las lordosis son secundarias, ya que se adquieren posteriormente. Del mismo modo que el bebé tan solo es capaz de sostener su cabeza cuando se ha completado la lordosis cervical, existe una asociación parecida entre la capacidad de caminar y la aparición de la lordosis lumbar.

Aunque aplicar la ley biogenética fundamental de Haeckel en términos estrictos está muy desacreditado, lo cierto es que cierta recapitulación suele existir en determinadas circunstancias entre los juveniles de una especie y los adultos de los antecesores. Esta asunción se ha aplicado para intentar explicar la locomoción bípeda primitiva del linaje humano, a través de la de los niños de la especie moderna. Con frecuencia se señala el hecho que el famoso ejemplar de *Australopithecus afarensis* “Lucy” se asemejaba mucho más, desde el punto de vista morfológico, a un niño que a un adulto moderno. Su estatura (1.1 m) se corresponde más o menos a la de un infante de 5 años, mientras que su peso (alrededor de los 30 kg) se aproxima al de uno de 8-9 años. “Lucy”, a pesar de su

consideración como australopiteco grácil, tenía un cuerpo más bien corpulento, en comparación con la media actual, de piernas más bien cortas, como sucede en nuestros niños, como ya se ha indicado. La supuesta desventaja inherente a la cortedad de las piernas de “Lucy”, la debería tener también un niño, ya que la proporción extremidad/cuerpo es casi idéntica. En consecuencia, desde ese punto de vista de similitud morfológica, puede intentar investigarse la eficacia del bipedismo de dicho australopiteco, en función de que la del niño lo sea o no (Heglund y Schepens (2003)).

El caminar infantil se ciñe a la reconversión energética del modelo pendular que caracteriza el caminar del ser humano moderno. Complementariamente, cuando un niño corre, la recuperación elástica no parece que sea menos eficiente que la del adulto. Estas cuestiones se verán en detalle más adelante. Si existe alguna diferencia, se reduciría a las etapas más primeras de la vida. El resto es puramente un efecto de tamaño. En definitiva, no hay diferencias sustanciales cuando se compara la etapa infantil con la edad adulta, en cuanto a eficacia mecánica o energética y los mecanismos mecánicos que describen la locomoción son análogos. Como único signo de “primitivismo” se podría interpretar el hecho de que el niño tienda a disminuir la longitud de los pasos, y a aumentar su frecuencia, cosa que también se da en el desplazamiento bípedo de los primates no humanos, como veremos.

Una pregunta que puede plantearse aparte sería hasta qué punto se podría forzar el símil entre el fósil “Lucy” y un niño. Ahora bien, lo

que parece evidente es que asociar bipedismo torpe con piernas cortas, no tiene fundamento.

En ese sentido, Raichlen et al. (2010) en un análisis biomecánico sobre la rastrillada de Laetoli, han concluido que el tipo de bipedismo del que se ha dejado testimonio, podría no ser fundamentalmente diferente del actual, de forma que la locomoción bípeda humana, tal como se conoce, con las piernas erguidas podría ser anterior a la propia aparición del género *Homo*. De todas maneras, y usando un modelo de similitud dinámica Raichlen et al. (2008) concluyeron que la longitud del paso no es una fuente suficientemente fiable para discernir si realmente los homínidos que dejaron esas huellas fósiles eran capaces de caminar con las piernas extendidas o flexionadas como un chimpancé.

Higgins y Ruff (2011) plantearon la cuestión a propósito de los neandertales, de los que normalmente se asume que tenían las extremidades más cortas que el ser humano actual. El modelo que elaboraron predeciría que la menor longitud podría ser una desventaja para caminar sobre un terreno plano, pero no en lugares de pendiente, donde se desplazarían con la misma frecuencia de pasos que *Homo sapiens*. La ventaja residiría en que presentarían menores índices crurales (el índice crural se calcula como la razón entre la longitud del muslo y la total de la pierna). La hipótesis asume que los neandertales consumirían gran parte de su tiempo de desplazamiento en un paisaje más bien de naturaleza montañosa.

1.4 Bipedismo en otros primates

Los primates son un orden de mamíferos con una amplia variabilidad de tipos de locomoción, entre los que se incluye el bipedismo (O'Neill y Schmitt (2012) y Rollinson y Martin (1981)). *Homo sapiens* no es la única especie actual de primate capaz de desplazarse de esa manera. La comparación entre el bipedismo humano y el de otros primates, resulta pues interesante y adecuada. Un buen ejemplo comparativo sería el del mono capuchino pardo (*Cebus apella*). Se trata de un platirrino (primate americano) cuya actividad locomotora normal es cuadrúpeda. Sin embargo se pone a caminar sobre dos patas cuando tiene necesidad de transportar algo (Demes (2011)).

La lista de especies de primates no humanos que pueden recurrir al bipedismo es bastante amplia. Cabe citar en ella el chimpancé (*Pan troglodytes*), el bonobo (*Pan paniscus*), el gibón (*Hylobates* sp.) y diversos macacos (*Macaca* sp.) o babuinos (*Papio* sp.). Ahora bien, los estudios biomecánicos con diferentes técnicas, que incluyen filmaciones, electromiografías, plataformas de fuerzas o galgas extensométricas, muestran que ciertas especies de primates capaces de practicar el bipedismo presentan características muy diferentes. Entre ellos se cuentan tanto primates del viejo mundo o catarrinos (orangután, chimpancé) como alguno del nuevo mundo o platirrino (el mono araña, *Ateles* sp.). Su locomoción bípeda es más comparable a la humana que la de otros primates. En todos esos casos se trata de formas trepadoras, de tal manera que, como

consecuencia de dichas observaciones, se ha emitido la hipótesis que trepar habría sido una actividad preadaptativa para el bipedismo humano (Fleagle et al. (1981))

¿Qué diferencia el caminar bípedo de todos ellos del que practica la especie humana actual? Hay un par características comunes a todos ellos. En primer lugar, que el movimiento implica la utilización de una flexión constante de dos de articulaciones de las extremidades posteriores, tanto la acetabular, existente entre la pelvis y el fémur, como la rodilla, entre fémur y tibia. En segundo lugar, otro rasgo compartido es el hecho de que en estos primates el bipedismo es siempre una solución para caminar, nunca para desplazarse rápidamente. No se ha registrado en ninguno de ellos algo que pudiera ser identificado con una carrera propiamente dicha, tal y como ha sido entendido previamente, es decir, que no existe carrera en la medida en que nunca tiene lugar una fase de elevación total de ambas extremidades, que es lo que ocurre en la especie humana moderna o, incluso, en las aves. Adicionalmente, aunque la velocidad sea baja, en general se desplazan mediante pasos cortos, lo que conlleva de forma correspondiente una frecuencia alta de paso. Quizá la única excepción serían los gibones. Su bipedismo se caracteriza por la posición mucho más erguida del tronco, de forma que se facilita que la vertical del centro de masa caiga sobre el área de sustentación.

Otra diferencia importante con respecto al caminar humano actual, es el mecanismo de ahorro de energía utilizado por *Homo sapiens*,

explicado a través del modelo pendular que será analizado en detalle más adelante. No hay ningún dato experimental que apunte o indique que el caminar bípedo de un primate no humano se ciña al citado modelo, también conocido como de péndulo invertido. Como se verá, ese modelo exige la reconversión de la energía cinética en potencial y viceversa y muy probablemente se debe a la flexión constante de las dos articulaciones comentada anteriormente. En consecuencia, lo más posible es que ambas energías, la cinética y la potencial, se hallen en concordancia de fase, que es, como se verá en su momento, lo que ocurre en la carrera humana. Este impedimento de ahorro energético sería un impedimento importante para la optimización del bipedismo en especies no humanas, por lo que no es sorprendente que tal tipo de locomoción no haya pasado de ser una actividad puntual. En este sentido podemos considerar el bipedismo humano como altamente desarrollado a nivel de conservación energética, lo que otorga importantes ventajas respecto al resto de especies bípedas no humanas.

Cuestión aparte son los experimentos que han mostrado que un cierto adiestramiento le permite al bipedismo adquirir características que, al menos en una especie, el macaco japonés (*Macaca fuscata*), se aproximarían más a las de la situación humana. Por ejemplo, las citadas articulaciones están mucho más extendidas en los macacos entrenados que en los no entrenados, lo cual redundaría en un alargamiento del paso y una consiguiente disminución de la frecuencia (Hirasaki et al. (2004)). Cabría preguntarse si en ese caso, a pesar de ser una adaptación artificial y

producto de la habituación, pudiera funcionar mínimamente el sistema pendular de reconversión energética que aplica en humanos.

1.5 Dinámica del bipedismo humano actual

i. Caminar

Sí se filma el caminar de una persona, se puede ver que desde el punto de vista de la posición de los pies, un ciclo completo del caminar humano implica las siguientes fases en bucle: 1, doble apoyo; 2, apoyo simple con el pie derecho; 3, apoyo simple con la pierna derecha recta; 4, doble apoyo; 5, apoyo simple con el pie izquierdo; 5, apoyo simple con la pierna izquierda recta; 6, doble apoyo. Por razones que se verán a continuación, es muy importante marcar algún punto de referencia en el cuerpo, ya sea, por ejemplo, la parte superior de la cabeza, o el centro de masas, que se halla en la región abdominal. Un análisis de la filmación permite ver que cualquiera de esos puntos de referencia marcados no habrá seguido una trayectoria rectilínea en las sucesivas fases del caminar de la persona que se analiza, sino que se habrá movido en sucesivos arcos de círculo. En el caso concreto del centro de masas, por ejemplo, que es el más importante punto de referencia desde el punto de vista mecánico, se ve claramente la referida oscilación vertical. Si se toma en consideración un adulto estándar, dicha oscilación puede llegar a ser de algunos centímetros comparando su posición en la fase de doble apoyo y la fase de apoyo con la pierna recta, que cuando se alcanza la máxima altura del centro de masa.

Al producirse el movimiento vertical, el valor de la energía potencial debe hacerlo en concordancia. En definitiva, teniendo en cuenta la fórmula de la energía potencial ($E_p=mgh$), puede

calcularse el margen de oscilación de dicha energía, en función de la masa del individuo y la oscilación del centro de masas. El principio de conservación de la energía exige que haya una conversión de la disminución de energía potencial en alguna otra, ya sea en energía cinética o en pérdidas en forma de rozamiento. En definitiva, la energía potencial que disminuye cuando el centro de masa desciende, se transforma en energía cinética, de tal manera que cuando el valor de energía potencial sea mínimo, el de cinética será máximo, lo cual implica un máximo de velocidad según la relación que define la energía cinética ($E_c = \frac{1}{2} mv^2$). Se asume que desde el punto de máxima altura del centro de masas, se produce literalmente una caída, con una aceleración que no puede ser mayor que g , la aceleración gravitatoria en la superficie de la Tierra. El mecanismo anteriormente descrito corresponde a un modelo de péndulo invertido. Es por esta razón que ese modelo del caminar humano, que se supone el más ajustado a la realidad, se denomina “modelo pendular” (Cavagna et al. (1977)).

Aunque no exista una reconversión total de la energía potencial en energía cinética, y viceversa, debido a las pérdidas por rozamiento, el sistema permite un importante ahorro energético en forma de conservación de la mayor parte de la energía mecánica característico del caminar humano. Por supuesto cabe destacar que siempre será necesario inyectar energía al sistema para que el centro de masas remonte a cada paso.

La oscilación vertical del centro de masas no se produce en los primates no humanos que son capaces de llegar al bipedismo, y eso precisamente es lo que les resta mucha eficacia.

La cinética del caminar humano comentada es conocida desde hace más de un siglo, gracias a las fotografías seriadas conseguidas por Étienne Marey, bastante antes de la invención de la filmación. Sin embargo la interpretación dinámica es muy posterior (Casinos (2018)).

ii. Correr

En el momento en el que un ser humano necesita apresurarse dos estrategias aparecen como válidas: puede aumentar la longitud, la frecuencia del paso o incluso ambas a la vez. El aumento de la longitud del paso tiene un límite fisiológico y habitualmente no supera la longitud de la pierna. Hay personas que llegan hasta ese límite, mientras que otras llegan mucho antes a la solución de aumentar la frecuencia del paso. Pero es obvio que una u otra táctica no permite seguir caminando con un incremento indefinido de la velocidad. A partir de cierto umbral de velocidad, de forma automática, se pasa de caminar a correr. Es un problema de automatismo, en el sentido más literal del término. Para un ser humano adulto actual el umbral de referencia está en los 3 m/s, aproximadamente. La razón de que haya un límite de velocidad al caminar es que superados los citados 3 m/s, el caminar se hace

energéticamente inviable. Inversamente, por debajo de esa velocidad no resulta ventajosa la carrera. Este hecho puede ser ilustrado con la característica forma de desplazarse de la marcha atlética, un caminar a alta velocidad por encima del umbral y en el que se fuerza al individuo a continuar con las fases descritas del caminar. Esta práctica es conocida por su dureza ya que habitualmente caminar a esas velocidades dista mucho de ser la forma más eficiente.

El modelo pendular de interpretación del caminar humano se ajusta, de forma bastante aproximada, a esa velocidad límite que se ha comentado. Un pequeño cálculo lo muestra así. Un adulto estándar puede fácilmente tener una pierna que alcance una longitud de 0.9 m. Aplicando el referido modelo pendular, eso es equivalente a asumir que su extremidad se moverá según arcos de círculo con un radio de longitud equivalente. Estos radios de mayor longitud pueden medirse para el centro de masas o cualquier otro punto de referencia corporal. Como la aceleración que supone caer a partir del punto de máxima altura no puede ser superior a g y en un movimiento circular la aceleración es igual a $a=v^2/r=g$. Si le damos a r el valor de 0.9m mencionado antes, se obtiene que la velocidad máxima al caminar, según el modelo pendular, debe ser igual de unos 2.97 m/s, un valor casi idéntico al mencionado anteriormente de 3 m/s para el umbral.

La transición de caminar a correr, a partir de los 3 m/s, se hace de forma abrupta. Eso se refleja muy bien considerando el factor de apoyo correspondiente a cada una de esas dos actividades

locomotoras. El factor de apoyo es el porcentaje del ciclo de tiempo (es decir, el tiempo que tarda un pie a volver a la posición originaria) durante el cual una determinada extremidad está en contacto con el sustrato. Pues bien, al caminar el factor de apoyo de ambos pies es bastante mayor 0.5. Esto es, los pies están en contacto con el suelo más de la mitad del tiempo en un ciclo dado. Contrariamente, los valores que se alcanzan corriendo son muy inferiores a 0.5, ya que al correr el contacto con el suelo se da de forma puntual en movimientos de batida y reimpulso. De tal manera, valores de entre 0.6 y 0.7 son los normales mientras se camina mientras que corriendo el rango de valores es entre 0.25 y 0.4. Esos valores tan bajos son debidos a la existencia de la llamada fase aérea, entendiéndose como tal la también llamada fase de suspensión total, en la que ninguno de los dos pies está en contacto con el suelo.

Está normalmente admitido que el paso abrupto de caminar a correr supone que un valor de factor de apoyo de 0.5 no se da nunca de forma natural. Sin embargo hay una actividad física en la que se puede alcanzar dicho valor. Se trata del llamado “jogging”, el cual se desarrolla a una velocidad de 10 km/h, lo que es aproximadamente 2.78 m/s. Cabe destacar que tanto el “jogging” como la marcha atlética anteriormente citada son ejemplos en los que se fuerza artificialmente andar a velocidades anormalmente altas, muy cerca o por encima del umbral de velocidad en el que se iniciaría la carrera.

La carrera se diferencia por el caminar también por otras cuestiones. Por ejemplo, la flexión de la rodilla de la pierna que está en fase de apoyo, cosa que no ocurre al caminar. Pero sin duda el cambio más profundo es el que se da desde el punto de vista energético, ya que desaparece totalmente la oposición de fase entre los máximos de energía potencial y energía cinética. Lo que acontece es un cambio en el balance energético y los mecanismos de conservación energética en el que la energía cinética se almacena en forma de energía elástica. Si el caminar implica mecanismos de conservación energética de tipo pendular, el correr emplea mecanismos de conservación energética elásticos, de forma similar a los de un muelle.

El mecanismo de conservación energética en forma de energía potencial elástica se produce en los diversos tendones que hay en la pierna, especialmente el tendón de Aquiles, en el que se insertan los músculos de la pantorrilla. También entra en acción el tejido blando de la planta del pie. En ese contexto, el arco plantar del pie humano, que está sostenido por una serie de ligamentos, es muy importante. La ausencia de ese arco produce una pequeña patología conocida con el nombre de “pie plano”, patología que causa fatiga. La causa es la disminución en el porcentaje de energía elástica almacenada y, en consecuencia, un aumento importante del consumo energético requerido para correr.

En resumen, la locomoción del ser humano actual tiene un alto coste energético y ésta es posible gracias a la existencia de los dos mencionados sistemas de reconversión energética, el pendular al

caminar y el almacenamiento de energía elástica al correr. Con independencia de cuál sea el mecanismo que permite el ahorro energético, debe ser tenido en cuenta que la transferencia no implica nunca una eficiencia del 100%, por lo que en cada ciclo el individuo necesita inyectar energía adicional (Alexander (1992)). Por lo que hace al origen filogenético de ese mecanismo que hace posible la carrera, Hatala et al. (2016) han mostrado recientemente que la planta del pie en arco estaba ya presente en *Homo erectus*. La oscilación vertical del centro de masas, que refleja el movimiento de péndulo invertido, es probablemente mucho más antiguo.

iii. Locomoción en pendiente

El modelo pendular, con las limitaciones vistas, se asume para un caminar horizontal pero no siempre el desplazamiento se efectúa por supuesto de esa manera. A veces es necesario subir o bajar una pendiente.

En el supuesto que el individuo suba una pendiente, eso implica ganar altura y, por consiguiente, energía potencial. Por el repetidamente referido principio de conservación, se perderá energía cinética, lo que se traduce en una pérdida de velocidad. En caso de que el sujeto quiera mantener la velocidad, mucha más energía deberá ser introducida al sistema, ya que a la vez habrá que levantar el centro de masas debido a la oscilación pendular y debido al aumento de gradiente por la pendiente. Es algo que se

experimenta normalmente al subir una cuesta, se adapta una estrategia de disminución de velocidad acortando la longitud y/o la frecuencia de los pasos. En la situación inversa, en el descenso de una pendiente, se perderá altura, y con ella energía potencial. Para compensar se incrementará la energía cinética, es decir, se producirá una aceleración. Si la pendiente es fuerte y no se es cuidadoso, el aumento de velocidad puede comportar un riesgo de caída. ¿Cuál es la manera de evitarlo? Frenar. Desde el punto de vista energético lo que sucede es que los músculos absorben energía, o lo que es lo mismo, se produce lo que se denomina trabajo negativo disipando energía en forma de rozamiento y calor. (Casinos (2018)).

Por todo lo dicho parecería lógico que el mínimo gasto energético coincidiera con el caminar horizontal. Sin embargo los datos experimentales demuestran que no es así. El hecho se conoce desde hace bastantes décadas, gracias a las investigaciones de un fisiólogo de la Universidad de Milán, Rodolfo Margaria, fundador a su vez de una importante escuela de especialistas en locomoción, especialmente humana. Los experimentos llevados a cabo por Margaria (veáse, por ejemplo, Margaria (1976)) encontraron que el mínimo gasto energético cuando un ser humano moderno camina, ocurre cuando lo hace con una ligera pendiente, de aproximadamente el -10%.

Trabajos experimentales llevados a cabo con posterioridad, han mostrado que el gradiente ligado a un mínimo gasto energético no tiene un valor concreto sino que implica en realidad un rango de variación que, a su vez, es independiente de la velocidad. Minetti et

al. (2002) mostraron que dicho rango de variación está entre los -10% y -20% de pendiente, incluso corriendo. Dado que todos los resultados hasta ese momento se habían obtenido en condiciones completamente experimentales, incluyendo una cinta sin fin, Rue and Kramer (2017) abordaron la cuestión haciendo caminar a los sujetos sobre un sustrato fijo. Sus resultados diferían en muy poco de los obtenidos anteriormente, dado que el rango de variación era entre -11% y -20%. En lo que respecta a las posibles variables, Kramer (2010) halló que la combinación de masa corporal, sexo y zancada, contribuía a explicar un 87% de la variabilidad en el gasto energético sobre un sustrato no horizontal.

Parece razonable que exista dicha variación, dadas las diferencias morfológicas entre individuos. Una mínima observación muestra una importante variabilidad no solo en la altura de los adultos, sino en la longitud de la pierna y/o el paso. En esta situación, cabía preguntarse la razón de esa variación y si existía algún parámetro que pudiera reflejarla. Para añadir más complejidad a la discusión, otro trabajo de Minetti (1995) había demostrado que en gradientes positivos el camino más óptimo energéticamente no siempre es el más recto entre dos puntos, sino que usando una estrategia de trayectoria zigzagueante se podía minimizar el consumo energético al caminar contra gradientes no tan positivos, esto es, se hacía mayor trayectoria pero de menor coste energético. Para arrojar luz a estos asuntos, Saborit y Casinos (2015) demostraron en un modelo matemático que analiza el balance de energía mecánica en locomoción en gradientes, que existe un único parámetro, denominado K , definido como la razón entre la longitud de la

pierna y la de la zancada, que es capaz de predecir para cada sujeto cuál será su gradiente óptimo, siempre en el entorno de ese -10%. Adicionalmente se demostró que un individuo es capaz de, aplicando variaciones en la longitud del paso, extender ese valor de gradiente óptimo a todo un rango, sentando una base teórica para los resultados experimentales previamente conocidos.

En trabajos posteriores que serán vistos en detalle en esta memoria, también se define el rango de valores que se pueden denominar “confortables” para conseguir un bajo consumo de energía. El modelo, a pesar de ser definido en *Homo sapiens*, no contiene ninguna asunción ni requisito específico para dicha especie, luego podría ser aplicado a otras especies fósiles del género *Homo*, asumiendo la hipótesis que los individuos ajustan sus pasos a fin de minimizar los costes energéticos (Alexander (1980) y Alexander (1984)). Dicha hipótesis parece cumplirse no únicamente al caminar, sino también al correr. (Rathley and Wall-Scheffer (2017)).

iv. Energética y registro fósil

Tanto la longitud de la zancada como la de la pierna debe ser muy tenida en cuenta en el marco de la evolución de los homínidos fósiles. Resultados obtenidos por Steudel-Numbers et al. (2007) demuestran que la posesión de piernas más largas tiende a minimizar el coste locomotor, aunque no existe una relación lineal entre las dos longitudes antes referidas.

En los últimos años se han desarrollado diferentes investigaciones y se han propuesto diferentes hipótesis sobre el coste energético de la locomoción en las especies fósiles de homínidos. Por supuesto no siempre resultan coincidentes. Por ejemplo, Kramer y Eck (2000) investigaron la locomoción de *Australopithecus afarensis*, tomando como referencia las proporciones esqueléticas del espécimen AL 288-1 'Lucy', en comparación con una mujer moderna modelizada. De acuerdo con esos resultados, al caminar 'Lucy' gastaría menos energía que la mujer actual objeto de simulación; por su parte la velocidad de transición entre el caminar y el correr del mismo ejemplar AL 288-1 podría ser significativamente menor que la de los humanos actuales.

Sellers et al. (2005) llevaron a cabo una estimación, utilizando el esqueleto de 'Lucy' y la rastrillada de Laetoli, mediante simulación robótica, del paso al caminar que podía resultar más eficiente. Dichos autores concluían que la especie de homínido correspondiente era un bípedo totalmente eficiente.

Raichlen et al. (2008) compararon las longitudes de los pasos de la pista de Laetoli con los de los humanos modernos y chimpancés. Los resultados no eran concluyentes, ya que no aclaraban con cuál se presentaba mayor similitud; concluían que el estudio de la longitud de los pasos no era suficiente para formular una hipótesis sobre cómo eran las posturas locomotoras de los homínidos basales.

Studel-Numbers (2005) en su investigación puso el acento sobre la importancia del alargamiento de la pierna en la evolución de los homínidos; a su parecer ese alargamiento podía ser la causa de las

diferencias en el coste de transporte entre una hembra de *Homo erectus* y AL 288 pudieran implicar hasta un 50% de reducción.

El hecho de que el repetidamente mencionado espécimen de *Australopithecus affarensis* AL 288 fuera una hembra, ha determinado muchos aspectos de los estudios comparados en el tema presente. Además, la velocidad de desplazamiento de las hembras de las especies de homínidos merecería un análisis particular, dado que aquel coste energético es inseparable a los costos de reproducción y está a ellos asociado. Así, Wall-Scheffer y Myers (2013) mostraron que el coste energético se incrementaba en una hembra preñada debido a la adición frontal de peso que implicaba el embarazo.

Por supuesto que el transporte de los bebés tiene que ser también considerado. Como consecuencia el estudio del coste energético de la locomoción en los homínidos fósiles, en términos poblacionales, y considerando las diferencias sexuales, puede ser muy importante para explicar algunos aspectos de la expansión geográfica de los antepasados humanos.

2. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA

2.1 Objetivos

La locomoción bípeda humana es una habilidad que adquirimos a muy temprana edad y, tal vez por ello, damos por seguras una serie de asunciones que, a medida que son testadas o analizamos con profundidad, descubrimos que no siempre son válidas o bien son directamente contra-intuitivas. A lo largo de la introducción se ha desgranado el origen de la locomoción en diferentes especies y sus distintas especificidades, no obstante, el principal objetivo de esta memoria de tesis es arrojar más luz sobre la locomoción bípeda en humanos modernos y su aplicabilidad en homínidos.

Se ha visto anteriormente como algunos experimentos referentes a la locomoción humana han hallado resultados notables no directamente explicados por un adecuado contexto teórico. Por ejemplo, el hecho de que el mínimo consumo energético para humanos andando a baja velocidad se produzca con un gradiente negativo de alrededor el -10% es un resultado notable y no trivial, que sin embargo, no tiene una explicación formal más allá de su pura medición experimental. Otros resultados experimentales incluso han hallado resultados aparentemente en contradicción, como el hallazgo de que dicho mínimo no aplica a un solo valor de gradiente negativo sino a todo un rango. Finalmente y a modo de ejemplo paradigmático, el resultado aportado por Alexander en el que se demuestra que el camino energéticamente óptimo entre dos puntos en un gradiente positivo no siempre es el camino directo entre los dos puntos sino una trayectoria zigzagueante demuestra

que la energética de la locomoción bípeda es un problema complejo del cual, a pesar ser una actividad que efectuamos de manera natural desde tempranas edades, no tenemos un entendimiento completo ni un marco teórico adecuado.

El principal objetivo de esta memoria será, por consiguiente, dotar a la problemática de la locomoción bípeda humana de un marco teórico que intente explicar y reconciliar los numerosos resultados experimentales, en aparente contradicción, así como proveer de nuevas herramientas analíticas para extrapolar y poder comparar la locomoción entre diferentes grupos de humanos modernos y/o usar estas herramientas para comparar el bipedismo moderno con el de homínidos. El desarrollo de los objetivos de esta tesis ha ido evolucionando a medida que los hallazgos se han sucedido y por ello, las respuestas obtenidas han sugerido nuevas preguntas. En este sentido, el desarrollo secuencial de un marco teórico ha permitido preguntarse posteriormente sobre la naturaleza de los hallazgos y su aplicabilidad a diferentes grupos.

El trabajo de Saborit et Casinos (2015) sienta las bases teóricas de la tesis e insta un marco de referencia sobre el cual el resto de preguntas e hipótesis emergen. En dicho trabajo que será cubierto en detalle más adelante, un modelo matemático de análisis mecánico de la locomoción es presentado y su desarrollo lleva al hallazgo de un parámetro adimensional K , definido en función de la longitud de la pierna y la longitud del paso de un sujeto. Se demuestra teóricamente como el gradiente óptimo de un individuo que se mueve dentro de una trayectoria con gradientes está definido

unívocamente por este parámetro K, definido a su vez por parámetros fisiológicos medibles del sujeto. El hallazgo de dicho parámetro y su rol vital sirve de propulsor para el resto de preguntas que serán abordadas en esta tesis como los posibles valores que puede tener este parámetro para los humanos modernos, si cualquier valor es posible, si este valor es consistente entre diferentes grupos de humanos o si puede ser usado y extrapolado a homínidos a fin de comparar su bipedismo con el de los humanos modernos.

El objetivo último una vez definido todo el contexto de aplicabilidad de este parámetro e introducido el marco teórico será arrojar luz a la pregunta mentada en el epígrafe anterior: ¿la locomoción bípeda tuvo un solo origen y se desarrolló paulatinamente o tuvo diferentes orígenes y evolucionó de manera divergente en diferentes especies de homínidos y momentos cronológicos? La introducción de este parámetro parece dar las herramientas suficientes como para realizar un análisis comparativo de los registros fósiles a fin de analizar su evolución a lo largo del tiempo y, por ende, ver si su valor ha sufrido cambios abruptos, variaciones ligeras o bien se ha mantenido siempre en valores constantes.

2.2 Estructura de la tesis

Para alcanzar los objetivos mencionados anteriormente, esta tesis está estructurada en tres capítulos que siguen un hilo conductor: base teórica, medición experimental y aplicación. Cada capítulo o sección de capítulo tendrá su propia introducción, exposición de resultados y discusión específica de los mismos.

En el primer capítulo se presenta el análisis energético de la locomoción en gradiente y se construye el modelo matemático y los parámetros clave emergen de las ecuaciones. El primer capítulo está asociado al artículo publicado *Parametric modeling of human gradient walking for predicting minimum energy expenditure*; G.Saborit and A.Casinos (2015).

En el segundo capítulo se presentan los resultados de las mediciones del parámetro K en humanos modernos ya que fisiológicamente éste puede presentar limitaciones en sus valores, así como diferentes valores medios para diferentes grupos de edad o sexo.

El tercer capítulo está estructurado en dos subsecciones; la sección primera contiene el análisis de las huellas fósiles en Roccamonfina, Italia, así como la aplicación del modelo analítico para determinar el parámetro K del homínido. Esta sección está asociada al artículo publicado, *A dynamic analysis of Middle Pleistocene human walking gait adjustment and control*; G.Saborit et al. (2019). La sección segunda contiene diferentes análisis de huellas fósiles famosas como Laetoli, Ileret o Happisburgh.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3. Materiales y métodos

Esta tesis se estructura en tres grandes capítulos: el modelo analítico energético de locomoción en gradiente, la medición del parámetro K en humanos modernos y la aplicación del modelo teórico a diferentes registros fósiles de homínidos, teniendo cada parte sus propios materiales y métodos debido a su naturaleza.

El método empleado para la elaboración del modelo matemático, desarrollado en el capítulo uno, es el análisis de las diferentes componentes de energía mecánica involucradas en la locomoción en un gradiente y su posterior ponderación en función de su contribución al cómputo global de la energía mecánica del sistema. Para algunos pasos matemáticos se ha realizado una estimación a la solución cogiendo términos en primera aproximación viendo que los términos de magnitud mayor aportan variaciones despreciables al resultado final.

La generación de gráficos funcionales ha sido realizada con GNUPlot y los diagramas han sido extraídos y modificados con GIMP.

En el segundo capítulo, el experimento realizado para medir el parámetro K en humanos modernos, se siguió la siguiente metodología: se realizaron tres grupos de humanos adultos y adolescentes. A todos los grupos se les pidió que caminaran en cinco situaciones diferentes, iguales para todos ellos.

Un total de 95 sujetos humanos participaron voluntariamente en el experimento, distribuidos en tres grupos en función de su edad. El grupo 1 contenía humanos adultos y estaba constituido por 25 sujetos con una edad media de 24.8 ± 6.0 años. El grupo 2A contenía un total de 36 adolescentes humanos con una edad media de 12.8 ± 0.8 años. Finalmente el grupo 2B contenía un total de 34 adolescentes humanos con una edad media de 15.7 ± 0.7 años. La asignación de grupo se realizó en función de la edad declarada de los sujetos, por ello la dispersión de los grupos de adolescentes es pequeña, ya que la mayoría de ellos tenían edades parecidas. El grupo 1 contiene todos los adultos mayores de 18 años que participaron en el experimento, por ello tiene más dispersión de edad.

El diseño del experimento contiene cinco escenarios o situaciones que definirán como debían caminar los sujetos. El primer escenario, llamado escenario natural (NAT), consistía en pedir al sujeto que caminara sobre una pista sin inclinación tal y como está acostumbrado a hacerlo de manera natural y sin ningún condicionante o restricción. En los siguientes dos escenarios a los sujetos se les pidió que caminaran sobre una pista sin inclinación pero realizando pasos más cortos y más largos de lo que están acostumbrados de manera natural, no obstante, la longitud del paso debía ser todavía cómoda. Estos dos escenarios reciben el nombre de comfortable-corto (CC) y comfortable-largo (CL). Finalmente, en los dos últimos escenarios se pidió a los sujetos que caminaran con pasos anormalmente largos y cortos, de un modo que nunca realizarían de manera natural y que consideraran una mala estrategia

de locomoción. Estos dos escenarios reciben el nombre de incómodo-corto (IC) e incómodo-largo (IL).

Con los datos obtenidos para cada escenario, se define el rango de valores naturales y confortables para el parámetro K, así como el rango de valores a partir del cual K no está fisiológicamente permitido.

El experimento compartió metodología y material para todos los grupos. Todos los sujetos caminaron en una pista sin gradiente con calzado plano de calle para los cinco escenarios descritos anteriormente. Se permitió un calzado plano de calle a fin de no distorsionar el caminar natural de los sujetos, no obstante, solo se aceptaron sujetos cuyo calzado tuviera una suela de hasta 2cm.

Todos los sujetos adultos firmaron un documento de consentimiento informado para participar en el que se confirmaba que entendían los objetivos del experimento, sus métodos y decidían participar voluntariamente en él. Los sujetos podían abandonar libremente el experimento en cualquier momento durante el transcurso de la prueba si así lo querían, no obstante, ningún sujeto hizo uso de dicha prerrogativa. Los sujetos adolescentes firmaron un documento idéntico al de los sujetos adultos y, adicionalmente, proporcionaron un documento firmado por sus tutores legales en el que autorizaban al adolescente a participar en el experimento si así lo deseaba.

A cada sujeto participante en el experimento se le preguntó la edad y el sexo, y se le midió la altura, la longitud de las piernas y la distancia recorrida en cada uno de los cinco escenarios. La altura

fue medida con un altímetro médico, la longitud de las piernas fue medida con una cinta métrica identificando el acetábulo y midiendo su distancia hasta el suelo con la pierna recta y perpendicular a éste. Se adoptó como valor la media de la medición de ambas piernas. La distancia recorrida fue medida con una cinta métrica fijada sobre la pista a nivel por la que se pidió a los sujetos que caminaran.

A los sujetos se les pidió que caminaran según las condiciones de los cinco escenarios descritos durante cinco pasos consecutivos por encima de la cinta fijada a la pista. Primero caminaron de manera natural cumpliendo los requisitos del escenario NAT, posteriormente caminaron con pasos cómodos pero más largos y cortos que en el escenario anterior, cumpliendo los requisitos de los escenarios CC y CL, y finalmente caminaron con pasos anormalmente largos y cortos, cumpliendo los requisitos de los escenarios IC e IL.

Sobre el tratamiento de datos experimentales, para la correlación de variables se calculó el coeficiente r de regresión lineal. La comparación entre valores K entre grupos y sexos se realizó mediante una test ANOVA de una cola.

El objetivo del experimento, su alcance y metodología fue presentado al comité de bioética de la Universitat de Barcelona y fue aprobado el 11 de diciembre de 2014 bajo el caso con número de identificación IRB00003099.

Para el tercer capítulo en el que se aplica el modelo a registros fósiles de homínidos, nos focalizamos en analizar la pista A de

Roccamonfina, que puede ser dividida en tres secciones separadas por dos puntos de desvío de trayectoria.

Las mediciones fueron tomadas directamente sobre las pisadas de la sección central y final (pisadas 11-14 y 21-25 siguiendo la nomenclatura de Avanzini et al. 2008) a fin de trabajar con las pisadas consecutivas menos controvertidas.

Para cada huella se tomó la longitud de paso entre huellas consecutivas y la pendiente en un modelo digital del terreno. Este modelo digital tridimensional, DOM por sus siglas en inglés, de la pista A puede ser vista en la figura 6A y consiste en una nube de puntos producida con la técnica estereofotogramétrica como la usada por Favalli et al. (2012) o Remondino y El-Hakim (2006). El DOM se produjo con el software Agisoft Photoscan usando 343 fotografías de la pista que constituyeron una nube de más de 82 millones de puntos. La nube fue escalada y georreferenciada usando cinco puntos de control siguiendo las directrices de Tavani et al. (2016). El área total del modelo cubrió una superficie aproximada de 46m^2 , con una resolución media de 1.7 puntos/mm^2 que se ve incrementada hasta los 4.5 puntos/mm^2 en la zona de huellas (figura 6B).

La pendiente entre huellas consecutivas fue obtenida directamente del DOM con una precisión de centésima de grado. A fin de obtener la mejor precisión posible, se realizaron dos procesos de medición independientes con un total de cinco mediciones para cada huella. Se calculó el promedio de la pendiente entre huellas y, finalmente, se transformó el valor medido en grados a pendiente adimensional i ,

definida como la unidad de desplazamiento vertical por unidad de desplazamiento horizontal.

La longitud de paso, tomada directamente de la pista A, representa la distancia en superficie de una proyección horizontal del punto de referencia del talón y su intersección con una línea perpendicular desde el talón de la siguiente huella según el método de Wilkinson y Menz (1997).

Además del gradiente i , uno de los parámetros cruciales del modelo es el parámetro K , definido como la longitud de la pierna dividido entre la longitud del paso. Dada su definición, el valor de K está relacionado también con la altura a través de la longitud de la pierna. La expresión (24), sacada directamente del modelo, es la que define las condiciones que minimizan el consumo energético en la locomoción en gradiente dado que se equilibran los términos de consumo debido a la oscilación pendular del centro de masas con la energía potencial gravitatoria obtenida del gradiente:

$$mgl \frac{i}{k} \sqrt{\frac{1}{1+i^2}} + mgl \left(1 - \sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}} \right) = 0$$

Donde m es la masa del sujeto, g la constante de aceleración de la gravedad en la superficie de la Tierra, l es la longitud de la pierna, i el gradiente y K el parámetro definido anteriormente.

A fin de estimar estos parámetros para el sujeto de Roccamonfina, se simularon 1000 valores de masa del sujeto aleatorios siguiendo una distribución normal centrada en 66Kg con una desviación estándar del 10%, esto es, 6.6Kg. La estimación de 66Kg coincide con la media de masa para humanos en el Pleistoceno Medio según Ruff et al. (1997) y Will et al. (2018). La distribución obtenida, que iba a grandes rasgos desde los 40Kg hasta los 90Kg aproximadamente son consistentes con las variaciones geográficas y los dimorfismos sexuales introducidos por Ruff et al. (2002).

Posteriormente se aplicó el método de verisimilitud para obtener la mejor estimación de K. Para ello, para cada valor de masa de la distribución normal se estimó una longitud de pierna l en base a la ecuación alométrica que define la relación entre esos dos parámetros. Dicha ecuación tiene una pendiente de 1.092 y una intersección con el eje de 1.928 ($p < 0.001$, $R^2 = 0.573$). A continuación se simuló el gasto energético de la pista mediante la ecuación (24), después de quitar los términos mgl a fin de obtener el gasto energético por unidad de masa y unidad de paso con la K ajustada por método de verosimilitud. Este proceso se repitió para cada paso de la pista, manteniendo el valor de longitud de pierna estimado por verosimilitud.

Una vez la mejor estimación de la masa y longitud de pierna fue realizada, se usó en las ecuaciones alométricas que describen la relación entre la longitud de pierna y la altura en *Homos*. Para ello se usaron las relaciones de Trotter y Gleser (1952) y Wilson et al. (2010), que aportan relaciones para estimar la altura a partir de la longitud de pierna para diferentes grupos y sexos.

Para el resto de registros fósiles se realizaron cálculos de longitud de pie y paso basándonos en los datos y reconstrucciones de trabajos anteriores y realizando estimaciones basadas en imagen con GIMP.

4. INFORME DEL DIRECTOR

4. Informe del director

Como director de la tesis doctoral '*Modelización biomecánica de la locomoción bípeda en humanos y homínidos*' realizada por **Gerard Saborit González**, presento el siguiente informe sobre la contribución del doctorando en las publicaciones en coautoría que componen la tesis:

Capítulo 1:

Saborit, G., Casinos, A. (2015). Parametric Modeling of Human Gradient Walking for Predicting Minimum Energy Expenditure. *Computational and Mathematical Methods in Medicine*, ID 407156, <http://dx.doi.org/10.1155/2015/407156>.

Contribución del doctorando: Elaboración y desarrollo del modelo matemático, comparación con resultados experimentales preexistentes y generación de la discusión y conclusiones.

Acerca de la revista: *Computational and Mathematical Methods in Medicine* es una revista indexada Open Access con un factor de impacto de 1.545 según el Journal Citation Reports (JCR) de 2017 y una puntuación de 1.34 por CiteScore en su métrica de 2017.

Capítulo 3, Sección 3.1:

Saborit, G., et al. A dynamic analysis of Middle Pleistocene human walking gait adjustment and control. *Italian Journal of Geosciences*.
<https://doi.org/10.3301/IJG.2019.03>

Contribución del doctorando: Participación en la medición de las rastrilladas fósiles en Roccamonfina (provincia de Caserta, región de Campania, Italia), análisis de los datos y cálculo del parámetro K en base al modelo y generación de la discusión y conclusiones.

Acerca de la revista: *Italian Journal of Geosciences* es una revista indexada con un factor de impacto de 1.731 según el Journal Citation Reports (JCR) de 2017 y una puntuación de 1.44 por CiteScore en su métrica de 2017.

Barcelona, 31 de marzo de 2019

Dr. Adrià Casinos Pardos

5. CAPÍTULO 1

Modelo de locomoción en gradiente.

Artículo publicado disponible en el Anexo 1.

Gerard Saborit and Adrià Casinos. 2015
Parametric Modeling of Human Gradient Walking for Predicting
Minimum Energy Expenditure.
Computational and Mathematical Methods in Medicine
<http://dx.doi.org/10.1155/2015/407156>.

5.1 Introducción

La locomoción humana requiere energía para diferentes menesteres. Por ejemplo, en la locomoción en plano existen diferentes fases alternativas de frenado y aceleración. A pesar de que existe una transferencia de energía de tipo pendular, esto es, transformación de energía cinética del centro de masas del cuerpo en energía potencial gravitatoria y viceversa, esta transferencia no es completamente eficiente y por ello, supone solo un método de ahorro energético no perfecto. Teniendo en cuenta estas pérdidas energéticas y con el fin de compensarlas, a cada paso una pequeña cantidad de energía debe ser aportada al sistema (Cavagna et al. 1977; Cavagna y Kaneko, 1977).

En la locomoción en gradiente la situación cambia dependiendo de si se acomete un gradiente positivo o negativo. En el primer caso, esto es un gradiente positivo, el cuerpo requiere de un trabajo positivo con el fin de aportar energía potencial gravitatoria extra al sistema debido al gradiente por el que se transita. En el caso contrario, transitando un gradiente negativo, la pérdida de energía potencial debido al gradiente es absorbida por los músculos. Este incremento de energía debe ser disipado de algún modo a fin de no acelerar. Cavagna (1988) demostró que la pérdida de energía es transformada en calor mediante un trabajo negativo de frenado realizado por los músculos. Experimentos directos realizados por Margaria (1976) mediante medición del consumo de oxígeno de

sujetos caminando en diferentes gradientes, tanto positivos como negativos, mostraron que el mínimo consumo energético no se produce con un gradiente neutro, esto es, en llano, sino que el gradiente óptimo es de un -10%. Estudios posteriores (Minetti et al.; 1993) demostraron que este mínimo en el consumo energético no depende de la velocidad. Minetti (1995) también llegó a un resultado que a priori parece contra-intuitivo: la trayectoria más eficiente energéticamente por un gradiente positivo no necesariamente es la trayectoria recta entre dos puntos, sino que otras trayectorias zigzagueantes entre dichos puntos podría ser más eficiente. Otros estudios (Kamon, 1970) mostraron que el consumo de oxígeno durante el descenso de un gradiente puede llegar a ser un 30% del total requerido durante el ascenso. De estos resultados puede ser inferido que el proceso muscular de frenado, mediante el trabajo negativo, es energéticamente diferente del trabajo positivo con diferentes factores de eficiencia, siendo el trabajo negativo más eficiente (Abbot et al, 1952; Donelan et al, 2002; Kuo 2002).

Un análisis mecánico completo debe incluir tanto la energía cinética como la energía potencial gravitatoria, no obstante, discutiremos su contribución al término global de la energía a fin de discernir su peso relativo en la energética de la locomoción. Dado que caminar implica una velocidad baja y bastante constante y que el umbral de transición en el que se empieza a correr, como se ha discutido, es de unos 3m/s, supondremos una velocidad constante de alrededor 1m/s. La energía cinética involucrada, atendiendo a la expresión $E_c = \frac{1}{2}mv^2$, sería de 0.5J/Kg, dando una idea del orden de magnitud de la energía cinética por unidad de masa. Cabe destacar que esta

energía no es proporcionada a cada paso ya que las personas no paramos completamente entre paso y paso, sino que la transición entre un paso y el siguiente es fluida y la velocidad es muy constante. Gottschall y Kram (2006) cuantificaron la variación del centro de masa durante las diferentes fases de la locomoción para diferentes gradientes. Dicha variación era de unos 0.1m/s para locomoción en llano y de hasta 0.18m/s para algunos gradientes negativos. Haciendo el cálculo de la variación de energía cinética con la variación de velocidad en llano dicha anteriormente, podemos ver que el valor oscilaría entre 0.45J/Kg y 0.55J/Kg, luego la variación energía cinética entre pasos sería de 0.1J/Kg. De forma similar se puede calcular que la variación máxima de energía cinética, dándose para gradientes negativos, sería de hasta 0.2J/Kg por cada paso. Estos 0.2J/Kg representa para nosotros el umbral máximo de variación de energía cinética, siendo un caso extremo.

Analizando la energía potencial, vemos que la oscilación del centro de masas varía algunos centímetros. Dependiendo de la longitud de paso y la longitud de la pierna dicha variación puede ser de entre 5 a 10cm. La figura 1 representa la variación de la altura del centro de masas durante las sucesivas fases de la locomoción. La variación exacta de la posición del centro de masas puede ser calculada mediante trigonometría en el triángulo rectángulo definido por las distancias l (longitud de la pierna), y' (vertical al suelo) y $l/2K$ (semilongitud de un paso).

Si, por ejemplo, suponemos una longitud de pierna de 90cm para un paso de 70cm, podemos hallar una distancia vertical al suelo de

82.9cm. Contra una altura máxima en la fase de soporte simple de 90cm (la longitud de la pierna) podemos hallar una variación de altura de unos 7.1cm. Considerando la expresión de la energía potencial gravitatoria, $E_p=mgh$, donde g es la constante de aceleración de la gravedad en la superficie de la Tierra, 9.81m/s^2 . Introduciendo el valor de variación de la altura del centro de masas hallado anteriormente hallamos un resultado de 0.7J/Kg a cada paso. En este sentido vemos que para cada paso la aportación energética requerida es mucho mayor para la energía potencial. Adicionalmente cabe destacar que, dado que mecanismos de conservación energética de tipo pendular existen, esto es, energía potencial se reconvierte en energía cinética, el cálculo de aportación requerida en forma de energía cinética podría estar sobreestimado. Concluimos pues que la aportación total requerida a cada paso es principalmente energía potencial gravitatoria teniendo la energía cinética un rol mucho menor. El papel significativo de la gravedad en la locomoción ha sido analizado ya en otros estudios como Cavagna (2000) y los mecanismos de transformación energética entre energía potencial y cinética ha sido ampliamente discutida (Neptune et al. 2014; Duff-Raffaele et al, 1996; Saunders et al. 1953 y Heglund et al. 1982). Adicionalmente a la discusión de reconversión energética, Heglund et Schapens (2003) demostró que la reconversión energética es mayor en humanos adultos que en infantes y adolescentes.

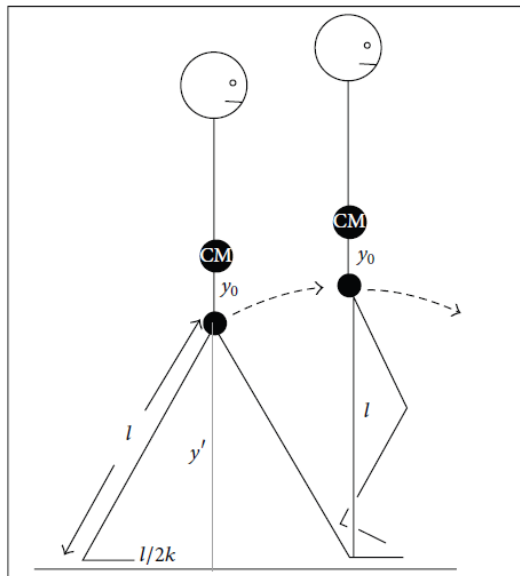


Figura 1: Variación de la altura del centro de masas durante las sucesivas fases de la locomoción. Izquierda: Fase de doble soporte, que define la altura mínima del centro de masas. Derecha: fase de soporte simple, que define la mínima altura del centro de masas. Extraído y modificado de Alexander (1996).

Por las razones enumeradas anteriormente, este trabajo considerará en su modelo matemático que la contribución de la energía cinética al balance energético total es despreciable a primer orden de magnitud respecto a la contribución de la energía potencial. Dicha premisa se ha demostrado ajustada en el desarrollo del modelo como primera aproximación al balance total energético. El modelo se desarrollará basándose en que, en caso de que el resultado final no se ajustara a los resultados experimentales, se podrían introducir nuevos términos a la ecuación energética, no obstante, a priori parecen una serie de suposiciones razonables y suficientes para rehacer los resultados experimentales descritos anteriormente.

5.2 Resultados

En la locomoción humana existen principalmente dos fases opuestas. En la primera fase, ambos pies están simultáneamente en el suelo. Esta fase es conocida como fase de doble soporte. El centro de masas en esta fase está en su altura mínima, que definimos y_{min} . En la segunda fase, un solo pie está en contacto con el suelo y la pierna de soporte está totalmente recta. En esta fase el centro de masas está en su punto álgido y definimos su distancia con el suelo como y_{max} . Si consideramos un sujeto humano con longitud de pierna l , dado que la longitud de paso es usualmente menor a la longitud de pierna, podemos definir dicha longitud de paso como l/k , donde k es un parámetro adimensional que difiere para cada individuo y que da idea de la proporción entre la longitud de la pierna y la longitud del paso. Como se modeliza en la figura 1, podemos ver que la altura máxima del centro de masa se da en la fase de soporte simple, mientras que la longitud mínima se da en la fase de doble soporte.

La altura máxima puede ser definida como:

$$y_{max} = y_0 + l \quad (1)$$

donde y_0 es una distancia arbitraria desde el acetábulo hasta el centro de masas. La distancia mínima quedaría definida por la expresión (2) en la fase de doble soporte:

$$y_{min} = y_0 + y' \quad (2)$$

Donde y' es la distancia vertical entre el acetábulo al suelo como se indica en la figura 1.

Si calculamos y' mediante trigonometría en el triángulo definido en la figura 1 hallamos que:

$$l^2 = y'^2 + \left(\frac{l}{2k}\right)^2 \quad (3)$$

y' puede ser aislada, hallando:

$$y' = l\sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}} \quad (4)$$

si sustituimos el resultado hallado en (4) en la expresión (2) obtenemos:

$$y_{min} = y_0 + l\sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}} \quad (5)$$

La expresión (5) define la altura mínima del centro de masas, en función de la longitud de la pierna y el parámetro K. Si calculamos la variación de altura, esto es, la diferencia entre altura máxima y mínima encontramos la expresión siguiente:

$$\Delta y = y_{max} - y_{min} = y_0 + l - y_0 - l\sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}} \quad (6)$$

Simplificando la expresión (6) hallamos:

$$\Delta y = l\left(1 - \sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}}\right) \quad (7)$$

Dado que la variación de la energía potencial gravitatoria viene definida por la expresión:

$$\Delta U = mg\Delta y \quad (8)$$

Donde g es la constante de aceleración de la gravedad definida anteriormente. Si sustituimos el resultado hallado en (7), encontramos:

$$\Delta U_{osc} = mgl \left(1 - \sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}} \right) \quad (9)$$

La expresión (9) define la variación de energía potencial debido a la oscilación pendular del centro de masas para cada paso. La hemos definido como U_{osc} para enfatizar que este término es el debido a la oscilación del centro de masas y no un término debido al gradiente intrínseco que pudiera tener el terreno. Este término será analizado a continuación.

La variación de energía potencial en función del gradiente acometido difiere notablemente en función de si el gradiente es positivo o negativo. Cabe destacar que durante la locomoción en gradiente existe una adaptación de las diferentes fases de locomoción y que estas no tienen porqué ocurrir en el mismo momento que en la locomoción en llano. Por ejemplo, en la locomoción en gradiente negativo el alzamiento del centro de masas se realiza de forma más rápida que en la locomoción en llano ya que hay cierta reconversión energética y la pérdida de altura de dicho centro de masas se realiza más lentamente. En cualquier caso y a pesar de que dichas fases no coincidan exactamente con las de la

locomoción en llano, las fases existen igualmente y la oscilación del centro de masas se realiza del mismo modo. A nivel energético, en del ciclo es indiferente ya que la energía deberá ser aportada igualmente. Por simplicidad del modelo y a modo de primera aproximación, supondremos que la diferente sincronicidad de cada fase no afecta significativamente en el balance energético.

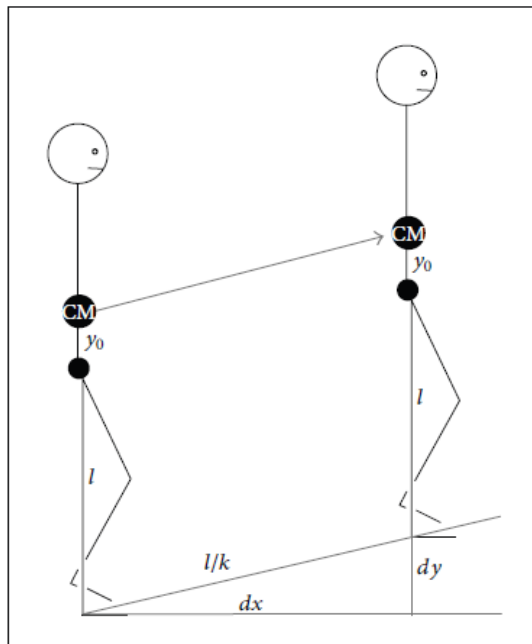


Figura 2: Gradiente recorrido por un sujeto en un paso. Extraído y modificado de Alexander (1996).

Consideremos ahora la variación de altura obtenida al dar un paso en un gradiente. La figura 2 muestra un esquema de las variables a tener en cuenta. Considerando la altura acometida, dy , durante un paso de longitud l/k . Estas dos distancias y la proyección sobre la

horizontal del paso, dx , definen un triángulo rectángulo. Por definición, el gradiente i es la variación de altura por unidad de desplazamiento, esto es:

$$i = \frac{dy}{dx} \quad (10)$$

Luego la variación de altura en función del gradiente es simplemente:

$$dy = idx \quad (11)$$

Si calculamos el triángulo rectángulo de la figura dos mediante trigonometría obtenemos:

$$\frac{l^2}{k^2} = dy^2 + dx^2 \quad (12)$$

Si sustituimos el valor hallado en la expresión (11) en (12):

$$\frac{l^2}{k^2} = i^2 dy^2 + dx^2 = dx^2(1 + i^2) \quad (13)$$

Aislando dx en la expresión (13) hallamos:

$$dx^2 = \frac{l^2}{k^2(1+i^2)} \quad (14)$$

y finalmente:

$$dx = \frac{l}{k} \sqrt{\frac{1}{1+i^2}} \quad (15)$$

Dado que la variación de energía potencial se definió en (8), podemos calcular la variación de energía potencial debido al gradiente acometido para cada paso:

$$\Delta U_{\text{grad}} = mgdy = mgidx \quad (16)$$

Usando el valor para dx hallado en la expresión (15), obtenemos finalmente:

$$\Delta U_{\text{grad}} = mgi \frac{1}{k} \sqrt{\frac{1}{(1+i^2)}} \quad (17)$$

La expresión (17) define la energía que debe ser introducida al sistema para acometer un gradiente i . Es importante destacar que en caso de un gradiente negativo, el término se vuelve negativo, esto es, la energía es aportada al cuerpo y éste debería frenar para no acelerar. Este hecho es de gran relevancia ya que el término de variación de la energía potencial debido a la oscilación pendular del centro de masas hallado en la expresión (9) solo puede ser positivo, esto es, siempre habrá que aportar energía al sistema para elevar el centro de masas. En este caso, la expresión (17) nos indica que el signo del trabajo depende del gradiente, pudiendo tener valores positivos o negativos.

Kamon (1970) mostró que el trabajo de frenado, esto es, el trabajo negativo requiere entre cuatro y cinco veces menos energía que el trabajo positivo. En otras palabras, para absorber y frenar 100J de energía potencial, dado que el cuerpo usa el rozamiento con el sustrato y otras formas de disipación energética, solo se requeriría

realizar un trabajo negativo de 20J. Consideramos el trabajo negativo directamente proporcional a la energía a disipar.

La contribución total a la energía mecánica involucrada en la locomoción, incluyendo la oscilación del centro de masas debido a cada paso y la variación de energía potencial debido a algún gradiente, si lo hubiera, puede ser definida como:

$$U_{\text{tot}} = \Delta U_{\text{grad}} + \Delta U_{\text{osc}} \quad (18)$$

Si nos paramos un momento a analizar la naturaleza de la expresión hallada, vemos que esta podría ser tanto positiva como negativa, ya que el termino debido al gradiente también puede serlo y éste no será necesariamente menor que el término de la oscilación pendular del centro de masas. En este sentido, en caso de que el valor total de la energía mecánica sea negativo, significa que el cuerpo está recibiendo energía porque transitamos un gradiente negativo. En dicha situación tendríamos dos estrategias: o bien aumentamos nuestra velocidad, esto es, aumentamos la energía cinética, o realizamos trabajo negativo para frenar y disipar el exceso de energía. Dado que el modelo se basa en la premisa de una velocidad constante y, por tanto, no debería haber aceleración, asumimos que todo exceso de energía es disipado en forma de trabajo negativo.

Tal y como hemos comentado anteriormente, el trabajo negativo requiere unas cinco veces menos energía que la que se pretende disipar, por tanto, aplicaremos un factor de eficiencia igual a 5. Adicionalmente, dado que la energía que el cuerpo debe aportar es necesariamente positiva, consideraremos el factor negativo para

compensar que aplicamos trabajo negativo. Con las consideraciones indicadas, obtenemos el valor ε que es la energía que se requiere al cuerpo en función del signo de la energía mecánica total:

$$\begin{aligned} \varepsilon &= U_{\text{tot}} && \text{si } U_{\text{tot}} > 0, \\ \varepsilon &= \frac{U_{\text{tot}}}{-5} && \text{si } U_{\text{tot}} < 0. \end{aligned} \quad (19)$$

La figura 3 es la representación de ε , la expresión de la energía en función del gradiente i . Podemos comprobar que la expresión (19) reproduce fielmente el comportamiento experimental hallado en los resultados de Margaria (1976) y Minetti et al. (1993) para locomoción en gradiente. El resultado incluso es similar al trabajo de Minetti et al. (1994) en el que se analiza el consumo energético corriendo en gradiente. El hecho de poder reproducir los resultados experimentales previamente hallados con un modelo analítico con una serie de asunciones nos permite concluir que las estimaciones y asunciones realizadas son razonables en primera aproximación, ya que somos capaces de reproducir los resultados experimentales previos. Confirmamos que la asunción de suponer una velocidad casi constante y que el rol principal de la energética viene dado por la energía potencial son válidas. Adicionalmente a la apariencia similar del gráfico con un mínimo marcado, es destacable que el mínimo hallado es muy cercano al -10%, que son los valores hallados experimentalmente. Finalmente podemos determinar que para diferentes valores del parámetro K , el mínimo del consumo energético varía. Este hecho nos permite reconciliar algunos resultados experimentales en aparente contradicción, ya que la

variación del parámetro K permitiría extender el gradiente mínimo a todo un rango de gradientes y no un solo valor.

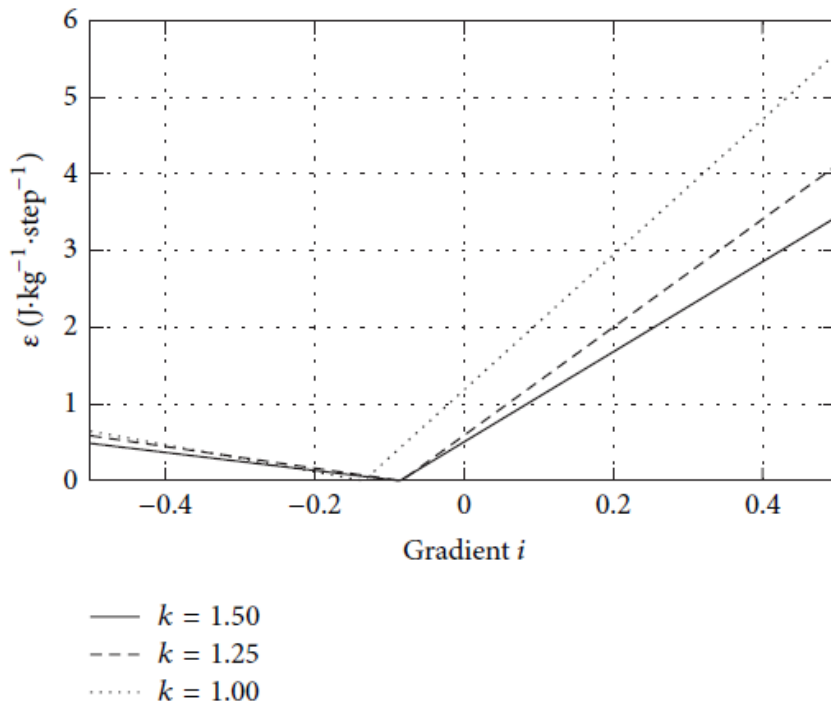


Figura 3: Representación de la energía ϵ por unidad de masa y por paso en función del gradiente i . Diferentes valores del parámetro k fueron usados ($k=1.00$, $k=1.25$ y $k=1.50$). Todas las representaciones asumieron un valor de $g=9.81\text{m/s}^2$.

Dada la discusión anterior, podemos afirmar que el modelo puede definir el gradiente de mínimo consumo energético en función del parámetro K. El consumo mínimo se produce cuando la energía potencial obtenida por un gradiente negativo compensa exactamente la elevación del centro de masas requerida por la oscilación de cada

paso. Para este gradiente exacto y esa longitud de paso es cuando se minimiza el consumo energético.

A fin de definir este punto matemáticamente planteamos la ecuación energética en equilibrio, esto es, cuando ambas componentes se compensan. La expresión de dicha condición sería:

$$\Delta U_{\text{grad}} + \Delta U_{\text{osc}} = 0 \quad (20)$$

Si desarrollamos los valores obtenidos para cada término de la energía potencial y los aplicamos a la expresión (20) hallamos:

$$mgl \frac{i}{k} \sqrt{\frac{1}{(1+i^2)}} + mgl \left(1 - \sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}} \right) = 0 \quad (21)$$

a fin de simplificar la expresión y dado que trabajamos con gradientes próximos a 0, podemos asumir que la raíz cuadrada del primer término de la ecuación es muy próxima a 1, ya que su valor aproximado es 0.995. Por ello la equiparamos a 1 y sacamos el término mgl como factor común, hallando:

$$\frac{i}{k} + 1 - \sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}} = 0 \quad (22)$$

La expresión (22) es la expresión simplificada para gradientes pequeños ($i \cong 0$) del gradiente óptimo en función del parámetro K . Si aislamos el valor del gradiente i encontramos:

$$i = k \sqrt{1 - \frac{1}{4k^2}} - k \quad (23)$$

La expresión (23) representa finalmente el valor de cada gradiente óptimo en función del parámetro K. Dado que dicho parámetro es función de la longitud de pierna y la longitud de paso, su adaptación podría llevarnos a una estrategia para extender el gradiente óptimo a todo un rango.

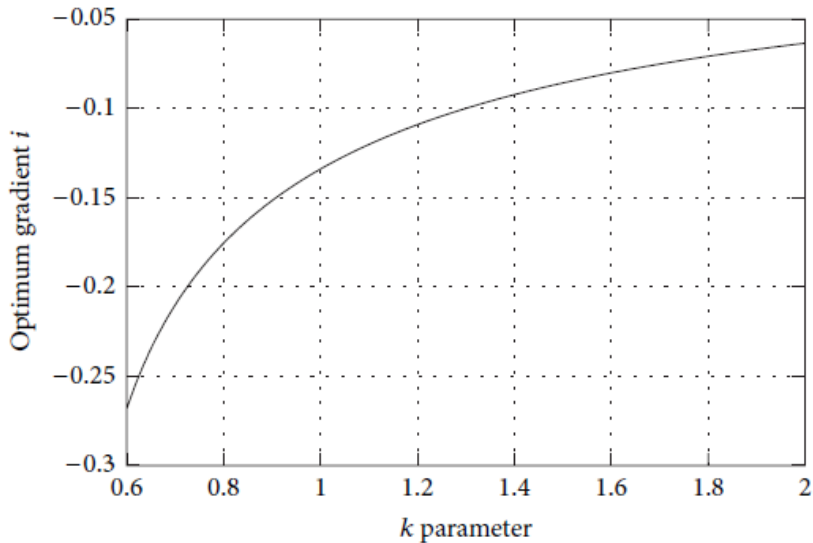


Figura 4: Representación de la expresión (23) que relaciona el gradiente óptimo con el parámetro k .

La figura 4 es una representación de la expresión (23). De ella podemos deducir que el valor óptimo de gradiente es alrededor de un -10% cuando el parámetro K tiene un valor entre 1.0 y 1.50. Este rango parece un rango razonable para humanos, no obstante, es un valor puramente teórico. El trabajo de Alexander (1984) analiza el rango confortable de variación de la longitud de paso. De él se puede inferir que el rango de variación del parámetro K sería

aproximadamente de $K=1.35\pm 0.20$. Con los valores de Alexander para el valor de K hallamos un gradiente óptimo de entre -12% a -8%, lo que está alineado con los resultados previos.

5.3 Discusión

El modelo, basado en el análisis energético de las variaciones de energía potencial y cinética durante la locomoción en gradiente reproduce fielmente los resultados experimentales previos. Estos experimentos arrojaban un gradiente óptimo de un -10% y el modelo consigue reproducir esos resultados, aportando un marco teórico que describe los equilibrios energéticos involucrados en el punto óptimo.

El modelo usa una serie de asunciones a fin de simplificar su desarrollo que se han mostrado válidas. Dichas asunciones, a saber, que la locomoción se desarrolla a una velocidad casi constante, que la energía cinética tiene un rol mucho menor y por ello puede ser despreciada en primera aproximación y que a pesar de que en la locomoción en gradiente las fases de soporte simple y doble soporte no están completamente sincronizadas con la locomoción en llano dentro del ciclo locomotor dichas variaciones pueden ser despreciadas, han resultado ser válidas.

El modelo prueba matemáticamente que el mínimo consumo energético se debe a una interacción entre dos términos de la energía potencial y que esta interacción está regulada por el parámetro K , esto es, la longitud de paso de un sujeto con una longitud de pierna dada. La razón de esto es porque el equilibrio se da cuando la oscilación del centro de masas debido a la oscilación pendular que se realiza a cada paso es compensada por la pérdida de altura debido a un gradiente negativo. En estas circunstancias el consumo energético se minimiza. En este caso algunas estrategias

válidas emergen, como adaptar la longitud del paso en función del gradiente para extender el consumo mínimo no solo a un gradiente concreto sino a toda una región de gradientes. A pesar de que estas estrategias han sido ya reportadas en otros trabajos (Leroux et al, 2002; Holt et al. 1995), este modelo aporta una explicación teórica de la energética de dichas estrategias. Estrategias combinadas adicionales, como reducir la frecuencia de paso mientras se alarga la longitud del mismo podrían surgir igualmente efecto a fin de minimizar el gasto energético.

El modelo introduce el valor K, que depende de la longitud de paso de cada sujeto y su longitud de pierna e introduce también que este parámetro puede tener valores dentro de un rango fisiológicamente viable. Asumiendo valores de K que reproducen los gradientes de mínimo consumo de aproximadamente un -10%, hallamos unos valores de K para los cuales un sujeto con una longitud de pierna de unos 90cm podría realizar pasos de entre 60-80cm, lo cual es fisiológicamente razonable. A pesar de que valores de longitud de paso fuera de este rango son posibles, no parece una estrategia válida y cómoda para los sujetos que los realizaran.

El modelo concluye que el rango de gradiente óptimo puede ser extendido aproximadamente a un gradiente negativo de entre un -7% a un -13%.

6. CAPÍTULO 2

Medición de valores del parámetro K
en humanos modernos

6.1 Introducción

La locomoción humana es un proceso complejo de equilibrio de fuerzas musculares donde el centro de masas corporal oscila a cada paso. Durante esta oscilación, como se ha descrito en el capítulo anterior, la energía potencial gravitatoria se transforma en energía cinética y viceversa, en un proceso pendular inverso. La energía mecánica del cuerpo, esto es, la suma de la energía potencial y cinética se mantiene casi constante durante todas las fases del ciclo locomotor a pesar de que una pequeña cantidad de energía debe ser introducida al sistema debido a pérdidas en forma de rozamiento y calor (Cavagna, 1977).

El bipedismo humano es un hito evolutivo muy remarcable, y por ello, ha sido ampliamente estudiado, no obstante algunos trabajos experimentales han arrojado resultados no triviales mostrando que todavía no comprendemos totalmente el proceso mecánico que gobierna energéticamente la locomoción. El modelo matemático descrito en el capítulo anterior viene a ayudar en este cometido, desterrando algunas de las ideas preconcebidas existentes como que el rol de energía cinética y potencial son similares. En este sentido el modelo descrito demuestra el rol esencial de la energía potencial gravitatoria así como que el consumo energético y su gradiente óptimo está gobernada por el parámetro adimensional K , definido como la longitud de la pierna dividido entre la longitud del paso.

Según indica Duncan (1953) y Alexander (1984), la naturaleza adimensional de un parámetro es una de las características exigibles a dicho parámetro a fin de usarlo para comparar diferentes sistemas físicos por tamaño, edad, sexo o cualquier otra característica que pudiera definir un grupo determinado. Otros parámetros adimensionales han sido usados en el pasado, como por ejemplo el número de Froude, definido como $F_r = v/(lg)^{1/2}$, donde v es la velocidad de un sujeto en movimiento, l es la longitud de desplazamiento y g es la constante de aceleración de la gravedad en la superficie de la Tierra. Este parámetro ha sido utilizado por Alexander (2006) para estudiar el desplazamiento en locomoción, no obstante, nunca anteriormente se ha analizado un parámetro adimensional con el fin de discernir dimorfismos entre grupos de diferente edad o sexo, no solo en humanos sino que tampoco en mamíferos. Existe un único caso similar en el que Rose et al. (2016) usa el número de Froude para caracterizar un dimorfismo en gallinas.

Dado el rol principal del parámetro K en el modelo matemático, en este capítulo se realizará un experimento para medir el parámetro K en humanos, a fin de discernir cual es el rango de valores que no son fisiológicamente permitidos. Así mismo, posteriormente se analizará si existe algún dimorfismo entre los diferentes grupos de humanos estudiados.

6.2 Resultados

Los grupos involucrados en el experimento y métricas asociadas han sido descritos en la sección de materiales y métodos. Los datos medidos para el grupo 1 de adultos pueden ser hallados en la tabla 1. El parámetro K calculado a partir de estos datos para cada escenario se muestra en la tabla 2. Para calcular K, la distancia total recorrida fue dividida entre cinco, obteniendo la longitud de paso media y también se usó la longitud media de la pierna. El principal resultado es que para humanos modernos el valor de K en el escenario natural, esto es, en condiciones normales, confortables y sin pendiente es de 1.29, siendo el valor de dicho parámetro algo menor en hombres que en mujeres. La variación del valor de K es de 0.11, concentrando la mayoría de valores de K en un rango que va de $K=1.18$ hasta $K=1.40$.

Grupo 1	Media	Hombre	Mujer
K_{IC}	2.53 ± 0.51	2.58 ± 0.57	2.50 ± 0.49
K_{CC}	1.70 ± 0.30	1.67 ± 0.25	1.71 ± 0.34
K_{NAT}	1.29 ± 0.11	1.24 ± 0.11	1.32 ± 0.09
K_{CL}	1.07 ± 0.10	1.03 ± 0.09	1.09 ± 0.10
K_{IL}	0.85 ± 0.07	0.81 ± 0.05	0.88 ± 0.07

Tabla 2: Valores de K hallados para hombres, mujeres y su media para los cinco escenarios analizados.

Sujeto	Grupo Asignado	Edad	Sexo	Altura (cm)	Longitud media de pierna (cm)	Distancia IC (cm)	Distancia CC (cm)	Distancia NAT (cm)	Distancia CL (cm)	Distancia IL (cm)
1	1	23	M	180	93	233	360	437	483	603
2	1	21	M	169	85.75	248	310	371	462	536
3	1	25	M	173	93.25	213	294	413	475	588
4	1	26	M	180	99.5	167	268	350	469	578
5	1	26	M	177	92.25	168	269	376	473	582
6	1	26	M	179.5	93.25	229	308	363	400	516
7	1	28	M	176	91	173	263	383	457	550
8	1	21	M	178	93.5	157	281	361	490	639
9	1	21	M	165	95.5	147	222	342	417	575
10	1	49	M	181	94.5	143	264	388	426	582
11	1	22	F	158	87.25	234	311	362	454	520
12	1	22	F	166	87.5	212	280	355	442	502
13	1	29	F	161	88.75	207	270	338	372	455
14	1	19	F	154	83	155	219	301	335	410
15	1	25	F	169	88.25	177	264	323	399	533
16	1	23	F	169	87	216	293	355	429	498
17	1	26	F	169	91.25	209	352	372	482	609
18	1	26	F	161	85.25	162	269	327	376	479
19	1	22	F	163	88.75	135	220	332	373	481
20	1	33	F	166	93	201	317	369	457	510
21	1	23	F	165	88.75	135.5	165	304	398	540
22	1	21	F	164.5	86.75	148	221	299	394	506
23	1	19	F	178	100.75	182	276	354	406	541
24	1	22	F	170	87.75	145	255	310	399	554
25	1	22	F	168	91.75	248	310	371	462	536

Tabla 1: Resultados experimentales medidos al grupo 1 de humanos adultos para los cinco escenarios.

La relación entre la longitud de la pierna y la altura en humanos no es evidente y puede variar en función de diferentes factores, no obstante, ambas variables están correlacionadas. Estudios recientes con poblaciones no patológicas indican que factores ambientales podrían ser de mayor relevancia en la proporción entre la altura y la longitud de la pierna que factores genéticos (Bogin et Varela-Silva, 2010). Dado que la longitud de la pierna es utilizada para calcular el parámetro K , se ha realizado un test de correlación entre los valores K calculados para cada sujeto y su altura medida. El coeficiente de correlación r calculado es de $r = 0.301$, demostrando que ambas variables no están correlacionadas con $p < 0.01$ con 24 grados de libertad. Se puede afirmar que cada sujeto usa una longitud de paso no directamente correlacionada con su estatura ni su longitud de pierna ya que ambas variables son independientes.

Los valores de K para los escenarios CC y CL muestran cierto solapamiento con los valores de K del escenario natural, definiendo claramente las zonas de transición. El escenario CC tiene un parámetro K medio de 1.70, mientras que el escenario CL tiene un valor de 1.07. Podemos asumir a grandes rasgos si consideramos el rango de dispersión de cada media, que los humanos podemos tener un valor del parámetro K entre 1.0 y 2.0 de manera cómoda a pesar de estar usando una longitud de paso no natural. Estos valores de K podrían ser usados si la situación de locomoción tiene un incentivo, como acelerar o decelerar el paso o bien caminar haciendo menos ruido. Adicionalmente las estrategias de aumentar o disminuir la longitud del paso son especialmente relevantes en la locomoción en gradiente a fin de optimizar el consumo energético. Un ejemplo

evidente de este caso es el de disminuir la longitud del paso cuando, en la montaña, se transita por una pendiente muy empinada.

Los escenarios IC e IL muestran claramente dónde se halla el umbral fisiológico que delimita el máximo y mínimo del parámetro K. Esto es especialmente claro para el escenario IL ya que la longitud de paso puede ser arbitrariamente reducida hasta virtualmente cero, no obstante, la longitud máxima está bien definida y claramente determinada por restricciones fisiológicas. El escenario IL nos muestra una dispersión de la media de sobre un 10%, dando como resultado una distribución estadística muy compacta alrededor de la media. Por el contrario y como se ha discutido anteriormente, la dispersión de la media para el escenario IC es de sobre un 20%. Considerados ambos escenarios conjuntamente, podemos definir que el rango fisiológicamente permitido para el parámetro K iría de 0.8 a 3.0 aproximadamente. Puede ser asumido que un valor de K por encima de 3.0 llevaría a pasos muy cortos, no siendo una estrategia válida en ningún contexto de locomoción en llano o con gradientes ligeros. Por otro lado un valor de K menor de 0.8 requeriría una oscilación muy grande del centro de masas y un equilibrio de fuerza muscular mucho mayor, incrementando el gasto energético de manera desproporcionada y incurriendo en dificultades para mantener el equilibrio. Cabe destacar que, a pesar de tener valores de K similares entre hombres y mujeres para todos los escenarios, éste es ligeramente menor en hombres para todos los escenarios salvo para el escenario IC.

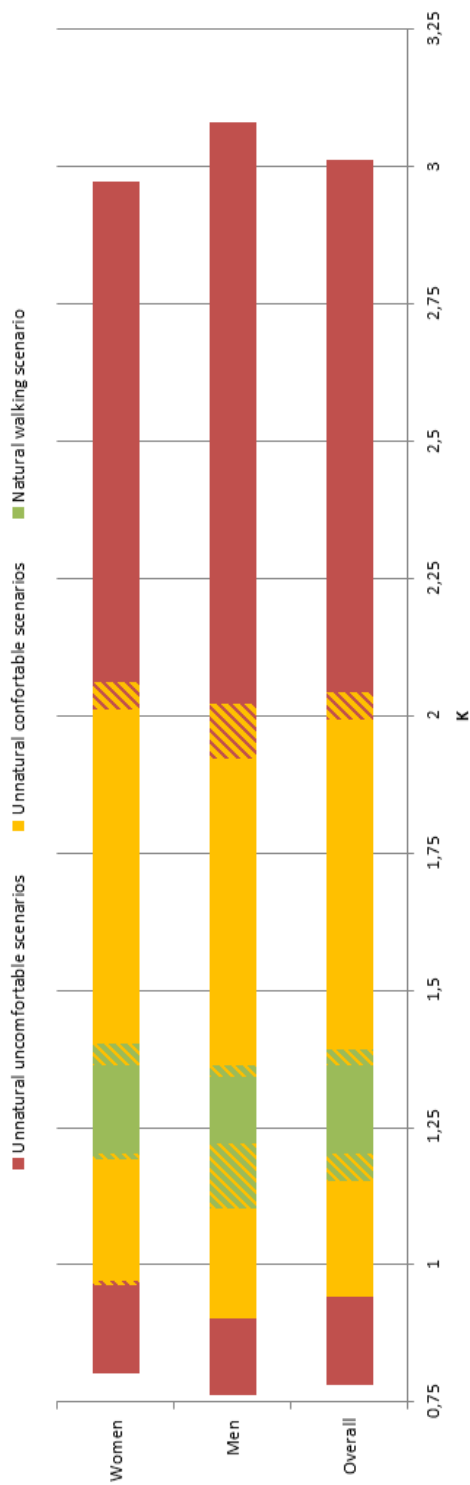


Figura 5: Diagrama de los rangos válidos del parámetro K para humanos. El área verde muestra el rango de valores para el escenario de locomoción natural. Las regiones ámbar muestran el rango de valores válidos en los que los sujetos todavía se sentían cómodos con esa longitud de paso. Las regiones en rojo muestran las zonas en las que los sujetos no se sentían cómodos y consideraban que no usarían esa longitud de paso en ningún contexto. Las zonas bicolor muestran las zonas de solapamiento y transición entre escenarios. La barra superior muestra el rango de variación del parámetro K para mujeres, la barra central muestra el rango de variación de K para hombres y la barra inferior muestra el rango de variación agregado.

La figura 5 muestra la distribución del parámetro K para ambos sexos en los cinco escenarios definidos por el experimento. El diagrama muestra en rojo el rango de valores de K en el que los sujetos se sentían incómodos y manifestaron que no usarían nunca, en ámbar se muestra el rango de valores de K que los sujetos usaron de manera cómoda a pesar de no ser su longitud de paso natural y finalmente en verde se muestra el rango de valores de K que los sujetos usaron de manera natural. Las zonas bicolors muestran el solapamiento entre los diferentes escenarios, mostrando las zonas de transición entre regímenes cómodos e incómodos.

Del diagrama podemos extraer que el rango de valores cómodos del parámetro K en humanos es, a grandes rasgos, entre 0.8 y 2.0. Otra conclusión que puede ser extraída es que el rango de valores de K muestra consistentemente valores de K algo menores en hombres que en mujeres. Para probar si este hallazgo es estadísticamente significativo o solo se debe a ruido estadístico se practicó un test ANOVA para comparar las medias de ambos grupos para cada escenario. Los resultados del valor p del test ANOVA se muestran en la tabla 3.

Grupo 1	P_{IC}	P_{CC}	P_{NAT}	P_{CL}	P_{IL}
p	0.701	0.721	0.049	0.121	0.019

Tabla 3: Valores de p del test ANOVA para la comparación de medias de cada sexo del parámetro K de cada escenario de locomoción.

Los valores de p del test ANOVA nos permiten ver que para algunos escenarios la media del valor de K para los diferentes sexos presenta no es la misma con una certeza de más del 95%. Esta situación se da en el escenario natural y el escenario incómodo-largo (IL). El resultado de p para el escenario IL nos indicaría que hay una diferencia estadísticamente significativa entre la longitud máxima de paso que un sujeto puede acometer, para igual longitud de pierna, para hombres y mujeres. Adicionalmente y de modo más interesante, podemos observar un dimorfismo también para el escenario natural a pesar de que no se ha observado con el mismo nivel de significación para el escenario cómodo-largo. Este hecho podría indicarnos que hay una cierta adaptación de la longitud del paso en el escenario natural que hace que las mujeres adultas muestren, a igual longitud de pierna, pasos ligeramente más cortos. Esta adaptación podría deberse a una adaptación a ciertos tipos de calzado o ropa que podría mantenerse incluso cuando no se están vistiendo estas prendas, no obstante, es todavía pronto para afirmar si esta es la situación.

Los datos medidos para los grupos de adolescentes 2A y 2B pueden ser hallados en la tabla 4

Tabla 4: Resultados experimentales medidos a los grupos 2A y 2B de humanos adolescentes para los cinco escenarios.

Sujeto	Grupo Asignado	Edad	Sexo	Altura (cm)	Longitud media de pierna (cm)	Distancia IC (cm)	Distancia CC (cm)	Distancia NAT (cm)	Distancia CL (cm)	Distancia IL (cm)
1	2A	12	M	171	90	198	280	359	505	690
2	2A	12	M	163	88	180	226	323	414	604
3	2A	12	M	150	82	158	220	286	377	523
4	2A	12	M	164	87	160	285	416	524	700
5	2A	12	M	169	89	119	245	392	448	620
6	2A	12	M	168	88	125	218	324	502	640
7	2A	12	M	156	79	82	166	263	435	592
8	2A	13	M	166	87	139	219	320	399	543
9	2A	13	M	177	92	144	245	359	511	729
10	2A	13	M	165	89	127	284	335	402	617
11	2A	13	M	160	86	197	250	273	360	508
12	2A	13	M	162	88.5	150	207	311	400	533
13	2A	13	M	149	79.5	209	262	324	411	578
14	2A	13	M	163	87	198	252	336	438	610
15	2A	13	M	161	87	149	247	410	573	760
16	2A	13	M	175	91	164	292	372	447	730
17	2A	14	M	163	86	145	327	377	504	707
18	2A	14	M	167	91	151	262	341	384	610
19	2A	14	M	173	88	132	158	290	420	567
20	2A	14	M	173	92	190	291	390	472	629
21	2A	14	M	162	90	178	237	390	540	604
22	2A	14	M	171	91	106	202	287	495	675
23	2A	14	M	170	88	123	222	318	408	522
24	2A	12	F	158	84	119	236	345	413	633

25	2A	12	F	160	83.5	164	230	351	517	541
26	2A	12	F	158	83	148	286	397	555	694
27	2A	12	F	164	91	181	266	364	510	688
28	2A	12	F	162	88	95	219	339	384	611
29	2A	12	F	158	86	133	180	260	497	540
30	2A	12	F	162	86.5	103	195	308	422	604
31	2A	13	F	161	87	96	182	270	345	495
32	2A	13	F	155	83	155	222	328	405	564
33	2A	13	F	159	84	219	254	357	398	378
34	2A	13	F	152	76.5	56	224	319	381	465
35	2A	13	F	154	82.5	145	230	384	450	530
36	2A	14	F	169	93.5	75	213	315	413	628
37	2B	15	M	185	94	134	214	298	459	604
38	2B	15	M	179	95	195	240	452	503	660
39	2B	15	M	159	80.5	172	238	259	383	496
40	2B	15	M	166	83	105	177	245	290	610
41	2B	15	M	167	82.5	97	190	284	349	542
42	2B	15	M	173	84.5	247	400	510	580	660
43	2B	15	M	179	92.5	92	249	351	366	600
44	2B	15	M	169	89	150	232	281	389	530
45	2B	15	M	186	98	122	234	347	539	804
46	2B	16	M	170	85.5	166	233	348	399	546
47	2B	16	M	173	85	120	175	322	354	590
48	2B	16	M	178	98	230	349	374	459	632
49	2B	16	M	159	82	176	289	392	445	640
50	2B	16	M	183	92	180	256	321	483	722
51	2B	16	M	168	86.5	157	236	329	427	615
52	2B	16	M	167	90	144	187	302	427	535
53	2B	16	M	180	94	213	290	328	435	572

54	2B	17	M	176	94	135	179	370	432	720
55	2B	17	M	171	91	180	277	372	560	691
56	2B	15	F	149	77.5	105	200	253	369	508
57	2B	15	F	155	83	142	212	287	360	470
58	2B	15	F	163	88.5	109	200	292	334	615
59	2B	15	F	170	88.5	122	288	341	408	526
60	2B	15	F	169	93.5	64	163	315	351	527
61	2B	15	F	154	83	155	230	326	385	507
62	2B	15	F	167	90	131	221	281	362	504
63	2B	16	F	167	93	121	278	367	553	610
64	2B	16	F	155	89	192	252	391	505	612
65	2B	16	F	166	90	156	227	327	540	555
66	2B	16	F	163	86	152	250	370	546	650
67	2B	16	F	165	89	94	226	268	329	507
68	2B	17	F	167	89	171	280	380	582	701
69	2B	17	F	165	89	170	298	394	474	577
70	2B	17	F	164	87.5	130	255	303	369	460

Las tablas 5 y 6 contienen los valores calculados de K para dichos grupos. El cálculo de K se ha realizado con las mismas condiciones que las descritas para el grupo 1.

Grupo 2A	Media	Hombre	Mujer
K_{IC}	3.26 ± 1.09	3.00 ± 0.70	3.73 ± 1.49
K_{CC}	1.88 ± 0.31	1.85 ± 0.33	1.92 ± 0.29
K_{NAT}	1.31 ± 0.16	1.31 ± 0.15	1.30 ± 0.19
K_{CL}	0.99 ± 0.13	0.99 ± 0.12	0.99 ± 0.14
K_{IL}	0.73 ± 0.10	0.71 ± 0.08	0.77 ± 0.13

Tabla 5: Valores de K para los cinco escenarios para el grupo de adolescentes humano 2A.

Grupo 2B	Media	Hombre	Mujer
K_{IC}	3.25 ± 1.06	3.02 ± 0.86	3.53 ± 1.23
K_{CC}	1.90 ± 0.37	1.91 ± 0.40	1.88 ± 0.34
K_{NAT}	1.35 ± 0.19	1.34 ± 0.21	1.37 ± 0.18
K_{CL}	1.05 ± 0.18	1.05 ± 0.16	1.06 ± 0.21
K_{IL}	0.76 ± 0.09	0.73 ± 0.08	0.80 ± 0.09

Tabla 6: Valores de K para los cinco escenarios para el grupo de adolescentes humano 2B.

Se puede ver en las tablas 5 y 6 que los valores hallados son muy similares a los del grupo 1 de adultos, luego el rango de variación del parámetro K no parece sufrir un cambio esencial durante las fases de crecimiento de los humanos, luego podemos concluir que el bipedismo en esas fases de la vida es esencialmente igual.

A fin de investigar si el dimorfismo hallado en humanos adultos existe también en los grupos adolescentes se ha practicado el mismo test ANOVA a los parámetros K de cada escenario de los grupos 2A y 2B. La tabla 7 contiene los valores de p del test ANOVA realizado. Podemos ver como el escenario IL muestra el mismo dimorfismo hallado para humanos adultos, siendo muy evidente para el grupo 2B ($p < 0.02$) y al borde de la significancia para el grupo 2A ($p \approx 0.1$). Este hecho nos confirmaría que efectivamente existe un dimorfismo sexual de la longitud máxima de paso que puede tomar un sujeto humano para igual longitud de pierna. No obstante, es muy remarcable el hecho de que no se ha hallado dicho dimorfismo para el escenario natural, siendo los valores de p del escenario natural muy grandes. Este hecho relevante nos indicaría que este dimorfismo no ha aparecido todavía en estas etapas de desarrollo de las adolescentes, esto es, la adaptación no se ha producido todavía. Este hecho daría fuerza a la hipótesis planteada anteriormente de que el dimorfismo sexual hallado en humanos adultos para el escenario de locomoción natural se debe a una adaptación de tipo socio-cultural y no tiene un origen fisiológico.

	P_{IC}	P_{CC}	P_{NAT}	P_{CL}	P_{IL}
P _{2A}	0.053	0.519	0.816	0.895	0.109
P _{2B}	0.170	0.833	0.744	0.908	0.0176

Tabla 7: Valores de p del test ANOVA para la comparación de medias de cada sexo del parámetro K de cada escenario de locomoción para los grupos de humanos adolescentes 2A (fila superior) y 2B (fila inferior).

6.3 Discusión

El experimento realizado en humanos y adolescentes delimita el rango de valores permitidos fisiológicamente para el parámetro K introducido en el capítulo anterior. Los datos medidos muestran que el parámetro K tiene un rango de valores permitidos, cómodos para los sujetos, que van aproximadamente entre 1.00 y 2.00, hallándose los valores habitualmente usados por los sujetos alrededor de 1.25. Más allá de ese rango, las mediciones indican que valores desde 0.80 hasta 3.00 son fisiológicamente posibles, no obstante, no parecen permitir una estrategia de locomoción válida debido a la dificultad para mantener el equilibrio, el aumento de consumo energético, o la reducida velocidad de desplazamiento. Los resultados del valor K hallados para los grupos de humanos adolescentes han sido consistentes con los hallados para adultos. Adicionalmente se ha hallado un dimorfismo sexual ($p < 0.05$) para humanos adultos mostrando que la longitud de paso en condiciones naturales es ligeramente inferior en mujeres que en hombres para la misma longitud de pierna. Una adaptación sociocultural se ha sugerido como motivo de dicho dimorfismo ya que se ha demostrado que éste no existe para los grupos de humanos adolescentes. Clarke (1975) y Alexander (1992) sugieren en sus trabajos que desde el inicio de uso de calzado con talón se empieza a modificar la longitud de paso que adoptan los sujetos así como la forma de caminar: en vez de caminar realizando el primer contacto con el suelo con el talón, el contacto se realiza simultáneamente con el talón y la suela de una forma mucho más paralela al suelo. Se ha demostrado que este tipo de calzado y forma de locomoción lleva a

reducir la longitud de paso y la velocidad de locomoción hasta casi la mitad de la velocidad sin este tipo de calzado. Los resultados hallados en esta medición experimental sugieren que la adaptación a este tipo de calzado podría ser parcialmente permanente, manteniendo un cierto grado de reducción de la longitud de paso incluso usando calzado plano.

Se ha hallado también un dimorfismo sexual en el escenario incómodo-largo, que define la longitud de paso máxima que puede acometer un humano. Este dimorfismo ha sido hallado de manera consistente entre los diferentes grupos, por lo que puede ser concluido que existe una constricción fisiológica que determina este dimorfismo sexual.

7. CAPÍTULO 3

Aplicación del modelo a registros
fósiles de homínidos.

7.1 SECCIÓN 3.1

Registro fósil “Devil’s Trail”, Roccamonfina, Italia.

Artículo publicado disponible en el Anexo 2

Gerard Saborit, Alessandro Mondanaro, Marina Melchionna,
Carmela Serio, Francesco Carotenuto, Stefano Tavani, Maria
Modafferi, Adolfo Panarello, Paolo Mietto, Pasquale Raia and
Adrià Casinos. 2019

A Dynamic Analysis of Middle Pleistocene human walking gait
adjustment and control.

Italian Journal of Geosciences

<https://doi.org/10.3301/IJG.2019.03>

7.1.1 Introducción

Las pistas fósiles de mamíferos representan aproximadamente un 20% de todas las pistas halladas de tetrápodos (Lockley et al., 2007). Entre ellas, las pistas con huellas de homínidos representan las más raras e importantes, habiendo documentadas 63 de ellas, abarcando desde el Plioceno (Laetoli, 3.7Ma) hasta el Holoceno (1.000 años). La mayoría de las pistas fósiles fueron halladas al aire libre, a pesar de que un pequeño porcentaje fue hallado en cuevas y otros ambientes parcialmente cerrados (Bennett and Morse, 2014; Lockley et al., 2008 y Panarello, 2016). Algunas de las pistas fueron realizadas sobre sustratos volcanoclásticos y, entre ellas, destaca la famosa Roccamonfina “Devil’s trails” o pista del Diablo de Roccamonfina, localizada en el sur de Italia, cerca de la ciudad de Caserta, en la localidad de Tora y Piccilli.

La primera descripción de esta pista fue analizada y descrita en el trabajo de Mietto et al (2003). Hasta la fecha, hasta tres pistas diferentes con huellas de diferentes mamíferos (A, B y C) han sido descritas en Roccamonfina. (Avanzini et al., 2008 y Panarello et al., 2017).

La pista “Devil’s Trails” ha sido datada radiométricamente con el método de $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ por Santello (2010) y Scaillet et al (2008), hallando una antigüedad de 350.000 ± 3.000 años. Las pistas, que fueron claramente realizadas por una especie humana, y su datación, encajan consistentemente con el *Homo heidelbergensis* (Scaillet et al. 2008), a pesar de que algunos estudios genéticos trazan el origen del Neanderthal hasta casi el mismo periodo (Endicott et al. 2010).

Las pistas de Roccamonfina fueron consideradas las más antiguas con huellas humanas fuera de África hasta el reciente descubrimiento de las pistas de Happisburgh, en Reino Unido, datadas hace 850.000-900.000 años y descritas en Ashton et al. (2014).

La pista “Devil’s Trails” coincide con la segunda fase eruptiva del volcán de Roccamonfina, hace entre 325.000 y 385.000 años. Durante ese periodo, una serie de erupciones volcánicas formaron un sustrato piroclástico sobre el que las huellas humanas fueron preservadas. Las tres pistas de Roccamonfina descienden por una ladera del volcán formando diferentes ángulos. Es de especial interés la pista A, representada en la figura 6, en el que el homínido deliberadamente recorrió una ruta oblicua resiguiendo el gradiente más negativo de su trayectoria. (Avanzini et al., 2008; Mietto et al. 2003). Este comportamiento deliberado nos permite analizar con profundidad la locomoción de este homínido y compararlo con la locomoción humana actual, siendo éste el objetivo principal del capítulo.

Se aplicará el modelo matemático desarrollado en el primer capítulo al sujeto de la pista de Roccamonfina, para determinar si su desarrollo bípedo era similar al de los humanos modernos y analizar su trayectoria a fin de entender si usó alguna estrategia que minimizara su consumo energético a la vez que maximizaba su estabilidad.

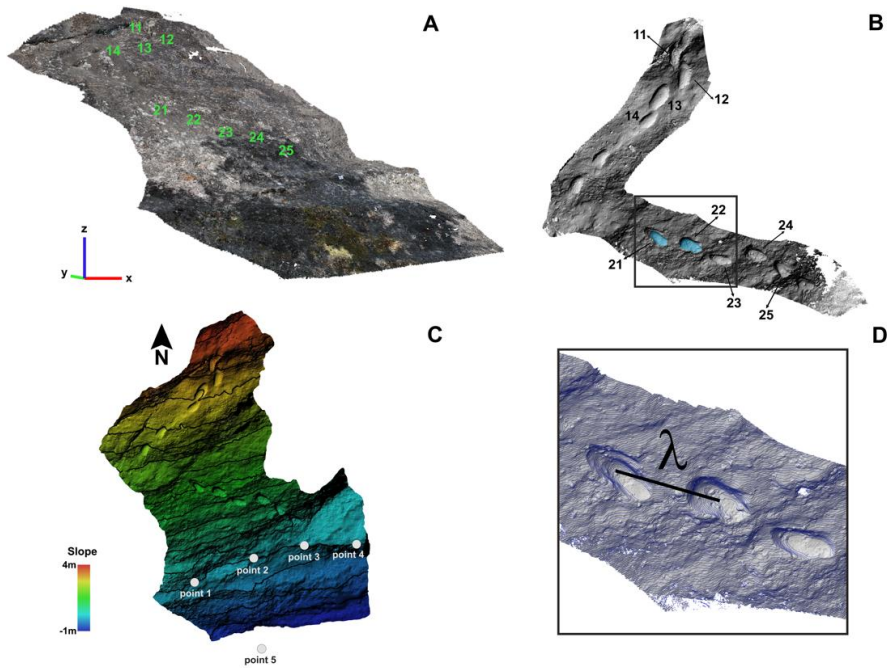


Figura 6. **A)** Representación digital de la elevación de la pista A con las pisadas numeradas en verde. Un sistema de coordenadas local es usado en el modelo, con origen en Latitud 41.33° N, Longitud 14.02° E, Elevación 284 m. **B)** Pisadas desde vista superior. Las pisadas 21 y 22 han sido destacadas. **C)** Modelo de elevación de la pista A con los puntos de referencia destacados en blanco. **D)** Procedimiento realizado para calcular la longitud de paso (representado entre las pisadas 21 y 22.)

7.1.2 Resultados

La tabla 8 contiene las longitudes de paso y pendientes extraídas del DOM. El valor medio de la pendiente y la longitud de paso de la pista es de -21.08° y 0.542m respectivamente. El rango de variación de la pendiente va desde -35.11° hasta -10.51° . Como se esperaba, la longitud de paso varía en función de la pendiente. No obstante, si realizamos una regresión entre el cálculo de K y la pendiente hallamos un coeficiente de correlación $R^2=0.250$.

Pista A1 (11-14)			Pista A2 (21-25)		
Paso	Pendiente ($^\circ$)	Longitud (cm)	Paso	Pendiente ($^\circ$)	Longitud (cm)
11-12	-35.11	55.1	21-22	-13.25	52.3
12-13	-18.42	44.2	22-23	-21.34	61.4
13-14	-10.51	43.9	23-24	-16.70	60.9
			24-25	-32.27	61.9

Tabla 8: Pendiente y longitud de paso media medida de la pista A en el DOM.

La mejor estimación de consumo energético para toda la pista calculado para la distribución normal de masa es de 214.24J. La K estimada para dicho valor es 1.436, la longitud de pierna estimada es de 0.764m y la masa de 68.4Kg. El rango de valores de K para toda la pista varía desde 1.23 a 1.74 mientras que el consumo energético por paso varía desde 17.50J a 45.74J. La tabla 9 contiene la lista de resultados estimados mediante la función de verosimilitud.

Paso	K	Energía del paso (J)
11-12	1.387	45.74
12-13	1.729	26.67
13-14	1.741	17.50
21-22	1.462	21.72
22-23	1.245	32.07
23-24	1.255	26.77
24-25	1.235	43.77

Tabla 9 : Valor de K y energía a cada paso, ajustadas por verosimilitud en la distribución normal de masa.

Utilizando la distribución uniforme, la mejor estimación de la masa es de 66.24Kg. Este valor es ligeramente menor que la estimación respecto la distribución normal y, en consecuencia, las otras variables estimadas varían siguiendo el mismo patrón. La longitud de pierna estimada es de 0.734m y el consumo energético estimado para toda la pista es de 209.30J. El valor medio de K estimado con esta distribución es de 1.379. La tabla 10 contiene el detalle de valores estimados para la distribución uniforme.

Paso	K	Energía del paso (J)
11-12	1.332	44.55
12-13	1.660	26.03
13-14	1.671	17.15
21-22	1.403	21.28
22-23	1.195	31.37
23-24	1.205	26.23
24-25	1.185	42.69

Tabla 10: Valor de K y energía a cada, ajustadas por verosimilitud en la distribución uniforme de masa.

Utilizando la longitud de pierna estimada por verosimilitud comentada anteriormente, podemos calcular que a altura del sujeto de Roccamonfina era de entre 154 a 163 cm. El rango anterior es consistente usando tanto la distribución normal de masas como la uniforme.

7.1.3 Discusión

En esta sección se ha analizado el registro fósil en pendiente de Roccamonfina con el objetivo de explicar la trayectoria del sujeto. Para ello, se ha descrito algunas de sus características corporales como la altura, la longitud de la pierna y su masa. Los resultados muestran que el homínido de Roccamonfina recorrió la pendiente de una manera controlada, evitando deliberadamente los gradientes más negativos. El parámetro K medio calculado no difiere notablemente de los valores de K hallados en humanos modernos, encontrándose dicho valor en el umbral entre locomoción natural y locomoción cómoda con pasos ligeramente cortos. Dicho resultado apoya fuertemente la hipótesis de que el homínido no forzaba su paso y era capaz de mantener la velocidad y el equilibrio en todo momento, mostrando de un bipedismo completamente desarrollado y con una estrategia de adaptabilidad similar a la que haría un humano moderno, esto es, reducir ligeramente la longitud de paso.

El hecho de que el parámetro K ajustado sea similar tanto en la distribución normal como en la distribución uniforme, refuerza todavía más las conclusiones comentadas y podemos concluir que el bipedismo de los homínidos de hace unos 350.000 años era mecánicamente idéntico al bipedismo de los humanos modernos.

7.2 SECCIÓN 3.2

Otros registros fósiles: Laetoli,
Happisburgh e Ileret.

7.2.1 Introducción

La rastrillada fósil de Roccamonfina es de un interés muy notable, tanto por la cantidad de huellas como por estar en una zona con una pendiente notable. La antigüedad estimada de la pista es de unos 350.000 años, lo que la convierte en una rastrillada relativamente reciente. En esta sección se analizarán otras tres pistas fósiles de más antigüedad como son las de Laetoli (3.7Ma), Ileret (1.5Ma) y Happisburgh (0.9Ma) para comparar el parámetro K estimado de dichas pistas con los resultados hallados para humanos modernos y para la rastrillada de Roccamonfina. Con estas tres pistas se obtendrá un rango de variación de antigüedad de las estimaciones muy amplio, siendo la pista de Laetoli unas diez veces más antigua que la de Roccamonfina. La pista de Ileret marca un punto intermedio entre Laetoli y los valores de humanos modernos y finalmente la pista de Happisburgh marcaría otro punto intermedio entre Ileret y Roccamonfina.

7.2.2 Resultados

i. Laetoli, Tanzania

La pista de Laetoli, Tanzania, con una antigüedad estimada de 3.7 millones de años, es una de las pistas más famosas del mundo. Fue descubierta por la Mary Leakey y descrita en su trabajo de 1981. Es ampliamente aceptado que tres especímenes de *Australopithecus afarensis*, uno de los cuales caminó sobre las huellas de otro, dejaron una rastrillada de 12 y 13 pasos respectivamente en una pista sin gradiente. La longitud total de la pista es de 465cm.

El modelo paramétrico se ha aplicado a la rastrillada de Laetoli, considerando dos sujetos, un adulto y un subadulto. Las mediciones han sido tomadas en una réplica de la pista de Laetoli existente en el Museo Cosmocaixa de Barcelona.

Los resultados medidos para la rastrillada de *Australopithecus afarensis* adulto y subadulto están reflejados en las tabla 11 y 12 respectivamente.

Paso #	Longitud pie (cm)	Longitud paso (cm)
1-2	28	52
2-3	29	44
3-4	30	40
4-5	31,5	41
5-6	28	36
6-7	29	43
7-8	28	41
8-9	29	38
9-10	28	40
10-11	27	38
11-12	29	40

Tabla 11: Valores medidos para la longitud de pie y de paso para la pista de Laetoli para el *Australopithecus afarensis* adulto.

Con estos datos de longitud de paso, estimando la longitud de la pierna en base a los registros fósiles somos capaces de aplicar el modelo matemático. La altura estimada aceptada para el sujeto adulto es 145 ± 11 cm mientras que la estimada para el subadulto de 125 ± 10 cm. La longitud de paso media en la rastrillada de huellas para el sujeto adulto es de 41.2 ± 4.2 cm, mientras que para el subadulto es de 39.1 ± 4.5 cm.

Paso #	Longitud pie (cm)	Longitud paso (cm)
1-2	16,5	38
2-3	17	41

3-4	19	39
4-5	16	44
5-6	17	42
6-7	15	42
7-8	16,5	37
8-9	16	35
9-10	15	42
10-11	16,5	44
11-12	17	30
12-13	17,5	34

Tabla 12: Valores medidos para la longitud de pie y de paso para el *Australopithecus afarensis* subadulto de la réplica de la pista de Laetoli.

Con los datos anteriores podemos estimar el valor de K para cada sujeto, y propagando el error podemos estimar la incertidumbre de la medida, hallando unos valores de $K = 1.58 \pm 0.28$ para el sujeto adulto y $K = 1.43 \pm 0.28$ para el sujeto subadulto.

Los resultados hallados no coinciden esta vez con el rango de valores naturales para humanos modernos, sino que el valor medio de K hallado para el *Australopithecus afarensis* adulto se halla bien entrado en la zona de pasos más cortos de lo habitual, rozando con el margen de error de la medida el umbral de transición a la región

de valores K incómodos. El valor de K para el sujeto subadulto sí tiene un valor más cercano a los valores de humano moderno, aunque hay que contextualizar el resultado. Claramente el sujeto subadulto caminaba con un paso forzadamente largo para seguir los pasos y ritmo del sujeto adulto, luego hay que leer este resultado como que el sujeto subadulto forzaba la longitud de su paso de una manera incómoda más allá de su región de confortabilidad. Ambos resultados, unidos al hecho de que la pista no sugiere que hubiera dificultades notables para ser transitada como pendientes u obstáculos, resulta un indicador claro de que el bipedismo de los sujetos *Australopithecus afarensis* no era biomecánicamente el mismo que el de los humanos modernos, esto es, su balance mecánico no estaba tan perfeccionado y no podían realizar pasos proporcionalmente igual de largos que los humanos modernos. El hecho de que su parámetro K en locomoción a nivel y sin obstáculos se halle notablemente dentro de la región no natural para humanos modernos, nos resulta un indicador de que el equilibrio mecánico bípedo ha sufrido una evolución paulatina a lo largo de los años y, por ende, el parámetro K podría haber sufrido modificaciones, reduciendo su valor con el paso de los años.

ii. Happisburgh, Reino Unido

La pista fósil de Happisburgh fue recientemente descubierta por Nick Ashton y descrita en su trabajo de 2014. Con una antigüedad

de entre 850.000 y 950.000 años, supone el registro fósil más antiguo hallado nunca fuera de África. En el trabajo de Ashton, se describen hasta 49 huellas dejadas por un grupo de individuos con huellas aparentemente tanto de sujetos adultos, de hasta 1.73m de altura, como de subadultos, de 0.93m. A pesar de que el número exacto de sujetos no puede ser determinado, en el trabajo se detalla que al menos habría cinco sujetos con proporciones morfológicas diferentes. Las huellas se atribuyen a homínidos *Homo antecesor*. La figura 7 contiene un diagrama del registro de huellas publicado en el trabajo de Ashton et al. de 2014 que contiene 24 huellas.

Dada la naturaleza de las huellas, que no siguen una trayectoria lineal sino que se agrupan en varias direcciones como si un grupo de homínidos estuviera reunido, resulta difícil aplicar el modelo de locomoción. No obstante, se han seleccionado las huellas de adulto 11 y 8, siguiendo la nomenclatura del trabajo de Ashton, atribuidas al mismo individuo, que son consecutivas. También se ha seleccionado el conjunto de huellas de subadulto 4, 5 y 6. Con este fin, se ha estimado la longitud del paso y basándonos en la estimación de altura del trabajo de Ashton, se ha podido estimar el parámetro K del *Homo antecesor*.

Para estimar la longitud del paso, se ha calculado la longitud lineal entre la parte anterior de las huellas consecutivas y también la de la parte posterior. Realizando la media de ambas medidas, se halla que el paso constituido por las huellas 11-8 tiene una longitud de 36.3cm. La huella 8 tiene una longitud de 24cm, y la huella 11 de 25cm. La altura del sujeto se estima en 163.5 ± 3.5 cm.

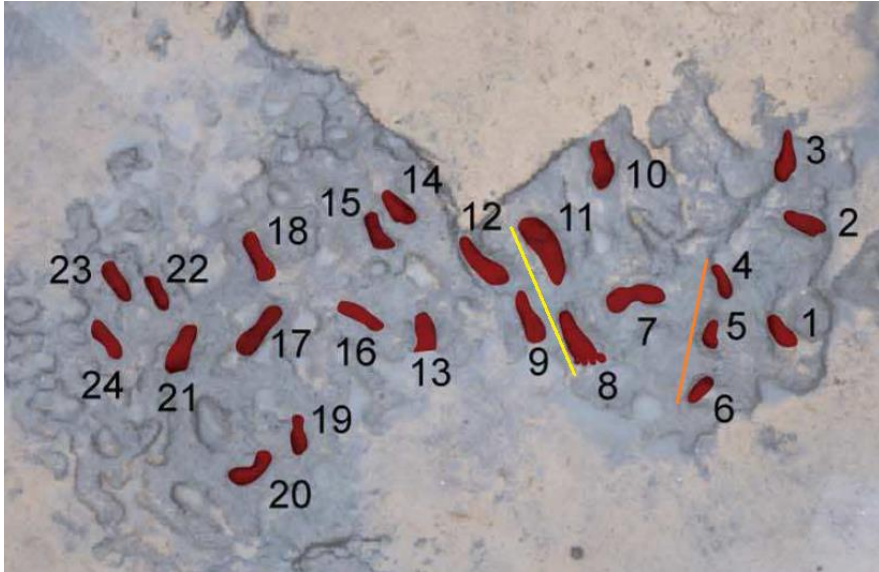


Figura 7: Extraído y modificado de Ashton et al. (2014). Diagrama de una parte de las huellas de Happisburgh, Reino Unido. En amarillo se destacan las huellas consecutivas 11 y 8 realizadas por un *Homo antecesor* adulto. En naranja se destacan las huellas 4, 5 y 6, realizadas por un sujeto subadulto.

Con las estimaciones anteriores podemos estimar un parámetro K para el adulto de *Homo antecesor* de 2.03.

Para las huellas de subadulto, Ashton indica que la pisada 5 tiene una longitud de 14cm. Con ella podemos estimar la longitud de los pasos definidos por las huellas 4-5 y 5-6 en 25.9cm y 27.9cm respectivamente. Si estimamos el parámetro K medio de esos pasos hallamos un valor de $K = 1.56$ para el sujeto subadulto de *Homo antecesor*.

El valor hallado para el sujeto adulto, de $K = 2.03$, supone un valor muy elevado y nos inclina a pensar que el sujeto o bien tenía dificultades locomotoras, o bien simplemente se movía con unos pasos deliberadamente cortos. El segundo caso parece el más

probable, ya que la estructura del resto de huellas nos sugiere que el grupo de homínidos estaban de algún modo reunidos y no focalizados en avanzar. El valor hallado para el sujeto subadulto, de $K = 1.56$, es un valor mucho más relevante porque no parece indicar que el sujeto realizara pasos especialmente forzados, sino de una forma natural. Este valor está completamente alineado con el valor hallado para *Australopithecus afarensis* adulto de la rastrillada de Laetoli, e incluso cae dentro del rango de variabilidad del valor hallado para subadulto. Cabe destacar también que, en ambos casos, los valores de K hallados tanto para los sujetos adultos y subadultos de *Homo antecesor* son sensiblemente mayores que los de los humanos modernos, por lo que podemos deducir que dichos homínidos tenían todavía un bipedismo no completamente desarrollado desde el punto de vista mecánico.

iii. Ileret, Kenia

La pista fósil de Ileret, Kenia, contiene una rastrillada de huellas de homínido datada en 1.50 Ma. Dicha pista, descrita en el trabajo de Bennett et al. de 2009, contiene varias pistas con huellas y están atribuidas a un sujeto *Homo erectus/ergaster*. La primera, Fut1 siguiendo la nomenclatura de Bennett, contiene siete huellas consecutivas (D, I, D, I, D, I e I) en lo que claramente supone un testigo de locomoción bípeda. La segunda y la tercera pista, Fut2 y Fut3 respectivamente, contienen dos huellas cada una en una

muestra. La tabla 13 contiene resumen de longitud entre puntos y la longitud estimada de paso.

Por la naturaleza de la pista Fut1, puede verse como el sujeto realizó primero unos pasos cortos, y posteriormente unos pasos de mayor longitud. Para la estimación del parámetro K de las pistas de Ileret, se tomarán en consideración las huellas Fut1-3 a Fut1-7, Fut2-1 a Fut2-2 y Fut3-1 a Fut3-2. Las huellas Fut2-1 y Fut2-2 definen un paso notablemente más largo que el resto del conjunto de huellas, no quedando claro si fue dejado por individuos diferentes o bien el individuo lo realizó de manera forzada. La figura 8 contiene detalles de las pistas extraídas del trabajo de Bennett et al, (2009).

Huellas que definen el paso	Longitud (cm)	Longitud media del paso (cm)
Fut1-3 ; Fut1-5	86.5	43.25
Fut1-3; Fut1-4	46.0	46.0
Fut1-4 ; Fut1-6	97.8	48.9
Fut1-4 ; Fut 1-5	43.1	43.1
Fut1-5 ; Fut1-6	53.6	53.6
Fut1-6 ; Fut1-7	78.5	39.25
Fut2-1 ; Fut2-2	68.4	68.4
Fut3-1 ; Fut3-2	64.3	32.15

Tabla 13: Longitud de cada paso de las diferentes pistas de Ileret, Kenia. Se han usado huellas de las pistas Fut1, Fut2 y Fut3.

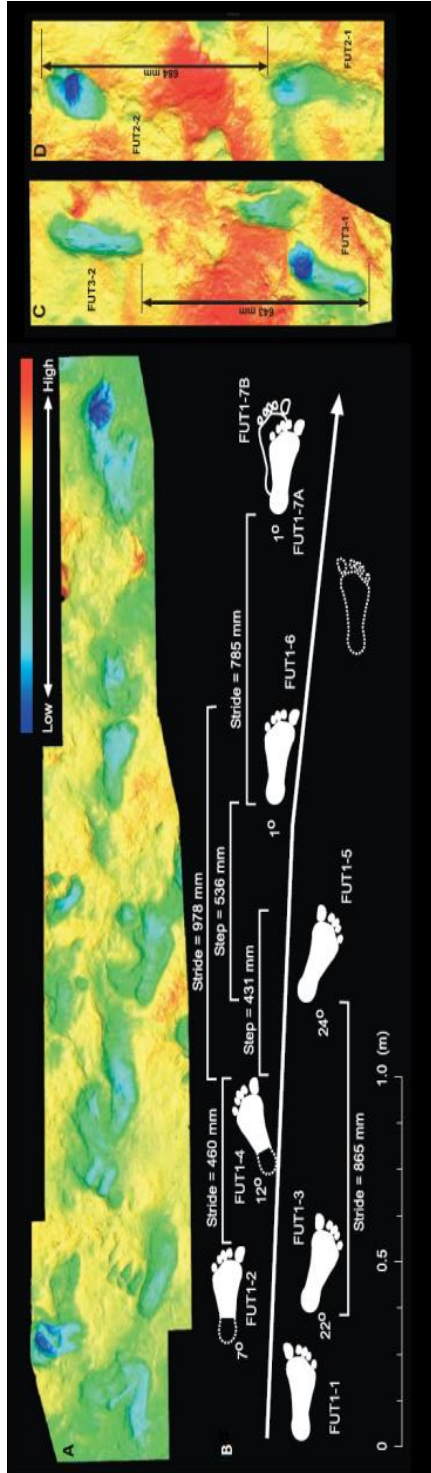


Figura 8: Extraído de Bennet et al. (2009). A) Diagrama de la rastrillada de huellas de la pista Fut-1 de Ileret, Kenia. En ella se pueden hallar las siete huellas, identificadas con la clave Fut1-1 a Fut-1-7. La huella Fut1-7B es una huella parcialmente superpuesta a la huella Fut1-7A. B) Esquema de las huellas de la pista Fut1 con las distancias medidas entre huellas. C) Diagrama de la pista Fut3 con las huellas Fut3-1 y Fut3-2. D) Diagrama de la pista Fut2 con las huellas Fut2-1 y Fut2-2.

La longitud media de paso calculada de las pistas de Ileret es de 44.6cm para FUT1, 68.4cm para FUT2 y 32.2cm para FUT3. Usando la estimación de la altura de los sujetos del trabajo de Dingwall et al, (2013), esto es, un rango de 156.8cm a 163.9cm para FUT1; de 184.6cm a 192.2cm para FUT2 y de 145.1cm a 151.6cm para FUT3; podemos estimar unos valores de K iguales a $K_{Fut1} = 1.62 \pm 0.04$, $K_{Fut2} = 1.24 \pm 0.02$ y $K_{Fut3} = 2.08 \pm 0.06$.

Dado que las pistas FUT2 y FUT3 tienen un número pequeño de pasos, tomaremos el parámetro K de la pista FUT1 como el más fiable.

7.2.3 Discusión

El cálculo del parámetro K para los registros fósiles de esta sección, de varios cientos de miles e incluso millones de años, se ha demostrado un método igualmente útil a fin de arrojar algo de luz en el tipo de bipedismo de esos homínidos. Para los casos de las pistas más antiguas, Laetoli, Ileret y Happpisburgh, se ha visto que el parámetro es notablemente mayor que el rango natural para humanos modernos, sugiriendo que su bipedismo no estaba tan desarrollado mecánicamente hablando como el de los humanos modernos en contraposición a la pista de Roccamonfina, mucho más moderna, donde el valor estimado para K no ha arrojado diferencias significativas con el de los humanos en los escenarios de locomoción natural.

Es importante destacar que el uso de la estimación de K para registros fósiles se basa en una serie de requisitos, a saber, estimar la longitud de pierna y/o altura del sujeto que dejó las huellas, y dicho proceso puede aportar una importante incertidumbre. Esto es sensiblemente importante, por ejemplo, en la pista de Happpisburgh, donde el patrón de las huellas no permite inferir una trayectoria clara, luego el parámetro K estimado para el sujeto adulto es muy alto y, además, está estimado sobre un solo paso. En este sentido parecen más fiables las estimaciones de las pistas de Laetoli o de Ileret, aunque hay que recordar que la estimación de altura o longitud de pierna se basan en estimaciones de hallazgos fósiles no relacionadas con la pista en sí mismo.

Con todo y asumiendo las incertidumbres descritas, se pueden extraer algunas conclusiones, como que de modo general el parámetro K ha tendido a reducirse hasta el valor de los humanos modernos. Esto tiene sentido, ya que a menor parámetro K, se requiere mayor equilibrio y control muscular del movimiento bípedo, ya que la energía requerida para cada paso es mayor debido a la oscilación del centro de masas. Si realizamos una distribución de los valores de K hallados para los diferentes registros fósiles hasta los humanos modernos, podemos hallar que la pendiente de la regresión lineal es negativa, lo que apoya la hipótesis de que el parámetro tiende a reducirse con el tiempo, no obstante y dada la incertidumbre de los valores hallados, no se puede inferir que el valor de la pendiente negativa sea fiable, esto es, que la reducción del parámetro K se haya dado de forma paulatina en el tiempo, sino que solo podemos concluir que para las pistas de Laetoli, Ileret y Happpisburgh, los sujetos tenían un bipedismo no asemejable al de los humanos modernos o el sujeto de Roccamonfina.

8. DISCUSIÓN GENERAL

8. Discusión general

Los tres capítulos de esta tesis siguen un hilo conductor basado en el desarrollo de un modelo, la medición de los parámetros hallados en humanos modernos y finalmente la aplicación del modelo a registros fósiles con el fin de hallar diferencias entre homínidos y humanos.

En el primer capítulo se desarrolla un modelo teórico con una asunción novedosa: que la energía potencial gravitatoria tiene un rol principal en el balance energético y que el papel de la energía cinética es despreciable en primera aproximación para locomoción a velocidad baja y constante. Dicha asunción se ha demostrado válida puesto que ha sido posible reencontrar los resultados experimentales de otros trabajos. Además de construir un marco teórico en el cual explicar algunos hechos medidos experimentalmente como que el mínimo consumo energético de la locomoción en gradiente se da para una pendiente negativa del -12%. Del marco teórico emerge un parámetro, K , definido como la longitud de la pierna entre la longitud del paso, que condiciona toda la locomoción. Se ha demostrado teóricamente que para cada valor de K existe un gradiente negativo que optimiza el consumo energético, luego ajustando dicho parámetro en la locomoción podríamos optimizar el consumo energético para minimizarlo.

En el segundo capítulo se ha hecho una medición del parámetro K para humanos modernos. Dada la definición del parámetro K en base a parámetros fisiológicos, éste no puede tener cualquier valor, así que el objetivo de la medición es encontrar el rango válido para

humanos modernos, así como discernir si hay alguna variación significativa de dicho rango para algunos subgrupos de humanos. En base a las mediciones se ha hallado un rango válido para humanos del valor de K entre 0.85 y 3.00. Así mismo se ha hallado un dimorfismo sexual para adultos humanos debido a que el valor medio de K es significativamente menor para hombres que para mujeres. El dimorfismo ha sido hallado para dos de los cinco escenarios estudiados para adultos, el de locomoción natural y el de locomoción incómoda con pasos largos. En cambio para los subgrupos de subadultos no se ha hallado el dimorfismo en el escenario de locomoción natural, lo que apunta a que los adultos podrían tener una adaptación social en su forma de caminar que podría determinar que sus pasos sean ligeramente más cortos para igual longitud de pierna.

En el tercer capítulo se ha usado el modelo para estimar el parámetro K de registros fósiles de homínidos con el fin de comparar su valor de K con el de los humanos modernos. En la sección primera del capítulo, se ha comparado con el registro fósil de Roccamonfina, Italia, hallando unos valores de K similares al de los humanos modernos. La rastrillada de Roccamonfina es significativa ya que está en la ladera de un volcán con una pendiente muy inclinada y tiene una trayectoria zigzagueante. Con el análisis del parámetro K podemos deducir que el sujeto tenía una locomoción bípeda equivalente a la de los humanos modernos, ya que acomete estrategias similares a las que usaría un humano, esto es, evitar los gradientes más significativos, a la vez que emplea una longitud de paso congruente con la que usaría un humano moderno.

En el lado contrario está el análisis de los registros fósiles de Laetoli, Ileret y Happisburgh, todos ellos más antiguos. Para todos ellos se ha estimado un valor de K fuera del rango de locomoción natural para humanos modernos, incluso en algunos casos los valores eran significativamente más grandes. Dada la definición del parámetro K , podemos asemejar su valor al grado de desarrollo de bipedismo ya que menores valores de K requieren mayor equilibrio y fuerza muscular. Por ello, podemos deducir que los valores significativamente más altos para los registros fósiles analizados, indican que los homínidos estudiados tenían un grado de bipedismo menos desarrollado que el de los humanos modernos o que el del sujeto de Roccamonfina.

En conclusión, en esta tesis se ha creado un modelo matemático que sirve como marco teórico para el análisis de la locomoción humana, hallando algunos indicadores claves en forma de parámetro medible. La medición de dicho parámetro ha resultado útil tanto para humanos modernos, ya que se ha hallado cierto dimorfismo sexual en su valor, como para comparar su valor con el de las estimaciones para registros fósiles de homínidos, ya que se ha podido demostrar que en el pasado los homínidos protagonistas de dichos registros fósiles todavía no tenían un bipedismo completamente desarrollado.

9. CONCLUSIONES

9. Conclusiones

Esta tesis introduce un modelo teórico que analiza mecánicamente las energías involucradas en la locomoción en gradiente y lo aplica para hallar valores del parámetro K en humanos modernos y diferentes registros fósiles de homínidos. Las siguientes conclusiones pueden ser extraídas:

1. La mecánica de la locomoción bípeda en gradiente a velocidades bajas y constantes está gobernada por la energía potencial gravitatoria, ejerciendo la energía cinética un rol menor.
2. El modelo analítico desarrollado halla que el gradiente óptimo de mínimo consumo energético se da en el punto de equilibrio entre las contribuciones de la energía potencial gravitatoria obtenida debido a un descenso en el gradiente y la energía potencial gravitatoria necesaria para elevar el centro de masas siguiendo el modelo energético de péndulo invertido.
3. El modelo analítico predice que el gradiente óptimo se halla en un -12% y éste puede ser extendido a todo un rango de gradientes mediante la alteración de la longitud de paso.

4. El modelo analítico desarrollado indica que el factor que determina el gradiente óptimo de mínimo consumo energético es el parámetro adimensional K , definido como la longitud de pierna dividido entre la longitud de paso.
5. El parámetro no puede tener cualquier valor debido a limitaciones fisiológicas. El rango de valores K fisiológicamente posibles medido en humanos modernos es de $K = 0.85$ a 3.00 .
6. El valor del parámetro K para humanos modernos en un escenario de locomoción natural no forzada es de 1.29 ± 0.11 .
7. Se ha hallado un dimorfismo sexual en humanos adultos por el que el valor de K es significativamente mayor en mujeres para la locomoción natural no forzada, así como para la longitud de paso máxima en el escenario de locomoción con pasos forzados a ser incómodamente largos.
8. El valor del parámetro K en adolescentes humanos ha mostrado valores consistentes con los hallados para humanos adultos.

9. Los adolescentes humanos presentan el mismo dimorfismo sexual que los adultos humanos para el escenario de pasos forzados a ser incómodamente largos.
10. Los adolescentes humanos no presentan el dimorfismo sexual para el escenario de locomoción natural no forzada lo que sugiere un proceso de adaptación social de las mujeres adultas para explicar este dimorfismo.
11. La estimación del parámetro K para pistas fósiles de homínidos ha resultado ser una aproximación válida para extraer información acerca del desarrollo bípedico de los especímenes que dejaron las huellas.
12. La estimación del parámetro K del *Homo erectus* analizado en la pista de Roccamonfina, Italia, arroja un valor de $K = 1.44$, dentro del rango de valores de locomoción natural de humanos modernos.
13. Podemos considerar que la rastreada de huellas de la pista de Roccamonfina fue realizada por un homínido con un bípedismo completamente desarrollado y mecánicamente análogo al de los humanos modernos, con un valor K ligeramente mayor pero dentro del rango de variabilidad de locomoción natural no forzada.

- 14.** Las estimaciones de los parámetros K para las rastrilladas de Laetoli, Happisburgh e Ileret arrojan un resultado notablemente mayor al de los humanos y fuera del rango de locomoción natural. Esto nos indica que el bipedismo de los homínidos involucrados presenta diferencias biomecánicas respecto a la capacidad locomotora de los humanos modernos.
- 15.** El valor del parámetro K ha disminuido con el paso del tiempo, tendiendo su valor mínimo para los humanos modernos, lo cual es indicativo de un mayor equilibrio mecánico y una mayor capacidad bipédica.
- 16.** La variación del parámetro K presenta una tendencia de disminución continua con el paso del tiempo y no una distribución bimodal o grandes variaciones abruptas, lo que indica que la adaptación a una mejor locomoción podría haber sido progresiva.

10. BIBLIOGRAFÍA

10. Bibliografía

Alexander, R.McN. (1989).- *Dynamics of dinosaurs and Other Extinct Giants*. Columbia University Press, Nueva York.

Alexander, R.McN. (1992): *The Human Machine*. Natural History Museum Publications, Londres.

Alexander, R.McN. (2003): *Principles of Animal Locomotion*. Princeton University Press, Princeton NJ.

Ashton, N., Lewis, S.G., De Groote, I., Duffy, S.M., Bates, M., Bates, R., Hoare, P., Lewis, M., Parfitt, S.A., Peglar, S., Williams, C., Stringer, C. (2014).- Hominin Footprints from Early Pleistocene Deposits at Happisburgh, UK. *PLoS ONE*, **9(2)**: e88329. doi:10.1371/journal.pone.0088329

Avanzini, M., Mietto, P., Panarello, A., De Angelis, M., Rolandi, G. (2008).- The Devil's Trails: Middle Pleistocene Human Footprints Preserved in a Volcanoclastic Deposit of Southern Italy. *Ichnos*, **15**: 3-4, 179-189, DOI:10.1080/10420940802470458.

Bennett, M.R., Harris, J.W.K., Richmond, B.G., Braun, D.R., Mbua, E., Kiura, P., Olago, D., Kibunja, M., Omuombo, C., Behrensmeier, A.K., Huddart, D., Gonzalez, S., (2009).- Early Hominin Foot Morphology Based on 1.5-Million-Year-Old Footprints from Ileret, Kenya. *Science*, **323**:1197-1201.

Bennett, M.R., Morse, S.A. (2014).- *Human Footprints: Fossilised Locomotion*. Springer, Heidelberg.

Bramble, D.M., Carrier, D.R. (1983).- Running and breathing in mammals. *Science*, **219**: 251-256.

Carrier, D.R. (1983).- Lung ventilation during walking and running in four species of lizards. *Experimental biology*, **47**: 33-42.

Casinos, A. (1996).- Bipedalism and quadrupedalism in *Megatherium*: an attempt at biomechanical reconstruction. *Lethaia*, **29**: 87-96.

Casinos, A. (2018).- *La locomoción*. CSIC/Catarata, Madrid.

Casinos, A., Cubo, J. (2001).- Avian long bones, flight and bipedalism. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A, Molecular & Integrative Physiology*, **73**: 726-735.

Casinos, A., Gasc, J.-P. (2002).- Constraints, size and shape. En *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology. A Tribute to Frits De Vree*, P. Aerts, K. D'Août, A. Herrel, R. Van Damme (Eds.), pp. 325-335. Shaker, Maastricht.

Casinos, A., Milne, N., Jouffroy, F.K., Medina, M.F. (2016).- Muscular fibre types in the reduced forelimb and enlarged hindlimb

of the quokka (*Setonix brachyurus*, Macropodidae). *Australian Journal of Zoology*,

Cavagna, G.A., Kaneko, M. (1977).- Mechanical work and efficiency in level walking and running. *Journal of Physiology*, **268**: 467-481.

Cubo, J., Casinos, A. (1997).- Flightlessness and long bone allometry in Palaeognathiformes and Sphenisciformes. *Netherlands Journal of Zoology*, **47**: 209-226.

Cubo, J., Casinos, A. (2000).- Mechanical Properties and Chemical Composition of Avian Long Bones. *European Journal of Morphology*, **38**: 112-121.

Dingwall, H.L., Hatala, K.G., Wunderlich, R.E., Richmond, B.G. (2013).- Hominin stature, body mass, and walking speed estimates based on 1.5 million-year-old fossil footprints at Ileret, Kenya. *Journal of Human Evolution*, **64**, 556-568.

Demes, B. (2011).- Three-Dimensional Kinematics of Capuchin Monkey Bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, **145**:147–155.

Fleagle, J.G. (1999).- *Primate Adaptation and Evolution*, segunda edición. Academic Press, San Diego Cal.

Fleagle, J.G., Stern, J.T. Jr., Jungers, W., Susman, R.L., Vangor, A.K., Wells, J.P. (1981).- Climbing: A Biomechanical Link with Brachiation and with Bipedalism. En *Vertebrate Locomotion*, M.H. Day (Ed.), pp. 359-375. Academic Press, Londres.

Harcourt-Smith, W. E. H., Aiello, L. C. (2004).- Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. *Journal of Anatomy*, **204**: 403-416.

Hirasaki, E., Ogiwara, N., Hamada, Y., Kumakura, H., Nakatsukasa, M. (2004). Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques. *Journal of Human Evolution*, **46**:739–750.

Heglund, N.C., Schepens, B. (2003).- Ontogeny recapitulates phylogeny? Locomotion in children and other primitive hominids. En *Vertebrate Biomechanics and Evolution*, V.-L. Bels, J.-P. Gasc, A. Casinos (Eds.), pp. 283-295. Bios, Oxford.

Higgins, R.W., Ruff, C. B. (2011).- The effects of distal limb segment shortening on locomotor efficiency in sloped terrain: implications for Neandertal locomotor behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, **146**: 336-345.

Irschick, D.J., Jayne, B.C. (1999).- Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *Journal of Experimental Biology*, **202**: 1047-1065.

Jeong Yul Kim, Kyung Soo Kim, Lockley, M.G. (2008).- Hominid Ichnology: Tracking Our Own Origins. *Ichnos*, **15**: 103-105, DOI: 10.1080/10420940802467785.

Leakey, M.D. (1981). Discoveries at Laetoli in Northern Tanzania. *Proceedings of the Geologists' Association*. **92 (2)**: 81–86.

Lockley, M., Jeong-Yul Kim, Roberts, G. (2007).- The ichnos project: a re-evaluation of the hominid track record. En *Cenozoic Vertebrate Tracks and Traces*, S.G. Lucas, J.A. Spielmann, M.G. Lockley, (Eds.), pp. 79-90. New Mexico Museum of Natural History & Science, Albuquerque N.M.

Lockley, M., Roberts, G., Jeong Yul Kim (2008).- In the Footprints of Our Ancestors: An Overview of the Hominid Track Record, *Ichnos*, **15**: 106-125, DOI: 10.1080/10420940802467835.

Margaria, R. (1976).- *Biomechanics and energetics of muscular exercise*. Clarendon Press, Oxford.

McHenry HM (1992).- Body size and proportions in early hominids». *Am J Phys Anthropol.* (en inglés) **87 (4)** :407-431.

Mietto, P., Avanzini, M., Rolandi, G. (2003).- Human footprints in Pleistocene volcanic ash. *Nature*, **422**: 133.

Minetti, A.E. (1995).- Optimum gradient of mountain paths. *Journal of Applied Physiology*, **79(5)**: 1698–1703.

Minetti, A.E., Moia, C., Roi, G.S., Susta, D., Ferretti, G. (2002).- Energy cost of walking and running at extreme uphill and downhill slopes. *Journal of Applied Physiology*, **93**: 1039–1046.

O'Connor, S.M., Dawson, T.J., Kram, R., Donelan, J.M. (2014).- The kangaroo's tail propels and powers pentapedal locomotion. *Biology Letters*, **10**: DOI:10.1098/rsbl.201

O'Neill, M.C., Schmitt, D. (2012).- The gaits of primates: center of mass mechanics in walking, cantering and galloping ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Journal of Experimental Biology*, **215**: 1728-1739.

Persons, W.S., Currie, P.J. (2017).- The functional origin of dinosaur bipedalism: Cumulative evidence from bipedally inclined reptiles and disinclined mammals. *Journal of Theoretical Biology*, **420**:1-7. doi: 10.1016/j.jtbi.2017.02.032.

Raichlen, D.A., Pontzer, H., Sockol, M.D. (2008).- The Laetoli footprints and early hominin locomotor kinematics. *Journal of Human Evolution*, **54**: 112-117

Raichlen, D.A., Gordon, A.D., Harcourt-Smith, W.E.H., Foster, A.D., Haas, W. R, Jr. (2010).- Laetoli Footprints Preserve Earliest

Direct Evidence of Human-Like Bipedal Biomechanics. *PLoS ONE*, **5(3)**: e9769. doi:10.1371/journal.pone.0009769

Renous, S. (1994).- *Locomotion*. Dunod, Paris.

Rollinson, J., Martin, R.D. (1981).- Comparative Aspects of Primate Locomotion with Special Reference to Arboreal Cercopithecines. En *Vertebrate Locomotion*, M.H. Day (Ed.), pp. 377-427. Academic Press, Londres.

Saborit, G., Casinos, A. (2015). Parametric Modeling of Human Gradient Walking for Predicting Minimum Energy Expenditure. *Computational and Mathematical Methods in Medicine*, ID 407156, <http://dx.doi.org/10.1155/2015/407156>.

Scaillet, S., Vita-Scaillet, G., Guillou, H. (2008). Oldest human footprints dated by Ar/Ar. *Earth and Planetary Science Letters*, **275**: 320–325.

ANEXO 1

Artículo publicado referente al capítulo 1:

Gerard Saborit and Adrià Casinos (2015)

*Parametric Modeling of Human Gradient Walking for Predicting
Minimum Energy Expenditure.*

Computational and Mathematical Methods in Medicine

<http://dx.doi.org/10.1155/2015/407156>

ANEXO 2

Artículo publicado referente al capítulo 3, sección 3.1:

Gerard Saborit, Alessandro Mondanaro, Marina Melchionna,
Carmela Serio, Francesco Carotenuto, Stefano Tavani, Maria
Modafferi, Adolfo Panarello, Paolo Mietto, Pasquale Raia & Adrià
Casinos. (2019)

*A Dynamic Analysis of Middle Pleistocene human walking gait
adjustment and control*

Italian Journal of Geosciences

<https://doi.org/10.3301/IJG.2019.03>