

# Historia natural de la marcha y de la postura en el ser humano.

## 2.º parte. Cadera y muslo

C. Owen Lovejoy

*En lo que se refiere a los mamíferos, los fósiles humanos se hallan entre los más completos. Una especie ancestral fundamental, Australopithecus afarensis, muestra un esqueleto poscranial bien conservado que permite reconstituir acontecimientos importantes de la evolución de nuestro esqueleto locomotor. Comparado con el de los grandes simios vivientes y el de los seres humanos, brinda una idea clara acerca del origen y la concepción del ser humano moderno. En este artículo se revisarán los aspectos evolutivos de la cadera y del muslo en el ser humano, así como la estructura corticotrabecular inusual de la parte proximal del fémur y el alargamiento considerable del miembro inferior. Se formula la hipótesis según la cual ese alargamiento podría estar vinculado más con la aptitud para el parto que con la locomoción.*

© 2005 Elsevier SAS. Todos los derechos reservados.

**Palabras Clave:** Ley de Wolff; Osteoporosis; Australopithecus; Hueso esponjoso; Homínido

### Plan

■ <b>Introducción</b>	1
■ <b>Estructura corticotrabecular del cuello del fémur de los primates superiores</b>	2
Estructura corticotrabecular del cuello del fémur de los homínidos	2
Dos explicaciones alternativas de la estructura especializada del cuello femoral humano	2
Diferencias fundamentales en la distribución ósea cortical del cuello femoral del ser humano y de los otros monos	4
Biología de la evolución del fémur proximal humano	6
Estructura corticotrabecular de la parte proximal del fémur	6
■ <b>Longitud del fémur y su función en la evolución humana</b>	7
Fémur de <i>A. afarensis</i>	7
Alargamiento del miembro inferior	7
Fémur alargado de <i>A. afarensis</i> : respuesta a la termorregulación	8
Alargamiento del miembro inferior humano: consecuencia colateral de los estrechamientos del estrecho pélvico	8
Momento en que el alargamiento del miembro inferior y las modificaciones de las proporciones de la pelvis se produjeron en los homínidos	9
■ <b>Conclusión</b>	10

## ■ Introducción

Aunque muchos vertebrados emplean la locomoción bípeda, la marcha y la carrera en posición vertical de los

seres humanos modernos son únicas a causa de su inusual evolución; es decir, que aparecieron como una adaptación terrestre del modo de locomoción de ancestros adaptados, al menos parcialmente, a la vida en las copas de los árboles. Este artículo es el segundo de una serie destinada a considerar elementos de genética, anatomía comparada y estudio de los fósiles con respecto a las modificaciones anatómicas que acompañaron la aparición de la bipedestación humana. En un artículo posterior se discutirá la forma de locomoción que caracterizó con mucha probabilidad al ancestro inmediato de los homínidos bípedos, así como las posibles razones por las que esos ancestros adoptaron la bipedestación. El presente artículo se circunscribe a algunos caracteres morfológicos claves de la cadera y el muslo humanos, que difieren de manera considerable de sus estructuras correspondientes en los primates más cercanos a nosotros.

Aunque la edad de los fósiles humanos recogidos se extiende hoy en día hasta 6 o 7 millones de años (MA) antes de nuestra era, las partes más antiguas aún son fragmentarias; justamente después del descubrimiento de la especie *Australopithecus afarensis*, que data de hace 3,5 MA, se dispone de detalles sustanciales acerca del esqueleto poscranial ancestral. Por tanto, esa especie será el principal objeto de estas presentaciones [1].

El primer artículo de la serie se destinó a los detalles referidos a las transformaciones aparecidas en *A. afarensis* con respecto a la morfología de la columna vertebral y de la pelvis. Los seres humanos modernos se distinguen de sus ancestros vivientes más próximos -los grandes simios africanos- por tener una columna vertebral lumbar larga y flexible; ese carácter permite la lordosis y la disposición vertical de la cabeza, los brazos

y el tronco (CBT) por encima de las articulaciones del miembro inferior y, en consecuencia, la extensión completa durante la locomoción vertical. Ese carácter fue, casi sin duda alguna, la adaptación inicial que abrió el camino a las que de manera colectiva formaron el esqueleto poscranial del ser humano moderno. *A. afarensis* tenía probablemente seis vértebras lumbares y, al parecer, su columna lumbar era tan apta para la lordosis como la nuestra, en todo caso mucho más que la un gran mono de nuestros días [1].

De acuerdo con la flexibilidad de la columna lumbar de *A. afarensis*, su pelvis era apta para una bipedestación efectiva y eficaz; el sacro y el ilion se habían ensanchado de manera considerable. Además, esos huesos estaban acortados en sentido vertical y formaban un ángulo anterolateral con el propósito de acomodar los glúteos anteriores (menor y medio) para una abducción efectiva durante el apoyo sobre una sola pierna. La cinética de la cadera de *A. afarensis* era prácticamente idéntica a la de los seres humanos modernos [1], y las transformaciones que sufrió la pelvis durante los últimos 2-3 millones de años consisten básicamente en adaptaciones destinadas a facilitar el parto de un feto provisto de un cráneo en expansión. En este artículo se estudiará la cadera desde el punto de vista de su estructura en *A. afarensis* y en los seres humanos. Éstos se diferencian mucho de sus congéneres actuales correspondientes -los grandes simios que viven en nuestra época-, lo que origina interesantes consideraciones clínicas que permiten comprender mejor las enfermedades humanas.

## ■ Estructura corticotrabecular del cuello del fémur de los primates superiores

### Estructura corticotrabecular del cuello del fémur de los homínidos

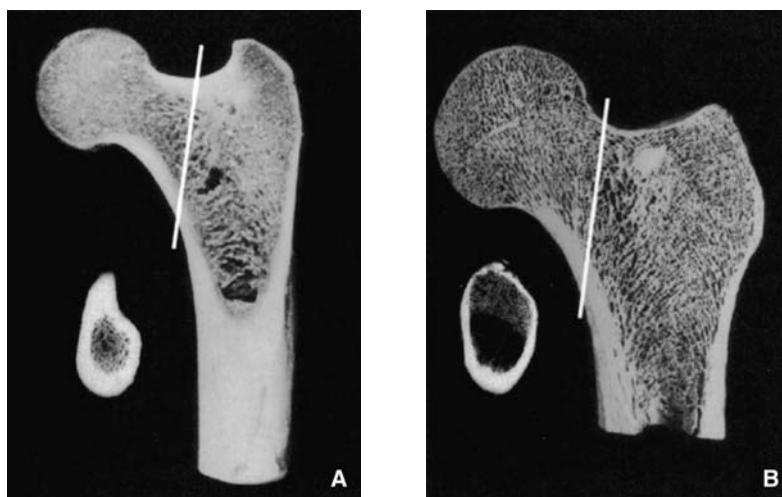
Mientras que el cuello del fémur de los grandes simios presenta un anillo cortical completo a la altura

de la unión cervicodiafisaria (Fig. 1), el de los seres humanos sólo tiene una corteza gruesa en su parte inferior y a menudo carece por completo de corteza en su porción superior [2, 3]. Este hecho es importante, pues el cuello del fémur de un miembro inferior en fase de apoyo se carga como una ménsula que sostiene el conjunto CBT y -en la fase de balanceo- el miembro inferior, es decir, alrededor de 4/5 del peso del cuerpo (Fig. 2). Así pues, esta diferencia de distribución de la corteza indica una carga diferente de la articulación, una morfogénesis distinta para los seres humanos y para los grandes simios, o una combinación de ambas.

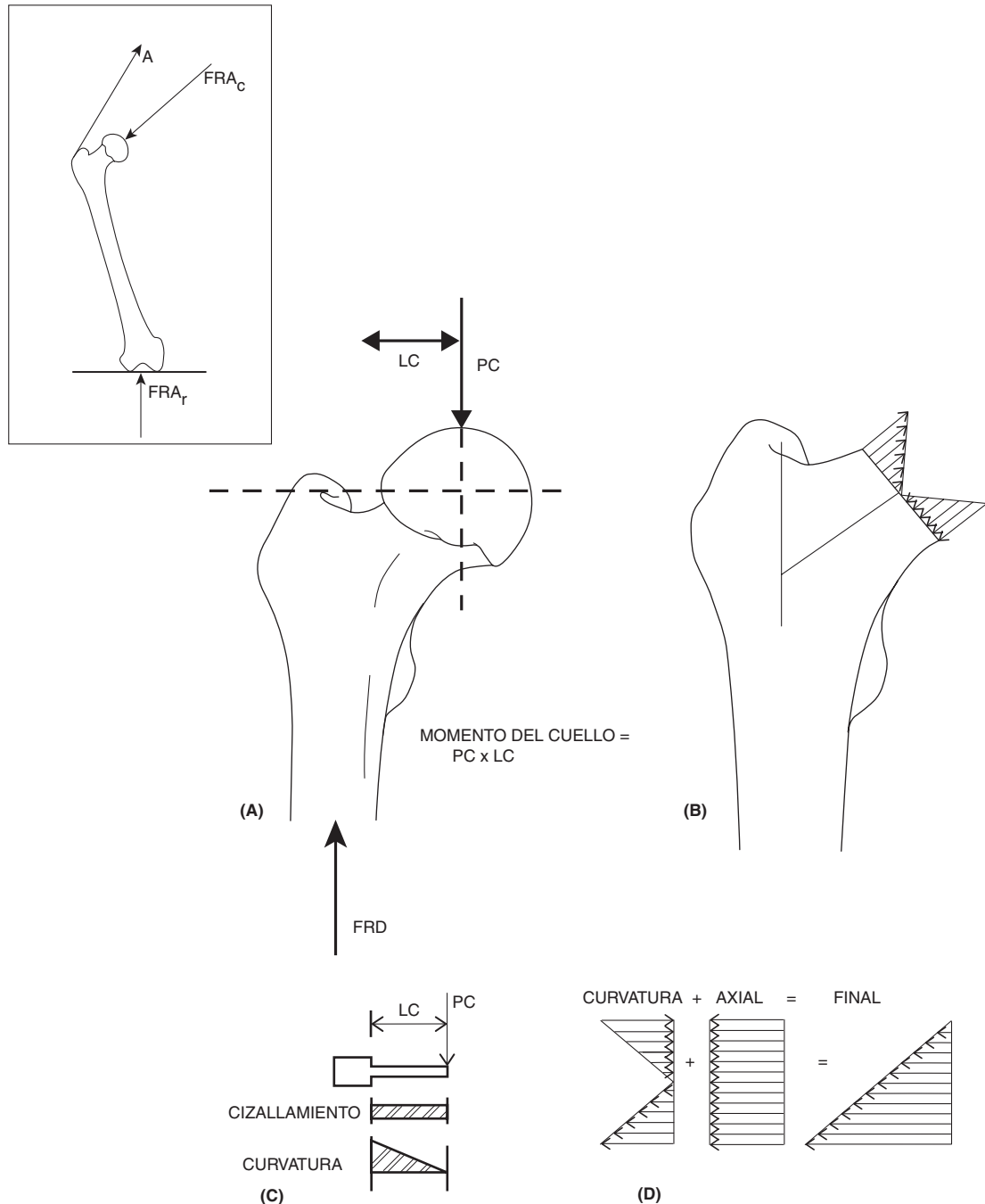
## Dos explicaciones alternativas de la estructura especializada del cuello femoral humano

Una explicación posible se refiere al sistema abductor propio del ser humano. Los abductores esenciales -glúteos anteriores- y varios abductores «auxiliares» (piriforme, gemelos, obturadores, por ejemplo) producen una fuerza considerable cuyo componente horizontal, de acuerdo con el componente vertical, impide la inclinación de la pelvis durante el apoyo sobre un solo miembro. En esta fase, el componente horizontal podría anular gran parte de la tensión derivada de la estructura en forma de ménsula del cuello del fémur. Tal como se muestra en la Figura 2, la contracción de los abductores se debería traducir por una disminución progresiva de la fuerza de compresión a lo largo de un corte inferomedial-superolateral de la interfase cervicodiafisaria [4]. Como los chimpancés no tienen un «aparato» abductor, en las partes superiores de su interfase cervicodiafisaria podría producirse una «señal» de transducción suficiente para favorecer la formación de hueso o, lo que es más probable, mantenerla a lo largo de la ontogénesis.

Esta explicación se apoya en una base sólida que procede de la experimentación y el razonamiento. Hace algunos años, Frankel et al simularon la acción de los abductores y de la carga de la masa corporal mientras



**Figura 1.** Cortes paracoronaes del fémur proximal del chimpancé adulto (A) y del ser humano adulto (B), acompañados por radiografías de cortes de 1 cm a la altura de las regiones indicadas por las líneas verticales (los cortes proceden de ejemplares diferentes). Aunque la corteza metafisaria a lo largo de la parte inferior del cuello sea muy parecida en ambos ejemplares, la distribución del hueso cortical en el cuello difiere de manera considerable. La parte superior del cuello del chimpancé contiene corteza en abundancia, mientras que ésta es casi nula en la parte correspondiente del ser humano. Aunque las metafisis de la diáfisis sean por tanto similares, sólo el cuello del chimpancé se asemeja también a una metafisis típica en lo que se refiere a la distribución cortical, en relación con la zona de crecimiento para la cabeza femoral. La corteza ensanchada del chimpancé refleja probablemente el mantenimiento y la consolidación de las trabéculas en la región de mayor tensión (es decir, su cara superior), debido a la función de ménsula del cuello durante la fase de apoyo sobre una sola pierna. Los chimpancés no tienen un mecanismo abductor bien desarrollado (cf Fig. 2) y describen una marcha de Trendelenburg al desplazarse en dos pies. Sin embargo, la historia más probable de la tensión responsable de la robustez cortical es que no se produce cuando los chimpancés se desplazan en dos pies (lo que sólo representa una mínima parte de su actividad locomotriz), sino más bien cuando trepan a los árboles o se desplazan por el suelo gracias a una cuadrupedia con apoyo sobre las falanges.



**Figura 2.** Distribución de la tensión en el fémur humano durante la fase de apoyo sobre una sola pierna (ver esquema adyacente).  
**A.** Esquema en el espacio de las líneas de fuerza del peso corporal y la reacción de la diáfisis; ambas fuerzas forman un par cuya separación es la longitud del cuello ( $LC$ ) y crean una tensión como la que se muestra en C ( $A$  = fuerza de los abductores;  $FRA_c$  = fuerza de reacción de la articulación de la cadera;  $FRA_r$  = fuerza de reacción de la articulación de la rodilla;  $PC$  = peso del cuerpo;  $FRD$  = fuerza de reacción de la diáfisis).  
**B.** Distribución típica de la tensión de la curvatura creada a partir de la estructura en ménsula representada en A.  
**C y D.** La contracción de los abductores durante el apoyo simple comprime el cuello femoral. La suma de esa tensión a la que también es creada por la flexión simultánea se distribuye como se representa en el esquema, con una tensión mínima en la parte superior del fémur y una compresión máxima en la parte baja del fémur. Los chimpancés, que no tienen un aparato abductor eficaz y que son trepadores arborícolas activos, al parecer no pueden crear a menudo una compresión suficiente del cuello para eliminar la tensión a lo largo de la parte superior del cuello femoral. Ese modelo concuerda con la orientación de las fibras de colágeno en el ser humano y los chimpancés [13].

medían la tensión de superficie en el cuello femoral [4]. Comprobaron que una modificación del valgo de la rodilla, que transforma el ángulo cervicodiafisario debido a que el fémur es una estructura rígida, cambia la distribución de la tensión en la superficie del cuello del fémur. Del mismo modo, a partir de un análisis con elementos perfectos, Carter et al demostraron que los tipos de cargas típicas del ser humano durante la fase de apoyo producían las tensiones más elevadas en la parte inferior del cuello; en cambio, la falta de abducción generaba tensiones elevadas de curvatura y un reparto

óseo previsible, muy semejante al que aparece en el cuello femoral de los chimpancés [5-7]. Sin embargo, esta demostración hace surgir la hipótesis de que los osteoblastos transmiten en primer término señales que traducen la fuerza de la tensión sobre el hueso. No obstante, los sistemas de respuesta de los osteoblastos serían, con toda probabilidad, sumamente complejos [8]. Una explicación alternativa es que las diferencias de estructura de la cadera en el ser humano y el chimpancé son producto de morfogénesis diferentes. La epifisis proximal del fémur «inicia su vida» con la forma de una

estructura única, y la individualización de la cabeza y del trocánter mayor sólo se produce de forma tardía en el transcurso de la ontogénesis. En cuanto a su desarrollo, la biología de la cadera humana es inusualmente compleja [9, 10]. Durante la mayor parte del desarrollo, la cabeza y el trocánter mayor permanecen conectados por una «zona de crecimiento intraepifisario» distinta a la parte superior del cuello del fémur. Mientras esa zona de crecimiento, que se presenta en forma de franja, no alcanza la madurez ni sea incluida en un proceso de sinostosis, no existe posibilidad alguna de que se produzca un depósito de hueso subperióstico (al contrario que el de hueso subcondral). De hecho, a los 9-12 años de edad, esa región intraepifisaria, muy especial, «adquiere una matriz esencialmente cartilaginosa y () un hueso más bien membranoso que endocondral (). En las capas superficiales del tejido fibroso del segmento posterosuperior del cuello femoral se desarrolla una amplia vascularización, relacionada con una () estructura histológica distinta» [10: 154].

Se ha demostrado [1] que la adquisición de la bipedestación se acompañó de grandes diferencias en la morfogénesis de la pelvis. Es probable que con respecto a la región proximal del fémur se produjeran modificaciones similares. Tal vez no sea una simple trivialidad radiográfica decir que -en el ser humano- «ninguna otra articulación está tan retrasada en el momento del nacimiento como la de la cadera» [11].

Las dos explicaciones se ajustan a una reciente confirmación de tipos de carga diferentes de la cadera en los chimpancés y en el ser humano. Kalmey y Lovejoy [12] aplicaron polarización rotatoria para estudiar la orientación de las fibras del cartílago [13-15] en el cuello femoral de dos taxones. Como se previó, la corteza femoral superior del chimpancé era muy birrefringente; es decir, que durante la aplicación se generaba una carga orientada básicamente por la tensión, mientras que, en la corteza femoral superior de los seres humanos modernos y en la corteza inferior de los dos taxones, ese proceso era menor; se infería entonces que, durante la carga, en esos sitios predominaba la compresión.

Para explicar las diferencias entre el ser humano y el chimpancé, tal vez sea más adecuada una combinación de ambas hipótesis. No carece de importancia el hecho de que Wolff desarrollara básicamente sus conceptos a partir de la zona proximal del fémur, en la que la estructura trabecular es inusualmente compleja y apenas parecida a la de otras articulaciones como la del fémur distal, donde las trabéculas se orientan de una manera más simple. Wolff atribuyó la complejidad proximal del fémur a una reorientación trabecular activa dependiente de los tipos de fuerzas internas; aun así, también se puede explicar por un crecimiento interactivo dentro de sus tres zonas de desarrollo: cabeza, trocánter mayor y «franja» intraepifisaria.

Naturalmente, las células del tejido conjuntivo se caracterizan por su extrema sensibilidad a las fuerzas y pueden crear o mantener una matriz extracelular cada vez que se las estimula, incluso de forma mínima [16]. Sin embargo, aunque la disposición de las trabéculas del fémur proximal está básicamente determinada por la morfogénesis, y el hueso se forma simplemente cada vez que recibe la señal de una fuerza suficiente -o se pierde en el caso contrario- [8], la complejidad del fémur proximal humano está prevista casi por completo. Nuestro aparato abductor puede reducir la tensión en las partes superiores del cuello del fémur a un grado en que las trabéculas se pierden de forma continua (Fig. 2), mientras que, en la mayoría de los monos más acrobáticos y de cuerpo voluminoso, la señal basta para provocar la retención y la consolidación que resultan [17] de la mayoría de las trabéculas superiores, al menos lo

suficientemente como para que aparezcan -desde el punto de vista radiológico y macroscópico- con la forma de un anillo de corteza (Fig. 1). En el ser humano, la pérdida progresiva de las llamadas trabéculas arqueadas conduce a la formación del «triángulo de Ward» [18, 19], que en los otros primates es más opaco a los rayos X.

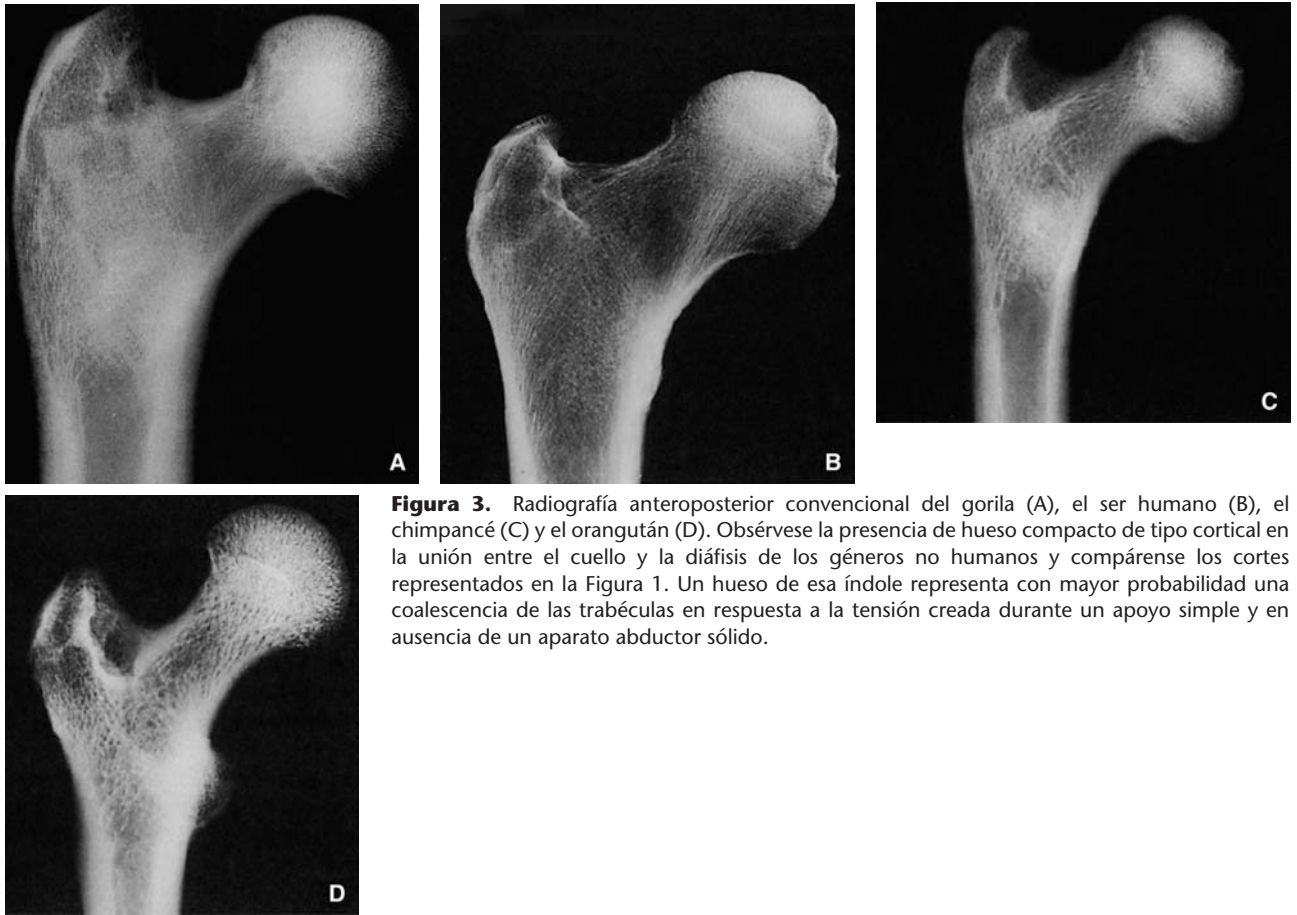
Probablemente, el lector reconocerá que los tres niveles fundamentales del modelo descrito guardan amplio paralelismo con los de la «hipótesis mecanostática» de Frost (ver [20] para un excelente resumen). Por referencia específica a esos parámetros cuantitativos, el aparato abductor humano puede reducir las cargas en la corteza superior a niveles inferiores a la «zona de carga trivial» de Frost (50-200  $\mu\text{m}^2$ ), mientras que en los monos que no tienen ese aparato, es posible que las cargas caigan en los límites de la «zona de carga fisiológica» intermedia de Frost. Del mismo modo, cuando la zona de unión cervicodiafisaria del mono se aproxima lateralmente, cabe pensar que las fuerzas de incurvación se elevan lo bastante como para rebasar el límite superior de dicha zona (por ejemplo  $>2.000 \mu\text{m}^2$ ); esto conduce a una consolidación progresiva de las trabéculas a lo largo de una sección mediolateral (cf Fig. 1) (ver [21] para el estudio de los efectos de geometría sobre la estructura y la insuficiencia del cuello).

El modelo de Frost es complejo y escapa al propósito de este artículo. No obstante, una razón básica de esa complejidad es su esfuerzo para explicar el modelado a lo largo del desarrollo, la remodelación en el período adulto, la persistencia del hueso y la reparación de las fracturas por versiones modificadas de las respuestas celulares a la tensión. Esa complejidad desaparecería parcialmente si los protocolos de respuestas se integran de un modo más directo al esquema anabólico que ofrece la información posicional en el transcurso del desarrollo. La estructura del fémur de los grandes simios y del ser humano podría constituir una útil herramienta para poner determinado orden en la complejidad de tales mecanismos.

## Diferencias fundamentales en la distribución ósea cortical del cuello femoral del ser humano y de los otros monos

Son diferencias confirmadas. Las contradicciones que se observan en las publicaciones acerca de las diferencias señaladas más arriba en cuanto a la distribución del hueso justifican las discusiones que aquí se presentan. Susman y Stern afirmaron que la corteza superior del cuello femoral del ser humano no era distinta a la de los chimpancés, pero sólo basaron esa conclusión en radiografías anteroposteriores de un fémur humano, de orangután, de chimpancé y de gorila [22]. Recientemente, Stern continuó sosteniendo esa idea al citar a Rafferty, que examinó la estructura del cuello femoral de cercopitecos y estrepisirinos (pequeños primates como los lemuriformes y los loriformes): «Observé que, en los dos grupos -cuyas especies son arborícolas-, la distribución del hueso cortical del cuello del fémur era idéntica a la del ser humano» [23].

Un estudio más minucioso contradice esa conclusión. En su selección de estrepisirino, Rafferty publicó que «la parte superior del cuello femoral no tiene hueso trabecular» [24]. Esto es básico a la luz de los tipos trabeculares de los mamíferos [25]. Al contrario que la corteza de la diáfisis, las estructuras trabeculares de los mamíferos no adoptan una forma alométrica, sino que mantienen un grosor relativamente constante de las espículas, de manera independiente a sus dimensiones corporales. Este hecho no es inesperado, pues «comienzan su vida» en forma de columnas de condrocitos calcificados dentro de la placa de crecimiento, pero esas implicaciones tienen, sin embargo, un gran alcance. Los objetivos



**Figura 3.** Radiografía anteroposterior convencional del gorila (A), el chimpancé (C) y el orangután (D). Obsérvese la presencia de hueso compacto de tipo cortical en la unión entre el cuello y la diáfisis de los géneros no humanos y compárense los cortes representados en la Figura 1. Un hueso de esa índole representa con mayor probabilidad una coalescencia de las trabéculas en respuesta a la tensión creada durante un apoyo simple y en ausencia de un aparato abductor sólido.

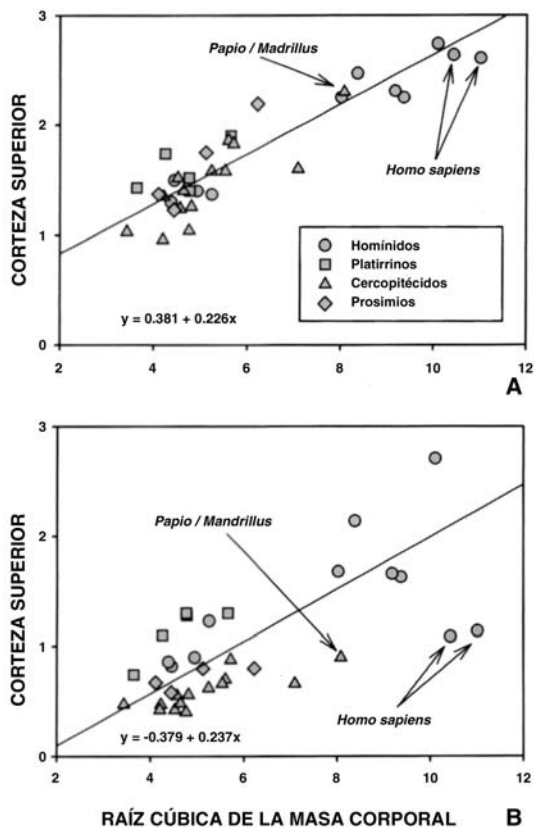
funcionales de la estructura trabecular, la rigidez y la estructura interna (es decir, el grado de conectividad trabécula/corteza) se modifican de manera considerable por efecto del peso del cuerpo. Los primates cuya masa corporal es apenas una décima parte de la de los grandes homínidos (la mayoría de los taxones de Rafferty pesaban menos de 8 kg) constituyen, en consecuencia, modelos absolutamente inapropiados para estudiar la disposición trabecular en los grandes simios y en el ser humano.

Las mediciones de Rafferty de las cortezas inferior y superior proceden directamente de simples radiografías anteroposteriores, a menudo difíciles de evaluar incluso en los grandes primates. En este caso, se trata de medir los grosores corticales de los homínidos presentados en la Figura 3. Además, esas medidas se tomaron en el centro del cuello femoral e incluyen la cabeza como parte de la longitud total del cuello. Con este método, pequeños primates con cuellos relativamente cortos se evalúan más cerca de la cabeza femoral que los grandes primates de cuello más largo. Esto es importante, porque la corteza superior no se distribuye de modo uniforme en el fémur de los homínidos. Muy al contrario, lateralmente presenta un engrosamiento progresivo (cf Fig. 1 y 3), tal como se demostró con tomografías computarizadas de alta calidad [26, 27]. Así, la relación superior/inferior también aumenta lateralmente y se debe calcular más cerca de la interfase cervicodiafisaria. Además, la cabeza y el trocánter mayor de numerosos primates pequeños se desarrollan a partir de una sola epífisis ósea [28]. En esas especies, el grosor cortical de la porción superior del cuello refleja con creces la dimensión y la densidad de la epífisis y no la consolidación de las trabéculas; eso explica bien la baja correlación que existe entre los índices de grosor cortical y la locomoción en los estrepisirinos [29]. Hay que aclarar de nuevo

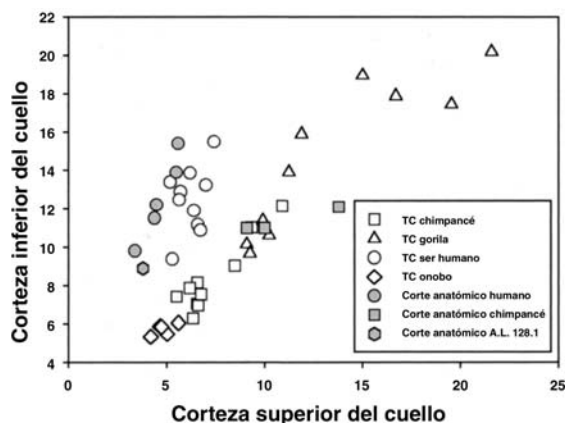
que tales especies son análogas inapropiadas para el estudio del grosor cortical en los grandes homínidos.

Aun considerando esas precauciones, los resultados de Rafferty contradicen también las aseveraciones de Stern. En la Figura 4 se presentan los grosores corticales superior o inferior en comparación con la raíz cúbica de la masa corporal de cada especie (cf [29]). En una sola muestra humana se advierte un desplazamiento significativo de posición en los dos gráficos. Además, lo que importa no es la relación del hueso en las partes superior e inferior del cuello femoral, sino la falta regular de hueso cortical en la parte superior del cuello femoral del ser humano. Todos los primates presentados en el estudio de Rafferty muestran una clara opacidad como indicio de cantidades sustanciales de corteza superior totalmente homóloga a la de los grandes simios (Fig. 3). Sólo los seres humanos carecen de dicha opacidad (Fig. 5).

Stern concluyó su revisión reciente refiriéndose a radiografías tomadas de algunos textos, en las que se muestra el fémur proximal de pacientes ambulatorios afectados por un síndrome de insuficiencia motora cerebral (IMC); Stern señaló que esas radiografías «mostrarían el mismo tipo general de distribución ósea en el cuello del fémur que la observada en personas con desplazamiento normal» [23]. Esa excelente observación ofrece una prueba sustancial a favor de la «hipótesis de desarrollo», pero también se vincula con el principal problema. Las aptitudes para la locomoción de los pacientes con IMC varían mucho y tal vez no sea sorprendente que en los que la IMC afecta más al plano motor no se pueda desarrollar una corteza ósea superior robusta. La tensión femoral durante la marcha lenta o con ayuda sería muy inferior a los umbrales normales, pues algunos pacientes con IMC caminan incluso con las caderas en subluxación [30]. Sin embargo, aunque los



**Figura 4.** Curvas de grosor cortical superior o inferior del cuello del fémur en función del peso del cuerpo. Para la mayoría de los taxones sólo existe una diferencia mínima de posición de ambas curvas. Sin embargo, el ser humano muestra una diferencia sustancial en los dos gráficos. El único taxón con desplazamiento considerable, aunque mucho menor que el del ser humano, es Papió/Mandrillus, pero la muestra era pequeña ( $n = 4$ ) y consistía en una mezcla de tres especies diferentes [13, 21].



**Figura 5.** Curva bivariada del hueso cortical total (superficie de los cortes) presente en las mitades superior e inferior de cortes del cuello femoral (procedentes de una tomografía computarizada [TC] y de cortes anatómicos) de varios homínidos. Cada corte o cada TC se obtuvo a la altura de la frontera cuello/diáfisis y se dividió en dos mitades iguales a lo largo de un corte a la altura del punto medio superoinferior de la sección [3]. Los seres humanos y la muestra de *A. afarensis* (A.L. 128-1) evidencian una pérdida ósea considerable en la mitad superior del corte, en comparación con la mitad inferior y con otros homínidos. Los cortes muestran relaciones mayores que los de las TC, porque la determinación de la frontera entre la corteza y las trabéculas se hizo de modo digital en estas últimas (ver también Figs. 1, 3 y 4) [3].

pacientes con IMC puedan generar señales de tensión subnormales, el crecimiento de la diáfisis es muy parecido al de niños sin discapacidad física, aunque éstos

desarrollan casi con certeza una densidad mineral ósea (DMO) infranormal [31-33]. Una vez más, lo que importa no es la presencia de una corteza robusta en la parte superior del cuello femoral de los primates, sino la falta de ella, incluso en los mejores atletas.

## Biología de la evolución del fémur proximal humano

La comprensión de la biología de la evolución del fémur proximal humano podría tener considerables implicaciones clínicas.

Como se acaba de señalar, el «cuello del fémur» constituye una «comodidad» anatómica. Su parte inferior es simplemente la porción medial de la metáfisis femoral, en la que la distribución de la corteza es típica de la localización homóloga de otros huesos largos. Durante el crecimiento sufre un recambio subperióstico/endóstico tan activo y típico como el de otras metáfisis. Sin embargo, la parte superior del cuello tiene una historia de desarrollo totalmente distinta, es decir, que su homóloga en otras articulaciones es la región subcondral de la metáfisis y, como en esas otras articulaciones, no está cubierta por una lámina cortical fina. Debido a la importancia de la distensibilidad del hueso trabecular en la modulación de la tensión del cartílago articular [34] y a la elevada carga de compresión impuesta por el aparato abductor del ser humano, la parte superior del cuello podría cumplir una función significativa en lo que se refiere a disipar la tensión en la articulación. Este hecho concordaría con una corteza superior ampliamente adelgazada que, si fuera más gruesa, aumentaría de manera considerable la rigidez del cuello femoral y no le permitiría compartir la tensión con sus trabéculas. La ausencia de corteza superior facilita la distensibilidad y sólo antes de una edad avanzada, cuando de manera sistemática las trabéculas han sido afectadas por la osteoporosis, esa recomodación limitada del cartílago queda expuesta a una rotura traumática.

## Estructura corticotrabecular de la parte proximal del fémur

El tipo de estructura corticotrabecular de la parte proximal del fémur de los australopitecos era semejante a la del ser humano.

¿A cuándo se remonta esa distribución especializada del hueso en la especie humana? Es raro encontrar buenas radiografías de los primeros homínidos, como *A. afarensis* y *A. africanus* (una especie primitiva), porque la matriz opaca a los rayos X a menudo está incluida y mineralizada hasta un punto en que resulta difícil distinguirla del hueso. No obstante, hay algunas excepciones. Una de ellas es el ejemplar MAK-VP1/1, un fémur casi adulto (los trocánteres están fusionados por completo y la cabeza lo estaba de forma parcial, pero se perdió durante la fosilización) extraído del emplazamiento de Maka, en Etiopía [3]. Este espécimen, de alrededor de 3,4 MA [35], carece por completo de matriz incluida y, en consecuencia, muestra imágenes sumamente claras de su estructura interna en tomografía computarizada y radiografía convencional (Fig. 6) [3]. Además, el cuello del fémur de los otros dos ejemplares de *A. afarensis*, que proceden de otro emplazamiento de Etiopía (Hadar), estaba roto a la altura de la unión cervicodiáfisaria, lo que permitía verlo directamente. Aun cuando esos cuellos tienen una zona sólida de hueso trabecular y de matriz, una inspección minuciosa revela que la corteza se puede distinguir a simple vista de la sustancia que los infiltra y que se adelgaza con suma rapidez en su parte superior, como en los seres humanos modernos (por ejemplo, ver A.L. 128-1 en la Fig. 5) [2]. Además, la tomografía computarizada de alta



**Figura 6.** Radiografía simple anteroposterior de MAK-VP1/1 de *A. afarensis*. El ejemplar sufrió pérdida posmortem de la cabeza femoral, pero desde el punto de vista del desarrollo era adulto. Obsérvese la falta completa de hueso cortical en la parte superior del cuello a la altura de la unión cervicodiafisaria (cf leyenda de la Fig. 1). Compárese con los homínidos representados en las Figuras 1, 3 y 5.

resolución de dos ejemplares sudafricanos de *A. africanus* muestra con claridad una estructura de homínido en la interfase cervicodiafisaria.

## ■ Longitud del fémur y su función en la evolución humana

### Fémur de *A. afarensis*

El fémur de *A. afarensis* era, tanto de forma relativa como absoluta, más corto que el de *Homo sapiens*.

Según toda una serie de informes, está claro que el fémur es relativamente más largo en el ser humano moderno que en *A. afarensis* y, probablemente, también lo sea la tibia [3]. Durante el pleistoceno se alargó el miembro inferior de los homínidos. ¿Por qué? Un intento de respuesta a ese interrogante se hará más adelante, pero antes tal vez sea mejor considerar los datos en su forma absoluta, más que en sentido relativo, con el fin de mantener una comprensión objetiva de los efectos de las diferencias observadas.

La longitud del fémur de A.L. 288-1, el único ejemplar de *A. afarensis* que se puede estudiar con validez, es de alrededor de 280 mm y la del húmero, de 236 mm. Esto da una relación húmero/fémur de 0,84. Dicha relación gira en torno a 1 en los grandes simios actuales; en los seres humanos modernos, el promedio es de aproximadamente 0,72.

La longitud del húmero en relación con la masa corporal es casi la misma en los grandes simios africanos y en el ser humano [36]. Por consiguiente, está claro que el fémur sufrió determinada elongación en A.L. 288-1 y eso aumentó casi sin duda alguna la longitud del paso. Hace mucho tiempo, se formuló la hipótesis según la cual esto se debía a una adaptación para disminuir el consumo de energía. Sin embargo, dicha aserción es dudosa, pues la locomoción humana suele ser más costosa que en otros mamíferos de masa corporal equivalente [37]. Después de analizar los datos referidos

al consumo de energía en el ser humano, tanto en la marcha como en la carrera, Alexander emitió la opinión de que «tal vez se deberían buscar otras ventajas mayores de la marcha bípeda humana» [38]. Otra pregunta pertinente es si la locomoción de *A. afarensis* no era incluso más costosa que la de *H. sapiens*, pero eso también es improbable.

## Alargamiento del miembro inferior

El alargamiento del miembro inferior no reduce los gastos energéticos, provoca desventajas sustanciales y no se hubiera producido en ausencia de una considerable selección positiva.

Como se acaba de señalar, Stern -entre otros- formuló la hipótesis según la cual «la elongación (del miembro inferior en los bípedos) () es energéticamente ventajosa por su efecto sobre la longitud del paso». Sin embargo, la elongación también aumenta la masa y los radios de giro de las partes del miembro inferior. Kramer demostró hace poco [39] que la marcha de A.L. 288-1, con los miembros inferiores moderadamente más cortos, quizás habría generado menor gasto energético que la de los seres humanos. Stern hizo una crítica del estudio de Kramer del siguiente modo: las hipótesis que dan fundamento a las conclusiones de Kramer se basan en que Lucy tenía el mismo perfil de desplazamiento que un ser humano moderno, que la masa de las distintas partes del miembro inferior de Lucy era proporcionalmente la misma que la de un ser humano moderno y que es más apropiado comparar la energía utilizada en las dos especies, mientras que Lucy marchaba a una velocidad equivalente al 80% de la de un ser humano moderno. Así pues, importa poco saber si el cálculo del uso de la energía basado en las hipótesis de Kramer es correcto o no. El problema es la inverosimilitud de esas hipótesis [23].

En lo esencial, la objeción de Stern es que Kramer formuló una hipótesis según la cual Lucy caminaba del mismo modo que los seres humanos modernos, pero con un miembro inferior más corto. Sea como sea dicha hipótesis, sus resultados muestran que no existe beneficio energético alguno para los seres humanos como resultado de unos miembros inferiores más largos. Por tanto, no es la hipótesis lo que anula la proposición de Stern (es decir, que los miembros más largos reducen el consumo de energía), sino más bien sus resultados.

En realidad, los resultados de Kramer sorprenden muy poco a la vista de otros datos experimentales. Establecer la diferencia del gasto de energía entre los componentes de la locomoción es complejo [40], pero hay una certeza razonable para que una fuerza totalmente vertical (es decir, mantener el centro de la masa del cuerpo por encima del suelo) sea el principal factor -mucho más que el desplazamiento de los miembros- en el consumo de energía. Esa fuerza representa el 75-90% [41-43]. Más importante aún es que el coste es incluso independiente del número de miembros, ya que la energía necesaria para desplazar una masa en una distancia determinada es con mucho la misma para las cucarachas, los cangrejos de mar, los mamíferos y las aves [44]. Por consiguiente, aun cuando las estimaciones más altas del gasto energético de la fase de balanceo sean correctas [41], una modificación sustancial de la longitud de las piernas sólo ejercería efectos mínimos sobre el consumo energético total en el animal [45, 46].

Hace algunos años, Taylor et al estudiaron de forma experimental la hipótesis de «la longitud del miembro». Midió el consumo de oxígeno en los guepardos, las gacelas y las cabras, lo que «dio motivo para cuantificar el efecto de la anatomía de los miembros sobre el gasto energético de la carrera (). Comprobaron que, a pesar de grandes diferencias en la configuración de los miembros, el gasto energético de la carrera en los guepardos,

las gacelas y las cabras de más o menos igual peso era sensiblemente idéntico en toda una gama de velocidades» [47]. En la autopsia, la distancia media entre el centro de gravedad de los miembros y sus puntos de giro (hombro o cadera) fue de 18 cm en el guepardo, 6 cm en la cabra y sólo 2 cm en la gacela; esa distancia estaba muy alejada de la que podía haber entre *A. afarensis* y los seres humanos modernos. Más adelante, Taylor llegó a la conclusión de que una ley general de la energética de la carrera es que el gasto de energía no depende de la anatomía de los miembros [48]. «Para alcanzar una buena predicción del consumo de oxígeno (en carrera) sólo se necesitarían el conocimiento de la velocidad (y) el peso del cuerpo del animal» [49].

La bipedestación es una forma de locomoción peligrosa y la elongación del miembro en un bípedo habitual trae consigo desventajas significativas para la locomoción. Aumenta de manera considerable la probabilidad de lesiones de los isquiotibiales humanos cuando la relación longitud/tensión no es armónica con las propiedades de inercia del miembro al acercarse éste a su contacto con el suelo, o incluso cuando el miembro sufre una carga repentinamente cambiante en el transcurso de movimientos bruscos o de cambios rápidos de dirección. La elongación del miembro aumenta de forma considerable el par motor creado en torno a las articulaciones de la rodilla y la cadera -así como de sus ligamentos- durante estos movimientos. En el ser humano, las lesiones traumáticas de cadera y rodilla son habituales y sus consecuencias invalidantes fueron sin duda una fuerza de selección mucho más significativa para el miembro inferior humano que el consumo de energía. Por tanto, se plantea de nuevo la pregunta: ¿qué ventaja reproductiva podría superar de manera tan selectiva esas inferioridades para alentar aún más la elongación del miembro en los seres humanos y sus ancestros después de que éstos se volvieran bípedos?

Una posibilidad es la velocidad de la carrera. La comparación entre una especie de animales de pequeña dimensión y otra de gran dimensión, para toda una serie de velocidades, indica que los animales se desplazan de un modo similar desde el punto de vista dinámico cuando van a velocidades cuyos valores son idénticos al número sin dimensión de Froude [50, 51]. Los detalles acerca del origen de ese número se pueden consultar en el artículo de Alexander [52], pero aquí sólo es preciso señalar que se reduce al cuadrado de la velocidad dividida por el producto de la longitud del miembro y la constante de gravedad. Así, dada la similitud dinámica (es decir, que los números de Froude tienden a no cambiar con el tamaño del cuerpo), el incremento de la longitud del miembro aumenta la velocidad, pero a costa de una considerable desventaja geométrica. Otorgar al fémur de Lucy la misma longitud que al de una mujer de baja estatura, sólo aumentará su velocidad en un 10%. Esto parece una ganancia mínima en comparación con el considerable aumento de las posibilidades de lesión.

### Fémur alargado de *A. afarensis*: respuesta a la termorregulación

El fémur alargado de *A. afarensis* podría haber sido una respuesta a la termorregulación.

Hay dos explicaciones más para el alargamiento del miembro inferior. Una de ellas es que ese alargamiento simplemente es una consecuencia alométrica del aumento de tamaño del cuerpo [53-57]. Sin embargo, lo que falta en ese argumento es un mecanismo real mediante el cual podría esperarse que la longitud del miembro inferior aumentara de forma diferente a la del miembro superior. La alometría es una observación y no un mecanismo.

Una idea parecida es que el miembro inferior de los homínidos se alargó para adaptarse al enfriamiento por radiación según el mismo mecanismo selectivo en el que se basa la «regla de Allen» (la longitud del miembro disminuye a medida que crece la latitud) [54, 55, 58, 59]. Aquí se aplica una acción selectiva conocida, pero ¿por qué tales modificaciones no están presentes en *A. afarensis*? La regla de Allen se cumple en especies contemporáneas. Quizá los predecesores de «Lucy» hayan sido bípedos durante al menos varios cientos de miles de años. Es posible que *A. afarensis* no hubiera ocupado aún regularmente las zonas de sabana tan abiertas que aprovecharon los homínidos más tardíos. Sin embargo, una especie más reciente, *A. garhi*, tiene los miembros inferiores de igual longitud que los seres humanos modernos, pero sus miembros superiores eran tan largos como los de *A. afarensis* [60]. Así pues, el miembro superior sufrió un acortamiento considerable durante un período en el que la ocupación corriente de la sabana por esta especie y sus descendientes era muy probable. Como el alargamiento del miembro inferior conlleva desventajas de locomoción que no ayudaron a incrementar la longitud del miembro superior, es difícil reconciliar el acortamiento del miembro superior con la elongación del miembro inferior en forma de adaptación a un enfriamiento por radiación, a menos que los dos miembros fueran sometidos a fuerzas selectivas considerablemente distintas.

Esto es sin duda posible, ya que el acortamiento del miembro superior tal vez obedezca a un acortamiento del antebrazo como efecto pleotrópico probable de los cambios de proporciones de la mano para aumentar la fuerza de prensión [61]. Sin embargo, otra acción selectiva, mucho más imperiosa desde el punto de vista potencial que el enfriamiento por radiación, se conoce también porque se presenta en los descendientes de *A. afarensis*.

### Alargamiento del miembro inferior humano: consecuencia colateral de los estrechamientos del estrecho pélvico

El alargamiento del miembro inferior humano podría ser una consecuencia colateral de las adaptaciones a las reducciones del estrecho pélvico.

El tamaño del estrecho pélvico representa una crisis anatómica permanente a lo largo del pleistoceno. Durante ese período, la velocidad y la magnitud del aumento de volumen del cerebro humano fueron notables, así como el motivo principal de las transformaciones anatómicas del fémur proximal y de la pelvis. Los hijos de los seres humanos modernos son muy inmaduros y deben nacer «antes de tiempo» [62, 63] para no poner en peligro la vida materna. Las implicaciones son simples: durante el pleistoceno, la selección determinó progresivamente que los nacimientos fueran más «prematuros» para permitir el parto a través de un estrecho pélvico reducido por las adaptaciones de la pelvis a la bipedestación [1, 64]. Sin embargo, los nacimientos prematuros habrían disminuido la supervivencia. Por tanto, la alternativa de un estrecho pélvico más amplio se habría sometido a una selección natural intensa.

Uno de los principales avances en la comprensión de la evolución en la última década fue tomar conciencia de que numerosos rasgos de tipo 2 (cambios colaterales no selectivos que acompañan a otros) [3, 65], con frecuencia se suman a los que representan los objetivos principales de la selección (rasgos de tipo 1). Aunque aún no se puede establecer un nexo causal definitivo entre el alargamiento del miembro y el ensanchamiento

del estrecho pélvico, sin embargo no es difícil preguntarse razonablemente acerca de los posibles mecanismos de desarrollo que hubieran sido la causa de dicha asociación aun cuando, por ahora, el vínculo sigue siendo indirecto. O sea, que si la hipótesis de «un producto derivado» del alargamiento del miembro es fiel, entonces debería existir una relación entre el alargamiento del miembro inferior y la capacidad para el parto.

Tague reunió un conjunto de pruebas sólidas a favor de esa hipótesis. Que los parteros consideren «la estatura de una embarazada como una correlación antropométrica con su capacidad de reproducción» [66] y que las mujeres bajas tienen «índices más elevados de desproporciones cefalopélvicas (), cesáreas, mortinatos y mortalidad perinatal que las mujeres altas» [66], sin duda no carece de relación con el problema de la longitud del miembro inferior. Los datos favorables a este concepto son sólidos [67-77]. «Ante la prueba de una contracción pélvica en una proporción elevada de mujeres de baja estatura, no es sorprendente que las muertes perinatales por traumatismo obstétrico tengan una relación evidente con la altura de la madre» [77]. Stewart y Bernard [78] comunicaron que las dificultades mecánicas durante el nacimiento se observan 14 veces más en mujeres bajas que en altas.

La presuposición más evidente, de acuerdo con las observaciones anteriores, es que «las mujeres más altas (deberían) tener una pelvis más ancha» [66] aunque, tras un estudio minucioso, a priori no haya razón para que así sea. En teoría, las dimensiones del estrecho pélvico podrían haber evolucionado fácilmente sin la elongación simultánea del miembro inferior y, en cierta medida, tal vez fuera ése el caso. De hecho, Tague analizó numerosas dimensiones de la pelvis y el fémur y encontró una combinación a menudo positiva, pero débil. Llegó a la conclusión de que la selección podría haber actuado básicamente sobre un umbral de estatura, es decir, que las mujeres de menos de 1,50 m presentan una desproporción cefalopélvica no lineal.

Sin embargo, todo lo aprendido en la última década sobre la manera en que los principios de desarrollo afectan a las estrategias de la evolución es que, la mayoría de las veces, las «adaptaciones» pueden ser mucho más complicadas de lo que parece a simple vista. Los estudios de Tague acerca de las dimensiones de la pelvis y el fémur fueron profundizados e hicieron considerar numerosas relaciones, incluida la de la forma de la salida del estrecho pélvico (diámetro anteroposterior/diámetro mediolateral de la porción inferior). Entre todos los caracteres que estudió Tague, el diámetro mediolateral se reveló como el más correlativo a la longitud del fémur, aun cuando el considerable diámetro anteroposterior de la parte inferior de la pelvis presenta una relación casi tan fuertemente positiva con la longitud del fémur ( $p < 0,0001$ ). Aquí, hay que señalar que el diámetro más restrictivo de la pelvis de *A. afarensis* era en realidad el anteroposterior [1, 64, 65], pues el diámetro mediolateral excedía de manera significativa lo necesario para el paso del cráneo de un feto a término.

Sjogren et al publicaron hace poco una consecuencia inesperada de las dimensiones poscraneales de ratones en los que se inactivó el gen del receptor de la hormona de crecimiento (RHC) [79]. Junto a una reducción uniforme de las dimensiones del esqueleto, observaron modificaciones sustanciales de las longitudes relativas de algunas partes del esqueleto (por ejemplo, la relación entre la longitud del fémur y de la tibia). La enorme relación entre la forma de la parte inferior del estrecho pélvico y la longitud del fémur, tal como observó Tague, ¿podría ser una consecuencia de la selección de una de

las diversas vías endocrinas que influyen en el crecimiento diferencial del esqueleto (HC, IGF1, IGF2, RHC, etc.) y la forma de la pelvis? Sólo el futuro estudio pormenorizado de ese tipo de problemas puede resolver el «dilema de la longitud del miembro inferior en el ser humano» y de su correlación bien documentada con la desproporción cefalopélvica.

Por último, a menudo se alude al problema de saber por qué la selección de los diámetros pélvicos de la mujer influiría también en la estructura de la pelvis del varón. El genotipo «por defecto» de los mamíferos es femenino por definición. Todas las modificaciones de la información posicional subyacente y responsable de la embriogénesis de la pelvis transformarán su morfología del mismo modo en ambos sexos. De hecho, las diferencias sexuales de la estructura de la pelvis humana serían una consecuencia esencial de la expresión diferencial de las hormonas, sobre todo durante la adolescencia, antes de la cual es casi imposible determinar el sexo de un esqueleto humano. Además, esas transformaciones -que se manifiestan por un estrecho pélvico femenino más amplio- resultan al parecer de los mismos procesos que las modificaciones que producen los caracteres de identificación sexual aplicados en medicina legal para las mujeres: escotadura ciática más abierta, presencia de un «arco ventral» (inserción de los aductores en el cuerpo anterior del pubis) [79, 80], rama superior del pubis más larga, ángulo subpúbico obtuso, etc.

## Momento en que el alargamiento del miembro inferior y las modificaciones de las proporciones de la pelvis se produjeron en los homínidos

Se dispone de un solo fósil capaz de aportar algún dato acerca de la fecha en que ocurrieron esos cambios en los homínidos: se trata de KNM-WT-15000 (de 1,8 MA de antigüedad), un esqueleto notablemente completo de un adolescente de *H. erectus* de Kenia [81]. Por desgracia, al tratarse de un macho, ese ejemplar informa poco sobre la relación entre la longitud del fémur y la forma de la pelvis, además de que las epífisis proximales y los cuellos femorales no están fusionados en él. Por tanto, nada aporta acerca de todos los cambios de proporción de la pelvis que acompañan la madurez del esqueleto femenino adulto moderno. Además, la forma del su estrecho pélvico se apoya casi por completo en hipótesis, pues no se ha preservado ningún hueso del pubis, el sacro se encontraba fragmentado y los acetábulos aún estaban intactos.

Se pensó que la estatura adulta de KNM-WT-15000 era de 1,80 m (el fémur y la tibia estaban casi completos) [82], lo que representa un considerable aumento con respecto a *A. afarensis*. Ruff y Walker creyeron que era una adaptación climática, pero ese argumento sería improbable al no observarse en esa especie una adaptación similar en ascendientes o en colaterales contemporáneos como *A. robustus* y *A. bosei* [1]. Más probable sería que el miembro ya estuviera alargado, al menos parcialmente, como producto derivado de los cambios de las proporciones pélvicas, tal como se ha explicado más arriba.

La última conclusión apunta a que la estatura máxima permitida podría haberse alcanzado en el primer *H. erectus* (en realidad, *A. garhi*, su ascendiente) como adaptación al aumento de las dimensiones craneales del feto a término; después de estabilizarse la estatura, la selección por modificación de la forma del estrecho pélvico mediante otros mecanismos de desarrollo se habría hecho más intensa, aun cuando la elongación adicional del miembro inferior se manifestara por un aumento desproporcionado del índice de

lesiones. Evidentemente, una vez alcanzadas las dimensiones favorables, el simple ensanchamiento en conjunto -de manera independiente al que acompaña a un alargamiento simultáneo del miembro inferior- podría haber sido favorecido y provocado por modificaciones en la morfogénesis de la pelvis. De hecho, en los procesos de crecimiento de la sínfisis del pubis humano hay claras especializaciones que suministran argumentos sólidos a favor de ese concepto [12, 83, 84].

Así pues, esos factores pueden ser un ejemplo clásico de selección estabilizante en la que, a partir de un fenotipo medio, una mayor divergencia en una dirección genera aumentos no lineales de una selección negativa. En este caso, un miembro inferior más corto reduce el riesgo de lesión traumática, pero puede ejercer un efecto negativo sobre el parto. *H. sapiens* sólo desarrolló su distensibilidad actual según la regla de Allen tras una adecuación anatómica «más localmente determinada» del estrecho pélvico -es decir, más por la morfogénesis que por las vías endocrinas sugeridas antes-, así como después de la ocupación mundial de una red climática muy distinta, producto de una sofisticación cultural.

## ■ Conclusión

A lo largo de este artículo, se ha comentado que muchos autores creyeron durante años que la anatomía y el comportamiento locomotor de *A. afarensis* eran muy distintos a los de *H. sapiens*. Como se ha explicado con detalle más arriba, y con anterioridad, tales afirmaciones se basaron regularmente en argumentos adaptacionistas que procedían de detalles osteológicos, a pesar de que los niveles de expresión eran totalmente compartidos por otras especies. Cobra especial importancia para la evaluación de esos argumentos el hecho de considerar que casi no tienen rasgos de tipo 1 [1, 3, 58], salvo los que se vinculan al alargamiento del miembro inferior humano o a las transformaciones del estrecho pélvico humano. Como ya se ha comentado, ambos rasgos incluyen casi todas las diferencias biomecánicas significativas de la cadera y el muslo en las dos especies; aunque el alargamiento del miembro inferior se consideró a menudo una parte importante de la adaptación a la bipedestación, la base del argumento sigue siendo el hecho singular de que el miembro inferior aumentó de longitud en los primeros homínidos; una condición señalada más arriba es con mucha probabilidad un rasgo de tipo 2 vinculado a la termorregulación, el parto o ambos, al menos si se analizan los hechos puramente mecánicos.

De nuevo hay que hacer hincapié en el hecho de que, en la evaluación del grado en el que *A. afarensis* se adaptó al modo de andar vertical y a la carrera, el problema reside en saber hasta qué punto presentaba un miembro inferior adaptado a la mecánica de la progresión bípeda y no en determinar si su «esqueleto» se parecía al de un ser humano. Los esqueletos poscraneales de los gorilas se diferencian en gran medida de los de los chimpancés y, sin embargo, ambos monos son trepadores arborícolas y caminan sobre la tierra apoyándose sobre las falanges. Los esqueletos de los guepardos y de los gatos domésticos difieren de manera considerable y, no obstante, ambos felinos son cuadrúpedos digitígrados terrestres concebidos para correr rápido. Una vez más, se recuerda que los seres humanos modernos no son simplemente bípedos, sino primates bípedos que aseguran la gestación de fetos con cerebros enormes y para cuyo fin se reestructuraron ampliamente la cadera y el muslo humanos.

## ■ Bibliografía

- [1] Lovejoy CO. The natural history of human gait and posture. Part 1. Spine and pelvis. *Gait Posture* 2005;**21**:95-112.
- [2] Lovejoy CO. Evolution of human walking. *Sci Am* 1988;**259**: 118-25.
- [3] Lovejoy CO, Meindl RS, Ohman JC, Heiple KG, White TD. The Maka femur and its bearing on the antiquity of human walking: applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record. *Am J Phys Anthropol* 2002;**119**: 97-133.
- [4] Hirsch C, Frankel VH. The reaction of the proximal end of the femur to mechanical forces. In: Evans FG, editor. *Biomechanical studies of the musculo-skeletal system*. Springfield: CC Thomas; 1961. p. 68-80.
- [5] Carter DR. Mechanical loading history and skeletal biology. *J Biomech* 1987;**20**:1095-109.
- [6] Carter DR, Orr TE, Fyhrie DP, Schurman DJ. Influences of mechanical stress on prenatal and postnatal skeletal development. *Clin Orthop* 1987;**219**:237-50.
- [7] Carter DR, Wong M. The role of mechanical loading histories in the development of diarthrodial joints. *J Orthop Res* 1988; **6**:804-16.
- [8] Martin RB, Burr DB, Sharkey NA. *Skeletal tissue mechanics*. New York: Springer-Verlag; 1998.
- [9] Ogden J. The development and growth of the musculoskeletal system. In: Albright J, Brand R, editors. *The scientific basis of orthopaedics*. New York: Appleton Century Crofts; 1979. p. 41-103.
- [10] Ogden J. Hip development and vascularity: relationship to chondro-osseous trauma in the growing child. *Hip* 1981;**9**: 139-87.
- [11] Zimmer EA, Wilk SP. Borderlands of the normal and early pathologic. In: *Skeletal roentgenology*. New York: Grune and Stratton; 1968.
- [12] Kalmey JK, Lovejoy CO. Collagen fiber orientation in the femoral necks of apes and humans: do their histological structures reflect differences in locomotor loading? *Bone* 2002;**31**:327-32.
- [13] Boyde A, Riggs CM. The quantitative study of the orientation of collagen in compact bone slices. *Bone* 1990;**11**:35-9.
- [14] McMahon JM, Boyde A, Bromage TG. Pattern of collagen fiber orientation in the ovine calcaneal shaft and its relation to locomotor-induced strain. *Anat Rec* 1995;**242**:147-58.
- [15] Riggs CM, Lanyon L, Boyde A. Functional associations between collagen fibre orientation and locomotor strain direction in cortical bone of the equine radius. *Anat Embryol* 1993;**187**:231-8.
- [16] Takahashi I, Nuckolls GH, Takahashi K, Tanaka O, Semba I, Dashner R, et al. Compressive force promotes Sox9, type II collagen and aggrecan and inhibits IL-1 $\beta$  expression resulting in chondrogenesis in mouse embryonic limb bud mesenchymal cells. *J Cell Sci* 1998;**111**(Pt14):2067-76.
- [17] Cadet ER, Gafni RI, McCarthy EF, McCray DR, Bacher JD, Barnes KM, et al. Mechanisms responsible for longitudinal growth of the cortex: coalescence of trabecular bone into cortical bone. *J Bone Joint Surg Am* 2003;**85**:1739-48.
- [18] Bruno RJ, Sauer PA, Rosenberg AG, Block J, Sumner DR. The pattern of bone mineral density in the proximal femur and radiographic signs of early joint degeneration. *J Rheumatol* 1999;**26**:636-40.
- [19] Walker RA, Lovejoy CO. Radiographic changes in the clavicle and proximal femur and their use in the determination of skeletal age at death. *Am J Phys Anthropol* 1985;**68**:67-78.
- [20] Skedros J, Mason M, Bloebaum R. Modeling and remodeling in the developing artiodactyl calcaneus: a model for evaluating Frost's mechanostat hypothesis and its corollaries. *Anat Rec* 2001;**263**:167-85.
- [21] Nakamura T, Turner CH, Yoshikawa T, Slemenda CW, Peacock M, Burr DB, et al. Do variations in hip geometry explain differences in hip fracture risk between Japanese and White Americans? *J Bone Miner Res* 1994;**9**:1071-6.

- [22] Susman RL, Stern JT, Jungers WL. Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatol* 1984;**44**:113-56.
- [23] Stern JT. Climbing to the top: a personal memoir of Australopithecus afarensis. *Evol Anthropol* 2000;**9**:113-33.
- [24] Rafferty KL. Structural design of the femoral neck in primates. *J Hum Evol* 1998;**34**:361-83.
- [25] Swartz SM, Parker A, Huo C. Theoretical and empirical scaling patterns and topological homology in bone trabeculae. *J Exp Biol* 1998;**201**:573-90.
- [26] Ohman JC, Krochta TJ, Latimer B, Lovejoy CO, Mensforth RP. Cortical distribution in the femoral neck of hominoids. *Am J Phys Anthropol* 1993;**91**:153.
- [27] Ohman JC, Krochta TJ, Lovejoy CO, Mensforth RP, Latimer B. Cortical bone distribution in the femoral neck of hominoids: implications for the locomotion of Australopithecus afarensis. *Am J Phys Anthropol* 1997;**104**:117-31.
- [28] Serrat MA, Reno PL, McCollum MA, Meindl RS, Lovejoy CO. Multivariate comparison of divergent ossification patterns in the mammalian proximal femur. *Am J Phys Anthropol* 2004;**123**(S38):178-9.
- [29] Demes B, Jungers WL, Walker C. Cortical bone distribution in the femoral neck of strepsirrhine primates. *J Hum Evol* 2000;**39**:367-79.
- [30] Metaxiotis D, Accles W, Siebel A, Doederlein L. Hip deformities in walking patients with cerebral palsy. *Gait Posture* 2000;**11**:86-91.
- [31] Henderson R. Bone density and other possible predictors of fracture risk in children and adolescents with spastic quadriplegia. *Dev Med Child Neurol* 1997;**39**:224-7.
- [32] Henderson RC, Lark RK, Gurka MJ, Worley G, Fung EB, Conaway M, et al. Bone density and metabolism in children and adolescents with moderate to severe cerebral palsy. *Pediatrics* 2002;**110**(1Pt1):e5.
- [33] Tasdemir HA, Buyukavci M, Akcay F, Polat P, Yildiran A, Karakelleoglu C. Bone mineral density in children with cerebral palsy. *Pediatr Int* 2001;**43**:157-60.
- [34] Currey J. *The mechanical adaptations of bones*. Princeton: Princeton University Press; 1996.
- [35] White TD, Suwa G, Hart WK, Walter RC, WoldeGabriel G, de Heinzelin J, et al. New discoveries of Australopithecus at Maka in Ethiopia. *Nature* 1993;**366**:261-5.
- [36] White TD. Ape and hominid limb length. *Nature* 1994;**369**:194-9.
- [37] Taylor C, Heglund N, Maloy G. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. *J Exp Biol* 1982;**97**:1-21.
- [38] Alexander RM. *Characteristics and advantages of human bipedalism*. Cambridge: Cambridge University Press; 1991.
- [39] Kramer PA. Modelling the locomotor energetics of extinct hominids. *J Exp Biol* 1999;**202**:2807-18.
- [40] Heglund N. Running a-fowl of the law. *Science* 2004;**303**:47-8.
- [41] Marsh RL, Ellerby DJ, Carr JA, Henry HT, Buchanan CI. Partitioning the energetics of walking and running: Swinging the limbs is expensive. *Science* 2004;**303**:80-3.
- [42] Taylor CR, Heglund NC, McMahon TA, Looney TR. Energetic cost of generating muscular force during running: a comparison of large and small animals. *J Exp Biol* 1980;**86**:9-18.
- [43] Taylor CR, Schmidt-Nielsen K, Raab JL. Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. *Am J Physiol* 1970;**219**:1104-7.
- [44] Full R, Tu M. Mechanics of six-legged runners. *J Exp Biol* 1990;**148**:129-46.
- [45] Kram R, Taylor CR. Energetics of running: a new perspective. *Nature* 1990;**346**:265-7.
- [46] Fedak MA, Seeherman HJ. Reappraisal of energetics of locomotion shows identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse. *Nature* 1979;**282**:713-6.
- [47] Taylor CR, Shkolnik A, Dmi'el R, Baharav D, Borut A. Running in cheetahs, gazelles, and goats: energy cost and limb configuration. *Am J Physiol* 1974;**227**:848-50.
- [48] Taylor CR. Relating mechanics and energetics during exercise. *Adv Vet Sci* 2002;**38A**:181-215.
- [49] McMahon TA. *Muscles, reflexes and locomotion*. Princeton: Princeton University Press; 1984.
- [50] Donelan J, Kram R, Kuoiwa A. The effect of reduced gravity on the kinematics of human walking: a test of the dynamic similarity hypothesis in locomotion. *J Exp Biol* 1997;**200**:3193-201.
- [51] Donelan J, Kram R, Kuo AD. Mechanical work for step-to-step transitions is a major determinant of the metabolic cost of human walking. *J Exp Biol* 2002;**205**:3717-27.
- [52] Alexander R, Jayes A. Fourier analysis of forces exerted in walking and running. *J Biomech* 1980;**13**:383-90.
- [53] Ruff CB. Hindlimb articular surface allometry in Hominoidea and Macaca, with comparisons to diaphyseal scaling. *J Hum Evol* 1988;**17**:687-714.
- [54] Ruff CB. Climatic adaptation and hominid evolution: the thermoregulatory imperative. *Evol Anthropol* 1993;**2**:53-60.
- [55] Ruff CB. Climate, body size, and body shape in hominid evolution. *J Hum Evol* 1991;**21**:81-105.
- [56] Jungers WL, Stern JT. Body proportions, skeletal allometry and locomotion in the Hadar hominids. A reply to Wolpoff. *J Hum Evol* 1983;**12**:673-84.
- [57] Wolpoff M. Lucy's little legs. *J Hum Evol* 1983;**12**:443-53.
- [58] Wheeler PE. The thermoregulatory advantages of large body size for hominids foraging in savanna environments. *J Hum Evol* 1992;**23**:351-62.
- [59] Wheeler PE. The influence of bipedalism on the energy and water budgets of early hominids. *J Hum Evol* 1992;**23**:379-88.
- [60] Asfaw B, White T, Lovejoy O, Latimer B, Simpson S, Suwa G. Australopithecus garhi: a new species of early hominid from Ethiopia. *Science* 1999;**284**:629-35.
- [61] Lovejoy CO, Reno P, McCollum M, Hamrick M, Cohn M. Evolution of primate hands: growth scaling registers with posterior HOXD expression. *Am Zool* 2000;**40**:1109.
- [62] Gould SJ. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Belknap Press; 1977.
- [63] Eccles JC. *Evolution of the brain: creation of the self*. London: Routledge; 1989.
- [64] Tague R, Lovejoy CO. The obstetric pelvis of A.L.288-1 (Lucy). *J Hum Evol* 1986;**15**:237-73.
- [65] Lovejoy CO, Cohn MJ, White TD. Morphological analysis of the mammalian postcranium: a developmental perspective. *Proc Natl Acad Sci USA* 1999;**96**:13247-52.
- [66] Tague R. Do big females have big pelvises? *Am J Phys Anthropol* 2000;**112**:377-94.
- [67] Adadevoh SW, Hobbs C, Elkins TE. The relation of the true conjugate to maternal height and obstetric performance in Ghanaian women. *Int J Gynaecol Obstet* 1989;**28**:243-51.
- [68] Bresler JB. Maternal height and the prevalence of stillbirths. *Am J Phys Anthropol* 1962;**20**:515-7.
- [69] Camilleri AP. The obstetric significance of short stature. *Eur J Obstet Gynecol Reprod Biol* 2000;**12**:347-56.
- [70] Dougherty CR, Jones AD. Obstetric management and outcome related to maternal characteristics. *Am J Obstet Gynecol* 1988;**158**:470-4.
- [71] Gebbie DA. The influence of maternal height on the outcome of pregnancy. *J Trop Pediatr Afr Child Health* 1966;**12**:20-4.
- [72] Kappel B, Eriksen G, Hansen KB, Hvidman L, Krag-Olsen B, Nielsen J, et al. Short stature in Scandinavian women. *Acta Obstet Gynecol Scand* 1987;**66**:153-8.
- [73] Liljestrand J, Bergstrom S, Westman S. Maternal height and perinatal outcome in Mozambique. *J Trop Pediatr* 1985;**31**:306-10.
- [74] Molloy WB. Labor in short women. *Obstet Gynecol* 1969;**34**:330-4.
- [75] Scott RT, Strickland DM, Hankins GD, Gilstrap 3<sup>rd</sup> LC. Maternal height and weight gain during pregnancy as risk factors for cesarean section. *Mil Med* 1989;**154**:365-7.
- [76] Parsons MT, Winegar A, Siefert L, Spellacy WN. Pregnancy outcomes in short women. *J Reprod Med* 1989;**34**:357-61.
- [77] Thompson AM. Maternal stature and reproductive efficiency. *Eugen Rev* 2000;**51**:157-62.

- [78] Stewart DB, Bernard RM. A clinical classification of difficult labour and some examples of its use. *Obstet Gynecol Br Emp* 1954;**61**:318-28.
- [79] Sjogren K, Bohlooly YM, Olsson B, Coschigano K, Tornell J, Mohan S, et al. Disproportional skeletal growth and markedly decreased bone mineral content in growth hormone receptor / mice. *Biochem Biophys Res Commun* 2000;**267**:603-8.
- [80] Budinoff LC, Tague RG. Anatomical and developmental bases for the ventral arc of the human pubis. *Am J Phys Anthropol* 1990;**82**:73-9.
- [81] Walker A, Leakey RE. *The nariokotome homo erectus skeleton*. Cambridge: Harvard University Press; 1993.
- [82] Ruff CB, Walker A. Body size and body shape. In: Walker A, Leakey RE, editors. *The nariokotome homo erectus skeleton*. Cambridge: Harvard University Press; 1993.
- [83] Lovejoy CO, Meindl RS, Pryzbeck TR, Mensforth RP. Chronological metamorphosis of the auricular surface of the ilium: a new method for the determination of adult skeletal age at death. *Am J Phys Anthropol* 1985;**68**:15-28.
- [84] Lovejoy CO, Meindl RS, Tague RG, Latimer BM. The senescent biology of the hominoid pelvis: its bearing on the pubic symphysis and auricular surface as age-at-death indicators in the human skeleton. *Rivista de Anthropologia Roma* 1995;**73**:31-49.

---

C. Owen Lovejoy.

Matthew Ferrini Institute of Human Evolutionary Research, Division of Biomedical Sciences, Kent State University, Kent, OH 44242, États-Unis.

Cualquier referencia a este artículo debe incluir la mención del artículo original: Lovejoy C. Owen Historia natural de la marcha y de la postura en el ser humano. 2.º parte. Cadera y muslo. EMC (Elsevier SAS, París), Kinesiterapia - Medicina física, 26-007-B-20, 2005.

**Disponible en [www.emc-consulte.com](http://www.emc-consulte.com) (sitio en francés)**

**Título del artículo: Histoire naturelle de la marche et de la posture chez l'Homme. Partie 2. Hanche et cuisse**



Algoritmos



Ilustraciones complementarias



Videos / Animaciones



Aspectos legales



Información al paciente



Informaciones complementarias



Autoevaluación