



UNIVERSITAT^{DE}
BARCELONA

Interacciones y patrones evolutivos de los caracteres de historia de vida en humanos

Influencia de los factores sociales y culturales sobre el patrón reproductivo

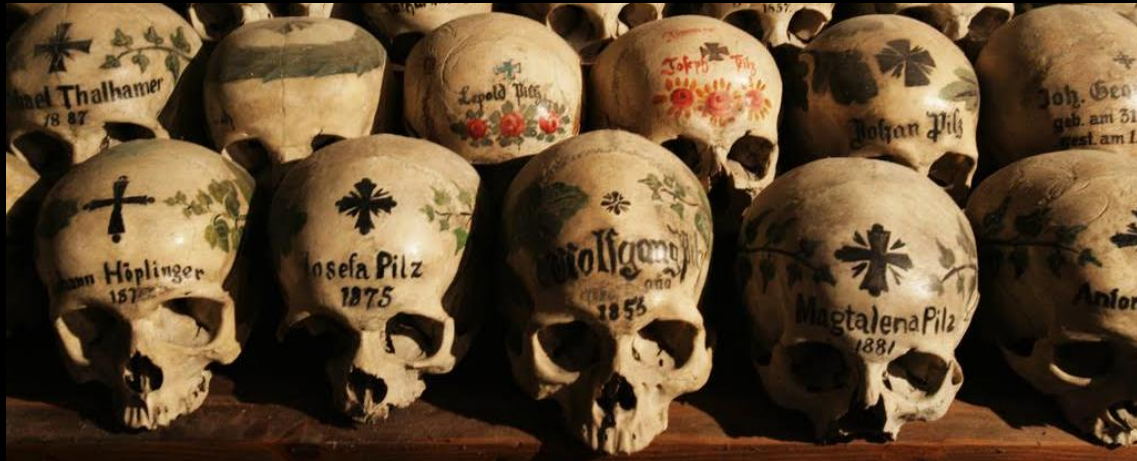
Alina Gavrus Ion



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement 4.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento 4.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution 4.0. Spain License.**



*Interacciones y patrones evolutivos de los caracteres de historia
de vida en humanos*

Influencia de los factores sociales y culturales sobre el patrón
reproductivo

Interacciones y patrones evolutivos de los caracteres de historia de vida en humanos

Influencia de los factores sociales y culturales sobre el patrón reproductivo

Memoria presentada por

Alina Gavrus Ion

Para optar al título de

Doctora en Biodiversidad por la Universidad de Barcelona

Sección de Zoología y Antropología Biológica del Departamento de Biología Evolutiva,
Ecología y Ciencias Ambientales

Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona (UB)

Alina Gavrus Ion



Directoras: Dra. Mireia Esparza y Dra. María Esther Esteban Torné



Tutora: Dra. María Esther Esteban Torné



A los que siempre han estado a mi lado

A Xavi y Dana

Aquellos que no saltan nunca volarán

Leena Ahmad Almashat

AGRADECIMIENTOS

¿Cómo se alcanzan los grandes logros? Con mucho esfuerzo, trabajando duro, con empeño, teniendo iniciativa... Sin embargo, una vez alcanzada esta meta, creo que hay un paso previo muy importante sin el que no se puede demostrar el saber hacer, el empeño o la iniciativa: la oportunidad. Esa oportunidad, que crean que puedes hacerlo y que apuesten por ti. Y es justamente por esto por lo que tengo que darles las gracias a mis tutoras.

Ante todo a Mireia, por haber visto “algo” en mí el día que le pedí un proyecto de TFM, aún viniendo de letras, aún sin haberme tenido en clase, aún sin saber si me enteraría de algo... Pero decidió darme una oportunidad. Y a pesar de lo poco que me enteré el primer año y de lo mal que hice la presentación del TFM, siguió confiando en mí y me dio la oportunidad (¡otra vez!) de seguir con esta tesis. Le debo agradecer infinito (¡y pedirle disculpas también!) por confiar en mí hasta el final a pesar de toooodaaasss las veces que lo hice mal: de las veces en las que me temblaron la voz y las manos en un congreso, de la vez en la que me apresuré dando una clase, de las veces que me quedé en blanco y no contesté las preguntas que se me hacían... Y aun así estando a mi lado, apoyándome y dándome alas para seguir confiando en que algún día lo haría bien. Muchas gracias, Mireia, por darme la oportunidad de hacer esta tesis, por confiar en mí, por hacerme creer que podía hacerlo y, sobre todo, por todo lo que me has enseñado.

Igualmente le debo dar las gracias a Esther, que también me dio esta oportunidad y también acabó creyendo en mí. A ella le debo agradecer todo lo que aprendí, todas las veces que me recomendó y que insistió en que lo haría bien. Muchas gracias, Esther, por todo lo que has hecho por mí.

Muchas gracias a ambas, porque sin vuestro cariño, vuestra paciencia, vuestra confianza y por todas las horas dedicadas esto no habría sido posible. Gracias por darme alas para volar.

Me gustaría agradecer también a los co-autores. A Neus Martínez Abadías por guiarme por el tortuoso camino de la heredabilidad y ¡por enseñarme tanto! A Miguel Hernández por estar allí siempre que tenía dudas, preguntas o necesitaba bibliografía para poder completar los manuscritos. A Torstein Sjøvold por ayudarme con la traducción de los

documentos del alemán y por descubrirme la historia de Hallstatt. A Rolando González José por sus comentarios.

También agradecerle a Marta Muñoz por descubrirme su tesis y por “guiarme” a través la mortalidad infantil.

Y no por último, agradecerle a Xavi su apoyo infinito, su paciencia, por intentar no dormirse cada vez que leía mis escritos. Mil gracias por estar siempre a mi lado. Y a mi hermana, Dana, por apoyarme y animarme a seguir y, sobre todo, por ser mi amiga.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
INFLUENCIA DE LOS FACTORES SOCIALES Y CULTURALES SOBRE LA REPRODUCCIÓN Y LA SUPERVIVENCIA	1
HALLSTATT. CONTEXTO HISTÓRICO Y DEMOGRÁFICO	8
OBJETIVOS	18
INFORMES DE LAS DIRECTORAS.....	20
INFORME DE LAS DIRECTORAS: FACTOR DE IMPACTO DE LOS ARTÍCULOS PUBLICADOS	20
INFORME DE LAS DIRECTORAS: PARTICIPACIÓN DE LA DOCTORANDA EN CADA ARTÍCULO PUBLICADO	21
PUBLICACIONES	22
MEASURING FITNESS HERITABILITY: LIFE HISTORY TRAITS VERSUS MORPHOLOGICAL TRAITS IN HUMANS	22
RELIGION AND FERTILITY PATTERNS: COMPARISON OF LIFE HISTORY TRAITS IN CATHOLICS AND PROTESTANTS, HALLSTATT (AUSTRIA) 1733–1908	38
INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL, CULTURAL AND LIFE HISTORY RELATED FACTORS ON INFANT SURVIVAL IN A EUROPEAN PRE-INDUSTRIAL POPULATION	57
DISCUSIÓN	85
CONCLUSIONES	87
BIBLIOGRAFÍA	88

ÍNDICE DE ABREVIATURAS

ABF	<i>Age at Birth of First child</i> , edad de la madre al nacimiento del primer hijo
ABL	<i>Age at Birth of Last child</i> , edad de la madre al nacimiento del último hijo
AMB	Edad de la madre al parto
CV _A	Coefficiente de variación aditiva genética
h ²	Heredabilidad
II	Intervalo intergenésico
LHT	<i>Life History Traits</i> , caracteres de historia de vida
LRS	<i>Lifetime Reproductive Success</i> , supervivencia de los hijos
LS>15	Longevidad de los que han superado los 15 años
MR <5	Mortalidad de los niños antes de alcanzar los 5 años de edad
MS	<i>Mother's Survival</i> , supervivencia de la madre
MT	<i>Morphological Traits</i> , caracteres morfológicos
RS	<i>Reproductive Span</i> , período reproductivo
SM	Numero de hermanos por parte de madre
V _A	<i>Additive Genetic Variance</i> , varianza genética aditiva
V _E	<i>Environmental variance</i> , varianza ambiental
V _G	<i>Genetic Variance</i> , varianza genética
V _{GE}	Varianza asociada a la interacción entre factores genéticos y ambientales
V _P	<i>Phenotypic Variance</i> , varianza Fenotípica
V _R	<i>Residual Variance</i> , varianza residual

RESUMEN

En nuestra especie, los hombres y las mujeres presentan un patrón reproductivo diferenciado: los hombres retienen el potencial reproductivo hasta edades avanzadas, mientras que las mujeres ven restringida su vida reproductiva por la menarquia y la menopausia. Los caracteres de historia de vida (LHT, del inglés *Life History Traits*) son aquellos caracteres relacionados con la supervivencia y la reproducción, tales como la longevidad, el período reproductivo, el número de hijos y su supervivencia. Estos caracteres están determinados por la selección sexual y están relacionados con diferentes factores ambientales.

El objetivo principal de esta tesis es ahondar en los patrones evolutivos de los LHT y la influencia de los factores sociales y culturales en el patrón reproductivo humano. La historia familiar de Hallstatt (Austria) reconstruida gracias a los registros parroquiales de nacimientos, matrimonios y defunciones de 1602 a 1900 para católicos y de 1783 a 1906 para protestantes ha permitido alcanzar este propósito. Los resultados obtenidos se detallan en tres manuscritos. En el primer manuscrito se evaluó y comparó la heredabilidad de los LHT y de los caracteres morfológicos (MT); en el segundo se compararon la supervivencia y la reproducción de los católicos y los protestantes para determinar la influencia de la religión sobre los LHT; mientras que en el tercero se analizó la influencia de factores ambientales y de historia de vida sobre la supervivencia infantil a un año.

En el primer artículo, los LHT mostraron una baja heredabilidad (h^2) en comparación con los MT debido a una alta influencia de los factores ambientales en los LHT. En el segundo trabajo, se observaron diferencias entre católicos y protestantes en cuanto a la mortalidad y supervivencia, seguramente debido a diferencias a nivel socioeconómico entre los miembros de ambas congregaciones. Y, finalmente, en el tercer manuscrito, se destacó el papel fundamental de la supervivencia de la madre en la supervivencia del niño al año así como de otros factores relacionados con la historia de vida y factores ambientales.

En conclusión, la baja heredabilidad de los LHT sugiere un papel relevante de los factores ambientales en los mismos, sin descartar su potencial evolutivo. La religión como indicador de estatus socioeconómico ha jugado un rol significativo en la

supervivencia y el patrón reproductivo de los habitantes de Hallstatt durante los tres siglos estudiados.

Palabras clave: caracteres de historia de vida, patrón reproductivo, supervivencia, heredabilidad

ABSTRACT

In our species, men and women present a differentiated reproductive pattern: men retain reproductive potential until advanced ages, a fact that enable them to increase fitness in old ages, while women have their reproductive life restricted by menarche and menopause. Life history traits (LHT) are related to survival and reproduction, such as longevity, reproductive period, the number of offspring and their survival. These traits are determined by sexual selection and are related to different environmental factors.

The main objective of this thesis is to address the evolutionary patterns of LHT and the influence of social and cultural factors on the human reproductive pattern. Familiar history of Hallstatt (Austria) reconstructed thanks to the parish records of births, marriages and deaths from 1602 to 1900 for Catholics and from 1783 to 1906 for Protestants has enabled this purpose to be achieved. The results obtained are detailed in three manuscripts. The first manuscript evaluated and compared the heritability of LHT and morphological traits (MT); the second compared the survival and reproduction of Catholics and Protestants in order to determine the influence of religion on LHT; while the third analyzed the influence of environmental and life history factors on infant survival.

In the first manuscript, LHT showed low heritability (h^2) compared to MT due to a high influence of environmental factors. Regarding the second manuscript, differences between Catholics and Protestants in terms of mortality and survival, were probably due to differences at the socioeconomic level between the members of both congregations. And, finally, in the third manuscript, the critical role of the mother's survival in infant's survival at one year was highlighted, as well as the influence of other factors related to life history and environmental factors.

In conclusion, the low heritability of LHT suggests a relevant role of environmental factors on them, without ruling out their evolutionary potential. Religion as an indicator of socioeconomic status has played a significant role in the survival and reproductive pattern of Hallstatt inhabitants during the three centuries studied.

Key words: life history traits, reproductive pattern, survival, heritability

INTRODUCCIÓN

Influencia de los factores sociales y culturales sobre la reproducción y la supervivencia

La reproducción es un fenómeno ecológico que depende de la interacción de factores biológicos y ambientales. En nuestra especie, los hombres y las mujeres presentan patrones reproductivos diferentes [1–4]. Los hombres retienen el potencial reproductivo hasta edades avanzadas y pueden aumentar su descendencia a través del número de matrimonios o parejas sexuales [5–7]. Dado que la monogamia se practica en la mayoría de poblaciones, ya sea debido a factores sociales y religiosos, o porque los hombres tienen pocos recursos para mantener múltiples esposas, la viudez puede representar una posibilidad de incrementar la eficacia biológica (*fitness*) en la vejez. En poblaciones preindustriales, en las que el divorcio normalmente no era una opción, la defunción de la esposa daba lugar a segundas nupcias con mujeres más jóvenes, aun en edad reproductiva, posibilitando así aumentar el número de hijos [4,5,8]. Sin embargo, se ha observado que, aunque los hombres pueden aumentar el número de hijos, podrían no garantizar la supervivencia de sus nietos [4,5].

En cambio la vida reproductiva de las mujeres está limitada por la menarquia y la menopausia, ambas influidas por condiciones nutricionales y de salud [2,3,9]. Aunque la menarquia indica el comienzo del ciclo fértil, en casi todas las sociedades, y sobre todo en poblaciones preindustriales, es la edad al matrimonio la que determina el inicio de la etapa reproductiva. La edad al matrimonio depende a su vez de factores sociales y culturales e influye el comportamiento reproductivo, esto es, un matrimonio a edades tempranas implica una familia más numerosa mientras que el matrimonio a edades más tardías conlleva a tener menos hijos [1–3,10–12]. Dado que los humanos alcanzamos la madurez relativamente tarde, invertimos mucho tiempo y recursos en la crianza de los hijos y el cuidado materno es de suma importancia para garantizar la supervivencia de los descendientes [4,9,13]. A pesar de que la menopausia restringe el período reproductivo de las mujeres, la larga vida post-reproductiva permite brindar una atención prolongada a los hijos y a los nietos. Diferentes estudios han demostrado que la presencia de las abuelas durante el período reproductivo de sus hijas mejora el éxito reproductivo de estas [4,5,14–17].

Además de la inversión parental, hay otros factores ambientales que influyen en la reproducción y la supervivencia: el estado socioeconómico, la transmisión cultural

dentro de las familias (patrones de emigración, educación, acceso diferencial a los recursos o capacidad de adquirir pareja) y el entorno compartido por los familiares [18]. Así pues, los caracteres de historia de vida (*Life history traits*, LHT) son aquellos caracteres relacionados con la supervivencia y la reproducción, tales como la longevidad, el número de descendientes, el período reproductivo o el éxito reproductivo. Estos caracteres están determinados por la selección sexual, que a su vez depende de varios factores, como la competencia para encontrar pareja, los sistemas de apareamiento (monogamia, poligamia o poliandria) y el éxito reproductivo, pero también están relacionados con diferentes factores ambientales (sociales, económicos o culturales) [1,3,4,12,16].

Desde un punto de vista evolutivo, se consideró que los LHT al estar relacionados con la eficacia biológica, tendrían niveles más bajos de varianza genética aditiva (V_A) debido a la rápida fijación de los alelos que confieren mayor eficacia biológica por selección natural [19–26]. El Teorema Fundamental de Selección Natural de R. A. Fisher (1930) predijo que la tasa de incremento en la eficacia biológica de cualquier organismo en cualquier momento es igual a su varianza genética (V_G) en ese momento. Este teorema tuvo diversas interpretaciones, sin embargo, la interpretación tradicional es que aquellos rasgos altamente relacionados con la eficacia biológica, como los LHT, tendrán una heredabilidad más baja que los menos relacionados con ésta. Sin embargo, Fisher se refería a la eficacia biológica en sí misma y no a sus componentes, así como tampoco menciona su heredabilidad [27]. Además, la aplicabilidad del teorema depende de algunos supuestos, como una selección débil, constancia de la eficacia biológica de los genotipos a lo largo del tiempo, una población en equilibrio (sin mutaciones ni cambios ambientales) y la independencia de las frecuencias genotípicas, que generalmente no se cumplen en poblaciones naturales [18,28].

Así pues, se conoce como heredabilidad (h^2) la proporción de varianza observable en una población que puede atribuirse a diferencias genéticas individuales. Un rasgo es hereditario cuando está determinado por el genotipo o se transmite de padres a hijos [19]. La h^2 de un rasgo cuantitativo se considera como la proporción de la varianza fenotípica (V_P) atribuible a la V_A , que se expresa algebraicamente como:

$$h^2 = V_A/V_P$$

La V_P está representada por la varianza genética (V_G), la varianza ambiental (V_E) y la varianza asociada a la interacción entre factores genéticos y ambientales (V_{GE}), mientras que la V_A representa la varianza de los valores genéticos y se debe al efecto de los alelos heredados, ya que la mitad de los alelos se heredan del padre y la otra mitad de la madre [19,21,29–31]. O lo que es lo mismo:

$$h^2 = V_A/V_G + V_E + V_{GE}$$

Así pues, unos valores bajos de h^2 pueden ser causados por una alta V_E o por una escasa V_A [20–22,32]. Además, la h^2 no es solo una propiedad de un carácter sino también de una población, y por lo tanto depende de las condiciones ambientales y genéticas de ésta en cualquier momento dado [19,29–31,33–36]. En las poblaciones naturales, la V_G de los LHT puede mantenerse gracias a muchos factores y mecanismos, como la mutación, la ventaja heterocigótica, la dependencia de la frecuencia, los entornos fluctuantes y la migración [24]. Sin embargo, en los humanos, la estimación de la h^2 puede estar sesgada por el efecto del entorno compartido y la transmisión cultural.

La mayoría de los estudios han reportado el mismo patrón de bajos valores de h^2 de los LHT que en las poblaciones animales [14,37,32,18,15], aunque no todos han respaldado la hipótesis de una baja V_A , sino que han interpretado que una alta V_E podría enmascarar la influencia genética de LHT [21,22,24,32,38]. Contrariamente, los caracteres morfológicos (*morphological traits*, MT) al estar poco relacionados con la eficacia biológica, se esperaría que presentaran altas h^2 . Al igual que los LHT, los MT también están influidos por factores genéticos y ambientales, como la dieta, la salud, la atención materna o el entorno compartido [29,31,34,36,39–42]. De entre todos los MT, el cráneo es una de las estructuras esqueléticas más complejas. Varios estudios han demostrado que puede usarse para inferir las relaciones filogenéticas entre poblaciones porque presenta valores de h^2 de moderados a altos [29,31,41,43,44]. En poblaciones animales se han llevado a cabo diversos estudios para comparar las h^2 de los LHT y los MT y para comprobar el teorema de Fisher y su interpretación tradicional. Estos estudios han demostrado que la h^2 de MT es mayor que la h^2 de LHT en diferentes especies de animales (insectos, peces, aves y mamíferos) [21,23,24,38,45]. En humanos, la falta de datos morfológicos y demográficos para una misma población hace que la comparación entre la h^2 de los LHT y los MT sea muy difícil.

La V_E incluye un amplio abanico de factores ambientales, ya sean de comportamiento (control individual de la reproducción, prácticas de lactancia materna), de salud o variables socioculturales o económicas [12,46]. El nivel socioeconómico determina tanto las oportunidades en el mercado matrimonial, y por lo tanto la edad al matrimonio, como la necesidad de ajustar el número de hijos a los recursos económicos, y en definitiva el número total de niños [17,47–49]. En este sentido, se observó, en poblaciones preindustriales, que las mujeres de familias ricas se casaban a edades más tempranas y comenzaban a tener hijos antes que las mujeres de familias pobres [17,47]. Asimismo, los hombres ricos preferían casarse con mujeres más jóvenes, mientras que los hombres pobres se casaban con mujeres más mayores [17]. La supervivencia de los hijos también era mayor en el caso de las familias acomodadas gracias a un mejor acceso a recursos [17,47,48].

Otro factor que podría influir los LHT es la religión. La religión está relacionada con muchos factores culturales, económicos y políticos y representa un escenario social y cultural común para sus seguidores [50–52]. Así pues, la religión promueve normas de comportamiento que afectan la reproducción a través del tamaño familiar y los controles de comportamiento sexual, como la abstención de la actividad sexual prematrimonial, la monogamia o las posibilidades de divorcio [46,53–56]. Además, las creencias religiosas pueden determinar tanto la estacionalidad de los matrimonios como la de los nacimientos. El calendario religioso establece días festivos, como por ejemplo la Navidad o la Cuaresma, que favorecen o impiden las celebraciones nupciales o las concepciones durante estos períodos de tiempo. Sin embargo la estacionalidad también se atribuye a factores culturales (fiestas y festivales no religiosos), laborales (ciclos agrícolas) o biometeorológicos [46,57–61].

En Europa occidental y central la principal religión durante siglos fue el catolicismo. Esta religión mantuvo su hegemonía hasta la Reforma, cuando Martín Lutero introdujo el protestantismo como reacción de la jerarquía católica [46,62]. Desde entonces, ambas creencias difirieron no tan solo en la forma en la que sus miembros entendían la fe sino también en características políticas, sociales y económicas [50,52,63,64]. Las diferencias entre el catolicismo y el protestantismo influyen directamente en la edad al matrimonio, y en consecuencia en la edad al nacimiento del primer hijo, el período reproductivo, las prácticas para espaciar los embarazos o el número de hijos [46,52,53,56,60,64].

Sin embargo, la influencia de la religión sobre los LHT debe analizarse para cada país, región o población para poder detectar su efecto real, ya que existen otros factores socioculturales que pueden afectar la reproducción y la supervivencia [46,51,52,64]. La influencia de la religión sobre los LHT en Europa fue notoria hasta finales del siglo XVIII cuando se produjeron grandes cambios tanto económicos (industrialización) como sociales y culturales (la secularización y la transición demográfica). La secularización sostiene que los avances en ciencia, tecnología, educación y desarrollo económico dieron lugar a una erosión gradual en la importancia de la religión en la vida social y privada [52,64]. Las creencias religiosas dejaron de influir en el comportamiento familiar y por lo tanto en la reproducción, gracias, entre otras, al acceso a métodos anticonceptivos o a la introducción de las mujeres al mercado laboral [50,52,65]. Sin embargo, éste proceso de secularización fue lento y no afectó a todos los países por igual [52,64]. Por otro lado, diferentes estudios llevados a cabo en poblaciones preindustriales y postindustriales demostraron un cambio en la influencia de la religión sobre los LHT después de la transición demográfica debido tanto a una disminución en la brecha que separaba ambas religiones como a una disminución en la religiosidad [46,50,52,53,64]. Durante la transición demográfica la mortalidad y la fecundidad disminuyeron drásticamente [14,37,48,65–69]. Las poblaciones anteriores a la transición demográfica se caracterizaban por una alta fecundidad pero también por una alta mortalidad, especialmente a edades tempranas. Así pues, en una primera fase de la transición demográfica disminuyó la mortalidad, sobre todo debido a mejoras sanitarias, de higiene y nutricionales. Y ya en una segunda fase empezó a disminuir la fecundidad [37,67–69].

La mortalidad a edades tempranas es un indicador demográfico directamente relacionado con el estado socioeconómico y de salud de una población: a mayor pobreza y menor calidad sanitaria, más alta es la mortalidad [49,70–72]. Así pues, se entiende por mortalidad infantil la mortalidad durante el primer año de vida y ésta se puede dividir en dos períodos: la mortalidad durante los primeros 28 días que recibe el nombre de mortalidad neonatal; y la mortalidad desde el primer mes hasta el primer año de vida que se conoce como mortalidad postneonatal [71,73–75]. Los niveles más altos de mortalidad se dan alrededor del nacimiento y hasta el primer año de vida, después va disminuyendo hasta la adolescencia cuando comienza a subir de nuevo [49,71,73–76]. Entre las principales causas de mortalidad a edades tempranas se suman causas

endógenas (malformaciones congénitas u otros factores genéticos, dolencias adquiridas durante el embarazo o en el momento del parto) y causas exógenas (enfermedades infecciosas, accidentes u otros factores ambientales) [49,70,71,73–75]. Durante el primer año de vida, los factores endógenos son las principales causas de mortalidad, aunque en poblaciones preindustriales previas a la transición epidemiológica y demográfica, también son comunes los factores exógenos. Contrariamente, durante los primeros cinco años de vida son principalmente los factores exógenos los causantes de la mayoría de defunciones [49,71,75]. Además, las diferencias en la mortalidad a edades tempranas entre familias se debe tanto a características observables (presencia de los padres o de los abuelos) como no observables (lactancia materna, higiene o características relacionadas con la crianza) [74,75]. En el caso de los estudios en poblaciones preindustriales, sin embargo, las características familiares no observables son difíciles de cuantificar.

Así pues, el primer año de vida es el período más crítico en la supervivencia del recién nacido. Durante el primer mes las principales causas de muerte, como hemos visto, se deben principalmente a factores genéticos, aunque también a las condiciones durante el embarazo y durante el parto. Las enfermedades infecciosas sufridas por la madre durante el embarazo y su estado nutricional pueden incrementar la tasa de mortalidad neonatal. La desnutrición fetal conlleva a un bajo peso al nacimiento, un factor muy importante durante el primer mes de vida [49,71]. Además, las condiciones higiénicas y sanitarias deficientes en el momento del parto también pueden comprometer la supervivencia del neonato [71,73]. Por otro lado, la edad de la madre al nacimiento puede constituir un riesgo. La edad de maternidad temprana, especialmente durante la adolescencia, se asocia con un mayor riesgo de experimentar partos prematuros, debido a problemas ginecológicos de inmadurez, o, incluso, la muerte durante el parto [9,71,77]. Por otro lado, una edad de maternidad tardía, especialmente después de los 40 años, puede conllevar a complicaciones durante el período fetal y perinatal y se vincula con un mayor riesgo de cromosomopatías, especialmente de aneuploidías. Además las madres mayores también tienen un mayor riesgo de sufrir enfermedades como diabetes, hipertensión o cardiopatías que pueden comprometer el parto. La muerte fetal o los partos prematuros también son más frecuentes [9,47,71,77].

El sexo del recién nacido también es un factor de riesgo de mortalidad neonatal. Las niñas tienen más posibilidades de sobrevivir al primer mes que los niños. Una

explicación es el impacto de las hormonas sexuales en el sistema inmunitario [16,71,74–76,78]. La paridad, o el orden de los nacimientos, también puede influir, ya que las primeras paridades se relacionan con una mayor mortalidad, seguramente debido a la inexperiencia de las madres, mientras que los órdenes elevados de nacimiento compiten con sus hermanos por los recursos [71,73,77,79]. Igualmente, un intervalo intergenésico corto está relacionado con el cese de la lactancia que afecta directamente la supervivencia de los infantes. Además, también pueden generar una situación de competencia entre los hermanos por el amamantamiento o los cuidados maternos [12,49,71,73,80]. Otros factores que pueden afectar la supervivencia neonatal y postneonatal son el nivel socioeconómico de las familias, las enfermedades (gastrointestinales o respiratorias), los accidentes, la cohorte de nacimiento, la estacionalidad de nacimiento, el lugar de residencia, las condiciones higiénicas (acceso a agua limpia) o la presencia de crisis de mortalidad [49,71,73–77,79].

Por otro lado, a partir del primer año de vida los factores exógenos presentan un mayor impacto sobre la supervivencia en la niñez. Estos factores pueden estar relacionados con factores maternos (la edad de la madre al nacimiento o la paridad), factores nutricionales (hambrunas), dado que ya no dependen de la lactancia materna, factores ambientales y socioeconómicos (como la calidad del agua), los accidentes, las condiciones sanitarias o las enfermedades infecciosas y gastrointestinales [47,70–74,81,82].

Hallstatt. Contexto histórico y demográfico

Hallstatt es un pueblo austríaco ubicado al sureste de Salzburgo en el distrito de Salzkammergut (Alta Austria) (Fig. 1). Es uno de los asentamientos más antiguos del país y siglos atrás solamente se podía alcanzar a través de viejos senderos por la montaña o navegando en bote



Figura 1: Situación de Hallstatt en el mapa de Austria

por el lago homónimo. Por esta razón fue considerado como un pueblo aislado hasta finales del siglo XIX cuando mejoró la comunicación con los pueblos vecinos gracias a la construcción de una carretera (1875) y de un ferrocarril (1877) [43,83,84]. La historia de Hallstatt comenzó en el período neolítico (Fig. 2) y, desde su institución, la principal actividad económica fue la minería de sal. Los primeros vestigios de la extracción de sal se remontan al año 5.000 a.C., siendo éstas las minas de sal más antiguas de Europa. Tradicionalmente, la sal se bajaba a peso desde la montaña, hasta que en 1595 comenzó la construcción una tubería de madera para poder bajar cómodamente la sal en forma de salmuera desde las minas de Hallstatt hasta Ischl, un pueblo vecino situado a la ribera del río Traun [85].



Figura 2: Vestigios de la cultura neolítica de Hallstatt (imagen de la autora)

La principal religión fue el catolicismo, que se extendió por todo el distrito de Salzkammergut alrededor del año 300 d.C. La actual Iglesia Católica, Santa María, juntamente con la Capilla de San Miguel y el Osario datan de finales del siglo XV (Fig. 3). Durante la Reforma, el luteranismo se introdujo en Austria y adquirió adeptos entre los mineros de Hallstatt. Aun así, hasta el Edicto de Tolerancia del Emperador José II (1781), a los protestantes no se les permitió ejercer su fe públicamente.



Figura 3. Iglesia Católica de Santa María (imagen de la autora)

De hecho, el protestantismo estuvo estrictamente prohibido y perseguido durante más de 100 años [83,85,86]. Alrededor del año 1600, la contrarreforma ralentizó el avance del protestantismo en toda Europa, pero también encontró resistencia. Los que lucharon por la libertad religiosa fueron considerados rebeldes, y en la región de Salzkammergut las tropas del arzobispo de Salzburgo reprimieron la rebelión protestante condenando a muerte a sus líderes y también denegando los privilegios adquiridos a muchos pueblos entre los cuales se encontraban también Hallstatt, que no los recuperó hasta 1629. Durante el siglo XVIII, las deportaciones y emigraciones de personas que declararon creer en la fe protestante eran comunes. Las deportaciones de protestantes de Hallstatt, principalmente con destino a Transilvania, entre otras regiones europeas, se llevaron a cabo en cuatro etapas: dos en el verano de 1744 (junio y julio) y dos en el otoño de 1745 (octubre y noviembre). Solamente en la primera etapa se deportaron 254 hombres (sin contar mujeres y niños) [87,88]. Una vez conseguida la libertad religiosa el año 1781, 500 protestantes declararon su fe y en 1845 casi la mitad de los habitantes de Hallstatt eran protestantes (41,7%). Pero a pesar de que el Edicto extendió la libertad religiosa a

1844		Bräutigam.				Braut.					Verstärke.	
Monat.	Ortschaft.	Namen.	Religion.	Stand.	Namen.	Religion.	Stand.	Namen.	Stand.			
1844	Chorweil	Johann Baptist	Katholisch	1844	Anna Maria	Evangelisch	1844	Johann Baptist	1844			

Figura 4. Fragmento del registro parroquial protestantes de nacimientos de 1844 (imagen cedida por Mireia Esparza)

los cristianos no católicos, entre 1781 y 1848, las parroquias protestantes tenían prohibido celebrar bautizos, matrimonios o funerales y su congregación tuvo que registrarse tanto en los registros parroquiales protestantes como católicas (Fig. 4). Por lo tanto, durante este período, los registros individuales se duplicaron: una copia en la Iglesia Católica y otra en la parroquia protestante de Goisern, un pueblo cercano, ya que en Hallstatt no se construyó una iglesia protestante hasta 1863 (Fig. 5). A partir de 1848, ambas iglesias tuvieron sus propios registros [83,85,86].



Figura 5. Iglesia Protestante de Hallstatt (imagen de la autora)

Una singular tradición relacionada con la fe católica, pero también con la celebración del Día de Todos los Santos y la adoración a los predecesores, perduró durante al menos 200 años en Hallstatt. Esta tradición consistía en exhumar, a petición de la familia, los restos óseos de sus familiares. Las tumbas del pequeño cementerio cercano a la Capilla de San Miguel (Fig. 6) se abrían pasados aproximadamente diez años desde el entierro para dar lugar a nuevas sepulturas debido a la falta de espacio. Los restos óseos exhumados se preservaban en un osario.



Figura 6. Tumbas del pequeño cementerio católico (imagen de la autora)

Este osario consiste de una pequeña sala rectangular con estantes de madera. Los huesos largos simplemente se amontonaron bajo los estantes, mientras que los cráneos se depositaron en la parte superior. Los cráneos de personas influyentes de Hallstatt, como sacerdotes o alcaldes, ocupaban, y aún ocupan, una ubicación central predominante. Pero antes de colocarse, los cráneos recibían un cuidado especial: se limpiaban y decoraban artísticamente con motivos florales y se identificaban con su nombre y el año de defunción (Fig. 7). La mayor parte de los cráneos datan de 1825-1900, con unos 50 cráneos decorados durante el período 1775-1825. Gracias a los registros demográficos de la parroquia y al hecho que la población de Hallstatt siempre fue pequeña, no solo fue posible identificar los cráneos sino también a sus familiares y fue posible reconstruir genealogías. Aunque la mayoría de los cráneos pertenecen a personas nacidas en Hallstatt, se estima que alrededor del 20% de los cráneos provienen de inmigrantes que llegaron al pueblo por matrimonio o por trabajo [84–86]. La colección de Hallstatt es la serie más grande que haya existido con 700 cráneos acumulados desde 1775. De estos, 600 todavía se exhiben en el Osario, mientras que el resto fueron llevados a diferentes museos de Austria. Esta costumbre se generalizó en otras regiones austriacas y bávaras (actual Alemania), pero Hallstatt es el único lugar donde esta tradición persistió hasta 1995, el año de la última incorporación. En los otros lugares, los cráneos decorados se volvieron a inhumar después de la Primera Guerra Mundial [84–86].



Figura 7. Cráneos decorados del osario de Hallstatt (imagen de la autora)

La población de Hallstatt generalmente contó con unos 1.700 y 1.800 individuos, aunque después de 1971 la población de Hallstatt comenzó a disminuir, alcanzando el número más bajo de habitantes en 2016 (758). A lo largo del período analizado (1507-1908), éstos vivían en los diferentes barrios que conformaban Hallstatt: Markt Hallstatt (Fig. 8), Lahn (en la orilla sureste del lago), Salzberg (la parte alta, formado por unas siete casas), Gosauzwang (formado por unas seis casas y un molino), Obertraun y Winkl (en el extremo sureste del lago), y See en el extremo norte del lago. A finales del siglo XVIII See pasó a formar parte de Bad Goisern, mientras que Obertraun y Winkl se separaron de Hallstatt para formar un único pueblo (Obertraun) durante el siglo XX [43,86]. A finales del siglo XVIII, las tasas de natalidad y mortalidad eran bastante altas y similares (alrededor de 25-35 ‰). A principios del siglo XIX, las tasas de natalidad y mortalidad comenzaron a diferir: primero, la tasa de mortalidad comenzó a disminuir, mientras que la tasa de natalidad se mantuvo alta, lo que permitió un mayor crecimiento de la población. Y finalmente, durante el siglo XX, las tasas de natalidad y mortalidad fueron similares nuevamente pero mucho más bajas, con valores entre 10-12 ‰, una vez pasada la transición demográfica [43,87]. Aunque Hallstatt fue considerado un pueblo aislado debido a su difícil acceso, la endogamia y la consanguinidad eran casi inexistentes, gracias a los movimientos migratorios, ya sea por matrimonio (normalmente entre las mujeres) o por trabajo (generalmente hombres) [43,83,84,86].



Figura 8. Vistas del barrio de Markt Hallstatt desde la montaña (imagen de la autora)

Debido al alto crecimiento de la población de Salzkammergut durante el siglo XVIII, en el año 1763, se introdujo una restricción de los matrimonios a través de un “permiso de matrimonio” con la finalidad de frenar la alta natalidad. En Hallstatt fueron las autoridades de minas de sal las responsables de exhibir concesiones de permisos matrimoniales a los mineros, mientras que el juzgado de Markt era el órgano encargado de los permisos a las personas que no participaban en la producción de sal. Este permiso solo se podía conceder a aquellos que cumplieran alguno de los siguientes requisitos: 1) habitantes con trabajo y casa, que poseían al menos la mitad del valor de su propiedad en el mercado y tenían maíz (*hofkorn*); 2) individuos con un trabajo estable que poseían la mitad del valor de su propiedad, pero sin maíz; 3) artesanos con suficiente economía para pagar una casa; y finalmente 4) trabajadores sin casa pero que poseían maíz. Por el contrario, a todos los que realizaban trabajos menores sin vivienda y sin medios económicos no se les permitía casarse. Sin embargo, la reducción en el número de matrimonios no redujo la tasa de natalidad sino que aumentó la ilegitimidad [43,87–89]. El alto porcentaje de hijos ilegítimos es, por tanto, otra característica demográfica de Hallstatt, pero también de la región de Salzkammergut. Si bien durante el siglo XVII el porcentaje de hijos ilegítimos era de entre el 2-5%, durante el siglo XVIII éste dobló su número (5-10%), y en el siglo XIX superó el 10%. El nivel más alto en Hallstatt se alcanzó en 1850 con un valor del 30% de los hijos nacidos. Para el mismo año, el porcentaje de niños ilegítimos también fue alto en otras regiones, como Steiermark (30%), Niederösterreich (26%) o Kärnten (34%) [85,87,88]. A pesar de que este “permiso de matrimonio” no fue abolido hasta 1921, había una alta tolerancia hacia los hijos ilegítimos [85,87–89]. Por otro lado, las “noches de prueba” también eran comunes, especialmente entre las familias ricas, dada la importancia de tener hijos. Así pues, las relaciones sexuales extramaritales para garantizar la fertilidad de las mujeres no eran mal vistas. El embarazo era un signo de fertilidad y, a menudo, el matrimonio no se contraía hasta después del nacimiento del niño. Sin embargo, esta práctica fue más aceptada y extendida entre los protestantes que entre los católicos [87].

Pero a pesar del importante crecimiento de la población observado, la región de Salzkammergut tenía un bajo nivel de autoabastecimiento debido a la ausencia de grandes campos de cultivo (Fig. 9) y las hambrunas eran recurrentes. De hecho, los cultivos se veían frecuentemente afectados por las condiciones climáticas adversas (sequías, inviernos extremadamente fríos) y la escasez de alimentos traía consigo un



Figura 9. Hallstatt, un pequeño pueblo a las orillas del lago homónimo y rodeado de altas montañas
(imagen de la autora)

incremento de los precios. Tal era la situación, que a partir de 1622 las autoridades mineras decidieron pagar una parte del salario en maíz. Así pues, la inflación y las hambrunas fueron las principales causas de mortalidad durante los siglos XVII y XVIII. Otras causas de mortalidad en Hallstatt durante el período analizado fueron las complicaciones durante los partos entre las mujeres y los accidentes laborales o las guerras entre los hombres (La Guerra de los Treinta años, La Guerra de los Siete años, La Guerra de la Sucesión Española o las Guerras Napoleónicas). Aunque Salzkammergut nunca fue campo de batalla, las tropas, tanto invasoras como oriundas, sí se asentaron en la región. Estos soldados tenían que ser alimentados, reduciendo así los alimentos disponibles, y también propagaron enfermedades infecciosas a la región [87]. Asimismo las enfermedades infecciosas (tifus, viruela, disentería, difteria) fueron también causas importantes de mortalidad desde el siglo XVII y hasta el siglo XIX. No obstante, también hubo otros acontecimientos que afectaron a la población. En 1750 un gran incendio destruyó casi por completo el pueblo medieval, que posteriormente se reconstruyó en estilo barroco tardío. Casi un siglo después, un naufragio (1822) en el lago quitó la vida a 39 trabajadores que regresaban de Hallstatt a sus hogares en Obertraun. Este fue un duro golpe ya que, en ese momento, Obertraun tenía 400

habitantes. Años más tarde, una fuerte crisis económica (1850) afectó a los habitantes de Hallstatt. Los cambios en la dirección de la mina de sal y los despidos constantes, además de una inflación extrema, hicieron que el flujo de emigrantes hacia el continente americano aumentara constantemente. Los mineros protestantes se vieron especialmente afectados, ya que seguían estando bajo sospecha por sus creencias religiosas, y las autoridades mineras los consideraban maliciosos y poco fiables. Para muchos de ellos, emigrar a Estados Unidos fue la única forma de evitar la pobreza. En 1865, el número de trabajadores de la sal había disminuido en un 40% [85,87,88].

Actualmente, la extracción de la sal ya no es la principal actividad económica. Su lugar lo ha ocupado el turismo, ya sea el turismo de bienestar como de deportes de invierno. Además, en 1996 Hallstatt fue declarado Patrimonio Cultural y Paisajístico por la UNESCO [83,85,87].



Estudios previos

La población de Hallstatt, y especialmente la colección de cráneos, fueron objeto de diferentes estudios, entre los cuales se pueden enumerar las investigaciones del Dr. Sjøvold (1984, 1986, 1987, 1990, 1995), del Dr. Kurz (2002), de la Dra. Carson (2006), de la Dra. Martínez-Abadías (2009, 2005) y de la Dra. Esparza (2006, 2015) [33,43,83–87,90–94].

Torstein Sjøvold (1984) analizó los cráneos de la colección Hallstatt y estimó la heredabilidad de diferentes variables craneales métricas y no métricas mediante técnicas de regresión entre parientes de primer grado y sus resultados mostraron que las medidas craneales presentaban factores hereditarios significativos. En el siguiente artículo, Sjøvold (1986) evaluó las diferencias morfológicas craneales entre las personas nacidas en Hallstatt y los inmigrantes. Sin embargo, los resultados evidenciaron una homogeneidad general. En 1987, describió su primera estancia en Hallstatt cuando identificó los cráneos decorados, reconstruyó las genealogías y tomó las medidas craneales. Entre sus últimas contribuciones relacionadas con Hallstatt, señaló un cambio general en la forma del cráneo a fines del siglo XVIII (1990) y observó un efecto sexual que podría ser la base de la heredabilidad de la morfología craneal (1995).

Por otro lado, Ann Carson (2006a, 2006b) examinó la heredabilidad de los rasgos craneales métricos y no métricos utilizando técnicas estadísticas. Encontró valores de heredabilidad de bajos a moderados en las medidas craneométricas, y heredabilidades no significativamente diferentes a 0 en los rasgos no métricos. Asimismo, Neus Martínez-Abadías en su tesis doctoral (2009) integró herramientas geométricas, morfométricas y biodemográficas para estimar la varianza genética y evaluar su capacidad de evolución. Martínez-Abadías evaluó los patrones de heredabilidad de la dimensión facial, neurocraneal y basicraneal; exploró patrones genéticos y fenotípicos de correlación de conjuntos específicos de rasgos craneofaciales; y probó la hipótesis tradicional de integración del cráneo humano. Sus resultados también mostraron una heredabilidad de baja a moderada en los rasgos craneofaciales.

En cuanto a los estudios demográficos, la tesis doctoral de Michael Kurz (2002) describió las características socioculturales (matrimonios, nacimientos, crisis de mortalidad, migraciones) de la región de Salzkammergut. Aunque Kurz no analizó Hallstatt en particular, hace referencia a esta población y a su historia, aportando

información útil que permitió crear una base sólida sobre las condiciones demográficas y de vida de Hallstatt. Por otro lado, Mireia Esparza trabajó en las genealogías de los registros parroquiales católicos de nacimientos, matrimonios y defunciones. En 2006 exploró la heredabilidad de LHT señalando una baja heredabilidad de estos rasgos. Más tarde, comparó diferentes metodologías de análisis de endogamia (2015) utilizando principalmente apellidos y observó valores bajos de endogamia en Hallstatt. Además, diferentes trabajos finales de grado y de master dirigidos por ella analizaron la mortalidad infantil y su estacionalidad (2014) o la hipótesis de la abuela (2019) entre otros, dentro del contexto demográfico de Hallstatt [32,95].

Estas son algunas de las principales investigaciones llevadas a cabo utilizando tanto la información de los registros parroquiales como de la colección de cráneos de Hallstatt que ofrecieron un importante marco demográfico y sociocultural para esta investigación.

OBJETIVOS

Esta tesis ahonda en los patrones evolutivos de los LHT y la influencia de los factores sociales y culturales en el patrón reproductivo humano. Con el fin de alcanzar este propósito, surgieron los siguientes objetivos principales:

- Evaluar y comparar la heredabilidad de los LHT y de los rasgos morfológicos (MT) en la población de Hallstatt (1° artículo).
- Comparar la supervivencia y la reproducción de los católicos y los protestantes para determinar la influencia de la religión sobre los LHT (2° artículo).
- Analizar la influencia de factores de historia de vida y ambientales sobre la supervivencia infantil (3° artículo).

Para poder lograr estos objetivos se ha analizado la información demográfica de Hallstatt (Austria). La historia familiar de la población se reconstruyó utilizando datos de los registros parroquiales de nacimientos, matrimonios y defunciones de 1602 a 1900 para católicos y de 1783 a 1906 para protestantes. Las genealogías católicas incluyen relaciones familiares de primer a cuarto grado que abarcan un período de tiempo de 1507 a 1906 y un total de 18.134 individuos que representan catorce generaciones [43]. Las genealogías protestantes incluyen relaciones familiares de primer a cuarto grado con un lapso temporal de 1733 a 1908 y un total de 4.176 individuos que representan seis generaciones.

Los resultados obtenidos se discuten en los siguientes tres manuscritos:

Measuring Fitness Heritability: Life History Traits versus Morphological Traits in Humans (publicado en la revista *American Journal of Physical Anthropology*), examina y compara las diferencias entre los valores de h^2 , V_A , V_R y matrices de covarianza ambiental de los LHT y MT en humanos. La dificultad para encontrar datos tanto demográficos como morfológicos para una misma población hace que esta investigación sea la primera en alcanzar este propósito.

Religion and fertility patterns: comparison of life history traits in Catholics and Protestants, Hallstatt (Austria) 1733–1908 (publicado en la revista *Journal of Biosocial Sciences*) evalúa la influencia de la religión y del tiempo en la reproducción y la supervivencia combinando aspectos sociales y biológicos de los católicos y los protestantes de Hallstatt.

Influence of environmental, cultural and life history related factors on infant survival in a European pre-industrial population (enviado a la revista *Annals of Human Biology*) analiza el efecto de los factores ambientales y de historia de vida sobre la supervivencia de los niños al primer año de vida.

INFORMES

Informe de las directoras: factor de impacto de los artículos publicados

La tesis doctoral **Interacciones y patrones evolutivos de los caracteres de historia de vida en humanos. Influencia de los factores sociales y culturales sobre el patrón reproductivo** está basada en los resultados de tres investigaciones originales llevadas a cabo por Alina Gavrus Ion. Dos de los estudios están publicados en revistas internacionales con revisión por pares, el último trabajo se ha enviado recientemente a consideración editorial. En los tres estudios se ha trabajado con datos procedentes de los registros demográficos de la población de Hallstatt (Austria). Esta colección de datos es única y se ha revelado de gran valor para ayudar a definir el papel de los *Life History Traits* en el patrón reproductivo de las poblaciones humanas y su interacción con variables ambientales y culturales.

El artículo **Measuring Fitness Heritability: Life History Traits versus Morphological Traits in Humans** ha sido publicado en la revista *American Journal of Physical Anthropology* (AJPA) que es la revista oficial de la *American Association of Physical Anthropologists*. AJPA se encuentra entre las principales revistas de la categoría de Antropología en el *Social Science Citation Index*. La reputación de la AJPA como la publicación líder en antropología física se basa en su historial de un siglo de publicación de artículos científicos de alta calidad en el área de conocimiento de la Antropología Física. Según *Journal Citation Reports* (Clarivate Analytics) en 2019, el factor de impacto de la revista fue 2.414 y está situada en los puestos 13/90 (*Anthropology*) y 26/50 (*Evolutionary Biology*).

El artículo **Religion and fertility patterns: comparison of life history traits in Catholics and Protestants, Hallstatt (Austria) 1733–1908** se ha publicado en la revista *Journal of Biosocial Sciences* (JBS) con un papel relevante en el campo interdisciplinario de las ciencias biosociales. El factor de impacto en JCR en 2019 era 1.207, la revista se encuentra en Q2 en el área de Medicina, categoría *Public Health, Environmental and Occupational Health* y en el área de las Ciencias Sociales, categoría *Social Sciences miscellaneous*.

El manuscrito **Influence of environmental, cultural and life history related factors on infant survival in a European pre-industrial population** ha sido enviado a la revista *Annals of Human Biology*.

Informe de las directoras: participación de la doctoranda en cada artículo publicado

La contribución de Alina Gavrus Ion en la elaboración de la tesis doctoral **Interacciones y patrones evolutivos de los caracteres de historia de vida en humanos. Influencia de los factores sociales y culturales sobre el patrón reproductivo** ha consistido en: participar en el diseño del estudio junto a las directoras de la tesis; participar en la elaboración de la base de datos; participar en la elaboración estadística de los resultados y participar en la redacción de los manuscritos.

Las contribuciones específicas para cada artículo fueron:

En el artículo **Measuring Fitness Heritability: Life History Traits versus Morphological Traits in Humans**: hacer los cálculos estadísticos; diseñar las tablas y las figuras; redactar el borrador del manuscrito e introducir los comentarios de los co-autores y de los reviewers.

En el artículo **Religion and fertility patterns: comparison of life history traits in Catholics and Protestants, Hallstatt (Austria) 1733–1908**: entrar los datos de los registros parroquiales de la iglesia protestante de Hallstatt (Austria), crear las genealogías y depurar la base de datos tras unificarla con la base de datos de los registros católicos; hacer los cálculos estadísticos; diseñar las tablas y las figuras; redactar el borrador del manuscrito e introducir los comentarios de los co-autores y de los reviewers.

En el manuscrito **Influence of environmental, cultural and life history related factors on infant survival in a European pre-industrial population**: realizar la base de datos específica para este estudio a partir de la base de datos existente; diseñar las tablas y la figura; redactar el borrador del manuscrito e introducir los comentarios de los co-autores.

PUBLICACIONES

MEASURING FITNESS HERITABILITY: LIFE HISTORY TRAITS VERSUS MORPHOLOGICAL TRAITS IN HUMANS

Alina Gavrus-Ion¹, Torstein Sjøvold², Miguel Hernández¹, Rolando González-José³, M Esther Esteban Torné^{1,4}, Neus Martínez Abadías^{1,5,6}, Mireia Esparza¹

¹ Sección de Zoología y Antropología Biológica, Universidad de Barcelona

² Unidad de Osteología, Universidad de Estocolmo

³ Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas, Centro Nacional Patagónico, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

⁴ Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBIO), Universidad de Barcelona

⁵ Centre for Genomic Regulation (CRG)

⁶ Universitat Pompeu Fabra

Midiendo la heredabilidad de la eficacia biológica: caracteres de historia de vida versus caracteres morfológicos en humanos

En los caracteres complejos en los que tanto el entorno como factores genéticos juegan un papel importante, la proporción de varianza observable en una población que se puede atribuir a diferencias genéticas individuales se conoce como heredabilidad (h^2). Unos valores bajos de h^2 se pueden deber tanto a una varianza ambiental (V_E) alta como a la ausencia de varianza genética aditiva (V_A) en una población. El Teorema Fundamental de la Selección Natural de Fisher (1930) predijo que la tasa de incremento en la eficacia biológica de cualquier organismo en cualquier momento es igual a su varianza genética (V_G) en un momento dado. Sin embargo, el cumplimiento de este teorema depende de algunos requisitos, tales como: una selección baja, una constancia genotípica, una población en equilibrio o la independencia de frecuencias genotípicas, requisitos que no siempre se encuentran en poblaciones naturales. La interpretación tradicional de este teorema es que los caracteres altamente relacionados con la eficacia biológica presentaran unos valores de h^2 bajos en comparación con los caracteres menos relacionados con esta. Esto se debería a que los caracteres relacionados con la eficacia biológica presentaran una baja V_A debido a la rápida fijación de los alelos que confieren una mayor eficacia biológica por selección natural.

Si bien muchos estudios han analizado la h^2 de los caracteres de historia de vida (LHT) y de los caracteres morfológicos (MT), ninguno los ha comparado en humanos. Estudios llevados a cabo en poblaciones animales han demostrado que los LHT, muy

relacionados con la eficacia biológica, presentan una h^2 baja en comparación con los MT. En poblaciones humanas esta comparación ha resultado ser una tarea difícil debido a la ausencia de datos morfológicos y demográficos para una misma población.

En este estudio, por primera vez, pudimos comparar ambos caracteres gracias a la unicidad de la colección de Hallstatt (Austria): la existencia de unos registros parroquiales que se pudieron relacionar con la colección de cráneos conservada en el osario de la iglesia católica. Esta comparación nos ayuda a entender cómo diferentes tipos de caracteres pueden verse afectados por el entorno.

Por lo tanto, los principales objetivos de este trabajo son: (1) examinar la h^2 de los LHT; (2) analizar la h^2 de los MT; (3) evaluar la V_A y la varianza residual (V_R) de ambos caracteres; (4) comparar las diferencias entre los valores de h^2 , V_A , V_R y matrices de covarianza ambiental (CV_R) de LHT y MT en humanos.

Para alcanzar los objetivos propuestos, se han utilizado dos tipos de información de la población de Hallstatt (Austria): los datos obtenidos de los registros parroquiales católicos, con los cuales se han recreado genealogías; y por otro lado 355 cráneos conservados en el osario de la iglesia católica (144 mujeres y 211 hombres) relacionados genealógicamente. Con esta información, por un lado, se calcularon seis LHT: la longevidad, la supervivencia de los hijos (LRS), el número de hijos, el período reproductivo (RS), la edad al primer hijo (ABF) y la edad al último hijo (ABL); y, por otro lado, siete ángulos y 17 índices.

Las estimaciones se llevaron a cabo con el programa VCE 6.0.2 que proporciona valores de h^2 , de V_A , varianza fenotípica (V_P) y V_R y CV_R , haciendo servir la máxima verosimilitud restringida (REML). En el caso de los LHT, se repitió el proceso tanto para toda la población, como para los hombres y las mujeres por separado, dado que estos presentan características reproductivas diferenciadas.

Los LHT, excepto la longevidad, han presentado bajos valores de h^2 , pero altos valores de V_A y V_R . Después de separar la muestra por sexo, se ha observado que estos valores son más altos en hombres que en mujeres, seguramente debido a los factores internos y externos que afectan especialmente a la reproducción femenina. Para la longevidad se han obtenido valores de h^2 , de V_A y de V_R extremadamente altos. Si bien la relación de este carácter con la eficacia biológica no está muy clara, los valores obtenidos podrían





explicarse por ser un carácter muy complejo en el que intervienen muchos factores tanto genéticos como ambientales.

Los MT mostraron altos valores de h^2 y de V_A , pero bajos valores de V_R , ya que los MT no se ven tan afectados por factores ambientales.

En conclusión, nuestros resultados demuestran que la h^2 de los LHT claramente relacionados con la eficacia biológica es más baja que la h^2 de los MT, tal y como predice la interpretación tradicional del Teorema de Fisher y tal y como han demostrado otros estudios en poblaciones animales. Sin embargo, la baja h^2 de los caracteres de vida no se debe, como se esperaría, a una baja V_A sino a una muy alta V_R .

Si bien futuros estudios en diferentes poblaciones con diferentes condiciones ambientales son necesarios para contrastar nuestros hallazgos, nuestros resultados sugieren que el entorno juega un rol relevante sobre los LHT, pero sin descartar su potencial evolutivo.

Measuring fitness heritability: Life history traits versus morphological traits in humans

Alina Gavrus-Ion¹  | Torstein Sjøvold² | Miguel Hernández¹ |
Rolando González-José³ | María Esther Esteban Torné^{1,4}  |
Neus Martínez-Abadías^{1,5,6}  | Mireia Esparza¹ 

¹Section of Zoology and Biological Anthropology, University of Barcelona, Barcelona, Spain

²Osteology Unit, Stockholm University, Sweden

³Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas, Centro Nacional Patagónico, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Puerto Madryn, Argentina

⁴Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBIO), University of Barcelona, Barcelona, Spain

⁵Centre for Genomic Regulation (CRG), Barcelona, Spain

⁶Universitat Pompeu Fabra, Barcelona, Spain

Correspondence

Neus Martínez-Abadías, Section of Zoology and Biological Anthropology, University of Barcelona, Barcelona, Spain.

Email: neusmartinez@ub.edu and Mireia Esparza, Section of Zoology and Biological Anthropology, University of Barcelona, Barcelona, Spain.
Email: mesparza@ub.edu

Funding information

Grant sponsor: Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research;
Grant number: 7149.

Abstract

Objectives: Traditional interpretation of Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection is that life history traits (LHT), which are closely related with fitness, show lower heritabilities, whereas morphological traits (MT) are less related with fitness and they are expected to show higher heritabilities. In humans, although few studies have examined the heritability of LHT and MT, none of them have analyzed the same sample for comparative purposes. Here we assessed, for the first time, the heritability, additive genetic variance (V_A), residual variance (V_R) and coefficient of genetic additive variation (CV_A) values of LHT and MT in a singular collection of identified skulls with associated demographic records from Hallstatt (Austria).

Materials and Methods: LHT, such as lifespan, number of offspring, age at birth of first and last child, reproductive span, and lifetime reproductive success, were estimated from 18,134 individuals from the Hallstatt Catholic parish records, which represent seven generations and correspond to a time span of 400 years. MT were assessed through 17 craniofacial indices and 7 angles obtained from 355 adult crania from the same population. Heritability, V_A , V_R , and CV_A values of LHT and MT were calculated using restricted maximum likelihood methods.

Results: LHT heritabilities ranged from 2.3 to 34% for the whole sample, with men showing higher heritabilities (4–45%) than women (0–23.7%). Overall, MT presented higher heritability values than most of LHT, ranging from 0 to 40.5% in craniofacial indices, and from 13.8 to 32.4% in craniofacial angles. LHT showed considerable additive genetic variance values, similar to MT, but also high environmental variance values, and most of them presenting a higher evolutionary potential than MT.

Discussion: Our results demonstrate that, with the exception of lifespan, LHT show lower heritability values, than MT. The lower heritability of LHT is explained by a higher influence of environmental and cultural factors.

KEYWORDS

heritability, life history traits, morphological traits, quantitative genetics

1 | INTRODUCTION

In complex traits, where genetics and environment play altogether a crucial role, the proportion of observable variation in a population that can be attributed to individual genetic differences is known as

heritability. Low heritability values may be caused either by high environmental variation or by scarce additive genetic variability in the population (Crespo Minguenza, 2013; Houle, 1992; Kruuk et al., 2000; Merila & Sheldon, 1999). The prediction of Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection is that the rate of increase in fitness of any

organism at any time is equal to its genetic variance in fitness at a time (Fisher, 1930). The traditional interpretation of Fisher's theorem is that those traits strongly related with fitness will be less heritable than those less related with fitness. Traits related to fitness are expected to have lower levels of additive genetic variance due to the rapid fixation of alleles, conferring highest fitness by natural selection and, therefore, do not allow many changes (Falconer, 1989; Houle, 1992; Kruuk et al., 2000; Merila & Sheldon, 1999, 2000; Mousseau & Roff, 1987). However, the applicability of Fisher's theorem depends on some assumptions, such as weak selection, constancy of genotypic fitness over time, population equilibrium, and independence of genotypic frequencies, that are not usually met in natural populations (Kosova, Abney, & Ober, 2010; Pettay, Kruuk, Jokela, & Lummaa, 2005). Moreover, heritability is not only a property of a trait but of the population, and hence it depends on both the environmental and genetic conditions of a population at any given time (Arya et al., 2002; Carson, 2006a; Falconer, 1989; Jelenkovic, Poveda, Susanne, & Rebato, 2008; Johannsdottir, Thorarinsson, Thordarson, & Magnusson, 2005; Kohn, 1991; Rose, 2006; Susanne, 1977).

Fitness traits, also referred to as life history traits (LHT), include measures of fertility and mortality, such as lifespan, lifetime reproductive success, number of offspring, reproductive span, or age at first and at last child. Most studies have reported low heritability values of LHT and interpreted that high environmental variation could mask the genetic influence of LHT (Crespo Minguez, 2013; Hallsson & Bjorklund, 2011; Kruuk et al., 2000; Merila & Sheldon, 1999, 2000; Mousseau & Roff, 1987). In natural populations, the genetic variance of fitness characters can be maintained by many factors and mechanisms, such as mutation, heterozygote advantage, frequency dependence, fluctuating environments and migration (Mousseau & Roff, 1987). In humans, the estimation of heritability can be biased by the effect of shared environment and cultural transmission. Nevertheless, except for a Finnish pre-industrial population (Pettay et al., 2005), most studies have reported the same pattern of low heritability values as in animal populations (Bolund, Hayward, Pettay, & Lummaa, 2015; Crespo Minguez, 2013; Esparza, Martínez-Abadías, Sjøvold, González-José, & Hernández, 2006; Helle, Kaar, & Jokela, 2002; Kosova et al., 2010).

The skull is, among all morphological traits (MT), one of the most complex skeletal structures and several studies demonstrate that it can be used to infer the phylogenetic relationships between populations because it has moderate to high heritability values (Johannsdottir et al., 2005; Kohn, 1991; Martínez-Abadías et al., 2009; Seselj, Duren, & Sherwood, 2015; Sheldon, Kruuk, & Merila, 2003). As in LHT, MT are also influenced by genetic and environmental factors, such as diet, health, maternal care and shared or common environment (AlKhudhairi & AlKofide, 2010; Jelenkovic et al., 2008; Johannsdottir et al., 2005; Kohn, 1991; Ruff, 2002; Seselj et al., 2015; Susanne, 1977; Walker & Hamilton, 2008). Low to moderate heritability values of MT have been described in animal populations (Cheverud, 1982, 1995; Hlusko, Weiss, & Mahaney, 2002; Klingenberg & Leamy, 2001; Sherwood et al., 2008; Workman, Leamy, Routman, & Cheverud, 2002). In humans, craniofacial heritabilities are similar to those obtained in animal populations

with low to moderate values (Arya et al., 2002; Baydas, Erdem, Yavuz, & Ceylan, 2007; Harris & Johnson, 1991; Johannsdottir et al., 2005; Martínez-Abadías et al., 2009; Seselj et al., 2015; Sjøvold, 1984), although some traits have shown high heritability values, particularly those related with facial breadth (AlKhudhairi & AlKofide, 2010; Carson, 2006a, 2006b; Jelenkovic et al., 2008; Jelenkovic, Poveda, Susanne, & Rebato, 2010; Sherwood et al., 2008).

Although many studies provide heritability values of LHT and MT, none of them compared both types of traits in humans. Several studies have demonstrated that the heritability of MT is higher than the heritability of LHT in different species of animals, such as insects, fishes, birds and mammals (Hallsson & Bjorklund, 2011; Kruuk et al., 2000; Merila & Sheldon, 2000; Mousseau & Roff, 1987; Prince & Schluter, 1991). In humans, the lack of morphological and demographical data for the same population makes the comparison very challenging. In this study, we evaluated LHT and MT in the same population thanks to the availability of a unique collection of data from Hallstatt (Austria): the Catholic parish registers matched with a skull collection preserved on the charnel house of the Catholic Church. To our knowledge, this is the first time that heritability, V_A and V_R values of LHT and MT are compared in the same human population. This comparison will help us to understand how different types of traits are influenced by the environment.

The main goals of this article are: (1) to examine the heritability of human LHT; (2) to analyze the heritability of MT; (3) to assess the additive genetic variance and the environmental influence on both LHT and MT; and (4) to compare the differences between the heritability, V_A , V_R , and CV_A values of human LHT and MT.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Population

Hallstatt is an Austrian village located at 75 km south-east of Salzburg. It remained isolated until the end of the 19th century, when the old footpaths were replaced by a road in 1875. During the 18th and 19th centuries the population of Hallstatt registered between 1,500 and 2,000 inhabitants, but in the following centuries the village experienced substantial emigration and nowadays its population is about 800 inhabitants. Sjøvold (1995) calculated from the entries in the church records (1602–1852) that at least one third of the people that were born in Hallstatt were missing from the death records. High emigration rates were likely caused by marriages and/or employment outside Hallstatt. Marriages in another village were more common among women, while most men emigrated for work. During the period of analysis, from 1602 to 1900, the main economic activity was salt mining and the main religion was Catholicism (Esparza, Martínez-Abadías, Sjøvold, González-José, & Hernández, 2015).

2.2 | Life history traits

Data from the Catholic parish records of births, marriages and deaths were used to reconstruct the genealogies of the Hallstatt population.

These genealogies included from first to fourth degree familial relationships (Martínez-Abadías et al., 2009). The resulting database covers a temporal span from 1602 to 1900 and includes a total of 18,134 individuals representing seven generations.

From the demographic database we estimated the following LHT: lifespan or longevity, lifetime reproductive success (LRS), number of offspring, reproductive span (RS), age at birth of first child (ABF) and age at birth of last child (ABL), as defined in Supporting Information Table S1.

2.3 | Cranial measurements

The tradition of opening the graves in the churchyard to exhume and clean the skulls and limb bones persisted in Hallstatt for more than 250 years. Among some 2100 skulls more than 700, mostly dating from the late 18th Century and throughout the 19th Century, were furnished with artistic decorations with flowers, leaves and crosses, most often with the name of the individual and occasionally also the year of death (Sjøvold, 1984). The skulls were stored in the charnel house of the Catholic church and include both local and immigrant people who lived and died in Hallstatt (Sjøvold, 1995).

Thanks to the name and decorations many skulls could be identified by means of the parish church records and placed within the genealogies. A total of 355 complete and identified adult skulls (144 females and 211 males) fell into extended and multigenerational genealogies and were used for estimation of heritabilities. Subadult and damaged identified skulls that also fell into genealogies were excluded.

Cranial measurements correspond to facial, neurocranial, basicranial and inter-regional dimensions obtained after a set of 65 anatomical landmarks recorded in each skull with a 3D digitizer (Microscribe, Inc.) (Martínez-Abadías et al., 2009). From the 3D landmarks coordinates, we estimated 34 linear inter-landmark distances, corresponding to 15 Howells' measurements (Howells, 1973) or a close approximation to them, (i.e., the subspinale landmark was used instead of the prosthion to estimate NPH (nasion-prosthion) and BPL (basion-prosthion) distances because most skulls showed tooth-loss and alveolar bone resorption). The linear distances were estimated by applying the Pythagorean Theorem:

$$d_{1-2} = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2}$$

where (x_1, y_1, z_1) are the landmarks coordinates of landmark 1, and (x_2, y_2, z_2) the landmark coordinates of landmark 2. These distances were employed to calculate 7 angles and 17 craniofacial indices and to estimate the heritability of morphometric relationships between structures, considering that indices are representative of the cranial shape (González-José et al., 2005; Kuzminsky, Coonerty, & Fehren-Schmitz, 2017; Raghavan, Bulbeck, Pathmanathan, & Rathee, 2013). Eleven indices correspond to the splanchnocranium: transverse craniofacial index (TCI), upper facial index (UFI), craniofacial length index (CLI), prominence of the cheek (PC), orbital index (OI), orbital-facial breadth index (OBI), nasal index (NI), transverse nasal index (TNI), gnathic index (GI), maxillary index (MI), bizygomatic-bimaxillary index (BI), and six to the neurocranium: cranial index (CI), vertical index (VI), transverse vertical

index (TVI), biasterionic breadth index (BBI), Hrdlicka index (HI), and Schmidt cranial module (SCM). The analyzed angles are: nasion angle ba-br (NBA), basion angle n-br (BBA), nasion angle ba-ss (NAA), prosthion angle ba-n (PRA), basion angle n-ss (BAA), zygomaxillary angle (SSA), and nasio-frontal angle (NFA). Formulae can be found in Supporting Information Tables S2 and S3.

To compute the angles in radians we applied the formula:

$$y = \arccos \frac{a^2 + b^2 - c^2}{2ab}$$

where a and b are the sides of the angle and c the opposite side. Radians were transformed in degrees to estimate heritability, V_A , V_R , and CV_A .

2.4 | Heritability analyses

To assess the heritability of human LHT and MT we computed the variance components of morphological and life traits using the VCE 6.0.2 software package, which provides estimates of heritability values (h^2), additive genetic, phenotypic and residual variance, and additive genetic, phenotypic and environmental covariation matrices (Groeneveld, Kovac, & Mielenz, 2010). The software uses a Restricted Maximum Likelihood (REML) approach, based on the so-called animal model, in which individual's phenotype is broken down into its components of additive genetic value and other random and fixed effects:

$$y = Xb + Za + e$$

where y was a vector of phenotypic values, b and a were vectors of fixed and random effects, e was a vector of residual values, and X and Z were the corresponding design matrices (Durel, Laurens, Fouillet, and Lespinasse, 1998; Kruuk et al., 2000; Martínez-Abadías, 2005; Pettay et al., 2005). Residual variance (V_R) includes environmental effects, nonadditive genetic variance (dominance and epistatic), and error variance (Groeneveld et al., 2010). REML procedure is fairly robust to departure from normality, when the residuals from a model of fixed and random effects do not follow a normal distribution. Deviations from normality may affect optimality properties, but estimates remain unbiased (Kruuk et al., 2000; Pettay et al., 2005).

To obtain V_A , V_R , and V_P values of LHT and MT, two types of input files were required: the data file containing both the traits to be analyzed and the effects to be taken into account into the model; and the pedigree file providing all the pedigree information. As VCE does not admit missing-values, we excluded from the database those individuals with no available information.

To estimate LHT heritability, our model included sex as fixed effect and year of birth and number of marriages as covariates, since both factors have a clear influence on LHT (Lahdenperä, Lummaa, & Rusell, 2011; Pettay, Rotkirch, Courtiol, Jokela, & Lummaa, 2014; Waynforth, 1998). Once the heritability of LHT was examined for the whole population, we split the database by sex to calculate the heritability separately, since men and women have different reproductive patterns and different influence of the environment over their reproduction (Crespo Minguenza, 2013; Esparza et al., 2006; Kosova et al., 2010; Lahdenperä et al., 2011; Pettay et al., 2005, 2014; Waynforth, 1998).

TABLE 1 Results of the estimates of heritability for LHT in the whole population

Traits	N	Mean	h^2	SE (std error)	V_A	V_R	V_P	CV_A
Lifespan	10016	32.042	0.341 ^a	0.029	179.96761	347.52899	527.49660	17.529
LRS	12391	0.701	0.033 ^a	0.005	0.03980	1.17563	1.21543	3.980
Offspring	12391	1.820	0.023 ^a	0.005	0.08539	3.66741	3.75280	2.577
RS	4852	9.240	0.075 ^a	0.018	3.36138	41.73846	45.09984	3.937
ABF	4852	28.989	0.105 ^a	0.023	3.25691	27.77163	31.02854	0.388
ABL	4839	38.249	0.025	0.019	1.32394	51.81098	53.13492	0.001

Sample size (N) varies according to the trait because information was not available for all individuals.

V_A , additive genetic variance; V_R , residual variance, which includes environmental effects, nonadditive genetic variance (dominance and epistatic), and error variance; V_P , phenotypic variance; CV_A , coefficient of genetic additive variation (%).

^a h^2 values significantly different from zero.

To estimate the heritability of craniofacial indices and angles we included sex as fixed effect and year of birth as covariate.

To determine the statistical significance of heritability values, we based the statistical inference on 95% confidence intervals.

The coefficient of additive genetic variance (CV_A) may provide more informative measure of additive genetic variation than the heritability, since the levels of CV_A can be related directly to the response to selection of a trait (Houle, 1992; Kruuk et al., 2000). We calculated CV_A using the formula:

$$CV_A = \left(\frac{V_A}{\bar{X}^2} \right) * 100$$

where \bar{X} is the mean value of the character.

3 | RESULTS

3.1 | LHT heritability

In the whole population, LHT heritability values were significant for all variables except for ABL, ranging from 2.3% to 34% (Table 1) and indicating the existence of V_A in these traits. Lifespan showed the highest V_A values, but also an extremely high V_R . Lifespan, LRS, number of offspring and RS presented a high evolutionary potential.

After splitting the sample by sex, the heritability values ranged from 4% to 45% in men (Table 2) showing higher values than those obtained for the whole population. Only ABL did not reach statistical significance. All traits, except LRS, presented high V_A , and also a very high V_R . Lifespan was again the trait with the highest V_A , but also with an extremely high V_R and a high evolutionary potential.

Heritability values in women ranged from 0% to 23.7% for all LHT and only lifespan and ABF reached the statistical significance (Table 3). All heritability values were lower than those obtained in men. Only lifespan and RS presented evolutionary potential.

3.2 | MT heritability

Heritability values for cranial indices ranged from 0% to 40.5% (Table 4). Seven indices out of 17 showed significant heritability values. Except TNI, all indices presented a high V_A but also a high V_R . CV_A values were close to 0.

In the case of the cranial angles, heritability values ranged from 13.8% to 32.4% but only three angles reached statistical significance (Table 5): BAA, SSA and NFA. V_A , V_R , and CV_A values were similar to indices.

TABLE 2 Results of the estimates of heritability for LHT in men

Traits	N	Mean	h^2	SE (std error)	V_A	V_R	V_P	CV_A
Lifespan	5459	30.904	0.451 ^a	0.047	250.38344	304.62456	555.00799	26.217
LRS	6882	0.627	0.058 ^a	0.011	0.05590	0.91618	0.97208	14.207
Offspring	6882	1.626	0.041 ^a	0.012	0.10670	2.49770	2.60441	4.037
RS	2264	10.132	0.180 ^a	0.046	8.83649	40.20985	49.04635	8.607
ABF	2264	31.056	0.180 ^a	0.052	7.23856	32.90077	40.13933	0.751
ABL	2259	41.200	0.100	0.053	6.41753	57.97656	64.39409	0.378

Sample size (N) varies according to the trait because information was not available for all individuals.

V_A , additive genetic variance; V_R , residual variance, which includes environmental effects, nonadditive genetic variance (dominance and epistatic), and error variance; V_P , phenotypic variance; CV_A , coefficient of genetic additive variation (%).

^a h^2 values significantly different from zero.

TABLE 3 Results of the estimates of heritability for LHT in women

Traits	N	Mean	h^2	SE (std error)	V_A	V_R	V_P	CV_A
Lifespan	4427	34.386	0.237 ^a	0.042	112.84791	363.13855	475.98645	9.544
LRS	5379	0.811	0.000	0.000	0.00000	1.52412	1.52412	0.000
Offspring	5379	2.113	0.000	0.001	0.00001	4.97674	4.97675	0.000
RS	2580	8.486	0.065	0.037	2.57069	36.81604	39.38673	3.570
ABF	2588	27.180	0.131 ^a	0.045	3.07867	20.41076	23.48943	0.417
ABL	2580	35.665	0.000	0.000	0.00000	40.63747	40.63747	0.000

Sample size (N) varies according to the trait because the information was not available for all individuals.

V_A , additive genetic variance; V_R , residual variance, which includes environmental effects, nonadditive genetic variance (dominance and epistatic), and error variance; V_P , phenotypic variance; CV_A , coefficient of genetic additive variation (%).

^a h^2 values significantly different from zero.

4 | DISCUSSION

Comparison of LHT and MT can help to understand how genetics and environment influence different traits. Fisher's Fundamental Theorem (1930) predicts that the rate of change of fitness in a population should be equal to the genetic variance at any time. According to Fisher's traditional interpretation, LHT, being closely related with fitness, and

hence directly related to the number of offspring, are expected to have lower V_A and consequently lower heritability values in comparison with other traits like the morphological ones (Falconer, 1989; Houle, 1992; Kruuk et al., 2000; Merila & Sheldon, 1999). This interpretation has been confirmed in mammals, where MT exhibit higher heritabilities than LHT (Kruuk et al., 2000; Merila & Sheldon, 1999, 2000; Mousseau & Roff, 1987; Prince & Schluter, 1991). However, this assumption has

TABLE 4 Results of the estimates of heritability of MT for indices

Index	N	Mean	h^2	SE (std error)	V_A	V_R	V_P	CV_A
Splanchnocranial Indices								
TCl	355	86.823	0.103	0.108	0.90328	7.85196	8.75524	0.012
UFI	355	44.417	0.220	0.131	1.47454	5.23921	6.71376	0.075
CLI	355	50.115	0.367 ^a	0.135	3.25577	5.62386	8.87964	0.130
PC	355	91.333	0.067	0.106	1.46016	20.24686	21.70702	0.018
OI	355	18.818	0.405 ^a	0.129	1.64597	2.42041	4.06639	0.465
OBI	355	33.496	0.258 ^a	0.130	0.66303	1.90567	2.56871	0.059
NI	355	48.408	0.144	0.146	2.72506	16.22953	18.95459	0.116
TNI	355	19.442	0.000	0.000	0.00000	2.50199	2.50199	0.000
GI	355	91.011	0.148	0.131	1.95322	11.25646	13.20969	0.024
MI	355	64.673	0.291 ^a	0.125	5.11505	12.46049	17.57555	0.122
BI	355	68.788	0.137	0.125	1.54864	9.74194	11.29059	0.033
Neurocranial Indices								
CI	355	84.204	0.263 ^a	0.115	4.30342	12.08826	16.39169	0.061
VI	355	73.157	0.190	0.108	2.59249	11.06320	13.65576	0.048
TVI	355	86.993	0.271 ^a	0.117	5.45596	14.70386	20.15982	0.072
BBI	355	76.620	0.088	0.110	0.80224	8.35041	9.15265	0.014
HI	355	79.431	0.218	0.113	2.78674	9.97644	12.76319	0.044
SCM	355	150.864	0.383 ^a	0.102	6.63417	10.70509	17.33926	0.029

V_A , additive genetic variance; V_R , residual variance, which includes environmental effects, nonadditive genetic variance (dominance and epistatic), and error variance; V_P , phenotypic variance; CV_A , coefficient of genetic additive variation (%).

^a h^2 values significantly different from zero.

TABLE 5 Results of the estimates of heritability of MT for angles

Angle	N	Mean	h^2	SE (std error)	V_A	V_R	V_P	CV_A
NBA	355	76.333	0.173	0.107	1.90700	9.13483	11.04183	0.033
BBA	355	56.663	0.212	0.123	1.68296	6.24470	7.92766	0.052
NAA	355	63.873	0.175	0.137	2.40633	11.37282	13.77915	0.059
PRA	355	80.622	0.138	0.122	1.70029	10.64304	12.34333	0.026
BAA	355	35.505	0.287 ^a	0.126	1.84600	4.58791	6.43391	0.146
SSA	355	122.998	0.316 ^a	0.124	11.43156	24.78777	36.21934	0.076
NFA	355	138.293	0.324 ^a	0.122	6.57992	13.71266	20.29258	0.034

Mean values provided in degrees.

V_A , additive genetic variance; V_R , residual variance, which includes environmental effects, nonadditive genetic variance (dominance and epistatic), and error variance; V_P , phenotypic variance; CV_A , coefficient of genetic additive variation (%).

^a h^2 values significantly different from zero.

not been yet assessed in humans because of the difficulty of finding morphometric and demographic data from the same population. The uniqueness of the Hallstatt collection, a skull series with associated genealogies and demographical records, has allowed us to compare for the first time MT and LHT in the same sample and calculate not only heritabilities, but also their variance components, V_A and V_R .

With the exception of lifespan, our LHT heritability values range from 2.3–10.5%, with V_A values between 0.04 and 3.36, and V_R between 1.17 and 51.81 (Figures 1–3). Our heritabilities are similar to those obtained by Bolund et al. (2015), with values ranging from 4% to 18%. The high V_R values in our sample are consistent with a remarkable influence of environment over these traits (Kosova et al., 2010; Pettay et al., 2005). Indeed, the heritability of LHT is population-specific, so the environment and the conditions of the population may explain the differences among samples. Cultural transmission within families, such as patterns of emigration, polygyny, education, marital age, or differential access to resources and ability to acquire a mate, and the fact that the relatives share the same environment in terms of

culture, economy, health conditions and other environmental factors are crucial to understand population-specific LHT heritability values (Kosova et al., 2010).

After splitting our sample by sex, men showed similar heritability values (4–18%) to the whole sample, whereas in women heritabilities were lower (0–13.1%). These results fall into the variation ranges described for men (0–34%) and women (0–29%) (Crespo Minguez, 2013; Esparza et al., 2006; Kosova et al., 2010; Pettay et al., 2005). These sex differences may result from a different degree of sensitivity of men and women to biological and cultural factors that play an important role in LHT involving reproduction patterns such as number of offspring, LRS, RS, ABF and ABL, especially in the case of women. In fact, female reproduction can be more readily modified both by internal and external environmental factors, whereas male reproduction is usually less affected by these fluctuations. In women, biological factors such as age at menarche and age at menopause (both influenced by nutritional and health conditions) play an important role by restricting the reproductive span. This is not the case of men, who retain their

F1-F3

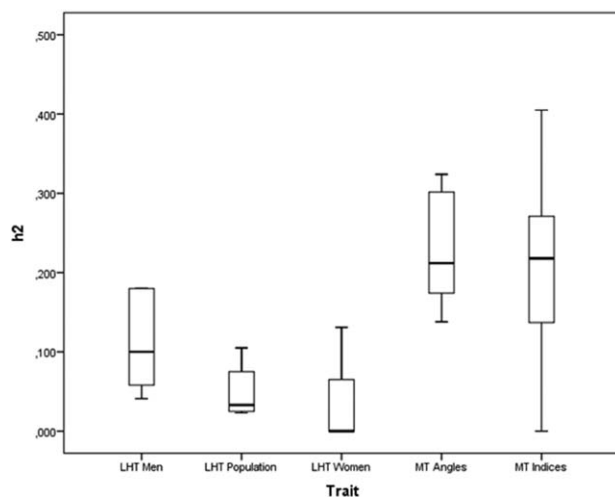


FIGURE 1 Comparison between LHT (except lifespan) and MT heritability values (h^2)

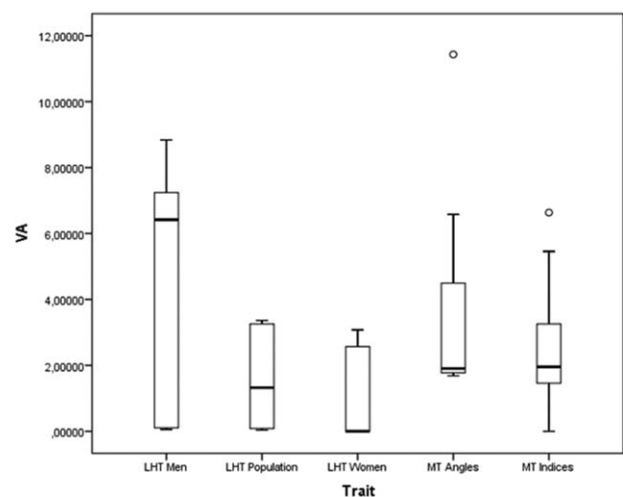


FIGURE 2 Comparison between additive genetic variance values (V_A) of LHT (except lifespan) and MT

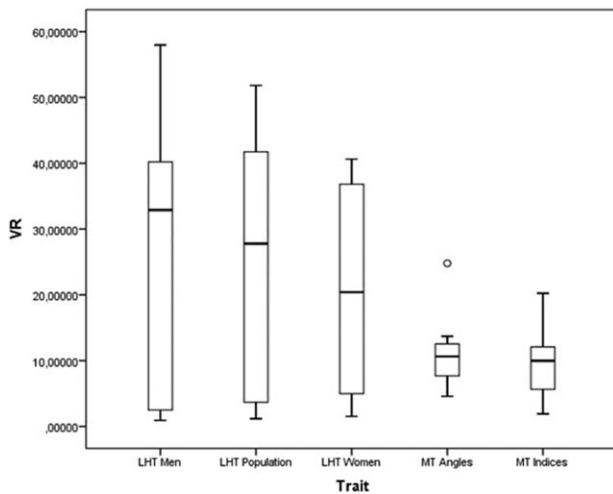


FIGURE 3 Comparison between residual variance values (V_R) of LHT (except lifespan) and MT

reproductive potential until a very advanced age. More frequently, men may increase their number of offspring by the number of marriages or partners (Pettay et al., 2014; Waynforth, 1998). As observed from historical records, shortly after the death of the spouse, men usually remarry a younger woman and continue their reproduction until older ages (Lahdenperä et al., 2011; Maklakov & Lummaa, 2013). Our low female heritability values are in agreement with those reported by Kosova et al. (2010) in a Hutterite population. According to these authors, the lack of V_A in women could indicate a larger role of the environment in determining the family size in comparison with men. In contrast, Pettay et al. (2005) analyzed a Finnish pre-industrial population and obtained higher female LHT heritability values in comparison with males.

Among our LHT results, the high heritability, V_A and V_R values of lifespan deserve a special comment. Lifespan heritabilities (34% in the whole population, 45% in men, and 23.7% in women) are higher than those described in other studies (0–27%) (Bolund et al., 2015; Crespo Minguenza, 2013; Pettay et al., 2005). The extremely high values of V_A and V_R in our sample may be due to the fact that lifespan is a complex trait influenced by many factors, both genetic and environmental. In different animal species, longevity is highly correlated with the number of offspring and their survival, so it has clear influence on fitness (Kruuk et al., 2000; Reid et al., 2010; Schrepf, Cremer, & Heinze, 2011; Torres, Drummond, & Velando, 2011). In humans, however, the relationship between fitness and lifespan is more complex and not so straightforward (Del Hoyo, Crespo, García-Moro, Hernández, & Esparza, 2015; Gillespie, Rusell, & Lummaa, 2008; Helle et al., 2002; Kuningas et al., 2011; Lahdenperä et al., 2011). Leaving aside the high longevity of humans as compared to other species, the social structure of families increases the complexity of fitness-lifespan relation. In this respect, parental care, monogamy, fertility control or number of partners, may increase or decrease the number of offspring (Del Hoyo et al., 2015; Gillespie et al., 2008; Helle et al., 2002; Pettay et al., 2014). In addition, men and women show different reproductive

patterns related with lifespan shaped by natural selection (Crespo Minguenza, 2013; Lahdenperä et al., 2011; Pettay et al., 2005, 2014; Waynforth, 1998). As already explained, men retain the reproductive potential during their whole life, which makes it possible to increase the quantity of offspring, but not necessarily their quality (Lahdenperä et al., 2011; Pettay et al., 2014; Waynforth, 1998), while women have a restricted reproductive span, but a long post-reproductive life, which benefits the prolonged care of offspring ensuring children and grandchildren survival (Crespo Minguenza, 2013; Pettay et al., 2005).

Heritability values of craniofacial indices (0–40.5%) and angles (13.8–32.4%) were considerably higher than in LHT (Figure 1). For the whole population, V_A and V_R values in angles and indices are similar to V_A in LHT (Figure 2) and V_R are remarkably lower than V_R in LHT (Figure 3). Low CV_A values demonstrated that craniofacial indices and angles are constrained to evolution. Although most studies about heritability values of craniofacial indices and angles are based on living samples, our results based on skeletal crania are consistent with other studies that also reported low to moderate heritability values for these type of traits (Baydas et al., 2007; Harris & Johnson, 1991; Johannsdottir et al., 2005; Seselj et al., 2015). Nevertheless, other studies reported higher heritability values for craniofacial indices and angles (Alkhudhairi & Alkofide, 2010; Sherwood et al., 2008a). Seselj et al. (2015) observed that angles normally undergo slight changes during postnatal growth, so their covariate effects are virtually nonexistent, reflected by higher heritabilities. On the contrary, Alkhudhairi and Alkhofide (2010) reported that linear measurements had higher heritability estimates than angular variables, and they considered that this was due to a greater genetic determination of the linear measurements in comparison with the angular ones. In any case, as MT heritability is a population-specific estimate, differences between results may also be due to differences between populations (Arya et al., 2002; Carson, 2006a; Falconer, 1989; Jelenkovic et al., 2008; Kohn, 1991; Rose, 2006; Susanne, 1977), but also between samples, since sample size, standard errors, sample composition, model definition and data treatment can alter the results (Martínez-Abadías et al., 2009).

Although shape is inherently multivariate (Klingenberg & Monteiro, 2005), we decomposed skull shape into a set of indices and angles to obtain univariate heritability estimates comparable to those obtained for the life history traits. Heritability has no direct equivalent in the multivariate context because phenotypic and genetic variation are spread through the dimensions of shape space and cannot be summarized in a single value. To further investigate and produce more accurate pictures of the direction of evolution, a multivariate assessment of morphological shapes should be applied (Martínez-Abadías et al., 2012).

Regarding the main objective of our work, our results showed that the heritability of LHT closely related with fitness (RS, number of offspring, RS, ABF and ABL) is clearly lower than MT heritability values (Figure 1). We acknowledge that in our sample, MT heritability values may be affected by reduced statistical power compared to LHT. However, a similar conclusion was attained in a Hutterite population. Kosova et al. (2010) found that the heritability of LHT was lower than

the anthropometric heritabilities in the same population (Pan, Ober, & Abney, 2007).

Although our results seem to agree with the traditional interpretation of Fisher's theorem, our low LHT heritabilities are not due to scarce V_A , as should be expected, but to a high environmental and non-additive genetic variance (V_R) (Figures 2 and 3). The high values of CV_A in LHT as compared with MT, reinforces the evolutionary potential of these traits. Even so, the validity of CV_A as a measure of evolvability should be regarded with caution (García-González et al., 2012).

Our results are similar to other studies in animal populations which found that environmental variance is higher in those traits closely related to fitness (Hallsson & Bjorklund, 2011; Houle, 1992; Kruuk et al., 2000; Merila & Sheldon, 1999, 2000; Mousseau & Roff, 1987; Prince & Schluter, 1991), whereas additive genetic variance (V_A) is similar in morphological and LHT (Kruuk et al., 2000; Merila & Sheldon, 1999, 2000; Mousseau & Roff, 1987; Prince & Schluter, 1991).

Further studies in different human populations, with different environmental conditions are necessary to contrast our findings and determine whether this is a general or a local pattern in human populations. Our results, particularly the separated analysis of heritability, V_A and V_R , suggest a relevant role of environment on LHT without discarding their evolutionary potential.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the authorities of the Hallstatt Parish, Institut für Anatomie (Innsbruck), Naturhistorisches Museum Wien, Musealverein Hallstatt, and Österreichisches Museum für Volkskunde (Wien) for permission to access their skulls collections and demographical records. This work was supported by the Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research (Gr. 7149). Part of this work has been the final dissertation thesis of A.G.I. for the Master in Biological Anthropology from the University of Barcelona and the Universitat Autònoma de Barcelona. The authors declare no conflict of interest.

REFERENCES

- AlKhudhairi, T. D., & AlKofide, E. A. (2010). Cephalometric craniofacial features in Saudi parents and their offspring. *The Angle Orthodontist*, 80(6), 1010–1017.
- Arya, R., Duggirala, R., Comuzzie, A. G., Puppala, S., Modem, S., Busi, B. R., & Crawford, M. H. (2002). Heritability of anthropometric phenotypes in caste populations of Visakhapatnam, India. *Human Biology*, 74, 325–344.
- Baydas, B., Erdem, A., Yavuz, I., & Ceylan, I. (2007). Heritability of facial proportions and soft-tissue profile characteristics in Turkish Anatolian siblings. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 131, 504–509.
- Bolund, E., Hayward, A., Pettay, J. E., & Lummaa, V. (2015). Effects of the demographic transition on the genetic variances and covariances of life-history traits. *Evolution*, 69, 747–755.
- Carson, A. (2006a). Maximum likelihood estimation of human craniometric heritabilities. *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 169–180.
- Carson, A. (2006b). Maximum-likelihood variance components analysis of heritabilities of cranial nonmetric traits. *Human Biology*, 78, 383–402.
- Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 36, 499–516.
- Cheverud, J. M. (1995). Morphological integration in the Saddle-Back Tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *The American Naturalist*, 145, 63–89.
- Crespo Minguez, L. (2013). *Heretabilitat dels trets de vida a partir de la reconstrucció de genealogies de les famílies colonitzadores de l'Alta Califòrnia* (M.Sc.). University of Barcelona.
- Del Hoyo, I., Crespo, L., García-Moro, C., Hernández, M., & Esparza, M. (2015). Fertility pattern and fitness of the Spanish-Mexican colonists of California (1742–1876). *Journal of Biosocial Science*, 48, 192–205.
- Durel, C. E., Laurens, F., Fouillet, A., & Lespinasse, Y. (1998). Utilization of pedigree information to estimate genetic parameters from large to unbalanced data sets in apple. *Theoretical Applied Genetics*, 96, 1077–1085.
- Esparza, M., Martínez-Abadías, N., Sjøvold, T., González-José, R., & Hernández, M. (2006). Selective processes in human reproductive success: Heritability of life-history traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, 88.
- Esparza, M., Martínez-Abadías, N., Sjøvold, T., González-José, R., & Hernández, M. (2015). Comparison between inbreeding analyses methodologies. *Collegium Antropologicum*, 39, 843–846.
- Falconer, D. S. (1989). *Introduction to quantitative genetics*. New York: Longman Scientific & Technical.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Oxford University Press.
- García-Gonzalez, F., Simmons, L. W., Tomkins, J. L., Kotiaho, J. S., & Evans, J. P. (2012). Comparing evolvabilities: Common errors surrounding the calculation and use of coefficients of additive genetic variation. *Evolution*, 66–68, 2341–2349. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01565.x>
- Gillespie, D. O. S., Rusell, A. F., & Lummaa, V. (2008). When fecundity does not equal fitness: Evidence of an offspring quantity versus quality trade-off in pre-industrial humans. *Proceeding of Royal Society of London B*, 275, 713–722.
- González-José, R., Ramírez-Rozzi, F., Sardi, M., Martínez-Abadías, N., Hernández, M., & Pucciarelli, H. M. (2005). Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 757–771.
- Groeneveld, E., Kovac, M., & Mielenz, N. (2010). VCE User's guide and reference manual version 6.0.
- Hallsson, L. R., & Bjorklund, M. (2011). Sex-specific variances in life history and morphological traits of the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ecology and Evolution*, 2, 128–138.
- Harris, E. F., & Johnson, M. G. (1991). Heritability of craniometric and occlusal variables. A longitudinal sib analysis. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 99, 258–268.
- Helle, S., Kaar, P., & Jokela, J. (2002). Human longevity and early reproduction in pre-industrial Sami population. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 803–807.
- Hlusko, L. J., Weiss, K. M., & Mahaney, M. C. (2002). Statistical genetic comparison of two techniques for assessing molar crown size in pedigreed baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 117, 182–189.
- Houle, D. (1992). Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, 130, 195–204.

- Howells, W. W. (1973). *Cranial variation in man. A study by multivariate analysis of patterns of differences among recent human populations*. Cambridge: Harvard University Printing Office.
- Jelenkovic, A., Poveda, A., Susanne, C., & Rebato, E. (2008). Contribution of genetics and environment to craniofacial anthropometric phenotypes in Belgian nuclear families. *Human Biology*, 80, 637–654.
- Jelenkovic, A., Poveda, A., Susanne, C., & Rebato, E. (2010). Common genetic and environmental factors among craniofacial traits in Belgian nuclear families: Comparing skeletal and soft-tissue related phenotypes. *Journal of Comparative Human Biology*, 61, 191–203.
- Johannsdottir, B., Thorarinnsson, A., Thordarson, A., & Magnusson, T. E. (2005). Heritability of craniofacial characteristics between parents and offspring estimated from lateral cephalograms. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 127, 200–207.
- Klingenberg, C. P., & Leamy, L. J. (2001). Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible. *Evolution*, 55, 2342–2352.
- Klingenberg, C. P., & Monteiro, L. R. (2005). Distances and directions in multidimensional shape spaces: Implications for morphometric applications. *Systematic Biology*, 54, 678–688.
- Kohn, L. A. P. (1991). The role of genetics in craniofacial morphology and growth. *Annual Review of Anthropology*, 20, 261–278.
- Kosova, G., Abney, M., & Ober, C. (2010). Heritability of reproductive fitness traits in a human population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 1772–1778.
- Kruuk, L. E. B., Clutton-Brock, T. H., Slate, J., Cheverud, J. M., Brotherstone, S., & Guinness, F. E. (2000). Heritability of fitness in a wild mammal population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 698–703.
- Kuningas, M., Altmäe, S., Uitterlinden, A. G., Hofman, A., van Duijn, C. M., & Tiemeier, H. (2011). The relationship between fertility and lifespan in humans. *Age*, 33, 615–622.
- Kuzminsky, S. C., Coonerty, N., & Fehren-Schmitz, L. (2017). A reassessment of human cranial indices through the Holocene and their implications for the peopling of South America. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 11, 709–716.
- Lahdenperä, M., Lummaa, V., & Rusell, A. F. (2011). Selection on male longevity in a monogamous human population: Late-life survival brings no additional grandchildren. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 1053–1063.
- Maklakov, A. A., & Lummaa, V. (2013). Evolution of sex differences in lifespan and aging: Causes and constraints. *Bioessays*, 35, 717–724.
- Martínez-Abadías, N. (2005). *Evolutionary patterns of human skull. A quantitative genetic analysis of craniofacial phenotypic variation*. University of Barcelona, Barcelona.
- Martínez-Abadías, N., Esparza, M., Sjøvold, T., González-José, R., Santos, M., & Hernández, M. (2009). Heritability of human cranial dimensions: Comparing the evolvability of different cranial regions. *Journal of Anatomy*, 214, 19–35.
- Martínez-Abadías, N., Esparza, M., Sjøvold, T., González-José, R., Santos, M., Hernández, M., & Klingenberg, C. P. (2012). Pervasive genetic integration directs the evolution of human skullshape. *Evolution*, 66, 1010–1023.
- Merila, J., & Sheldon, B. C. (1999). Genetic architecture of fitness and nonfitness traits: Empirical patterns and development of ideas. *Heredity*, 83, 103–109.
- Merila, J., & Sheldon, B. C. (2000). Lifetime reproductive success and heritability in nature. *The American Naturalist*, 155, 301–310.
- Mousseau, T. A., & Roff, D. A. (1987). Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, 59, 181–197.
- Pan, L., Ober, C., & Abney, M. (2007). Heritability estimation of sex-specific effects on human quantitative traits. *Genetic Epidemiology*, 31, 338–347.
- Pettay, J. E., Kruuk, L. E. B., Jokela, J., & Lummaa, V. (2005). Heritability and genetic constraints of life-history trait evolution in preindustrial humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 2838–2843.
- Pettay, J. E., Rotkirch, A., Courtiol, A., Jokela, J., & Lummaa, V. (2014). Effects of remarriage after widowhood on long-term fitness in a monogamous historical human population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 135–143.
- Prince, T., & Schluter, D. (1991). On the low heritability of life-history traits. *Evolution*, 45, 853–861.
- Raghavan, P., Bulbeck, D., Pathmanathan, G., & Rathee, S. K. (2013). Indian craniometric variability and affinities. *International Journal of Evolutionary Biology*, 1–25. <https://doi.org/10.1155/2013/836738>
- Reid, J. M., Bignal, E. M., Bignal, S., McCracken, D. I., Bogdanova, M. I., & Monaghan, P. (2010). Parental age, lifespan and offspring survival: Structured variation in life history in a wild population. *Journal of Animal Ecology*, 79, 852–862.
- Rose, S. P. R. (2006). Commentary: Heritability estimates – long past their sell-by date. *International Journal of Epidemiology*, 35, 525–527.
- Ruff, C. (2002). Variation in human body size and shape. *Annual Review of Anthropology*, 31, 211–232.
- Schrempf, A., Cremer, S., & Heinze, J. (2011). Social influence on age and reproduction: Reduced lifespan and fecundity in multi-queen ant colonies. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 1455–1461.
- Seselj, M., Duren, D. L., & Sherwood, R. J. (2015). Heritability of the human craniofacial complex. *The Anatomical Record*, 298, 1535–1547.
- Sheldon, B. C., Kruuk, L. E. B., & Merila, J. (2003). Natural selection and inheritance of breeding time and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution*, 57, 406–420.
- Sherwood, R. J., Duren, D. L., Demerath, E. W., Czerwinski, S. A., Siervogel, R. M., & Rowne, B. (2008). Quantitative genetics of modern human cranial variation. *Journal of Human Evolution*, 54, 909–914.
- Sherwood, R. J., Duren, D. L., Havill, L. M., Rogers, J., Cox, L. A., Towne, B., & Mahaney, M. C. (2008). A genome wide linkage scan for quantitative trait loci influencing the craniofacial complex in baboons (*Papio hamadryas* spp.). *Genetics*, 180, 619–628.
- Sjøvold, T. (1984). A report on the heritability of some cranial measurements and non-metric traits. In G. N. Van Vark & W. W. Howells (Eds.), *Multivariate statistical methods in physical anthropology* (pp. 223–246). Dordrecht: Reidel Publishing Company.
- Sjøvold, T. (1995). Testing assumptions for skeletal studies by means of identified skulls from Hallstatt, Austria. In S. Saunders & A. Herring (Eds.), *Grave reflections: Portraying the past through cemetery studies* (pp. 241–581). Toronto: Canadian Scholars Press Inc.
- Susanne, C. (1977). Heritability of anthropological characters. *Human Biology*, 49, 573–580.
- Torres, R., Drummond, H., & Velando, A. (2011). Parental age and lifespan influence offspring recruitment: A long-term study in a

seabird. *Plos One*, 6, e27245. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027245>

Walker, R. S., & Hamilton, M. J. (2008). Life-history consequences of density dependence and the evolution of human body size. *Current Anthropology*, 49, 115–122.

Waynforth, D. (1998). Fluctuating asymmetry and human male life-history traits in rural Belize. *Proceeding of Royal Society of London B*, 265, 1497–1501.

Workman, M. S., Leamy, L. J., Routman, E. J., & Cheverud, J. M. (2002). Analysis of quantitative trait locus effects on the size and shape of mandibular molars in mice. *Genetics*, 160, 1573–1586.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article at the publisher's website.

How to cite this article: Gavrus-Ion A, Sjøvold T, Hernández M, et al. Measuring fitness heritability: Life history traits versus morphological traits in humans. *Am J Phys Anthropol*. 2017;00:1–10. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23271>

Supplementary Information

Supplementary Table 1. Life History Traits definitions.

Life History Trait	Definition
Lifespan	Number of years that an individual survives between birth and death.
Lifetime Reproductive Success (LRS)	Number of children who survived up to 15 years; which represents the ability to leave offspring who reach the reproductive age.
Offspring	Total number of children of an individual including those from different marriages.
Reproductive Span (RS)	Reproductive period of a woman or man, estimated as the difference between the last child's year of birth and the first child's year of birth (in decimal dates).
Age at Birth of First Child (ABF)	Age of the mother or father at the birth of the first child. This is calculated by subtracting child's date of birth of mother's or father's date of birth.
Age at Birth of Last Child (ABL)	Represents the age of the mother or the father at the birth of the last child, calculated by subtracting the child's date of birth from the mother's or the father's date of birth (in decimal dates).

Supplementary Table 2. Index abbreviation and formulae.

Abbreviation	Index	Formula*
Splanchnocranial Indices		
TCI	Transverse craniofacial Index	$(zyb/xcb)*100$
UFI	Upper facial Index	$(nph/zyb)*100$
CLI	Craniofacial length Index	$(bpl/gol)*100$
PC	Prominence of the cheek	$(zmb/fmb)*100$
OI	Orbital Index	$(dkb/ekb)*100$
OBI	Orbital-facial breadth Index	$(obb/zyb)*100$
NI	Nasal Index	$(nlb/nlh)*100$
TNI	Transverse nasal Index	$(nlb/zyb)*100$
GI	Gnathic Index	$(bpl/bnl)*100$
MI	Maxillary Index	$(nph/zmb)*100$
BI	Bizygomatic-bimaxillary Index	$(zmb/zyb)*100$
Neurocranial Indices		
CI	Cranial Index	$(xcb/gol)*100$
VI	Vertical Index or Length-height Index	$(bbh/gol)*100$
TVI	Transverse vertical Index or Breadth-height Index	$(bbh/xcb)*100$
BBI	Biasterionic breadth Index	$(asb/xcb)*100$
HI	Hrdlicka Index	$(bbh*100)/((gol+xcb)/2)$
SCM	Schmidt cranial Module	$(gol+xcb+bbh)/3$

*All the abbreviations of the measurements used here are the defined by Howells (1973).

Supplementary Table 3. Definitions of angles*.

Abbrev.	Angle	Definition
NBA	Nasion angle (ba-br)	The angle at nasion whose sides are ba-n and n-br
BBA	Basion angle (n-br)	The angle at basion whose sides are ba-n and ba-br
NAA	Nasion angle (ba-ss)	The angle at nasion whose sides are ba-n and n-ss
PRA	Prosthion angle (ba-n)	The angle at subspinale whose sides are ba-ss and n-ss
BAA	Basion angle (n-ss)	The angle at basion whose sides are ba-n and ba-ss
SSA	Zygomaxillary angle	The angle at subspinale whose two sides reach from this point to zma left and right
NFA	Nasio-frontal angle	The angle at nasion whose two sides reach from this point to fma left and right

*The shift from prosthion to subspinale was made because almost all skulls were toothless and the alveolar arcades atrophied.

RELIGION AND FERTILITY PATTERNS: COMPARISON OF LIFE HISTORY TRAITS IN CATHOLICS AND PROTESTANTS, HALLSTATT (AUSTRIA) 1733–1908

Alina Gavrus-Ion¹, Torstein Sjøvold², Miguel Hernández¹, Rolando González-José³, Neus Martínez-Abadías¹, María Esther Esteban Torné^{1,4}, Mireia Esparza⁵

¹ GREAB Grup de Recerca en Antropologia Biològica, Secció de Zoologia y Antropologia Biològica, Universitat de Barcelona

² Unidad de Osteología, Universidad de Estocolmo

³ Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas, Centro Nacional Patagónico, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

⁴ Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBIO), Universitat de Barcelona

⁵ GREAB Grup de Recerca en Antropologia Biològica, Unidad de Antropología Biològica, Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universitat Autònoma de Barcelona

Religión y patrones de fecundidad: comparación de los caracteres de historia de vida en católicos y protestantes, Hallstatt (Austria) 1733–1908

Las religiones establecen una serie de normas sociales y de comportamiento que pueden afectar a la reproducción a través del tamaño familiar y de los controles de comportamiento sexual, como por ejemplo, la abstención de la vida sexual premarital, la monogamia o las posibilidades de divorcio. Aunque tanto el catolicismo como el protestantismo promueven valores familiares tradicionales, sus diferencias intrínsecas pueden afectar directamente a la edad al matrimonio, y, en consecuencia, a la edad al primer parto, el período reproductivo y el número de hijos. Además, la existencia de diferencias socioeconómicas asociadas a la religión puede afectar a aspectos como la mortalidad infantil y en menores de 5 años (MR <5), variables dependientes de muchos factores sociales, económicos, de salud, higiénicos, ambientales y de comportamiento, que a su vez pueden incidir sobre el patrón reproductivo. Por otro lado, la transición demográfica, el proceso vivido por las poblaciones en su paso de un régimen demográfico antiguo a uno moderno, supuso una disminución drástica tanto de la mortalidad como de la fecundidad.

Por lo tanto, este artículo combina aspectos sociales y biológicos para determinar la influencia que la religión y el tiempo ejercieron en la reproducción y la supervivencia utilizando los registros católicos y protestantes de Hallstatt.

Para este análisis se reconstruyeron genealogías a partir de la información contenida en los registros parroquiales de nacimientos, matrimonios y defunciones católicos (1602-1900) y protestantes (1783-1906) de la población de Hallstatt (Austria). La muestra analizada incluye 5.678 católicos y 3.282 protestantes de entre 1733 y 1908. Durante el periodo analizado la principal actividad económica de Hallstatt era la minería de la sal y la principal religión, el catolicismo, que siempre superó en número a los protestantes. La población presentaba altos niveles de migración, así como un alto número de hijos ilegítimos, que alcanzó el 30% en 1850. Los LHT analizados fueron el número de hijos, el número de hijos que sobrevivieron a los 15 años de vida (*Lifetime Reproductive Success*, LRS), la longevidad de los que sobrevivieron a los 15 años (LS>15), el período reproductivo (RS), la edad al nacimiento del primero hijo (ABF), y la edad al nacimiento del último hijo (ABL). Además, se analizaron el número de hijos fuera del matrimonio (tanto los hijos ilegítimos como los reconocidos) y mortalidad antes de los 5 años (MR <5).

Estas variables se compararon entre los individuos de ambas religiones mediante el test no-paramétrico de Mann Whitney con un nivel de significancia del 95%. Los análisis se realizaron tanto para el total de la muestra católica y protestante, como para los hombres y las mujeres por separado. La interacción de sexo, tiempo y religión en los LHT se verificó mediante la Transformación de Rango Alineado para ANOVA factoriales no paramétricos descritos en el paquete ARTool. De la lista de LHT, se eligieron LS>15 como representante de supervivencia, y el número de hijos y ABF como representativos de la fecundidad. El sexo, la religión y el período de tiempo se introdujeron como variables predictoras. Como los predictores han de ser variables categóricas, el tiempo (de 1733 a 1908) se dividió en períodos consecutivos de 25 años.

Teniendo en cuenta la notable cantidad de niños nacidos fuera del matrimonio en la población, también se estimó la estacionalidad de las concepciones mediante el método de Henry, ya que podría brindarnos información sobre los factores socioculturales involucrados. Para identificar variaciones estacionales estadísticamente significativas en la tasa de concepción, las frecuencias observadas se analizaron utilizando la prueba de chi-cuadrado para la homogeneidad (con 11 grados de libertad) y la prueba de Edwards (con dos grados de libertad) para detectar un ciclo armónico simple.

Así pues, la interacción entre religión, sexo y tiempo no fue la misma en la supervivencia que en la fecundidad. En el primer caso, la religión en combinación con el tiempo y el sexo interactuaron significativamente en $LS>15$ sugiriendo que el efecto ejercido por la religión no fue el mismo en ambos sexos o durante los siglos analizados. En Europa, las consecuencias de la revolución industrial, así como las revoluciones políticas de mediados del siglo XIX, mejoraron las condiciones socioeconómicas y la calidad de vida. Se esperaría que estos cambios afectaran por igual a católicos y a protestantes en Hallstatt, y de hecho, $LS>15$ aumentó tanto en ambas religiones como en ambos sexos. Sin embargo, la interacción significativa de la religión y el tiempo sugiere que las diferencias en las condiciones de vida y sanitarias pudieron haber contribuido a los valores más altos de $LS>15$ en los protestantes en comparación con los católicos, particularmente en la primera mitad del siglo XVIII. El tiempo, el sexo y la religión mostraron una influencia individual significativa en ABF, y solo el tiempo y el sexo en el número de hijos. Sin embargo, solo la interacción entre religión y tiempo fue estadísticamente significativa en ambos LHT. El número de hijos disminuyó con el tiempo en ambos grupos religiosos y las diferencias se suavizaron a lo largo del siglo XIX. ABF fue mayor en protestantes durante la primera mitad del siglo XVIII, y cambió su tendencia en el siglo XIX.

Después de 1800, los católicos y los protestantes tuvieron menos hijos y comenzaron y finalizaron su período reproductivo a edades más tempranas. Esto sugiere que la transición demográfica en Hallstatt podría haber comenzado, ya que en la primera fase de la transición demográfica la mortalidad disminuye, y es solo en la segunda fase cuando disminuye la fecundidad. Sin embargo, los protestantes continuaron teniendo más hijos, un mayor RS y una menor ABF que los católicos.

En toda la población de Hallstatt, durante el siglo XVIII, la tasa de natalidad de los niños ilegítimos fue inferior al 1%, mientras que durante el siglo XIX la tasa aumentó en más del 10%, siguiendo la misma dinámica que el resto de Austria. En un intento por comprender el origen del elevado número de concepciones ilegítimas en Hallstatt, se exploró su estacionalidad. Se observó una estacionalidad significativa del total de las concepciones durante el otoño y el invierno, al contrario que las concepciones de hijos ilegítimos que fueron más comunes durante la primavera y el verano, pero sin alcanzar la significancia estadística. Dado que la estacionalidad depende en gran medida de la

relación de las poblaciones con su entorno, los estudios que compararon concepciones legítimas e ilegítimas arrojaron resultados discordantes.

Una particular explicación podría ser el hecho que, en 1763, se introdujo una restricción de los matrimonios para disminuir la tasa de natalidad, que duró hasta 1921. Las autoridades de la mina de sal de Hallstatt obtuvieron el derecho de conceder "permisos para casarse" que solo se otorgaron a aquellos hombres que satisfacían ciertos requisitos económicos. La ausencia del "permiso para casarse" podría haber aumentado las relaciones no matrimoniales. Debido a las estrictas normas con respecto a las relaciones extramatrimoniales promovidas por la Iglesia Católica, se esperaba que el número de niños fuera del matrimonio sea menor en católicos que en protestantes. Por el contrario, antes de 1800, el número de niños fuera del matrimonio fue mayor en los católicos, pero con una diferencia mínima. Fue solo después de 1800 que el número de niños protestantes fuera del matrimonio excedió el número de niños católicos fuera del matrimonio. También se observó que el número de hijos ilegítimos, fue mayor en los católicos que en los protestantes, a diferencia de los hijos reconocidos por el padre. Dado que la Iglesia Protestante toleró pactos matrimoniales que permitieron relaciones sexuales previas al matrimonio, el alto número de hijos reconocidos probablemente se debió a compromisos incumplidos.


Antes de 1850 en Hallstatt, las hambrunas, debidas a las malas cosechas de trigo y patata, a los veranos e inviernos extremos y a la inflación, se alternaron con brotes de disentería, viruela y tifus. Como resultado, se observaron valores altos de MR <5 , particularmente en católicos ($> 300 \%$). Las diferencias observadas en MR <5 podrían deberse a un mejor estado nutricional e higiene de los protestantes que les ayudaron a afrontar mejor el hambre y las enfermedades infecciosas. La hambruna que ocurrió entre 1845 y 1850 merece una especial atención, ya que este fue un momento crucial en Hallstatt. Se produjeron cambios en la gestión de la mina y aumentó la falta de sensibilidad de las autoridades hacia la comunidad, especialmente hacia los protestantes. Una fuerte crisis económica, junto con malas cosechas y la consiguiente inflación, afectaron principalmente a los protestantes que se vieron obligados a emigrar a América del Norte. Después de 1850, las condiciones económicas y sociales en Hallstatt mejoraron debido a la llegada de nuevos ingresos, principalmente por el aumento del turismo, por lo que no hubo más episodios de hambre. Sin embargo, epidemias de enfermedades infecciosas todavía azotaron a la población. A medida que avanzaba la

segunda mitad del siglo, las diferencias entre católicos y protestantes se diluyeron debido a las mejoras socioeconómicas y de salud. Sin embargo, una reducción de la religiosidad también pudo haber contribuido. La secularización se observó en otras regiones europeas, aunque fue un proceso lento y no afectó a todos los países por igual.

En conclusión, nuestros resultados destacan la existencia de diferencias entre las condiciones de vida de católicos y protestantes que determinan el grado en el que la religión influye los procesos biológicos, tanto antes como después de la transición demográfica.

RESEARCH ARTICLE

Religion and fertility patterns: comparison of life history traits in Catholics and Protestants, Hallstatt (Austria) 1733–1908

Alina Gavrus-Ion^{1,6} , Torstein Sjøvold², Miguel Hernández^{1,6}, Rolando González-José³, Neus Martínez-Abadías^{1,6}, María Esther Esteban Torne^{1,4,6} and Mireia Esparza^{5,6*}

¹Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences, University of Barcelona, Barcelona, Spain, ²Osteology Unit, Stockholm University, Stockholm, Sweden, ³Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Puerto Madryn, Argentina, ⁴Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBIO), University of Barcelona, Barcelona, Spain, ⁵Department of Animal Biology, Vegetal Biology and Ecology, Autonomous University of Barcelona, Barcelona, Spain and ⁶Grup de Recerca en Antropologia Biològica (GREAB), Barcelona, Spain

*Corresponding author. Email: mireia.esparza@uab.cat

(Received 23 December 2019; revised 05 April 2020; accepted 06 April 2020)

Abstract

Catholicism and Protestantism have different ways of promoting the family unit that could influence survival and fertility at a population level. Parish records in the Austrian village of Hallstatt allowed the reconstruction of Catholic and Protestant genealogies over a period of 175 years (1733–1908) to evaluate how religion and social changes affected reproduction and survival. Life history traits such as lifespan beyond 15 years, number of offspring, reproductive span, children born out of wedlock and child mortality were estimated in 5678 Catholic and 3282 Protestant individuals. The interaction of sex, time and religion was checked through non-parametric factorial ANOVAs. Religion and time showed statistically significant interactions with lifespan >15 years, number of offspring and age at birth of first child. Protestants lived longer, had a larger reproductive span and an earlier age at birth of first child. Before the famine crisis of 1845–1850, Protestants showed lower values of childhood mortality than Catholics. Comparison of the number of children born out of wedlock revealed small differences between the two religions. Religion influenced reproduction and survival, as significant differences were found between Catholics and Protestants. This influence could be explained in part by differential socioeconomic characteristics, since Protestants may have enjoyed better living and sanitary conditions in Hallstatt.

Keywords: Life history traits; Religion influence; Fertility pattern

Introduction

Religion, defined as a social network in which its members share a common cultural environment and social rules, exercised a strong influence over pre-industrial societies and still now continues to shape social behaviour as well as cultural, economic and political factors (McGregor & McKee, 2016; Peri-Rotem, 2016; Naveed & Wang, 2018). Religion can strongly influence its members' sexual behaviour and, as a result, their reproduction and fertility (McQuillan, 2004; Moreau *et al.*, 2013; Quiamzade *et al.*, 2017). Abstention from premarital sexual activity, monogamy or limitations on divorce possibilities are some of the most common controls that religions exert over reproductive behaviour (Thornton *et al.*, 1992; Stolzenberg *et al.*, 1995; Kemkes-Grottenthaler, 2003; Frejka & Westoff, 2008; Rowthorn, 2011).

Catholicism was the main religion in Western and Central Europe until the Age of Reformation, when Martin Luther introduced Protestantism (Kemkes-Grottenthaler, 2003; Quiamzade *et al.*, 2017). Apart from their theological differences, the religions differ in their political, social and economic characteristics (McQuillan, 2004; Huijts & Kraaykamp, 2011; McGregor & McKee, 2016; Peri-Rotem, 2016). For instance, although both religions promote traditional family values, the Catholic Church is in strict opposition to pre-marital sexual relations and divorce while the Protestant Church is more permissive (Thornton *et al.*, 1992; McQuillan, 2004; Quiamzade *et al.*, 2017).

From an anthropological point of view, differences between Catholicism and Protestantism have had a direct influence on age at marriage, and consequently, age at birth of first child, birth spacing practices, reproductive span and number of children (Thornton *et al.*, 1992; Avong, 2001; Kemkes-Grottenthaler, 2003; McQuillan, 2004; Frejka & Westoff, 2008; Peri-Rotem, 2016). Therefore, religion may have influenced fitness-related traits, also known as life history traits (LHTs), at least until the last decades of the 20th century. Another factor that has influenced LHTs is Demographic Transition. The Industrial Revolution, as well as political revolutions, resulted in improvements in socioeconomic conditions and quality of life (Lucas, 2004). By the middle of 19th century, mortality and fertility had diminished dramatically (Galor, 2012; Liu & Lummaa, 2014; Zavala de Cosio, 2014; Bolund *et al.*, 2015; Bolund & Lummaa, 2016). At the same time, the influence of religion on fertility declined because of a decrease in religiosity and, consequently, differences in fertility between Catholics and Protestants tended to be reduced (Kemkes-Grottenthaler, 2003; McQuillan, 2004; Frejka & Westoff, 2008; McGregor & McKee 2016; Peri-Rotem, 2016).

The influence of religion on European populations before and after crucial social changes such as the Demographic Transition may illustrate how religious beliefs impact on biological processes such as fertility and survival (Mason, 1997; Franzoni Lobo *et al.*, 2000; Reher, 2011; Galor, 2012; Liu & Lummaa, 2014; Zavala de Cosio, 2014; Bolund *et al.*, 2015; Bolund & Lummaa, 2016). The availability of Catholic and Protestant parish records in Hallstatt, Austria, is a good starting point to investigate this. The former Catholic Hallstatt community was split in two during the Reformation when Lutheranism acquired adherents. Although parishioners of both communities lived together and shared certain socioeconomic factors, it is also possible that those who remained Catholics and those who became Protestants were not the same in terms of professional activities, social status and/or socioeconomic level. Unfortunately, no information was recorded on these factors in Hallstatt.

One of the best indicators of the socioeconomic conditions of a population is childhood mortality (under-five mortality rate) because children's health is very sensitive to changes in social, economic, health, hygienic, environmental and behavioural factors (Moring, 1998; Rychtariková, 2001; Scott & Duncan, 2000; Kruger & Nesse, 2006; Pison, 2010; Bruckner *et al.*, 2015; Tavares, 2017). As an example, the high values of infant mortality observed in Ostrobothnia in Finland during 1792 and 1805 were due to poor diet and hygiene (Moring, 1998). In Poznan, Poland, child mortality between 1855 and 1874 was higher in Catholics because Protestants had better access to food and clean water (Liczbinska, 2009).

This paper combines social and biological aspects to determine the influence that religion and time have exerted on reproduction and survival using Catholic and Protestant records from Hallstatt in Austria.

Methods

Study population

Hallstatt is a village located 75 km south-east of Salzburg in Austria. During the 18th and 19th centuries, the main economic activity was salt mining and the main religion was Catholicism,

whose followers usually outnumbered Protestants. It was considered an isolated village until the end of 19th century, when the old footpaths were replaced by a road in 1875 (Sjøvold, 1984). Nevertheless, inbreeding was almost non-existent because the village experienced a substantial amount of migration (Sjøvold, 1984, 1995; Esparza *et al.*, 2015). This has been proved by the entries in the ecclesiastical records, where individuals' births were registered, but not their deaths. Sjøvold (1995) calculated that at least one-third of those born in Hallstatt were missing from the death records. In the same way, a considerable number of registered deaths were for people born outside Hallstatt (Sjøvold, 1995). Another interesting demographic trait is the high rate of illegitimate children, reaching as much as 30% in Hallstatt in 1850. This was also observed in the surrounding regions, which had similar levels (Prioux, 1993; Kurz, 2002; Martínez-Abadías, 2005).

Data records and life history traits

Catholic and Protestant genealogies were built using data from the parish records of births, marriages and deaths from 1602 to 1900 for Catholics, and from 1783 to 1906 for Protestants. Catholic genealogies included first to fourth degree familial relationships covering a time span from 1507 to 1906 and included a total of 18,134 individuals representing fourteen generations (Martínez-Abadías *et al.*, 2009). Protestant genealogies included first to fourth degree familial relationships with a temporal span from 1733 to 1908, including 4176 individuals representing six generations. From 1781 to 1848, Protestants were permitted to celebrate baptisms, marriages and funerals, though their congregation had to register both at the Protestant and the Catholic parishes. After 1848, the two churches registered their own records (Martínez-Abadías, 2005; Esparza *et al.*, 2015). Once the Protestant genealogies were obtained, these were excluded from the Catholic database. The analysed sample included data from 5678 Catholics and 3282 Protestants from 1733 to 1908.

Life history traits included measures of fertility and survival (Gavrus-Ion *et al.*, 2017). From the data recorded, the following variables were estimated: a) 'lifespan below 15 years' (LS<15), defined as the number of years that an individual survived between birth and death, including those who survived 15 years; b) 'lifetime reproductive success' (LRS), defined as the number of children who survived up to 15 years, reaching reproductive age; this represents the ability to leave offspring; c) 'number of offspring' (hereafter 'Offspring'), defined as the total number of children of an individual, including those from different relationships, only taking into account those who had at least one child; d) 'reproductive span' (RS), defined as the reproductive period of a woman or man, estimated as the difference between the last child's year of birth and the first child's year of birth (in decimal dates); e) 'age at birth of first child' (ABF), defined as the age of the mother or father at the birth of the first child, calculated by subtracting the child's date of birth from the mother's or father's date of birth; and f) 'age at birth of last child' (ABL), which represents the age of the mother or the father at the birth of the last child, calculated by subtracting the child's date of birth from the mother's or the father's date of birth (in decimal dates).

Other variables, including 'number of children born out of wedlock' (number of illegitimate children and number of recognized children) and 'under-5 mortality rate' (MR<5) were also analysed. All children with unknown fathers were considered as illegitimate children, whereas children legally recognized by the father, but whose parents were not married, were considered as recognized children. The MR<5 was the number of infant deaths under the age of 5 years scaled to the size of the Catholic and Protestant sample in 5-years periods, estimated by applying the following formula:

$$MR < 5 = \frac{\text{No. Infant Dead aged } < 5\text{years}}{\text{No. Live Births}} \times 1000$$

Quantitative analysis

All LHT variables were quantitative, without missing values. After applying a Kolmogorov–Smirnov non-parametric test, none of the variables followed a normal distribution. Accordingly, their distribution was summarized with medians and quartiles. Variables were compared using the Mann–Whitney non-parametric test with a significance level of $p < 0.05$. Data and comparisons were provided for the whole sample and also divided by sex due to differences in mortality and reproduction between the sexes, as reported in previous studies (Kruger & Nesse, 2006; Liu & Lummaa, 2011; Courtiol *et al.*, 2012; Pettay *et al.*, 2014; Störmer & Lummaa, 2014; Gavrus-Ion *et al.*, 2017; Schoumaker, 2017). Calculations were done using SPSS Statistics (IBM SPSS Statistics) version 21.0.

The interaction of sex, time and religion on LHTs was checked by means of the Aligned Rank Transform for non-parametric factorial ANOVAs described in the ARTool package (Wobbrock *et al.*, 2011; Feys, 2016). From the list of LHTs, LS>15 was chosen as representative of survival; and Offspring and ABF were selected as representative of fertility. Sex, religion and time period were introduced as predictor variables. Since predictors had to be categorical variables, time (from 1733 to 1908) was recorded in consecutive periods of 25 years.

Taking into account the noticeable number of children born out of wedlock in the population, conception seasonality was also estimated since it could provide information about the socio-cultural factors involved in this (Pascual *et al.*, 2000; Danubio *et al.*, 2003; Grech *et al.*, 2003; Fellman & Eriksson, 2009). Conception seasonality was estimated by means of seasonal coefficients calculated according to Henry's method (Henry, 1976). Henry's method was applied to transform the absolute value in a coefficient using the formula:

$$C_m = 1200 \times (N_m/D_m) / \sum (N_m/D_m)$$

where C_m is Henry's coefficient for the month m , N_m is the number of deaths in the month m and D_m is the number of days of the month m .

To identify statistically significant seasonal variations in conception rate, the observed frequencies were analysed using the chi-squared test for homogeneity (with 11 degrees of freedom) and the Edwards test (with 2 degrees of freedom) for detecting a simple harmonic cycle (Edwards, 1961).

Results

Analysis of life history traits

The life history traits for Catholics and Protestants for the whole period are given in Table 1. Protestants showed significantly higher lifespan values (LS>15: 64.2 years vs 58.8; $p < 0.001$), had their first child earlier (ABF 26.9 vs 27.9; $p < 0.001$) and their reproductive span was longer (8.1 vs 7.1; $p = 0.023$) than for Catholics. Offspring, LRS and ABF did not show significant differences between the two religions. The values for men and women showed the same trend.

Once LHT values were described by religion and sex over the whole studied period, the interaction of religion, sex and time on LS>15, Offspring and ABF was tested. The results of the non-parametric ANOVA are summarized in Table 2. Individually, religion, sex and time showed significant effects on LS>15 and ABF. Religion failed to show a significant effect on Offspring. When taken in pairs, religion showed a significant effect with time and sex on LS>15. For Offspring and ABF, only religion and time showed a significant interaction.

The distribution of these life history traits along the studied period is shown in Fig. 1. Before 1800 all variables were higher in Protestants than in Catholics. After 1800, for both religions, Offspring, RS and ABF fell. However, a sharp decline in LS>15 was observed between 1825 and 1850. After this period it gradually increased again. Children born out of wedlock presented an opposite trend, with a clearly high increase after 1800.

Table 1. Life history trait differences between Catholics and Protestants for the period 1733–1908

Trait	Catholics			Protestants			Mann-Whitney <i>U</i>	<i>p</i> -value
	<i>n</i>	Median	Quartiles	<i>n</i>	Median	Quartiles		
Whole sample								
LS>15	2351	58.789	37.98–71.56	1334	64.219	46.14–76.09	1336775.0	<0.001
Offspring	1630	3.000	2.00–6.00	1228	3.000	2.00–6.00	995912.0	ns
LRS	1630	2.000	1.00–4.00	1228	2.000	1.00–4.00	916807.0	<0.001
RS	1630	7.137	1.63–13.79	1218	8.071	2.12–13.66	943690.0	0.023
ABF	1630	27.956	24.51–31.58	1218	26.940	23.35–31.04	888724.5	<0.001
ABL	1630	36.635	31.09–42.10	1218	36.490	30.22–42.14	980496.0	ns
Men								
LS>15	1246	55.964	35.40–68.96	659	63.663	47.13–75.33	81009.0	0.011
Offspring	713	4.000	2.00–6.00	577	4.000	2.00–6.00	204375.0	ns
LRS	713	2.000	1.00–4.00	577	3.000	1.00–4.00	186700.5	0.004
RS	713	7.394	2.00–14.49	569	8.685	2.53–14.22	192404.0	ns
ABF	713	30.923	27.03–33.27	569	29.008	25.29–33.26	179353.0	<0.001
ABL	713	39.255	33.43–45.63	569	39.583	32.91–46.38	202596.5	ns
Women								
LS>15	1105	61.660	40.96–73.52	675	64.904	44.93–76.55	108268.0	ns
Offspring	917	3.000	2.00–6.00	651	3.000	2.00–6.00	296507.5	ns
LRS	917	2.000	1.00–4.00	651	2.000	1.00–4.00	276487.0	0.011
RS	917	6.915	1.28–13.17	649	7.432	1.72–13.25	284639.0	ns
ABF	917	26.751	23.14–28.98	649	24.934	22.06–28.50	259360.5	<0.001
ABL	917	35.088	28.83–40.11	649	34.600	28.80–39.53	286226.0	ns

Sample size (*n*) varies according to the trait because information was not available for all individuals. ns, non-significant *p*-values.

Children born out of wedlock

The numbers of children born out of wedlock, both illegitimate and recognized, are shown in Table 3 for both religious groups. Before 1800, the number of children born out of wedlock was lower than 1%, and differences between Catholics and Protestants were bordering on statistical significance. After 1800, these numbers rocketed to almost 9% and 14.4%, respectively. The number of illegitimate children was higher in Catholics than in Protestants, whereas the number of recognized children showed the opposite trend.

In an effort to understand the large increase in children born out of wedlock after 1800, in particular illegitimate ones, the conception seasonality of all births was compared with that of illegitimate births (Fig. 2). In the case of all births, a significant increase in conceptions was observed during autumn and winter, with a peak in October ($p < 0.05$ in Catholics vs Protestants). Although the conception of illegitimate children was more common during spring and summer, it did not reach statistical significance.

Table 2. Non-parametric factorial ANOVAs to test the interaction of religion, sex and time on LS>15, Offspring and ABF

	df	df.res	F-value	p-value
LS>15				
Religion	1	3661	29.760	<0.001
Time	5	3661	39.184	<0.001
Sex	1	3661	18.923	<0.001
Religion×Time	5	3661	3.996	0.001
Religion×Sex	1	3661	4.215	0.040
Time×Sex	5	3661	0.768	ns
Religion×Time×Sex	5	3661	0.263	ns
Offspring				
Religion	1	2824	0.235	ns
Time	5	2824	75.169	<0.001
Sex	1	2824	9.048	0.003
Religion×Time	5	2824	3.332	0.005
Religion×Sex	1	2824	0.049	ns
Time×Sex	5	2824	0.816	ns
Religion×Time×Sex	5	2824	0.877	ns
ABF				
Religion	1	2824	18.260	<0.001
Time	5	2824	38.280	<0.001
Sex	1	2824	329.900	<0.001
Religion×Time	5	2824	11.050	<0.001
Religion×Sex	1	2824	0.0081	ns
Time×Sex	5	2824	1.839	ns
Religion×Time×Sex	5	2824	0.625	ns

df, degrees of freedom; ns, non-significant *p*-values.

Under-5 mortality

Under-5 mortality (MR<5) between 1770 and 1890 is shown in Fig. 3 for Catholics and Protestants. In Catholics MR<5 ranged between 274 and 518‰, while in Protestants it ranged between 170 and 615‰. Before 1850, famine and infectious diseases were the main causes of child mortality. Catholic children presented clearly higher values of mortality than Protestant children in all the crises except the ones due to famine occurring between 1845 and 1850, and the peak of 1855, which could have been caused by an episode of intestinal infectious disease, such as cholera or typhus, exacerbated by the precarious living conditions strongly affecting Protestants in that time. After that, smallpox and typhus epidemics affected Catholics and Protestants, with Protestants showing higher values. Under-5 mortality was similar for legitimate (42% in Catholics and 34% in Protestants) and illegitimate children (38% in Catholics and 37% in Protestants).

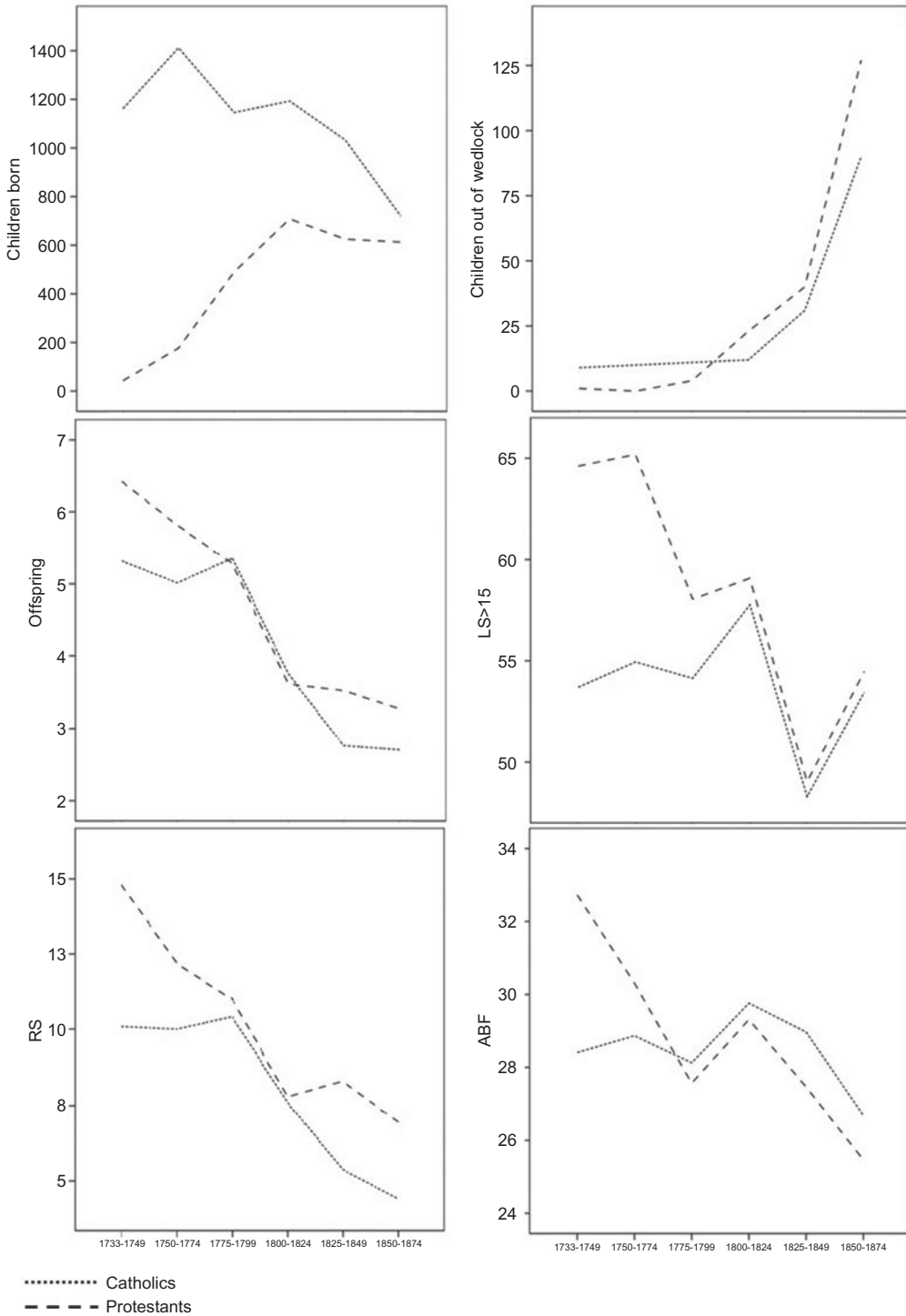


Figure 1. Total children born, children born out of wedlock, number of offspring, LS>15, RS and ABF for Catholics and Protestants (1733–1875).

Table 3. Percentages of illegitimate and recognized children before and after 1800 by religion

	Catholics		Protestants		<i>p</i> -value
	<i>n</i>	% ^a	<i>n</i>	% ^a	
Before 1800					
Total born with at least one parent known	3720		710		
Number of illegitimate children	12	0.323	0	0.000	
Number of recognized children	18	0.484	5	0.704	
Total children born out of wedlock	30	0.806	5	0.704	0.050
After 1800					
Total born with at least one parent known	2346		2543		
Number of illegitimate children	148	6.309	161	6.331	
Number of recognized children	62	2.643	205	8.061	
Total children born out of wedlock	210	8.951	366	14.392	ns

^aOf all individuals with at least one parent know.
 ns, non-significant *p*-values.

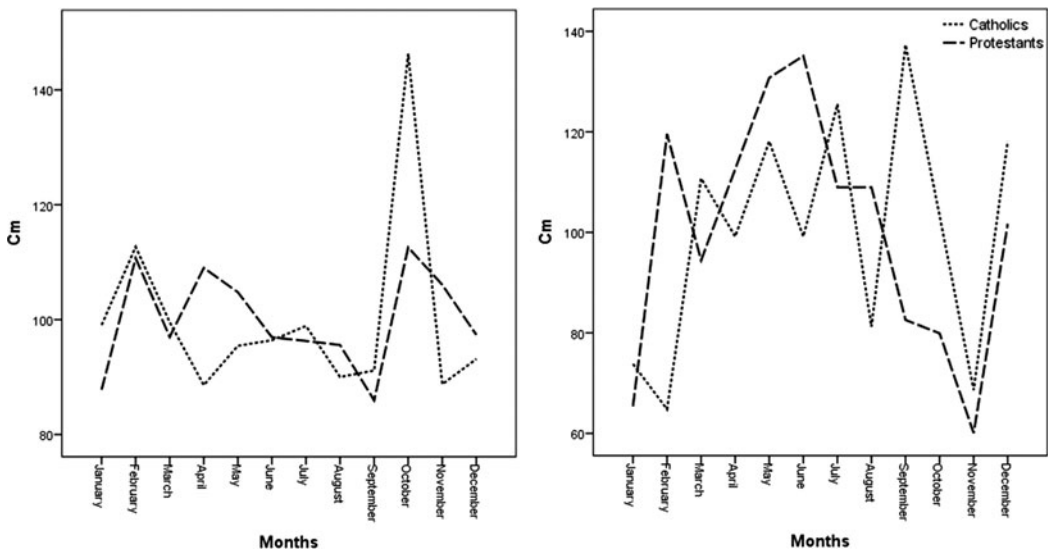


Figure 2. Seasonality of all children (left) and children born out of wedlock (right) for Catholics and Protestants.

Discussion

The availability of data from Catholic and Protestant parish records from the Austrian village of Hallstatt over a long period (1733–1908) has allowed the examination of how religion can influence biological processes over time. The study found that the interactions between religion, sex and time were not the same for survival and fertility. In the former, the significant interaction on lifespan below 15 years (LS > 15) of religion in combination with time or sex suggested that the effect exerted by religion has not been the same in the two sexes, or in the two centuries analysed. In Europe, the consequences of the Industrial Revolution, as well as the political revolutions of the mid-19th century, improved socioeconomic conditions and quality of life (Lucas, 2004). It would

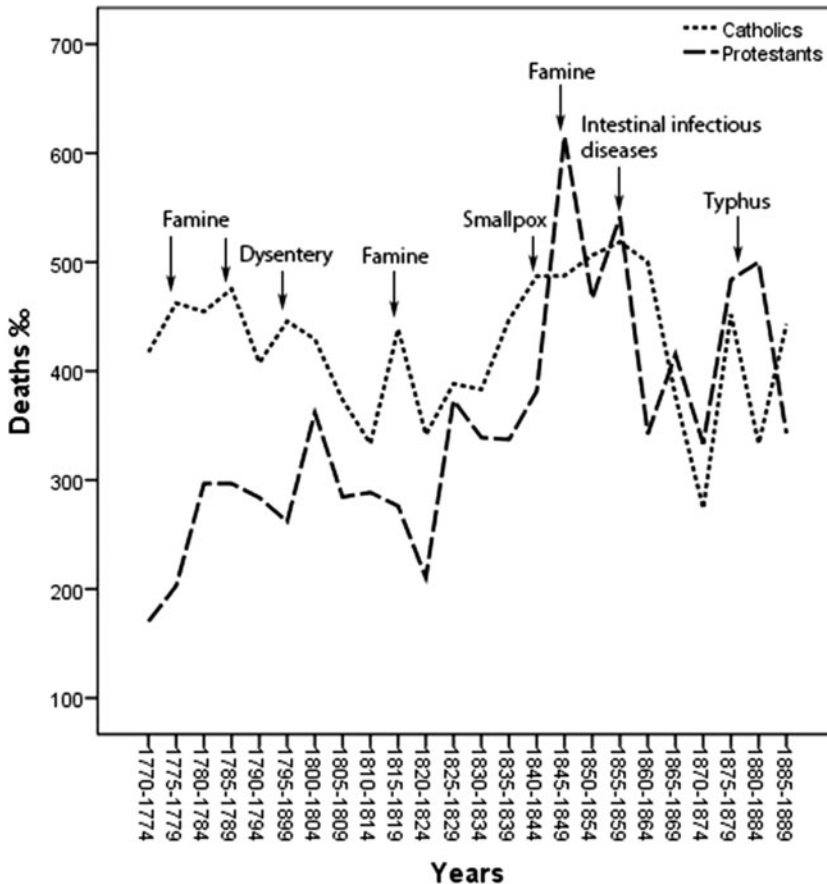


Figure 3. Under-5 mortality (MR<5) for Catholics and Protestants, 1770–1890.

be expected that these changes would have equally affected Catholic and Protestants in Hallstatt, and indeed, $LS > 15$ increased in both religions and both sexes. However, the significant interaction of religion and time suggests that differences in living and sanitary conditions may have contributed to the higher $LS > 15$ values of Protestants compared with Catholics, particularly in the first half of the 18th century, and from 1850 onwards (Fig. 1).

Time, sex and religion showed significant individual influences on the age at birth of the first child (ABF), and only time and sex did so for number of offspring. However, only the interaction between religion and time was statistically significant in the two life history traits. Number of offspring decreased over time in both religious groups, with huge differences between Catholics and Protestants. The differences softening throughout the 19th century; ABF was higher in Protestants during the first half of the 18th century, but the trend changed in the 19th century (Fig. 1).

It is interesting to note that in Hallstatt, both Catholics and Protestants had fewer children (around 3 children) than other European populations for a similar period of time. They also showed a relatively short reproductive span (RS), with birth intervals of 2.51 in Catholics and 2.87 in Protestants (Kemkes-Grottenthaler, 2003; Liu *et al.*, 2012; Skjaervø & Røskaft, 2012; Manfredini & Breschi, 2013; Gillespie *et al.*, 2013; Bolund & Lummaa, 2016; Cinnirella *et al.*, 2017). The low number of children could be due to Hallstatt's particular environmental and economic characteristics. It is a small village enclosed between mountains and a lake, with limited

communication with neighbouring towns until well into the 19th century. The main economic source was work in the salt mine, and very little land was available for cultivation. Even so, for both religions, men had more children than women (4 vs 3 children) because widowed men increased their number of descendants by remarrying younger women and continuing to have children (8.58% of men versus 2.45% of married women two or more times) (Waynforth, 1998; Lahdenperä *et al.*, 2011; Maklakov & Lummaa, 2013; Pettay *et al.*, 2014; Gavrus-Ion *et al.*, 2017).

After 1800, Catholics and Protestants had fewer offspring and started and ended having children at earlier ages. This suggests that the Demographic Transition in Hallstatt could have started, since in the first phase of the Demographic Transition mortality decreases, and it is only in the second phase that fertility diminishes (Mason, 1997; Reher, 2011; Galor, 2012; Zavala de Cosio, 2014; Bolund *et al.*, 2015; Bolund & Lummaa, 2016). However, Protestants continued to have more offspring, a higher RS and a lower ABF than Catholics. These results are in line with those of other studies, which observed a reduction in fertility and an increase in longevity during and after the Demographic Transition in European populations (Frejka & Westoff, 2008; Reher, 2011; Bolund *et al.*, 2015; Bolund & Lummaa, 2016). McQuillan (2004) observed that, in France, Catholics were the initiators of the fertility decline, unlike Ireland, where Catholics still presented a higher fertility than Protestants after the Demographic Transition. Peri-Rotem (2016) found that Protestants had lower fertility than Catholics in Britain, but higher fertility in the Netherlands. Kemkes-Grottenthaler (2003), after analysing two populations in Germany, observed that Protestants married earlier, had shorter reproductive spans and stopped having children long before reaching menopause compared with Catholics, who maintained a natural fertility regime. To understand the differences among studies, it should be taken into account that fertility is population specific, being determined both by individual behaviour and by social, economic and cultural conditions (Kemkes-Grottenthaler, 2003; McQuillan, 2004; Peri-Rotem, 2016).

In the whole population of Hallstatt, during the 18th century, the birth rate of illegitimate children was lower than 1%, while during the 19th century the rate increased by over 10%, following the same dynamic as the rest of Austria. It was not just young women who had children out of wedlock, since there were also adultery cases and relationships after widowhood, and no differences were found between rich and poor women (Prioux, 1993; Kurz, 2002). In an attempt to understand the origin of the high number of illegitimate conceptions in Hallstatt, their seasonality was explored. For the whole population and both religions, the highest number of conceptions was observed in autumn and winter. In illegitimate children, however, a certain seasonality of conceptions was observed during spring and summer. As seasonality greatly depends on the relationship of populations with their environment (Hernández, 1994; Danubio *et al.* 2003; Grech *et al.* 2003; Kemkes-Grottenthaler, 2003; Fellman & Eriksson 2009), studies comparing legitimate and illegitimate conceptions have yielded discordant results (Lam & Miron, 1991; Esparza *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2003). Illegitimate child mortality, for both Catholics and Protestants, was similar to child mortality in the whole samples. Kurz (2002) affirmed that illegitimate children were widely accepted into families. A particular explanation for this could be that, in 1763, a restriction on weddings was introduced to decrease the birth rate, which lasted until 1921. The Hallstatt salt mine authorities obtained the right to grant 'permissions to marry', which were only given to those men who satisfied certain economic requirements. Individuals who were not involved in salt production could obtain permission from the Markt judge (Prioux, 1993; Urstöger, 2000). This need for a 'permission to marry' could have increased non-marital relationships. Due to the strict norms regarding extramarital relationships promoted by the Catholic Church (Thornton *et al.*, 1992; McQuillan, 2004; Quiazade *et al.*, 2017), the number of children born out of wedlock would be expected to be lower in Catholics than in Protestants. However, before 1800, the number of children born out of wedlock was higher in Catholics, but with a minimal difference. It was only after 1800 that the number of Protestant children born out of wedlock exceeded the number of Catholic children born out of wedlock (Fig. 1). It was also observed that

the number of illegitimate children (those born out of wedlock without a recognized father) was higher in Catholics than in Protestants, contrary to the recognized ones. Since the Protestant Church allowed marriage pacts that permitted non-marital sexual relations, the high number of recognized children was most likely due to broken commitments. Similar to the results obtained, Kemkes-Grottenthaler (2003) affirmed that in Germany, before and after 1800, Protestants showed a higher number of prenuptial conceptions, as premarital cohabitation had a greater acceptability. McQuillan (2004) observed a very low rate of extramarital childbearing in Catholics of Ireland, but the author assumed that in rural areas children born out of wedlock might have been falsely recorded as belonging to the young woman's parents.

In Hallstatt before 1850, famine due to harvest crises in wheat and potatoes, extreme summers and winters and inflation alternated with dysentery, smallpox and typhus outbreaks (Fig. 3; Kurz, 2002; Solà Soley, 2014). As a result, high values of MR<5 were observed, particularly in Catholics (>300‰). Similar values were also observed in Ostrobothnia (Finland) between 1792 and 1805, where the critical determinants were diet and hygiene (Moring, 1998). The observed differences between MR<5 for Catholics and Protestants in Hallstatt could be due to better conditions of Protestants for fighting against famine and infectious diseases because of a better nutritional status and hygiene. The famine crises that occurred between 1845 and 1850 deserve special attention, since this was a crucial moment in Hallstatt. Changes in salt mine management occurred and the lack of sensitivity of the authorities towards community, especially towards Protestants, increased (Kurz, 2002). An economic crisis, together with poor crops and subsequent inflation, mainly affected Protestants, prompting them to migrate to North America (Kurz, 2002). This whole situation resulted in a population decline, and consequently a decline in the number of children born in Hallstatt after 1850 (see Fig. 1).

After 1850, the economic and social conditions in Hallstatt improved due to the arrival of new revenue, mainly for the increase in tourism, so there were no more episodes of hunger. Nevertheless, there were still epidemics of cholera, smallpox and typhus (Kurz, 2002). As the second half of the century progressed, the differences between Catholics and Protestants were diluted due to socioeconomic and health improvements. However, a reduction in religiosity could also have contributed to these differences. This secularization has also been observed in other European regions, although the process was slow and did not affect all countries equally (McQuillan, 2004; Peri-Rotem, 2016).

The results of this study show differences in the living conditions between Catholics and Protestants that determined the extent to which religion influences fertility patterns through time. Other studies in European populations have found that religion is related with other social, cultural, economic and political factors (Kemkes-Grottenthaler, 2003; McQuillan 2004; Liczbinska 2009; Peri-Rotem 2016). Since economic information for Hallstatt's inhabitants was not available, further studies in different populations with different cultural conditions are needed to compare with the present findings.

Acknowledgements. The authors thank the authorities of the Hallstatt Parish for permission to access their demographical records.

Funding. This work was supported by the Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research (Gr. 7149) and 2017 SGR 1630 Grup de Recerca en Antropologia Biològica (GREAB).

Conflicts of Interest. The authors declare no conflict of interest to declare.

Ethical Approval. No ethical approval was required for this study.

References

- Avong HN (2001) Religion and fertility among the Atyp in Nigeria. *Journal of Biosocial Science* 33, 1–12.
- Bolund E, Hayward A, Pettay JE and Lummaa V (2015) Effects of the demographic transition on the genetic variances and covariances of human life-history traits. *Evolution* 69(3), 747–755.

- Bolund E and Lummaa V** (2016) The effects of resource availability and demographic transition on the genetic correlation between number of children and grandchildren in humans. *Heredity*, 1–7.
- Bruckner TA, Helle S, Bolund E and Lummaa V** (2015) Culled males, infant mortality and reproductive success in a pre-industrial Finish population. *Proceeding of Royal Society of London B* **282**, doi.org/10.1098/rspb.2014.0835
- Cinnirella F, Klemp M and Weisdorf J** (2017) Malthus in the bedroom: birth spacing as birth control in pre-transition England. *Demography* **54**(2), 413–436.
- Courtiol A, Pettay JE, Jokela M, Rotkirch A and Lummaa V** (2012) Natural and sexual selection in a monogamous historical human population. *PNAS* **109**(21), 8044–8049.
- Danubio ME, Di Donato L, Vecchi F and Coppa A** (2003) Natality and the changing pattern of seasonality of births in the province of Teramo (Abruzzo, Italy: 1500–1871). *Journal of Biosocial Science* **35**, 321–334.
- Edwards JH** (1961) The recognition and estimation of cyclic trends. *Annals of Human Genetics* **25**, 83–87.
- Esparza M, Hernández M, García-Moro C, Toja DI and Font J** (2003) Estacionalidad matrimonial en el Delta del Ebro. In Aluja MP *et al.* (eds) *Antropología y biodiversidad*, Vol. 2. Edicions Bellaterra, Bellaterra.
- Esparza M, Martínez-Abadías N, Sjøvold T, González-José R and Hernández M** (2015) Comparison between inbreeding analyses methodologies. *Collegium Antropologicum* **39**(4), 843–846.
- Fellman J and Eriksson AW** (2009) Temporal and regional variations in the seasonality of births in Aland (Finland), 1653–1950. *Biodemography and Social Biology* **55**, 103–112.
- Feys J** (2016) Nonparametric tests for the interaction in two-way factorial designs using R. *The R Journal* **8**(1), 367–378.
- Franzoni Lobo J, Aldaz-Velez E and Collado-Miranda ME** (2000) Cambio en los patrones reproductivos en una comunidad rural. *Perinatología Y Reproducción Humana* **14**, 133–142.
- Frejka T and Westoff CF** (2008) Religion, religiousness and fertility in the US and in Europe. *European Journal of Population* **24**, 5–31.
- Galor O** (2012) The demographic transition: causes and consequences. *Cliometrica* **6**, 1–28.
- Gavrus-Ion A, Sjøvold T, Hernández M, González-José R, Esteban Torné ME, Martínez-Abadías N and Esparza M** (2017) Measuring fitness heritability: life history traits versus morphological traits in humans. *American Journal of Physical Anthropology* **164**, 321–330.
- Gillespie DOS, Rusell AF and Lummaa V** (2013) The effect of maternal age and reproductive history on offspring survival and lifetime reproduction in preindustrial humans. *Evolution* **67**(7), 1964–1974.
- Grech V, Savona-Ventura C, Agius-Muscat H and Janulova L** (2003) Seasonality of births is associated with seasonality of marriages in Malta. *Journal of Biosocial Science* **35**, 95–105.
- Henry L** (1976) *Demografía*. Labor Universitaria, Barcelona.
- Hernández M** (1994) Estacionalidad de los nacimientos en Cataluña. Determinantes biológicos, demográficos y sociales. In Bernis C *et al.* (eds) *Biología de las poblaciones humanas: problemas metodológicos e interpretación ecológica*. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, pp. 465–477.
- Hernández M, García-Moro C, Toja DI, Esparza M, Font J and González R** (2003) Estacionalidad de los nacimientos en Tortosa (Baix Ebre) en el siglo XIX. *Biodemografía*, 280–287.
- Huijts T and Kraaykamp G** (2011) Religious involvement, religious context, and self-assessed health in Europe. *Journal of Health and Social Behavior* **52**(1), 91–106.
- Kemkes-Grottenthaler A** (2003) More than a leap of faith: the impact of biological and religious correlates on reproductive behavior. *Human Biology* **75**(5), 705–727.
- Kruger DJ and Nesse RM** (2006) An evolutionary life-history framework for understanding sex differences in human mortality rates. *Human Nature* **17**(1), 74–97.
- Kurz M** (2002) *Kammergut-Jammergut? Die demographischen strkturen des Salzkammergutes von 1600 bis 2000 mit besonderer Berücksichtigung von Bad Goisern*. Salzburg Universität, Salzburg.
- Lahdenperä M, Lummaa V and Rusell AF** (2011) Selection on male longevity in a monogamous human population: late-life survival brings no additional grandchildren. *Journal of Evolutionary Biology* **24**, 1053–1063.
- Lam DA and Miron JA** (1991) Seasonality of births in human populations. *Social Biology* **38**(1–2), 51–78.
- Liczbinska G** (2009) Infant and child mortality among Catholics and Lutherans in nineteenth century Poznan. *Journal of Biosocial Science* **41**, 661–683.
- Liu J and Lummaa V** (2011) Age at first reproduction and probability of reproductive failure in women. *Evolution and Human Behavior* **32**, 433–443.
- Liu J and Lummaa V** (2014) An evolutionary approach to change of status–fertility relationship in human fertility transition. *Behavioral Ecology* **25**(1), 102–109.
- Liu J, Rotkirch A and Lummaa V** (2012) Maternal risk of breeding failure remained low throughout the demographic transitions in fertility and age at first reproduction in Finland. *Plos One* **7**(4), e34898.
- Lucas RE** (2004) *Lectures on Economic Growth*. Harvard University Press, Cambridge.
- McGregor P and McKee P** (2016) Religion and fertility in contemporary Northern Ireland. *European Journal of Population* **32**, 599–622.

- McQuillan K (2004) When does religion influence fertility? *Population and Development Review* 30(1), 25–56.
- Maklakov AA and Lummaa V (2013) Evolution of sex differences in lifespan and aging: causes and constraints. *Bioessays* 35, 717–724.
- Manfredini M and Breschi M (2013) Living arrangements and the elderly: an analysis of old-age mortality by household structure in Casalguidi, 1819–1859. *Demography* 50(5), 1593–1613.
- Martínez-Abadías N (2005) *Evolutionary Patterns of Human Skull. A Quantitative Genetic Analysis of Craniofacial Phenotypic Variation*. University of Barcelona, Barcelona.
- Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M and Hernández M (2009) Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *Journal of Anatomy* 214, 19–35.
- Mason KO (1997) Explaining fertility transitions. *Demography* 34(4), 443–454.
- Moreau C, Trussell J and Bajos N (2013) Religiosity, religious affiliation, and patterns of sexual activity and contraceptive use in France. *European Journal of Contraception and Reproductive Health Care* 18, 168–180.
- Moring B (1998) Motherhood, milk, and money. Infant mortality in pre-industrial Finland. *Social History of Medicine* 11(2), 177–196.
- Naveed A and Wang C (2018) Can religion explain cross-country differences in inequality? A global perspective. *Social Choice and Welfare* 50, 481–518.
- Pascual J, García-Moro C and Hernández M (2000) Non-seasonality of births in Tierra del Fuego (Chile). *Annals of Human Biology* 27(5), 517–524.
- Peri-Rotem N (2016) Religion and fertility in Western Europe: trends across cohorts in Britain, France and the Netherlands. *European Journal of Population* 32, 231–265.
- Pettay JE, Rotkirch A, Courtiol A, Jokela M and Lummaa V (2014) Effects of remarriage after widowhood on long-term fitness in a monogamous historical human population. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68, 135–143.
- Pison G (2010) Child mortality reduction: a contrasting picture across the world. *Population and Societies* 463.
- Prioux F (1993) Aspects régionaux des transformations familiales en Europe. *Population* 3, 711–734.
- Quiamzade A, Sommet N, Burgos Laborde J, L'Huillier JP and Guiso L (2017) I Will Put My Law in Their Minds: social control and cheating behavior among Catholics and Protestants. *Journal for the Scientific Study of Religion* 56(2), 365–382.
- Reher DS (2011) Economic and social implications of the Demographic Transition. *Population and Development Review* 37, 11–33.
- Rowthorn R (2011) Religion, fertility and genes: a dual inheritance model. *Proceeding of Royal Society of London B* 278, 2519–2527.
- Rychtaríková J (2001) Infant and child mortality: Central and Eastern Europe. In Smelsen NJ and Baltes PB (eds) *International Encyclopedia of the Social and Behavioral Sciences* 11, 7393–7398.
- Schoumaker B (2017) Across the world, is men's fertility different from that of women? *Population and Societies* 548.
- Scott S and Duncan CJ (2000) Interacting effects of nutrition and social class differentials on fertility and infant mortality in a pre-industrial population. *Population Studies* 54, 71–87.
- Sjøvold T (1984) A report on the heritability of some cranial measurements and non-metric traits. In van Vark GN and Howells WW (eds) *Multivariate Statistical Methods in Physical Anthropology*. Reidel Publishing Company, Dordrecht, pp. 223–246.
- Sjøvold T (1995) Testing assumptions for skeletal studies by means of identified skulls from Hallstatt, Austria. In Saunders S and Herring A (eds) *Grave Reflections: Portraying the Past through Cemetery Studies*. Canadian Scholars Press Inc., Toronto, pp. 241–581.
- Skjærø GR and Røskaft E (2012) Early conditions and fitness: effect of maternal parity on human life-history traits. *Behavioral Ecology* 24(2), 334–341.
- Solà Soley M (2014) Anàlisi de l'estacionalitat en la població de Hallstatt (Àustria) i de la mortalitat infantil per als anys 1630–1906. Master's thesis, University of Barcelona, Barcelona.
- Stolzenberg RM, Blair-Loy M and Waite LJ (1995) Religious participation in early adulthood: age and family life cycle effects on church membership. *American Sociological Review* 60(1), 84–103.
- Störmer C and Lummaa V (2014) Increased mortality exposure within the family rather than individual mortality experiences triggers faster Life-History strategies in Historic Human Populations. *Plos One* 9, e83633.
- Tavares AI (2017) Infant mortality in Europe, socio-economic determinants based on aggregate data. *Applied Economics Letters* 24(21), 1588–1596.
- Thornton A, Axinn WG and Hill DH (1992) Reciprocal effects of religiosity, cohabitation, and marriage. *American Journal of Sociology* 98(3), 628–651.
- Urstöger HJ (2000) *Hallstatt-Chronik. Von den Anfängen bis zu Jahr 2000*. Verlag des Musealvereins Hallstatt, Hallstatt.
- Waynforth D (1998) Fluctuating asymmetry and human male life-history traits in rural Belize. *Proceeding of Royal Society of London B* 265, 1497–1501.

- Wobbrock JO, Findlater L, Gergle D and Higgins JJ** (2011) The aligned rank transform for nonparametric factorial analyses using only anova procedures. *Proceedings of the 2011 Annual Conference on Human Factors in Computing Systems – CHI '11*, doi.org/10.1145/1978942.1978963.
- Zavala de Cosío ME** (2014) La transición demográfica en México (1895–2010). In Rabell C (ed.) *Los Mexicanos. Un balance del cambio demográfico*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México, pp. 80–114.

Cite this article: Gavrus-Ion A, Sjøvold T, Hernández M, González-José R, Martínez-Abadías N, Esteban Torné ME, and Esparza M. Religion and fertility patterns: comparison of life history traits in Catholics and Protestants, Hallstatt (Austria) 1733–1908. *Journal of Biosocial Science*. <https://doi.org/10.1017/S0021932020000243>

INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL, CULTURAL AND LIFE HISTORY RELATED FACTORS ON INFANT SURVIVAL IN A EUROPEAN PRE-INDUSTRIAL POPULATION

Alina Gavrus-Ion^{1,5}, Torstein Sjøvold², Miguel Hernández¹, María Esther Esteban Torné^{1,3,5}, Mireia Esparza^{4,5}

¹ *Section of Zoology and Biological Anthropology, Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences, University of Barcelona, Barcelona, Spain.*

² *Osteology Unit, Stockholm University, Sweden.*

³ *Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBIO), University of Barcelona, Barcelona, Spain.*

⁴ *Biological Anthropology Unit, Department of Animal Biology, Vegetal Biology and Ecology, Universitat Autònoma de Barcelona, Spain.*

⁵ *GREAB Grup de Recerca en Antropologia Biològica*

Influencia de los factores ambientales, culturales y relacionados con la historia de vida en la supervivencia infantil en una población europea preindustrial

La mortalidad infantil es un indicador demográfico directamente relacionado con el nivel socioeconómico y de salud de una población. Las principales causas de mortalidad infantil se pueden agrupar en causas endógenas y exógenas. En las poblaciones actuales, la influencia de factores exógenos en la supervivencia infantil ha disminuido gracias a la mejora de la atención médica y al control de las condiciones sanitarias y ambientales. Sin embargo, en los países en vías de desarrollo los factores exógenos aún afectan la mortalidad infantil. Diferentes autores determinaron que la supervivencia de los infantes en países de bajos ingresos se ve comprometida por la supervivencia de la madre, las enfermedades infecciosas (principalmente respiratorias y gastrointestinales), la desnutrición o la ausencia de lactancia materna y sexo del recién nacido, entre otros. De manera similar, diferentes estudios en poblaciones preindustriales observaron que factores como la edad de la madre al parto, el sexo del recién nacido, la paridad, el orden de los nacimientos o un intervalo intergenésico corto también pueden afectar la supervivencia durante el primer año de vida.

La disponibilidad de información demográfica multigeneracional de más de 300 años (del siglo XVII al XX) de una población europea (Hallstatt, Austria) nos ha permitido analizar la influencia de diferentes factores relacionados con la historia de vida y factores ambientales y culturales en la mortalidad infantil a lo largo del tiempo.

Además, evaluar la influencia de factores relacionados con la historia de vida sobre la mortalidad a edades tempranas en poblaciones históricas, podría informar sobre la capacidad de respuesta a las presiones ambientales de una población. Dado que los niveles más altos de mortalidad ocurren alrededor del nacimiento y hasta el primer año de vida, tanto en poblaciones históricas como en vías de desarrollo, estimar el efecto ambiental sobre la supervivencia infantil, antes y durante la transición demográfica, podría crear una plataforma para predecir la probabilidad de supervivencia hasta el primer año de vida en poblaciones con condiciones similares.

Por lo tanto, el objetivo principal de este trabajo ha sido evaluar el riesgo de muerte de los niños hasta un año analizando la influencia de factores ambientales y relacionados con la historia de vida en la supervivencia de los niños.

La muestra analizada incluyó 9086 niños nacidos en Hallstatt entre 1602 y 1908. Solo se incluyeron en este estudio aquellos niños cuya fecha de fallecimiento (edad) o cuya fecha de matrimonio o información sobre descendencia se conocía (prueba de haber superado el primer año de vida). Para alcanzar el objetivo propuesto, se tuvieron en cuenta las siguientes variables: sexo, paridad, cohorte de nacimiento, intervalo intergenésico (II), edad de la madre al parto (AMB), número de hermanos por parte de madre (SM), supervivencia de la madre (MS), presencia de crisis de mortalidad al nacer, religión y legitimidad. Para determinar la influencia de estas variables en la supervivencia infantil, se aplicó el Modelo de Riesgo Proporcional de Cox. Posteriormente, se estimó la interacción entre las variables significativas mediante el Análisis Multivariante de Cox. Las curvas de supervivencia se obtuvieron mediante el método de Kaplan-Meier. Los análisis estadísticos se realizaron con R.

Como era de esperar, la supervivencia de la madre fue el factor con mayor influencia en la supervivencia de los niños, ya que la muerte de la madre aumentó el riesgo de morir antes del primer año de vida en un 3,13. Durante este período de la vida, los bebés dependen por completo de la madre y la pérdida de la madre implica una reducción en su cuidado y la ausencia de lactancia. Durante los primeros meses de vida, la leche materna es el alimento vital para los bebés y su carencia compromete su salud y supervivencia.

Nacer niño aumentó en un 1,23 el riesgo de morir antes del primer año de vida. Las diferencias de género en la supervivencia al primer año de vida podrían deberse al

impacto de las hormonas sexuales en el sistema inmunológico que pueden llevar a una mayor vulnerabilidad de los niños a las enfermedades infecciosas. Asimismo, un intervalo intergenésico inferior a 2 años también provocó una mayor mortalidad infantil. Un II corto está relacionado con el cese de la lactancia, que afecta directamente la supervivencia del primer lactante, pero también puede generar una situación de competencia entre hermanos por recursos o cuidados maternos.

En nuestra población, la religión también fue relevante, ya que pertenecer a una familia protestante redujo el riesgo de morir antes de llegar al primer año de vida en un 26%. Desde una perspectiva prosaica, las diferencias entre religiones pudieron implicar diferencias a nivel socioeconómico, sanitario e higiénico. Dado que no disponemos de información económica para los habitantes de Hallstatt, nuestros resultados indican que los protestantes podrían haber disfrutado de mejores condiciones de vida. Mejores condiciones sanitarias e higiénicas durante el parto en protestantes podrían implicar una mayor supervivencia infantil especialmente durante el primer mes de vida. Además, un mejor acceso a los alimentos implicaría una mejor alimentación de las madres protestantes durante el embarazo y la lactancia. La duración de la lactancia materna y otras características relacionadas con la crianza también podrían diferenciar entre familias católicas y protestantes. Sin embargo, estas características son difíciles de cuantificar en poblaciones históricas.

Por otro lado, la presencia de crisis de mortalidad durante el año de nacimiento también comprometió la supervivencia infantil, ya que los niños nacidos en años de crisis tuvieron un 71% de probabilidad de morir antes de alcanzar al primer año de vida. Las hambrunas y las enfermedades infecciosas afectarían tanto al niño como a la madre, ya que la dieta y el estado de salud de la madre durante el embarazo y la lactancia podrían afectar a los recién nacidos. Tras el cese de la lactancia materna, los niños entran en contacto con el entorno y la mala nutrición y la falta de agua potable durante los primeros años de vida son cruciales para su desarrollo físico. Además, la falta de higiene y la exposición a enfermedades infecciosas alteran el crecimiento óptimo del niño y aumentan la probabilidad de morir.

Si bien en las sociedades modernas las condiciones ambientales son más constantes y predecibles y cuentan con una atención médica avanzada, nuestros hallazgos podrían servir como una plataforma para comprender la supervivencia de los niños en otras

poblaciones con condiciones similares, como países en vías de desarrollo o países que están pasando la transición demográfica y/o epidemiológica. En países con condiciones ambientales fluctuantes, los niños son más sensibles a los cambios en la nutrición y el acceso a los alimentos, a los cambios en las condiciones higiénicas y sanitarias, los brotes de enfermedades infecciosas y la variabilidad de las condiciones culturales y socioeconómicas.

Nuestros resultados subrayan el papel fundamental de la presencia de la madre en la supervivencia de los niños al primer año de vida. La madre es un elemento importante en la supervivencia del niño, ya que su presencia y su estado nutricional y de salud durante el embarazo y la lactancia son factores esenciales durante el primer año de vida del niño. Otros factores relacionados con la historia de vida, como el sexo y el intervalo intergenésico también son importantes, aunque su influencia sea menor. El papel de las crisis de mortalidad y de la religión también fue relevante en nuestra población. La religión en Hallstatt podría ser un indicador del estatus socioeconómico.

Influence of environmental, cultural and life history related factors on infant survival in a European pre-industrial population

Alina Gavrus-Ion^{1,5}, Torstein Sjøvold², Miguel Hernández^{1,5}, María Esther Esteban Torné^{1,3,5*}, Mireia Esparza^{4,5*}

¹ *Section of Zoology and Biological Anthropology, Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences, University of Barcelona, Barcelona, Spain.*

² *Osteology Unit, Stockholm University, Sweden.*

³ *Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBIO), University of Barcelona, Barcelona, Spain.*

⁴ *Biological Anthropology Unit, Department of Animal Biology, Vegetal Biology and Ecology, Universitat Autònoma de Barcelona, Spain.*

⁵ *GREAB Grup de Recerca en Antropologia Biològica*

* Corresponding authors: mesteban@ub.edu (MEET) and mireia.esparza@uab.cat (ME)

Short title: Influence of life history factors on infant survival

Abstract

Objectives

Infant mortality is a demographic indicator directly related to the socio-economic and health status of a population. The availability of multigenerational demographic information for more than 300 years from Hallstatt (Austria) allowed us to analyse the influence of different environmental, cultural and life history related factors on infant mortality over time.

Materials and Methods

The influence of life history and environmental factors on infant survival was estimated in 9086 children born between 1602 and 1908 through Cox Proportional Hazard Model and Multivariate Cox Analysis.

Results

The variables that most influenced child's mortality were mother's survival (HR 3.13; CI95% 2.43-4.03; $p < 0.001$), sex (HR 1.23; CI95% 1.11-1.37; $p < 0.001$), religion (HR 0.74; CI95% 0.64-0.86; $p < 0.001$), interbirth interval (HR 0.74; CI95% 0.68-0.80; $p < 0.001$) and mortality crises at birth (HR 0.71; CI95% 0.61-0.82; $p < 0.001$).

Discussion

Our results underline the critical role of mother's survival on child's survival at 1 year, and to a lesser degree other life history factors such as sex, and interbirth interval and environmental factors as mortality crises and religion.

Keywords: infant survival, environmental effect, life history factors, cultural factors

Introduction

Infant mortality is a demographic indicator directly related to the socio-economic and health status of a population (Scott and Duncan 2000; Muñoz-Tudurí 2005; Liczbińska 2009; Aksan and Chakraborty 2014). Main causes of infant mortality can be grouped into endogenous and exogenous reasons (Muñoz-Tudurí 2005). Endogenous causes are more common during the first month of life and are related mainly to biologic factors (i.e. congenital malformations) but also to the conditions during the pregnancy and childbirth (Scott and Duncan 2000; Rychtaríková 2001; Nenko et al. 2018). On the other hand, exogenous causes are mainly environmental factors (cultural, socio-economic, sanitary and health related factors) (Scott and Duncan 2000; Muñoz-Tudurí 2005; Muñoz-Tudurí and García-Moro 2008). In current populations, the influence of exogenous factors on infant survival has declined thanks to the improvement in medical care and to the control of sanitary and environmental conditions (Bengtsson and Dribe 2010; Aksan and Chakraborty 2014). However, in developing countries exogenous factors still affect the infant mortality (Aksan and Chakraborty 2014). Different authors assessed that infants' survival in low-income countries is compromised by mother's survival (Moucheraud et al. 2015; Scott et al. 2017), infectious disease (mainly respiratory and gastrointestinal diseases) (Becher et al. 2004; Ceesay et al. 2015; Liang et al. 2018; Sanyang 2019), malnutrition and absence of breastfeeding (Becher et al. 2004; Moucheraud et al. 2015; Motsa et al. 2016; Liang et al. 2018) and sex of the newborn (Scott et al. 2017), among others. Similarly, in pre-industrial populations prior to the epidemiological and demographic transition, infant survival was affected by both endogenous and exogenous factors (Scott and Duncan 2000; Muñoz-Tudurí 2005; Bengtsson and Dribe 2010; Volk and Atkinson 2013).

Poor nutritional status of the mother during pregnancy and breastfeeding are of crucial importance for infant growth and development (Scott and Duncan 2000; Aksan and Chakraborty 2014; Nenko et al. 2018). Moreover, poor hygienic and sanitary conditions at delivery may also compromise the survival of the newborn (Scott and Duncan 2000; Muñoz-Tudurí 2005; Volk and Atkinson 2013). Early childbearing age, especially during adolescence, is associated with an increased risk of experiencing pre-term delivery due to immature pelvic architecture, or even death during childbirth (Muñoz-Tudurí 2005; Gillespie et al. 2013; Hendrie et al. 2014). Gillespie et al. (2013), analyzing a preindustrial Finish population, observed an increase of first child mortality in younger mothers. Hendrie et al. (2014) after analyzing several groups of women with different ages at first reproduction concluded that the optimum age for the first childbirth was 10 years after the onset age of menarche. A late maternal age, beyond 40 years, can lead to complications during the fetal and perinatal period and is associated with an increased risk of chromosomopathies, especially aneuploidies. In addition, older mothers also have a higher risk of suffering from diseases such as diabetes, hypertension or heart disease that can compromise the childbirth. Fetal death or pre-term delivery are also more frequent (Beise and Volland 2002; Liu and Lummaa 2011; Gillespie et al. 2013; Hendrie et al. 2014). Liu and Lummaa (2010) observed that, in pre-industrial Finland, women with an age of first reproduction beyond 35 years had a reduced number of children and their survival until reproductive ages was lower.

The sex of the newborn can also affect the survival during the first year of life, with girls being more likely to survive than boys (Beise and Volland 2002; Kruger and Nesse 2006; Muñoz-Tudurí and García-Moro 2007; Bengtsson and Dribe 2010; Bruckner et al. 2014; Susana Scott et al. 2017). Parity or the order of birth could also influence the survival of the child, since first parities were related to higher mortality (Scott and Duncan, 2000; Gillespie et al. 2008, 2013). Those children born seventh or higher showed less survival to 15 years.

The increased risk of infant mortality of high parities was associated to the competence for the resources, especially in the poorest families. Likewise, a short intergenic interval could also affect infant survival (Scott and Duncan 2000; Cinnirella et al. 2017). Cinnirella et al. (2017) found that short interbirth intervals could also be due to differences in breastfeeding practices, since rich mothers from England (1540-1850) could afford to pay a wet nurse. On the other hand, the death of the child could also accelerate the timing of the next conception (Cinnirella et al. 2017).

The availability of multigenerational demographic information for more than 300 years (from 1602 to 1908) from a European population (Hallstatt, Austria) allows us to analyze the influence of different environmental, cultural and life history related factors on infant mortality over time. In addition, assessing the influence of factors related to the child and to mother on the mortality at early ages in historical populations could create a framework for the capacity of response to environmental pressures of a population. Given that the highest levels of mortality occur around birth and until the first year of life, both in historical and in developing populations (Scott and Duncan 2000; Beise and Volland 2002; Muñoz-Tudurí 2005; Bengtsson and Dribe 2010; Volk and Atkinson 2013; Scott et al. 2017), estimating the environmental effect on infant survival could help to predict the probability of survival until the first year of life in populations with similar conditions.

Within this frame, the main objective of this work has been to evaluate the risk of children to die up to 1 year analyzing the influence of environmental and life history related factors on infants' survival.

Materials and methods

Population

Hallstatt village is located south-east of Salzburg (Austria) and it was considered as an isolated village until the end of 19th century, when the old footpaths were replaced by a road in 1875 (Sjøvold 1987). Nevertheless, inbreeding was almost non-existent (Sjøvold 1995; Esparza et al. 2015), since Hallstatt experienced a substantial index of emigration (Sjøvold 1987, 1995). Sjøvold (1995) calculated that at least one third of those born in Hallstatt are missing from the death records. Reasons for emigrating were marriages, employment or both. Marriages in another village were more common among women, while most men emigrated for work (Sjøvold 1995). The main economic activity was salt mining and the main religion was Catholicism, which have usually outnumbered Protestants (Martínez-Abadías 2005; Esparza et al. 2015). Other demographic traits were the high rate of illegitimate children and the high child mortality (Prioux 1993; Kurz 2002; Martínez-Abadías 2005; Gavrus-Ion et al. 2020). The rate of illegitimate children reached as much as 30% in Hallstatt in 1850. Even so, these levels were similar to the surrounding regions (Prioux 1993; Kurz 2002; Martínez-Abadías 2005). On the other hand, child mortality (under 5 years) between 1770 and 1890 ranged between 274 and 518 ‰ in Catholics and between 170 and 615 ‰ in Protestants. Famine and infectious diseases were the main causes of child mortality. In any case, child mortality was similar for legitimate and illegitimate children (Gavrus-Ion et al. 2020).

Data record

Genealogies were rebuilt using data from the Catholic (1602-1900) and Protestant (1783-1906) parish records of births, marriages and deaths. Catholic genealogies included a total of 18,134 individuals representing fourteen generations with first to fourth degree familial relationships covering a time span from 1507 to 1906 (Martínez-Abadías et al. 2009).

Protestant genealogies included a total of 4,176 individuals representing 6 generations with first to fourth degree familiar relationships with a temporal span from 1733 to 1908. From 1781 to 1848 Protestant were enabled to celebrate baptisms, marriages and funerals, and their congregation had to register both at the Protestant and the Catholic parishes (Martínez-Abadías 2005; Esparza et al. 2015; Gavrus-Ion et al. 2020). After this date, both churches had their own records. Once obtained the Protestant genealogies, these were excluded from the Catholic database (Gavrus-Ion et al. 2020). The analyzed sample included 9086 children born between 1602 and 1908. Only those children whose date of death (age) or whose date of marriage or offspring information was known (proof of having survived the first year of life) were included in this study.

Variables

Life history variables reconstructed from genealogies are defined in Supporting Information Table 1. These variables can be grouped into those related to: a) child's life history: sex, parity, birth cohort, and interbirth interval (II); b) mother's life history: mother's survival (MS), age of mother at birth (AMB), number of siblings by mother (SM); and finally c) environmental and cultural characteristics of Hallstatt population: mortality crises at birth, religion, and legitimacy.

Statistical analysis

All children up to 15 years were censored at time of death. Kaplan-Meier survival curves were estimated comparing maternal vital status as well as for the other variables cited above.

In order to determine the influence of variables on infant survival, a Cox Proportional Hazard Model was applied (Therneau and Grambsch 2000). Child's survival time was analyzed from birth to 1 year. All statistical analyses were performed using the survival and the survminer

packages packages of R (Therneau and Grambsch 2000). $P < 0.05$ (unadjusted p value) was considered statistically significant.

Results

Descriptive information of the sample by child's vital status at 1 year of life is described in Table 1. The percentage of children who died until 1 year of life was almost 29%.

Table 1. Characteristics by child's vital status.

Characteristics	Total N	Alive		Died < 1 year	
		N	%	N	%
Total	9086	6488	71.41	2598	28.59
Birth cohort					
1602-1624	121	87	71.90	34	28.10
1625-1649	313	213	68.05	100	31.95
1650-1674	468	375	80.13	93	19.87
1675-1699	673	524	77.86	149	22.14
1700-1724	1040	718	69.04	322	30.96
1725-1749	950	671	70.63	279	29.37
1750-1774	942	631	66.99	311	33.01
1775-1799	965	619	64.15	346	35.85
1800-1824	1162	842	72.46	320	27.54
1825-1849	923	688	74.54	235	25.46
1850-1874	801	619	77.28	182	22.72
1875-1908	728	501	68.82	227	31.18
Mortality crises at birth					
Yes	1595	1033	64.76	562	35.24
No	7491	5455	72.82	2036	27.18
Sex					
Women	4287	3246	75.72	1041	24.28
Men	4568	3242	70.97	1326	29.03
Unknown [†]	211			211	100.00
Religion					
Catholics	6870	4767	69.39	2103	30.61
Protestants	2216	1721	77.66	495	22.34
SM[‡]					
0	491	372	75.76	119	24.24
1	633	460	72.67	173	27.33
2	810	615	75.93	195	24.07
3	954	684	71.70	270	28.30
4	1119	832	74.35	287	25.65
5+	5071	3519	69.39	1552	30.61

Parity						
	1 st	2218	1596	71.96	622	28.04
	2 nd	1722	1270	73.75	452	26.25
	3 rd	1393	1029	73.87	364	26.13
	4 th	1076	770	71.56	306	28.44
	5 th	859	627	72.99	232	27.01
	6 th +	1818	1196	65.79	622	34.21
II						
	< 2 yrs	4994	3399	68.06	1595	31.94
	2-4 yrs	3672	2774	75.54	898	24.46
	> 4 yrs	420	315	75.00	105	25.00
Legitimacy						
	Yes	8864	6365	71.81	2499	28.19
	No	222	123	55.41	99	44.59
AMB						
	< 20 yrs	185	121	65.41	64	34.59
	20-30 yrs	3593	2599	72.34	994	27.66
	30-40 yrs	4087	2883	70.54	1204	29.46
	> 40 yrs	958	659	68.79	299	31.21
MS						
	Alive	6541	4695	71.78	1846	28.22
	Dead	134	44	32.84	90	67.16

[†] They died shortly after delivery.

^{*} SM represents the number of siblings by mother, that is the number of offspring by mother minus 1. In this sense, 0 means the mother had only 1 child, 1 means that the mother had 2 children, and so on.

AMB, Age of Mother at Birth; II, Interbirth Interval; MS, Mother's Survival at 1 year; N, sample size; SM, Number of Siblings by Mother.

Cox Proportional Hazard Model

Results from the Cox Proportional Model showed that all variables were significant, except for birth cohort and AMB (Table 2). Even so, the most influent variables on infant survival were mother's survival (HR 3.3, CI95% 2.7-4.1, $p < 0.001$), legitimacy (HR 1.8, CI95% 1.5-2.3, $p < 0.001$), sex (HR 1.2, CI95% 1.1-1.4, $p < 0.001$), II (HR 0.8, CI95% 0.7-0.8, $p < 0.001$), mortality crises at birth (HR 0.7, CI95% 0.7-0.8, $p < 0.001$) and religion (HR 0.7, CI95% 0.6-0.8, $p < 0.001$).

Table 2. Variables influence on infant survival (Cox Proportional Hazard Model).

Variables	Beta	HR	CI95%	Wald Test	P
MS, dead mother	1.20	3.3	2.7-4.1	120.0	<0.001
Legitimacy, illegitimate child	0.61	1.8	1.5-2.3	36.0	<0.001
Sex, male	0.22	1.2	1.1-1.4	28.0	<0.001
SM	0.05	1.1	1.0-1.1	17.0	<0.001
Parity	0.05	1.0	1.0-1.1	18.0	<0.001
AMB	0.05	1.0	1.0-1.1	2.9	0.087
Birth cohort	0.01	1.0	0.9-1.0	0.7	0.400
II	-0.29	0.8	0.7-0.8	67.0	<0.001
Mortality crises at birth, absence	-0.31	0.7	0.7-0.8	42.0	<0.001
Religion, Protestant	-0.36	0.7	0.6-0.8	51.0	<0.001

AMB, Age of Mother at Birth; CI95%, Confidence Interval 95%; HR, Hazard Ratio; II, Interbirth Interval; MS, Mother's Survival; SM, Number of Siblings by Mother.

Multivariate Cox Analysis

After applying the Multivariate Cox Analysis using only the variables of Table 2 with a HR different from zero, legitimacy failed to be significant ($p = 0.192$). Mother's survival, sex, religion, II, and mortality crises indicated a strong relationship with the child's risk of death until the first year of life (Table 3).

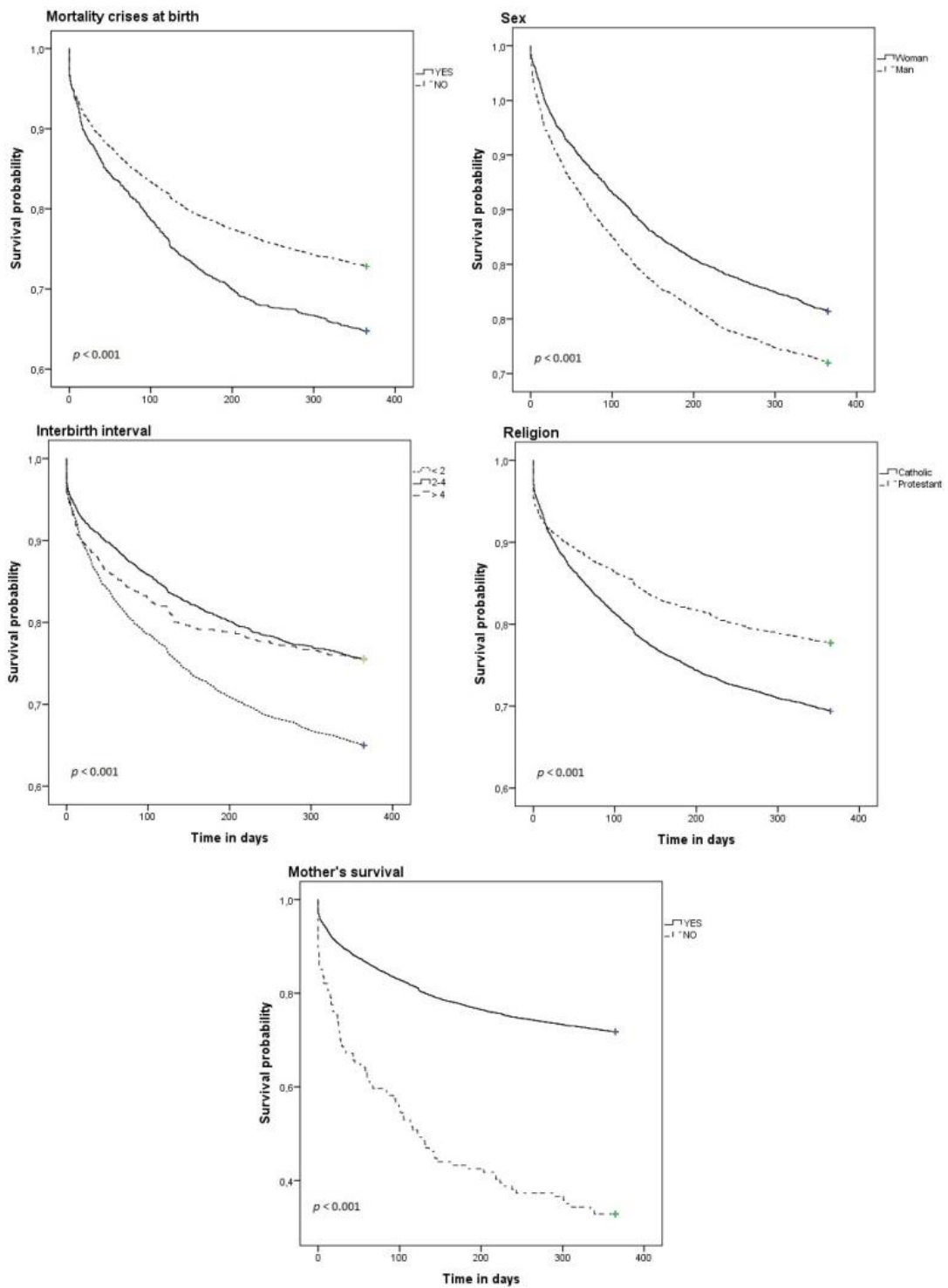
Table 3. Variables influence on infant survival (Multivariate Cox Analysis).

Variable	HR	CI95%	P
MS	3.13	2.43-4.03	<0.001
Legitimacy	1.46	0.83-2.58	0.192
Sex	1.23	1.11-1.37	<0.001
Religion	0.74	0.64-0.86	<0.001
II	0.74	0.68-0.80	<0.001
Mortality crises at birth	0.71	0.61-0.82	<0.001
Likelihood ratio test	170.00	p<0.001	
Wald test	190.20	p<0.001	
Score (logrank) test	200.00	p<0.001	

CI95%, Confidence Interval 95%; HR, Hazard Ratio; II, Interbirth Interval; MS, Mother's Survival.

Kaplan-Meier Survival Curves are shown in Figure 1. Presence of mortality crises at birth, being a male, being catholic, an II shorter than 2 years and death of mother are risk factors for infants during the first year of life.

Figure 1. Kaplan-Meier Survival Curves



Discussion

Assessing the influence of different environmental, cultural and life history related factors on infant mortality in historical periods such the one studied here could inform about the probability of infant survival and the capacity of response of modern populations under similar conditions. Our results showed that mother's survival is the most influencing variable on infant survival, but other variables such as sex and some socioeconomic factors also contributed to explain infant's death in Hallstatt (Table 3).

As expected, mother's survival was the factor with greater influence on infants' survival since mother's death increased the risk of dying before the first year of life by 3.13 (Table 3; Fig 1). During this period of life, infants are entirely dependent on mother. Maternal loss results in reduced childcare and no breastfeeding. During the first months of life, breast milk is the vital nutrition for infants and its lack compromises their health and survival. Scott and Duncan (2000) found out that differences in exogenous infant mortality between pre-industrial English social classes were related to the duration of breast-feeding before the use of wet-nursing and before the access to supplementary feeding. On the other hand, maternal care is of utmost importance to guarantee the infants' survival. When maternal care is lacking, other relatives, such as father or grandmothers could replace it. However, studies in historical populations assessed that this was not always true (Beise and Voland 2002; Chapman et al. 2019). Beise and Voland (2002) estimated that having paternal grandmother was even more harmful for a child than having none; and Chapman et al. (2019) observed that the presence of any grandmother in the family home, especially if they were over 70 years of age, can have a negative influence, since they compete for the resources and care. The importance of the mother during the first year of life is notable also in different current African countries (Becher et al. 2004; Moucheraud et al. 2015; Motsa et al. 2016; Scott et al.

2017). Scott et al. (2017) observed that in Gambia (1989-2014), infants whose mothers died during delivery or shortly after had 7 times more probability to die within the first month of life, whereas Moucheraud et al. (2015) noticed that in Ethiopia (1987-2011) the probability of dying during the first month was approximately 50 times greater.

Being a boy increased the risk of dying before the first year of life by 1.23. Different studies observed gender differences in surviving to the first year of life and these differences could be due to the impact of sex hormones in the immune system that can lead to greater vulnerability of boys to infectious diseases than girls (Kruger and Nesse 2006; Muñoz-Tudurí and García-Moro 2007; Bengtsson and Dribe 2010; Bruckner et al. 2014). Bengtsson and Dribe (2010) concluded that in Sweden (1766-1895) females had 10-12% lower risk of mortality than males during the first year of life. Currently, sex differences in infants' survival are still observed in developing countries. Scott et al. (2017) assessed that, in the first week of life girls were less likely to die in Gambia. On the other hand, Byberg et al. (2017) observed that in Guinea-Bissau throughout the period analysed (1992/3-2002/3 birth cohorts) infant mortality declined relatively more in girls between 9-11 months of life than in boys.

Likewise, an interbirth interval shorter than 2 years also caused a higher infant mortality (Fig 1). A short II is related to the cessation of lactation that directly affects first infant survival, but can also generate a situation of competition between siblings for resources or maternal care (Bongaarts and Potter 1983; Moring 1998; Scott and Duncan 2000; Volk and Atkinson 2013; Cinnirella et al. 2017). Scott and Duncan (2000) concluded that, in pre-industrial England, infants conceived after short intervals had higher risk of low birthweight that could compromise infants' survival. Becher et al. (2004) placed birth spacing of less than 18 months as one of the causes of dying during the first years of life in Burkina Faso (1993-1999), since

the birth of the next sibling within 18 months increased the risk of death for a child (1-5 years) in a 50%.

Regarding the environmental and cultural factors considered, presence of mortality crises at birth, religion and legitimacy affected infant survival in Hallstatt. Although legitimacy felt in the Multivariate Cox Analysis (Table 3), this condition deserves a special comment. The rate of illegitimate children in Hallstatt was high for the values of the time, especially at the end of the 18th century, due to the lack of permissions to get married in men with lower income (Prioux 1993; Kurz 2002; Gavrus-Ion et al. 2020). Even so, children out of wedlock were widely accepted into families and therefore they would receive similar attendance as the legitimate ones (Kurz 2002; Gavrus-Ion et al. 2020).

In our population, religion was also relevant, since belonging to a Protestant family reduced the risk of dying before reaching the first year of life in a 26% (Table 3). From a prosaic perspective, differences between religions can involve differences at socio-economic, sanitary and hygienic levels. Since economic information for Hallstatt's inhabitants was not available, our results indicate that Protestants could have enjoyed better living conditions and are in line with previous ones that demonstrated that between 1770 and 1890, mortality under 5 years of life was higher in Catholics than in Protestants in Hallstatt (Gavrus-Ion et al. 2020). Better sanitary and hygienic conditions during the childbirth in Protestants could imply a higher child survival especially during the first month of life. In addition, better access to food involved a better feeding of Protestant mothers during both pregnancy and lactation. Scott and Duncan (2000) observed that poor maternal diet both during pregnancy and during lactation were related with a birthweight and neonate weight reduction that could compromise their survival in England between 1600 and 1800. Breastfeeding duration and other parenting related characteristics could also differentiate between Catholic and

Protestant families. Even so, these characteristics are difficult to quantify in historical populations. However, Bengtsson and Dribe (2010) noticed that the unobservable family effect was more important in children's survival in Sweden between 1766 and 1895 than other observable factors (such as wealth, season of birth, presence of parents, or gender, among others). Becher et al. (2004) found out that belonging to a certain ethnic group and religion was also associated with childhood mortality in rural Burkina Faso (1993-1999), which was likely to be explained by cultural, educational, socioeconomic and environmental differences.

On the other hand, the presence of mortality crises during the year of birth also compromised the infant survival since they had a 71% probability of dying before reaching the first year of life. Crises due to famine and infectious diseases could affect both the child (Moring 1998; Rychtaríková 2001; Liczbińska 2009; Aksan and Chakraborty 2014; Gavrus-Ion et al. 2020) and the mother, since mother's diet and health condition during pregnancy and during lactation could impact on her neonates' outcome (Scott and Duncan 2000). After breastfeeding, infants come in contact with the environment and poor nutrition and lack of clean water during first years of life are crucial for their physical development (Moring 1998; Aksan and Chakraborty 2014). Additionally, lack of hygiene and exposure to infectious diseases alters child's optimal growth and increase the probability of death (Rychtaríková 2001; Liczbińska 2009; Aksan and Chakraborty 2014). Liczbińska (2009) observed that in Poland (1855-1874) poor environmental conditions reflected a high postneonatal death rate. However, infectious diseases and malnutrition are still affecting developing countries (Becher et al. 2004; Ceesay et al. 2015; Moucheraud et al. 2015; Motsa et al. 2016; Moore et al. 2017; Liang et al. 2018; Sanyang 2019). Sayang (2019) revealed that in West African countries 55% of under-five deaths are caused by infectious diseases, mainly diarrhoeal diseases, due to the lack of access to potable water.

Surprisingly, in our population birth cohort did not influence infants' survival since the pattern found is very consistent and did not vary over time. Neither AMB was significant, although infants' survival was lower when AMB was < 20 years (almost 35%) and when AMB was > 40 years (31%), surely because most mothers had children between the ages of 20 and 40 (Table 1), ages that do not represent a greater risk according to other authors (Beise and Boland 2002; Liu and Lummaa 2011; Gillespie et al. 2013; Hendrie et al. 2014).

Our results are consistent with the results of other studies carried out both in pre-industrial populations and in developing countries where life history related factors such as sex, II and MS are risk factors in infants' survival (Scott and Duncan 2000; Becher et al. 2004; Kruger and Nesse 2006; Bengtsson and Dribe 2010; Volk and Atkinson 2013; Bruckner et al. 2014; Finlay et al. 2015; Moucheraud et al. 2015; Motsa et al. 2016; Scott et al. 2017; Nguyen et al. 2019), but also environmental factors as malnutrition and exposure to infectious diseases both during pregnancy and after birth had a negative effect on the infants' survival (Moring 1998; Muñoz-Tudurí 2005; Wuehler et al. 2011; Volk and Atkinson 2013; Ceesay et al. 2015; Moore et al. 2017; Liang et al. 2018; Gavrus-Ion et al. 2020; Sanyang 2019).

Although in modern societies the environmental conditions are more constant and predictable and they have an advanced medical care, our findings could be used as a platform to understand child's survival in other populations with similar conditions, such as developing countries or countries that are passing the demographic and epidemiological transition. In countries with fluctuating environmental conditions, infants are more sensitive to changes in nutrition and access to food, hygienic and sanitary conditions, infectious diseases outbreaks and the variability of cultural and socio-economic conditions.

Our results underline the critical role of mother's survival on child's survival at 1 year, and to a lesser degree other life history factors such as sex, and interbirth interval. The mother is an

important element in infants' survival since her presence and her nutritional and health status during pregnancy and lactation are essential factors during child's first year of life. The role of mortality crises and religion is by no means irrelevant in our population. Religion in Hallstatt could have been a proxy for socio-economic status.

Acknowledgements

We thank the authorities of the Hallstatt Parish for permission to access their demographical records.

Funding details

This work was supported by 2017 SGR 1630 Grup de Recerca en Antropologia Biològica (GREAB).

Disclosure statement

The authors declare no conflict of interest.

References

Aksan AM, Chakraborty S. 2014. Mortality versus morbidity in the demographic transition. *European Economic Review*. 70:470–492.

<https://doi.org/10.1016/j.euroecorev.2014.06.011>

Becher H, Müller O, Jahn A, Gbangou A, Kynast-Wolf G, Kouyaté B. 2004. Risk factors of infant and child mortality in rural Burkina Faso. *Bulletin of the World Health Organization*. 82(4):265–273.

Beise J, and Volland E. 2002. A multilevel event history analysis of the effects of grandmothers on child mortality in a historical German population: Krummhörn, Ostfriesland, 1720-1874. *Demographic Research*. 7:469–498.

<https://doi.org/10.4054/DemRes.2002.7.13>

Bengtsson T, Dribe M. 2010. Quantifying the Family Frailty Effect in Infant and Child Mortality by Using Median Hazard Ratio (MHR): The Case of Rural Sweden, 1766–1895. *Historical Methods: A Journal of Quantitative and Interdisciplinary History*. 43(1):15–27.

<https://doi.org/10.1080/01615440903270299>

Bongaarts J, Potter RG. 1983. *Fertility, biology, and behavior: an analysis of the proximate determinants*. Academic Press.

Bruckner TA, Helle S, Bolund E, Lummaa V. 2014. Culled males, infant mortality and reproductive success in a pre-industrial Finnish population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 282(1799):20140835–20140835.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0835>

Ceesay SJ, Koivogui L, Nahum A, Taal MA, Okebe J, Affara M, Kaman LE, Bohissou F, Agbowai C, Tolno BG, et al. 2015. Malaria Prevalence among Young Infants in Different Transmission Settings, Africa. *Emerging Infectious Diseases*. 21(7):1114–1121.

<https://doi.org/10.3201/eid2107.142036>

Chapman SN, Pettay JE, Lummaa V, Lahdenperä M. 2019. Limits to Fitness Benefits of Prolonged Post-reproductive Lifespan in Women. *Current Biology*. 29(4):645-650.e3.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.12.052>

Cinnirella F, Klemp M, Weisdorf J. 2017. Malthus in the Bedroom: Birth Spacing as Birth Control in Pre-Transition England. *Demography*. 54(2):413–436.

<https://doi.org/10.1007/s13524-017-0556-4>

Esparza M, Martínez-Abadías N, Sjøvold T, González-José R, Hernández M. 2015. Comparison between inbreeding analyses methodologies. *Collegium Antropologicum*, 39(4):843–846.

Finlay JE, Moucheraud C, Goshev S, Levira F, Mrema S, Canning D, Masanja H, Yamin AE. 2015. The Effects of Maternal Mortality on Infant and Child Survival in Rural Tanzania: A Cohort Study. *Maternal and Child Health Journal*. 19(11):2393–2402.

<https://doi.org/10.1007/s10995-015-1758-2>

Gavrus-Ion A, Sjøvold T, Hernández M, González-José R, Martínez-Abadías N, Esteban Torné ME, Esparza M. 2020. Religion and fertility patterns: comparison of life history traits in Catholics and Protestants, Hallstatt (Austria) 1733–1908. *Journal of Biosocial Science*, 1-14. <https://doi.org/10.1017/S0021932020000243>

Gillespie DOS, Russell AF, Lummaa V. 2008. When fecundity does not equal fitness: evidence of an offspring quantity versus quality trade-off in pre-industrial humans.

Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 275(1635):713–722.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1000>

Gillespie DOS, Russell AF, Lummaa V. 2013. The effect of maternal age and reproductive history on offspring survival and lifetime reproduction in preindustrial humans: offspring birth order and maternal age. *Evolution*. 67(7):1964–1974. <https://doi.org/10.1111/evo.12078>

Hendrie CA, Brewer G, Lewis H, Mills F. 2014. Contemporary and Historical Evidence to Suggest that Women's Preference for Age at Birth of First Child Remains Consistent Across Time. *Archives of Sexual Behavior*. 43(7):1373–1378. <https://doi.org/10.1007/s10508-014-0290-6>

Kruger DJ, Nesse RM. 2006. An Evolutionary Life-History Framework for Understanding Sex Differences in Human Mortality Rates. *Human Nature*. 17(1):74–97.

Kurz M. 2002. Kammergut-Jammergut? Die demographischen strkturen des Salzkammergutes von 1600 bis 2000 mit besonderer Berücksichtigung von Bad Goisern. Salzburg Universität.

Liang L, Kotadia N, English L, Kissoon N, Ansermino JM, Kabakyenga J, Lavoie PM, Wiens MO. 2018. Predictors of Mortality in Neonates and Infants Hospitalized With Sepsis or Serious Infections in Developing Countries: A Systematic Review. *Frontiers in Pediatrics*. 6. <https://doi.org/10.3389/fped.2018.00277>

Liczbińska G. 2009. Infant and child mortality among catholics and Lutherans in nineteenth century Poznań. *Journal of Biosocial Science*. 41(05):661.
<https://doi.org/10.1017/S0021932009990101>

Liu J, Lummaa V. 2011. Age at first reproduction and probability of reproductive failure in women. *Evolution and Human Behavior*. 32(6):433–443.

<https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2010.10.007>

Martínez-Abadías N. 2005. Evolutionary patterns of human skull. A quantitative genetic analysis of craniofacial phenotypic variation. University of Barcelona.

Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M. 2009. Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *Journal of Anatomy*. 214:19–35.

Moore KA, Fowkes FJI, Wiladphaingern J, Wai NS, Paw MK, Pimanpanarak M, Carrara VI, Raksuansak J, Simpson JA, White NJ, et al. 2017. Mediation of the effect of malaria in pregnancy on stillbirth and neonatal death in an area of low transmission: observational data analysis. *BMC Medicine*. 15(1). <https://doi.org/10.1186/s12916-017-0863-z>

Moring B. 1998. Motherhood, Milk, and Money. Infant Mortality in Pre-Industrial Finland. *Social History of Medicine* 11(2):177–196.

Motsa LF, Ibisomi L, Odimegwu C. 2016. The Influence of Infant Feeding Practices on Infant Mortality in Southern Africa. *Maternal and Child Health Journal* 20(10):2130–2141. <https://doi.org/10.1007/s10995-016-2033-x>

Moucheraud C, Worku A, Molla M, Finlay JE, Leaning J, Yamin AE. 2015. Consequences of maternal mortality on infant and child survival: a 25-year longitudinal analysis in Butajira Ethiopia (1987-2011). *Reproductive Health*. 12(S1). <https://doi.org/10.1186/1742-4755-12-S1-S4>

Muñoz-Tudurí M. 2005. Estudio biodemográfico de la supervivencia humana en población menorquina (Es Mercadal, 1634-1997). University of Barcelona.

Muñoz-Tudurí M, García-Moro C. 2007. Estructura de la mortalidad y patrones de supervivencia en la isla de Menorca. *Revista Española de Antropología Física*. 27:1–11.

Muñoz-Tudurí M, García-Moro C. 2008. Season of birth affects short- and long-term survival. *American Journal of Physical Anthropology*. 135(4):462–468.

<https://doi.org/10.1002/ajpa.20770>

Nenko I, Hayward AD, Simons MJP, Lummaa V. 2018. Early-life environment and differences in costs of reproduction in a preindustrial human population. *PLOS ONE*.

13(12):e0207236. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207236>

Nguyen DTN, Hughes S, Egger S, LaMontagne DS, Simms K, Castle PE, Canfell K. 2019. Risk of childhood mortality associated with death of a mother in low-and-middle-income countries: a systematic review and meta-analysis. *BMC Public Health*. 19(1).

<https://doi.org/10.1186/s12889-019-7316-x>

Prioux F. 1993. Aspects régionaux des transformations familiales en Europe. *Population*. 3:711–734.

Rychtaríková J. 2001. Infant and Child Mortality: Central and Eastern Europe. In N. J. Smelsen and P. B. Baltes (Eds.), *International Encyclopedia of the Social and Behavioral Sciences*. 11:7393–7398.

Sanyang Y. 2019. Prevalence of under-five years of age mortality by infectious diseases in West African region. *International Journal of Africa Nursing Sciences*. 11:100175.

<https://doi.org/10.1016/j.ijans.2019.100175>

Scott S, Duncan CJ. 2000. Interacting Effects of Nutrition and Social Class Differentials on Fertility and Infant Mortality in a Pre-Industrial Population. *Population Studies*. 54(1):71–87.

Scott S, Kendall L, Gomez P, Howie SRC, Zaman SMA, Ceesay S, D'Alessandro U, Jasseh, M. 2017. Effect of maternal death on child survival in rural West Africa: 25 years of prospective surveillance data in The Gambia. *PLOS ONE*. 12(2):e0172286. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172286>

Sjøvold, T. (1987). The development of a research project. In G. Burenhult, A. Carlsson, Å. Hyenstrand and T. Sjøvold (Eds.), *Theoretical Approaches to Artefacts, Settlement and Society*. BAR International Series. 366:5-22.

Sjøvold T. 1995. Testing assumptions for skeletal studies by means of identified skulls from Hallstatt, Austria. In S. Saunders and A. Herring (Eds.), *Grave Reflections: Portraying the Past through Cemetery Studies*. Canadian Scholars Press Inc. 241-581.

Therneau TM, Grambsch PM. 2000. *Modeling survival data: extending the Cox model*. Springer.

Volk AA, Atkinson JA. 2013. Infant and child death in the human environment of evolutionary adaptation. *Evolution and Human Behavior*. 34(3):182–192. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2012.11.007>

Wuehler SE, Hess SY, Brown KH. 2011. Accelerating improvements in nutritional and health status of young children in the Sahel region of Sub-Saharan Africa: review of international guidelines on infant and young child feeding and nutrition: IYCN in the Sahel. *Maternal and Child Nutrition*. 7:6–34. <https://doi.org/10.1111/j.1740-8709.2010.00306.x>

Supporting Information Table 1. Definition of variables and categories used in calculation.

Variables	Definition
Religion	Religion at birth (Catholic; Protestant)
Sex	Male; female
Parity	Child's birth order (1st one, 2nd one, 3rd one, 4th, 5th, 6th or more)
Interbirth interval (II)	Period of time between the child and the previous one (<2 years; 2-4 years; >4 years)
Legitimacy	If the child was recognized by the father or not (Yes/No)
Birth cohort	Year of child's birth divided on intervals of 25 years
Mortality crises at birth	Mortality crises on year of birth (Yes/No).
Number of siblings by mother (SM)	Total number of children the mother has had (1 child; 2 children; 3 children; 4 children; 5 children; 6 or more children) -1
Age of mother at birth (AMB)	Mother's age at the birth of the child (<20 years; 20-30 years; 30-40 years; >40 years)
Mother's survival (MS)	If the mother survived until the first year of the child (Yes/No)

DISCUSIÓN

La disponibilidad de datos de los registros parroquiales católicos y protestantes de Hallstatt durante un largo período de tiempo (1507-1908), así como la unicidad de la colección de cráneos con genealogías e información demográfica asociada nos han permitido examinar el patrón evolutivo de los LHT y la influencia de factores ambientales (sociales y culturales) sobre el patrón reproductivo humano. Así pues, la comparación de la h^2 de los LHT y los MT, objetivo del primer artículo, puede ayudar a comprender cómo la genética y el medio ambiente influyen en diferentes caracteres. Comparar los LHT en católicos y protestantes, objetivo del segundo artículo, nos ha permitido ver cómo la religión puede influir en los procesos biológicos a través del tiempo. Finalmente, analizar la influencia de factores ambientales y de historia de vida sobre la supervivencia de los niños al año, objetivo del tercer artículo, puede informar sobre la probabilidad de supervivencia infantil y la capacidad de respuesta de las poblaciones modernas en condiciones similares.

El teorema fundamental de Fisher (1930) predijo que la tasa de cambio de la eficacia biológica en una población debería ser igual a la V_G en cualquier momento y, de acuerdo con la interpretación tradicional de éste teorema, la h^2 de los MT debería ser mayor a la h^2 de los LHT debido a una baja V_A en éstos últimos por estar altamente relacionados con la eficacia biológica [19–22,27]. Aunque esta interpretación ya ha sido comprobada en otras poblaciones animales [21–24,45], aún no se había evaluado en humanos debido a la dificultad de encontrar datos morfológicos y demográficos de una misma población. Esta es la primera vez que se compararon la h^2 y sus componentes, V_A y V_R , de los MT y los LHT en una misma población humana. Nuestros resultados efectivamente confirmaron que la h^2 de los MT es considerablemente más alta que en los LHT, sin embargo los valores de V_A fueron similares. Los valores de V_R extremadamente altos en los LHT corroboran una mayor influencia de los factores ambientales en estos caracteres. La h^2 de los LHT es específica de una población y de sus condiciones, tanto socioculturales como económicas [18]. Además, las diferencias en el patrón reproductivo de las mujeres y los hombres también se observan en la h^2 . La reproducción femenina se ve más afectada por cambios en los factores ambientales internos y externos en comparación con los hombres [4,5,7,8,18,28].

Por otro lado, entre los factores ambientales que influyen los LHT se puede sumar la religión, aunque su influencia sobre la reproducción y la supervivencia no fue la misma durante los dos siglos analizado, ni tampoco influyó por igual a los dos sexos. La

transición demográfica, la secularización y los cambios producidos durante la revolución industrial del siglo XIX pudieron haber contribuido a una reducción en las diferencias entre religiones e, incluso, en la reducción de la religiosidad [14,37,52,64,66–69,96]. A pesar de no disponer de información socioeconómica de los habitantes de Hallstatt, las diferencias en los LHT entre católicos y protestantes sugieren que los protestantes pudieron haber disfrutado de mejores condiciones de vida y sanitarias en comparación con los católicos, especialmente antes de 1800. Sin embargo, se debe tener en cuenta que la fecundidad es específica de la población, y está determinada tanto por el comportamiento individual como por las condiciones sociales, económicas y culturales [46,52,64].

Por último, de entre los factores ambientales y relacionados con la historia de vida que influyeron la supervivencia de los niños al primer año de vida, destaca la supervivencia de la madre. La presencia de la madre es fundamental durante este período ya que los recién nacidos dependen completamente de sus cuidados y de la lactancia materna [49,74]. También se observaron diferencias entre sexos, dado que nacer niño reduce las posibilidades de alcanzar el primer año de vida. Nuevamente, la religión jugó un importante papel en la supervivencia de los niños en nuestra población.

Así pues, los LHT al ser caracteres relacionados con la reproducción y la supervivencia, y por lo tanto con la eficacia biológica, en humanos presentan ciertas características particulares debido tanto a un patrón reproductivo diferente entre los dos sexos, modelado por la selección sexual y la selección natural, como por prácticas sociales y culturales [1,3,4,12,16]. La religión, como indicador de estatus socioeconómico, ha tenido un rol significativo en la supervivencia y la reproducción de los habitantes de Hallstatt durante los siglos analizados.

Sin embargo, se necesitan estudios futuros en otras poblaciones con diferentes condiciones ambientales para contrastar nuestros hallazgos.

CONCLUSIONES

- ✓ Los LHT, al estar estrechamente relacionados con la eficacia biológica, mostraron valores de h^2 claramente menores que los valores de h^2 de los MT.
- ✓ Aunque nuestros resultados parecen confirmar la interpretación tradicional del Teorema de Fisher, la baja h^2 de los LHT no se debe a una escasa V_A , como sería de esperar, sino a una alta V_R .
- ✓ Los altos valores de CV_A de los LHT en comparación con los MT, refuerzan el potencial evolutivo de estos rasgos.
- ✓ En Hallstatt, se destaca la existencia de diferencias en los LHT y MR <5 entre los católicos y los protestantes indicando mejores condiciones económicas, sanitarias y de vida de los protestantes.
- ✓ Estas diferencias entre los miembros de ambas religiones determinan el grado en que la religión influyó sobre los procesos biológicos a través del tiempo.
- ✓ Se recalca el papel fundamental de la madre en la supervivencia de los niños al primer año de vida.
- ✓ Otros factores relacionados con la historia de vida (sexo o intervalo intergenésico) y ambientales (presencia de crisis de mortalidad al nacer y la religión) también jugaron un papel importante en la supervivencia infantil de nuestra población.
- ✓ **Nuestros resultados sugieren un papel relevante de los factores ambientales en los LHT pero sin descartar su potencial evolutivo.**

BIBLIOGRAFÍA

1. **Acevedo Cantero P.** Comportamiento reproductivo de una población de mujeres inmigrantes musulmanas en España. *Antropo*. 2006;12:27–34.
2. **Montull Mussach I.** Anàlisi del patró de fecunditat de les dones amazigues residents a Catalunya [M. Sc.]. [Barcelona]: Universidad de Barcelona; 2014.
3. **Del Hoyo I, Crespo L, García-Moro C, Hernández M, Esparza M.** Fertility pattern and fitness of the Spanish-Mexican colonists of California (1742-1876). *Journal of Biosocial Science*. 2015;48:192–205.
4. **Pettay JE, Rotkirch A, Courtiol A, Jokela J, Lummaa V.** Effects of remarriage after widowhood on long-term fitness in a monogamous historical human population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2014;68:135–43.
5. **Lahdenperä M, Lummaa V, Rusell AF.** Selection on male longevity in a monogamous human population: late-life survival brings no additional grandchildren. *Journal of Evolutionary Biology*. 2011;24:1053–63.
6. **Schoumaker B.** Across the world, is men's fertility different from that of women? *Population & Societies*. 2017;548.
7. **Waynforth D.** Fluctuating asymmetry and human male life-history traits in rural Belize. *Proceeding of Royal Society of London B*. 1998;265:1497–501.
8. **Maklakov AA, Lummaa V.** Evolution of sex differences in lifespan and aging: Causes and constraints: Prospects & Overviews. *BioEssays*. 2013;35(8):717–24.
9. **Hendrie CA, Brewer G, Lewis H, Mills F.** Contemporary and Historical Evidence to Suggest that Women' Preference for Age at Birth of First Child Remains Consistent Across Time. *Archives of Sexual Behavior*. 2014;43:1373–8.
10. **Maitra P.** Effect of socioeconomic characteristics on age at marriage and total fertility in Nepal. *Journal of Health, Population and Nutrition*. 2004;22(1):84–96.
11. **Lutz W, Kc S.** Global Human Capital: Integrating Education and Population. *Science*. 2011;333(6042):587–92.
12. **Bongaarts J, Potter RG.** Fertility, biology, and behavior: an analysis of the proximate determinants. *Studies in population*. New York: Academic Press. 1983; p. 230.
13. **Skjaervø GR, Røskoft E.** Early conditions and fitness: effect of maternal parity on human life-history traits. *Behavioral Ecology*. 2012.
14. **Bolund E, Hayward A, Pettay JE, Lummaa V.** Effects of the demographic transition on the genetic variances and covariances of human life-history traits. *Evolution*. 2015;69(3):747-55.
15. **Helle S, Kaar P, Jokela J.** Human longevity and early reproduction in pre-industrial Sami population. *Journal of Evolutionary Biology*. 2002;15:803–7.
16. **Kruger DJ, Nesse RM.** An Evolutionary Life-History Framework for Understanding Sex Differences in Human Mortality Rates. *Human Nature*. 2006;17(1):74–97.

17. **Pettay JE, Helle S, Jokela J, Lummaa V.** Natural Selection on Female Life-History Traits in Relation to Socio-Economic Class in Pre-Industrial Human Populations. *Plos One*. 2007;2(7):e606.
18. **Kosova G, Abney M, Ober C.** Heritability of reproductive fitness traits in a human population. *PNAS*. 2010;107(1):1772–8.
19. **Falconer DS.** Introduction to quantitative genetics. New York: Longman Scientific & Technical. 1989.
20. **Houle D.** Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*. 1992;130:195–204.
21. **Kruuk LEB, Clutton-Brock TH, Slate J, Cheverud JM, Brotherstone S, Guinness FE.** Heritability of fitness in a wild mammal population. *PNAS*. 2000;97(2):698–703.
22. **Merila J, Sheldon BC.** Genetic architecture of fitness and nonfitness traits: empirical patterns and development of ideas. *Heredity*. 1999;83:103–9.
23. **Merila J, Sheldon BC.** Lifetime reproductive success and heritability in nature. *The American Naturalist*. 2000;155(3):301–10.
24. **Mousseau TA, Roff DA.** Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*. 1987;59:181–97.
25. **Birch J.** Natural selection and the maximization of fitness: Natural selection and the maximization of fitness. *Biological Reviews*. 2016;91(3):712–27.
26. **Grafen A.** Biological Fitness and the Fundamental Theorem of Natural Selection. *The American Naturalist*. 2015;186(1):1–14.
27. **Fisher RA.** The genetical theory of natural selection. Oxford: Oxford University Press. 1930.
28. **Pettay JE, Kruuk LEB, Jokela J, Lummaa V.** Heritability and genetic constraints of life-history trait evolution in preindustrial humans. *PNAS*. 2005;102(8):2838–43.
29. **Kohn LAP.** The role of genetics in craniofacial morphology and growth. *Annual Review of Anthropology*. 1991;20:261–78.
30. **Arya R, Duggirala R, Comuzzie AG, Puppala S, Modem S, Busi BR, et al.** Heritability of anthropometric phenotypes in caste populations of Visakhapatnam, India. *Human Biology*. 2002;74:325–44.
31. **Johannsdottir B, Thorarinsson A, Thordarson A, Magnusson TE.** Heritability of craniofacial characteristics between parents and offspring estimated from lateral cephalograms. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*. 2005;127(2):200–7.
32. **Crespo Minguenza L.** Heretabilitat dels trets de vida a partir de la reconstrucció de genealogies de les famílies colonitzadores de l'Alta Califòrnia [M.Sc.]. University of Barcelona. 2013.

33. **Carson A.** Maximum likelihood estimation of human craniometrics heritabilities. *American Journal of Physical Anthropology*. 2006;131:169–80.
34. **Jelenkovic A, Poveda A, Susanne C, Rebato E.** Contribution of genetics and environment to craniofacial anthropometric phenotypes in Belgian nuclear families. *Human Biology*. 2008;80(6):637–54.
35. **Rose SPR.** Commentary: Heritability estimates - long past their sell-by date. *International Journal of Epidemiology*. 2006;35:525–7.
36. **Susanne C.** Heritability of anthropological characters. *Human Biology*. 1977;49(4):573–80.
37. **Bolund E, Lummaa V.** The effects of resource availability and demographic transition on the genetic correlation between number of children and grandchildren in humans. *Heredity*. 2016;1–7.
38. **Hallsson LR, Bjorklund M.** Sex-specific variances in life history and morphological traits of the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ecology and Evolution*. 2011;2(1):128–38.
39. **Alkudhairi TD, Alkofide EA.** Cephalometric craniofacial features in Saudi parents and their offspring. *Angle Orthodontist*. 2010;80(6):1010–7.
40. **Ruff C.** Variation in human body size and shape. *Annual Review of Anthropology*. 2002;31:211–32.
41. **Seselj M, Duren DL, Sherwood RJ.** Heritability of the human craniofacial complex. *The Anatomical Record*. 2015;298:1535–47.
42. **Walker RS, Hamilton MJ.** Life-history consequences of density dependence and the evolution of human body size. *Current Anthropology*. 2008;49(1):115–22.
43. **Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M.** Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *Journal of Anatomy*. 2009;214:19–35.
44. **Sheldon BC, Kruuk LEB, Merila J.** Natural selection and inheritance of breeding time and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution*. 2003;57(2):406–20.
45. **Prince T, Schluter D.** On the low heritability of life-history traits. *Evolution*. 1991;45(4):853–61.
46. **Kemkes-Grottenthaler A.** More than a Leap of Faith: the impact of biological and religious correlates on reproductive behavior. *Human Biology*. 2003;75(5):705–27.
47. **Liu J, Lummaa V.** Age at first reproduction and probability of reproductive failure in women. *Evolution and Human Behavior*. 2011;32:433–43.
48. **Liu J, Lummaa V.** An evolutionary approach to change of status-fertility relationship in human fertility transition. *Behavioral Ecology*. 2014;25(1):102–9.

49. **Scott S, Duncan CJ.** Interacting Effects of Nutrition and Social Class Differentials on Fertility and Infant Mortality in a Pre-Industrial Population. *Population Studies*. 2000;54(1):71–87.
50. **McGregor P, McKee P.** Religion and fertility in contemporary Northern Ireland. *European Journal of Population*. 2016;32:599–622.
51. **Naveed A, Wang C.** Can religion explain cross-country differences in inequality? A global perspective. *Social Choice and Welfare*. 2018;50:481–518.
52. **Peri-Rotem N.** Religion and fertility in Western Europe: trends across cohorts in Britain, France and the Netherlands. *European Journal of Population*. 2016;32:231–65.
53. **Frejka T, Westoff CF.** Religion, Religiousness and Fertility in the US and in Europe. *European Journal of Population*. 2008;24:5–31.
54. **Rowthorn R.** Religion, fertility and genes: a dual inheritance model. *Proceeding of Royal Society of London B*. 2011;278:2519–27.
55. **Stolzenberg RM, Blair-Loy M, Waite LJ.** Religious Participation in Early Adulthood: Age and Family Life Cycle Effects on Church Membership. *American Sociological Review*. 1995;60(1):84–103.
56. **Thornton A, Axinn WG, Hill DH.** Reciprocal Effects of Religiosity, Cohabitation, and Marriage. *American Journal of Sociology*. 1992;98(3):628–51.
57. **Grech V, Savona-Ventura C, Agius-Muscat H, Janulova L.** Seasonality of births is associated with seasonality of marriages in Malta. *Journal of Biosocial Science*. 2003;35:95–105.
58. **Fellman J, Eriksson AW.** Temporal and Regional Variations in the Seasonality of Births in Aland (Finland), 1653-1950. *Biodemography and Social Biology*. 2009;55:103–12.
59. **Pascual J, García-Moro C, Hernández M.** Non-seasonality of births in Tierra del Fuego (Chile). *Annals of Human Biology*. 2000;27(5):517–24.
60. **Avong HN.** Religion and fertility among the Atyap in Nigeria. *Journal of Biosocial Science*. 2001;33:1–12.
61. **Danubio ME, Di Donato L, Vecchi F, Coppa A.** Natality and the changing pattern of seasonality of births in the province of Teramo (Abruzzo, Italy: 1500-1871). *Journal of Biosocial Science*. 2003;35:321–34.
62. **Quiamzade A, Sommet N, Burgos Laborde J, L’Huillier JP, Guiso L.** I Will Put My Law in Their Minds: Social Control and Cheating Behavior among Catholics and Protestants. *Journal for the Scientific Study of Religion*. 2017;56(2):365–82.
63. **Huijts T, Kraaykamp G.** Religious Involvement, Religious Context, and Self-Assessed Health in Europe. *Journal of Health and Social Behavior*. 2011;52(1):91–106.
64. **McQuillan K.** When Does Religion Influence Fertility? *Population and Development Review*. 2004;30(1):25–56.

65. **Franzoni Lobo J, Aldaz-Velez E, Collado-Miranda ME.** Cambio en los patrones reproductivos en una comunidad rural. *Perinatología y Reproducción Humana*. 2000;14:133–42.
66. **Galor O.** The demographic transition: causes and consequences. *Cliometrica*. 2012;6:1-28.
67. **Mason KO.** Explaining Fertility Transitions. *Demography*. 1997;34(4):443.
68. **Reher DS.** Economic and Social Implications of the Demographic Transition. *Population and Development Review*. 2011;37:11–33.
69. **Zavala de Cosío ME.** La transición demográfica en México (1895-2010). In: Rabell C, editor. *Los mexicanos Un balance del cambio demográfico*. México: Fondo de Cultura Económica. 2014; p. 80–114.
70. **Aksan AM, Chakraborty S.** Mortality versus morbidity in the demographic transition. *European Economic Review*. 2014;70:470–92.
71. **Muñoz-Tudurí M.** Estudio biodemográfico de la supervivencia humana en población menorquina (Es Mercadal, 1634-1997). [Barcelona]: University of Barcelona. 2005.
72. **Liczbinska G.** Infant and child mortality among Catholics and Lutherans in nineteenth century Poznan. *Journal of Biosocial Science*. 2009;41:661–83.
73. **Volk AA, Atkinson JA.** Infant and child death in the human environment of evolutionary adaptation. *Evolution and Human Behavior*. 2013;34(3):182–92.
74. **Bengtsson T, Dribe M.** Quantifying the Family Frailty Effect in Infant and Child Mortality by Using Median Hazard Ratio (MHR): The Case of Rural Sweden, 1766–1895. *Historical Methods: A Journal of Quantitative and Interdisciplinary History*. 2010;43(1):15–27.
75. **Beise J, Voland E.** A multilevel event history analysis of the effects of grandmothers on child mortality in a historical German population: Krummhörn, Ostfriesland, 1720-1874. *Demographic Research*. 2002;7:469–98.
76. **Scott S, Kendall L, Gomez P, Howie SRC, Zaman SMA, Ceasay S, et al.** Effect of maternal death on child survival in rural West Africa: 25 years of prospective surveillance data in The Gambia. Paul R, editor. *PLOS ONE*. 2017;12(2):e0172286.
77. **Gillespie DOS, Russell AF, Lummaa V.** The effect of maternal age and reproductive history on offspring survival and lifetime reproduction in preindustrial humans: offspring birth order and maternal age. *Evolution*. 2013;67(7):1964–74.
78. **Bruckner TA, Helle S, Bolund E, Lummaa V.** Culled males, infant mortality and reproductive success in a pre-industrial Finish population. *Proceeding of Royal Society of London B*. 2015;282.
79. **Gillespie DOS, Russell AF, Lummaa V.** When fecundity does not equal fitness: evidence of an offspring quantity versus quality trade-off in pre-industrial humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008;275(1635):713–22.

80. **Cinnirella F, Klemp M, Weisdorf J.** Malthus in the Bedroom: Birth Spacing as Birth Control in Pre-Transition England. *Demography*. 2017;54(2):413–36.
81. **Moring B.** Motherhood, Milk, and Money. Infant Mortality in Pre-Industrial Finland. *Social History of Medicine*. 1998;11(2):177–96.
82. **Chapman SN, Pettay JE, Lummaa V, Lahdenperä M.** Limits to Fitness Benefits of Prolonged Post-reproductive Lifespan in Women. *Current Biology*. 2019;29(4):645-650.e3.
83. **Esparza M, Martínez-Abadías N, Sjøvold T, González-José R, Hernández M.** Comparison between inbreeding analyses methodologies. *Collegium Antropologicum*. 2015;39(4):843–6.
84. **Sjøvold T.** Testing assumptions for skeletal studies by means of identified skulls from Hallstatt, Austria. In: Saunders S, Herring A, editors. *Grave Reflections: Portraying the Past Through Cemetery Studies*. Toronto: Canadian Scholars Press Inc. 1995; p. 241–581.
85. **Martínez-Abadías N.** Evolutionary patterns of human skull. A quantitative genetic analysis of craniofacial phenotypic variation. [Barcelona]: University of Barcelona; 2005.
86. **Sjøvold T.** A report on the heritability of some cranial measurements and non-metric traits. In: Van Vark GN, Howells WW, editors. *Multivariate Statistical Methods in Physical Anthropology*. Dordrecht: Reidel Publishing Company. 1984; p. 223–46.
87. **Kurz M.** Kammergut-Jammergut? Die demographischen strkturen des Salzkammergutes von 1600 bis 2000 mit besonderer Berücksichtigung von Bad Goisern. [Salzburg]: Salzburg Universität. 2002.
88. **Urstöger HJ.** Hallstatt-Chronik. Von den Anfängen bis zu Jahr 2000. Hallstatt: Verlag des Musealvereins Hallstatt. 2000.
89. **Prioux F.** Aspects régionaux des transformations familiales en Europe. *Population*. 1993;3:711–34.
90. **Sjøvold T.** Infrapopulation distances and genetics of non-metrical traits. In: Herrmann B, editor. *Innovative trends in prehistoric anthropology*. Göttingen: Berliner Anthropologische Gesellschaft. 1986.
91. **Sjøvold T.** Decorated skulls from Hallstatt, Austria: the development of a research project. In: Burenhult G, Carlsson A, Hyenstrand A, Sjøvold T, editors. *Theoretical approaches to artefacts, settlements and society*. Oxford: BAR. 1987; p. 5–22.
92. **Sjøvold T.** Brachicephalization in microevolutionary terms: The evidence from Hallstatt cranial collection. In: Stloukal M, editor. *Diachronic trends in historical anthropology*. Prague: Acta Musei Nationalis. 1990; p. 196–281.
93. **Carson A.** Maximum-likelihood variance components analysis of heritabilities of cranial nonmetric traits. *Human Biology*. 2006;78(4):383–402.
94. **Esparza M, Martínez-Abadías N, Sjøvold T, González-José R, Hernández M.** Selective processes in human reproductive success: heritability of life-history traits. *American Journal of Physical Anthropology*. 2006;129(42):88.

95. **Solà Soley M.** Anàlisi de l'estacionalitat en la població de Hallstatt (Àustria) i de la mortalitat infantil per als anys 1630-1906 [M. Sc.]. [Barcelona]: University of Barcelona. 2014.
96. **Lucas RE.** Lectures on economic growth. 1. Harvard Univ. Press paperback ed. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. 2004; p. 204.