



Tema de actualización: **Primera articulación tarsometatarsiana en el pie normal y patológico**

Coordinadores: Ramón Viladot Pericé, Mariano Núñez-Samper Pizarroso

Evolución de la primera articulación tarsometatarsiana. Un viaje de ida y vuelta

A. Isidro Llorens¹, R. Viladot Pericé²

¹ Hospital Universitari del Sagrat Cor. Barcelona

² Clínica Tres Torres. Barcelona

Correspondencia:

Dr. Albert Isidro Llorens

Correo electrónico: aisidro.cot@gmail.com

Recibido el 9 de abril de 2021

Aceptado el 9 de julio de 2021

Disponible en Internet: diciembre de 2021

RESUMEN

Los cambios morfomecánicos del pie durante su adaptación a la marcha bípeda y a la postura erecta fueron fundamentales en la aparición del hombre moderno. En la zona del mediotarso el ejemplo más evidente fue en la primera articulación tarsometatarsiana.

Los primitivos anfibios se desarrollaron en nuestro planeta a principios del Pérmico (275 millones de años –MA–). La región del mediotarso estuvo formada por un número variable de huesos (*os tarsale*) que, posteriormente, a finales del Triásico (215 MA), con la aparición de los mamíferos no placentados se fusionarían para formar los 3 cuneiformes y el cuboides. Con la aparición de los primates y su adaptación al medio arbóreo durante el Eoceno (53 MA), la primera articulación tarsometatarsiana sufrió una adaptación para convertirse en un pie aprehensor (*grasping foot*). Los cambios morfológicos en esta articulación no fueron lineales en el tiempo. Los cambios de sustrato hicieron modificar su morfología; así, durante el Oligoceno (35 MA), la primera articulación tarsometatarsiana perdió parte de su capacidad de divergencia, debiéndose adaptar a una deambulación en suelo firme. La aparición de los homínidos hace unos 4 MA remarca aún más la adaptación en mosaico que tuvo esta articu-

ABSTRACT

The evolving tarso-metatarsal joint. A go & back travel

The morpho-mechanical changes appear in the foot due to bipedalism and stand posture were one of the keystone into the men's evolution. The tarso-metatarsal joint was one of the most evident examples.

Primitive amphibians were completely present in our planet in the lower Permian (275 million years –MY–). Its mid-tarsal area was formed by a variable number of bones (*os tarsale*). These bones, in the upper Triassic (215 MY), and coinciding with the rise of the non-placental mammals, converts in the three cuneiforms and the cuboid bone. The Primates during the Eocene (53 MY) evolve on an arboreal landscape and its *hallux* undergone an adaptation into a grasping foot. During the Oligocene (35 MY), the anthropoid Primates adapts to a more terrestrial landscape and lose, partially, its abduction capacity.

In the last part of the manuscript, the tarso-metatarsal joint of different Hominids like Australopithecus and Homo are analysed.



<https://doi.org/10.24129/j.rpt.3502.fs2104011>

© 2021 SEMCPT. Publicado por Imaidea Interactiva en FONDOSCIENCE® (www.fondoscience.com).

Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (www.creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

lación. En este trabajo se analizan la primera articulación tarsometatarsiana de los principales *Australopithecus*, así como del *Homo habilis* y *erectus*.

Palabras clave: Primera articulación tarsometatarsiana. *Hallux valgus*. Cuneiforme medial. Evolución pie. Homínidos.

Key words: Tarso-metatarsal joint. *Hallux valgus*. Entocuneiform bone. Foot evolution. Hominoids.

Introducción

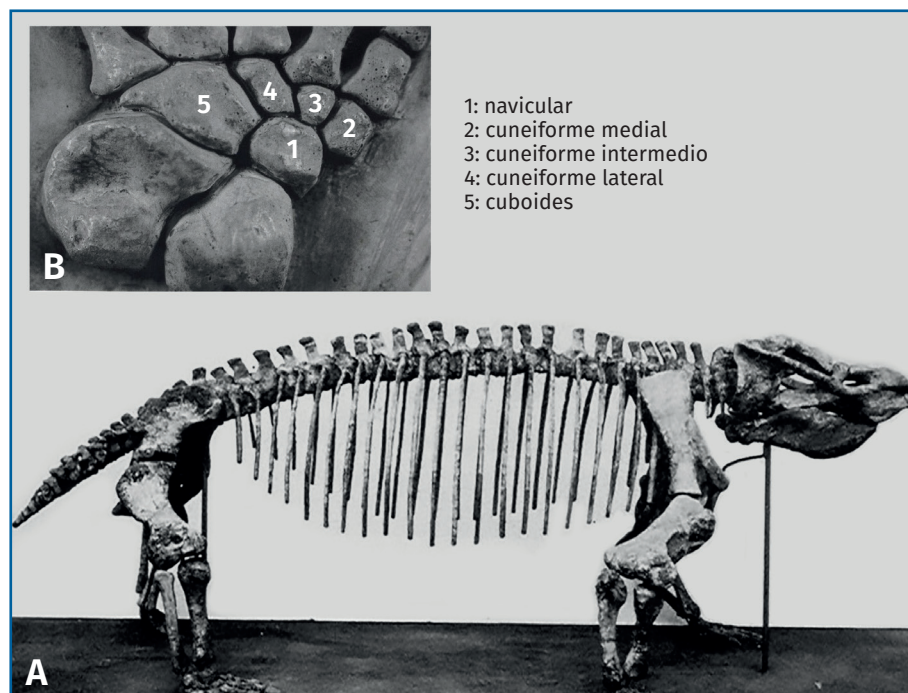
El objetivo de esta publicación es mostrar los principales cambios morfológicos del cuneiforme medial (CM) y de la primera articulación tarso-metatarsiana (1.^a ATMT) a través de los tiempos hasta llegar al ser humano. Estos cambios fueron necesarios para ayudar a la adaptación del pie a las condiciones medioambientales, para que este fuera lo más funcional posible.

Hace unos 350 millones de años (MA), a finales del periodo Devónico, en un periodo de gran sequía, un grupo de peces primitivos colonizaron la interfase agua-tierra firme y empezaron a reptar con la ayuda de sus cuatro aletas. Las anteriores fueron las precursoras de las extremidades anteriores de los cuadrúpedos y de las alas de las aves y las posteriores de las extremidades inferiores, de las que su porción más distal se convertiría en el pie. El más conocido de estos peces es el *Eusthenopteron*, muy parecido morfológica y taxonómicamente al actual celacanto⁽¹⁾, por lo que algunos autores consideran a este pez como un “fósil viviente”.

Juntamente con la presencia cada vez mayor de aguas poco profundas^(2,3), aparecieron los primeros anfibios y, con ello, la deambulación tetrápoda. En los anfibios primitivos, la zona media del pie se componía de

una serie de núcleos óseos llamados *os tarsale*, entre 3 y 5 elementos, y otro núcleo óseo denominado *os pretarsale*. Estas pequeñas formaciones osteocartilaginosas, con el devenir de los tiempos, se fusionarían para formar los huesos del retropié y del mediotarso⁽⁴⁾, donde se incluyen las articulaciones mediotarsiana y tarsometatarsiana.

Durante el periodo Triásico inferior (hacia los 230 MA) se produce la transformación de un pie primitivo (“pie reptil”) en otro moderno (“pie mamífero”). Ello se pudo objetivar a través de los cambios morfológicos vistos en un tipo especial de reptiles-mamíferoides, los *Cynodontia*⁽⁵⁾ (**Figura 1**).



Poco después, a finales del Triásico/principios del Jurásico (215 MA), aparecieron los primeros mamíferos no placentados (cuyo género más representativo es *Eozostrodon*) y fue precisamente en este nivel evolutivo donde los diferentes *os tarsale* se convertirían en los 3 cuneiformes, mientras que el *os pretarsale* se convertiría en el cuboides⁽⁶⁾.

Podemos pues datar en torno a los 215 MA la aparición del CM y de la 1.^a ATMT como entidad morfológica definida.

Pero no todos los radios eran exactamente iguales. Analizando en los restos óseos del pie en estos primitivos animales, se pueden atisbar ligeros cambios en el primer radio (el más medial y anterior durante la deambulacion), que van unidos a una ligera divergencia con los otros 4 radios. Este cambio ha podido ser estudiado, principalmente, a través de las diferencias morfológicas de la 1.^a ATMT, diferente a la que tienen los otros radios “externos”. Dicha articulación adopta una forma inicial en silla de montar.

Hace 60 MA, durante el Paleoceno, aparecen los primates arcaicos, cuyo género más estudiado es el *Plesiadapis*. Sus extremidades inferiores acaban en pies con garras y tanto el *hallux* como el resto del pie difieren morfológicamente muy poco de otros animales similares como roedores o mustélidos⁽⁷⁾.

Hace unos 53 MA, durante el Eoceno, aparecen los primeros primates modernos. Este periodo geológico se caracterizó por una gran proliferación de bosques y de las selvas a causa de un incremento acusado de la temperatura media y una pluviometría elevada. Dicha circunstancia geoclimática hizo que los primates, en este caso los *Prosimii* extintos, estuvieran adaptados perfectamente a la vida arbórea. Para ello, tanto el *hallux* como el *pollex* se convierten en útiles aprehensores a través de una capacidad de divergencia y rotación no vista hasta ese momento en el registro fósil (**Figura 2**). Esta capacidad de divergencia asociada a la aparición de los dermatoglifos cutáneos palmares y plantares, conjuntamente con la sustitución de las garras por uñas, generaron una gran diversidad de movimientos, la cual se vio incrementada por la diferente inserción de algunos de sus músculos y los cambios morfológicos articulares, principalmente en el primer radio. Los géneros más estudiados por lo que respecta al pie son los géneros



Figura 2. Prosimio. A: *Nycticebus conuang*; B: gran separación entre el primer radio y los radios laterales.

Adapis en Eurasia, cuyo tren inferior incluido el pie ha sido estudiado a partir de un ejemplar del yacimiento paleontológico de Messel en Alemania, y *Smilodectes* en América. Tanto es así, que en estos primates la mayor congruencia articular de la 1.^a ATMT se alcanza en la posición de aprehensión (*grasping foot*)⁽⁸⁾ y en ello influirá de manera determinante una nueva y amplia inserción del tendón del *peroneus longus* en el CM⁽⁹⁾.

Hacia los 35 MA, durante el Oligoceno, de nuevo un cambio climático drástico tuvo lugar en nuestro planeta (bajada de la temperatura media de más de 20° y escasez de lluvias en comparación con el periodo anterior, el Eoceno). Estas circunstancias determinarían la aparición de los primates antropoides, capaces de desplazarse en suelo firme. Sin embargo, no perdieron enteramente su capacidad de trepar a los árboles (**Figura 3**).

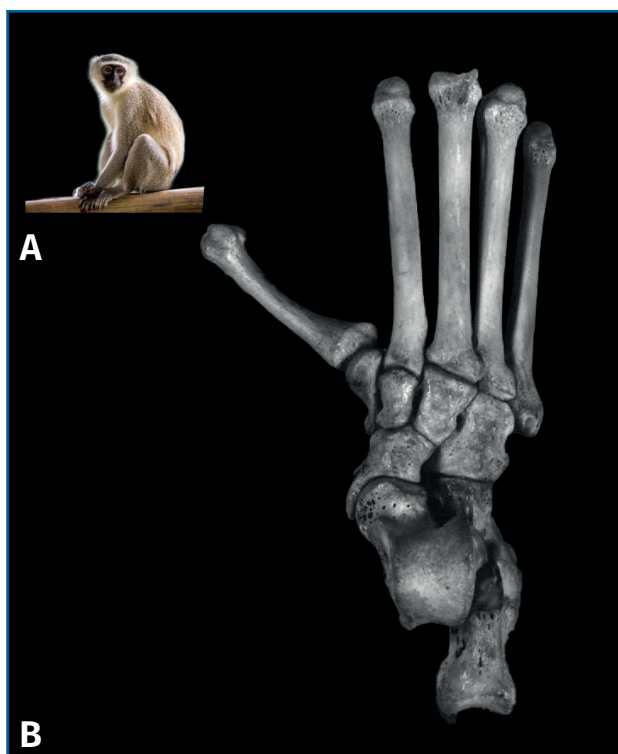


Figura 3. Simio antropoide. A: *Cercopithecus aethiops*; B: obsérvese la oblicuidad de la primera articulación tarsometatarsiana.

Durante el Mioceno (23 MA), los primates antropoides compensaron la escasa capacidad de abducción del *hallux* mediante una mayor supinación del segundo metatarsiano.

Todos los datos genéticos indican que a finales del Mioceno (11,6 y 7,2 MA) surgió en algún lugar de África la familia *Hominoidea*⁽¹⁰⁾. Los géneros actuales de esta familia, enteramente parecidos morfológicamente a otros extintos, muestran entre ellos diferencias morfológicas evidentes en la 1.^a ATMT. Los más primitivos y alejados filogenéticamente del hombre moderno son los *Hylobatidae* (gibones), los cuales presentan una 1.^a ATMT con un eje vertical, así como la presencia constante de un *os pre-hallux* en el cual se inserta un fascículo del músculo tibial anterior. Por el contrario, en los *Pongidae*, más próximos a nosotros (orangután, gorila y chimpancé), la inserción del tendón *peroneus longus*, que en el hombre está en el CM, se inserta en la base del primer metatarsiano, ayudando a aducir el *hallux*⁽¹¹⁾. También son notables las diferencias morfológicas en la 1.^a ATMT. Dicha articulación presenta una doble curvatura, sien-

do convexa en la parte dorsal y cóncava en la plantar⁽¹²⁾.

Datado a finales del Plioceno (3,67 MA), se descubrió en la región sudafricana un individuo que se ha atribuido a *Australopithecus prometheus*. Aparte de la importancia evolutiva intrínseca, este esqueleto es notable, puesto que se conserva un pie casi completo, StW 57 “Little foot”⁽¹³⁾. La 1.^a ATMT es ligeramente cóncavo-convexa, de lo cual se deduce una notable capacidad arborícola. Por el contrario, la morfología de la zona distal del primer metatarsiano es muy parecida al *Homo habilis* OH8⁽¹⁴⁾, mucho más moderno (Figura 4).

Poco antes de los 4 MA aparecen los *Australopithecidos*, de los cuales la especie más conocida, en lo que respecta al pie, es el *Australopithecus afarensis*, en este caso de A.L. 288 – 1 “Lucy”⁽¹⁵⁾. En este estudio se llega a la conclusión de que la 1.^a ATMT en este individuo era ligeramente convexa, a diferencia de otros individuos de la misma especie (A.L.333.28 y A.L.333.79), en



Figura 4. Composición que demuestra que la evolución del pie ha sido en mosaico. A (1 y 2): pie de *A. prometheus*, “Little foot”, de 3,67 MA; B: pie de OH8 de *Homo habilis* de 1,8 MA. La inclinación de la primera articulación tarsometatarsiana tiene un eje muy parecido.

los cuales la morfología es ligeramente distinta principalmente en la distribución de las zonas de convexidad articular. Estas y otras diferencias en la morfología del pie en una misma especie demuestran que la adaptación a la marcha bípeda fue discontinua (en “mosaico”) y no tanto una función lineal en el tiempo⁽¹⁶⁾. Es “crucial” para determinar la evolución de estos homínidos la valoración de su postura predominante, así como el tipo de locomoción. Estas características se analizan a través de la aparición de determinados cambios morfológicos en su anatomía. Entre estos cambios, la zona de predilección es el pie^(17,18) (Figura 5).

Un exhaustivo estudio antropológico de los restos fósiles de *A. afarensis* (los más numerosos) ha determinado que la 1.^a ATMT es ligeramente convexa, pero lo más importante es que su morfología es la denominada *kidney-shaped*, es decir, en forma arriñonada, muy similar a la que presenta el hombre actual. Pero, a diferencia de la del hombre moderno, esta articulación muestra en su cara plantar un tubérculo en el que se inserta el tendón del *peroneus longus*, circunstancia que determina una capacidad, aunque menor, de aprehensión de este pie⁽¹⁹⁾.

El primer *Homo* propiamente dicho fue el *Homo habilis* del Pleistoceno (2,3 MA) de Sudáfrica y África del Este. El pie más estudiado es el del individuo OH8 de Olduvai. Aunque se trata de un individuo juvenil, las características morfológicas de su pie muestran ya caracteres plesiomórficos o regresivos. En él se conjugan rasgos compatibles con vida arbórea con otros típicos de la marcha bípeda. Una de las principales características será la elongación del mediotarso para favorecer el brazo de palanca, princi-

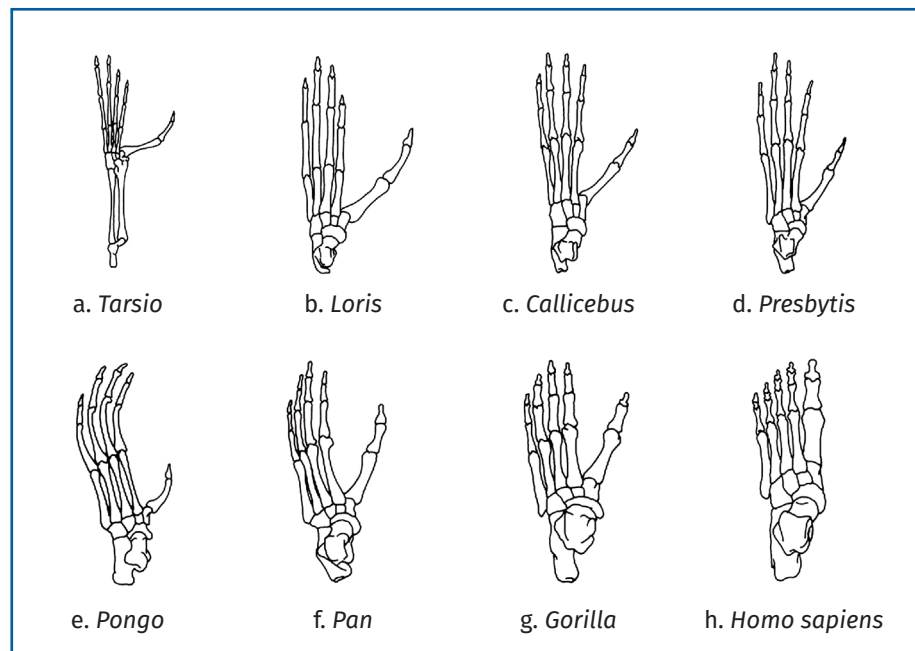


Figura 5. Visión dorsal comparativa del pie de algunos primates. En el dibujo puede verse el grado de divergencia del *hallux* a partir de la primera articulación tarsometatarsiana. a: *Tarsio* (35 MA); b: *Loris* (23 MA) – *Prosimii*; c: *Callicebus* (20 MA); d: *Presbytis* (15 MA) – Simios; e: *Pongo* (10-8 MA); f: *Pan* (10-8 MA); g: *Gorilla* (10-8 MA) – *Pongidae*; h: *Homo sapiens* (300.000 a). Modificado de Morton, 1924⁽¹⁷⁾. Cronología adaptada de Fleajgle, 1988⁽¹⁸⁾.

palmente durante la segunda fase de la marcha bípeda⁽²⁰⁾.

La 1.^a ATMT es relativamente plana en comparación con sus antecesores, lo que demuestra un primer radio aducido.

Entre los 2,0 y los 1,8 MA, en África y Europa, hace su aparición en el escenario el *Homo erectus*; las características del pie cambian de una forma bastante radical y se centran en la absorción del peso del cuerpo. Las articulaciones del mediotarso y del complejo subtalar, como consecuencia, pasan a ser articulaciones de amortiguación, perdiendo por ello gran parte de su capacidad móvil intrínseca.

La morfología de la 1.^a ATMT pierde cualquier tipo de funcionalidad móvil intrínseca, derivando hacia una articulación cóncavo-convexa de alto radio, es decir, con una curva muy plana. Dicha característica se incrementa con la aparición del *Homo sapiens* hace algo más de 300.000 años en el norte de África. Su pie muestra la morfología moderna, con la presencia de los arcos medial y transverso totalmente desarrollados. No obstante, aun en

este nivel tan próximo a nosotros, algunas especies como el *Homo neanderthalensis* muestran caracteres atávicos o regresivos, por lo que durante un tiempo se los denominó “pie ancestral”.

Como conclusión, puede deducirse que el CM y la 1.^a ATMT se han ido modificando a través de los tiempos para adaptarse a los cambios medioambientales y ser lo más funcionales posible. Los primitivos primates tenían una 1.^a ATMT plana, semejante a la que tenemos nosotros, posteriormente el *hallux* fue progresivamente haciéndose divergente y aprehensor, adquiriendo una forma cóncavo-convexa, para poder desplazarse por los árboles (braquiación). Una vez se consigue la bipedestación y la postura erecta, el *hallux* pierde la abducción o separación y la articulación de nuevo se hace plana. Esta evolución de la 1.^a ATMT no ha sido pues en forma lineal, sino en mosaico.

Responsabilidades éticas

Protección de personas y animales. Los autores declaran que para esta investigación no se han realizado experimentos en seres humanos ni en animales.

Confidencialidad de los datos. Los autores declaran que han seguido los protocolos de su centro de trabajo sobre la publicación de datos de pacientes.

Derecho a la privacidad y consentimiento informado. Los autores declaran que en este artículo no aparecen datos de pacientes.

Financiación. Los autores declaran que este trabajo no ha sido financiado.

Conflicto de intereses. Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Bibliografía

1. Viladot R, Armentano N, Isidro A. Evolución del pie humano. En: González Casanova JC, Viladot Pericé R. Notas con buen pie y otros relatos. Sevilla: Ed. Punto Rojo Libros S. L.; 2019. p. 113-36.
2. Jones FW. The ancestry of man. Doulas Price Memorial Lecture, No. 3, Brisbane: R. G. Gilles & Co.; 1923.
3. Schaeffer B. The morphological and functional evolution of the tarsus in Amphibians and Reptiles. Bull Am Mus Nat Hist. 1941;78:395-472.
4. Lewis OJ. The homologies of the mammalian tarsal bones. J Anat Lond. 1964;98:195-208.
5. Isidro A, Vázquez MT. Phylogenetic and ontogenetic parallelism on talo-calcaneal superposition. The Foot. 2006;16(1):1-15.
6. Jenkins FA, Parrington FR. The postcranial skeletons of the Triassic mammals Eozostrodon, Megazostrodon and Erythrotherium. Phil Trans Roy Soc London. 1976;B273:387-431.
7. Szalay FS, Drawhorn G. Evolution and diversification of the Archodonta in an arboreal milieu. En: Luckett WP (ed.). Comparative biology and evolutionary relationships of the three-shrews. NY: Plenum Press; 1980. pp. 133-69.
8. Lewis OJ. The evolution of the hallucial tarso-metatarsal joint of the Anthropeida. Am J Physic Anthropol. 1972;37:13-34.
9. Gebo DL, Dagosto M, Rose KD. Foot morphology and evolution of the Early Eocene Cantius. Am J Phys Anthropol. 1991;86:51-73.
10. Moorjani P, Amorim CE, Arndt PF, Przeworski M. Variation in the molecular clock of primates. Proc Natl Acad Sci U S A. 2016 Sep 20;113(38):10607-12.
11. Latimer B, Lovejoy CO. Hallucal tarsometatarsal joint in Australopithecus africanus. Am J Phys Anthropol. 1990;82:125-33.
12. Isidro A, Gonzalez-Casanova JC. A glimpse into the evolution of the hallucial tarso-metatarsal joint. Foot Ankle Surg. 2002;8:169-74.
13. Lovejoy CO, Latimer B, Suwa G, Asfaw B, White TD. Combining prehension and propulsion: the foot of Ardipithecus ramidus. Science. 2009 Oct 2;326(5949):72e1-8.
14. Gill CM, Bredella MA, DeSilva JM. Skeletal development of hallucal tarsometatarsal joint curvature and angulation in extant apes and modern humans. J Hum Evol. 2015;88:137-45.
15. Latimer B, Lovejoy CO, Johanson D, Coppens Y. Hominid tarsal, metatarsal and phalangeal bones recovered from the Hadar Formation: 1974-1977 collection. Am J Phys Anthropol. 1982;57:701-19.
16. Isidro A. Bipedestación. Cronología, causas y adaptaciones morfomecánicas. Barcelona: JIMS Ed.; 1992.
17. Morton DJ. Evolution of the human foot: II. Am J Phys Anthropol. 1924;7:1-52.
18. Fleagle JG. Primate. Adaptation & Evolution. Academic Press; 1988.
19. Sarrafian SK. Anatomy of the foot and ankle. Philadelphia: Lippincott; 1983.
20. McNutt EJ, Claxton AG, Carlson KJ. Revisiting the peroneal trochlea of the StW 352 calcaneus. S Afr J Sci. 2017;113:1-5.