

A. ISIDRO LLORENS

Serv. C.O.T.
Hosp. Sagrat Cor (Barcelona)
Unitat Antropologia Biologica.
Dpt. Biologia Animal, Vegetal i Ecologia.
Fac Ciencias.
U.A.B. (Bellaterra)

Anatomía comparada del retropié, caracteres derivados del tipo de locomoción

Comparative anatomy of the posterior foot, features derived from the type of locomotion

Resumen

Tras una breve reseña de los primeros hallazgos paleontológicos que nos ayudaron a conocer cómo se desplazaban nuestros antecesores, y que nos lleva a afirmar que los homínidos practicaban la bipedestación hace 3,5 Ma. Se realiza un análisis comparativo, entre el hombre y otros primates, de la embriología y biomecánica de la articulación subastragalina. En estos apartados se compara la ontogenia y la filogenia así como las diferencias que presenta el eje único de Henke entre distintas familias de primates, y las consecuencias de estas diferencias en la marcha y las implicaciones que la bipedestación ha tenido en la evolución de la articulación subastragalina.

También se analizan los principales tipos de locomoción en primates.

Palabras clave: Subastragalina. Anatomía comparada. Locomoción. Retropié.

Summary

A brief review is made of the principle paleontological findings that enable us to understand how our ancestors moved, which indicate that hominids walked on two feet about 3.5 million years ago. A comparative analysis of the embryology and biomechanics of the subastragal joint is made in human beings and primates. The ontogeny, phylogeny, and differences in Henke's single axis are compared in different primate families, as well as the effects of these differences on walking and the implications of bipedestation for the evolution of the subastragal joint.

An analysis is made of the main types of locomotion in primates.

Key words: Subastragal. Comparative anatomy. Locomotion. Posterior foot.

La anatomía comparada es una fuente de información importante, a menudo poco valorada, para el correcto entendimiento de la anatomía y la fisiología humana. Los cambios que han acontecido a las diversas estructuras que componen el cuerpo del Ser Vivo, explican, a quien logra descifrar su lenguaje, aquellas necesidades que condujeron a los diversos cambios o adaptaciones de los seres vivos, circunstancias que suelen ocurrir bajo la presión que para todo ser vivo representa la supervivencia como especie.

Correspondencia:

A. ISIDRO LLORENS. Seru. C.O.T. Hosp. Sagrat Cor. C/ Viladomat, 288. 08029 Barcelona.

Entre los numerosos estudios que sobre anatomía comparada pueden despejar incógnitas con respecto a la evolución del hombre, el estudio comparativo y evolutivo del pie, a través de su línea filogenética, tanto por lo que respecta a los primates actuales como a través de los restos fósiles de primates extintos y particularmente, de homínidos, queda ampliamente reflejada en la bibliografía universal.

Ya desde principios de este siglo autores como Vokov T (1903), Loth E, (1908 y 1914), Reicher M (1913), Jones F (1916), Weidenreich F (1922), Keith A (1923), Morton DJ (1924, 1926 y 1935), Gregory WK (1928), Midlo C (1934), Elftman H & Manter J (1935a y 1935b); contribuyeron con sus aportaciones al conocimiento, cada vez más exacto, de las diferencias entre el hombre y el resto de los primates.

A causa de la especial relevancia que el ser humano da a su postura y a su especial tipo de locomoción, cuyo significado ha suscitado el interés de multitud de etnias y religiones en todas las épocas de la historia del hombre, el ortostatismo o postura erecta —diferencial histórico entre el antropocentrismo humano y el resto de los animales— ha sido objeto de interés de numerosos científicos que, por medio de la anatomía comparada han teorizado en el campo de la filogenia en cuyo punto final, y temporal, nos encontramos.

Si hacemos abstracción de la zona anatómica más estudiada en este campo, el cráneo y su contenido, quizá sea, precisamente, el pie (nuestro único punto de contacto con la Madre Gea) la zona del esqueleto más ampliamente investigada.

Dentro del estudio evolutivo global del pie, algunos autores han centrado sus trabajos en zonas anatómicas más delimitadas. Por lo que respecta al interés específico de este trabajo son numerosos los autores que se han centrado en el retropié^{5, 13, 16-19, 37, 39, 41, 42, 49, 56, 60, 62, 63, 70} sólo por mencionar algunos de los estudios realizados recientemente, y correspondientes tanto a primates actuales como de restos fósiles, de los cuales, parte de su contenido, ha sido a través del prisma de la biomecánica comparada la cual ha servido de base a este trabajo centrado en la articulación subastragalina (STJ)^{2, 26, 27}.

Reseña histórica

«Dios creó todos los seres vivos a partir del agua.
Algunos de ellos reptan sobre sus vientres
otros andan sobre sus dos patas
y algunos otros sobre cuatro»

EL CORAN ss. XXIV: 45

Los grandes acontecimientos suceden sin ninguna intención; la casualidad comete buenas equivocaciones.

(George C. Lichtenberg)

Durante la década de los 30, el yacimiento paleontológico de Laetoli, situado en las inmediaciones del río Garusi, a unos 30 km de la conocida Garganta de Olduvai en Tanzania, fue prospectado concienzudamente por los equipos inglés, a cuya cabeza estaba el matrimonio Leakey y alemán dirigido a su vez por Ludwing Kolh-Larsen. Durante más de 40 años el yacimiento no obtuvo ningún fruto espectacular hasta que en 1976 Andrew Hill, visitante de las excavaciones dirigidas en aquel momento por Mary Leakey, tuvo la oportunidad de sacar a la luz, en el denominado tufo 7 (estrato), una capa de cenizas en las que estaban impresas numerosas huellas de diferentes

animales. Entre ellas unas que recordaban las de un homínido⁴⁵. El día 28 de julio de ese mismo año, el geoquímico Paul Abell, descubrió en el sitio G de la localidad 8 una huella fascinante, impronta dejada por un pie izquierdo de características muy similares a las humanas.

Con posterioridad, un total de 39 huellas de los sitios G1, G2 y G3, fueron descubiertas. Dichas huellas fueron preservadas milagrosamente por las cenizas depositadas tras la explosión del volcán Sadimán, actualmente extinto. Mediante el método de datación del par K^+/Ar^+ para la determinación de su edad, se obtuvieron unas cifras que oscilan entre los 3,49 y 3,76 millones de años³⁸.

Un minucioso análisis de las pisadas^{8, 74}, determinaron que dichas impresiones podales correspondían a un homínido el cual transmitía su peso durante la marcha de manera muy similar al hombre moderno.

De lo que se desprende que hace como mínimo 3,5 Ma que los homínidos practican la «bipedestación» como patrón locomotor.

Pero la historia del origen de la bipedestación está inexorablemente ligada a la del origen del hombre y había empezado mucho tiempo antes, aunque, como en el caso de Laetoli, el azar contribuyó de forma positiva.

A principios de éste siglo se tenía constancia de un número muy escaso de piezas catalogadas como homínidos fósiles. En 1856 Fuhlrotf, halló en el Valle de Neander, en Alemania, los primeros restos de *Homo sapiens neanderthalensis*, en 1891 el médico militar holandés Eugène Dubois descubre en Trinil-Java los restos del denominado, por entonces, *Pithecantropus erectus* (*H. erectus*). En 1924 Raymond Day, profesor de Anatomía en la Universidad de Witwatersrand en Johannesburgo/Rep. Sudafricana, recibió unos fósiles hallados durante las prospecciones de la compañía Northern Lime Society en Taung, localidad del protectorado sudafricano de Bechuanaland, en los que se conservaba los restos de un cráneo que, tras repetidas valoraciones anatómicas, determinó la aparición y existencia de un nuevo género y especie, *Australopithecus africanus o gracilis*, siendo publicado inmediatamente en la prestigiosa revista Nature con el sobrenombre del «Niño de Taung», y de cuyo análisis morfológico se incluye una valoración morfomecánica del grado de bipedestación a través de la posición del foramen magnum del occipital.

Nuevamente en Sudáfrica y gracias, esta vez a Robert Broom, se efectúa el hallazgo, en el yacimiento de Sterkfontein, de un fémur distal (STS 14), al cual se le bautiza con el nombre de *Plesiantropus transvaalensis*. Una vez analizadas las características morfológicas (valgo) de éste fragmento de fémur se llega a la conclusión de que perteneció a un ser totalmente bípedo.

Como hemos mencionado con anterioridad la búsqueda del origen de la bipedestación en el hombre, es connatural con su evolución y ultrapasa los límites

del género *Homo* para perderse en épocas tan remotas, tildadas así hasta hace muy poco tiempo en círculos científicos, como es el período Mioceno Superior hace unos 7 Ma.

El hombre no es más que una parte del diversificado y maravilloso mundo de los primates. De su filogenia, centrada aquí en las adaptaciones morfomecánicas que condiciona su tipo de locomoción, de su peso y del ecosistema en el cual habita, constituyen la base para delimitar el cúmulo de modificaciones adaptativas que el hombre a incorporado a su especial anatomía.

La bipedestación y la postura erguida no son exclusivos del género humano. Durante la era mesozoica o secundaria, entre los 220 y los 60 Ma, algunos reptiles muestran una bipedestación y una postura bípeda que se diferencia de la humana básicamente en que es digitígrada en lugar de plantígrada y, que podría calificarse de «tripodal»,³⁴ al estar la postura estática favorecida por la ayuda de la cola. Muy próximos al origen de los reptiles y, dentro del gran grupo de los *Arcosaurios*, los primeros reptiles anisópodos del orden de los *Thecodontos* —a su vez integrados en el suborden de los *Pseudosuquios*—, inician, por primera vez dentro de la bioarquitectura animal, una desproporción entre las extremidades escapulares y las pelvianas, esta innovación bioarquitectónica sumada al progresivo acercamiento de las extremidades escapulares y las pelvianas, esta innovación bioarquitectónica sumada al progresivo acercamiento de las extremidades al centro de gravedad del animal (extremidades columnares), se hace posible la carrera bípeda ocasional, como podría ser el caso del gen. *Euparkeria* (Triásico inf.). Esta capacidad postural junto con el tipo de locomoción representan, para algunos expertos (como es el caso de Alan Charig, conservador del dpto. de Paleontología del British Museum/Londres), uno de los mayores avances evolutivos en los reptiles mesozoicos y, que determinaría, tras una permanencia en nuestro planeta de 150 millones de años, su perpetuación filogenética en las aves, también bípedas en suelo firme.

La postura erecta o la bipedestación ocasional son práctica común en diversos animales (vg. Oso) y están habitualmente relacionadas con cierto tipo de situaciones como agresión-defensa, vigilancia, apareamiento, las cuales no comportan ninguna adaptación morfomecánica en su estructura ósea, entendiéndose por adaptación, aquellas características que permiten a un organismo vivir y reproducirse en un entorno determinado donde, probablemente, sin ellas le sería difícil. Condición claramente diferenciada del concepto de evolución que es una modificación incorporada a la especie a través del tiempo mediante mecanismos de tipo genético.

El registro fósil por lo que respecta a los primates extintos, es más antigua que la de los homínidos, debido a la mayor abundancia de restos. El primate extinto estudiado hace más tiempo corresponde a 2

prosimios *Adapis parisiensis* y *Leptadapis magnus*, gracias a Curvier en 1821, cincuenta años después Gaudry publica la primera descripción anatómica de unos restos postcraneales¹⁵, en concreto un hueso de *Adapis parisiensis*. No siendo hasta Filhol, cuando aparecerá la primera descripción de un Talus (*Leptadapis magnus*)¹⁰, mientras que Schlösser revisa un calcáneo de la misma especie⁶⁴. Una revisión más general del material postcranial, entre el cual se encuentra un Talus de *Leptadapis magnus*, se efectúa en la segunda década de nuestro siglo⁶⁶. En el continente americano es Gregory el primero en descubrir el doble americano de los adápidos europeos correspondiente al género *Notharctus*²¹. A partir de la década de los 20 surge con gran ímpetu el que podríamos denominar *Movimiento Científico Médico-Evolucionista*, caracterizado por la cada vez mayor importancia que se otorga a las diferencias que, mediante la anatomía comparada, se pueden observar en el estudio de los distintos primates, principalmente por lo que respecta a su cráneo y a su pie.

Morton, 1924, anuncia que «el pie de gorila presenta modificaciones que son de gran importancia en el estudio de la evolución del pie humano»⁵¹. Por su parte Keith en 1923, lanza la hipótesis, osada en ese tiempo, de que el primer paso en la evolución hacia un pie humano no fue la Adducción el Hallux, sino la abducción de los otros radios externos hacia el eje formado por el primer dedo y el eje de la articulación subastragalina⁵².

El estudio evolutivo de una zona anatómica determinada se basa principalmente, por lo que respecta a los primates, en 2 puntos:

1. Estudio anatómico comparado con especies actuales.
2. Estudio de piezas fósiles y su extrapolación con los hallazgos que presentan las especies actuales.

La bipedestación fue el primer cambio hacia la evolución humana^{6, 23, 35}

Sabemos que una profunda revolución ocurrió con anterioridad a los 4 Ma, desencadenada por un cambio geo-climático, en aquel tiempo (entre los 7 los 5 Ma), la estructura corporal de un hominoide cambió radicalmente de rumbo, re-diseñándose su zona lumbar, la cadera, la rodilla y el pie. Cambios destinados a la consecución de un logro, la locomoción bípeda, de la cual dependía, muy probablemente, su supervivencia como especie.

Charles Darwin fue un visionario de su época y sus ideas fueron como una «bomba a control remoto» lanzada en medio de un mundo incrédulo³⁰.

En su obra *The Descent of Man* (1872) ya apuntó lo siguiente: «*It is therefore probable that Africa was for-*

merly inhabited by extinct apes closely allied to the Gorilla and Chimpanzee; and as these two species are now man's nearest allies, it is somewhat more probable that our early progenitors lived on the Africa Continent than elsewhere».

Cien años más tarde, concretamente el 30 de noviembre de 1974, en la localidad 162 en Hadar, región de Afar en Ethiopia fue descubierto el esqueleto de homínido del cual se pudo recomponer más del 40% (52 piezas) y con una antigüedad de 3,18 Ma siendo bautizada como «Lucy»²⁹ («Birkinesh» para los ethiopes).

Don (D. Johanson), de cuclillas, bajo un sol abrasador, intentaba encajar aquellos 2 huesos y de pronto comprendió que aquello no era un mono sino un ser humano

La capacidad de bipedestación de Lucy (Al.288,1) y la que presentan los demás miembros de la «Primera Familia» (Sitio 333-Hadar), ha sido objeto de numerosos análisis científicos que han generado ríos de tinta en las más prestigiosas revistas científicas, derivando en acalorados debates. No obstante, ha quedado demostrado que la especie a que pertenecen, *Australopithecus afarensis*, habitantes de nuestro planeta más allá de los 3 Ma y que probablemente fueron el origen de la bifurcación de las 2 grandes familias de homínidos, *australopithecus* y *homo* (con los nuevos hallazgos paleoantropológicos de los 90 se completa el árbol de los homínidos con tres especies anteriores en el tiempo *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus anamensis* y *Australopithecus bahrelgezali*²⁰, pese a presentar incuestionables rasgos que denotan una capacidad arborícola, fueron predominantemente bípedos^{36, 37, 48, 68, 69, 74} versus Oxnard & Lisowski⁵⁶.

Más,... ser bípedo no es fácil.

Para Napier en 1967: «*La marcha humana es una actividad durante la cual el cuerpo, paso a paso, bordea el límite de la catástrofe, y sólo gracias a su cadencia de una pierna tras la otra, nos impide caer de bruces*». Para evitar esta catástrofe, a parte de la cadencia en el paso, nuestra anatomía ha ido continuamente cambiando, adaptándose progresivamente, al nuevo tipo de locomoción. La globalidad de nuestra estructura corporal ha sido alterada para su consecución, desde la posición de la base del cráneo, las inflexiones del esqueleto axial, las extremidades superiores en especial hombro y mano, el anillo pelviano, la cadera, la rodilla; todas han debido de asumir parte del débito adaptativo que tuvo lugar con el cambio de locomoción pero, probablemente, la zona anatómica que más profundamente ha tenido que modificarse haya sido el pie. Y de especial importancia, resultan las modificaciones ocurridas en el retropie, tanto en Talus como en Calcáneo.

Para Weindenreich, 1923 «*El calcáneo es la semilla morfológica del pie*». Mientras que para Morton, 1935 los cambios aparecidos en el calcáneo son la llave que abre las puertas a numerosos cambios en el pie humano.

Embriología comparada de la STJ

Las extremidades inferiores son estructuras anatómicas complejas y procedentes de diversos orígenes durante su formación ontogénica.

La placa lateral es la primera señal del desarrollo de las extremidades y corresponden a la migración de células mesenquimatosas a partir de una capa de origen epitelial (no a causa de la desintegración de epitelio con formación mesenquimatosas). El mesénquima se adhiere firmemente a la superficie interna del epitelio, dando lugar a una «masa» mesenquimatosas subepitelial que puede coincidir con las posiciones primigenias de las extremidades. Un engrosamiento de la epidermis sobre ésta masa dará lugar al esbozo del miembro.

El mesoderma determina la diferenciación del miembro y así, una vez que el esbozo del miembro ha crecido de manera que su longitud supera a su anchura, sólo entonces, se inicia la diferenciación de sus partes subordinadas. La porción distal, se aplana todavía más y se ensancha (más que la proximal), delimitándose el esbozo del pie (o mano). Al principio, esta placa es circular, poco después se vuelve pentagonal y con unas protuberancias (futuros dedos), siendo éste el quirrido pentadáctilo, fruto final del seriado fractal.

En los primeros estadios de los miembros, la futura superficie flexora ocupa una posición ventral y la extensora dorsal. Al alargarse la extremidad, se produce una rotación, de manera que la superficie flexora rota hacia atrás, orientándose en posición posterodorsal. El borde pre-axial del miembro, que en un principio es anterior, rota hacia abajo y, al alargarse el miembro, se curva en la articulación de la rodilla y en otra —menos pronunciada— correspondiente a la región tarsiana.

Al mismo tiempo, las células mesenquimatosas más compactas que continúan apelotonadas, constituirán el esbozo esquelético cartilaginoso. La diferenciación del esqueleto de los miembros, suele progresar en dirección próximo-caudal.

En una ocasión el biólogo Tomas Huxley, dijo que *el ser humano durante su vida embrionaria trepa a su árbol genealógico*.

Podemos decir que, cada una de las fases del desarrollo humano, desde la fase metazooica, pasando por la embrionaria y la fetal, tienen un parangón dentro de la línea filogenética, en este caso de los cordados/vertebrados. No obstante y a pesar de la valiosa ayuda de la anatomía y embriología relativa y los avances en anatomía comparada, los esquemas evo-

lutivos entran dentro del campo de las suposiciones, de las cuales y, aplicando con todo rigor el peso de los métodos científicos y evaluando las diferencias directas e indirectas que de su aplicación surgen, es probable que en un futuro se pueda demostrar que el esquema resultante sea similar a aquello que realmente fuere.

Iniciaremos esta breve evolución ontogénica del pie humano empezando en su fase de cordado no vertebrado, sobre la 4ª semana de vida embrionaria, con la presencia de una elevación en el costado del embrión, el cual se observa también en *anphioxus* (*Cephalocordado*). Asimismo es interesante el hecho de que, sobre la 5ª semana de vida embrionaria, aparece un desarrollo precoz de las extremidades superiores versus a las posteriores, pudiendo ser identificada ésta circunstancia a la transformación de las aletas latero-cefálicas de los peces telesósteos en fulcros, durante el tránsito de la vida acuática a la terrestre (peces/anfibios (*Crysopterygios/Ichtiosthegala*) durante el período devónico). Las extremidades posteriores derivarían de las aletas pélvicas radiadas desarrollándose paralelamente con la evolución de los anfibios primitivos, la articulación talar y un hallux rudimentario.

Durante la 7ª semana de vida embrionaria, la extremidad inferior, que no la superior, sufre una torsión de 90° alrededor de su eje, situación que se hace permanente hacia la 8ª semana. Esta circunstancia anatómica conlleva la disociación sensitivo-motora de los dermatomas de las EE.II.

Hacia la 10ª semana, es el hallux, el radio podal preponderante, circunstancia que nos aboca a un salto importantísimo en la línea filogenética, ya que la importancia del hallux se centra en los primates⁴.

Biomecánica comparada de la STJ

La funcionalidad global de la articulación subastragalina (STJ), es una de las más complejas en el conjunto articular del ser humano.

Apriorísticamente, hemos de reseñar que en el hombre, este complejo articular, cuya movilidad global es escasa en comparación con otras articulaciones, presenta variaciones individuales notables (Inman, 1976). La STJ posee cierto grado de movilidad tanto si el pie está apoyado en el sustrato como cuando no lo está.

La complejidad de los movimientos que tienen lugar en la STJ, precisan de varios ejes de movimiento. No obstante, y para facilitar la comprensión biomecánica, ha sido definido un eje de movilidad único por el eje de Henke por el cual, parte de cada movimiento de los que componen el repertorio funcional de la STJ, puede ser efectuado.

Este eje único discurre, en el hombre, de próximo-lateral a disto-medial, y a su vez de próximo-plantar a disto-dorsal^{40, 62}.

Las diferencias más importantes de este eje con respecto a otros primates se centraría en la inclinación disto-dorsal, situación influida principalmente por la posición de la zona anterior o distal del calcáneo.

El principal movimiento conjugado que se puede efectuar a nivel del eje único es el movimiento de inversión/eversión. Este movimiento que, en el hombre, presenta un arco articular corto, se incrementa notablemente en otros primates; siendo muy elevado por ejemplo en *Ateles* y *Pan sp.*, intermedio en *Nasalis sp.* y escaso, poco mayor que en el hombre, en *Macaca sp.*, siendo éste último cuadrúmano terrestre y poco arborícola⁶².

Este arco articular hace desplazarse un hueso de retropié sobre el otro, desplazamiento talo-calcáneo, en un movimiento denominado de «screw/unscrew-like mov» o movimiento de atornillado-desatornillado el cual, debido a la posición tridimensional que tiene la articulación posterior con respecto al eje único, en el pie derecho el movimiento es de atornillado, mientras que en el izquierdo es de desatornillado («right and left handed screw»)⁴⁶.

El movimiento complejo que tiene la STJ como ha sido mencionado con anterioridad es el de inversión/eversión, que a su vez puede desglosarse en 3 movimientos separados poseyendo cada uno de ellos su propio eje y plano:

1. *Supinación/pronación*: con el eje paralelo al eje mayor del pie.
2. *Flexión plantar/flexión dorsal*: con el eje perpendicular al eje mayor del pie.
3. *Adducción o rotación medial/abducción o rot. lateral* con el eje dorso-plantar. Las rotaciones mediales y laterales se efectúan con el pie en el sustrato.

Ningún movimiento de los citados previamente puede efectuarse por separado.

La interrelación de estos tres ejes de movimiento conjugado y su aplicación sobre el eje único da como resultado una serie de situaciones anómalas, como ejemplarizan el caso del movimiento de prono/supinación el cual puede sobrepasar al de plantar/dorsiflexión a causa de la alineación espacial del eje único que es más próximo-distal que medio-lateral; o debido también a que el eje, a su vez, es más próximo-distal que dorso-plantar, el componente de prono/supinación puede exceder al de ADD/ABD.

Inman²⁵, calculó los movimientos conjugados de la STJ humana obteniendo los siguientes resultados: por cada 10° de prono/supinación hay 9° de ADD/ABD y aproximadamente unos 3° de plantaflexión/dorsiflexión.

Por lo que respecta a los demás primates, es de gran importancia para la medición de los grados de movilidad conjugadas la longitud en el plano sagital que presenta la articulación distal o anterior de la STJ;

en primates con la zona distal del calcáneo, aquella situada por delante del punto más anterior de la faceta proximal de la STJ y que se encuentra en relación con la superficie de articulación distal de la STJ, el eje único está alineado en una posición más próximo-distal que medio-lateral. Por lo cual efectuando mediciones basadas en esta nueva reorientación en diferentes primates se obtiene que cada 10° de prono/supinación van acompañados por 2° de plantaflexión/dorsiflexión en *Ateles sp.*, 5° en *Macaca sp.*, 8° en *Nasalis sp.*, y 10° en *Gorilla sp.*

En los distintos primates, el eje único de movimiento es capaz de variar por lo que respecta a su alineación, en diferente grado, durante la ejecución de un mismo movimiento. Estudios realizados en primates africanos, con la excepción de los *Cercopithecidos*, se ha podido demostrar que, durante los grados extremos de la inversión, el eje está orientado más próximo-distal que el eje único, mientras que durante la eversión forzada lo está más medio-lateralmente, situación condicionante que durante los últimos grados de la inversión predomine el componente supinador siendo mínimo el componente de flexión-plantar; por el contrario durante la máxima eversión lo que predomina en la dorsi-flexión, siendo escaso el grado de pronación.

La STJ posee también cierto componente de traslación, movimiento que se efectúa durante el movimiento conjugado a través del eje único. El grado de traslación, medido como distancia recorrida entre 2 puntos en sentido lineal durante el movimiento de rotación, depende principalmente de la orientación de la articulación distal del calcáneo, tomando como referencia el eje único. Estos dos ejes, el único y el de la articulación distal calcánea, forman un ángulo de declinación, que a medida que se acerca a los 90°, el componente de traslación se acerca a 0°, o sea en circunstancia de perpendicularidad de ejes.

En el hombre cuando su pie está en contacto con el sustrato, el movimiento de traslación del componente rotacional que efectúa el talus sobre el calcáneo se dirige hacia disto-medial durante la eversión y hacia próximo-lateral durante la inversión. Por lo que a los primates respecta, el grado de traslación, variable como hemos dicho debido al ángulo de declinación, es máximo en *Ateles sp.*, intermedio en los miembros de familia *Cercopithecidae* y mínimo en la familia *Colobinae*.

Los movimientos conjugados de rotación y traslación, permiten que a través de un movimiento helicoidal el *Caput tali* se impacte en el *Acetabulum pedis*, región anatómica formada por, la carilla articular proximal del navicular para el talus y el complejo ligamentoso formado por el ligamento calcáneo-navicular plantar/springligament, en situación de tensado⁴⁰.

En el ser humano el componente de traslación que presenta la STJ, se da únicamente en el 50% de

los casos y durante los grados extremos de inversión/eversión²⁵. Al que podríamos denominar subcomponente de traslación dentro del movimiento global de la STJ, lleva inherente otro concepto biomecánico: la direccionalidad, que acontece únicamente cuando hay contacto con un sustrato.

Tomando como punto de referencia el *caput tali* y debido a la gran oblicuidad dorso-plantar del eje único, en el hombre y algunos primates superiores africanos, durante la inversión del pie se detecta un componente de rotacionalidad lateral y medial. Factor que interviene en el no-avance del *caput tali*, en el grado que cabría esperar (a causa de la superposición de la rotación medial). Por otra parte el componente medial de la traslación durante la eversión está ampliado. Este no-esperado factor biomecánico, en los primates, es mínimo en la familia *Atelidae* y *Cercopithecinae*, medio en *Colobinae*, siendo máximo en el hombre.

El grado de contacto articular a través de cualquier movimiento conjugado de la STJ lo podemos definir como congruencia articular. Durante el movimiento principal conjugado de eversión/inversión, la zona de contacto articular varía siendo máximo durante la inversión para *Ateles sp.*, y mínimo durante la eversión; a causa de la menor perpendicularidad entre el eje único y el eje mayor de la articulación proximal del calcáneo. El caso contrario pasaría en *Gorilla sp.* cuyo ángulo se acerca a los 90°.

En un estudio efectuado con el objetivo de catalogar las implicaciones que para la evolución de la bipedestación, aparecen en el calcáneo de *Australopithecus afarensis*³⁷ a través de obtenciones biométricas y analizando posteriormente su significado funcional; se llega a la conclusión de que la articulación proximal del calcáneo presenta una convexidad, la cual es extrapolable a una sección de cilindro (o de cono, según los casos), de la cual es posible determinar el radio. Después de múltiples análisis, el radio medio en *Homo sapiens* resulta ser de 26,2 mm (DS: 3,2); en *Pan* es de 14,2 mm (DS: 3,1); en *Gorilla* es de 20,8 mm (DS: 3,3), siendo de 24,5 mm en 2 individuos de *A. afarensis* (AL.333,8 y AL.333,55). Observándose claramente la relación entre el radio de la articulación proximal del calcáneo de *A. afarensis* con el del hombre.

También se determina el llamado ángulo de sustentación para la misma superficie articular que en *A. afarensis* (AL. 333,8) es de 82°, en el hombre moderno de 78,5° (DS 10°), 100° (DS 8,2°) para *Gorilla* y 110° (DS 9,3°) para *Pan*.

La reducción de la convexidad (ángulo de sustentación bajo + radio del cilindro alto), tanto en el hombre como en *A. afarensis*, presentes en la articulación proximal del calcáneo, son consideradas como soluciones adaptativas a una restringida direccionalidad de las fuerzas que pueden actuar sobre la superficie articular. Esta menor curvatura reduce de una parte el stress articular y por otra el arco articular.

La reducción de la movilidad de la STJ se debe principalmente a 2 factores:

1. Incremento de peso
2. Bipedestación y bipodalidad

La combinación de, por una parte un aumento en las sollicitaciones mecánicas derivadas del mayor peso y de una práctica habitual de bipedestación, unida a una relativa avascularidad del cartílago articular, proscriben aquello que sería otra solución alternativa a este conflicto anatómico-biomecánico como sería el incremento de espesor del cartílago, circunstancia que aboca a un irremediable fracaso por avascularidad debida a la deficiente imbibición³⁷.

La diferencia entre la convexidad de *Homo* y *A. afarensis* puede ser debido a 3 principales factores:

1. Menor peso en *A. afarensis* (de 28/40 Kg en «Lucy»).
2. Cierta grado de capacidad arborícola.
3. Coexistencia de un genu flexo durante esta bipedestación primitiva, circunstancia que disiparía en cierto grado la absorción de energía por parte de los elementos del retropié durante la fase talógrada de la marcha, convirtiéndose así en un mecanismo de protección. Para algunos autores³⁷, la presencia en el calcáneo de *A. afarensis*, del proceso latero plantar conjugado con la reducción de la convexidad de la superficie articular de la faceta proximal o posterior, constituirían inequívocas modificaciones cuyo objeto sería proteger superficies cartilaginosas articulares durante un «período de transición» en lo que a la locomoción respecta y cuyo punto final sería la consecución de la bipedestación estricta.

Estos cambios estructurales del retropié han debido producirse durante el suficiente número de generaciones como para permitir su incorporación al genotipo correspondiente.

Tipos de locomoción en los primates

Si consideramos a la locomoción como la combinación de movimientos controlados por la cual el cuerpo es capaz de desplazarse a través del espacio, vemos que, junto e íntimamente relacionado con el tamaño, la locomoción moldea la anatomía.

Pocas ordenes del reino animal, abarcan tantos tipos de locomoción como presentan los primates. Durante más de 100 años, la locomoción de los primates vivos ha sido pieza fundamental en el campo de la investigación y también en el de la especulación sobre la evolución humana²⁴. De lo dicho por T. Huxley en el siglo pasado se desprende que no solo la locomoción, si no también la postura o las tendencias posturales, son importantes para lo que de adapta-

ción en la anatomía funcional conlleva, principalmente las posturas durante el descanso y durante la alimentación «resting y feeding & eat postures».

La correlación entre el tamaño de un primate y el patrón principal de locomoción es considerada una función alométrica inespecífica, cuyo crecimiento ha de basarse bajo el postulado de que el peso es una función al cubo de las dimensiones lineales, mientras que el crecimiento de los planos, como puede ser el diámetro de la diáfisis de los huesos largos de las piernas, es una función al cuadrado con respecto a las dimensiones lineales. Tomando esta premisa, podremos generalizar sobre la base de que los primates con un peso < 100 g suelen ser cuadrúmanos arborícolas y saltadores; aquellos cuyo peso se sitúa entre los 100 g y 1 kg suelen ser «clingers» y saltadores; entre 1 y 10 kg aparecerían los suspensores, los cuadrúmanos arborícolas y los pequeños cuadrúmanos terrestres; entre los 10 y los 50 kg se situarían los grandes cuadrúmanos terrestres y los braquiadores y, en el segmento superior, aquellos primates por encima de los 50 kg se desplazarían mediante la «knucle-walking» y la bipedestación¹⁴.

El primer estudio cinemático sobre locomoción en animales salvajes se remonta a 1899 por Muybridge.

La forma básica dentro del amplio repertorio locomotor de los primates es el cuadrupedalismo o cuadrumanismo, como ya se ha citado anteriormente, los cuadrúmanos arborícolas son de menor tamaño que los cuadrúmanos terrestres, por regla general. Todos los primates poseen un conjunto de diferentes tipos de locomoción («total locomotor pattern»⁵⁹, de los cuales «uno» suele ser el más frecuente).

Mencionaremos como situación biomecánica específica de los primates, que son los únicos tetrápodos que reciben mayor porcentaje de peso en su tren posterior.

Tipos principales de locomoción

Quadrupedalismo arborícola (Q. Arb)

Representa el patrón básico de locomoción de los primates. A partir de éste tipo o patrón locomotor, la tipología morfológica del esqueleto postcranial puede derivar hacia otras tipologías surgidas de la consecución de otras locomociones.

En el Q. Arb., el tren posterior juega el papel, tanto de soporte principal como de propulsión, mientras que el anterior ejecutan el papel de «timón» de esta locomoción³³. Por necesidades de estabilidad sobre soporte arbóreo, la longitud de las extremidades es muy parecida (Intermembral Index cercano a 100) y además éstas suelen ser no demasiado largas y estar en permanente semiflexión, estrategia que permite llevar el Centro de Gravedad lo más cerca posible del soporte (ramas o tronco del árbol).

Es necesaria una capacidad prehensora o «grasping» desarrollada tanto en manos como en pies,

siendo sus dedos más largos que en los cuadrúmanos terrestres pero menos que en los suspensores.

En el tren posterior cabe citar la abducción de las extremidades, siendo el cuello femoral más valgo que en los cuadrúmanos terrestres. La rodilla presenta asimetría tanto en los cóndilos femorales como en las mesetas tibiales correspondientes. La articulación del tobillo es también asimétrica debido a la mayor altura que alcanza el labio troclear talar externo, en comparación con el medial, situación que determina y favorece la posición invertida y pronada del pie con respecto al eje tibial.

La cola suele ser más larga.

La clasificación de los Q. Arb. según su tamaño se debe a Rose en 1983:

Q. Arb. (pequeños):

- con garras: *Callimico*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus*, *Saguinus*.
- sin garras (ágiles): *Cheirogaleus*, *Microcebus*, *Phaner*.
- sin garras («Slow-climbers»): *Artocebus*, *Loris*, *Nycticebus*, *Perodicticus*.

Q. Arb. (medianos):

- Prosimios: *Daubentonia*, *Lemur*, *Varecia*.
- Anthropoides: *Aotus*, *Callicebus*, *Cebus*, *Saimiri*, *Chiropotes*, *Pithecia*.

Q. Arb. (grandes):

- «branch sitting & walking»: *Cercocebus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Mandrillus*.
- O. W. M. semibraquiadores: *Colubus*, *Pygathrix*, *Nasalis*, *Presbytis*, *Rhinopithecus*.
- N.W.M. semibraquiadores: *Alouatta*, *Brachyteles*, *Ateles*, *Lagothrix*.

Quadrupedalismo terrestre (Q. Gr.)

Los principales representantes de este tipo de locomoción son los O.W.M., de tamaño medio-alto.

Las características generales por lo que a la morfología de sus extremidades respecta son: la posición en adducción de las extremidades inferiores, las cuales son más largas que el tren anterior, un tronco estrecho en el plano sagital; cola corta o rudimentaria, huesos tarsianos robustos incluidos los metatarsianos, las falanges de los dedos, tanto de las manos como de los pies, son cortos. Hallazgos todos, que reflejan una menor posibilidad de movimientos rotacionales en el pie.

La clasificación para este grupo es la siguiente:

Q. Gr. (medianos):

- «Ground standing & walking»: *Cynopithecus*, *Erythrocebus*, *Macaca*, *Mandrillus*, *Papio*, *Theropithecus*.

Q. Gr. (grandes):

- «Knucle-walking»: *Pan* y *Gorilla*.

Saltadores (V. cling & Leap)

El concepto de locomoción por medio del salto o «leaping», está unido, con mucha frecuencia, a la postura estática de descanso denominada «vertical clinging» (agarrados verticalmente a un soporte/tronco-rama).

La ejecución del salto es debida a la propulsión mecánica de una única y rápida extensión de las piernas, que habitualmente están flexionadas. En este movimiento, el tren anterior desempeña un papel secundario.

Las características anatómicas definitorias de este tipo de locomoción se centran en la presencia de una región lumbar larga; en la cadera es notable la existencia de un cuello femoral corto y robusto, acompañante a un caput femoralis a menudo de forma cilíndrica en vez de esférica; las piernas son largas y los cóndilos femorales presentan una similitud con los que efectúan la bipedestación, situación mediante la cual les es factible la posición en flexo de rodilla prolongada durante largo tiempo; la tibia es estrecha lateralmente y hay un cierto grado de fusión tibio-fibular inferior.

El mecanismo de extensión de la pierna, que permitirá el salto, se basa en la fuerza que la musculatura efectúa principalmente sobre la articulación de la cadera, para mejorar este efecto, los músculos adductores necesitan un mayor brazo de palanca por lo cual el isquion, en los Leap. se encuentra alargado siguiendo la dirección de las alas ilíacas, a excepción de los Prosimios que debido a que su punto de partida para el salto suele ser vertical («vertical-clinging»), y no horizontal, siendo su isquion expandido hacia posterior.

Como sucede en los Q. Gr., el grado de estabilidad articular de las articulaciones del tren posterior, ha de ser mayor que en los Q. Arb., ya que no se basan en componentes rotacionales, sino en la simple flexo-extensión.

El pie, en los primates cuyo tipo de locomoción predominante es el Leap., es la zona anatómica más característica; el calcáneo y el navicular son muy largos y sirven de brazo de palanca caudal del salto (load arm/lever arm).

La clasificación por tamaños de los saltadores se debe a Napier & Walker⁵⁵:

Leap. (pequeños): *Euoticus*, *Gálago* y *Tarsios*.

Leap. (medianos): *Avahi*, *Hapalemur*, *Indri*, *Lepilemur*, *Propithecus*.

Suspensores (Susp.)

Tanto la locomoción como la postura en suspensión dentro de los primates es frecuente y puede efectuarse tanto con el tren anterior como en el posterior.

Las características definitorias que presenta este tipo de locomoción se centran en la gran longitud que alcanza el tren superior (I. Index muy por encima del 100), situación que se produce a expensas principalmente del antebrazo, su articulación de la muñeca tiene forma esférica con la ulna libre (no articulada), situación anatómica que permite la rotacionalidad a este nivel. Al contrario de los Leap., la región lumbar es muy breve y asimismo carecen de cola.

En el tren inferior, el valgo de cadera es significativo y por medio del cual se efectúa la abducción de ésta. La rodilla presenta unos cóndilos femorales poco profundos (vs. Leap.), mientras que en el retropié, el talus apenas muestra surco troclear, situación que incrementa en gran medida las posibilidades de rotacionalidad a este nivel, poseyendo el calcáneo un brazo de palanca bastante corto, siendo las falanges, tanto en manos como en pies, largas y curvadas para mejorar el «grasping».

La clasificación por tamaños de los suspensores se basa en Napier & Walker y Rose^{55, 61}:

Susp. (medianos)

- braquiadores (Brach): *Hylobates* y *Symphalangus*.
- braquiadores modificados: *Pan*, *Pongo* y *Gorilla*.

A tenor de lo mencionado anteriormente y basado en las clasificaciones propuestas por Napier & Walker en 1967 y de Rose en 1983, los patrones o tipos de locomoción básicos son Q. Arb, Q. Gr, Leap y Susp (Brach) además de la bipedestación. No obstante hay 2 tipos de locomoción, que debido a su importancia evolutiva, podemos considerarlos por separado, estos son los trepadores (verticales) y los «knucle-walker».

Trepadores verticales o vertical climbers (V. Cl.)

Durante largo tiempo se ha tenido el concepto de que el precursor de la locomoción bípeda debería haber sido un braquiador^{32, 52}.

No obstante surgían muchas dificultades para demostrar el cómo este tipo de locomoción, cuya ejecución comporta una extensión pasiva de cadera y rodilla, pudo desembocar hacia un bipedalismo eficaz.

En 1977, Cartmill & Milton lanzaron la teoría de la *Climber Theory of Human Ancestry*. Poco después estudios realizados en primates que utilizan frecuentemente la V. Cl. a través de técnicas electromiográficas, cinemáticas, y mediante plataformas de fuerzas¹² y por otro lado. También mediante estudios globográficos⁵⁷, demuestran que este tipo de locomoción conlleva una serie de movimientos que raramente aparecen en otros tipos de locomoción en los primates, como son: la presencia, durante su ejecución, de una lordosis lumbar, la rotación interna del anillo pelviano; la extensión activa sumada a una rotación interna de la cadera y rodilla. Para Stern, 1971, *Alouatta pa-*

lliatta es el primate actual cuya morfología de la cadera y musculatura del muslo, podrían derivar, con un menor número de variaciones, hacia una morfología de tipo humana: *A. palliatta* practica asiduamente la V. Cl. «El hombre, con sus piernas debajo de la pelvis, anda en horizontal; el chimpancé, con sus piernas delante de la pelvis, «anda en vertical»⁵⁷».

Knucle-walking (K-W)

La K-W es el tipo de locomoción cuadrúmana practicada por los póngidos (pánidos), a excepción de *Pongo pygmaeus*. Consiste en una postura semierguída que adoptan tanto en el suelo como en ramas de gran calibre. En la K-W los segmentos medio y distal de los dedos de las manos están flexionados, mientras que el proximal está hiperextendido.

La zona de contacto con el suelo, se centra únicamente en la zona dorsal del segmento medio de los dedos de la mano y más concretamente en los más externos. Como resultante adaptativa cabe citar el engrosamiento capsular palmar a nivel carpiano que va unido a unos mecanismos de estabilización articular como son la presencia de una prominencia ósea dorsal en la cabeza del MCP, y el tono muscular de los flexores de los dedos.

La K-W es un tipo de locomoción «compromiso» en aquellos grandes primates (*Pan* y *Gorilla*), que sin dejar de tener grandes capacidades arborícolas, permanecen largos períodos de tiempo en suelo firme^{28, 71}.

Bipedestación (BP)

Es el tipo de locomoción exclusiva de los homínidos.

Los rasgos generales que comporta la práctica de este tipo de locomoción son: las incurvaciones en el plano sagital del esqueleto axial; una pelvis corta y ancha, en la cual el ísquion se dirige hacia posterior (similar a Leap.); fémur con un caput femoralis de gran volumen; gran longitud femoral; aducción y por consiguiente valgo de rodilla; gran incremento de volumen del calcáneo y un hallux adducido y extremadamente corto.

La BP de tipo humana es única, en sus características, estudios practicados durante la práctica de la BP en otros primates (principalmente en póngidos), demuestran las profundas divergencias en el plano funcional que presentan con la BP practicada por el hombre⁵⁷.

La BP que suelen utilizar algunos primates entre los cuales mencionaremos a *hylobates*, *synphalangus*, *papio*, *macaca*, entre otros, la principal diferencia biomecánica es la menor extensión de la cadera y de la rodilla, así como la menor rotación medial del muslo³³. Este mismo autor observó que, funcional-

mente, la BP más parecida a la humana es aquella practicada ocasionalmente por *Pongo*, *Pan* y *Ateles*, medianamente diferente en *hylobates* y *synphalangus* y muy diferente aquella que realizan *Papio* y *Macaca*.

La predicción de las características locomotoras que debieron tener los primates fósiles y extintos, se basa en un depurado estudio de su morfología y la posterior extrapolación, mediante anatomía comparada, a aquella que presenta los primates actuales.

No obstante, hemos de hacer hincapié¹¹, en que no es exacta la asociación entre característica o rasgo anatómico y su presunta funcionalidad biomecánica con el tipo de locomoción real que debieron de presentar aquellos primates en vida, y que sólo se puede constatar mediante la observación. Mas aún en el caso de restos aislados o fragmentarios, que incrementan el grado de inexactitud.

La aparición de los primates en la Tierra deriva de la división fisiológica que durante el cretácico inferior realizaron los más avanzados therápsidos, que da como consecuencia final una selección del ecosistema predominante, en marsupiales y en placentados³⁹.

Los placentados, entre los que incluye a los leptíctidos de los cuales derivarían posteriormente los primates arcaicos¹, los cuales presentan ya un eje oblicuo en la articulación subastragalina (STJ) y un «grasping hallux», de lo cual se puede deducir una «invasión» del nicho arbóreo.

Bibliografía

- Bown TM, Gingerich PD. The Paleocene Primate Plesiolestes and the origin of the Mycosyopidae. *Folia Primat.* 1973;19:1-8.
- Castellana C, Malgosa A, Isidro A. Adaptación funcional de la morfología articular del tarso proximal y su aplicación en Paleopatología. *Arch Esp de Morfología.* 1997;2(1):23-31.
- Cartmill M, Milton K. The loriform wrist joint and the evolution of «brachiating» adaptations in the Hominoidea. *Am J Phys Anthropol.* 1977;47:249-72.
- Crelin ES. The development of the human foot as a resume of its evolution. *Foot & Ankle.* 1983;3:305-21.
- Dagosto M. Postcranium of *Adapis parietalis* and *Leptadapis magnus* (Adapiformes Primates). *Adaptational and Phylogenetic Significance.* *Folia Primat.* 1983;41:49-101.
- Darwin Ch. *The descent of man.* London, 1871.
- Day MH. Bipedalism: pressures, origins and modes. In: *Major Topics in Primate and Human Evolution.* (Ed. Wood, Martin & Andrews). Cambridge University Press. 1986.pp.188-202.
- Day MH. Hominid locomotion from Taung to the Laetoli footprints. In: *Hominid Evolution. Past, present and future* (Ed. Tobias). New York: Alan R. Liss. 1986;115-27.
- Elftman H, Manter J. The Evolution of the Human Foot, with special reference to the joints. *J Anat* 1935;70:56-67.
- Filhol H. Observations relatives au mémoire de M. Cope intitulé: relations des horizons refermant des débris d'animaux vertébrés en Europe et en Amérique. *Ann Sci Geol.* 1873;14:1-51.
- Fleagle JG. Locomotor and posture of the Malayan Siamang and implication for hominoid evolution. *Folia Primat.* 1976;26:245-69.
- Fleagle JG, Stern JT, Jungers WL, Susman RL, Vangor AK, Wells JP. Climbing: a biomechanical link with brachiation and with bipedalism. *Symp Zool Scos London.* 1981;48:359-75.
- Fleagle JG, Simons EL. Skeletal remains of *Propithecus chirobates* from the Egyptian Oligocene. *Folia Primat.* 1982;39:161-77.
- Fleagle JG. *Primate Adaptations & Evolution.* Harcourt Brace Jovanovich Pb. San Diego. Academic Press, Inc. 1988.
- Gaudry A. Sur quelques pièces de mammifères qui ont été trouvés dans les phosphorites du Quercy. *J Zool.* 1875;4:518-27.
- Gebo DL, Simons EL. Morphology and locomotor adaptations of the foot in early oligocene anthropoids. *Am J Phys Anthropol.* 1987;74:83-101.
- Gebo DL. Locomotor and phylogenetic considerations in anthropoid evolution. *J Hum Evol* 1989;18:201-33.
- Gebo DL, Dagosto M, Rose KD. Foot morphology and evolution in early eocene Cantius. *Am J Phys Anthropol.* 1991;86:51-73.
- Gebo DL. Plantigrady and foot adaptation in African Apes: implications for hominoid origins. *Am J Phys Anthropol.* 1992;89:29-58.
- Gore R. The Dawn of humans. *The National Geographic Magazine.* 1997;191(2):72-99.
- Gregory WK. On the structure and relations of *Notharctus*, an American Eocene Primate. *Mem Am Mus Nat Hist.* 1920;3:49-243.
- Gregory WK. Were the Ancestors of Man primitive brachiators? *Proc Am Philos Soc.* 1928;67:129-50.
- Haeckel E. *anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des menschen.* Leipzig: Engelmann Ed. 1874.
- Huxley TH. *Evidence as to man's place in Nature.* Williams & Norgate. 1863.
- Inman VT. *The Joints of the Ankle.* Baltimore. Williams & Wilkins Ed. 1976.
- Isidro A. Anatomía y biomecánica comparada de la articulación subastragalina en primates extintos y actuales. Tesis U.A.B. 1994.
- Isidro A. Biomecánica comparativa de la articulación subastragalina en primates. Generalidades. *Rev de Medicina y Cirugía del Pie.* 1995;9(1):71-8.
- Jenkins FA. Chimpanzee bipedalism: cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait. *Science* 1972;178:877-9.
- Johanson D, White TD, Coppens Y. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates, Hominidae), from the Pliocene of eastern Africa. *Kirtlandia* 1978;28:1-14.
- Johanson D, Edey M. *The beginnings of humankind.* Simon & Schuster Ed. 1981.
- Jones F. *Arboreal Man.* London, Arnold Ed. 1916.
- Keith A. Man's posture: its evolution and disorders. *Br Med J.* 1923;1:451-4, 499-502, 545-8, 587-90, 624-6, 669-72.
- Kimura T, Okada M, Ishida H. Kinesiological characteristics of primate walking: its significance in human walking. In: *Environment, behavior and morphology: dynamics interaction in primates.* (Ed. Morbeck, Preuschoft & Gomberg). New York: Gustav Fischer. 1979;pp.297-311.
- Kymmer B. Biomechanical foundations of the development of human bipedalism. In: *origine(s) de la bipédie chez des hominidés.* (Ed. Coppens & Senut). Edit C.N.R.S./Paris. 1991;1-8.
- Lamarck JB. *Philosophie Zoologique.* Vol 1. Paris, 1809.
- Latimer B, Ohman JC, Lovejoy C. Talocrural joint in african hominoids: implications for *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol.* 1987;74:155-75.
- Latimer B, Lovejoy CO. The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *Am J Phys Anthropol.* 1989;78:369-386.
- Leakey MD, Harris JM. Laetoli: a pliocene site in Northern Tanzania. Oxford: Oxford University Press, 1987.
- Lewis OJ. The joints of the evolving foot. Part I. The Ankle Joint. *J Anat.* 1980a;130:527-43.
- Lewis OJ. The joints of the evolving foot. Part II. The intrinsic joints. *J Anat.* 1980b;130(4):833-57.
- Lewis OJ. The joints of the evolving foot. Part III. The Fossil Evidence. *J Anat.* 1980c;131:275-98.

42. Lewis OJ. The evolutionary emergence and refinement of the mammalian pattern of foot architecture. *J Anat.* 1983;137:21-45.
43. Loth E. Die aponeurosis plantaris in der Primatenreihe. *Gegenbaurs Morph Jahrb.* 1908;38:194-322.
44. Loth E. Zur anthropologie der plantar aponeurose. *Gegenbaurs Morph Hahrb.* 1914;48:83-97.
45. Lyons RD. Oldest man-like footprint believed discovered. *New York Times.* 1978;Feb.25.pp.1.
46. Manter JT. Movements of the subtalar and transverse talar joints. *Anat Record.* 1941;80:397-410.
47. McConail, MA. The postural mechanism of the human foot. *Proceedings. Royal Irish Acad.* 1945;50:265-78.
48. McHenry HM. The First Biped: a comparison of the *A. afarensis* and *A. africanus* postcranium and implications for the evolution of bipedalism. *J Hum Evol.* 1986;15:177-91.
49. Meldrum DF. New fossil platyrrhine form the early miocene of argentina. *Am J Phys Anthrop.* 1990;83:403-18.
50. Midlo C. Form of hand and foot in primates. *Am J Phys Anthrop.* 1934;19:337-89.
51. Morton DJ. Evolution of the human foot. *Am J Phys Anthrop.* 1924;7:1-52.
52. Morton DJ. Significant characteristics of the Neanderthal foot. *Nat Hist.* 1926;26:310-4.
53. Morton DJ. *The human foot.* New York, Columbia University Press. 1935.
54. Napier JR. The antiquity of human walking, 1967.
55. Napier JR, Walker AC. Vertical clinging and leaping a newly recognized category of locomotor behavior of primates. *Folia Primat.* 1967;6:204-19.
56. Oxnard GhE, Lisowski FP. Funtional articulation of some hominoid foot bones: implications for the Olduvai (hominid) foot. *Am J Phys Anthrop.* 1980;52:107-17.
57. Prost JH. Origin of bipedalism. *Am J Phys Anthrop.* 1980;52:175-89.
58. Reicher M. Beitrag zur anthropologie des calcaneus. *Arch Anthrop NF.* 1913;12:108-33.
59. Ripley S. The leaping of langurs: a problem in the study of locomotor behavior. *Am J Phys Anthrop.* 1967;26:149-70.
60. Rose KD, Walker A. The skeleton of early eocene *Cantius*, oldest lemuriform primate. *Am J Phys Anthrop.* 1985;66:73-89.
61. Rose MD. Quadrupedalism in primates. *Primates.* 1983;14:337-58.
62. Rose MD. Further hominoid postcranial specimens from the late miocene nagri formation of Pakistan. *J Hum Evol.* 1986;15:333-67.
63. Rose MD, Leakey MG, Leakey REF, Walker AC. Postcranial specimens of *Simiolus enjiessi* and other primitive catarrhines from the early miocene of Lake Turkana, Kenya. *J Hum Evol.* 1992;22:171-37.
64. Schlösser M. Beitrag zur osteologie und systematischen stellung der gattung *Neolemur*, sowie zue stammesgeschichte der primaten überhaupt. *Neues Jb Miner Geol Paläont Mh.* 1907;199-226.
65. Shepard E. Tarsal movements. *J Bone & Joint Surg.* 1951;33B:258-63.
66. Stehlin HG. Die Säugertiere des schweizerischen Eocaens: *Adapis.* *Abh Schweiz Paläont Ges.* 1912;38:1165-298.
67. Stern KB. functional myology of the hip and thigh of cebid monkeys and its implications for the evolution of erect posture. *Biblioth Primat.* 1971;14:1-318.
68. Stern JT, Susman RL. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthrop.* 1983;60:279-17.
69. Susman RL, Stern JT, Jungers WL. Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primat.* 1984;43:113-56.
70. Szalay FS, Langdon JH. The foot of *Oreopithecus*: an evolutionary assessment. *J Hum Evol.* 1986;15:585-621.
71. Tuttle RH. Knuckle-walking and the problem of human origins. *Science.* 1969;166:953-61.
72. Vokov T. Les variations squelettiques du pied chez les primates et dans les races humaines. *Bull Mem Soc Anthrop Paris* 1903; 3:632-708,5:1-50,201-331.
73. Weidenreich F. Der Menschenfuss. *Zeit Morph Anthrop.* 1922;22:51-282.
74. White TD, Suwa G. Hominid footprints at Laetoli: facts and interpretations. *Am J Phys Anthrop.* 1987;72:485-514.

