

MUNIBE Antropología-Arkeología	nº 77	Online First	DONOSTIA	2026	ISSN 1132-2217 • eISSN 2172-4555
--------------------------------	-------	--------------	----------	------	----------------------------------

Recibido: 2025-09-17
Aceptado: 2026-05-19

Tras las huellas del pasado: movilidad e implicaciones conductuales y biológicas de los homínidos del Pleistoceno a través del registro icnológico global

Tracing the Footsteps of the Past: Mobility and Behavioral-Biological Insights into Pleistocene Hominins from the Global Ichnological Record

PALABRAS CLAVES: Huellas fósiles, homínidos, locomoción, fisiología, comportamiento.

GAKO-HITZAK: Aztarna fosilak, homínida, lokomozioa, fisiologia, portaera.

KEY WORDS: fossil footprints, hominins, locomotion, physiology, behavior.

Simona SAVALACHE⁽¹⁾ y Guillermo ZORRILLA-REVILLA^(2,3)

RESUMEN

El estudio de las huellas fósiles de homínidos ha cobrado un papel importante en la investigación sobre el comportamiento y la locomoción en el pasado. Estas impresiones preservadas a lo largo del tiempo permiten aproximarse de forma excepcional a la interacción entre los individuos y su entorno, en momentos concretos del Pleistoceno. El objetivo de este trabajo es ofrecer una revisión crítica y sistematizada de la literatura científica reciente sobre huellas fósiles de homínidos, a partir de una selección de 17 artículos publicados entre 2014 y 2024. La revisión se organiza en torno a cuatro ejes principales: la composición de los grupos humanos, las estrategias de subsistencia y movilidad, los aspectos fisiológicos asociados al desplazamiento, y las metodologías empleadas para el análisis icnológico.

A través de este recorrido, se observan patrones sociales complejos (como la presencia constante de individuos no adultos), evidencias de cooperación en la caza y variabilidad en la morfología podal, así como avances metodológicos ligados al modelado 3D.

En conjunto, el presente trabajo propone que las huellas fósiles no sólo complementan al registro osteológico o arqueológico para entender la paleofisiología o las conductas humanas, sino que permiten abrir nuevas líneas de interpretación sobre cómo se organizaban, se desplazaban y vivían los grupos de homínidos del pasado. Este tipo de evidencias, interpretadas desde una perspectiva integradora, enriquecen la comprensión sobre la movilidad, la cooperación y la diversidad biológica en el linaje de nuestros antepasados.

LABURPENA

Homininoen aztarna fosilen azterketak gero eta garrantzi handiagoa hartu du iraganeko portaera eta lokomozioaren ikerkuntzan. Denboran zehar kontserbatu diren aztarna horiek aukera paregabea eskaintzen dute Pleistozenoko une jakin batzuetan gizabanakoek ingurunearekin izan zuten elkarrekintza ulertzeko. Lan honen helburua da, hain zuzen ere, homininoen aztarna fosilei buruzko azken literatura zientifikoaren berrikuspen kritiko eta sistematizatua eskaintzea, 2014 eta 2024 artean argitaratutako 17 artikulutan oinarrituta. Berrikusketa lau ardatz nagusirekin inguruan antolatuta da: giza taldeen osaketa, biziraupen- eta mugikortasun-estrategiak, mugimenduetarekin lotutako alderdi fisiologikoak eta analisi iknologikorako erabilgarriak metodologiak.

Azterketa horren bidez, gizarte-patroi konplexuak ikusi dira (hala nola helduak ez diren banakoen etengabeko presentzia), ehizatze garaian izandako lankidetzaren ebidentziak eta oinaren morfologian dagoen aldakortasuna, baita 3D modelatzeari lotutako aurrerapen metodologikoak ere.

Oro har, lan honek proposatzen duenaren arabera, aztarna fosilek ez dute soilik erregistro osteologikoa edo arkeologikoa osatzen paleofisiologia edo giza jokabideak ulertzeko. Hori beharrez, interpretazio-lerro berriak irekitzen dituzte iraganeko homininoen taldeak nola antolatzen ziren, nola mugitzen ziren eta nola bizi ziren ulertzeko. Ebidentzia mota horiek ikuspegi integratzailetik interpretatuz gero, gure arbasoen mugikortasunari, lankidetzari eta aniztasun biologikoari buruzko ulermena aberasten dute.

ABSTRACT

This article presents a systematic review of the scientific literature on fossil hominin footprints to understand the physiological and behavioral implications of bipedal locomotion in the Pleistocene. Fossil footprints constitute a valuable source of evidence, as they record anatomical and behavioral features in action, offering direct insights into the locomotor dynamics and social organization of past hominin groups.

The review was conducted according to a pre-established design with explicit inclusion and exclusion criteria, adapted to the archaeological context. A total of 17 articles were selected through a systematic process and analyzed based on several thematic areas: group composition, locomotion and behavior, methodological techniques used, publication trends, and geographic and chronological features.

⁽¹⁾ Facultad de Humanidades y Comunicación, Universidad de Burgos, Burgos, España.

⁽²⁾ Laboratorio de Evolución Humana, Universidad de Burgos, Burgos, España.

⁽³⁾ Research Center for Anthropology and Health (CIAS), Universidade de Coimbra, Coimbra, Portugal, guillermozorre@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-0162-1848>

The results indicate that fossil footprints provide critical information on group size, age distribution, sexual dimorphism, stride patterns, and gait speed. Several studies also report the presence of children and multiple individuals moving together, indicating coordinated group movement. The footprints further reflect adaptations to environmental conditions and occasionally allow inferences about social structures, foraging, and mobility strategies. Methodologically, recent years have seen the increasing use of 3D photogrammetry, scanning, and advanced statistical models to enhance footprint documentation and analysis. Morphometric comparisons, often based on experimental and existing datasets, support inferences about locomotor biomechanics and social behavior.

Despite the growing interest in this field, the review reveals a relatively low volume of publications over time and a patchy geographical distribution, with most studies concentrated in Africa and Europe. This highlights the need for expanding the geographic and chronological scope of footprint studies.

1. INTRODUCCIÓN

La evolución humana ha estado marcada por una constante adaptación al entorno, tanto en términos fisiológicos como conductuales (Debevec *et al.*, 2024; Ilardo & Nielsen, 2018; Zeller *et al.*, 2023). Uno de los elementos más significativos de esta adaptación ha sido la locomoción bípeda, que se sitúa en el núcleo del proceso evolutivo de los homínidos y ha tenido profundas implicaciones anatómicas, ecológicas y sociales (Lieberman, 2010; Pontzer, 2012; Wheeler, 1984, 1985, 1991). Tradicionalmente, el estudio de la locomoción se ha sustentado en el análisis de restos óseos, particularmente del esqueleto postcraneal, cuyos elementos como el fémur, la pelvis en su conjunto, o ciertos huesos del pie han permitido inferir patrones de marcha, biomecánica y posturas adoptadas por distintas especies (Cen *et al.*, 2020; Lieberman & Holowka, 2022; Raichlen *et al.*, 2011; Shefelbine *et al.*, 2002). Sin embargo, la fragmentación y escasez de esqueletos fósiles completos limita, en muchos casos, la reconstrucción de comportamientos locomotores de forma detallada.

En este contexto, las huellas fósiles se presentan como una fuente de información complementaria y, en ocasiones, más directa. Estas impresiones preservadas en sedimentos consolidan un momento específico en el tiempo, capturando no solo la morfología del pie, sino también la dinámica del desplazamiento y, en algunos casos, aspectos sociales y grupales (Bennett *et al.*, 2013; Berge *et al.*, 2006; Raichlen *et al.*, 2008). A diferencia de los restos óseos, que informan sobre capacidades potenciales, las huellas permiten captar un comportamiento en acción. Así, revelan trayectorias, velocidades, cargas y otras variables que ayudan a contextualizar la actividad locomotora en relación con el entorno (Bennett *et al.*, 2020; Berge *et al.*, 2006; Dingwall *et al.*, 2013; Helm *et al.*, 2022; Raichlen *et al.*, 2008; Saborit *et al.*, 2019).

Un caso emblemático es el yacimiento de Laetoli (Tanzania), donde se albergan huellas asignadas a la especie *Australopithecus afarensis*, con una antigüedad estimada en 3,6 millones de años (Clarke, 1979; Leakey & Hay, 1979; Sellers *et al.*, 2005). Estas impresiones no solo confirmaron la locomoción bípeda en esta especie, sino que abrieron un campo de estudio centrado en la interpretación anatómica, funcional, ecológica y conductual de los homínidos del pasado (Day & Wickens, 1980; Charteris *et al.*, 1981; Cherin *et al.*, 2019; Masao *et al.*, 2016; Tuttle *et al.*, 1990; White &

Suwa, 1987). Desde entonces, el estudio de las huellas fósiles ha evolucionado considerablemente, apoyándose en avances tecnológicos como la fotogrametría digital, el escaneo láser, la tomografía computarizada o el modelado en 3D, que permiten capturar y analizar detalles milimétricos de las superficies impresas (Bennett *et al.*, 2013; McNutt *et al.*, 2021).

Estas tecnologías no solo mejoran la precisión métrica de las observaciones, sino que también posibilitan inferencias biomecánicas más robustas, como la distribución de presión durante la marcha, la identificación de patrones de carga asimétrica o la estimación de variables como estatura, masa corporal y velocidad de desplazamiento (Dingwall *et al.*, 2013; Hatala *et al.*, 2013; Sellers *et al.*, 2005). En paralelo, enfoques teóricos contemporáneos han expandido el alcance de estos estudios, integrando perspectivas de la ecología del comportamiento, la antropología del movimiento y la teoría social para interpretar los vestigios fósiles como parte de sistemas complejos de interacción humano-entorno.

El análisis de las huellas también permite aproximarse a variables como la organización del grupo, la división sexual de labores, la composición etaria y la presencia de individuos inmaduros o de distinta talla en una misma trayectoria (Dingwall *et al.*, 2013; Helm *et al.*, 2022). La presencia de múltiples huellas en paralelo, o la superposición de éstas en trayectorias divergentes o convergentes, puede sugerir interacción social, cooperación o movilidad conjunta, aspectos que rara vez pueden inferirse solo a partir del registro osteológico humano, algo que se materializa en conjuntos pleistocenos de gran escala, como Willandra Lakes en Australia (Webb *et al.*, 2006).

Por otra parte, las huellas reflejan la interacción del cuerpo con el entorno, en tiempo real. El análisis de trayectorias en diferentes tipos de sustratos (ceniza volcánica, arcilla, arena) revela adaptaciones específicas a la topografía o a las condiciones ambientales (Alvarado *et al.*, 2022; Avanzini *et al.*, 2008). La ampliación del registro hacia contextos volcánicos y otros entornos sedimentarios reforzó la importancia tafonómica y geográfica de este tipo de evidencias (Behrensmeyer & Laporte, 1981; Mietto *et al.*, 2003). Estas pistas permiten reconstruir no solo cómo se desplazaban los homínidos, sino también cómo gestionaban su entorno y respondían a sus desafíos ecológicos, como pendientes, superficies inestables o suelos saturados.

Las síntesis previas del registro de huellas fósiles de homínidos han permitido ordenar la distribución temporal y geográfica de los principales yacimientos, así como destacar el valor paleoecológico o tafonómico de las huellas fósiles, como por ejemplo se muestra en Lockley *et al.* (2008). No obstante, el desarrollo reciente de técnicas de documentación y análisis digital, como la fotogrametría 3D, el escaneo láser, los modelos digitales, los análisis morfométricos avanzados y, más recientemente, el *machine learning*, ha ampliado notablemente la capacidad de extraer información biológica y conductual del registro icnológico humano. Por ello, resulta necesario revisar la literatura más reciente para evaluar hasta qué punto estas aproximaciones permiten formular nuevas inferencias sobre la locomoción, la fisiología, la movilidad y las dinámicas sociales de los homínidos.

En resumen, el estudio de las huellas fósiles ha pasado de ser una curiosidad paleoantropológica a constituir una herramienta fundamental en la reconstrucción de la evolución del comportamiento locomotor humano. Este giro ha sido posible no solo gracias a los avances metodológicos, sino también a un cambio de paradigma que entiende la locomoción como un fenómeno multidimensional, situado entre lo biológico, lo social y lo ecológico. Sin embargo, hasta la fecha no se ha realizado una revisión sistemática actualizada que aborde estos elementos de forma conjunta, motivo por el cual este trabajo resulta especialmente necesario.

El presente trabajo tiene como objetivo ofrecer una visión general y crítica, a través de una revisión sistemática de la literatura científica sobre huellas fósiles de homínidos, centrándose en varios ejes fundamentales: (1) la estructura y composición de los grupos humanos inferida a partir del registro icnológico; (2) las estrategias de subsistencia y la posible división de estas en función del sexo y la edad; (3) los aspectos fisiológicos vinculados a la locomoción, como el dimorfismo sexual, la morfología podal o la velocidad de marcha; y (4) las metodologías aplicadas en el registro, análisis y modelización de las huellas fósiles. Mediante este enfoque integrado, se busca enriquecer la comprensión de la movilidad en los homínidos y aportar nuevas perspectivas sobre la complejidad del comportamiento humano en el pasado aunando evidencias que rara vez han sido analizadas de forma conjunta.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha desarrollado una revisión sistemática de la literatura científica existente, siguiendo con las recomendaciones de la declaración PRISMA 2020 (Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses) (Page *et al.*, 2021), orientada a analizar e interpretar los estudios existentes sobre huellas fósiles de homínidos desde una perspectiva interdisciplinar, abarcando aspectos fisiológicos, conductuales y metodológicos.

2.1. Protocolo y registro

Debido a la naturaleza arqueológica y/o paleoantropológica del estudio, área no contemplada por el repositorio PROSPERO (NIHR, 2024), no se registró un protocolo en dicha plataforma. No obstante, se siguió un diseño predefinido con criterios explícitos de inclusión, exclusión y codificación temática.

2.2. Estrategia de búsqueda

Se realizaron búsquedas bibliográficas sistemáticas en tres bases de datos principales: *Scopus*, *Web of Science*, *PubMed*. Debido a la naturaleza internacional de las publicaciones y descubrimientos relevantes en este campo, se emplearon las siguientes palabras clave en lengua inglesa: *hominin*, *footprints*. Se empleó el operador booleano AND para combinar ambos términos y asegurar que los resultados incluyeran ambas variables de estudio. Además, se empleó el asterisco (*) en el término *hominin** para permitir la búsqueda de términos que puedan contener sufijos relacionados con este lexema, como, por ejemplo, "*hominins*". La selección se centró en publicaciones entre los años 2014 y 2024, priorizando estudios revisados por pares y trabajos relevantes en paleoantropología, biomecánica, arqueología y tecnología aplicada al análisis de huella de homínidos. La selección de este rango de años responde a un criterio metodológico orientado a recoger la producción científica más reciente y comparable sobre huellas fósiles de homínidos. En estos años, el estudio icnológico ha experimentado un desarrollo notable gracias a la generalización de técnicas como la fotogrametría 3D, el escaneo láser, los modelos digitales, los análisis morfométricos y, más recientemente, el uso de aproximaciones estadísticas complejas y *machine learning*. Estas herramientas han permitido mejorar no solo el registro y la documentación de las huellas, sino también la interpretación de variables vinculadas a la locomoción, la morfología podal, la composición de los grupos y las dinámicas de movilidad. Por ello, este intervalo permite trabajar con un conjunto de estudios más homogéneo desde el punto de vista metodológico, adecuado para una revisión sistemática centrada en las tendencias actuales del campo más que en una reconstrucción histórica completa de la disciplina.

2.3. Criterios de elegibilidad

A continuación, se presentan los criterios de inclusión/exclusión que se han tenido en cuenta para la elección de artículos para esta revisión sistemática.

Los criterios de inclusión contemplaron:

- Estudios publicados en revistas revisadas por pares.
- Estudios publicados entre el año 2014 y el año 2024.
- Idioma inglés, dado que la mayor parte de la producción científica internacional sobre icnología humana y paleoantropología se publica en esta lengua, per-

mitiendo trabajar con un corpus homogéneo y ampliamente accesible.

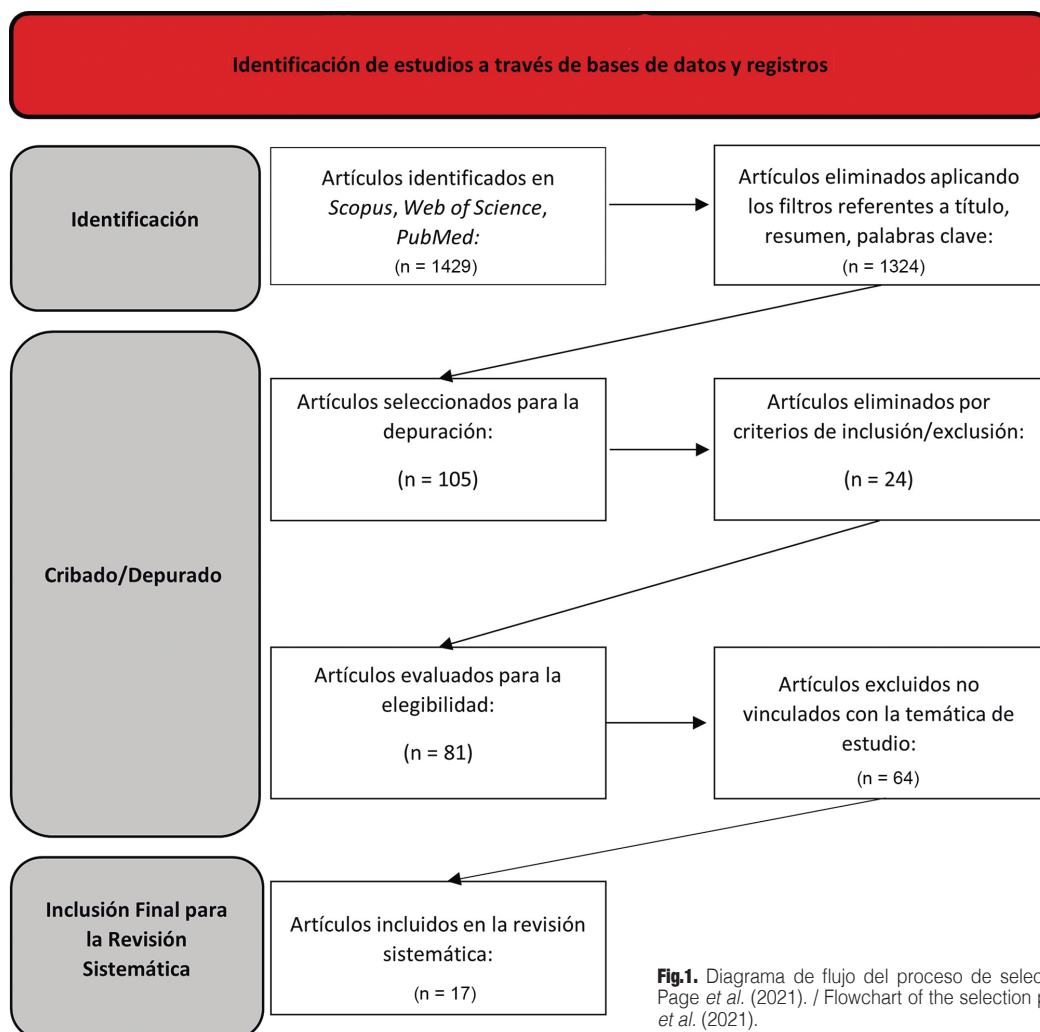
- Cronología que abarca el Pleistoceno. El foco cronológico responde a que este periodo concentra buena parte de las transformaciones locomotoras, ecológicas y sociales asociadas a la evolución y expansión de los homínidos. En comparación con periodos más recientes como el Holoceno, el registro arqueológico y paleoantropológico del Pleistoceno suele ser más fragmentario, por lo que las huellas fósiles adquieren un valor especialmente relevante como evidencia complementaria para aproximarse a la biología, la movilidad y la conducta de los grupos humanos del pasado. No obstante, algunos estudios clásicos del Plio-Pleistoceno se incorporan con fines contextuales debido a su relevancia histórica para el estudio del bipedismo y el desarrollo de la tecnología humana, previa revisión por parte de los autores.
- Estudios con acceso al texto completo o cuyo acceso no requiera un coste económico.

Se excluyeron trabajos que:

- Estudios no publicados en revistas revisadas por pares.
- Estudios publicados antes del año 2014.
- Idioma que no sea inglés.
- Cronología anterior o posterior al referido en los criterios de inclusión.
- Estudios sin acceso al texto completo, ya sea por tratarse de publicaciones de pago no accesibles mediante suscripción institucional, por no estar disponibles a través del servicio bibliotecario universitario o por corresponder a resúmenes/comunicaciones sin artículo completo.

2.4. Proceso de selección

El procedimiento de selección y depuración de artículos se representa en el diagrama de flujo (véase Fig. 1). Inicialmente, se identificaron 1.429 artículos a través de los repositorios de literatura científica. Tras



restringir la búsqueda a títulos, resúmenes y palabras clave, y eliminar duplicados, se conservaron 105 publicaciones. De estas, se descartaron 24 por no cumplir con los requisitos formales de inclusión (idioma, revisión por pares, disponibilidad). Finalmente, tras una lectura crítica de los 81 artículos restantes, se seleccionaron 17 estudios que cumplieron los criterios establecidos para su análisis en profundidad.

Además de estos 17 artículos seleccionados para el análisis sistemático, este trabajo incorpora otras referencias relevantes citadas en el texto con fines contextuales, teóricos o metodológicos. Estas fuentes complementarias no forman parte del corpus principal de revisión, pero se han empleado para enriquecer la discusión e interpretación de los resultados.

2.5. Evaluación de calidad

Debido a la heterogeneidad metodológica de los estudios (icnología, modelado biomecánico, antropología), no se aplicaron herramientas de evaluación cuantitativa del riesgo de sesgo. No obstante, se priorizaron estudios con datos completos, metodología reproducible y análisis detallados.

3. RESULTADOS

A través del análisis sistemático de 17 artículos seleccionados, se ha obtenido una visión integral sobre las evidencias icnológicas de diferentes homínidos del Pleistoceno (Tabla 1). Tal como se evidencia en los párrafos que siguen, los hallazgos se han categorizado en los 4

ejes temáticos previamente descritos, además de otros dos iniciales referentes a las tendencias de publicación y a las características geográficas y cronológicas.

3.1. Tendencias de publicación y cobertura temática

La revisión evidencia que, debido a la escasez de huellas fósiles de homínidos en el registro fósil en comparación con otros tipos de registro arqueológico y paleoantropológico, el corpus sistemático disponible según los criterios de inclusión establecidos es relativamente reducido: solo 17 artículos cumplieron los requisitos definidos para el periodo 2014–2024. La producción científica dentro de este intervalo es intermitente, con picos como el año 2021 (cuatro publicaciones) y vacíos en años como 2015, 2022 y 2023, como se muestra en la Fig. 2.



Fig.2. Número de publicaciones por año. / Number of publications per year.

Autor(es)	Año	Título
Webb <i>et al.</i>	2014	Ancient human footprints in Ciur-Izbuca Cave, Romania
Ashton <i>et al.</i>	2014	Hominin footprints from Early Pleistocene deposits at Happisburgh, UK
Hatala <i>et al.</i>	2016	Footprints reveal direct evidence of group behaviour and locomotion in <i>Homo erectus</i>
Citton <i>et al.</i>	2017	Reviewing the upper Pleistocene human footprints from the 'Sala dei Misteri' in the Grotta della Bàsura (Toirano, northern Italy) cave: An integrated morphometric and morpho-classificatory approach
Panarello <i>et al.</i>	2017	Walking along the oldest human fossil pathway (Roccamonfina volcano, Central Italy)?
Altamura <i>et al.</i>	2018	Archaeology and ichnology at Gombore II-2, Melka Kunture, Ethiopia: everyday life of a mixed-age hominin group 700,000 years ago
Bustos <i>et al.</i>	2018	Footprints preserve terminal Pleistocene hunt? Human-Sloth interactions in North America
Muñoz <i>et al.</i>	2019	Following the last Neanderthals: Mammal tracks in Late Pleistocene coastal dunes of Gibraltar (S Iberian Peninsula)
Villmoare <i>et al.</i>	2019	Sexual dimorphism in <i>Homo erectus</i> inferred from 1.5 Ma footprints near Ileret, Kenya
Duveau <i>et al.</i>	2019	The composition of a Neandertal social group revealed by the hominin footprints at Le Rozel
Hatala <i>et al.</i>	2020	Snapshots of human anatomy, locomotion, and behavior from Late Pleistocene footprints at Engare Sero
Wiseman <i>et al.</i>	2020	The morphological affinity of the Early Pleistocene footprints from Happisburgh, England, with other footprints of Pliocene, Pleistocene, and Holocene age
McNutt <i>et al.</i>	2021	Footprint evidence of early hominin locomotor diversity at Laetoli, Tanzania
Pastors <i>et al.</i>	2021	Reading prehistoric human tracks: methods and material
Duveau	2021	The Le Rozel footprints: snapshots of Neandertal groups in the Late Pleistocene. A combined morphometric and experimental approach
Mayoral <i>et al.</i>	2021	Tracking late Pleistocene Neandertals on the Iberian coast
Sedrafi <i>et al.</i>	2024	A late Pleistocene hominin footprint site on the North African Coast of Morocco

Tabla 1: Artículos seleccionados, con título y autores, ordenados por año de publicación. / Selected articles, including title and authors, sorted by year of publication.

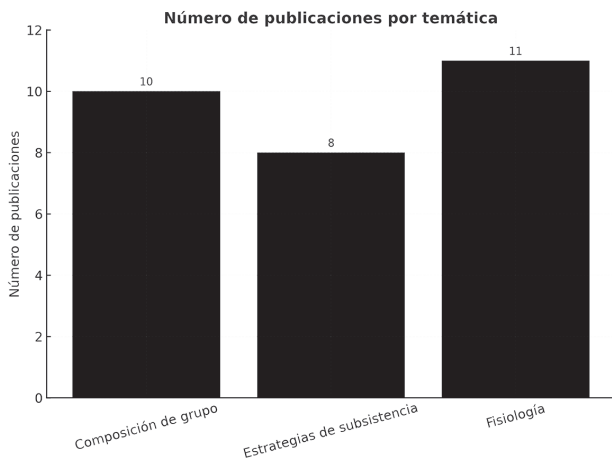


Fig.3. Número de publicaciones en base al tema. / Number of publications by topic.

En cuanto a la temática, la mayoría de los trabajos abordan aspectos fisiológicos (11 artículos), seguidos por estudios sobre composición grupal (10) y estrategias de subsistencia (8) (véase Fig. 3). La superposición temática entre artículos sugiere un enfoque multidisciplinar que considera la locomoción humana desde una perspectiva integral.

3.2. Distribución geográfica y cronológica

Dentro del corpus sistemático analizado, los yacimientos estudiados se localizan mayoritariamente en África y Europa, con una única excepción de Norteamérica. Por otro lado, se observa un vacío considerable en otras regiones potencialmente abundantes en huellas fósiles como Asia, Centroamérica y América del Sur (véase Fig. 4). Entre los yacimientos más representativos fi-

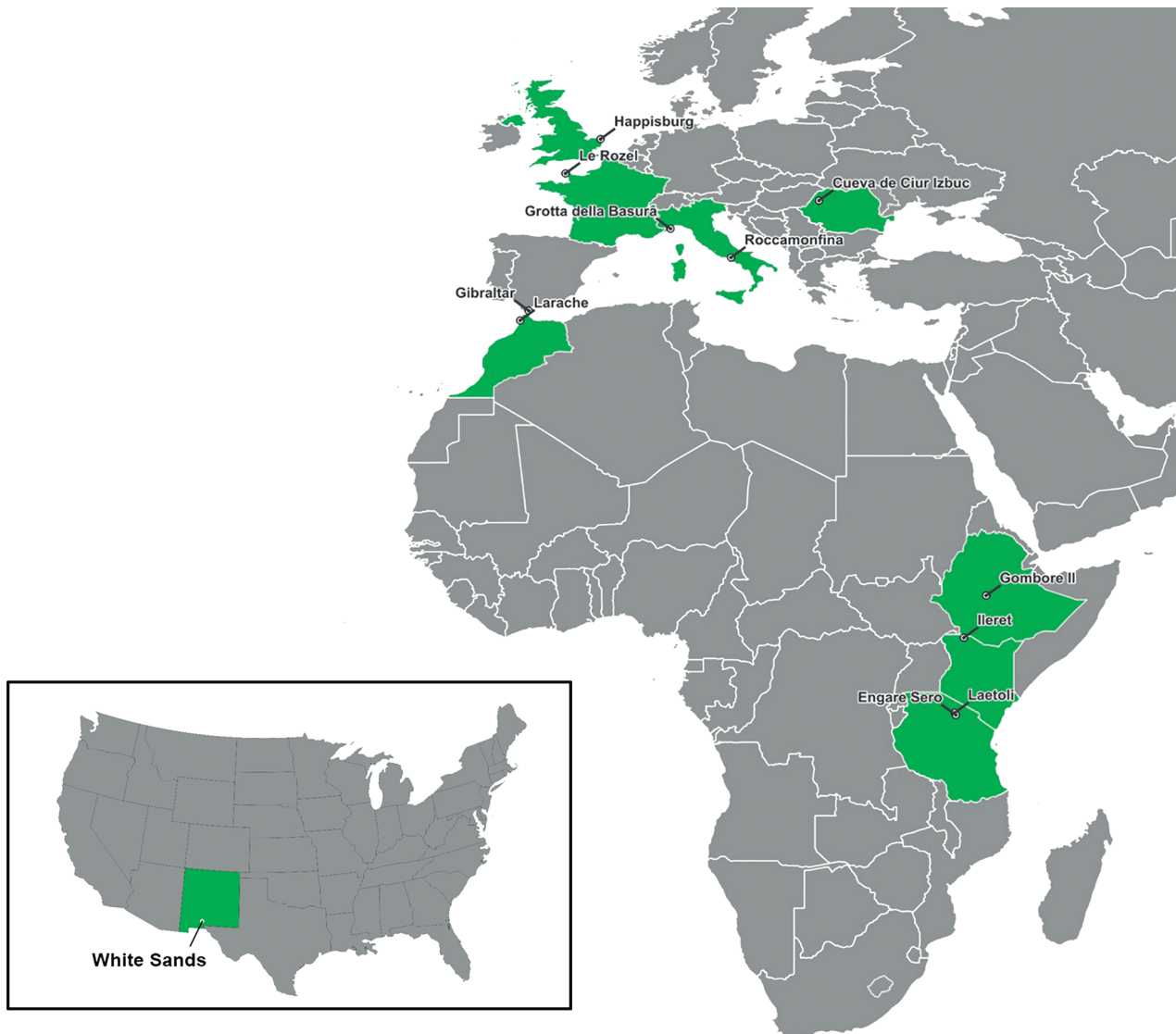


Fig.4. Localización geográfica de la mayoría de las huellas identificadas en las publicaciones. Figura elaborada por Ángela Chicote Cuesta (CENIEH). / Geographic location of most footprints identified in the reviewed publications. Source: Figure prepared by Ángela Chicote Cuesta (CENIEH).

guran Laetoli (Tanzania), Happisburgh (Reino Unido), Le Rozel (Francia), Ileret (Kenia) y Matalascañas (España).

En cuanto a su cronología, las huellas pertenecen a distintas fases del Pleistoceno: 2 artículos tratan el Pleistoceno inferior, 6 el medio y 9 el superior, como se muestra en la Fig. 5. Esta cobertura temporal ofrece una ventana evolutiva significativa sobre la locomoción de especies como *Australopithecus afarensis*, *Homo erectus*, *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*.

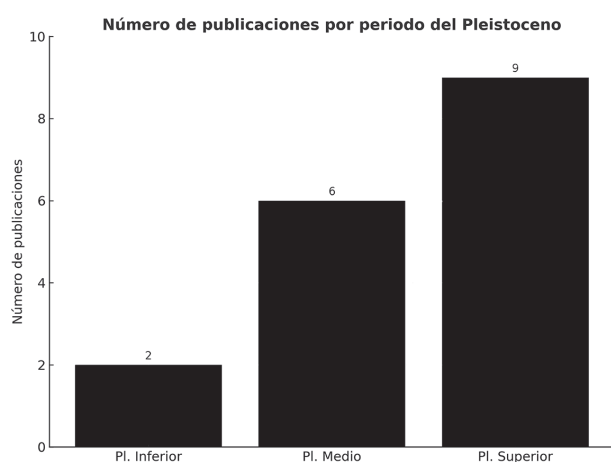


Fig.5. Número de publicaciones según el periodo que tratan. / Number of publications by the period addressed.

3.3. Composición y estructura de los grupos humanos

Una de las aportaciones más recurrentes en la bibliografía analizada es la reconstrucción de la estructura de los grupos (véase Tabla 2). Por ejemplo, estudios como los de Duveau *et al.* (2019) y Duveau (2021) en Le Rozel revelan grupos compuestos mayoritariamente por individuos juveniles entre los neandertales. Un patrón similar se observa en el trabajo de Sedrati *et al.* (2024), donde tres de los cinco individuos identificados en Larache (Marruecos) eran juveniles. Por otro lado, Villmoare *et al.* (2019) y Hatala *et al.* (2016) documentan en Ileret (Kenia) una posible segregación por sexo y un dimorfismo marcado en *H. erectus*, que podría asociarse con comportamientos de tipo poligínico. Asimismo, en Altamura *et al.* (2018), en Gombore II (Etiopía), se registra una alta presencia de individuos inmaduros, incluyendo infantes de un año, lo que sugiere dinámicas familiares complejas.

3.4. Estrategias de subsistencia y comportamiento ecológico

Varias publicaciones abordan la interacción de los homínidos con el medio a través de sus huellas. En Bustos *et al.* (2018), el rastro fósil en White Sands (Nuevo México, EE.UU.) refleja una posible escena de caza de megafauna (perezoso gigante), revelando estrategias cooperativas de caza mediante el acoso o acecho. Otras publicaciones, como Altamura *et al.* (2018) o As-

Autor	Objetivos	Temática	Metodología	Resumen
Sedrati <i>et al.</i>	Estrategias de subsistencia. Fisiología.	Composición de grupo, búsqueda de recursos.	Fotogrametría 3D. Medición de la estatura y estimación de la edad a través de ecuaciones predictivas.	Se describen huellas atribuidas a <i>Homo sapiens</i> del Pleistoceno superior, producidas por cinco individuos (juveniles, adolescentes y adultos) posiblemente implicados en actividades de búsqueda de recursos en la costa norte de Marruecos.
Webb <i>et al.</i>	Composición de grupos.	Composición de grupo y actividades diarias.	Fotografías. Medición de las huellas. Estimación del número mínimo de individuos mediante la longitud de la huella. Estimación de la altura a través de ecuaciones predictivas.	Se analiza un caso de huellas humanas antiguas en la cueva Ciur-Izbut.
Altamura <i>et al.</i>	Composición de grupos. Estrategias de subsistencia. Fisiología.	Composición de grupo y actividades diarias.	Fotogrametría. Predicción a través de ecuaciones predictivas con huellas modernas.	Se investigan huellas fósiles de un grupo de edades mixtas, posiblemente con un infante de 12 meses, que ofrecen una visión del desarrollo infantil en la vida cotidiana del Pleistoceno.
Muñiz <i>et al.</i>	Estrategias de subsistencia. Fisiología.	Morfología podal y estimación de la estatura.	Luminiscencia estimulada ópticamente (OSL) Fotogrametría 3D.	Se analizan huellas de mamíferos en las dunas costeras del Pleistoceno superior en Gibraltar, centrándose en la morfología del pie y la identificación individual de los últimos neandertales.
McNutt <i>et al.</i>	Fisiología.	Morfología podal y zancada.	Fotogrametría 3D. Predicción a través de ecuaciones predictivas con huellas modernas.	Se analiza el denominado rastro A de <i>Laetoli</i> , revelando que dos taxones de homínidos con diferente estructura del pie y forma de caminar coexistieron lo que indica una diversidad locomotora temprana.
Bustos <i>et al.</i>	Estrategias de subsistencia.	Escena de caza.	Fotogrametría 3D. OSL. Moldeado en yeso.	Se documentan interacciones depredador-presa entre <i>H. sapiens</i> y perezosos gigantes en América del Norte (Nuevo México) durante el Pleistoceno terminal, basándose en huellas fósiles que sugieren un evento de caza.
Hatala <i>et al.</i> (1)	Estrategias de subsistencia. Fisiología.	Composición de grupo y locomoción.	Fotogrametría 3D. Estimación de tamaño corporal mediante algoritmo <i>machine learning</i> . Comparación de huellas mediante modelos 3D.	Se estudian huellas fósiles que muestran el comportamiento grupal y la locomoción de entre 15 y 23 individuos de <i>H. erectus</i> , con un peso promedio de 48.9 kg. El análisis sugiere comportamientos de forrajeo divididos por sexo.

Autor	Objetivos	Temática	Metodología	Resumen
Ashton <i>et al.</i>	Composición de grupos. Fisiología.	Composición de grupo.	Fotografía.	Huellas más antiguas fuera de África. cinco adultos y juveniles, caminando a lo largo de la costa, proporcionando una visión temprana de la actividad humana en la región.
Pastors <i>et al.</i>	Composición de grupos. Estrategias de subsistencia. Fisiología.	Ecología del comportamiento.	Fotogrametría 3D. Predicción a través de ecuaciones predictivas.	Examina métodos y materiales para interpretar pistas humanas prehistóricas, presentando estudios de caso y metodologías para inferir comportamientos a partir de huellas encontradas en cuevas.
Citton <i>et al.</i>	Composición de grupos. Fisiología.	Composición de grupo.	Escaneado láser. Fotografía y dibujo. Medición de las huellas.	Se emplea un enfoque morfométrico y morfo-clasificador integrado para analizar 30 huellas, atribuyendo su origen a tres individuos, incluyendo dos jóvenes y un individuo de edad temprana.
Villmoare <i>et al.</i>	Composición de grupos. Fisiología.	Composición de grupo, dimorfismo sexual.	Comparación de huellas a través de medidas. Uso de ecuaciones predictivas para estimar altura y dimorfismo sexual.	Analiza huellas fósiles de <i>H. erectus</i> cerca de <i>Ileret</i> , Kenia, sugiriendo la presencia de dimorfismo sexual en la especie. Se exploran las implicaciones de este hallazgo para el comportamiento social de <i>H. erectus</i> en la región.
Hatala <i>et al.</i> (2)	Composición de grupo. Fisiología.	Composición de grupo, locomoción, velocidad de desplazamiento, tamaño corporal.	Estimación, mediante ecuaciones predictivas, de factores como velocidad de desplazamiento, tamaño corporal, y a través de ello, la estructura grupal.	Se examinan huellas fósiles del Pleistoceno superior (<i>H. sapiens</i>) en Engare Sero, Tanzania, para obtener información sobre la anatomía, la locomoción y la composición del grupo.
Duveau <i>et al.</i> (1)	Composición de grupo.	Composición de grupo.	Fotografía y medición. Estimación de parámetros corporales y edad a través de ecuaciones predictivas.	Analiza huellas fósiles revelando la composición de un grupo social neandertal. Se identifica un grupo pequeño, compuesto mayormente por individuos no adultos, desde la infancia hasta la adultez temprana, ofreciendo una visión de la estructura social neandertal.
Duveau (2)	Composición de grupo.	Composición de grupo.	Medición de características morfométricas a través de modelos 3D de huellas experimentales. Uso de ecuaciones predictivas para estimar parámetros corporales y edad.	Examina las huellas fósiles en <i>Le Rozel</i> , utilizando un enfoque morfométrico y experimental para comprender mejor los grupos neandertales en el Pleistoceno superior. El estudio, que incluye una parte experimental, proporciona una perspectiva más detallada de la dinámica de los grupos neandertales.
Wiseman <i>et al.</i>	Fisiología.	Morfología podal.	Medición y comparación de parámetros morfométricos con datos experimentales ya disponibles.	Investiga la afinidad morfológica de las huellas fósiles del Pleistoceno temprano en <i>Happisburgh</i> , comparándolas con la morfología del pie de <i>A. afarensis</i> , <i>H. erectus</i> , <i>H. antecessor</i> y <i>H. sapiens</i> .
Mayoral <i>et al.</i>	Composición de grupo. Estrategias de subsistencia.	Composición de grupo.	Fotogrametría 3D. Comparación morfométrica con datos experimentales ya disponibles.	Se estudian huellas fósiles de <i>H. neanderthalensis</i> en Matlascañas, un entorno costero en la península ibérica durante el Pleistoceno tardío.
Panarello <i>et al.</i>	Estrategias de subsistencia.	Locomoción grupal.	Fotogrametría 3D. Comparación morfométrica con datos experimentales ya disponibles.	Se examina el uso de senderos determinados por humanos (<i>H. heidelbergensis</i>) en el volcán <i>Roccamontina</i> para actividades cotidianas.

Tabla 2: Adecuación de los artículos a los objetivos establecidos. Hatala *et al.* (1) y Hatala *et al.* (2) refieren a Hatala *et al.* (2016) y Hatala *et al.* (2020), respectivamente. / Alignment of the articles with the established objectives. Hatala *et al.* (1) and Hatala *et al.* (2) refer to Hatala *et al.* (2016) and Hatala *et al.* (2020), respectively.

hton *et al.* (2014), vinculan las huellas a actividades de aprovechamiento de recursos naturales que proporcionan los medios lacustres, fluviales o marítimos.

La ocupación de cuevas también aparece reflejada en estudios como Webb *et al.* (2014) y Citton *et al.* (2017), donde se analizan patrones de entrada y salida a diferentes cavidades, así como la convivencia intergeneracional en espacios cerrados. Estas inferencias contribuyen al conocimiento del uso del espacio, el comportamiento ecológico y la organización social.

3.5. Fisiología locomotora y morfología podal

Uno de los focos más sólidos de la revisión está en el análisis biomecánico de la locomoción. El trabajo de McNutt *et al.* (2021) en Laetoli detecta dos taxones con diferentes morfologías podales y patrones de marcha,

lo que sugiere coexistencia de distintas formas locomotoras en el Pleistoceno más temprano.

Los estudios de Hatala *et al.* (2020) en Engare Sero (Tanzania) estiman velocidades de desplazamiento, tanto al caminar como al correr, mientras que otros como Wiseman *et al.* (2020) comparan la morfología podal entre especies para determinar afinidades evolutivas. La estimación del dimorfismo sexual (Villmoare *et al.*, 2019) y la reconstrucción de arcos plantares y biomecánica (Hatala *et al.*, 2016) refuerzan el valor de las huellas como fuente de datos fisiológicos.

3.6. Metodologías de análisis icnológico

Una última línea transversal en todos los trabajos revisados es la mejora en las técnicas de documentación y análisis. Las más comunes incluyen:

- Fotogrametría 3D, usada en casi todos los estudios recientes, por su capacidad de preservar con alta veracidad la geometría de las huellas (Panarello *et al.*, 2017).
- Modelado 3D y escaneado láser, aplicados a huellas experimentales y fósiles para comparaciones morfométricas.
- Ecuaciones predictivas para estimar estatura, edad, velocidad o masa corporal.
- Técnicas de datación OSL (Bustos *et al.*, 2018; Muñoz *et al.*, 2019) para situar cronológicamente las huellas.
- *Machine learning* y análisis estadísticos complejos, empleados en algunos estudios avanzados (Hatala *et al.*, 2016).

4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en esta revisión sistemática permiten una aproximación compleja y matizada a la fisiología, conducta, y estructura social de los homínidos del Pleistoceno, a partir del estudio icnológico. Esta evidencia, complementaria a los restos óseos y otras evidencias materiales, aporta información única sobre dinámicas de grupo, estrategias de subsistencia, patrones de locomoción y variabilidad anatómica, permitiendo inferencias robustas sobre formas de vida extinguidas.

4.1. Consideraciones metodológicas iniciales

La búsqueda sistemática se limitó al periodo 2014–2024 y a artículos en lengua inglesa, lo que podría introducir ciertos sesgos significativos tanto en la distribución geográfica de los yacimientos como en el acceso a la diversidad cultural de enfoques investigativos (Bennett & Morse, 2014). Estas restricciones, si bien justificadas desde lo metodológico, han podido favorecer una representación preponderante de yacimientos gestionados por equipos occidentales y una concentración espacial en África y Europa, en su mayoría. Esta concentración contrasta con la existencia de registros icnológicos en otras regiones menos representadas en el corpus revisado, como Asia oriental, donde se han documentado huellas humanas y de otros vertebrados en depósitos cuaternarios de Jeju Island, Corea (Kim *et al.*, 2009). Por tanto, la distribución observada en esta revisión debe entenderse no solo como reflejo de la disponibilidad de yacimientos, sino también como resultado de sesgos de investigación, publicación, idioma y accesibilidad. Además, el predominio de hallazgos del Pleistoceno superior puede atribuirse a una mejor conservación de estos yacimientos, sin reflejar necesariamente una mayor presencia o actividad humana en ese periodo.

4.2. Estructura social: composición de los grupos

Uno de los hallazgos más consistentes es la presencia de grupos heterogéneos en edad y, en algunos casos, en sexo. La evidencia de huellas de individuos

no adultos en sitios como Le Rozel (Duveau *et al.*, 2019; Duveau, 2021) o Larache (Sedrati *et al.*, 2024) sugiere una participación activa de los más jóvenes en las dinámicas sociales y económicas del grupo. Esta participación podría darse a través de un proceso de observación y aprendizaje informal, consistente con modelos de enseñanza entre cazadores-recolectores actuales (Boyette, 2010; Hewlett *et al.*, 2016; Lew-Levy *et al.*, 2017). Además, la contribución de infantes al registro arqueológico se ha subestimado tradicionalmente, a pesar de su potencial para aportar claves sobre la transmisión cultural (Politis, 1999; Lew-Levy *et al.*, 2020; Högborg & Gärdenfors, 2020).

En cuanto a la organización grupal, los datos de Ileret (Hatala *et al.*, 2016; Villmoare *et al.*, 2019) apuntan a una posible estructura poliginica con alianzas cooperativas entre machos, semejante a la observada en chimpancés (Patzelt *et al.*, 2014; Tutin *et al.*, 1983). Este patrón se contrasta con lo observado en Gombore II (Altamura *et al.*, 2018), donde la presencia de múltiples individuos no adultos sugiere una estrategia de crianza compartida (Tommasello & Gonzalez-Cabrera, 2017; Vaesen, 2012). Aún sin determinarse el sexo de los individuos, la diversidad etaria refuerza la idea de un grupo socialmente complejo.

4.3. Estrategias de subsistencia y movilidad

Los estudios revisados destacan una fuerte asociación entre los rastros fósiles y entornos fluviales o marinos, como en Happisburgh (Ashton *et al.*, 2014), Matlascañas (Mayoral *et al.*, 2021) y Gombore II (Altamura *et al.*, 2018). Esta evidencia apunta a una explotación sistemática de recursos acuáticos por parte de los grupos humanos, lo que implica planificación territorial y conocimiento ecológico detallado, patrón previamente discutido por Webb *et al.* (2006) en el conjunto pleistoceno de Willandra Lakes, donde las huellas se asocian a un entorno lacustre efímero y documentan la presencia de adultos, adolescentes y niños desplazándose sobre una superficie húmeda durante el Último Máximo Glacial. Esta asociación entre huellas, movilidad y entornos acuáticos resulta coherente con un creciente número de estudios que documentan la recolección y procesamiento de recursos hídricos en distintas especies del género *Homo* (Guillaud *et al.*, 2021; Joordens *et al.*, 2014; Marean, 2014; Roach *et al.*, 2016; Zilhão *et al.*, 2020; Zohar *et al.*, 2022).

Por otro lado, las escenas de caza, como la del pezoso gigante americano (*Nothrotheriops shastensis* o *Paramylodon harlani*, sin especificar) en el yacimiento de White Sands (Bustos *et al.*, 2018) revelan prácticas complejas relacionadas con la cooperación grupal y distribución de tareas, práctica ya desarrollada con anterioridad en yacimientos del Pleistoceno medio (Hutton *et al.*, 2025; Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2017). Estas acciones apuntan a formas de organización social que implican no solo una alta capacidad cognitiva, sino también coordinación y aprendizaje colectivo.

Además, la ocupación de espacios cerrados como cuevas o abrigos (Citton *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2014) sugiere que estos no serían únicamente refugios (véase Onac *et al.*, 2005), sino lugares de actividad social, procesado de recursos o incluso ritualización (Gamble, 1998; Lewis-Williams, 2002), indicando un uso simbólico del espacio.

4.4. Fisiología y locomoción

Las huellas humanas permiten inferencias detalladas sobre la morfología podal, la talla corporal, el sexo biológico y la velocidad de desplazamiento de los individuos (Hatala *et al.*, 2017). Aunque muchas de estas aproximaciones se han consolidado en la última década, algunos trabajos previos ya anticiparon el potencial de los análisis morfométricos y cuantitativos aplicados a huellas fósiles. En este sentido, los estudios sobre las huellas conservadas en Ileret permitieron discutir la morfología funcional del pie en homínidos del Pleistoceno inferior (Bennett *et al.*, 2009), así como formalizar estimaciones de estatura, masa corporal y velocidad de desplazamiento a partir del registro icnológico (Dingwall *et al.*, 2013). En el yacimiento de Engare Sero, se documentó un grupo de homínidos de diferentes sexos y edades que caminaba a un ritmo coordinado (Hatala *et al.*, 2020), lo que reflejaría cohesión grupal, pero también plantearía penalizaciones energéticas asociadas a diferencias fisiológicas entre edades y sexos, como destaca Wall-Scheffler (2012a, 2012b) en estudios experimentales con humanos actuales. El coste energético por adaptación a la velocidad grupal, especialmente en presencia de un marcado dimorfismo sexual, plantea hipótesis sobre logística y organización del desplazamiento. Así pues, cuando un grupo está compuesto por individuos con diferentes velocidades óptimas de la marcha, la adopción de una velocidad grupal común implica que algunos miembros necesariamente incurrirán en un mayor gasto energético al alejarse de su ritmo ideal (Bouterse & Wall-Scheffler, 2018; Mateos *et al.*, 2022; Zorrilla-Revilla, 2022, Zorrilla-Revilla *et al.* 2024).

En cuanto a la evolución podal, es fundamental para comprender la locomoción de los homínidos, como ya previamente se ha destacado en trabajos de las últimas décadas del siglo pasado e inicios del presente (Day & Wickens, 1980; Charteris *et al.*, 1981; Raichlen *et al.*, 2010; Tuttle *et al.*, 1990). Los primeros indicios de bipedestación aparecen en las huellas de Laetoli, Tanzania (Leakey & Hay, 1979), donde se identificaron dos taxones de homínidos bípedos coexistiendo (McNutt *et al.*, 2021). Las huellas del trazado A sugieren la presencia de un homínido con características primitivas, lo que proporciona información valiosa sobre la evolución del bipedismo y las adaptaciones morfológicas necesarias para esta forma de locomoción. Por otro lado, Hatala *et al.* (2016) muestran que las huellas atribuidas a *H. erectus* en Ileret sugieren un patrón locomotor comparable al de humanos modernos, compatible con una locomoción

terrestre eficiente y prolongada. Estas inferencias se apoyan en rasgos icnológicos como la morfología de la huella, la longitud relativa de los dedos y la evidencia indirecta de un arco longitudinal desarrollado (Hatala *et al.*, 2016). Finalmente, las inferencias derivadas de huellas de *H. neanderthalensis*, sugieren una morfología podal robusta, con un arco longitudinal bien definido y talones fuertes, adaptados para soportar grandes cargas y caminar en terrenos variados, tal como afirma la investigación analizada en Duveau *et al.* (2019). No obstante, las inferencias anatómicas derivadas de las huellas deben interpretarse junto con el registro osteológico disponible. Rasgos como el arco longitudinal, la longitud relativa de los dedos, la morfología del talón o la robustez del pie no pueden reconstruirse exclusivamente desde el registro icnológico, sino que requieren una lectura integrada con la evidencia fósil esquelética.

4.5. Metodología: aportes y retos

La incorporación de técnicas como la fotogrametría 3D, el escáner láser y los modelos de análisis basados en estadística compleja, ha mejorado sustancialmente el análisis de huellas fósiles (Bustos *et al.*, 2018; Duveau, 2021; Hatala *et al.*, 2016; McNutt *et al.*, 2021; Mayoral *et al.*, 2021; Muñoz *et al.*, 2019; Panarello *et al.*, 2017; Pastoors *et al.*, 2021; Sedrati *et al.*, 2024). La implementación de técnicas de *machine learning* (Wiseman *et al.*, 2020) representa un avance en la inferencia automática de rasgos anatómicos, analizar patrones y realizar predicciones sobre las huellas, aunque su uso aún es incipiente.

Los datos derivados de estas técnicas permiten, además, realizar comparaciones morfométricas mediante modelos de regresión, utilizando datos experimentales o preexistentes (Hatala *et al.*, 2016; Villmoare *et al.*, 2019; Wiseman *et al.*, 2020; Mayoral *et al.*, 2021; Panarello *et al.*, 2017). Estas comparaciones permiten inferir aspectos fisiológicos y conductuales de los homínidos que dejaron las huellas, enriqueciendo así la interpretación paleoantropológica y/o arqueológica de estos registros.

4.6. Limitaciones y perspectivas

Las huellas fósiles, aunque fundamentales para el estudio de la vida cotidiana de los homínidos del pasado, están sujetas a importantes limitaciones tafonómicas y diagenéticas (Marchetti *et al.*, 2019), lo que condiciona su conservación e interpretación. Estas limitaciones tafonómicas han sido señaladas previamente desde los primeros estudios sobre huellas fósiles de homínidos, que ya destacaban la fuerte dependencia de estos registros respecto a condiciones sedimentarias específicas y procesos de preservación (Behrensmeyer & Laporte, 1981).

Por otro lado, aunque la participación de individuos no adultos en actividades cotidianas está ampliamente

documentada, siguen siendo escasas las teorías específicas sobre su rol en economía del grupo, la transmisión cultural, aprendizaje o innovación tecnológica (Lew-Levy *et al.*, 2020; Politis, 1999). Estas lagunas abren líneas prometedoras de investigación futura.

Más allá de las limitaciones técnicas, deben contemplarse también sesgos estructurales más amplios que condicionan la producción científica en este ámbito. La fuerte concentración geográfica de los hallazgos en África y Europa impide todavía una visión verdaderamente global sobre la movilidad y el comportamiento de los homínidos. La restricción al idioma inglés puede haber limitado la inclusión de trabajos publicados en otros contextos lingüísticos, reforzando posibles sesgos geográficos y de accesibilidad en la representación del registro icnológico global. Este desequilibrio no responde únicamente a la distribución de yacimientos o al idioma de publicación, sino también a desigualdades persistentes en financiación, acceso a tecnología e infraestructura investigadora en otras regiones emergentes, que podrían albergar registros aún inexplorados. Además, la concentración geográfica observada en los trabajos analizados podría estar condicionada por los criterios de inclusión y exclusión aplicados en la presente revisión sistemática. En consecuencia, la ausencia de trabajos de Asia, Centroamérica o América del Sur dentro del corpus analizado no debe interpretarse necesariamente como ausencia de registro icnológico, sino también como posible reflejo de sesgos de publicación, accesibilidad e idioma.

El estudio de las huellas fósiles se configura como una herramienta de enorme potencial interpretativo, especialmente cuando se integra con otras disciplinas como la antropología, la geología o la informática (Dingwall *et al.*, 2013; Hatala *et al.*, 2013, 2020; Mayoral *et al.*, 2022). Lejos de ser simples impresiones estampadas en el suelo, estas huellas representan evidencias dinámicas de interacción entre individuos, grupos y paisajes, y permiten reconstruir aspectos esenciales de la vida social y ecológica de nuestros ancestros.

Debe señalarse, además, que algunos trabajos clásicos y fundamentales para la historia del estudio de huellas fósiles de homínidos han quedado fuera del corpus sistemático por no cumplir los criterios temporales definidos para esta revisión. Su exclusión no responde a una falta de relevancia, sino al diseño metodológico del trabajo, centrado en el periodo 2014–2024. Estos estudios se han incorporado en la introducción y discusión únicamente con fines contextuales y teóricos, sin formar parte del análisis sistemático.

5. CONCLUSIONES

La revisión sistemática realizada sugiere que las huellas fósiles constituyen una fuente excepcionalmente reveladora, aunque no exenta de limitaciones, para reconstruir aspectos clave de la vida de los homínidos

en el Pleistoceno. A partir de su análisis, se han podido inferir patrones de locomoción, estrategias de subsistencia, morfología podal y estructuras sociales complejas, aportando una visión más rica y dinámica del comportamiento de estos grupos humanos. No obstante, estas inferencias deben interpretarse siempre en relación con la especie atribuida, la cronología, la región geográfica y las condiciones tafonómicas de cada yacimiento, evitando extrapolaciones generales a todo el linaje homínido.

En lo referente a la estructura social, las evidencias icnológicas han mostrado la frecuente presencia de individuos no adultos en algunos registros pleistocenos, lo que sugiere su participación activa en las tareas cotidianas del grupo y posibles procesos de aprendizaje por observación e incorporación progresiva. Se identifican composiciones grupales variadas, en determinados contextos compatibles con una posible organización poliginica, y comportamientos de crianza cooperativa que apuntan a un fuerte componente de cohesión social y transmisión intergeneracional de habilidades. Estas configuraciones grupales también muestran paralelismos con patrones observados en grandes simios actuales, aunque reflejan igualmente formas organizativas propias del linaje *Homo*, inferencias que no deberían extenderse automáticamente en base a los trabajos analizados sobre los homínidos del Plio-Pleistoceno. En conjunto, estos registros sugieren que, en distintos contextos pleistocenos atribuidos al género *Homo*, la movilidad cotidiana pudo desarrollarse en grupos heterogéneos y con posibles formas de cooperación social.

En términos de subsistencia, las huellas documentan actividades como el forrajeo, la caza y el uso estratégico del espacio, con una destacada asociación con entornos cercanos a masas de agua o cuevas. En determinados contextos pleistocenos atribuidos al género *Homo*, las escenas de caza y la distribución espacial de las huellas sugieren posibles formas de planificación territorial y cooperación grupal.

Las inferencias sobre locomoción han permitido abordar la coordinación en los desplazamientos colectivos, la eficiencia energética y las posibles diferencias por edad y sexo. No obstante, estos aspectos deben interpretarse según la especie, cronología y contexto geográfico de cada yacimiento. El análisis de la velocidad de marcha y la disposición de las huellas ofrece datos relevantes para comprender cómo pudieron organizarse algunos movimientos grupales y cómo se compensaban las diferencias fisiológicas entre individuos.

Desde el punto de vista metodológico, el estudio de las huellas ha progresado notablemente gracias al empleo de técnicas como la fotogrametría 3D, el escaneo láser y el uso de modelos predictivos. Sin embargo, persisten retos relacionados con la estandarización de criterios, la integración con el registro osteológico y la influencia de los procesos tafonómicos en la conservación de las huellas.

A pesar de las limitaciones inherentes a la icnología fósil previamente señaladas, los resultados obtenidos refuerzan la importancia de las huellas como fuente documental de primer orden. En este sentido, el análisis comparado de distintos yacimientos atribuidos al género *Homo*, en su mayoría, permite identificar tendencias generales sobre movilidad, organización grupal y comportamiento, siempre que dichas inferencias se mantengan vinculadas a su contexto taxonómico, cronológico y geográfico. Su estudio permite acceder a dinámicas comportamentales difícilmente observables a través de otros restos arqueológicos y proporciona una base sólida para futuras investigaciones interdisciplinarias centradas en la evolución social, cognitiva y locomotora de los homínidos.

6. AGRADECIMIENTOS

Guillermo Zorrilla-Revilla es beneficiario de un contrato Juan de la Cierva, referencia JDC2023-051295-I, financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (MICIU), la Agencia Estatal de Investigación (AEI/10.13039/501100011033) y el Fondo Social Europeo Plus (FSE+), en el marco de la convocatoria 2023.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Alvarado, E., Paliard, C., Rohmer, D., Cani, M.P., 2022. Real-time locomotion on soft grounds with dynamic footprints. *Front. Virtual Real.* 3: 801856. <https://doi.org/10.3389/frvir.2022.801856>
- Altamura, F., Bennett, M.R., D'AouÛt, K., Gaudzinski-Windheuser, S., Melis, R.T., Reynolds, S.C., Mussi, M. (2018). Archaeology and ichnology at Gombore II-2, Melka Kunture, Ethiopia: everyday life of a mixed-age hominin group 700,000 years ago. *Sci. Rep.* 8, 2815. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21158-7>
- 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, Ch., 2014. Hominin footprints from Early Pleistocene deposits at Happisburgh, UK. *PLoS ONE* 9(2): e88329. <https://doi.org/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). <https://doi.org/10.1080/10420940802470458>
- Behrensmeyer, A.K., Laporte, L.F., 1981. Footprints of a Pleistocene hominid in northern Kenya. *Nature* 289: 167-169. <https://doi.org/10.1038/289167a0>
- Bennett, M.R., Harris, J.W.K., Richmond, B.G., Braun, D.R., Mbua, E., Kiura, P., Olago, D., Kibunja, M., Omuombo, C., Behrensmeyer, A.K., Huddart, D., González, S., 2009. Early hominin foot morphology based on 1.5-million-year-old footprints from Ileret, Kenya. *Science* 323: 1197-1201. <https://doi.org/10.1126/science.1168132>
- Bennett, M.R., Bustos, D., Odess, D., Urban, T.M., Lallensack, J.N., Budka, M., Santucci, V. L., Martinez, P., Wiseman, A.L.A., Reynolds, S.C., 2020. Walking in mud: remarkable Pleistocene human trackways from White Sands National Park (New Mexico). *Quat. Sci. Rev.* 249: 106610. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106610>
- Bennett, M.R., Falkingham, P., Morse, S.A., Bates, K., Crompton, R.H., 2013. Preserving the impossible: conservation of soft-sediment hominin footprint sites and strategies for three-dimensional digital data capture. *PLoS ONE* 8(4): e60755. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060755>
- Bennett, M.R., Morse, S.A., 2014. World review of human track sites. In: *Human Footprints: Fossilised Locomotion?*, 47-79. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-08572-2_3
- Berge, C., Penin, X., Pellé, É., 2006. New interpretation of Laetoli footprints using an experimental approach and Procrustes analysis: preliminary results. *C. R. Palevol.* 5(3): 561-569. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2005.09.001>
- Bouterse, L., Wall-Scheffler, C., 2018. Children are not like other loads: a cross-cultural perspective on the influence of burdens and companionship on human walking. *PeerJ* 6: e5547. <https://doi.org/10.7717/peerj.5547>
- Boyette, A.H., 2010. Middle childhood among Aka forest foragers of the Central African Republic: a comparative perspective. *Anthropol. WSU Vancouver Educ.* 1-32.
- Bustos, D., Jakeway, J., Urban, T.M., Holliday, V.T., Fenerty, B., Raichlen, D.A., Budka, M., Reynolds, S.C., Allen, B.D., Love, D.W., Santucci, V.L., Odess, D., Willey, P., McDonald, H.G., 2018. Footprints preserve terminal Pleistocene hunt? Human-sloth interactions in North America. *Sci. Adv.* 4(4): eaar7621. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar7621>
- Cen, X., Xu, D., Baker, J.S., Gu, Y., 2020. Effect of additional body weight on arch index and dynamic plantar pressure distribution during walking and gait termination. *PeerJ* 8: e8998. <https://doi.org/10.7717/peerj.8998>
- Charteris, J., Wall, J.C., Nottrodt, J.W., 1981. Functional reconstruction of gait from the Pliocene Hominid footprints at Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 290, 496-498. <https://doi.org/10.1038/290496a0>
- Cherin, M., Barili, A., Boschian, G., Ichumbaki, E.B., Sarmati, S., Santopuoli, N., Manzi, G., 2019. New footprints from Laetoli (Tanzania, 3.66 Ma): discovery, analysis, inferences, research project. *Archaeol. Afr. Potentials Perspect. Lab. Fieldwork Res.* 8: 141-148.
- Citton, P., Romano, M., Salvador, I., Avanzini, M., 2017. Reviewing the upper Pleistocene human footprints from the 'Sala dei Misteri' in the Grotta della Bàsura (Toirano, northern Italy) cave: an integrated morphometric and morpho-classificatory approach. *Quat. Sci. Rev.* 169, 50-64. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.05.024>
- Clarke, R.J., 1979. Early hominid footprints from Tanzania. *S. Afr. J. Sci.* 75(4), 148-149.
- Day, M.H., Wickens, E.H., 1980. Laetoli Pliocene hominid footprints and bipedalism. *Nature* 286, 385-387.
- Debevec, T., Longman, D.P., Bourgois, J.G., 2024. Defining adaptation within applied physiology: is there room for improvement? *Front. Physiol.* 15, 1459026
- 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. *J. Hum. Evol.* 64(6), 556-568. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.02.004>
- Duveau, J., Berillon, G., Verna, C., Laisné, G., Cliquet, D., 2019. The composition of a Neandertal social group revealed by the

- hominin footprints at Le Rozel (Normandy, France). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 116(39), 19409-19414. <https://doi.org/10.1073/pnas.1901789116>
- Duveau, J., 2021. The Le Rozel footprints: snapshots of Neanderthal groups in the Late Pleistocene. A combined morphometric and experimental approach. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris* 33(2).
- Gamble, C., 1998. Palaeolithic society and the release from proximity: a network approach to intimate relations. *World Archaeol.* 29(3), 426-449. <https://doi.org/10.1080/00438243.1998.9980389>
- Guillaud, E., Béarez, P., Daujeard, C., Defleur, A. R., Desclaux, E., Roselló-Izquierdo, E., Morales Muñoz, A., Moncel, M. H., 2021. Neanderthal foraging in freshwater ecosystems: A re-appraisal of the Middle Paleolithic archaeological fish record from continental Western Europe. *Quat. Sci. Rev.* 252, 106731. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106731>
- Hatala, K.G., Dingwall, H.L., Wunderlich, R.E., Richmond, B.G., 2013. The relationship between plantar pressure and footprint shape. *J. Hum. Evol.* 65(1), 21-28. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.02.004>
- Hatala, K.G., Roach, N.T., Ostrofsky, K.R., Wunderlich, R.E., Dingwall, H.L., Villmoare, B.A., Green, D.J., Harris, J.W., Braun, D.R., Richmond, B.G., 2016. Footprints reveal direct evidence of group behavior and locomotion in *Homo erectus*. *Sci. Rep.* 6, 28766. <https://doi.org/10.1038/srep28766>
- Hatala, K.G., Roach, N.T., Ostrofsky, K.R., Wunderlich, R.E., Dingwall, H.L., Villmoare, B.A., Green, D.J., Braun, D.R., Harris, J.W.K., Behrensmeyer, A.K., Richmond, B.G., 2017. Hominin track assemblages from Okote Member deposits near Ileret, Kenya, and their implications for understanding fossil hominin paleobiology at 1.5 Ma. *J. Hum. Evol.* 112, 93-104. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.08.013>
- Hatala, K.G., Harcourt-Smith, W.E.H., Gordon, A.D., Zimmer, B.W., Richmond, B.G., Pobiner, B.L., Green, D.J., Metallo, A., Rossi, V., Liutkus-Pierce, C.M., 2020. Snapshots of human anatomy, locomotion, and behavior from Late Pleistocene footprints at Engare Sero, Tanzania. *Sci. Rep.* 10(1), 7740. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64095-0>
- Helm, C.W., Cawthra, H.C., De Vynck, J.C., Hattingh, R., Lockley, M.G., 2022. Possible Pleistocene hominin tracks from South Africa's west coast. *S. Afr. J. Sci.* 118(1-2), 1-3. <https://doi.org/10.17159/sajs.2022/12250>
- Hewlett, B.S., 2016. Social learning and innovation in hunter-gatherers. In: Hewlett, B.S. (Ed.), *Social Learning and Innovation in Contemporary Hunter-Gatherers*, 1-15. Springer, Tokyo. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55997-9_1
- Högberg, A., Gärdenfors, P., 2015. Children, teaching and the evolution of humankind. *Child. Past* 8(2), 113-121.
- Hutson, J.M., Bittmann, F., Fischer, P., García-Moreno, A., Gaudzinski-Windheuser, S., Nelson, E., Ortiz, J.E., Penkman, K.E.H., Peric, Z.M., Richter, D., Torres, T., Tirner, E., Villaluen-ga, A., White, D., Jöris, O., 2025. Revised age for Schöningen hunting spears indicates intensification of Neanderthal cooperative behavior around 200,000 years ago. *Sci. Adv.* 11(19): eadv0752. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adv0752>
- Ilardo, M.A., Nielsen, R., 2018. Human adaptation to extreme environmental conditions. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 53, 77-82. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2018.07.005>
- Joordens, J.C., D'Errico, F., Wesselingh, F.P., Munro, S., De Vos, J., Wallinga, J., ... Reijmer, J.J.G., Roebroeks, W., 2015. *Homo erectus* at Trinil on Java used shells for tool production and engraving. *Nature* 518, 228-231. <https://doi.org/10.1038/nature13962>
- Kim, K. S., Kim, J. Y., Kim, S. H., Lee, C. Z., & Lim, J. D., 2009. Preliminary Report on Hominid and Other Vertebrate Footprints from the Late Quaternary Strata of Jeju Island, Korea. *Ichnos* 16(1-2), 1-11. <https://doi.org/10.1080/10420940802470623>
- Leakey, M.D., Hay, R.L., 1979. Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 278, 317-323. <https://doi.org/10.1038/278317a0>
- Lew-Levy, S., Lavi, N., Reckin, R., Cristóbal-Azkarate, J., Ellis-Davies, K., 2017. How do hunter-gatherer children learn subsistence skills? A meta-ethnographic review. *Hum. Nat.* 28(4), 367-394. <https://doi.org/10.1007/s12110-017-9302-2>
- Lew-Levy, S., Milks, A., Lavi, N., Pope, S.M., Friesem, D.E., 2020. Where innovations flourish: an ethnographic and archaeological overview of hunter-gatherer learning contexts. *Evol. Hum. Sci.* 2: e31. <https://doi.org/10.1017/ehs.2020.26>
- Lewis-Williams, D., 2002. *The Mind in the Cave: Consciousness and the Origins of Art*. Thames & Hudson.
- Lieberman D.E. (2010). Four legs good, two legs fortuitous: brains, brawn and the evolution of human bipedalism. In: Ayala F.J., Cela-Conde C.J. (Eds.). *In the Light of Evolution, Volume IV: The Human Condition*, pp. 55-71. National Academies Press.
- Lieberman, D. E., & Holowka, N. B. (2022). Running in Addition to Walking Helped Shape the Human Foot. In *The Evolution of the Primate Foot: Anatomy, Function, and Palaeontological Evidence* (pp. 247-273). Cham: Springer International Publishing
- Lockley, M., Roberts, G., Kim, J.Y., 2008. In the footprints of our ancestors: An overview of the hominid track record. *Ichnos* 15, 106-125.
- McNutt E.J., Hatala K.G., Miller C.E., Adams J., Casana J., Deane A.S., *et al.* (2021). Footprint evidence of early hominin locomotor diversity at Laetoli, Tanzania. *Nature* 600(7889): 468-471. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04187-7>
- Marean, C. W., 2014. The origins and significance of coastal resource use in Africa and Western Eurasia. *J. Hum. Evol.* 77, 17-40. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.02.025>
- Marchetti, L., Belvedere, M., Voigt, S., Klein, H., Castanera, D., Díaz-Martínez, I., Marty, D., Xing, L., Feola, S., Melchor, R.N., Farlow, J.O., 2019. Defining the morphological quality of fossil footprints. Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present. *Earth-Sci. Rev.* 193, 109-145. <https://doi.org/10.1016/j.earsci-rev.2019.04.008>
- Masao, F.T., Ichumbaki, E.B., Cherin, M., Barili, A., Boschian, G., Iurino D.A., Menconero, S., Moggi-Cecchi, J., Manzi, G., 2016. New footprints from Laetoli (Tanzania) provide evidence for marked body size variation in early hominins. *eLife* 5, e19568. <https://doi.org/10.7554/eLife.19568>
- Mateos, A., Rodríguez, J., Prado-Nóvoa, O., Zorrilla-Revilla, G., Vidal-Cordasco, M., 2022. Locomotor economy and foraging ecology in hominins. *J. Anthropol. Res.* 77(3), 338-361. <https://doi.org/10.1086/715402>
- Mayoral, E., Díaz-Martínez, I., Duveau, J., Santos, A., Rodríguez Ramírez, A., Morales, J.A., Morales, L.A., Díaz-Delgado, R., 2021. Tracking late Pleistocene Neandertals on the Iberian coast. *Sci. Rep.* 11, 4103. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83329-1>

- Mayoral, E., Duveau, J., Santos, A., Ramírez, A.R., Morales, J.A., Díaz-Delgado, R., Rivera-Silva, J., Gómez-Olivencia, A., Díaz-Martínez, I. (2022). New dating of the Matalascañas footprints provides new evidence of the Middle Pleistocene (MIS 9–8) hominin paleoecology in southern Europe. *Sci. Rep.* 12, 17505. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20877-8>
- Mietto, P., Avanzini, M., Rolandi, G., 2003. Human footprints in Pleistocene volcanic ash. *Nature* 422, 133. <https://doi.org/10.1038/422133a>
- Muñiz, F., Cáceres, L.M., Rodríguez-Vidal, J., De Carvalho, C.N., Belo, J., Finlayson, C., ..., Góez, P., Ruiz, F., 2019. Following the last Neanderthals: Mammal tracks in Late Pleistocene coastal dunes of Gibraltar (S Iberian Peninsula). *Quat. Sci. Rev.* 217, 297-309. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.03.004>
- National Institute for Health and Care Research, 2024. PROSPERO scope guidance. International Prospective Register of Systematic Reviews. <https://www.crd.york.ac.uk/prospetro/#aboutpage>
- Onac, B.P., Viehmann, I., Lundberg, J., Lauritzen, S.-E., Stringer, C., Popita, V., 2005. U–Th ages constraining the Neanderthal footprint at Vârtope Cave, Romania. *Quat. Sci. Rev.* 24, 1151-1157. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2004.12.001>
- Page, M.J., Moher, D., Bossuyt, P.M., Boutron, I., Hoffmann, T.C., Mulrow, C.D., ..., 2021. PRISMA 2020 explanation and elaboration: updated guidance and exemplars for reporting systematic reviews. *BMJ* 372, n160. <https://doi.org/10.1136/bmj.n160>
- Panarello, A., Santello, L., Farinero, G., Bennett, M.R., Mietto, P., 2017. Walking along the oldest human fossil pathway (Roccamonfina volcano, Central Italy)? *J. Archaeol. Sci. Rep.* 13, 476-490. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2017.04.029>
- Pastors, A., Lenssen-Erz, T., 2021. Reading Prehistoric Human Tracks: Methods & Material. Springer Nature.
- Patzelt, A., Kopp, G.H., Ndao, I., Kalbitzer, U., Zinner, D., Fischer, J., 2014. Male tolerance and male-male bonds in a multilevel primate society. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111(41), 14740-14745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1405811111>
- Politis, G.G., 1999. Children's activity in the production of the archaeological record of hunter-gatherers: An ethnoarchaeological approach. In: Funari P.P., Zarankin A., Stovel E. (Eds.), *Global Archaeological Theory: Contextual Voices and Contemporary Thoughts*, 121-143.
- Pontzer, H., 2012. Ecological energetics in early Homo. *Curr. Anthropol.* 53(S6), S346-S358. <https://doi.org/10.1086/667402>
- Raichlen, D.A., Pontzer, H., Sockol, M.D., 2008. The Laetoli footprints and early hominin locomotor kinematics. *J. Hum. Evol.* 54(1), 112–117. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.07.005>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009769>
- Raichlen, D.A., Armstrong, H., Lieberman, D.E., 2011. Calcaneus length determines running economy: implications for endurance running performance in modern humans and Neanderthals. *J. Hum. Evol.* 60(3), 299-308. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.11.002>
- Roach, N. T., Hatala, K. G., Ostrofsky, K. R., Villmoare, B., Reeves, J. S., Du, A., Braun, D.R., Harris, J.W.K., Behrensmeier, A.K., Richmond, B.G., 2016. Pleistocene footprints show intensive use of lake margin habitats by Homo erectus groups. *Sci. Rep.* 6(1), 26374.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Rivals, F., Saladié, P., Carbonell, E., 2017. Season of bison mortality in TD10.2 bone bed at Gran Dolina site (Atapuerca): integrating tooth eruption, wear, and microwear methods. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 6, 780–789. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.04.015>
- Saborit, G., Mondanaro, A., Melchionna, M., Serio, C., Carotenuto, F., Tavani, S., Modafferi, M., Panarello, A., Mietto, P., Raia, P., Casinos, A., 2019. A dynamic analysis of Middle Pleistocene human walking gait adjustment and control. *Ital. J. Geosci.* 138(2), 231-238. <https://doi.org/10.33011/IJG.2019.04>
- Sedrati M., Morales J.A., Duveau J., M'rini A.E., Mayoral E., Díaz-Martínez I., Anthony, E.J., Bulot, G., Sedrati, A., Le Gall, R., Santos, A., Rivera-Silva, J., 2024. A late Pleistocene hominin footprint site on the North African coast of Morocco. *Sci. Rep.* 14, 1962. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-52344-5>
- Sellers, W.I., Cain, G.M., Wang, W., Crompton, R.H., 2005. Stride lengths, speed and energy costs in walking of Australopithecus afarensis: using evolutionary robotics to predict locomotion of early human ancestors. *J. R. Soc. Interface.* 2(5), 431-441. <https://doi.org/10.1098/rsif.2005.0060>
- Shelfbine, S.J., Tardieu, C., Carter, D.R., 2002. Development of the femoral bicondylar angle in hominid bipedalism. *Bone* 30(5), 765-770. [https://doi.org/10.1016/S8756-3282\(02\)00716-4](https://doi.org/10.1016/S8756-3282(02)00716-4)
- Tomasello, M., Gonzalez-Cabrera, I., 2017. The role of ontogeny in the evolution of human cooperation. *Hum. Nat.* 28(3), 274-288. <https://doi.org/10.1007/s12110-017-9291-1>
- Tutin, C.E., McGrew, W.C., Baldwin, P.J., 1983. Social organization of savanna-dwelling chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, at Mt. Assirik, Senegal. *Primates* 24, 154-173.
- Tuttle, R.H., Webb, D.M., Weidl, E., Baksh, M., 1990. Further progress on the Laetoli trails. *J. Archaeol. Sci.* 17(3), 347-362. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(90\)90028-4](https://doi.org/10.1016/0305-4403(90)90028-4)
- Vaesen, K., 2012. Cooperative feeding and breeding, and the evolution of executive control. *Biol. Philos.* 27(1), 115-124. <https://doi.org/10.1007/s10539-011-9286-y>
- Villmoare, B., Hatala, K.G., Jungers, W., 2019. Sexual dimorphism in Homo erectus inferred from 1.5 Ma footprints near Illet, Kenya. *Sci. Rep.* 9, 7687. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44000-0>
- Wall-Scheffler, C.M., 2012a. Energetics, locomotion, and female reproduction: implications for human evolution. *Annu. Rev. Anthropol.* 41, 71-85. <https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-092611-145739>
- Wall-Scheffler, C.M., 2012b. Size and shape: morphology's impact on human speed and mobility. *J. Anthropol.* 2012, 340493. <https://doi.org/10.1155/2012/340493>
- Ward, C.V., 2013. Postural and locomotor adaptations of Australopithecus species. In: Reed, K.E., Fleagle, J.G., Leakey, R.E. (Eds.), *The Paleobiology of Australopithecus*, 235-245. Springer.
- Webb, S., Cupper, M.L., Robins, R., 2006. Pleistocene human footprints from the Willandra Lakes, southeastern Australia. *J. Hum. Evol.* 50, 405–413. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.10.002>
- Webb, S.G., Ginesi, J., Robu, M., Timar-Gabor, A., Schwenninger, J.L., Tămaş, T., Constantin, S., 2014. Ancient human footprints in Ciur-Izbuc Cave, Romania. *Am. J. Phys. Anthropol.* 155(1), 128-135. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22561>

- Wheeler, P.E., 1984. The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominids. *J. Hum. Evol.* 13(1), 91-98.
- Wheeler, P.E., 1985. The loss of functional body hair in man: the influence of thermal environment, body form and bipedality. *J. Hum. Evol.* 14(1), 23-28.
- Wheeler, P.E., 1991. The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments: the contribution of increased convective heat loss and cutaneous evaporative cooling. *J. Hum. Evol.* 21(2), 107-115.
- White, T.D., Suwa, G., 1987. Hominid footprints at laetoli: Facts and interpretations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 72, 485-514. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330720409>
- Wiseman, A.L., Stringer, C.B., Ashton, N., Bennett, M.R., Hatala, K.G., Duffy, S., O'Brien, T.G., De Groot, I., 2020. The morphological affinity of the Early Pleistocene footprints from Happisburgh, England, with other footprints of Pliocene, Pleistocene, and Holocene age. *J. Hum. Evol.* 144, 102776. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2020.102776>
- Zeller, E., Timmermann, A., Yun, K.S., Raia, P., Stein, K., Ruan, J., 2023. Human adaptation to diverse biomes over the past 3 million years. *Science* 380(6645), 604-608.
- Zilhão, J., Angelucci, D.E., Igreja, M.A., Arnold, L.J., Badal, E., Callapez, P., ..., 2020. Last Interglacial Iberian Neandertals as fisher-hunter-gatherers. *Science* 367(6485), eaaz7943. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7>
- Zohar, I., Alperson-Afil, N., Goren-Inbar, N., Prévost, M., Tütken, T., Sisma-Ventura, G., Hershkovitz, I., Najorka, J., 2022. Evidence for the cooking of fish 780,000 years ago at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Nat. Ecol. Evol.* 6(12), 2016-2028. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01910-z>
- Zorrilla-Revilla, G., 2022. Demandas energéticas de actividades de subsistencia en individuos subadultos. Contribuciones a la ecología del comportamiento humano. Tesis doctoral, Universidad de Burgos.
- Zorrilla-Revilla, G., Volpe, S. L., Prado-Nóvoa, O., Howard, K. R., Laskaridou, E., Marinik, E. L., Ramadoss, R., Davy, K.P., García-González, R., 2024. Far from the walking pace. Ecological and evolutionary consequences of the suboptimal locomotion speeds in non-adult humans. *Am. J. Hum. Biol.* 36(10), e24138.