

PUNTOS EVOLUTIVOS CLAVE EN EL DISEÑO DEL PIE HUMANO

SERV. COT. HOSPITAL SAGRAT COR (BCN)
U. ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA (U. A. B.)

A. ISIDRO LLORENS

RESUMEN

La Bipedestación y la Postura Erecta han condicionado un cambio adaptativo global de nuestra anatomía, siendo de especial importancia las modificaciones surgidas en el pie.

En este trabajo se analizan someramente los cambios cualitativos más importantes para la evolución de un pie de tipo humano.

En primer lugar se exponen fenómenos como el Seriado Fractal hasta la consecución del Quiridio Pentadáctilo durante la aparición de los Anfibios Primitivos; la posterior recolocación de las extremidades bajo el eje del cuerpo con los Reptiles. La especial evolución de los Reptiles Mamiferoides que presentan un pie de tipo moderno mediante el progresivo acortamiento de las falanges, la presencia de una fórmula digital moderna (2:3:3:3:3), la superposición del talus y el calcáneo y la divergencia del hallux.

En segundo lugar se analiza el Pie Primate que evoluciona desde un pie prensil hasta un pie de carga, remarcando la importancia de la locomoción. Quedan expuestas diferentes modificaciones podales a tenor de la línea filoge-

nética que pasando por primates arcáicos, prosimios, anthropoides, póngidos, hominoides, homínidos llega hasta Homo. Diversas teorías sobre la adquisición de la bipedestación son expuestas.

Finalmente se describen los principales cambios que mediante la Anatomía Comparada pueden observarse entre los pies primate y humanos en huesos como el talus, calcáneo, articulación subastragalina, tarso medio, antepie y bóveda plantar.

ABSTRACT

Fully bipedal gait and the Erect posture have been very important in the evolution of Man. The Foot is one of the anatomical areas where the morphological adaptations have been most significant.

This study is divided in three different sections:

The first section analyses the phenomena that give rise to the modern foot like Fractal Seriation followed by the Pentadactyl Quiridius during the first steps of the Primitive Amphibians; afterward, with the rise of the ground repti-

les, hindlimbs modified their situation from the a sprawling - semiflexioned extremity to a new columnar position. Coetaneous with Dinosaurs, the branch of the Mammalian-Reptiles evolution leads to the true modern foot with a progressive shortening of the phalanges, changing to a mammal's digital formula (2:3:3:3:3), displacement of the calcaneous below the talus and different degree of hallux divergence.

The second part analysed the evolving primate foot that leads from a grasping to a loading foot, with the special emphasis in the locomotor patterns. Foot changes based upon phylogenetic evolution are described in the Archaic Primates, Prosimians, Anthropoids, Homioids, Hominids and the Homo. In this section an overview of the several theories that try to explain bipedal acquisition is carried out.

Finally in the thrid section the most representatives adaptations in the foot bones and/or areas like talus, calcaneous, midtarsal, forefoot and foot-vault are described.

EL PIE HASTA LOS PRIMATES

«El Pie, en el Hombre, es su único contacto con la madre Gea»

La singularidad de nuestra Locomoción y principalmente de nuestra Postura Erecta, han condicionado nuestro diseño anatómico global, entre todas ellas cabe destacar los muy importantes cambios de su zona de sustentación o pie.

Haciendo una breve revisión histórica de aquellas líneas maestras evolutivas que de algún modo influyeron en este cambio diremos que los Organismos Vivos superaron, en fases remotas de su evolución, un cierto «Umbral Límite» a partir del cual sus funciones fisiológicas básicas necesarias para su supervivencia

quedaron garantizadas, pudiendo entonces desarrollar órganos complejos, entre los cuales cabe destacar los necesarios para su locomoción (2). La verdadera definición de estos trascendentales cambios cualitativos tuvieron lugar durante el Cámbrico Inf. y Medio (590 a 550 Ma.), apareciendo multitud de Diseños Anatómicos (Phylums -todos los actuales y otros muchos extintos-). Entre estos diseños anatómicos destacaremos la aparición de los primeros *Cordados* (*sp. Pikaia gracilens*; Burgess Shale, Columbia Británica/Canadá), animal muy parecido al *Anphioxus*, *Cephalocordado* actual. Estos Cordados No-Vertebrados poseen unas pleuras laterales que no son más que estructuras auxiliares de su locomoción.

La aparición de *los Peces Agnatos* (no mandibulados) en el Ordovícico Sup. (460 Ma. aprox.) y su progresiva sustitución por *los Gnatostomos* o Peces Mandibulados durante el Silúrico (420 Ma. aprox.), conlleva la importante diversificación morfológica y funcional de sus aletas, piezas fundamentales para la locomoción.

Los cambios cualitativos en la Línea Evolutiva suelen ir asociados a Cambios Geoclimáticos importantes y, es precisamente en base a esta circunstancia por la cual, durante el transcurso del período Súrrico (440 a 400 Ma.), coincidiendo con largos períodos de sequía, unos peces (*Crysoptherigios*) se adaptaron a la interfase Agua-Tierra y evolucionaron, ya entrado el período Devónico (400 a 340 Ma.), en los Anfibios Primitivos (*Ichtyostegalia*).

El primer cambio se produce cranealmente donde las Aletas Latero-Cefálicas se transforman en el tren delantero y, posteriormente, las Aletas Pélvico-Radiadas en el tren posterior. Esta transformación se produce debido a un fenómeno de fraccionamiento de los radios y su posterior fusión de predominio proximal en forma secuenciada o Seriado Fractal que

conduciría a la posterior aparición del Quiridio Pentadáctilo, con la que se establece una extremidad y un pie de tipo moderno (19). Recordaremos, en este punto, que tanto ontogénica como filogénicamente, el tren delantero es de aparición anterior al tren posterior (5.^a y 6.^a semana de vida embrionaria respectivamente (4)). Este primitivo tren posterior o EE.II era poco eficaz biomecánicamente en suelo firme a causa de la disposición lateral con respecto al eje del cuerpo y por la coexistencia de una flexión acentuada (13).

La aparición de los Reptiles será de suma importancia para el desarrollo de un pie de tipo moderno. La evolución del pie reptil tomará dos caminos diferentes, la de los *Arcosaurios* (*Dinosaurios*, etc.) y la de los *Reptiles Mamiferoides (RM) o Transicionales*. Ambos tienden, en contraposición a los Anfibios, hacia una Extremidad Columnar, situada cada vez más cercana al eje del cuerpo, con todas las ventajas biomecánicas que ello comporta tanto para la locomoción como para su postura estática.

Los Grandes Saurios y sus sucesores, las Aves, presentan un pie Digitígrado, con los metatarsianos medios como elemento fundamental de sustentación (dirección más o menos perpendicular al substrato) y donde las zonas de mayor carga se sitúan en las Articulaciones Interfalángicas y en la zona postero-superior de los MTT (6), siendo notable la escasa importancia de los huesos del retropié tanto en los Saurios bípedos como en los tetrápodos.

Con anterioridad y durante todo su desarrollo coetáneos de los Dinosaurios, evolucionaron los Reptiles Mamiferoides que dieron lugar a los Mamíferos, siendo precisamente durante su particular filogenia cuando estructuralmente aparece el Pie Moderno.

Sintetizando todos los cambios evolutivos y cualitativos que se desarrollaron

en el pie en esta peculiar fase de la evolución, diremos que inicialmente los Reptiles Mamiferoides (RM) Primitivos (*Pelycosurios-Sphenacodontos*, como el *Dimetrodon*) (tránsito Carbonífero-Pérmico: 290 Ma.) aún persistiendo la fórmula digital reptiliana 2:3:4:5:4-3, inician un acortamiento de los dedos; posteriormente, durante el tránsito Pérmico-Triásico (250 Ma.), los RM Avanzados (*Therápsidos-Cynodontos*, como el *Thrynoxodon*) suman a la disposición columnar de las extremidades cruciales cambios morfológicos como lo demuestran los 90° de rotación en las EE.II. o cranealización de la rodilla (fenómeno que en el embrión humano aparece en torno hacia la 7.^a semana), la superposición del talus y calcáneo con la consiguiente aparición del talón (tuberosidad post.) y un cierto grado de pseudo-oposición del hallux (principalmente en los *Tricodontos*); con los Mamíferos Primitivos no Placentados que evolucionaron durante el tránsito Triásico-Jurásico (200 Ma.) (como el *Megazostrodon*), la fórmula digital ya es moderna 2:3:3:3:3 y en algunos casos el hallux es ligeramente divergente. El registro fósil en este punto es muy escaso conociéndose el retropié del *Cynodonto Eozostrodon sp. (TR 8)* y el calcáneo del gran *Cynodonto Diademodon sp. (DMSW R191)*, los cuales presentan características de Australia y Nueva Zelanda, como es el caso del Equidna (*Tachyglossus aculeatus*) (12) (Fig. 1).

Resumiendo, los pasos principales durante el Tránsito del Pie Reptil a Mamífero (9 y 12) son: 1. Superposición del Talus con el Calcáneo. 2. Pérdida de carga Art. Calcáneo-Fibular. 3. Brevedad del Tarso y 4. Longitud de los MTT. Condiciones que aparecen unidas en *Zalambdalestes*, que es el Mamífero Placentado más primitivo que se conoce (Cretácico Sup. de Mongolia Ext.: 80 Ma.).

El predominio de los mamíferos propició su gran diversificación.



Fig. 1. *Visión plantar del pie de Equidna (Tachyglossus aculeatus) (falta el hallux). Los Prototheria o Mamíferos no Placentados muestran la característica plesiomórfica de tener el talus y el calcáneo en posición lateral.*

El pie mamífero abarca una amplia gama de caracteres morfológicos mediatizados por el tipo de locomoción y el tamaño. Los hervíboros adaptados a la carrera desarrollaron pezuñas (*Artiodáctylos-ungulados*); las garras (Fig. 2), retráctiles o no, aparecen en *Camívoros, Roedores*, etc., tanto en *digitígrados* como *plantígrados*; existiendo también algunos casos de regresión de las EE.II (*Cetáceos, Pinnípedos y Sirénidos*).

PIE PRIMATE

Durante el Cretácico Sup. (65 Ma. aprox.) y probablemente derivados de algún tipo de Insectívoro, aparecen los Primates Arcáicos o *Plesiadapiformes (Purgatorius ceratops y unio / Cretácico Sup. Montana-USA)*. Los Primates se convierten en un Orden extremadamente diverso

que, haciendo abstracción del hombre, han logrado habitar todo el planeta (*Paramomyidae / Primate Arcaico* encontrado a 78° latitud Norte (5)), mientras que su tamaño ha oscilado entre los 20 gr. de *Gen. Berruvius* y *Uintasorex / Primates Arcáicos* hasta los 300 Kg. de *Gigantopithecus blackii*. Su Locomoción también es muy singular, ya que los primates son los únicos animales tetrápodos (con excp.) cuyo peso recaé principalmente en su tren inferior. Los tipos de locomoción casi nunca son puros presentando distintas variaciones de los Patrones de Locomoción Principal que son: Cuadrúmano Arborícola; Cuadrúmano Terrestre; Saltador; Trepador; Braquiador; «Knucle-walker» y Bípedo.

Por lo que al pie respecta, los Primates Arcáicos tenían un pie largo terminado en garra y un hallux poco divergente. Durante el Eoceno (52 a 35 Ma. aprox.) apa-



Fig. 2. *Pie de Cryptoprocta ferox, pequeño carnívoro arborícola de Madagascar. Su hábitat arbóreo precisa de un hallux ligeramente divergente cuyo eje se prolonga con el de la articulación subastragalina, mientras que el eje talo crural, representado por la troclea talar es paralelo al eje mayor del pie.*

recen los Prosimios los cuales se desarrollaron durante un período de clima tropical, con extensas junglas en todo el planeta. Morfológicamente el pie del prosimio se diferencia del primate arcáico en la completa oposición del hallux y la sustitución de las garras por uñas (exp. el 2.º dedo con una pequeña garra «grooming-claw»). La planta del pie incrementa el número de terminaciones propioceptivas y el relieve de los dermatoglifos. La importante diversificación en especies queda plasmada actualmente en pies tan singulares como el de los *Lorísidos* (trepadores lentos) con un hallux dotado de la máxima abducción y un retropié corto (Fig. 3);

o el caso de los *Galáguidos* y *Tarsídeos* (pie prototipo del primate saltador) con un calcáneo y navicular extremadamente largos, un talus corto y poco divergente (Fig. 4). Durante el Oligoceno (37 a 23 Ma.) y coincidiendo con un importantísimo descenso global de la temperatura (entre 20 a 25°) con los consiguientes cambios ecológicos, aparecen los primeros Primates Anthropoides (*Platirrinos* y *Catarrinos*), los cuales se desarrollan desde el Oligoceno hasta el Plioceno (5 Ma.) y el Holoceno (Reciente).

Con la aparición de los anthropoides podemos ya esbozar una línea crono-filo-



Fig. 3. *Radiografía del pie de Nycticebus coucang (Lorisidae / Prosimio). Obsérvese la capacidad de abducción del hallux (trepador), así como la lateralización del talus y del calcáneo para formar un canal para los potentes músculos inverso-prehensores (Flexor hallucis longus y Tibialis posterioris).*

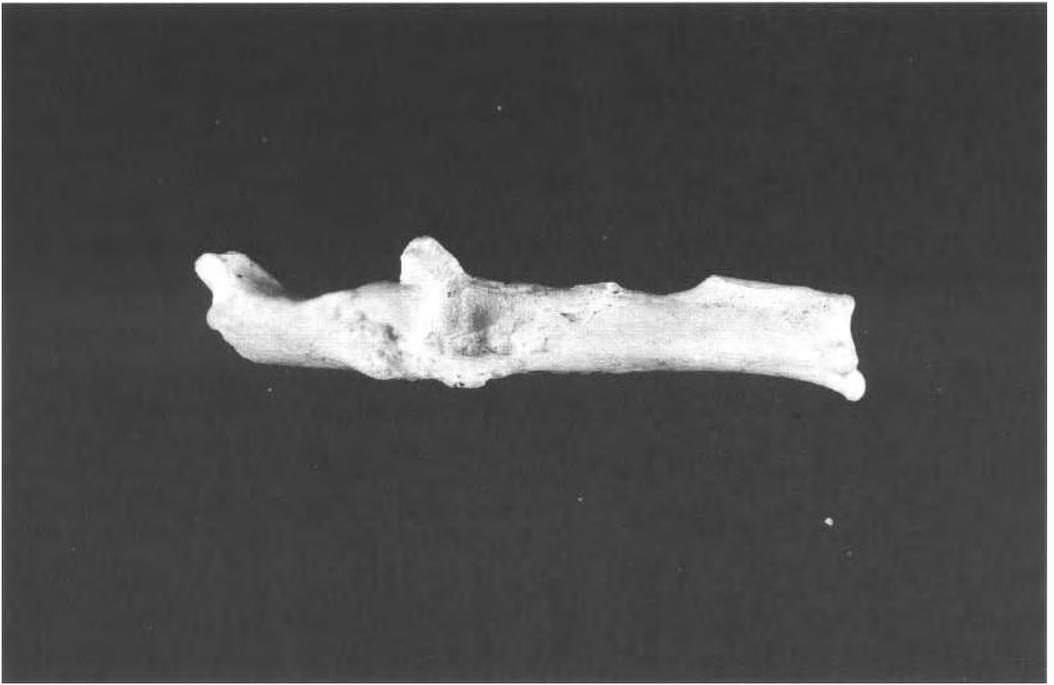


Fig. 4. Calcáneo de Primate Saltador (*Galago crassicaudatus* / Galagidae / Prosimio). Es característica la gran longitud que alcanzan tanto el navicular como el calcáneo, éste principalmente a expensas de su región anterior o distal. En la imagen se puede observar la diarthrodia distal para el navicular.

genética en base al tipo de locomoción, que desde los antropoides nos conduce a través de los Hominoides hasta los Homínidos. Esta filogénesis se inicia en el Oligoceno con *Aegyptopithecus zeuxis*, *Proconsul sp.*, *Afropithecus sp.?*, *Kenyapithecus sp.*, diversificación Pre-Australopithecidos/Póngidos, *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus sp. (afarensis-africanus)* hasta llegar a *Homo sp. (habilis-erectus-sapiens)*; estos primates poseyeron un tipo de locomoción poco especializado siendo habitualmente Cuadrúmanos mixtos y trepadores. La intrigante escasez de piezas durante la «zona oscura» de la evolución del Hombre que abarca desde los 14 a los 4 Ma., junto con la previsible diversificación de los Póngidos Modernos (Gorila y Chimpancé) que, analizada mediante criterios de biología molecular se sitúa entre los 10 y 8 Ma. para la separación entre Gorila y (Chimpancé + Horno) y entre los 7.7 y 6.3 para la co-

rrespondiente a Chimpancé de Homo (Tec. de Hibridación del DNA -T₅₀H (14)), hace imposible objetivar todos los cambios aparecidos en nuestro pie como consecuencia de, la Bipedestación.

El origen de la Bipedestación es el origen del Hombre. Dos millones de años antes de que el hombre fuese hábil, caminó bípedo.

¿Qué motivó este cambio? Son numerosas las hipótesis que durante toda la historia han intentado desvelar este enigma. Probablemente se deba a la concatenación de diferentes causas que podríamos reducir al mínimo diciendo que: durante un período de cambio climático (Crisis Mesiniense) el cual desertizó en cierta manera las selvas de la zona oriental de la Fosa del Rif en África del Este (en la zona Oeste evolucionaron los Póngi-

dos), unos primates «potencialmente preadaptados» se vieron en la necesidad de descender a suelo firme para buscar un alimento cada vez más escaso, necesitaron incrementar su horizonte visual, debieron de transportar el escaso alimento de un lugar a otro, se incrementaron las distancias recorridas pasando a tener un régimen alimenticio más omnívoro convirtiéndose en granívoros y carroñeros que seguían los grandes rebaños durante largas distancias. La BP ofrecía como beneficios: la disminución del área de insolación cuando el sol está en su zénit (con una piel cada vez más desprovista de pelo), la consecución de una marcha -la bípeda- energéticamente muy rentable si se utiliza durante largos recorridos y no a la carrera (6).

En 1974 un equipo dirigido por D. Johanson e Y. Coppens descubrió unos restos humanos de 3.2 Ma. en la Localidad 162 del triángulo de Afar/Etiopía; entre los restos, destacaba un ejemplar femenino con el 60% de total del esqueleto, mostrando rasgos anatómicos catalogables de bípedos (Lucy - AL.288.1). En 1978 Paul Abell halló en el Sitio G. del yacimiento de Laetoli/Tanzania, unas huellas humanas de una antigüedad en 3.56, estas huellas tras numerosos análisis resultaron ser bípedas. Los dos yacimientos albergaban: uno los restos del primer antepasado del hombre *Australopithecus afarensis*, el otro su impronta bípeda.

Actualmente esta secuencia se ha visto incrementada por el descubrimiento de nuevos antepasados del hombre todavía más antiguos que *A. afarensis*. En 1995 el equipo de Leakey descubre en Alia Bay y en Kanopoi (West Turkana) a *Australopithecus anamensis* cuya edad está cifrada en los 4.1 Ma. (11), mientras que un año antes, en 1994, White & Asfaw descubre en la localidad de Aramis (Middle Awash - Etiopía) un nuevo género, el cual es bautizado con el nombre de *Ardipithecus ramidus* con una antigüedad de 4.4 Ma. (18).

En ninguno de estos dos nuevos hallazgos, hasta la fecha, se han podido encontrar restos del pie. En 1995, Clarke & Tobias hallan en Sterkfontein (Sudáfrica) los restos de un pie parcial en perfecto estado de conservación («Big Foot», Stw 573 (3)) y lo atribuyen a *A. africanus* pero con una antigüedad cercana a los 3.5 Ma. Su pertenencia o no a esta especie está aún por dilucidar.

CAMBIOS EVOLUTIVOS DEL PIE DERIVADOS DE LA BIPEDESTACIÓN

En este apartado se analizan, muy resumidamente, los cambios más importantes derivados de la consecución de la BP, en las zonas más características del pie.

Talus: El talus primeramente evolucionó, desde el Anthropeide al Homínido acortando la longitud del cuello, disminuyendo la rotación de su cabeza y la angulación medial de su cuello con respecto al eje troclear (ángulo de divergencia), asimismo hubo un desplazamiento progresivo hacia medial del canal del paso para el tendón del M. Flexor hallucis longus. En una segunda fase, de homínido a hombre, el talus se va acortando, el arco de la tróclea aumenta desde el póngido al homínido (125° en Pan y 140° en *A. afarensis*) para luego disminuir en el hombre (112°), el labio medial troclear humano es más prominente y el externo es más corto y divergente, condición que unida a la morfología de la sindésmosis tibioperonea-astragalina disminuye el componente de flexión dorsal del pie.

Calcáneo: «El Calcáneo es la semilla morfológica del pie» (16).

La principal característica, en dinámica, del calcáneo de los antropoides tanto los cuadrúmanos arborícolas como terrestres radica en que su zona posterior casi nunca apoya sobre el substrato. Primates más evolucionados como son los póngi-

dos sí lo hacen mediante el Proceso Latero-Medial. A medida que se progresa en la BP las adaptaciones más importantes son (7): A. Incremento de la Tuberosidad Posterior tanto en el volumen (Pan 10.3cc - A. afarensis 29.8 cc - Horno 44.9cc) como en la sección mínima (Pan 2.8 cm² - A. afarensis 7 y 8.8 para Horno). B. Formación en la tuberosidad post. del Proceso Latero-Plantar, formación ósea que descarga aprox. de un 150% el apoyo durante la fase talógrada de la marcha. C. Disminución de la Troclea Peroneal, canal por donde discurren los músculos peroneos, y que en el hombre quedan encajonados entre un maleolo fibular voluminoso y el proceso latero-plantar.

Complejo Articular Subastragalino: Las articulaciones que forman parte de este complejo articular desempeñan un papel muy importante en el movimiento de prehensión del pie (grasp) al facilitar la inversión del pie sobre su eje (Eje de Henke). Morfológica y biométricamente los primates saltadores son los que poseen una art. subastragalina (ASA) más alejada a la del hombre, intermedia en los cuadrúmanos arborícolas y bastante similar en braquiadores y «knucle-walkers» (8). Con la BP y el incremento de peso la ASA disminuye su movilidad aplanándose; así el Ángulo de Sustentación de la art. distal del calcáneo disminuye (110° Pan, 82° A. afarensis y 78.5° Horno), mientras el Radio Articular aumenta (14.2 mm. Pan, 24.5 en A. afarensis y 14.2 para Homo) (15). El eje mayor del pie por diferentes mecanismos se acerca al eje de la ASA. Las características de una hipotética ASA transicional se basarían en la impronta (en la art. distal del talus) del Lig. Calcáneo-Navicular Plantar, la ausencia de proyecciones y puentes pseudoarticulares entre las 2 articulaciones, la oblicuación de la Art. distal del calcáneo y el aplanamiento de la Art. proximal (8).

Zona Medio Tarsiana: La Art. de Chopart en el hombre es diferente a la de cual-

quier otro primate, situando en un distinto plano (oblicuo) la art. talo-navicular y la calcáneo-cuboidea, de este modo se ve disminuida la flexión dorsal del pie. La Calcáneo-Cuboidea humana permite además de rotación una oscilación lateral entre ambos huesos; también en la Calcáneo-Navicular es característica la ausencia de la faceta articular que permite a los demás primates la estabilidad del pie durante la inversión (1).

Antepié: En su conjunto, el antepié de tipo humano, se ha acortado progresivamente tanto por lo que respecta a los MTT, como a las falanges. Por ejemplo el conjunto de metatarso + falanges a nivel del tercer radio en el hombre representa un índice 24.1 (respecto al 100 formado por retropié + medio tarso), siendo para A. afarensis el índice de 35.4, mientras que para orang-utang está situado en el 76.1 (17). Los cuneiformes humanos son más largos y tanto el cuboide como el ectocuneiforme presentan un eje lateralizado. Para la Art. de Lisfranc, lo más característico es la menor convexidad de la articulación entre el primer MTT y el entocuneiforme.

Las falanges además de acortarse, principalmente la 2.^a, sufrirán un proceso de incurvación mayor en los radios más externos. El hallux sufre un proceso mixto de adducción + pronación y una magnificación relativa con respecto a los otros radios. La F2 del hallux humano presenta una pronación de 14.° como diferencia más significativa con respecto a los demás primates.

Bóveda Plantar: El hombre comparte con los Póngidos tanto el Arco Transversal como el Arco Longitudinal Interno. Pero solamente los Homínidos bípedos poseen el Arco Longitudinal Medio, y su soporte es el Lig. Calcáneo-navicular plantar (10). La zona enthesal que este ligamento causa en la zona inferomedial de la cabeza del talus es la clave para deter-

minar el grado de bipedestación de una muestra fósil; así para *A. afarensis* (AL.288.1 «Lucy») la impronta es débil así como en *A. africanus* (KNM.ER 464), en cambio queda muy bien definida en *Homo habilis* (OH.8). (Fig. 5).



Fig. 5. Pie de *Homo habilis* (OH.8) (molde). En la imagen se pueden ver las articulaciones mediotarsianas y la tróclea talar.

Hipótesis de futuro: El pie humano está sometido a continuas agresiones (calzado, suelos rígidos, excesiva longevidad, etc.). A modo de hipótesis podríamos conjeturar el que nuestro pie tiende hacia una fórmula egipcia, con una bóveda plantar más rígida, una ASA cada vez menos móvil, la predominancia del primer radio en detrimento de las falanges de los radios más externos y la progresiva desaparición de los dermatoglifos plantares.

BIBLIOGRAFÍA

- (1) AIELLO, L. & DEAN, CH.: An introduction to Human Evolutionary Anatomy. Academic Press. London, 1990.
- (2) BERRIL, N.: The Origin of Vertebrates. Oxford-Clarendon Press, 1955.
- (3) CLARKE, R. J. & TOBIAS, P. V Sterkfontein Member 2 foot bones of the Oldest South African Hominid. Science, 269: 521-524,1995.
- (4) CRELIN, E. S.: The Development of the Human Foot as a Resume of its Evolution. Foot & Ankle, 3: 305-321, 1983.
- (5) FLEAGLE, J. G.: Primate Adaptations & Evolution. Academic Press, San Diego, 1988.
- (6) ISIDRO-LLORENS, A.: Bipedestación. Cronología, Causas y Adaptaciones Morfomecánicas. JIMS Ed., Barcelona, 1992.
- (7) ISIDRO LLORENS, A.: Calcáneo y Bipedetación. Rev. Med. y Cirugía del Pie, 7(1):91-102,1993.
- (8) ISIDRO-LLORENS, A.: Anatomía y Biomecánica Comparada de la Articulación Subastragalina en Primates Extintos y Actuales. Tesis Doc. Univ. Autónoma Barcelona, 1994.
- (9) KERMACK, D. M. & KERMACK, K. A.: The Evolution of Mammalian Characters. Croom Helm. Ed., London, 1984.
- (10) LAMY, P.: The Settlement of the Longitudinal Plantar Arch of some African Plio-Pleistocene Hominids: a Morphological Study. J. Human Evol., 15: 31-46, 1986.
- (11) LEAKEY, M. G.: New four-million-year-old hominid species from Kanopoi and Alia Bay, Kenya. Nature, 376: 565-571, 1995.

(12) LEWIS, O. J.: The Evolutionary Emergence and Refinement of the Mammalian Patterns of Foot Architecture. *J. Anat.*, 137: 21-45, 1983.

(13) SCHAEFFER, B.: The Morphological and Functional Evolution of the Tarsus in Amphibians and Reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 78: 395-472, 1941.

(14) SIBLEY, C. G. & AHLQVIST, J. E.: The Phylogeny of the Hominoid Primates as Indicated by DNA-DNA Hybridization. *J. Molec. Evol.*, 20: 2-15, 1984.

(15) STERN, J. T. & SUSMAN, R. L.: The Locomotor Anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 60: 279-317, 1983.

(16) WEIDENREICH, F.: Der Menschenfuss. *Zeit. Morph. Anthrop.*, 22: 51-282, 1922.

(17) WHITE, T. D. & SUWA, G.: Hominid Footprints at Laetoli: facts and interpretations. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 71: 485-514, 1987.

(18) WHITE, T. D.; SUWA, G. & ASFAW, B.: *Australopithecus ramidus* a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 371: 306-312, 1994.

(19) WIEDERSHEIM, R. F.: *Gleidmassenskelet der der Wirbeltiere*. G. V. Fischer Ed., Jena, 1892.