

Historia natural de la marcha y de la postura humanas: columna vertebral y pelvis

C. Owen Lovejoy

Los fósiles humanos se encuentran entre los más completos de los fósiles de mamíferos. Una especie ancestral fundamental, Australopithecus afarensis, presenta un esqueleto poscranial bien conservado que permite la reconstitución de los principales acontecimientos de la evolución de nuestro aparato locomotor. Al cotejarla con los grandes simios actuales y con los seres humanos modernos, esta especie proporciona numerosas informaciones sobre el origen y la estructura del esqueleto humano, así como sobre los sucesos que guiaron su evolución en los últimos tres millones de años. Se analizarán los aspectos evolutivos de la columna vertebral y de la pelvis humanas, así como su influencia desde el punto de vista clínico sobre varios caracteres de la marcha y la postura.

© 2005 Elsevier SAS. Todos los derechos reservados.

Palabras Clave: Locomoción de primates; Escoliosis; Espondilólisis; Australopithecus; Homínidos

Plan

■ Introducción	1
■ Método	2
■ Marco evolutivo	2
■ Columna vertebral	3
Columna lumbar de los homínidos	3
Fósiles de la columna lumbar de los homínidos	4
Reconstitución de la emergencia de la columna lumbar de los primeros homínidos a partir de la del último ancestro común	7
Implicaciones clínicas derivadas de los fósiles con respecto a nuestra columna vertebral: escoliosis	7
Implicaciones clínicas derivadas de los fósiles con respecto a nuestra columna vertebral: espondilólisis	8
■ Pelvis	9
Fósiles de pelvis de los homínidos	9
La pelvis de los primeros homínidos era apta para la bipedestación, pero no para el parto de criaturas dotadas con un gran cerebro	10
Reconstitución de la aparición de la pelvis de los primeros homínidos a partir del último ancestro común	11
Las modificaciones de la pelvis de los homínidos durante el pleistoceno son adaptaciones esenciales para el parto y no para la locomoción	12
La sínfisis púbica humana también se adapta específicamente al parto	13
La cinética de las articulaciones de la cadera de los australopitecos habría sido semejante a la de los seres humanos modernos	13
Nota adicional con respecto al sacro de AL-288-1	14
Particularización, adaptacionismo e interpretación de la pelvis de AL-288-1	14

■ Conclusión

15

■ Introducción

El sistema musculoesquelético humano fue motivo de un estudio preciso durante muchos siglos, y con casi idéntico interés se analizó de manera experimental la marcha ^[1]. Los conocimientos actuales se adquirieron en su mayoría a partir de observaciones clínicas; aunque la comprensión de los mecanismos de la marcha humana normal es la base de proyectos como el diseño de un implante o de una técnica quirúrgica, ofrece poca información acerca de la manera en que la selección natural moldeó el miembro inferior humano a lo largo de millones de años. Numerosos primates y otros mamíferos, e incluso algunos artiodáctilos, consiguen la bipedestación sin dificultades. Sin embargo, el ser humano ancestral adoptó esa peculiar forma de caminar como medio exclusivo de locomoción; así pues, modificó considerablemente su esqueleto poscranial para que en cada desplazamiento, ya se tratara de una marcha de pocos metros o de una huida desesperada con el fin de evitar el ataque de un depredador, pudiera limitarse a esa aplicación.

¿Cuándo y por qué se produjo esa transición? ¿Cuál fue la secuencia de los cambios anatómicos necesarios? ¿Qué informaciones aportaron éstos en lo que se refiere a las enfermedades musculoesqueléticas humanas corrientes? De este tipo son las preguntas cuyas respuestas pueden brindar detalles significativos para el clínico, ya que la historia natural de una estructura trae consigo una perspectiva específica, por otra parte inalcanzable a

través de la simple aplicación de la anatomía y la fisiología. Para responder cabalmente dichas preguntas, es necesario estudiar nuestros fósiles.

A menudo, los estudios del esqueleto humano en el laboratorio no son propicios para descifrar estos cambios anatómicos. El desplazamiento apacible no fue el principal objetivo de la selección natural, que seguramente debió de enfrentarse a situaciones extremas cuando todo el cuerpo se empleaba para escapar de los depredadores o para atravesar terrenos escarpados, por no mencionar otras circunstancias que provocaban fatiga y agotamiento. De hecho, la marcha del ser humano moderno es paradójica en el sentido de que la facilidad y la comodidad con la que hoy camina tranquilamente son el resultado de un «refinamiento» de las posibilidades de locomoción que antaño aplicó en situaciones de mayor urgencia [2]. Por tanto, hay que analizar la historia de la locomoción humana, no en un sentido *clínico* tradicional según el cual el punto de referencia es cómo caminan las personas normales, sino desde el punto de vista *adaptativo* en el que la morfología puede considerarse globalmente. De hecho, a menos que usemos nuestro «aparato locomotor» de manera profesional, como es el caso de los atletas, los soldados y otras actividades, es probable que la mayoría de nosotros pase su vida sin utilizarlo jamás en las circunstancias que gobernaron la vida, la muerte y la reproducción fructífera de nuestros ancestros.

■ Método

Dado que la expresión del tejido conjuntivo puede ser tan enigmática como los mismos fósiles, los ejemplares se deberán considerar más bien como ejemplos que como arquetipos que pertenecen presuntamente a poblaciones comunes, ya que los argumentos basados en los detalles anatómicos pueden ser muy engañosos [3, 4]. Al parecer, las variaciones demostrables surgen en la expresión de las inserciones musculares y ligamentarias, así como en la estructura de las superficies articulares. En el estudio de los fósiles, la función que cumplen dichas variaciones es fundamental. Sin embargo, también son muy importantes las causas de su desarrollo y sus variaciones normales. Un ejemplo típico de estudios consagrados a la evolución del ser humano fue la creencia, durante algún tiempo, de que la ausencia de línea intertrocanterica femoral de algunos homínidos implicaba la existencia de un ligamento iliofemoral (de Bigelow) poco desarrollado [5]. En realidad, esa línea falta por completo, en una proporción bastante elevada, en algunas poblaciones humanas [6]. Dicha ausencia es misteriosa. ¿Por qué la línea es muy acentuada en algunas personas y falta en otras? Aunque no se manifestaría antes de la edad adulta, tampoco se acentuaría con el paso del tiempo.

Las explicaciones posibles son numerosas; las más probables proceden de investigaciones actuales de la biología del desarrollo; hoy en día se sabe que las estructuras del tejido conjuntivo se determinan a lo largo de la morfogénesis por informaciones posicionales complejas, y que mínimas variaciones de esos procesos producen casi con certeza variantes en su expresión en el adulto [7, 8]. De forma opuesta a las hipótesis más antiguas, ahora está claro que la robustez y/o la rugosidad de las entesis, con suma probabilidad, no dependen de la tensión. Muy por el contrario, son estructuras complejas [9, 10] cuya expresión y migración en el transcurso del crecimiento obedecen sobre todo -si no exclusivamente- a la morfogénesis, y no a la fuerza o a la frecuencia de la tensión. De ello se desprende que la inspección minuciosa de una muestra adecuada es necesaria para determinar si un carácter suministra algún dato significativo sobre la estructura musculoesquelética subyacente; también es importante evitar la interpretación

engañoso de caracteres anatómicos afectados por grandes fluctuaciones («particularización»), así como el error ligado al «adaptacionismo» [3, 4].

Como ya se ha expuesto detalladamente en otros artículos [11, 12], hoy es posible construir hipótesis razonables acerca de las causas probables del desarrollo de numerosos rasgos musculoesqueléticos de los mamíferos. Dichos rasgos se pueden dividir en dos categorías principales: los de base genética diferente, estable e integrada en el transcurso de la morfogénesis, y los que constituyen ampliamente el resultado de las respuestas de los tejidos conjuntivos a su entorno, en el sentido más amplio. Además, puesto que la morfogénesis se dispone en campos y modelos de expresión celular regulada en cis [8, 13, 14], cabe esperar que las modificaciones del sistema musculoesquelético -que son verdaderos cambios de objetivo- vayan acompañadas de cambios auxiliares representados sólo por productos derivados no selectivos (es decir, pleotróficos). Así pues, las manifestaciones de los sistemas musculoesqueléticos de los animales extinguidos deben «evaluarse» de forma minuciosa con el fin de separar los objetivos verdaderos de sus efectos auxiliares de acompañamiento. Al considerar los progresos en el conocimiento de la biología del desarrollo, ya no es aceptable la práctica que consiste en atribuir un significado funcional a rasgos que no son otra cosa que detalles anatómicos. Además, se han sugerido categorías de rasgos creados desde el punto de vista de la dinámica del desarrollo. Para que resulte más cómodo, éstas se reproducen en el Cuadro I; un análisis más detallado de su significado se puede encontrar en otra publicación [15].

■ Marco evolutivo

Los fósiles humanos se encuentran entre los más completos de los fósiles de mamíferos gracias a la intensa búsqueda de muestras y a las condiciones tafonómicas (es decir, vinculadas al contexto de fosilización y recuperación) favorables del este de África, Sudáfrica y África central; además, dicha investigación afecta a animales en expansión demográfica, capaces de instalarse en nuevos hábitat [16, 17].

Aunque algunos problemas taxonómicos actuales son todavía objeto de discusión, en la Figura 1 se resume un esquema general de evolución de los primeros homínidos. Los datos que ofrecen la paleogeografía y la hibridación del ácido desoxirribonucleico (ADN) indican que los seres humanos compartieron con los grandes simios africanos (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*) un último ancestro común (UAC) hace 7-9 millones de años (MA) [18]. Existen pocas dudas acerca de que el UAC no fuera geográficamente africano.

Recientemente se ha producido un hallazgo de fósiles de 4-7 MA de antigüedad. Hace tan sólo algunos años se encontraron ejemplares en Etiopía; su antigüedad y su estructura primitiva bastan para justificar un nuevo género. Denominado *Ardipithecus ramidus* (de la lengua afar: «raíz [*ramidus*] de los grandes simios primitivos [*Ardipithecus*]») [19], se describió por primera vez como una especie que vivió sólo durante un período limitado, alrededor de 4,4 MA atrás, pero en la actualidad se conocen restos más fragmentados de hace 6 MA [20]. Así, éstos son más o menos contemporáneos a dos taxones de reciente denominación: *Orrorin tugenensis* [21] y *Sahelanthropus tchadensis* [22]. Ninguno se ha descrito con suficientes detalles como para considerarlos aquí, pero, al no contar con un análisis más amplio, se acepta que sin duda ambos se parecen mucho al *Ardipithecus* y serían congéneres de éste.

Una especie más reciente encontrada en Kenia es *Australopithecus anamensis* [23]. Hoy en día, ésta se considera el punto de partida del género *Australopithecus*, definido por primera vez en 1925 (*A. africanus*) [24].

Cuadro I.

Tipos de rasgos analíticos*.

Tipo 1: rasgo que difiere en dos taxones porque su presencia y/o su expresión son consecuencias que se desprenden de diferencias en la información posicional de sus células y de los efectos resultantes sobre la morfogénesis local. Los rasgos de tipo 1 se fijan por una selección direccional y/o estabilizante porque sus caracteres funcionales fundamentales tienen un efecto real sobre las aptitudes y derivan ampliamente de una interacción directa entre los genes expresados durante el desarrollo y la biología funcional de los adultos. Por ejemplo, el acortamiento superoinferior del ilion de los homínidos.

Tipo 2: rasgo que es un producto derivado colateral de otras modificaciones. Los rasgos de tipo 2 difieren en dos taxones debido a diferencias en la morfogénesis (como en el tipo 1), pero carecen de consecuencias funcionales. Al contrario que los tipos 4 y 5, el tipo 2 representa una verdadera pleotrofia derivada. Los rasgos de tipo 2A son aquellos cuyo desplazamiento antecedente fundamental fue producto de una selección natural. Los rasgos de tipo 2B son aquellos cuyas modificaciones «de los padres» no eran motivo de selección. Con toda probabilidad, resultan de fluctuaciones menores de los campos morfogenéticos, y las diferencias en su expresión entre las poblaciones genéticas proceden de procesos estocásticos tales como una evolución genética (para los ejemplos, cf texto).

Tipo 3: rasgo que difiere en dos taxones a raíz de la modificación de un factor de crecimiento sistémico que afecta a elementos tales como un esteroide anabolizante. Por ejemplo, la dimensión del cuerpo y sus efectos alométricos. Probablemente, las modificaciones alométricas suelen reflejar ligeras transformaciones de los factores de control sistémico a lo largo del desarrollo. Por ejemplo, pequeñas modificaciones de la hormona de crecimiento y/o de sus factores emparentados pueden generar cambios morfológicos totalmente coordinados.

Tipo 4: rasgo que difiere entre los taxones porque su presencia/ausencia y/o su «grado» son exclusivamente atribuibles a efectos fenotípicos de la interacción de «mecanismos de empalme sistemático» [11], como modelado del cartilago y de los estímulos ambientales. Tales rasgos no tienen antecedentes en la morfogénesis y, por consiguiente, carecen de valor en un análisis filogenético. Son epigenéticos y no pleotróficos. Sin embargo, pueden aportar informaciones significativas sobre el comportamiento y, por tanto, adquieren valor de comentario o un valor convincente en la interpretación de los fósiles. Son el resultado de los comportamientos habituales a lo largo del desarrollo. Por ejemplo, el ángulo bicondilar del fémur.

Tipo 5: rasgos procedentes del mismo proceso que el tipo 4, pero sin valor diagnóstico fiable en lo que se refiere a un comportamiento significativo. Tales rasgos no se expresan de forma constante en las especies y a menudo presentan grandes variaciones de expresión en las personas o en las poblaciones genéticas. Por ejemplo, la anteversión femoral.

*Para un estudio más detallado, cf [11, 12, 15].

En las cavernas de Sudáfrica donde se descubrió *Australopithecus* se encontraron otros fósiles útiles para el estudio del aparato locomotor humano; sin embargo, en su mayoría, éstos son más recientes que los que proceden de numerosos emplazamientos del este de África.

A grandes rasgos, todos los australopitecos (australantropianos) se pueden vincular ahora con uno de los dos linajes que probablemente divergieron 3-2 MA atrás (Fig. 1). Éstos habrían compartido un UAC con la forma de *Australopithecus afarensis* (y, por extensión, *A. anamensis* y *Ar. ramidus*), conocido por haber vivido hace 3,7-2,8 MA. En la actualidad se tiende a complicar esas relaciones (tal vez mucho más simples) debido a una amplia explotación de los detalles anatómicos, pero es probable que la mayoría de esas marcas desaparezca y éstas se consideren variaciones anatómicas normales a medida que su base genética se tenga más en cuenta.

A pesar de que aún existen muchas lagunas con respecto a los fósiles, éstos ofrecen una idea clara de la evolución de nuestro esqueleto locomotor. Los fósiles atribuidos a *Ar. ramidus* sólo se describieron desde un

punto de vista taxonómico, por lo que todavía no pueden ayudar en esta visión de la evolución. Los fémures de *O. tugenensis* se han descrito de manera parcial y más adelante se analizarán brevemente. Las muestras del esqueleto poscranial de *A. anamensis* son escasas y, en lo que se refiere al miembro inferior, sólo se dispone de fragmentos aislados de la tibia y del pie. Por el contrario, los restos de *A. afarensis* son numerosos e incluyen el esqueleto parcial procedente del Afar Locality (AL) 288 («Lucy»). Además, los dos linajes descendentes proporcionan datos sobre los caracteres sin duda compartidos con el ancestro común; aunque es obvio que el estudio de *Ar. ramidus* y *Ar. anamensis* mejorará la comprensión de nuestra evolución, especímenes más recientes ofrecen buena cantidad de datos acerca de la emergencia del marco humano. Con motivo de su posición central en el inicio de la evolución humana, *A. afarensis* será el principal objeto de este artículo.

■ Columna vertebral

Columna lumbar de los homínidos

Hace algunos años, en una discusión especialmente pertinente de la región epaxial de los primates superiores, Benton estableció una diferencia entre las formas de «dorso corto» y las formas de «dorso largo» [25]. El grupo de los «dorsos cortos» incluye los homínidos y varios monos del Nuevo Mundo, todos los cuales presentan una serie de transformaciones complejas del esqueleto de los miembros anteriores y del esqueleto axial. Pese a mostrar variaciones sustanciales, en todos ellos el esqueleto de los miembros anteriores se usa más para la locomoción por suspensión que en los demás primates superiores y se advierte una reducción considerable de la longitud de la parte baja del dorso.

Los cambios morfológicos que proporcionan mayor suspensión varían, pero siempre incluyen modificaciones en la forma del tórax (y del hombro) [26], así como una reducción significativa de la longitud de la columna lumbar «libre» [27]. En los grandes simios, esto implica menor cantidad de vértebras lumbares e inmovilización de la última vértebra lumbar, y eventualmente de la penúltima, por «enganche» entre los huesos coxales. Así, en los grandes simios, el extremo inferior de la columna vertebral tiene una movilidad notable, a menudo con una distancia entre el tórax y las crestas ilíacas que no ocupa mucho más que uno o dos espacios intercostales [27](Fig. 2). Esas modificaciones conducen a un anclaje directo del tórax con la pelvis, creando de ese modo un cuerpo de una sola pieza, desprovisto de flexibilidad en la parte baja del dorso. Que eso sirva de base para atravesar los espacios libres de la canopea [28] o evitar las lesiones de la columna vertebral que resultan de la inercia del miembro inferior en el momento en que el animal trepa a los árboles (con una masa corporal considerable) está muy lejos del campo del presente artículo. En cambio, es pertinente la función principal que cumple la movilidad de la parte inferior del dorso en los orígenes de la marcha vertical habitual.

Al desplazarse mediante las patas posteriores, los chimpancés y los gorilas caminan con las caderas y las rodillas torcidas [29, 30]. Es un error común creer que este hecho responde básicamente a limitaciones anatómicas de la articulación de la cadera. Muy al contrario, es una consecuencia directa de la incapacidad para situar el centro de la masa constituida por la cabeza, los brazos y el tronco por encima del punto de contacto con el suelo, sin flexionar al mismo tiempo las caderas y las rodillas.

Desplazarse en grandes distancias con una marcha de esa índole es muy cansado, porque el brazo de palanca

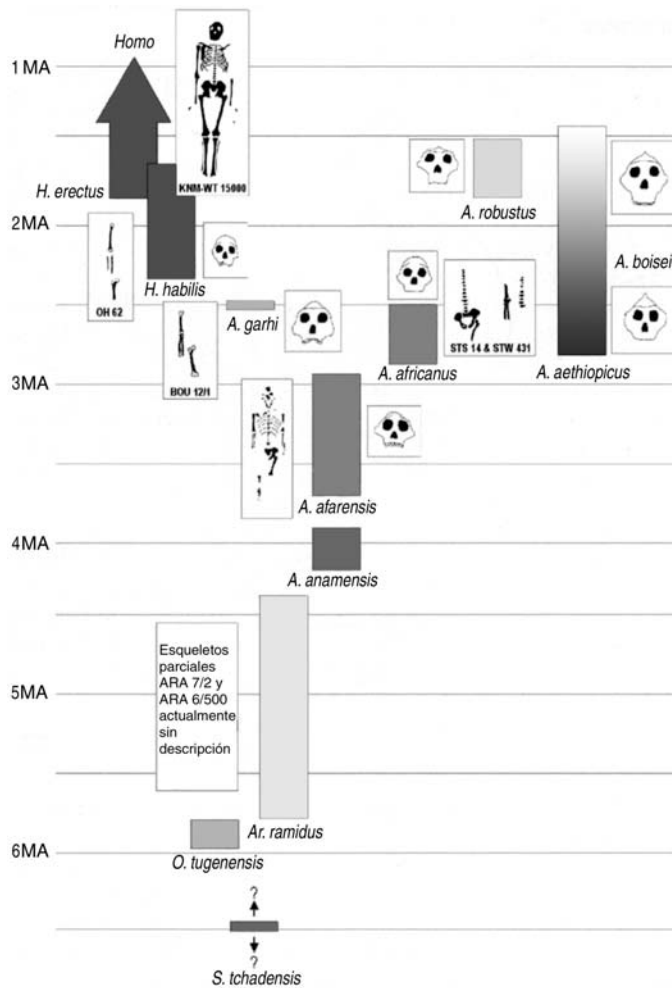


Figura 1. Especies que, en los primeros homínidos, preservan una parte significativa del esqueleto poscranial (únicamente se presentan los ejemplares con esqueletos poscraneales asociados). Todos se disponen de manera aproximada según las relaciones filogenéticas más probables. Aunque en la actualidad se emplean muchos nombres para designar esas especies, un estudio profundo revela que, en el transcurso de una época situada 6-2 millones de años antes de nuestra era, probablemente sólo aparecieron dos estirpes filogenéticas fundamentales. Una de ellas condujo a diversas especies extinguidas de *Australopithecus*, mientras que la otra dio *H. habilis* y su eventual sucesor, *H. sapiens*, pasando por *H. erectus* (éste representado aquí sólo por su ejemplar fundamental más antiguo: KNM-WT15000) (©L.-M. Spurlock/M.-A. McCollum).

de las articulaciones es muy débil cuando éstas se emplean por debajo de la extensión total. La fatiga reduce la capacidad para efectuar un trabajo negativo protector y, por consiguiente, expone a un riesgo de lesiones en todos los segmentos de los miembros inferiores. Así pues, la columna lumbar debe haber sido un punto focal en nuestras antiguas «adaptaciones» a la bipedestación habitual.

El extremo inferior de la columna vertebral del ser humano moderno es excesivamente móvil, en comparación con los grandes simios (y con otros primates de «dorso corto»), porque presenta varios caracteres anatómicos específicos (Figs. 2-5). Éstos incluyen una mayor longitud total, pero, sobre todo, acortamiento y ensanchamiento pronunciado del hueso coxal y del sacro. Esto permite descartar cualquier contacto restrictivo entre las últimas vértebras lumbares y la parte retroauricular del ilion. Las vértebras lumbares de los homínidos también poseen un ensanchamiento caudal progresivo de sus láminas y del espacio que separa los procesos articulares (cigapófisis) [31-33].

Se formuló la hipótesis de que ese ensanchamiento mejora el ajuste de cada par de cigapófisis inferiores con la superficie craneal del arco neural de las vértebras situadas por encima de éste, lo que facilita la lordosis (Figs. 3, 4) [34]. En la actualidad sería más verosímil una explicación más simple. Como se verá después, esas modificaciones pélvicas que hicieron que los primeros homínidos pudieran alcanzar una bipedestación semejante a la del ser humano implicaban un ensanchamiento considerable del sacro. Un gradiente de morfogénesis craneocaudal que ensancha de manera progresiva el tamaño de las somitas es, en consecuencia, la explicación más simple y la más probable de ese

carácter (cf infra), porque habría permitido asegurar la movilidad completa de la parte inferior de la columna lumbar.

Los seres humanos modernos también difieren de los demás homínidos por la orientación espacial de las carillas articulares lumbares [31, 33]. En dirección caudal, las carillas articulares humanas se orientan más en sentido coronal, mientras que las de los simios adoptan una disposición más sagital. La nueva orientación en el ser humano podría oponerse al desplazamiento anterior de la L5(6) a la altura de la articulación L5/S1, lesión potencial impuesta por una lordosis excesiva (en especial la elevación del extremo caudal del sacro, necesaria también para favorecer la abertura pélvica suficiente para un feto provisto de gran cerebro) (cf infra).

Fósiles de la columna lumbar de los homínidos

La única prueba sustancial de la estructura vertebral de *A. afarensis* procede de una sola vértebra lumbar de AL-288-1 (probablemente L3) [35]. Al igual que en el ser humano, la distancia transversal que separa las carillas articulares de AL-288-1 es mucho mayor en el sacro que en L3 (Fig. 3). Como cabía esperar, para acompañar esta especialización hay unas «bolsas de imbricación» evidentes (Fig. 4). Es una prueba sólida (tipo 4) (Cuadro I) a favor de una gran flexibilidad lordótica de la columna lumbar. Lo mismo que en el ser humano moderno, las carillas sacras se orientan más en sentido coronal que las de los grandes simios (Fig. 3) [31, 36].

En *A. africanus* -STS-14 [36, 37] y STW-431 [38]-, especie descendiente de *A. afarensis*, se encontraron dos columnas lumbares de homínidos primitivos (Fig. 1). Las dos

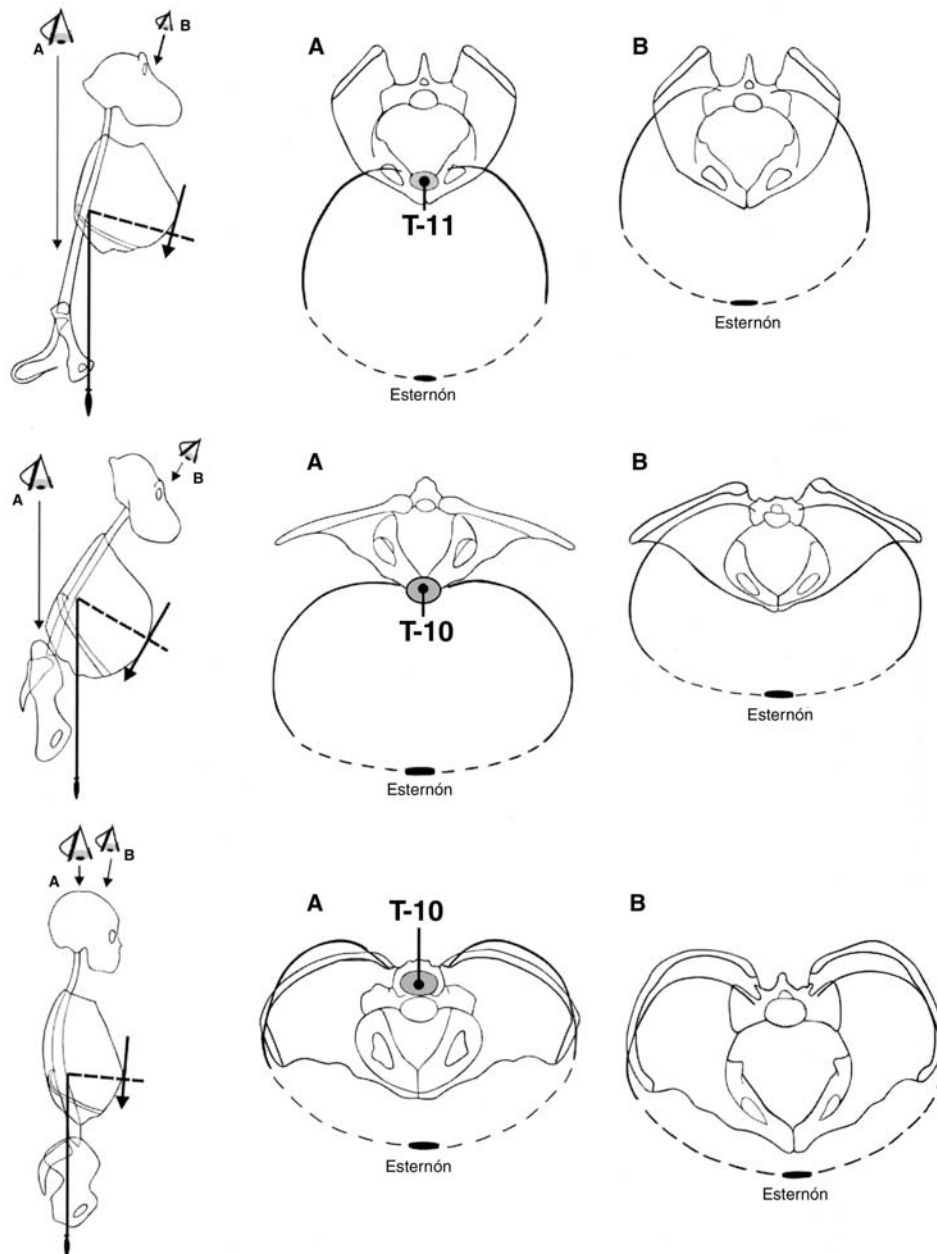


Figura 2. Relación entre el tórax y la columna vertebral de un mono del Mundo Antiguo (babuino: arriba), un gran simio africano (gorila: en el centro) y un ser humano moderno (abajo). Los esquemas «arquitectónicos», en la parte izquierda, ilustran los métodos especiales de representación que se utilizaron para los cortes transversales del tórax y la pelvis; se han dibujado sin reducir la dimensión en perspectiva (elementos cada vez más alejados) causada por el paralaje. Para cada ejemplar, el punto máximo de proyección horizontal del tórax más alejado de la columna vertebral (línea de puntos) (T 11 en el mono del Mundo Antiguo; T10 en el gorila y en el ser humano) se determinó por una «línea de vista» anatómica (paralela a la columna vertebral; columna B). A continuación se dibujó el tórax por segunda vez como «línea de vista» vertical real (columna A) (la posición de las vértebras torácicas de referencia se presenta en la columna A, pero no en la columna B). Así, en la marcha vertical con posturas ortógradas «típicas», las proyecciones del tórax del gorila y del mono del Mundo Antiguo son semejantes a las de sus relaciones en la columna A. Cada ejemplar fue dibujado y verificado métricamente a partir de un tórax ligamentario fijado en una postura ortógrada típica de su taxón (babuino: sentado; gorila: en acción de trepar; ser humano: en posición de reposo). Préstese atención a las observaciones siguientes: (1) el eje anatómico de la cresta ilíaca es básicamente anteroposterior en el mono del Mundo Antiguo, pero claramente mediolateral en los dos homínidos. (2) Aunque el ser humano y el gorila presentan una invaginación de la columna en el tórax (aplanado de delante hacia atrás) (Fig. 6), el tórax se proyecta más hacia delante en el gorila; es decir, que en éste debe advertirse la separación sagital de T10 y de S1, ausente en el ser humano. (3) Tal como se muestra en la columna de la izquierda, la asociación de acortamiento lumbar, la proyección más hacia arriba de la cresta ilíaca (para reducir su distancia con respecto a la costilla más caudal) y la invaginación de la columna en el espacio torácico se expresan por un vínculo toracopélvico en los homínidos. (4) Sin embargo, mientras que el tórax del gorila se encuentra en buena posición para permanecer rígido en relación con la pelvis, provoca grandes brazos de palanca en relación con las articulaciones de la cadera en la bipedestación. (5) En el ser humano, la lordosis (que la elongación de la columna vertebral hace posible) desplazó la columna hacia delante, de manera que se sitúa por encima de las articulaciones de la cadera en posición recta (la compensación superior de la lordosis coloca ahora a T10 *posteriormente* en relación con S1). (6) Obsérvese la anchura mediolateral relativamente grande del sacro humano, en comparación con la de los demás primates. Los factores 5 y 6 son la clave y, por tanto, probablemente el comienzo de las adaptaciones a la marcha vertical. Esas relaciones se establecieron por completo en *A. afarensis*, pero la pelvis de éste aún no fue remodelada para asegurar el paso de fetos provistos de un cerebro grande (©L.-B. Spurlock/M.-A. McCollum).

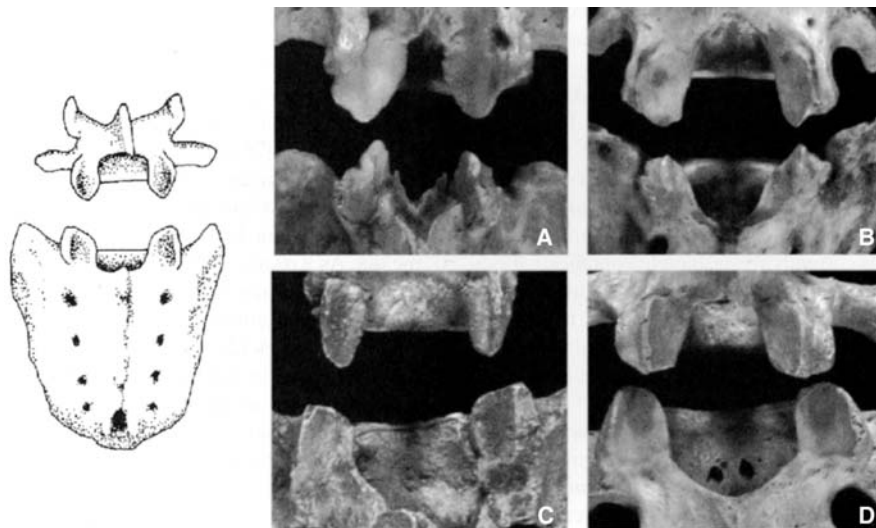


Figura 3. Relación dimensional entre las cigapófisis superiores de L3 y el sacro.

A. Chimpancé.

B. Gorila.

C. AL-288-1.

D. Ser humano. El esquema de la izquierda muestra que L3 de cada ejemplar fue girada 180°. Obsérvese que la distancia transversal que separa las carillas articulares en los grandes simios africanos es mayor en L3 que en el sacro, mientras que los dos homínidos presentan una disposición inversa. Ésta es probablemente la consecuencia de un efecto de gradiente de crecimiento establecido por el ensanchamiento del conjunto del sacro (Figs. 5, 11).

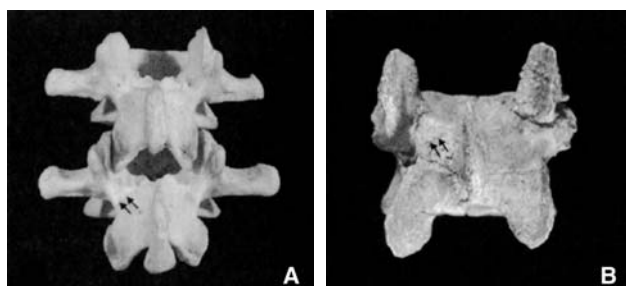


Figura 4. «Bolsas» de imbricación en las vértebras lumbares de homínidos. Las flechas en cada L3 indican el límite marginal de la zona «excavada» por contacto con las cigapófisis inferiores de L2.

A. L2/L3 de un ser humano moderno.

B. L3 aislada de AL-288-1 (molde).

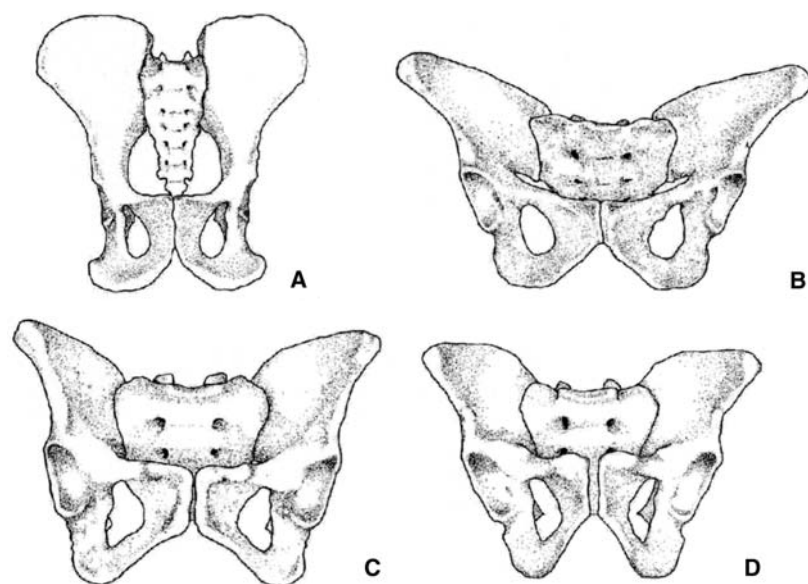


Figura 5. Proyección anteroposterior de las pelvis de distintos homínidos.

A. Chimpancé.

B. AL-288-1.

C. Mujer.

D. Ser humano. Obsérvese el acortamiento sumamente acentuado del ilion en los homínidos y la falta de una proyección dorsal que podría «captar» la última lumbar (L5 en el ser humano; L6 en *A. afarensis*). Obsérvese que la pelvis de AL-288-1 es geoméricamente mucho más parecida a la del varón que a la de la mujer, a pesar de la gran distancia interacetabular (lo cual, en el ser humano actual, es un carácter femenino). La pelvis humana está completamente remodelada para ensanchar de manera considerable el estrecho pélvico. Véase el sacro extremadamente ancho de los homínidos, en comparación con el de un simio, muy estrecho (©L.-B. Spurllock).

poseen una parte sustancial del sacro [39]. La parte inferior bien preservada de la columna vertebral de STS-14 confirma, sin sorpresa, el ensanchamiento progresivo caudal de las cigapófisis lumbares en este descendiente de *A. afarensis*. STS-14 y AL-288-1 poseen un hueso coxal completo preservado, lo que permite analizar las relaciones entre las últimas vértebras lumbares y las crestas ilíacas (Fig. 5). En los dos casos faltan las relacio-

nes reticulares restrictivas que se suelen constatar en los monos africanos (por ejemplo, la «captura» ilíaca de las últimas vértebras lumbares); aunque la última vértebra lumbar de STS-14 está «suficientemente encajada en la pelvis como para permitir potentes conexiones ligamentarias sobre la () superficie de la región auricular» [37], existe sin embargo un aislamiento lo bastante amplio como para que se produzca una lordosis acentuada [37].

Sanders [36] realizó hace poco una revisión exhaustiva de la columna lumbar de los australopitecos en la que se aprecian muchos caracteres compartidos por éstos y los humanos. Aunque en los primates no humanos los cuerpos lumbares están «encajados en sentido ventral de manera característica», las cuatro últimas vértebras de STS-14 lo están en sentido dorsal, como en los humanos; a pesar de algunas diferencias métricas menores en la posición espacial de las apófisis transversas, «la expansión de la parte posteromedial de la cresta ilíaca, así como el gran desarrollo y la reflexión (curvatura) dorsal de la espina ilíaca posterosuperior () son caracteres sinapomórficos (es decir, compartidos, pues aparecen tras la separación del UAC) de los seres humanos modernos. Esto indica que las exigencias funcionales del músculo erector de la columna para oponerse a la flexión anterior del tronco eran parecidas a las de los seres humanos modernos» [36]. Sanders comprobó que las cigapófisis lumbares y las carillas articulares sacras también se asemejaban mucho a las de los seres humanos modernos, al igual que las angulaciones dorsales de las cigapófisis de las vértebras lumbares distales.

El número de vértebras lumbares de esos dos ejemplares de *A. africanus* resulta especialmente interesante. Es probable que ambos tuvieran 6 vértebras lumbares, al menos si se las considera desde un punto de vista funcional, es decir, que las seis vértebras presacras más bajas tenían un movimiento potencialmente similar al de las lumbares. Esto refleja casi con certeza un desplazamiento dentro de los límites de expresión de uno o varios genes *Hox* (por ejemplo, *Hoxa9*, *Hoxb9*, *Hoxc9*), emparentados con su expresión en el *Homo sapiens*. Como la columna dorsal estaba incompleta en los dos ejemplares, no es posible saber si el número de vértebras dorsales se reducía a 11 o se mantenía en 12 y el desplazamiento era más caudal (lumbosacro), ni si el número de somitas presacras era mayor. En todo caso, los australopitecos tenían, sin embargo, una columna vertebral más móvil y más apta para la lordosis que la del promedio de los seres humanos modernos.

Aunque la mayoría de los observadores concluyeran que STS-14 y STW-431 tenían seis vértebras lumbares [31, 36, 37, 39], Haeusler et al presentaron recientemente argumentos detallados [40] según los cuales ambos ejemplares sólo tenían cinco vértebras lumbares (lo mismo que KNM-WT15000, ejemplar de *H. erectus* al que también se le atribuyen seis vértebras lumbares) [31, 36, 41] (cf infra), pero con la última dorsal cumpliendo, sobre todo, la función de una vértebra lumbar. Los argumentos se basan en un análisis anatómico tradicional (presencia/ausencia y localización de las carillas para las costillas, etc.) y no hay necesidad alguna de tenerlos en cuenta más adelante en este artículo. Además, llegaron a la conclusión de que «los tres fósiles son diferentes a la mayoría de los seres humanos modernos porque en éstos las carillas articulares cambian de orientación en la séptima vértebra presacra» [40], lo que hace posible la lordosis en una zona más larga de la parte baja del dorso.

Las implicaciones son muy profundas. Puesto que los grandes simios muestran un cambio opuesto de reducción de la columna lumbar (Fig. 2), la de *Australopithecus* -en la que es posible demostrar mayor capacidad de lordosis que en la mayoría de *H. sapiens*- indica una reorganización del esqueleto para asegurar el abandono casi total de la actividad en los árboles, a favor de una vida permanente en el suelo. Es decir, que si el hecho de trepar a los árboles inducía la eliminación total de la parte dorsal baja en los monos arborícolas (usando básicamente sus cuatro patas), es, por extensión, la antítesis de la posibilidad de vivir en los árboles para una especie que también abandonó otras adaptaciones de importancia fundamental para la capacidad de trepar (cf infra).

Reconstitución de la emergencia de la columna lumbar de los primeros homínidos a partir de la del último ancestro común

Un carácter significativo que debió de acompañar a la reducción lumbar en los homínidos ancestrales es la reducción brusca de la masa y del diámetro del músculo erector de la columna, suficiente para que su límite ventral (las apófisis transversas) vuelva a localizarse dorsalmente a la altura de los pedículos lumbares, y no en el centro como en los monos cuadrúpedos. Esta reducción sirve de marcador morfológico para los primates de «dorso corto» porque coincide naturalmente con la reducción brusca del control por un músculo erector de la columna macizo [25].

A este respecto, resulta interesante que el músculo erector de la columna sea epaxial y que el pedículo constituya el límite dorsal aproximado de la expresión de *Pax1* en el esclerotoma en curso de desarrollo, mientras que las apófisis espinosas y los arcos neurales son modulados por *Msx1* y *Msx2*, cuya expresión es finalmente controlada (por mediación de *BMP4*) por los tegumentos y el ectodermo situado encima [42].

Los grandes simios no pudieron alcanzar esa reducción del músculo erector de la columna a menos que se acompañara simultáneamente de una inmovilización pasiva de la columna vertebral, para impedir así la habitual distorsión de Euler de la columna (es decir, por acción de la deformación combinada de sus discos individuales); de todos modos, el acortamiento de la columna ha eliminado ampliamente esa perspectiva en los grandes simios [43, 44]. Cambios de esa naturaleza también se acompañaron con mucha probabilidad de otras modificaciones del tórax (y del abdomen), incluida una «invaginación» ventral de la columna vertebral en el tórax (Fig. 6) [27], carácter que aumenta la rigidez de la columna y que, probablemente, se acompañó de una posición más posterolateral de la cintura escapular que la de los simios.

Una vértebra lumbar perteneciente a un simio del final del Mioceno (CLI-18800; *Dryopithecus*) muestra con claridad el origen pedicular de las apófisis transversas, lo que confirma que las columnas vertebrales simiescas ya habían aparecido hace unos 9 MA y estarían presentes en el UAC [45] (un ejemplar más antiguo de Moroto, Uganda, de alrededor de 15-20 MA, mostraba también esa morfología avanzada) [43]. Así, los homínidos parecen haber «reevolucionado» su columna lumbar «libre» a partir de un progenitor de «dorso corto», sin conservar la columna más larga de un ancestro más generalizado, pues la columna humana, a pesar de su longitud, descarta claramente la morfología general de los «dorsos cortos» (Fig. 2).

Implicaciones clínicas derivadas de los fósiles con respecto a nuestra columna vertebral: escoliosis

La anterior conclusión resulta interesante en lo que se refiere a la incidencia de una enfermedad del ser humano moderno: la escoliosis idiopática. En un estudio reciente de una amplia muestra de esqueletos de grandes simios realizado por B.-M. Latimer del Museo de historia natural de Cleveland, no se observó ningún caso de escoliosis en la columna vertebral de varios cientos de chimpancés o de gorilas.

Esta constatación concuerda con la observación de Lowe y de sus colegas [46]: «la aparición natural de la escoliosis en las vértebras se observa casi exclusivamente en el ser humano. Fue difícil distinguir los factores originales de aquellos que pueden derivar de una enfermedad. En la actualidad se piensa en la existencia

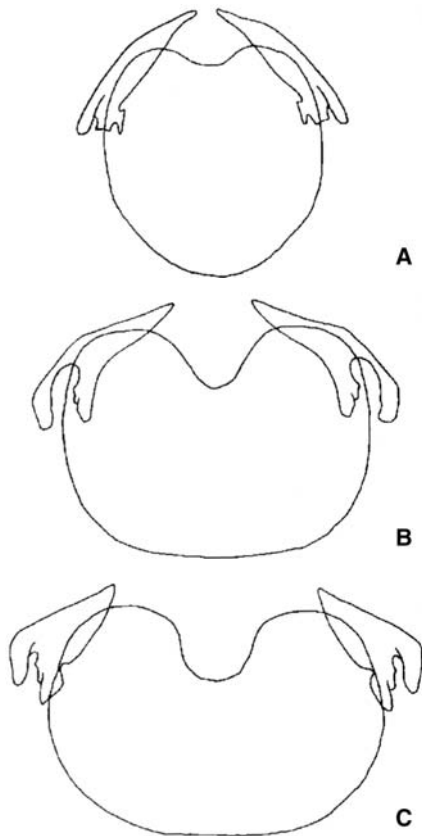


Figura 6. Invaginación de la columna vertebral en el tórax y su efecto sobre la integridad estructural y la posición de las escápulas.

A. Mono del Mundo Antiguo (macaco).

B. Chimpancé.

C. Ser humano. El eje principal del cuerpo de la escápula en el mono es casi anteroposterior (también las crestas ilíacas del mono son anteroposteriores) (Fig. 2). En los dos homínidos, la columna vertebral se invaginó en el tórax, haciéndolo más rígido y más elíptico. Esto se encuentra también en el origen debido a que el eje de la escápula se hizo más mediolateral. La invaginación es mayor en el ser humano por efecto de la lordosis lumbar. Tórax dibujados a partir de moldes de yeso, realizados por Schultz [27], de cavidades torácicas evisceradas.

de una anomalía del control central o del relevo por el sistema nervioso central que afecta a una columna vertebral en desarrollo, y que la susceptibilidad de la columna vertebral a la deformación varía de una persona a otra» [46]. Sin embargo, «una hipótesis que sugiere una anomalía neurológica debe explicar la impresión según la cual numerosos pacientes con escoliosis idiopática tienen una aptitud deportiva superior a la del promedio. Esta observación es totalmente anecdótica, pero el estudio de chicas pertenecientes a una escuela de ballet demostró que la prevalencia de escoliosis podía alcanzar el 20%» [46].

Esas conclusiones concuerdan por completo con la «situación» sumamente inusual que caracteriza a los seres humanos modernos, es decir, un realargamiento de la parte inferior de la columna vertebral asociado a un erector de la columna «semicompetente» (no puede describirse de otra forma), cuando se compara con otros primates de columna inferior larga. En los grandes simios, la desviación lumbar significativa está impedida por la reducción lumbar brusca, la «captura» de las vértebras lumbares por el ilion y, en los monos del Mundo Antiguo, por un erector de la columna macizo (Fig. 7). Aunque esto no permite explicar las manifestaciones torácicas idiopáticas de la enfermedad en el ser humano, ligeros desequilibrios en la columna lumbar humana alargada podrían ser un factor desencadenante,

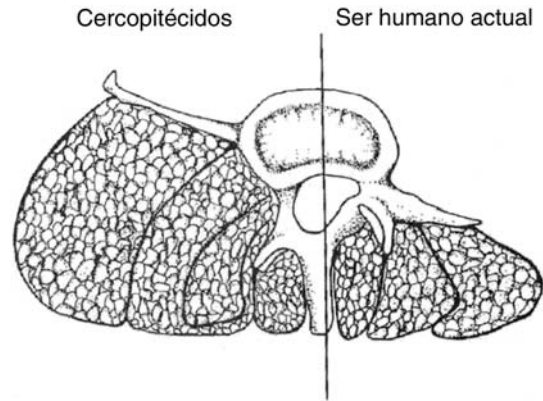


Figura 7. Comparación «híbrida» del músculo erector de la columna de un mono del Mundo Antiguo (*Cercopithecus*) (a la izquierda) y de un ser humano (a la derecha) (cf comparación semejante con el chimpancé) [25]. La proporción de las dos vértebras se ajusta a la misma dimensión de conjunto anteroposterior. El erector de la columna macizo del mono prolonga su límite anterior, la apófisis transversa, sobre el cuerpo vertebral; el del ser humano (típico de los homínidos) está limitado al pedículo, lo que reduce ampliamente la superficie de sección del músculo. La pérdida de masa del erector de la columna es en gran parte un producto derivado de la «rigidificación» torácica provocada por una proyección anterior acentuada de la columna (Fig. 6). La pérdida de un erector de la columna macizo en los homínidos ancestrales, asociada a la elongación subsecuente de la columna lumbar en los homínidos, resultó en una elongación superoinferior de la distancia entre la pelvis y el tórax. Si se tiene en cuenta que ya no goza del control por parte de un erector de la columna macizo, la escoliosis lumbar idiopática de la parte inferior de la columna es probablemente una enfermedad propia de los homínidos; ésta sigue prevaleciendo en el ser humano moderno a pesar de la reducción idiopática de la columna de 6 a 5 vértebras lumbares durante el pleistoceno. Estructura y tamaño del erector de la columna del mono del Mundo Antiguo [25] y del ser humano [80] (©L.-B. Spurlock).

aun permaneciendo infraclínicos hasta que los efectos después, más abajo o más arriba, se hacen más evidentes.

Como mínimo, una escoliosis lumbar es gravemente debilitante y desde hace mucho tiempo debería haber sido el objetivo de una gran selección. ¿Por qué prevalece aún en el ser humano? La respuesta lógica es que la selección para una bipedestación efectiva debió de ser tan fuerte en los ancestros de *A. afarensis*, que la lordosis funcional se facilitó a pesar del incremento del riesgo de desviación escoliótica y de una lesión inducida por la flexión permitida por un erector de la columna semi-competente. La columna lumbar alargada -en sentido funcional- de *Australopithecus* y de sus descendientes, debe haberlos predispuestos a índices de enfermedades vertebrales aún más elevados que los constatados en los seres humanos modernos. Con relación a esto, es importante señalar que la columna vertebral del esqueleto de *H. erectus* KNM-WT15000 ofrece pruebas sustanciales de escoliosis, incluidas una asimetría torácica y una fractura vertebral (J.-C. Ohman, B.-M. Latimer, comunicación personal; observaciones del autor). El riesgo de escoliosis podría haber actuado como principal factor de selección, favoreciendo la reducción de la longitud de la columna lumbar humana a lo largo del pleistoceno.

Implicaciones clínicas derivadas de los fósiles con respecto a nuestra columna vertebral: espondilólisis

También presenta determinado interés clínico la revisión reciente de Latimer sobre la morfología espinal

asociada a la espondilólisis, otra enfermedad que no se observa en los grandes simios pero que es común en el ser humano (alrededor del 5% de la población) [47]. Latimer demostró que la espondilólisis es más frecuente en personas que tienen una «abertura» inferior progresiva de la parte baja de la columna lumbar menor que en aquéllas con columnas vertebrales normales no espondilolíticas; esto indicaría que la enfermedad es epigenética y podría derivar de una proximidad excesiva de los arcos vertebrales en el transcurso de la lordosis inicial de la bipedestación de la primera infancia.

Todos los efectos patógenos de la espondilólisis (por ejemplo, la espondilolistesis) sólo aparecen de una forma demasiado esporádica o con una frecuencia muy débil durante la edad adulta media (la mayoría de las personas de las poblaciones humanas primitivas pocas veces sobrevivían más de 45 años) por haber tenido un bajo efecto selectivo. Es decir que, sea cual sea la causa, la espondilólisis no fue descartada por la selección en el transcurso de los últimos 3-4 MA.

Además, es probable que el argumento según el cual ella obedece fundamentalmente a una apertura progresiva insuficiente de las cigapófisis lumbares inferiores [31, 34] sea nulo hoy en día. Si ésa era la causa esencial, y «la apertura progresiva» el principal remedio, ¿por qué la selección no habría eliminado la enfermedad? Ahora sería mucho más probable que, como ya se ha señalado, ese carácter lumbar especial de los homínidos tal vez fuera producto de un gradiente de forma de desarrollo que garantiza la separación espacial de las últimas vértebras lumbares y las espinas ilíacas posterosuperiores (EIPS) del hueso ilíaco, asegurando así una lordosis potencial máxima. Quizás la espondilólisis aumentó con motivo de la reducción del número de vértebras lumbares (agrandando así el ángulo de lordosis en cada articulación); sin embargo, dado que la espondilolistesis apareció más tarde, es posible que la selección haya favorecido la disminución de la incidencia de la escoliosis al reducir la longitud de la columna lumbar a pesar del efecto desfavorable de ésta sobre la espondilólisis.

■ Pelvis

La capacidad de extender por completo la cadera y la rodilla, posible gracias a la retroflexión de la columna vertebral inferior (lordosis), habría reducido ampliamente la fatiga en los períodos de marcha en posición vertical; en cualquier caso, podría ser que ese cansancio sólo se haya eliminado del todo por una reorganización de la función de los músculos de la pelvis. En la transición de la marcha cuadrúpeda a bípeda, la actividad de los músculos isquiotibiales se volvió esencialmente limitada en lo que se refiere al control y a la disminución de la velocidad del miembro inferior en las etapas finales de la fase de balanceo (en concordancia con un conjunto de funciones posturales), al igual que con la de los músculos glúteos menor y medio para la estabilización de la pelvis durante el apoyo sobre una sola pierna. El músculo glúteo máximo se convierte en el principal estabilizador del tronco sobre el miembro inferior al reforzar la articulación sacroilíaca (y protegerla con una contracción excéntrica), controlando la rotación del tronco hacia delante en el momento en que se toca el suelo [34, 48, 49]. El cuádriceps, en concordancia con los flexores plantares (con los cuales debe sincronizar su contracción), se convierte en el músculo principal de la propulsión al disponer la rodilla en extensión cuando el miembro inferior se apoya contra el suelo.

Fósiles de pelvis de los homínidos

Australopithecus se presenta con dos ejemplares casi completos. Necesitaron una amplia restauración (AL-288-1) [50, 51] o reconstrucción (STS-14) [52], pero el

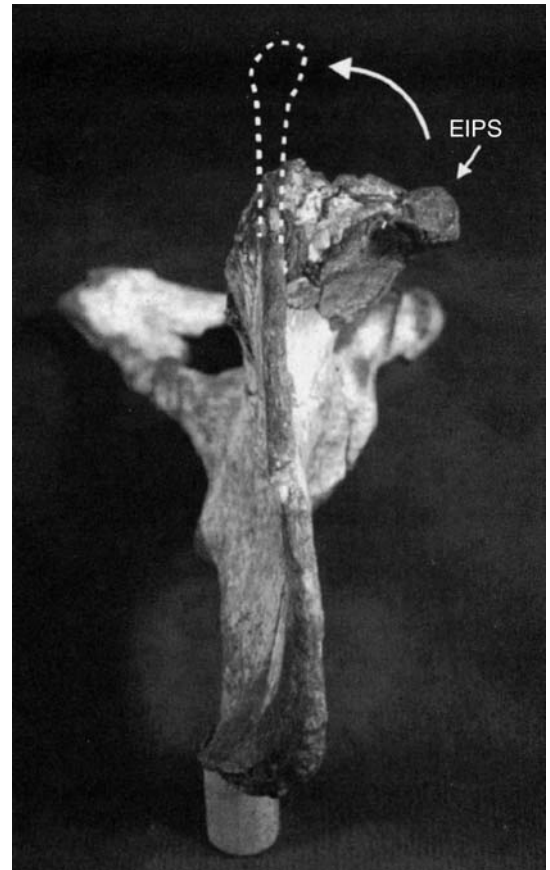


Figura 8. Vista superior de la cresta del hueso ilíaco izquierdo de AL-288-1 (ejemplar de origen). Aunque el ala del ilíaco se encuentra bien conservada, el tercio posterior está aplastado, fragmentado y rotado en sentido anterolateral en casi 90°. EIPS: espina ilíaca posterosuperior. Si se tiene en cuenta que la parte desplazada incluye la superficie auricular, la estructura anatómica y las relaciones de la pelvis no se pueden establecer antes de la restauración; de hecho, cuando el sacro y el hueso ilíaco no restaurado se articulaban y reflejaban ante un espejo, en la sínfisis púbica aparecía un vacío de varios centímetros. Por consiguiente, los análisis de la articulación de la cadera de *A. afarensis* basados en su estado no restaurado debían descartarse de la discusión acerca de su comportamiento locomotor.

primero está tan completo que, debido a la simetría bilateral, se puede considerar como una pelvis intacta. Sin embargo, si se considera que se encontró *aplastado* con su cresta ilíaca posterior luxada en un 90% (Fig. 8) [51], todas las consideraciones previas a la reparación de la deformación global (cf ejemplo) [53-57] carecen de interés en el presente artículo.

A partir del estudio de diversas dimensiones y de algunos caracteres morfológicos de AL-288-1, se puede inferir que los cambios fundamentales de la plataforma pélvica, necesarios para todas las transformaciones esenciales de la función de los músculos tal como se observan en los seres humanos modernos, ya se habían producido en *A. afarensis*. Los aspectos locomotores nuevos de la pelvis humana están presentes; acoplados a la introducción de la lordosis, señalan una postura y una marcha totalmente similares a las del ser humano.

La naturaleza en mosaico de la pelvis de AL-288-1 tiene una importancia muy peculiar; el ilion y su parte superior se ensancharon de manera considerable y disminuyeron de altura, pero la parte inferior de la pelvis (pubis e isquion) todavía conserva algunos aspectos de la herencia del UAC. En los seres humanos modernos se puede definir un plano postural aproximado (vista lateral) (Fig. 9) por una línea vertical tendida en sentido tangencial a las espinas ilíacas anterosuperiores (EIAS) y los tubérculos púbicos. No

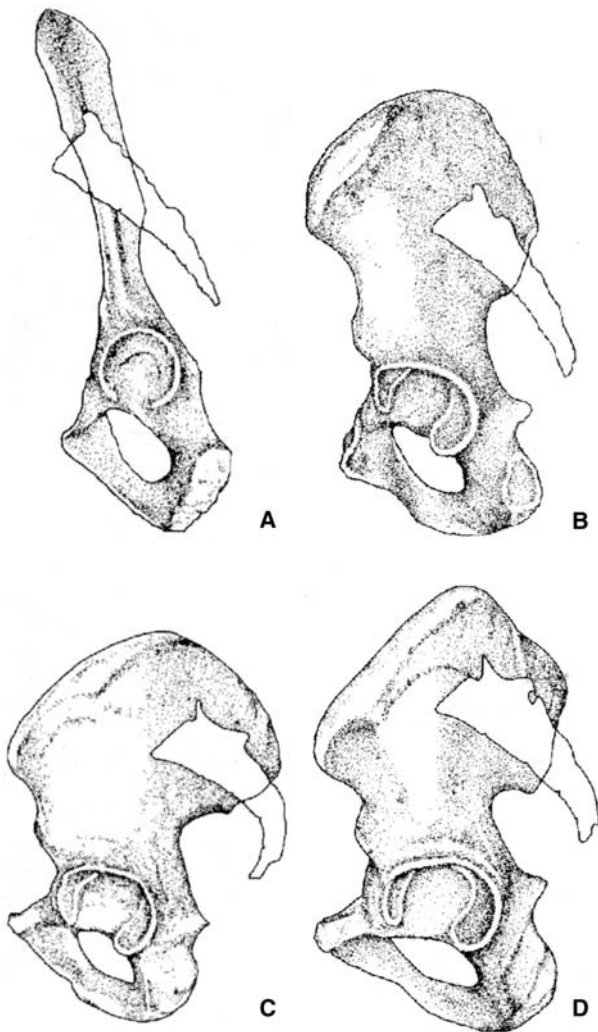


Figura 9. Vista lateral de la pelvis de la Figura 5: por razones de legibilidad, sólo se presentan los contornos del sacro. Aunque la parte superior de la pelvis de AL-288-1 sea muy parecida a la del varón y la mujer, su rama púbica superior todavía se dirige hacia abajo como en el chimpancé. En esta especie, eso anula la aplicación de la regla «a ojo de buen cubero», que orienta una pelvis humana cerca de la posición anatómica cuando la espina ilíaca anterosuperior y la tuberosidad del pubis se disponen en el mismo plano vertical. Sin embargo, tanto la lordosis sacra como la línea de acción y la disposición de los glúteos anteriores son casi idénticas en AL-288-1 y los seres humanos modernos. La elevación y la proyección anterior de la rama púbica superior en el ser humano son consecuencia del aumento sustancial de la dimensión anteroposterior del estrecho pélvico y de la necesidad de elevar el pubis, a fin de formar un cilindro más corto para permitir que el asinclitismo ejerza sus efectos beneficiosos durante el parto. Esas modificaciones no guardan relación con la locomoción. Obsérvese la disposición en forma de carillas similares a las del ser humano con respecto a los orígenes de los isquiotibiales en AL-288-1, de manera contraria al simple plano presente en la tuberosidad de los chimpancés (©L.-B. Spurlock).

ocurre lo mismo con AL-288-1. Al parecer, éste mantuvo los cuerpos púbicos en una posición más primitiva, los dos cortos en sentido sagital (aunque en sentido medio-lateral sean notablemente largos, cf infra) y *desviados hacia abajo* como los del chimpancé (Fig. 9); es decir, que una «estimación a ojo de buen cubero» usada para orientar en el espacio una pelvis humana, no se puede aplicar en AL-288-1 con motivo de la conservación de la estructura de la parte anterior de la pelvis. Esas diferencias en la parte inferior de la pelvis entre el ser humano y *A. afarensis* son consecuencia del ensanchamiento considerable del estrecho pélvico en el primero

(cf infra, así como la leyenda de la Figura 10 para esos caracteres en relación con el parto).

Las modificaciones ilíacas de AL-288-1 cambiaron su estructura por completo, en comparación con la de los grandes simios africanos que se le asemejan y, como ya se ha mencionado, esa nueva forma fue casi sin duda alguna provocada por un cambio en la forma de sus esbozos (y probablemente de su condensación anterior) y de los esquemas de crecimiento. Esa modificación en bloque de los esquemas de desarrollo se afirma por la presencia de una espina ilíaca anteroinferior (EIAI) voluminosa, cuyo tamaño y proporciones garantizarían que apareció en AL-288-1 por medio de una nueva placa de crecimiento y una nueva apófisis (otros primates no tienen un segundo centro de osificación para la EIAI). El ilion aumentado, descendido y ensanchado lateralmente de *A. afarensis* situó los abductores anteriores en posición apta para una función pélvica activa de la fase de apoyo sobre una sola pierna, es decir, una posición a partir de la cual *A. afarensis* podía efectuar la abducción hasta la longitud de reposo, o casi, minimizando así la fatiga. Esa capacidad específica de la cadera de los homínidos para prevenir la «caída» de la pelvis (signo de Trendelenburg) durante el apoyo sobre una sola pierna, ofreció también una ventaja mecánica considerable a AL-288-1 por efecto de un cuello femoral extremadamente largo. De hecho, la longitud del cuello en numerosos ejemplares de fémures de *Australopithecus* es mayor que la de todos los demás primates, incluida la del ser humano moderno.

Por tanto, la cadera de *Australopithecus* no es una intermediario entre la de los grandes simios y la del ser humano, sino que en realidad se trata de un mosaico específico que combina cambios de la parte superior de la pelvis y facilita la bipedestación con una pelvis inferior más primitiva, aún no modificada para permitir el paso de un feto provisto de un cerebro macizo. Además, el cuello alargado del fémur se acompaña de otro carácter específico de la pelvis de *A. afarensis*: una distancia interacetabular relativamente aumentada (Fig. 5). La suma de esos caracteres anatómicos se expresa como brazos de palanca de los abductores más o menos parecidos a los del ser humano moderno. ¿Por qué las distancias interacetabulares son tan grandes en los australopitecos?

La pelvis de los primeros homínidos era apta para la bipedestación, pero no para el parto de criaturas dotadas con un gran cerebro

Para explicar esta morfología especializada, se formuló una serie de teorías bastante extrañas (cf ejemplos [58, 59]). Éstas se basaban en una presunción según la cual, una separación amplia de las caderas aumentaba ligeramente la longitud de los pasos (sin intentar averiguar por qué no se adoptó un cambio más simple y más directo como el aumento de longitud de los miembros inferiores). Esas teorías derivan de una práctica irresponsable que consiste en considerar a los seres humanos modernos como modelo de comparación con el fin de determinar el «grado» de los otros homínidos para estar «incompletamente adaptados a la bipedestación». Asignar una función a cada detalle anatómico que difiere del que corresponde a los seres humanos modernos representa una incapacidad para analizar las formas intermedias de manera dinámica, es decir, considerar el modo en que una forma anatómica se modifica mediante transformaciones del proceso morfogénico y no por sus productos finales en el adulto. Estas insuficiencias de enfoque llevan invariablemente a atribuir las diferencias entre los australopitecos y los humanos a determinado grado de «posición intermedia funcional» de los primeros (cf supra).

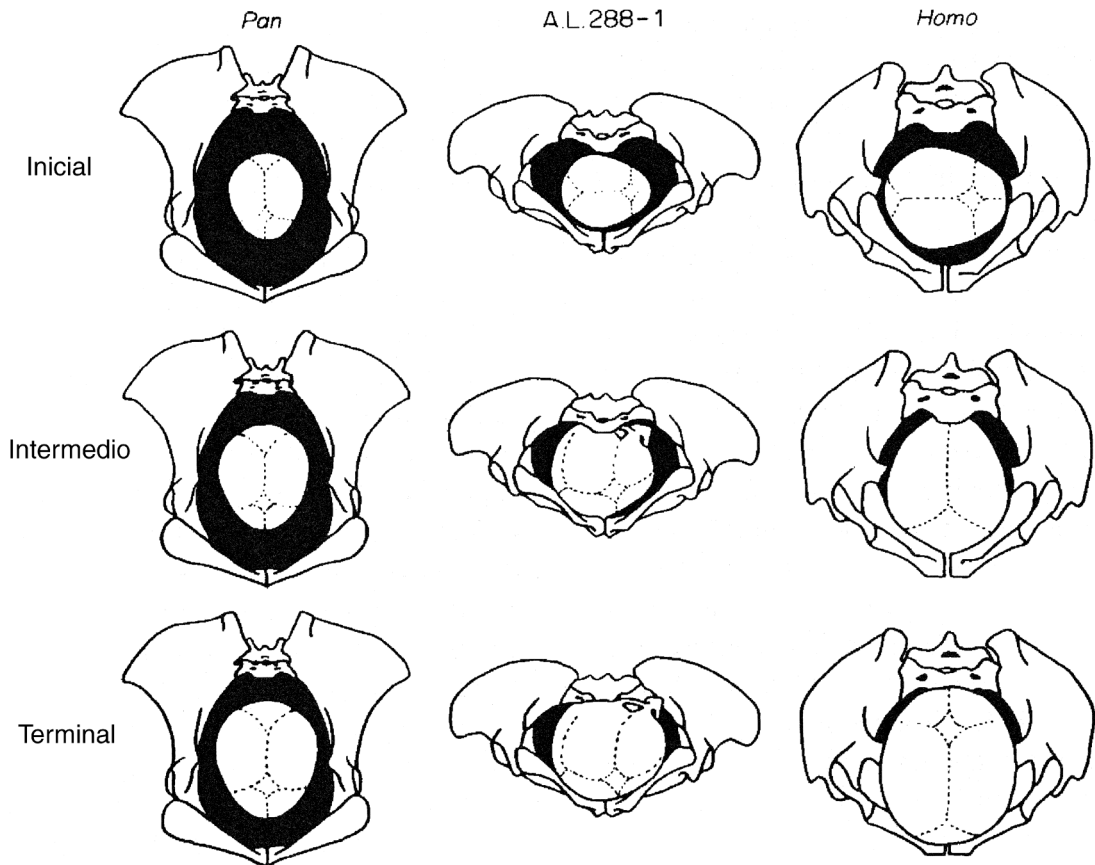


Figura 10. Mecanismo del nacimiento en el chimpancé (a la izquierda), AL-288-1 (en el centro) y el ser humano moderno (a la derecha). Las relaciones cefalopélvicas se muestran a la altura de la entrada (arriba), del plano medio (en el centro) y de la salida (abajo). Las suturas de la bóveda craneal se indican con líneas de puntos para mostrar la orientación del cráneo fetal. Obsérvese que, en el ser humano, la fontanela anterior no es visible en el plano medio con motivo de la flexión del cráneo, pero reaparece en la vista de la salida cuando el cráneo comienza su extensión. Tal vez el nacimiento en AL-288-1 era simple, pues es probable que el cráneo del feto a término tuviera aproximadamente la misma dimensión que la del chimpancé, y porque no se requería reorientación alguna en ninguna de las tres estaciones, salvo para la rotación de entrada, como en el ser humano (pero sin una nueva reorientación) [61].

Sin embargo, los seres humanos modernos no son sólo bípedos: *son bípedos con cerebros relativamente enormes*. Así, un parto exitoso es además una forma selectiva más poderosa que el modo de locomoción: sus efectos sobre el éxito de la reproducción son inmediatos y profundos. A lo largo de la evolución, los seres humanos han desarrollado planos pélvicos medios ampliamente circulares (es decir, formación de una extensa superficie a partir de un radio constante) en los que cualquier desviación con respecto a esa forma es proporcionalmente desventajosa [60]. Así pues, la selección sólo consistió en producir un estrecho pélvico lo bastante satisfactorio como para permitir el paso del feto durante el nacimiento, modificando la forma de la pelvis con el fin de aumentar la superficie del plano medio; la forma original en los australopitecos era totalmente inadecuada en comparación con los estándares del ser humano moderno.

La enorme distancia interacetabular de los australopitecos no habría otorgado ningún beneficio especial para el parto, pues supera ampliamente el diámetro anteroposterior -mucho más crítico- del anillo pélvico en esos primeros homínidos [61]. Si además se considera que la pelvis de éstos no ofrece indicación alguna que permita inferir que se trata de un intermediario locomotor de la de los humanos (cf supra), o que su rendimiento es muy elevado desde el punto de vista obstétrico, la respuesta a ese problema reside entonces en la naturaleza del proceso genético y evolutivo mediante el cual, a partir del UAC, se produjeron sus cambios morfológicos complejos.

Este punto se tratará directamente, pero, desde ahora, es preciso hacer hincapié en el hecho de que los cambios morfológicos producidos entre *A. afarensis* y *H. sapiens* no pueden ser el reflejo de una mecánica de mayor rendimiento: si en los descendientes de *A. afarensis* se notaron el cuello femoral largo y el ensanchamiento ilíaco lateral pronunciado (en concordancia sólo con la reducción de la distancia interacetabular relativa de la pelvis), la ventaja mecánica con respecto a los abductores en los seres humanos modernos sería ahora mucho mayor que la real; por tanto, la reducción de esos beneficios mecánicos debe haber sido una parte de las modificaciones morfológicas necesarias para aumentar las dimensiones del estrecho pélvico y no una respuesta a un cambio cualquiera en el tipo de marcha.

Reconstitución de la aparición de la pelvis de los primeros homínidos a partir del último ancestro común

La pelvis de los primeros homínidos debió de modificarse anatómicamente a partir de la de un ancestro más primitivo y, como ya se ha mencionado, los cambios de la parte superior de la pelvis ocurrieron, al parecer, antes que los de la parte inferior (a pesar de que, desde el punto de vista espacial, una transformación anatómica mayor nunca se puede producir con independencia de otras). Casi todos los homínidos comparten varios caracteres básicos de la estructura pélvica de los cuadrúpedos: en concreto, el cuerpo alargado del isquion y el ilion alargado en sentido

superoinferior, cuyas alas se disponen de manera predominante en el plano coronal (es decir que, en los cuadrúpedos, el ilion y la porción isquiopúbica del pubis se extienden en dirección craneocaudal -el primero para una excursión prolongada de los glúteos anteriores, y el segundo para un largo brazo de palanca de los isquiotibiales-, lo que en ambos casos supone, desde el punto de vista mecánico, una ventaja para la progresión cuadrupédica). Los homínidos tienen también un sacro estrecho en sentido coronal y, en consecuencia, una pelvis restringida [27]. No suele conllevar ninguna consecuencia obstétrica o volumétrica grave, ya que el promontorio del sacro se sitúa muy por encima de la sínfisis del pubis y se traduce por un estrecho pélvico más que amplio [62, 63].

Una comparación entre la pelvis de los primeros homínidos y esta forma más generalizada muestra que su derivación se alcanzó a través de dos cambios sistémicos en las relaciones espaciales:

- el tronco inferior (la columna lumbar) se alargó;
- mientras que la pelvis fue (no se sabe si al mismo tiempo) acortada y ensanchada.

Si se desarrolla la hipótesis de que las relaciones de los tejidos blandos esenciales se modificaron durante mucho tiempo (algo que realmente sucedió), el acortamiento aislado de la parte superior de la pelvis habría provocado una «crisis espacial» sin ningún tipo de compensación volumétrica.

En el marco de una «conducta evolucionista», habría adquirido la forma de una expansión coronal de toda la pelvis. La gran distancia interacetabular de AL-288-1 es producto de un sacro singularmente ancho (relativamente más ancho, a decir verdad, que el de cualquier primate, incluido el ser humano moderno) (Figs. 5, 11), así como de ramas púbicas superior e inferior alargadas en sentido coronal (cuyas relaciones espaciales, por otra parte, eran todavía primitivas y de tipo simiesco; cf supra). Esos cambios de dimensiones acompañaron una retroflexión aguda del ilion, creando entonces una escotadura ciática más grande (que después se ensancharía de forma amplia por expansión anteroposterior del estrecho pélvico humano), un acentuado acortamiento superoinferior del ilion y una rotación interna de las EIAS y del plano coronal (como en los grandes simios) hacia un plano más sagital en *A. afarensis*. Esas modificaciones, en concordancia con la lordosis lumbar, colocaron los glúteos anteriores en una posición favorable para la abducción eficaz a lo largo de la fase de apoyo sobre una sola pierna, pero también lo hicieron sin sacrificar mucho el volumen pélvico y sin provocar una expansión (innecesaria) del estrecho pélvico [61, 64].

El estudio de las proporciones del sacro de los homínidos demuestra el carácter único de la pelvis dAL-288-1 y proporciona informaciones sobre los procesos morfogénicos que pudieron llevar a su construcción desde el punto de vista genético. La Figura 11 muestra las anchuras relativas de las alas del ilíaco en el ser humano, los grandes simios africanos y AL-288-1. Véase la posición extrema de AL-288-1: el sacro humano es mucho más ancho que el de los monos, pero el de *Australopithecus* es aún más grande. Ese desplazamiento fundamental en la morfogénesis se mantuvo en el ser humano moderno, mientras que las dimensiones de los cuerpos aumentaban considerablemente; existen pruebas fundamentales según las cuales los dominios de comunicación celular responsables de la morfogénesis específica de la pelvis humana fueron establecidos a partir del final del plioceno. De ello resultó una pelvis platipélica, acortada en sentido superoinferior, con EIAS dispuestas otra vez hacia delante (procedentes de centros de osificación totalmente nuevos). La nueva localización, acoplada a la lordosis lumbar, se tradujo por una disposición anterior de los glúteos, por completo homóloga a la de los seres humanos modernos. Sin embargo,

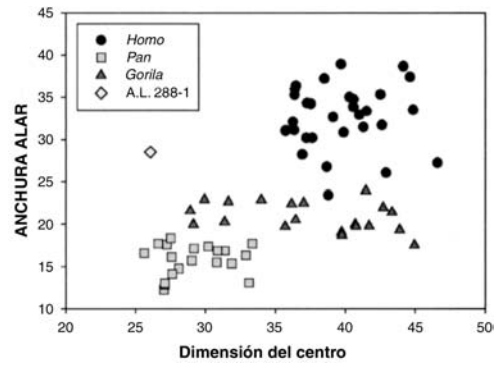


Figura 11. Dimensión del cuerpo de la vértebra sacra S1 (raíz cuadrada de [diámetro anteroposterior de S1] × [diámetro mediolateral de S1]) en función de la anchura del ala ([anchura sacra - diámetro mediolateral de S1]/2). El ancho del ala es significativamente mayor en el ser humano que en el simio; de hecho, la dimensión media de S1 en el ser humano es más o menos igual a la de los gorilas macho (los diez ejemplares de gorila que están a la derecha), cuya masa corporal puede ser tres veces mayor que la del ser humano. Esto es muy superior a lo que se necesita desde el punto de vista mecánico para resistir a una simple carga de compresión (la fuerza de la reacción articular [FRA] de la articulación S1/L3 de los gorilas macho puede ser apenas inferior a la de las articulaciones S1/L5 humanas) y quizás representa la combinación del gradiente de crecimiento que se ensancha hacia abajo -analizado en el texto- y de una mayor resistencia a la curvatura lateral de la columna lumbar alargada. La posición extrema de AL-288-1 implica que la anchura del ala se mantuviera básicamente constante, mientras que la dimensión del centro aumentaba con la masa corporal. Así pues, esto tal vez refleja la necesidad de aumentar de forma diferente la dimensión anteroposterior del estrecho pélvico, y no su dimensión mediolateral, que fue relativamente (pero no de manera absoluta) ancha desde el estadio australopiteco.

su mayor anchura también «expandió» las alas del hueso ilíaco con más prominencia que en *H. sapiens* [65].

Las modificaciones de la pelvis de los homínidos durante el pleistoceno son adaptaciones esenciales para el parto y no para la locomoción

Para resumir la anterior discusión, las principales adaptaciones de la pelvis de los australopitecos fueron las siguientes:

- los glúteos anteriores fueron desplazados por sus inserciones ilíacas hacia una nueva posición para conferir estabilización pélvica durante la fase de apoyo sobre una sola pierna;
- la disminución acentuada de la altura anterosuperior del ilion posibilitó la lordosis a la altura de la articulación L5(6)/S1 y la nueva disposición del centro de la masa por delante de las articulaciones de la cadera y la rodilla;
- la expansión retroauricular relativamente ancha del ilion colocó el glúteo máximo en una posición favorable para el control de la extensión del tronco en el momento del golpe del talón.

Esos cambios pueden servir ahora como elementos de base a partir de los cuales se puede considerar la siguiente transición pélvica esencial, que interviene entre *A. afarensis* y el ser humano moderno. Esa segunda fase no fue impuesta ante todo por la locomoción, sino más bien por las dificultades inherentes al nacimiento de un feto con un cerebro considerablemente aumentado. De hecho, todas las diferencias significativas entre la pelvis de AL-288-1 y la del ser humano moderno reflejan esa transformación.

Puesto que es probable que el cerebro fetal de los australopitecos sólo fuera un poco más grande que el de

los chimpancés modernos, las posibles secuelas del parto se pueden reconstruir de manera razonable (Fig. 10) [61, 66]. Como ya se ha comentado, las adaptaciones locomotoras de la pelvis de AL-288-1 hicieron que el estrecho pélvico adquiriera una forma elíptica (platipélica). Esa forma presenta desventajas potenciales con respecto a la locomoción, sin beneficio alguno para el parto; aumenta el brazo de palanca de la masa corporal. Sin embargo, *A. afarensis* no mostraba ninguna deficiencia locomotora, ya que la expansión pélvica medio-lateral también implicaba el aumento simultáneo de la longitud del cuello femoral. Por tanto, ya no hubo una selección suficiente con respecto a la cinética de la cadera (cf infra) para modificar mucho antes la forma de la pelvis.

No obstante, para permitir el paso del cráneo de un feto a término masivamente aumentado habrían sido necesarias algunas modificaciones sustanciales de la estructura pélvica: el estrecho debía ensancharse, hacerse más circular y acortarse en sentido superoinferior (para resolver el asinclitismo). Esas modificaciones anatómicas se habrían establecido a lo largo de la morfogénesis y cabe esperar que hayan sufrido toda una serie de efectos auxiliares y pleotróficos. Advuértase, por ejemplo, que la longitud anteroposterior sumamente acentuada del estrecho pélvico del ser humano moderno se expresó mediante una reducción relativa de la longitud de las ramas púbicas superiores, así como por un acortamiento del brazo de palanca de los abductores; es decir, que el ilion se volvió más vertical y el cuello del fémur más corto. Esas modificaciones se expresaron por una mayor proporción del sector pélvico «consagrado» al estrecho pélvico [61, 66, 67]. Así, las dos transformaciones pélvicas que condujeron a una entrada más ancha -y a una salida más ancha- de la pelvis de los seres humanos modernos, consistieron en un aumento anteroposterior *relativo* del diámetro sagital y un aumento *absoluto* del diámetro coronal. Como acaba de señalarse, una elevación de la parte anterior del plano medio disminuiría los efectos del asinclitismo durante el parto (Fig. 10). Un cambio de esa índole se obtuvo a través de la rotación hacia arriba del cuerpo del pubis (en el sentido de las agujas del reloj, en la Figura 9) y de una leve rotación inversa del cuerpo del isquion (en sentido contrario al de las agujas del reloj, en la Figura 9). Esas modificaciones se tradujeron en un eje mayor más horizontal del agujero obturador y en una deflexión inferior reducida del pubis y del isquion (que, en consecuencia, reducía la separación entre las tuberosidades isquiáticas y los acetábulos). En conjunto, esas transformaciones ensanchaban el plano medio y la salida pélvica. Así pues, las diferencias fundamentales entre la pelvis de los australopitecos y la de los seres humanos modernos no reflejan cambios procedentes de la adaptación de la locomoción, sino que, de hecho, son una solución anatómica compleja y elaborada para el parto en respuesta a una «cerebralización» creciente de los homínidos en el pleistoceno.

La sínfisis púbica humana también se adapta específicamente al parto

Hay una prueba adicional según la cual las modificaciones del estrecho pélvico cumplieron una función dominante que controló los cambios de morfología del miembro inferior durante el pleistoceno. Este hecho puede examinarse a la luz de la anatomía comparada y del estudio de los fósiles.

La sínfisis púbica de los mamíferos crece continuamente hasta que éstos alcanzan la edad adulta. En todos los primates superiores, incluidos los grandes simios africanos, a la altura de la línea media de cada hueso púbico, aparecen centros secundarios de osificación que se fusionan con sus cuerpos respectivos. Esto sucede en

concordancia con los otros procesos óseos habituales del pubis que aparecen al final del período de crecimiento de los adolescentes (por ejemplo, las apófisis de la cresta ilíaca, la tuberosidad isquiática, etc.). Sin embargo, el ser humano moderno presenta una metamorfosis púbica específica muy retrasada [68-71]. Los centros secundarios de osificación no se desarrollan, por término medio, antes del final de la tercera década (y a menudo sólo lo hacen de forma esporádica). Ese aplazamiento de la madurez ejerce dos efectos principales:

- permite que las ramas púbicas sigan alargándose, aunque el crecimiento óseo haya cesado en el resto del esqueleto [72];
- impide la fusión prematura de la sínfisis antes del final del período de fecundidad, tal como puede ocurrir en los demás homínidos.

Como se podía esperar, en *A. afarensis* no existe esa adaptación especializada. Un estudio de AL-288-1 muestra que, aunque la mandíbula sólo tiene un tercer molar de aparición reciente, la sínfisis púbica era completamente madura, con la morfología de una mujer de la especie humana de «mediana» edad (es decir, alrededor de más de 35 años). Ese peculiar retraso de la maduración púbica humana acentúa la intensa selección que debió de operarse durante el pleistoceno para hacer apropiado el estrecho pélvico [70, 73, 74].

La cinética de las articulaciones de la cadera de los australopitecos habría sido semejante a la de los seres humanos modernos

Hace algunos años, antes de que se establecieran los principios modernos de morfogénesis, y en momentos en los que la interpretación morfológica todavía estaba dominada por el gradualismo y la particularización, se pensaba que la cadera de los australopitecos no era «completamente» adecuada para la bipedestación, pues se creía que la cabeza femoral era pequeña en ellos [5]. Mediante cálculos simples a partir de la única pelvis completa y de los fémures disponibles en esa época -los del STS-14-, se demostró con facilidad que dicha hipótesis era incorrecta [65, 67, 75]. El objeto del estudio era ampliamente heurístico; en este caso, los esquemas articulares de la cadera de los australopitecos y de los seres humanos podían emplearse para estudiar los efectos de una geometría de la cadera algo distinta en ambas especies. Los australopitecos presentaban distancias interacetabulares más grandes, pero también cuellos femorales más largos y mayor expansión ilíaca; por tanto, la carga sobre la articulación de la cadera era semejante en ambos casos.

Sin embargo, utilizando un enfoque inusualmente particularístico, Ruff llegó hace poco tiempo a la conclusión de que el tipo de marcha de AL-288-1 debería haber diferido del de *H. sapiens* [76]. Su argumentación era la siguiente: en primer término, calculó la fuerza de la reacción articular (FRA) de la cadera en la fase de apoyo (en unidades de peso corporal) a partir de una fotografía de la pelvis de AL-288-1 (no basada en el estudio tridimensional del ejemplar). Utilizó resultados similares procedentes del estudio de una sola radiografía humana de McLeish y Charnley [77]. Los cálculos de éstos se apoyaban en una masa corporal conocida; los de Ruff, en una masa corporal estimada. Ruff comparó a continuación el diámetro de la cabeza femoral, las dimensiones femorales proximales externas y el grosor del ilion de AL-288-1 con los valores preestablecidos para las dimensiones del cuerpo de AL-288-1 a partir de regresiones derivadas de otros seres humanos modernos. En todas esas mediciones, AL-288-1 se ajustaba bien a las predicciones de regresiones humanas. Sin embargo, llegó a la conclusión (de manera inexplicable) de que, teniendo en cuenta que las únicas comparaciones de un

Cuadro II.

Fuerza de la reacción articular (FRA) de la cadera en AL-288-1 durante la fase de sostén postural sobre una pierna.

Parámetro	Mejor estimación	Ángulo de la articulación +1°	Ángulo de la articulación - 1°	Ángulo del abductor +1°	Ángulo del abductor -1°
Ángulo de la FRA	7,5	8,5	6,5	-	-
Ángulo del abductor	11,5	-	-	10,5	10,5
FRA	2,28	2,94	1,86	2,69	1,99
Varón (n=8), media ± DE	2,34 ± 0,08				
Mujer (n=12), media ± DE	2,60 ± 0,17				

Los datos se calcularon situando el fémur reconstruido y la pelvis restaurada en la posición anatómica de la fase de semiapoyo (con el borde medial del fémur distal contra la línea mediana) y estimando la línea de acción de los principales abductores laterales (los músculos glúteos medio y menor) con una cuerda (línea que va desde el borde lateral del trocánter mayor hasta el punto medio de la distancia entre la espina iliaca anterosuperior y la espina iliaca anteroinferior del ala iliaca). Al formular la hipótesis de tres fuerzas principales (peso del cuerpo sin apoyo, línea de acción de los abductores y FRA de la cadera), la FRA se puede calcular en unidades de peso corporal, porque debe pasar por el centro de la articulación de la cadera con el fin de establecer el equilibrio. Para más detalles con respecto a esos métodos [67]. Las «mejores estimaciones» se disponen en la columna 1 del Cuadro y dan una FRA de 2,28. Sin embargo, obsérvese que un error de 1°, ya sea en el ángulo de la articulación (por ejemplo, el ángulo de la línea de acción de la FRA) o en el ángulo de los abductores, modifica de manera sustancial las estimaciones que resultan de la FRA. Así, dichos cálculos tienen un valor básicamente heurístico cuando se aplican a un ejemplar único. No obstante, aun con esos errores significativos, la FRA resultante para AL-288-1 se encuentra dentro de los límites de las del ser humano.

australopiteco y un humano arrojaban una FRA más alta en el primero, Lucy debía de haber sido requerida para crear «una fuerza de abducción muy aumentada por los glúteos» [76] y que, en consecuencia, su tipo de marcha era un tanto deficiente debido a que no era mucho más robusta que los seres humanos modernos en sus diversos caracteres.

Los detalles se presentan del siguiente modo: Ruff calculó una FRA de 2,17 veces el peso del cuerpo (PC) a partir de las radiografías de McLeish y Charnley, y un valor de 2,43 veces el PC estimado de AL-288-1 (27,4 ± 4,4 kg). Suponiendo que se hubiera equivocado ligeramente en este último, un cálculo algebraico simple muestra que una reducción del PC de AL-288-1 inferior a 3 kg (es decir, perfectamente dentro de los límites de error probables) se traduce por una FRA de la cadera idéntica a la del ejemplar de McLeish y Charnley [77]. Explorando otra vía, nos preguntamos si los seres humanos modernos modifican de manera visible su tipo de marcha cuando exceden en un 10% su peso ideal. Otro interrogante es si el incremento de las cargas que resultan de un ligero sobrepeso ejercen sobre el esqueleto un efecto detectable de manera fiable.

Hay que destacar en especial que el valor de la FRA de Ruff para AL-288-1 es casi idéntico al que obtuvimos para el STS-14 algunos años antes (2,46 PC) [67]. Sin embargo, ese estudio también incluía 20 valores obtenidos en los seres humanos y mostraba un amplio abanico de FRA (2,26-2,96), con diferencias significativas en función del sexo. Aplicando métodos idénticos (en tres dimensiones) a AL-288-1, se obtiene una estimación más correcta de 2,28 PC. Teniendo en cuenta que ésta no difiere de manera significativa de la de Ruff para AL-288-1, todos nuestros valores en el ser humano se encontraban muy por encima de los obtenidos mediante la radiografía de McLeish y Charnley, y AL-288-1 se ubicaba en el nivel más bajo de las mujeres de la especie humana. Además, como se muestra en el Cuadro II, errores mínimos en el cálculo de la angulación de la fuerza de los abductores o en los vectores de la FRA provocaban desplazamientos considerables de los resultados. Para cada carácter anatómico estudiado por Ruff, AL-288-1 cae directamente dentro de los límites estimados por nuestras propias regresiones de los seres humanos modernos, incluida la FRA de la articulación de la cadera.

Nota adicional con respecto al sacro de AL-288-1

La anchura inusual del sacro del australopiteco y del ser humano que desciende de aquél parece haber cumplido una función vital en el desarrollo de la bipedestación de los homínidos. Como se ha visto, su gran

anchura induce un ensanchamiento mediolateral de la pelvis y, de ese modo, mantiene un volumen abdominal ancho frente a una reducción abrupta de la altura iliaca superoinferior. El ensanchamiento progresivo de las carillas articulares lumbares de los australopitecos podría haber sido el resultado conjunto de un nuevo aumento progresivo dirigido hacia el extremo caudal de la anchura de los esbozos (¿somitas?), culminando en un enorme aumento de la anchura de las de S1. Entonces parecería posible que una adaptación fundamental a la bipedestación haya sido un incremento del gradiente de morfogénesis, proporcionando dimensiones lumbares que irían aumentando en sentido caudal, en concordancia con un desplazamiento caudal de la frontera de expresión de uno o varios genes *Hox*. La anchura considerablemente aumentada de las alas iliacas de los australopitecos rompía de manera funcional sus EIPS y el sacro, liberando también a la vez las últimas vértebras lumbares de la «captura» iliaca. Así pues, es probable que un aumento de la anchura del sacro fuera de suma importancia para la emergencia de la bipedestación y, por consiguiente, uno de los elementos diagnósticos fundamentales para valorar el grado de adaptación a la bipedestación en los homínidos antiguos.

Particularización, adaptacionismo e interpretación de la pelvis de AL-288-1

Este apartado concluirá con la breve mención de otras consideraciones del pasado acerca de *A. afarensis*. Dichas «observaciones», de importancia secundaria, son muy numerosas y para tratarlas en profundidad se necesitarían muchas páginas. Sólo se pueden mencionar algunas de las llamadas explicaciones «funcionales», que se han elegido entre las más típicas. Por ejemplo:

- la superficie semilunar del acetábulo de AL-288-1 no ofrece la «amplia contribución al hueso del pubis que caracteriza a los seres humanos modernos» [76];
- las EIAS «no tienen la configuración típica de la de los seres humanos modernos»;
- la zona de los isquiotibiales de la tuberosidad isquiática de *A. afarensis* es un tanto extraordinaria.

En primer lugar, la osificación del acetábulo es compleja (se trata de una zona de crecimiento fundamental en la formación del hueso coxal) y la mayor parte que supuestamente aporta el pubis, en realidad proviene del hueso acetabular. En segundo lugar, el acetábulo, incluida su superficie semilunar, está bien conservado en los primates superiores (ni siquiera su profundidad varía de manera significativa) [78] y es muy improbable que una especie pueda presentar un acetábulo «defectuoso». En tercer lugar, los autores de la observación interpretaron mal su estructura en un molde, debido a que no identificaron correctamente el cuerno anterior

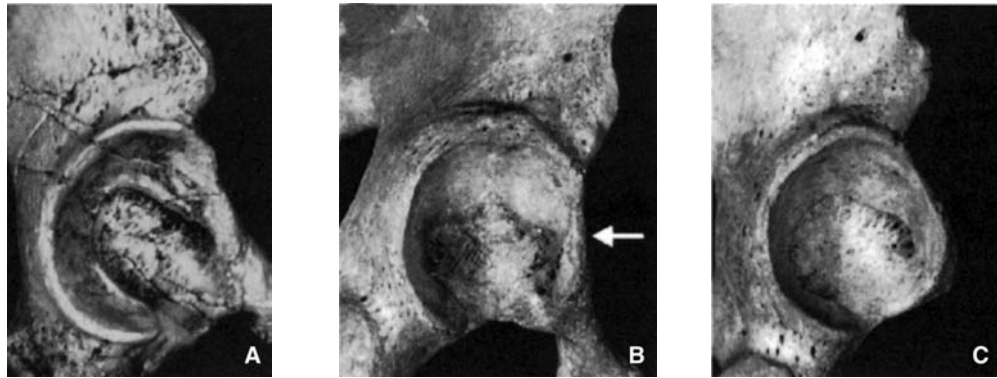


Figura 12. El acetábulo de AL-288-1 (A) y de dos seres humanos modernos (B y C). Al contrario de lo que se afirma en las publicaciones, la superficie en los australopitecos no es deficiente sino, en realidad, la expresión típica de una estructura sumamente variable: el cuerno anterior de la superficie semilunar. Obsérvese que en el ejemplar B, el hueso subcondral del cuerno anterior es «deficiente» por completo y no se extiende en sentido caudal por debajo de la flecha blanca. Tales variaciones de los detalles anatómicos aparecen en todo el esqueleto. Su aplicación para la interpretación de fósiles aislados representa un error de «particularización», que consiste en formular la hipótesis según la cual un único ejemplar constituye el arquetipo de una especie y no un simple ejemplo de expresión dentro de límites potenciales. De hecho, cabe esperar que todos los esqueletos presenten desviaciones con respecto a una expresión anatómica media; sólo aquéllos que se sitúan fuera de los límites normales de variación adquieren significado en la interpretación de los fósiles. Obsérvese la dimensión y la forma de la espina iliaca anteroinferior en los ejemplares humanos.

en el esquema. Esto se puede confirmar porque crearon una relación de arco acetabular y publicaron un valor de 0,78 para AL-288-1. Cuando las mediciones se efectúan en el original, según sus definiciones, el índice es en realidad de 0,89 (dentro de los límites humanos). En cuarto lugar, AL-288-1 es de hecho muy típica de los seres humanos modernos y una considerable proporción de éstos presenta disminución de los cuernos anteriores (Fig. 12), menos extensos que los de AL-288-1. Las EIAs del ser humano tienen un punto de referencia osteológico variable y no hay absolutamente nada atípico en su expresión en AL-288-1. Ya se ha mencionado que poseen una forma y un tamaño propios de las que proceden de una apófisis independiente (un carácter compartido sólo por los australopitecos y el ser humano), lo que, como es obvio, constituye el punto saliente.

La observación de Susman y Stern con respecto a la estructura de la tuberosidad isquiática produce perplejidad. Como ya se ha señalado, la estructura de la tuberosidad difiere sustancialmente en los seres humanos y los pongídeos. En éstos, la tuberosidad es un plano único un poco curvo, sin diferenciación de superficie de las carillas para la inserción de los tres isquiotibiales. En los seres humanos, la tuberosidad presenta carillas distintas, aisladas de la inserción más inferior del abductor mayor por una cresta transversa [79] (efecto pleotrófico probablemente insignificante del acortamiento de la pelvis). AL-288-1 es totalmente similar al ser humano y ambos difieren de los grandes simios en todos sus aspectos [80].

■ Conclusión

La adopción de la marcha en posición vertical apareció relativamente pronto en la historia de la evolución del ser humano. Hace 3 MA, la pelvis se transformó, a partir de una forma básicamente adaptada a la cuadrupedia arborícola, tal como se observa en los grandes simios actuales, en una forma concebida para la bipedestación terrestre propia de los seres humanos modernos; esta última incluye un mecanismo abductor totalmente funcional y una cinética articular de la cadera parecida a la nuestra. Una de las primeras adaptaciones a la bipedestación habitual de nuestros ancestros fue la elongación de la columna lumbar que, con anterioridad, había sido acortada para adaptarse a la vida en los árboles. El carácter específico humano de la

lordosis lumbar que acompañó a esa elongación permitió volver a la posición habitual de la cabeza, los brazos y el tronco sobre los miembros inferiores extendidos por completo. A lo largo de los últimos 3 MA, las modificaciones fundamentales de la columna vertebral y la pelvis humana se centraron en torno al «acortamiento lumbar» (tal vez en respuesta a una selección contra la escoliosis o una lesión producida por flexión) y a una reestructuración de la pelvis humana, con el fin de posibilitar el paso de un feto a término provisto de un cerebro voluminoso. La mayoría de las últimas transformaciones se centraron en el plano medio y en el orificio de salida de la pelvis. Hay pruebas manifiestas de que el sistema muscular del muslo humano se modificó, de forma demostrable, para acompañar a esos cambios. Este hecho se analizará en los próximos artículos de esta serie.

■ Bibliografía

- [1] Rose J, Gamble JG. *Human walking*. Baltimore: Williams and Wilkins; 1994.
- [2] Hreljac A. Stride smoothness evaluation of runners and other athletes. *Gait Posture* 2000;11:199-206.
- [3] Gould SJ, Lewontin RC. The spandrels of San Marcos and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 1979;205:581-98.
- [4] Reno PL, McCollum MA, Lovejoy CO, Meindl RS. Adaptationism and the anthropoid postcranium: selection does not govern the length of the radial neck. *J Morphol* 2000;246:59-67.
- [5] Napier J. The evolution of bipedal walking in the hominids. *Arch Biol (Liege)* 1964;75(suppl):673-708.
- [6] Lovejoy CO, Heiple KG. Proximal femoral anatomy of Australopithecus. *Nature* 1972;235:175-6.
- [7] Kriz MA, Reno PL, Lovejoy CO. Morphometric variation in proximal femoral development in primates and mammals. *Am J Phys Anthropol* 2002;34(suppl):97-8.
- [8] Lovejoy CO, McCollum MA, Reno PL, Rosenman BA. Developmental biology and human evolution. *Annu Rev Anthropol* 2003;32:85-109.
- [9] Currey JD. *Bones: structure and mechanics*. Princeton: Princeton University Press; 2002.
- [10] Cooper RR, Misol S. Tendon and ligament insertion: a light and electron microscopic study. *J Bone Joint Surg Am* 1970;52:1-20.
- [11] Lovejoy CO, Cohn MJ, White TD. Morphological analysis of the mammalian postcranium: a developmental perspective. *Proc Natl Acad Sci USA* 1999;96:13247-52.

- [12] Lovejoy CO, Cohn MJ, White TD. The evolution of mammalian morphology: a developmental perspective. In: Cohn MJ, O'Higgins P, editors. *Development, growth, and evolution*. London: Academic Press; 2000. p. 41-55.
- [13] Raff RA. *The shape of life*. Chicago: University of Chicago Press; 1996.
- [14] Gilbert SF, Opitz JM, Raff RA. Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Dev Biol* 1996;**173**:357-72.
- [15] 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.
- [16] Lovejoy CO. The origin of man. *Science* 1981;**211**:341-50.
- [17] Lovejoy CO. Modeling human origins: are we sexy because we're smart, or smart because we're sexy? In: Rasmussen DT, editor. *The origin and evolution of humans and humanness*. Boston: Jones and Bartlett Publisher; 1993. p. 1-28.
- [18] Sibley CG, Ahlquist JE. DNA hybridization evidence of hominoid phylogeny: results from expanded data set. *J Mol Evol* 1987;**26**:99-105.
- [19] White TD, Suwa G, Asfaw B. Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 1994;**371**:306-12.
- [20] Halle-Selassie J. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 2001;**412**:178-81.
- [21] Senut B, Pickford M, Gommery D, Mein P, Cheboi K, Coppens Y. First hominid from the Miocene (Lukoleino Formation, Kenya). *C R Acad Sci Ser IIa* 2001;**332**:137-44.
- [22] Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye HT, Likius A, Ahounta D, et al. A new hominid from the upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 2002;**418**:145-51.
- [23] Leakey MG, Feibel CS, Walker AC. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 1995;**376**:565-71.
- [24] Dart RA. Australopithecus africanus: the man-ape of South Africa. *Nature* 1925;**115**:195-9.
- [25] Benton RS. Morphological evidence for adaptations within the epaxial region of the primates. In: Van der Hoeven F, editor. *The baboon in medical research. vol. II*. Austin: University of Texas Press; 1967. p. 201-16.
- [26] Ashton EH, Oxnard CE. Functional adaptations of the primate shoulder girdle. *Proc Zool Soc Lond* 1964;**142**:49-66.
- [27] Schultz AH. Vertebral column and thorax. *Primatologia* 1961; **5**:1-66.
- [28] Cartmill M, Milton K. The lorisiform wrist joint and the evolution of "brachiating" adaptations in the Hominoidea. *Am J Phys Anthropol* 1978;**47**:249-72.
- [29] Jenkins FA. Chimpanzee bipedalism: cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait. *Science* 1972;**178**:877-9.
- [30] Elftman H, Manter J. Chimpanzee and human feet in bipedal walking. *Am J Phys Anthropol* 1935:69-79.
- [31] Latimer B, Ward CV. The thoracic and lumbar vertebrae. In: Walker A, Leakey R, editors. *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge: Harvard University Press; 1993. p. 266-93.
- [32] Ohlsson C. The lumbar and lumbosacral diarthrodial joints. *J Anat* 1933;**67**:127-67.
- [33] Shapiro LJ. Functional morphology of the vertebral column in primates. In: Gebo DL, editor. *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. DeKalb: Northern Illinois University Press; 1993. p. 121-49 (IL).
- [34] Lovejoy CO, Latimer BM. Evolutionary aspects of the human lumbosacral spine and their bearing on the function of the intervertebral and sacroiliac joints. In: Vleeming A, Mooney V, Dorman T, Snijders C, Stoeckart R, editors. *Movement, stability, and low back pain: the essential role of the pelvis*. London: Churchill Livingstone; 1997. p. 213-26.
- [35] Johanson DC, Lovejoy CO, Kimbel WH, White TD, Ward SC, Bush ME, et al. Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar Formation, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 1982;**57**:403-52.
- [36] Sanders WJ. Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H41. *J Hum Evol* 1998;**34**:249-302.
- [37] Robinson JT. *Early hominid posture and locomotion*. Chicago: University of Chicago Press; 1972.
- [38] Hausler MF. *New insights into the locomotion of Australopithecus africanus: implications of the partial skeleton of Stw 431*. Sterkfontein, South Africa: University of Zurich; 2001.
- [39] Rosenman BA, Lovejoy CO. *A note on the number of lumbar vertebrae in Australopithecus africanus*. 2005 (in press).
- [40] Haeusler M, Martelli SA, Boeni T. Vertebral numbers of the early hominid lumbar spine. *J Hum Evol* 2002;**43**:621-43.
- [41] Walker A, Leakey RE. *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge: Harvard University Press; 1993.
- [42] Rosenman BA, Lovejoy CO, McCollum MA. Development of the vertebral column. In: Walker RA, Lovejoy CO, Bedford ME, Yee W, editors. *Skeletal and developmental anatomy*. Philadelphia: Davis; 2002. p. 53-79.
- [43] Ward CV. Torso morphology and locomotion in Proconsul nyanzae. *Am J Phys Anthropol* 1993;**92**:291-328.
- [44] Ward CV, Walker A, Teaford MF, Odhiambo I. Partial skeleton of Proconsul nyanzae from Mfangano Island, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 1993;**90**:77-112.
- [45] Moya-Sola S, Kohler M. A Dryopithecus skeleton and the origins of great-ape locomotion. *Nature* 1996;**379**:156-9.
- [46] Lowe TG, Edgar M, Margulies JY, Miller NH, Raso VJ, Reinker KA, et al. Etiology of idiopathic scoliosis: current trends in research. *J Bone Joint Surg Am* 2000;**82**:1157-68.
- [47] Hollinshead WH. *Functional anatomy of the limbs and back*. Philadelphia: WB Saunders; 1963.
- [48] Don Tigny RL. Anterior dysfunction of the sacroiliac joint as a major factor in the etiology of idiopathic low back pain syndrome. *Phys Ther* 1990;**70**:44-56.
- [49] Greenman PE. Clinical aspects of sacroiliac function in walking. *J Manual Med* 1990;**6**:354-9.
- [50] Lovejoy CO. A reconstruction of the pelvis of A.L.-288-1 (Hadar Formation, Ethiopia). *Am J Phys Anthropol* 1979;**50**: 413.
- [51] Lovejoy CO. Evolution of human walking. *Sci Am* 1988;**259**: 118-25.
- [52] Rosenman BA, Lovejoy CO, Spurlock LB, Tague RG. A reconstruction of the STS-14 pelvis, and the obstetrics of Australopithecus. *Am J Phys Anthropol* 1999:235.
- [53] Susman RL, Stern JT. Locomotor behavior of early hominids: epistemology and fossil evidence. In: Coppens Y, Senut B, editors. *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. Paris: CNRS; 1991. p. 121-31.
- [54] Susman RL, Stern JT, Jungers WL. Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatol (Basel)* 1984;**44**: 113-56.
- [55] Stern JT, Susman RL. "Total morphological pattern" versus the "magic trait": conflicting approaches to the study of early hominid bipedalism. In: Coppens Y, Senut B, editors. *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. Paris: CNRS; 1991. p. 99-111.
- [56] Stern JT, Susman RL. The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis. *Am J Phys Anthropol* 1983;**60**: 279-317.
- [57] Stern Jr. JT. Climbing to the top: a personal memoir of Australopithecus afarensis. *Evol Anthropol* 2000;**9**:113-33.
- [58] Rak Y. Lucy's pelvic anatomy: its role in bipedal gait. *J Hum Evol* 1991;**20**:283-90.
- [59] Cartmill M, Schmitt D. The effect of pelvic width on pelvic rotation during bipedalism in modern and fossil hominids. *Am J Phys Anthropol* 1997;**24**(suppl):49.
- [60] Caldwell WE, Moloy HC. Anatomical variations in the female pelvis and their effect in labor with a suggested classification. *Am J Obstet Gynecol* 1933;**26**:479-505.
- [61] Tague RG, Lovejoy CO. The obstetric pelvis of A.L.288-1 (Lucy). *J Hum Evol* 1986;**15**:237-73.
- [62] Schultz AH. *The life of primates*. New York: Universe Books; 1969.
- [63] Elftman HO. The pelvic floor of primates. *Am J Anat* 1932; **51**:307-46.
- [64] Tague RG, Lovejoy CO. AL288-1-Lucy or Lucifer: gender confusion in the Pliocene. *J Hum Evol* 1998;**35**:75-94.
- [65] Lovejoy CO. The gait of australopithecines. *Yrbk Phys Anthropol* 1974;**16**:18-30.
- [66] Trevathan WR. *Human birth: an evolutionary perspective*. New York: Aldine de Gruyter; 1987.

- [67] Lovejoy CO, Heiple KG, Burstein AH. The gait of Australopithecus. *Am J Phys Anthropol* 1973;**38**:757-80.
- [68] Todd TW. Age changes in the pubic bone. I. The male white pubis. *Am J Phys Anthropol* 1920;**3**:285-334.
- [69] 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 Anthropol Roma* 1995;**73**:31-49.
- [70] Lovejoy CO, Meindl RS, Tague R, Latimer B. The comparative senescent biology of the hominoid pelvis and its implications for the use of age-at-death indicators in the human skeleton. In: Paine RR, editor. *Integrating archaeological demography: multidisciplinary approaches to prehistoric population*. Carbondale: Southern Illinois University Press; 1997.
- [71] Budinoff LC, Tague RG. Anatomical and developmental bases for the ventral arc of the human pubis. *Am J Phys Anthropol* 1990;**82**:73-9.
- [72] Tague RG. Maternal mortality or prolonged growth: age at death and pelvic size in three prehistoric Amerindian populations. *Am J Phys Anthropol* 1994;**95**:27-40.
- [73] Tague RG. Pubic symphyseal synostosis and sexual dimorphism of the pelvis in *Presbytis cristata* and *Presbytis rubicunda*. *Int J Primatol* 1993;**14**:637-54.
- [74] Simpson SW, Russell KF, Lovejoy CO. Comparison of diaphyseal growth between the Libben population and the Hamann-Todd chimpanzee sample. *Am J Phys Anthropol* 1996;**99**:67-78.
- [75] Lovejoy CO. Biomechanical perspectives on the lower limb of early hominids. In: Tuttle RH, editor. *Primate morphology and evolution*. The Hague: Mouton; 1975. p. 291-6.
- [76] Ruff CB. Evolution of the hominid hip. In: Strasser B, editor. *Primate locomotion*. New York: Plenum Press; 1998. p. 449-69.
- [77] McLeish RD, Charnley J. Abduction forces in the one-legged stance. *J Biomech* 1970;**3**:191-209.
- [78] Schultz AH. Observations on the acetabulum of primates. *Folia Primatol (Basel)* 1969;**11**:181-99.
- [79] Williams PL, Warwick RD, Bannister LH. *Gray's Anatomy*. Edinburgh: Churchill Livingstone; 1989.
- [80] Agur A, Lee M. *Grant's atlas of anatomy*. Baltimore: Williams and Wilkins; 1991.

C. Owen Lovejoy.

Department of Anthropology, Division of Biomedical Sciences, Matthew Ferrini Institute of Human Evolutionary Research, Kent State University, Kent, OH 44242, USA.

Cualquier referencia a este artículo debe incluir la mención del artículo original: Lovejoy C. Owen Historia natural de la marcha y de la postura humanas: columna vertebral y pelvis. EMC (Elsevier SAS, Paris), Kinesiterapia - Medicina física, 26-007-B-10, 2005.

Disponible en www.emc-consulte.com (sitio en francés)

Título del artículo: Histoire naturelle de la marche et de la posture humaine : colonne vertébrale et pelvis



Algoritmos



Ilustraciones complementarias



Videos / Animaciones



Aspectos legales



Información al paciente



Informaciones complementarias



Autoevaluación