

# EL PROCESO DE LA SUPERPOSICIÓN DEL ASTRÁGALO Y EL CALCÁNEO. FILOGENIA Y ONTOGENIA

\* SERV. C.O.T. HOSPITAL SAGRAT COR / BARCELONA  
UNITAT D'ANTROPOLOGÍA. FAC. CIENCIAS. U.A. BARCELONA  
\*\* DPTO. CIENCIAS MORFOLÓGICAS 1. U.C. MADRID  
\*\*\* MUSEO DE ZOOLOGÍA DE BARCELONA

A. ISIDRO \*  
T. VÁZQUEZ \*\*  
G. MASSÓ \*\*\*

---

## RESUMEN

*El proceso de superposición del astrágalo y del calcáneo es uno de los puntos más importantes en la transformación del pie reptil (primitivo) en pie mamífero (moderno). Este fenómeno se desarrolló en determinadas familias de Reptiles Mamíferoides y Mamíferos Transicionales durante la Era Mesozoica y representa una vía alternativa al desarrollo morfológico del pie del resto de reptiles dominantes (Dinosaurios). El fenómeno de la superposición talocalcánea aparece durante el período embrionario del ser humano y finaliza en las primeras fases del período fetal del mismo.*

*Este trabajo pretende demostrar los paralelismos entre la evolución filogénica y la evolución ontogénica de dicho fenómeno.*

## SUMMARY

*One of the most important steps on foot evolution, from a reptile foot (arcaic) into a mammalian foot (modern), was the talus-calcaneous superposition. This morphological change in the foot architecture appears and evolves over the Mesozoic Era in certain families of Mammal-like Reptiles and the Transitional Mammals. This change in the foot signified an alternative way different from those that shows dinosaurs and other reptile foot. In man, this anatomic modification, rise deep in the embryonic period and evolve just to the initial phases of the foetal periode.*

*This study is based on the analysis of the parallellisms beetwen the phylogeny side-by-side to its ontogeny.*

## INTRODUCCIÓN

A finales de la Era Paleozoica y durante la Era Mesozoica, una serie de importantes cambios evolutivos dieron lugar a la transformación del pie reptil o primitivo en un pie mamífero o moderno. La base de estos cambios fueron la reestructuración morfo-mecánica de los complejos articulares talocrural, subtalar y medio-tarsiano, con el objetivo de lograr un pie más móvil y con capacidad de prensión (grasp-foot). (Lewis, 1983).

Dicho cambio evolutivo queda enmarcado en el contexto de una adaptación global del esqueleto postcranial y, principalmente, del apendicular (tren anterior y posterior) como consecuencia indirecta de un cambio geoclimático que modificó substancialmente el ecosistema de nuestro planeta. Los

cambios que vamos a analizar tuvieron lugar en los denominados Reptiles Mamíferoides y en los Mamíferos Transicionales y abarcan un largo período de tiempo que discurre entre el Pérmico inferior hace unos 290 millones de años hasta el Cretácico medio hace unos 80 millones de años. Durante este lapso de tiempo de 200 millones de años nuestro planeta cambió radicalmente de fisonomía desde un solo supercontinente, Pangea, en el Carbonífero y Pérmico, hasta un completo fraccionamiento de las masas continentales en el Cretácico.

El pie reptil o primitivo está diseñado para ejercer de fulcro en una extremidad lateralizada y en semi-flexión mediante el cual los reptiles realizan su marcha (sprawling gait), en el punto culminante de la evolución hacia un pie mamíferoide o moderno, las extremidades se vuelven columnares mediali-

zándose y acercándose progresivamente al centro de gravedad del cuerpo, fenómeno que también está presente en otros reptiles como es el caso de los grandes saurios (*Ornithischia* y *Saurischia*) que conforman el grupo de los denominados Dinosaurios.

Un grupo especial de reptiles mamiferoides, los Therápsidos, iniciaron un cambio crucial en su retropié para convertirlo en un pie moderno mediante dos principales mecanismos adaptativos: en primer lugar se esboza la superposición del talus y del calcáneo y en segundo lugar la articulación entre la fibula y el retropié pierde progresivamente su capacidad de carga (Schaeffer, 1941).

En la actualidad algunos de estos estadios primitivos se pueden aún observar en los Monotremas o Prototheria (*Ornitorrinco* y *Equidna*), en estos animales la situación de los huesos del retropié, talus y calcáneo se disponen lateralmente, característica plesiomórfica muy similar a la que debieron mostrar algunos de nuestros ancestros hace unos 250 Ma. No obstante, los restos fósiles más antiguos pertenecientes a este orden se sitúan en el Cretácico inferior (110 Ma.) de Queensland (Australia) con la especie *Steropodon galmani* (Archer et al, 1985), mientras que a principios del Paleoceno (62 Ma.) aparecen restos fósiles en la Patagonia argentina (*Monotrematum sudamericum*). (Pascual et al, 1992). Su área de distribución actual se circunscribe a Australia, Tasmania y Nueva Guinea y están en un grave peligro de extinción. Las características anatómicas diferenciales más importantes con el resto de mamíferos son: una piel salpicada con pequeñas prominencias córneas consideradas restos de escamas reptilianas; placas córneas en lugar de dientes; carencia de cuerdas vocales; son ovíparos y carecen de placenta; unas glándulas mamarias que no terminan en pezones sino que lo hacen en poros mamarios situados a ambos lados del abdomen de las hembras; un pene fijo a la pared abdominal; unos órganos excretores, órganos genitales y un sistema digestivo que desembocan en una única cavidad llamada cloaca (de ahí su nombre de Monotremata) y finalmente el no poseer una regulación corporal como la del resto de mamíferos. Por lo que respecta al sistema esquelético sus principales características diferenciales son: en el cráneo son de destacar los procesos maxiliares ascendentes y la falta de arcos cigomáticos; cintura escapular con una estructura única y muy arcaica formada por un ancho esternón, amplias escápulas y robustas clavículas así como la presencia de los huesos coracoides y epicoracoides grandes e independientes; cintura pelviana con la presencia de un par de huesos marsupiales o prepubianos; extremidades cortas y

robustas terminadas en 5 dedos provistos de garras. Por último, por lo que al pie se refiere, es de destacar la lateralización de los huesos del retropié y la presencia de un hueso sesamoideo sobre el que asienta un espolón córneo hueco (en los machos), por el cual, en época de apareamiento, es segregado un veneno que fluye desde una glándula crural (Augee & Gooden, 1993 / Grant, 1995).

La superposición del talus y del calcáneo en el ser humano se inicia durante el período embrionario y termina al inicio del período fetal. El complejo articular subastragalino está integrado por la articulación posterior o astrágalo-calcánea (*articulatio talocalcanearis*) y la anterior o astrágalo-calcáneo-escafoidea (*articulatio talocalcaneonavicularis*). En el momento que se plantea la necesidad de una descripción detallada de este conjunto articular, revisando textos clásicos de Anatomía Humana comienzan a surgir divergencias; de hecho, éste fue uno de los motivos que ya en 1896 impulsó a Barclay-Smith a realizar un estudio exhaustivo de la articulación astragalocalcáneo-navicular en meticulosas disecciones procedentes de cadáveres frescos. A partir de este momento una notable cantidad de autores han centrado sus estudios sobre este complejo articular con el objetivo de establecer su importancia funcional. No obstante, una gran mayoría de estos autores, optaron por hacer un estudio clásico de desarrollo embrionario con objeto de explicar la etiopatogenia del pie equino-varo congénito. La utilización de las técnicas clásicas de procesamiento de embriones: inclusión en parafina, tinción y seriación de cortes, han llevado a la obtención de resultados a menudo contradictorios en cuanto al momento preciso en que se produce la ascensión del astrágalo sobre el calcáneo.

El objetivo de este trabajo es demostrar el importante grado de paralelismo que hay entre la evolución filogenética y la evolución ontogenética del mecanismo de superposición del talus y el calcáneo, sólo esbozado con anterioridad (Isidro et al, 1998).

## MATERIAL Y MÉTODOS

Para este trabajo han sido utilizados 3 diferentes fuentes: paleontológicas, zoológicas y embriológicas.

### A) Material Paleontológico:

Han sido revisados los talus y calcáneos de una seriación evolutiva que comienza en los peces transicionales y llega hasta los primeros mamíferos transicionales (Tabla 1). Los ejemplares han sido

Tabla 1. PALEONTOLOGÍA

Género	Grupo	Pieza	Período	Edad en M. años
<i>Eusthenopteron</i>	Pez transicional	OR	Devónico med.	400
<i>Acanthostega</i>	Anf/Early tetrapod	OR	Devónico sup.	360
<i>Eyrops</i>	Anf/Early tetrapod	Cast	Carbonífero inf.	330
<i>Seymouria</i>	Antracosaurio	Cast	Carbonífero sup.	300
<i>Euparkeria</i>	Arcosaurio	OR	Pérmico sup.	250
<i>Dimetrodon</i>	Reptil mamiferoide primitivo	OR	Pérmico inf.	280
<i>Lycaenops</i>	Reptil mamiferoide avanzado	Cast	Pérmico sup.	260
<i>Bauria</i>	Reptil mamiferoide avanzado	Cast	Pérmico sup.	250
<i>Diademodon</i>	Reptil memiferoide avanzado	OR	Triásico inf.	240
<i>Cynognathus</i>	Reptil memiferoide avanzado	OR	Triásico inf.	210
<i>Eozostrodon</i>	Mamífero transicional	OR	Triásico sup.	200
<i>Asyorictes</i>	Mamífero placentado	Ref	Cretácico med.	130
<i>Zalambdalestes</i>	Mamífero placentado	Ref	Cretácico sup.	75

OR: original / Cast: molde / Ref: ref. bibliog.

estudiados «in situ» y pertenecen a las colecciones del University Museum of Cambridge y a la Universidad de Witwatersrand en Johannesburg / RSA.

En estos ejemplares se han analizado las superficies articulares, cuando estaban presentes, y su situación tridimensional para valorar el grado de superposición entre talus y calcáneo.

### B) Material Zoológico:

Han sido estudiados un total de 5 pies de Monotremas (Prototheria), de los cuales 3 corresponden al género equidna (*Tachyglossus aculeatus*) y 2 al género ornitorrinco (*Ornitorhynchus annatinus*). Los ejemplares estudiados pertenecen a las colecciones del Museo de Zoología de Barcelona y al University Museum of Cambridge. En algunos ejemplares se ha procedido a un examen radiológico.

### C) Material Embriológico:

Han sido utilizados embriones y fetos humanos pertenecientes a la colección del Dpto. de Ciencias Morfológicas 1 de la U.C.M., de edades comprendidas entre los 33 días y las 10,5 semanas (7 a 55 mm. V.C.). Estos especímenes han sido procesados según técnicas habituales de laboratorio y cortados seriadamente en los tres planos del espacio a espesores variables entre 5 y 14 micras. Las tinciones realizadas han sido las siguientes: Hematoxilina-Eosina (de Harris y de Carazzi), Azán, Vof y Bielchowsky, para su estudio y fotografía con micros-

copía óptica. Asimismo, para corroborar los resultados obtenidos ha sido utilizado un reconstructor tridimensional Kheops 3-D<sup>®</sup> instalado en un sistema informático Unix<sup>®</sup>.

### DISCUSIÓN

El tránsito de la vida acuática a la terrestre fue un paso cualitativo crucial para el desarrollo de un nuevo concepto morfológico y fisiológico en los seres vivos.

Los largos períodos de sequía que tuvieron lugar durante los períodos Silúrico y Devónico (entre los 440 y los 340 Ma.), sirvieron de catalizador para la adaptación de algunos peces a la vida en la interfase agua/tierra. Tales peces desarrollaron entre otros unos cambios morfológicos en las aletas latero-cefálicas y las pélvico-radiadas que las transformarían progresivamente en una extremidad anterior o cefálica y una posterior o caudal. Para anatomistas de finales del siglo XIX, como en el caso de Wiedersheim en 1892, el fenómeno de la Seriación Factral y su posterior transformación en el Quirídio Pentadáctilo, mediante un mecanismo de fragmentación global seguida de una posterior reducción numérica de predominio proximal, se convertirían en la clave hipotética para la formación de una extremidad pentadáctila y tetrápoda. Este fenómeno morfológico se aprecia en algunos peces Rhipidiformes, principalmente en *Eusthenopteron* del Devónico medio (400 Ma.) en el que se

puede observar en su aleta pélvico-radiada la presencia de un os fibulare, un os intermedium y una serie de huesos denominados pre-axiales 1, 2 y 3, los cuales forman el esbozo de un futuro tarso posterior (Andrews & Westoll, 1970a / Jarvik, 1980) (Fig. 1).

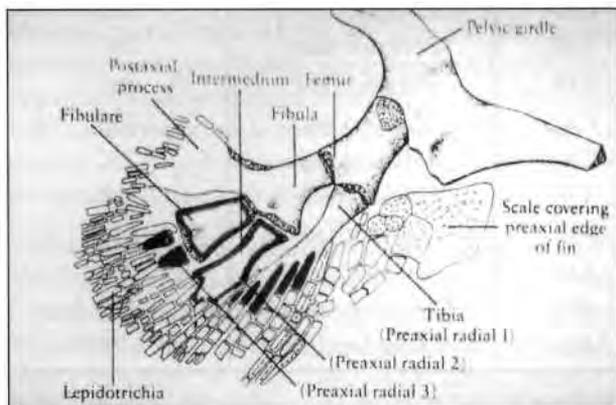


Fig. 1. Esquema de la aleta pélvico-radiada de *Eusthenopteron* (Pez Rhipidistian), donde se observa la estructura primigenia de una extremidad inferior (tomado de Andrews & Westoll, 1970a).

En el embrión humano de 7 a 9 mm. CR. (Estadio 15) correspondiente a 33 días de gestación, aparece un esbozo de extremidad inferior en forma de aleta, al igual que en los peces rhipidiformes; existe a este nivel un ligero retraso en la diferenciación del mesénquima del futuro pie en relación al resto de la extremidad inferior la cual, por otro lado, presenta una semana de retraso con respecto a la extremidad superior (Olivier, 1962).

La aparición de los primeros tetrápodos E.T. (Early Tetrapods) coincide con la irrupción de los primitivos anfibios (del tipo embolomerii); en este estadio evolutivo el extremo distal de la extremidad caudal, el pie, desarrolla una serie de adaptaciones morfomecánicas en base a su locomoción en un substrato más o menos sólido o, posteriormente, en suelo firme. No obstante, tras el exhaustivo análisis morfológico de los primitivos anfibios, algunos de los más cualificados especialistas en el Devónico y su fauna como Hans Bjerring del Swedish Museum of Natural History de Estocolmo y Jenny Clack del Cambridge University Museum of Zoology, afirman que los primeros tetrápodos jamás pisaron suelo firme sino que se movían en aguas someras con profusa vegetación acuática progresando mediante sus extremidades y su cola (Westenberg, 1999). Probablemente el primer anfibio que «desembarcó» en suelo firme fue *Hynnerpeton* del Devónico de Pennsylvania descubierto en 1993.

Los E.T. muestran una convergencia de todos los elementos tarsales hacia la fibula, a excepción de aquellos que se encuentran en contacto directo con la tibia. Para algunos autores (Gregory & Raven, 1941) este sería un claro carácter plesiomórfico o primitivo derivado directamente de una similar disposición morfológica (la de la totalidad de los radiales a excepción del primer preaxial hacia la zona fibular), que muestran los peces rhipidiformes.

En este nivel evolutivo, existe un ligero paralelismo ontogénico que se centra en la formación de un birradio en la EE.II, uno pre-axial (1.º y 2.º radios) y otro más grande, el post-axial (3.º y 4.º radios) dependientes, como en los rhipidiformes, del pie fibular.

Por lo que respecta al estudio de ejemplares concretos pertenecientes a esta fase importantísima de la evolución del pie hemos de hacer referencia al estudio de las extremidades en *Ichthyostega* (Jarvik, 1952), probablemente uno de los anfibios y tetrápodos más primitivos del Devónico sup. de Groenlandia (360 Ma.), así como de *Trematops milleri* (Schaeffer, 1941) y *Eyrops megacephalus* del Carbonífero inf. En estos ejemplares el tarso está formado por los huesos fibulare, intercentrum, tibiale, de tres a cinco centrales y cinco tarsales (Fig. 2). Para la mayoría de autores el os fibulare se fusionará con uno o dos huesos centrales y dará lugar al calcáneo, por lo que a la formación del talus primitivo (distinta a la conformación que muestra el pie mamífero) no ha habido tanta uniformidad de pareceres (Gegenbaur, 1876; Williston, 1925 vs Baur, 1888; Schmalhausen, 1908b; Jaekel, 1909; Watson, 1913b; Broom, 1921; Dollo, 1929; Romer, 1933; Holmgren,



Fig. 2. Pie de *Eyrops megacephalus* (molde, Cambridge University Museum of Zoology). Anfibio y tetrápodo primitivo. En la primera hilera del tarso se puede observar al os tibiale y al centralia 1 en contacto con la tibia (a la derecha de la imagen) y al os intercentrum y os fibulare en contacto con la fibula.

1933, todos ellos citados en Schaeffer, 1941) optándose finalmente por una fusión del os tibiale, os intercentrum y un número variable de huesos centrales. Algunas de estas características morfológicas pueden ser apreciadas en los pies de anfibios actuales (Apuros) como es el caso de *Salamandra fastuosa* (Fig. 3). Los huesos tarsales, aunque en contacto, en ningún caso están unidos por superficies articulares.

En el embrión humano de 11 a 14 mm. CR. (Estadío 17) correspondiente a  $41 \pm 2$  días de gestación aparecen en las bases de los radios del quirúrdio los esbozos del talus en situación pre-axial y del calcáneo en situación post-axial, no encontrándose delimitación alguna entre los huesos tarsianos. Por lo cual en el embrión humano no existe la presencia de varios huesos que se pueden fusionar para conformar el futuro tarso proximal. En una fase más avanzada, sobre los 13 a 17 mm. CR. (Estadío 17/18) correspondiente a  $44 \pm 2$  días de gestación, los esbozos de talus y de calcáneo muestran una forma cuadrada y una disposición lateral.

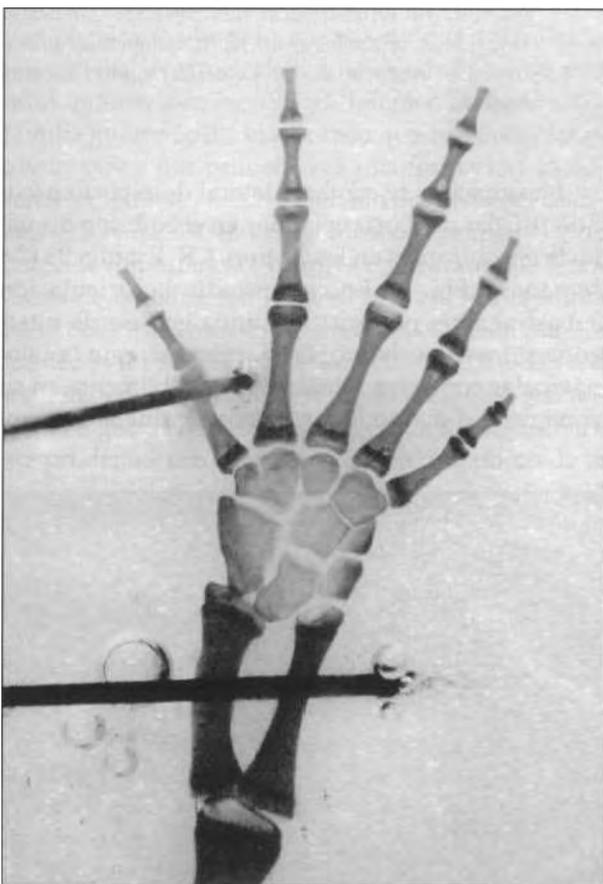


Fig. 3. Transparentación del pie de una salamandra *Salamandra fastuosa* (gentileza del Dr. J.E. González / C.S.I.C. Madrid). En la primera línea del tarso se aprecia al os tibiale, os intercentrum y os fibulare, mientras que todos los centralia ya se han distalizado.

Con la aparición de los reptiles Arcosaurios (Cotylosaurios), el tarso posterior adopta una fórmula cuantitativa moderna. Talus y calcáneo, formados como hemos visto de la fusión y delección de determinados huesos próximo-tarsianos, son los huesos más voluminosos en estos tetrápodos primitivos.

Entre los 24 y los 25 mm. CR. (Estadío 22), el embrión humano de 7,5 semanas de gestación (sdg) muestra una completa lateralización y una articulación entre la fíbula y el calcáneo (Fig. 4).

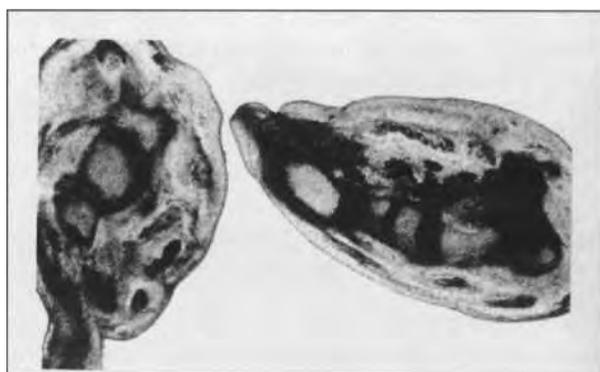


Fig. 4. Corte del pie de un embrión humano de 25 mm. CR. correspondiente a 7,5 semanas de gestación y al Estadío 22 (A4 121. 1 y 2). La lateralización del talus y del calcáneo es completa pero asimétrica. Se puede apreciar el contacto entre el calcáneo y la fíbula.

Existe una excepción significativa a este modelo de disposición anatómica en el retropié y es la que muestra el tarso de *Seymouria baylorensis*, un espécimen muy primitivo de suborden de los Anthracosaurios y datado en el Carbonífero sup. (300 Ma.). En este género aún es posible observar tres elementos proximales en la primera línea del tarso (fibulare, intermedium y tibiale) (White, 1939). Por contraposición, y también perteneciente a esta misma familia, el tarso de *Labidosaurus* representaría el ancestro «ideal» para los futuros tarsos de animales más evolucionados como los pelycosauros, entre otros, que darán inicio a la línea filogenética que finaliza en los mamíferos (Schaeffer, 1941). Su tarso está formado por un talus bien desarrollado de disposición lateral a un calcáneo que no se encuentra en el ejemplar fósil.

Un paso significativo en la evolución del tarso posterior lo muestran algunos reptiles Arcosaurios Primitivos y en especial los Thecodontos como el de *Chasmatosaurus* y, principalmente, *Euparkeria* del Pérmico sup. de Sudáfrica y el Triásico inf. de China, el cual puede ser considerado como el predecesor de los futuros tarsos de reptiles modernos como pterosaurios

ríos, cocodrilos, dinosaurios y aves. A este nivel evolutivo y en contraste con otros miembros más primitivos (diápsidos), el talus y el calcáneo articulan por primera vez mediante una línea cóncavo/convexa tipo charnela. Para Brinkman (Brinkman, 1979) esta nueva articulación es necesaria para mantener el contacto entre el calcáneo y el tarso distal cuando la EE.II adopta una postura erguida, en este sentido posiblemente *Euparkeria* sea el primer animal de locomoción bípeda ocasional en el registro fósil; a favor de esta suposición cabría destacar la particularidad de que las extremidades posteriores son significativamente más largas que las anteriores quedando inmersas dentro del rango de los actuales lagartos bípedos como el basilisco (Carroll, 1976a).

No obstante la línea evolutiva que conducirá a un tarso posterior de tipo moderno se encontraba en una rama paralela de la evolución de los primeros reptiles y diverge, en su conjunto, del tronco evolutivo principal de los reptiles.

Los más primitivos ancestros de los mamíferos aparecen en el inicio del Pennsylvaniense de Nova Scotia (correspondiente al Carbonífero medio) con el género *Hylonomus* (Carroll, 1964). En palabras de este mismo autor «nosotros estamos en condiciones de trazar paso a paso con bastante exactitud la transformación que abarca un período de 150 millones de años desde el pequeño reptil cubierto de escamas y de sangre fría hasta el pequeño mamífero de pelo y sangre caliente» *sic*.

Estos Reptiles Mamíferoides Primitivos (Early Mammal-like Reptiles) se dividen en dos órdenes sucesivos *Pelycosauria* y *Therapsida* y se desarrollan desde el Pennsylvaniense inf. hace 290 Ma. hasta el Jurásico medio en torno a los 150 Ma.

La familia más importante entre los reptiles pelycosaurios es la *Sphenacodontidae* y el género más característico corresponde a *Dimetrodon* del Pérmico inf. (280 Ma.). La morfología exhaustiva del tarso de los pelycosaurios se debe a la descripción de los dos géneros más importantes, *Varanosaurus* y *Dimetrodon*, por parte de Romer del American Museum of Natural History (N.Y.) (Romer & Price, 1940). En estos animales el tarso está formado por talus y calcáneo, 2 centralia y 5 tarsalia. El talus presenta una forma que recuerda la letra L, articulando la porción vertical proximalmente con la fíbula, mientras que la porción horizontal lo hace con la tibia mediante una superficie redondeada, la cual ha sufrido ya una migración articular de medial hacia dorsal (futura troclea talar); esta característica es diferente a la que presentan géneros más primitivos de esta misma

familia como *Ophiacodon* aunque, por otro lado, dicho fenómeno se puede observar ya en el tarso de *Labidosaurus*. Todo ello nos demuestra que la evolución no ha sido nunca una función lineal en el tiempo. El calcáneo de estos reptiles presenta una forma ovoidea y plana comprimida dorsoventralmente. La presencia de un contacto latero-lateral entre talus y calcáneo es muy evidente (Fig. 5).



Fig. 5. Visión craneal de talus (a la izquierda, de menor tamaño) y calcáneo (mayor y de forma ovoidea) pertenecientes al pelycosaurio *Dimetrodon* (DMSWR33, Cambridge Univ. Mus. of Zoology) un reptil mamíferoide primitivo. La presencia de contacto latero-lateral es muy evidente.

La situación de contacto lateral de aspecto pseudo-articular del tarso posterior en el embrión humano la encontramos en los 27 mm. CR. Estadío 23 (7,5 semanas) (Fig. 6). En este estadío la articulación subastragalina posterior continúa en fase de interzona primaria u homogénea, mientras que la talonavicular comienza a teñirse más débilmente en su zona central dando lugar a la denominada interzo-

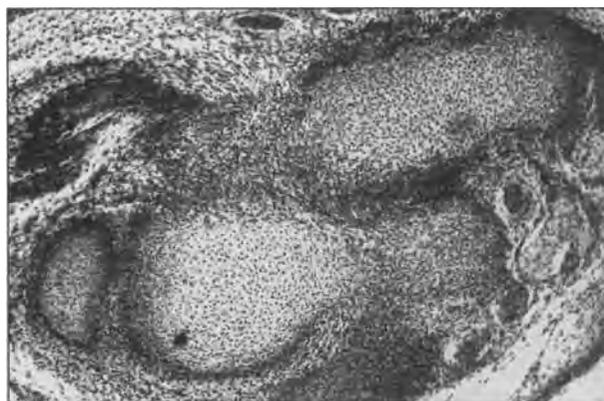


Fig. 6. Retropié de un embrión humano de 27 mm. RC. correspondiente a 7,5 semanas de gestación (C27-120 3,1). En la zona superior se encuentra el talus y el navicular, en la zona inferior izquierda el calcáneo. Se puede observar ya un contacto entre talus y calcáneo.

na trilineal lo cual demuestra que, aunque es la art. talocalcánea la que se desarrolla en primer lugar como está descrito por autores clásicos (Hesser, 1926), es la porción talonavicular de la art. subastragalina anterior o distal la que adquiere primeramente los caracteres propios de una cavidad articular. Por este motivo, el hecho de que se considere habitualmente la art. talo-calcáneo-navicular como un complejo articular único (Testut & Latarjet, 1975), aunque justificable desde el punto de vista funcional, no lo es desde el punto de vista embriológico.

A los más evolucionados filogénicamente de entre los reptiles therápsidos se les denomina Reptiles Mamíferoides Avanzados (Advanced Mammal-like Reptiles). A finales del Pérmico sup. de Sudáfrica (280 Ma.) hace su irrupción un grupo de carnívoros, los *Gorgonopsia*, cuyo esqueleto es conocido principalmente por el género *Lycaenops*. Su talus muestra una forma cuadrada siendo perfectamente redondeada en su zona más dorsal para articularse con tibia y fíbula. Para Schaeffer (Schaeffer, 1941), el talus desborda lateralmente en una forma muy sutil al calcáneo mediante una prolongación proximal, mientras que el calcáneo hace lo mismo aunque más distalmente; dicha característica no es compartida por otros autores (Broom, 1930a). También incluido en la familia gorgonopsia, el calcáneo que presenta *Hiposauros* posee por primera vez una formación anatómica compatible con un tubérculo posterior del calcáneo (Boonstra, 1934). En los mismos ejemplares y de parecida importancia evolutiva encontramos el fenómeno de la reducción numérica de las falanges que en el caso de *Lycaenops* se sitúa del siguiente modo: los dedos 1.º, 2.º y 5.º poseen una fórmula moderna o mamífera mientras que el 3.º dedo presenta aún cuatro falanges y el 4.º cinco falanges. La duda nos hace ser prudentes antes de decir que en este punto de la evolución del pie therápsido se insinúa el inicio de la superposición entre talus y calcáneo, lo que no hay lugar a dudas es que el tubérculo posterior del calcáneo aparece con bastante antelación respecto al fenómeno de la superposición talo-calcánea. En las piezas estudiadas por desgracia están montadas y es muy difícil su identificación (Fig. 7).

Paralelamente, en cortes sagitales de un feto humano de 32 mm. VC. ( 8,5 semanas), se puede observar ya como la art. talo-calcánea se encuentra en fase de interfase trilineal adquiriendo un aspecto muy similar al de la art. talo-navicular. En este momento se inicia la rotación entre el talus y el calcáneo (Fig. 8). No obstante en algunos trabajos (Puerta, 1997) se da como cronología del inicio sustentacular la 8.a semana correspondiendo a un embrión en sus últimos estadios, 22 y 23.



Fig. 7. Molde del pie del gorgonopsia *Lycaenops* (DMSR94. Cambridge Univ. Mus. of Zoology) un miembro inicial de los reptiles mamíferoides avanzados. Obsérvese la línea cóncavo-convexa articular entre talus y calcáneo.

Durante el Pérmico sup. de Rusia y Sudáfrica, aparecen dos grupos avanzados de reptiles therápsidos: *Therocephalia* y *Cynodontia*.

Los therocéfalos forman un amplio grupo en los que se incluyen pequeños insectívoros, carnívoros de talla media y un grupo importante de hervíboros (entre ellos los *Bauriidae*).

Existe un paso cualitativo muy importante entre el pie therocéphalo y el pie mamífero centrado en el grado de superposición entre talus y calcáneo. Representando esta inflexión el eslabón final en la evolución desde el pie reptil hasta el pie mamífero.

Este podría ser el caso del hervíboro *Bauria* cuyo tarso fue descrito en los años 30 (Broom, 1937 y Boonstra, 1938), presentando como característica importante la presencia de un proceso anteromedial que se prolonga por debajo de la parte más posterior del tercio distal del talus siendo considerado como el primer sustentaculum tali propiamente dicho (Fig. 9) (Schaeffer, 1941). En esta

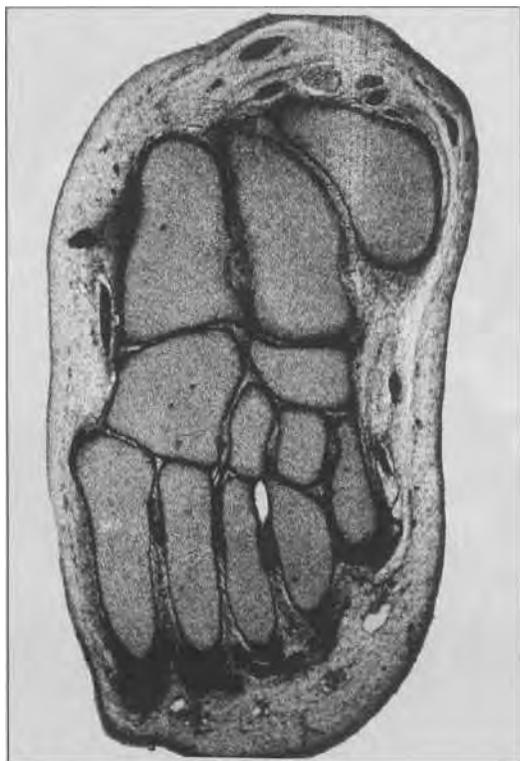


Fig. 8. Corte transversal del pie de un feto humano de 32 mm. VC., correspondiente a 8 semanas de gestación (CB32 2,3). En este momento se inicia la rotación entre talus y calcáneo.

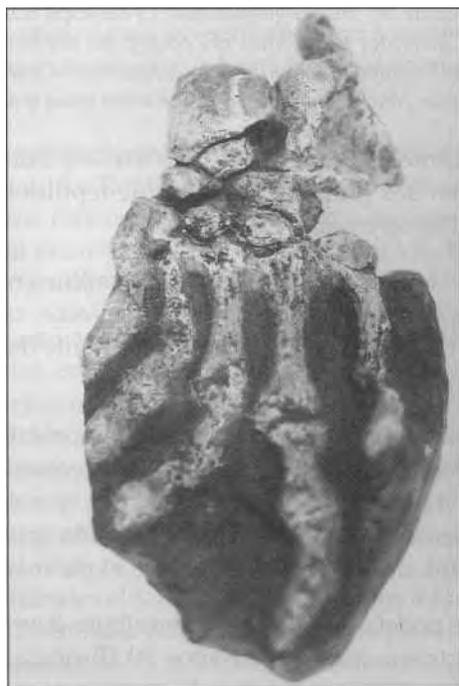


Fig. 9. Molde del pie del therocéfalo *Bauria cynops* (DMSWR483. Cambridge Univ. Mus. of Zoology), miembro algo más evolucionado dentro de los reptiles mamiferoides avanzados. Se puede apreciar un inicio de acabalgamiento del talus y del calcáneo que presentan, en su conjunto, una morfología más moderna.

misma familia cabe destacar por su minuciosidad la descripción de los huesos del tarso y su mecánica articular de *Regiasaurus jacobí* (Kemp, 1978) de la Formación Karroo de Sudáfrica del Triásico inf. En este ejemplar es notable la presencia de dos facetas articulares en el calcáneo, la más distal de ellas con una ligera convexidad antero-dorsal (Sustetaculum tali para algunos autores). Las hipótesis biomecánicas a través del análisis de las superficies articulares del tarso posterior de *Regiasaurus* basadas en la presencia de dos articulaciones bien diferenciadas entre el talus y el calcáneo, la presencia de un canal tarsiano y la correlación morfo-dinámica entre los pares tibia/talus y fíbula /calcáneo hacen sospechar un cierto grado de rotación entre los dos huesos tarsianos (Kemp, 1978). A este nivel el grado de superposición entre el talus y calcáneo lo situaríamos en torno al 25%.

En el feto humano de 34 mm. correspondiente a 8 sdg. podemos observar un grado de superposición talo-calcánea muy similar (Fig. 10).



Fig. 10. Corte sagital de un retropié de feto humano de 34 mm. VC. correspondiente a 8 semanas de gestación. A la derecha de la zona insercional del músculo pedio se aprecia el sustentaculum tali que cubre aproximadamente el 25% del calcáneo proximal.

A principios del Triásico *Gorgonopsia* y *Therocephalia* son reemplazados por *Cynodontia*. Estos avanzados reptiles-mamiferoides muestran significativas similitudes morfológicas con los mamíferos. Un ejemplo tipo de los primeros cynodontos lo encontramos en *Thrinaxodon* cuyo esqueleto post-craneal ha sido estudiado (Jenkins, 1971 / Crompton & Jenkins, 1979). En vida, el aspecto debió de ser bastante similar al de los actuales mustélidos con extremidades cortas y plenamente plantígradas. En este género hemos de constatar la presencia de un tubérculo calcáneo (tuber calcis) plenamente desarrollado (presente en menor grado en therápsidos más primitivos como *Lycaenops* y *Bauria*) y

representaría la capacidad de flexión plantar en un pie plantígrado a través de la palanca del complejo tricípital sural. El significativo grado de superposición entre talus y calcáneo (en torno al 50% para Jenkins, 1970b) hace que el efecto de palanca del tríceps no sólo actúe únicamente sobre el calcáneo sino que también, parcialmente, lo haga sobre el talus. Estas condiciones morfo-mecánicas se ven con mayor relevancia en los cynodontos más avanzados como es el caso de *Cynognathus* de finales de Triásico inf. de Sudáfrica (250 Ma.) o, el de *Diademodon* del Triásico medio de China, África del Este y Sudáfrica (230 Ma.) (Fig. 11).



Fig. 11. Calcáneo (visión dorsal) del cynodonto *Diademodon* (DMSWR191), un miembro muy evolucionado de los reptiles mamíferoides avanzados. El sustentaculum tali es aquí muy evidente así como el tubérculo posterior.

A este nivel hemos de hacer referencia obligada al excelente trabajo de Lewis (Lewis, 1983) que divergiendo de otros autores y, tras analizar el tarso posterior de algunos cynodontos (TR.8 y DMSW R. 191, este último perteneciente a *Cynognathus*), además de observar unas importantes similitudes con el talus de equidna (*Tachyglossus aculeatus*) (Fig. 12), sorprende al presentar unas facetas articulares (2)

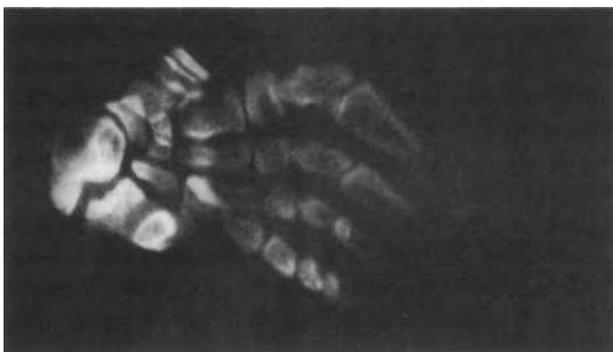


Fig. 12. Radiografía del pie de equidna (*Tachyglossus aculeatus*) actual monotrema de Oceanía. Obsérvese la disposición latero-lateral de talus y calcáneo (ejemplar del Museo de Zoología de Barcelona, radiografía gentileza de S. Vila).

que muestran una orientación sagital paralela a la longitud máxima del hueso. Por todo ello sostiene que no se puede denominar sustentaculum tali «verdadero» a la proyección medial del calcáneo debido a su disposición espacial (latero-lateral).

El análisis embriológico muestra que la presencia de una superposición compatible con el 50%, en el feto, la podemos situar, en los análisis histológicos convencionales, en torno a los 36 mm. VC. correspondientes a 8,5 sdg.

Aunque algunas de las características propias de los mamíferos ya están presentes en los therápsidos más avanzados, los verdaderos mamíferos no placentados o Mamíferos Transicionales, inicial su evolución a finales de Triásico y principios del Jurásico (200 Ma.) en lo que se denomina tránsito Rhaeto-Liásico, apareciendo simultáneamente tanto en Europa, China y África, siendo su distintivo morfológico principal la articulación temporomandibular. La principal familia corresponde a los *Morganucodontidae*. Dentro de esta familia los tarsos de *Megazostrodon rudnareae* y *Eozostrodon parvus* fueron descritos exhaustivamente en los 70s (Jenkins & Parrington, 1976); para estos autores la articulación del tobillo presenta escasas variaciones con respecto a la de los cynodontos más avanzados con un talus aún no dorsalizado completamente con respecto al calcáneo (Fig. 13), asimismo es controvertida la formación del sustentaculum tali que para algunos autores (Jenkins & Crompton, 1979) aún no está presente como tal (incluso menos desarrollado que en algunos cynodontos avanzados) existiendo sólo un ligero grado de superposición talocalcáneo. Por el contrario estos animales muestran unas características morfológicas que conducen al desarrollo de un pie mamífero como lo muestra la presencia de dos formaciones completamente definidas, tanto morfológica como biomecánicamente, como son la cabeza del talus y el canal subastragalino. Paralelamente, da comienzo la denominación actual de los elementos tarsianos, así el os centrale pasa a ser denominado navicular, los primeros tres tarsalia pasan a ser ento, meso y ecto-cuneiforme, correspondiendo el tarsalia 4 al cuboide. En este nivel evolutivo el hallux muestra los primeros signos de divergencia y confirma la hipótesis de un movimiento independiente de todos los dedos del pie en un substrato arbóreo que requiere de la capacidad de prehensión para trepar.

También durante el Rhaeto-Liásico aparecen los primitivos *Theria* que incluyen los marsupiales y mamíferos placentados (excluyendo a los prototheria o monotremata) con los géneros *Woutersia* y *Kuehneotherium*.



Fig. 13. *Visión del pie, en el propio sedimento, del mamífero transicional Eozostrodon parvus. Pese a las diferencias fisiológicas y morfológicas presentes en estos animales, el grado de superposición talocalcánea es prácticamente similar al de los cynodontos (tomado de Jenkins & Parrington, 1976).*

Desde finales de la Era Mesozoica los mamíferos placentados o *Eutheria*, han sido los animales dominantes en nuestro planeta. Algunos autores sitúan en el Cretácico inf. de Texas (130 Ma.) al más primitivo de los mamíferos placentados, *Pappotherium* (Fox, 1975) y «*Prokennalestes*» y «*Prozalambdales*» en Mongolia (Baliajeva et al, 1974). No obstante, las descripciones en las cuales nos basaremos para el estudio del tarso de los *Eutheria* corresponderán a ejemplares rescatados principalmente de las diferentes «Polish-Mongolian Paleontological Expeditions» que efectuaron paleontólogos de ambos países en la década de los 70 al Desierto del Gobi en Mongolia Exterior (Kielan-Jaworowska, 1977) y datados en el Santoniense y Campaniense correspondientes al Cretácico sup. (80 Ma.) y que incluyen tres géneros diferentes, *Azyorictes* (Fam. *Paleoryctidae*), *Barunlestes* y *Zalambdalestes* (Fam. *Zalambdalestidae*).

En el primer caso, *Azyorictes nemegetensis*, correspondería a un *Eutheria* primitivo, mostrando

su tarso caracteres bastante arcaicos junto a otros más modernos. El talus se encuentra en una posición medial con respecto al calcáneo. El sustentaculum tali engloba una superficie de 2/3 del cuello y cabeza talar; esta disposición es muy similar a la del tarso del *Opposum* de Virginia actual (*Didelphis virginiana*), asimismo, en ambos, la tróclea talar no se encuentra completamente desarrollada como estructura anatómica.

La discrepancia se nos plantea en el análisis fetal en este nivel. Así, mediante histología convencional, la superposición en torno al 75% la situaríamos en fetos de 44 mm. VC. (9 sgd.), mientras que tras reconstrucciones tridimensionales, este grado de ascenso del talus se sitúa en los 34 mm. VC. (8 sgd.) (Fig. 14).



Fig. 14. *Reconstrucción tridimensional practicada mediante un reconstructor Kheops 3-D® acoplado a un soporte informático Unix® de un feto humano de 34 mm. VC. correspondiente a 8 semanas de gestación. El grado de superposición talo-calcánea que nos da el analizador de imágenes se sitúa en torno al 75%.*

Más modernos en su diseño anatómico y fisiológico, los miembros de la familia *Zalambdalestidae*, *Zalambdalestes lechei* y *Barunlestes butleri*, muestran **por primera vez en la historia evolutiva del pie una superposición entre talus y calcáneo similar a la de los actuales mamíferos placentados**. Asimismo, en este nivel evolutivo, la tróclea talar, con la presencia de dos labios diferenciados, es ya una estructura anatómica y biomecánica bien definida.

El feto humano, consideramos que la morfología del complejo subastragalino, que está ligado íntimamente al talo-navicular, está presente en fetos de 48 mm. VC. (9,5 sgd.), con la total superposición del talus y del calcáneo (Fig. 15), la perfecta organización de la coxa pedis y el establecimiento definitivo de los ligamentos que refuerzan estas articulaciones.

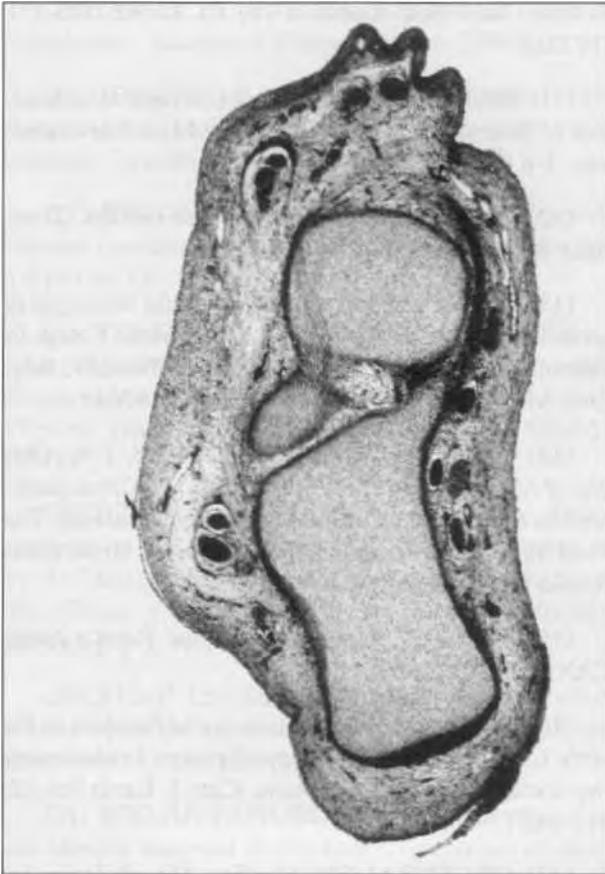


Fig. 15. Imagen obtenida mediante histología convencional de un corte coronal del retropié de un feto humano de 44 mm. VC. (F14 43) correspondiente a 9 semanas de gestación. El grado de superposición se sitúa en torno al 75% entre el talus y el calcáneo.

## CONCLUSIONES

Hemos analizado los datos obtenidos del estudio de las piezas fósiles las cuales, a pesar de seguir una seriación filogenética constante desde los primitivos tetrápodos hasta los mamíferos placentados, no son todas las que hubiéramos deseado analizar; por otro lado las hemos comparado con los resultados obtenidos en trabajos previos de diferentes autores. Posteriormente, todo ello, se ha intentado relacionar morfológicamente y lo más exactamente posible con aquellos datos obtenidos del estudio embriológico humano a través de histología convencional. Por lo cual estamos en condiciones de avanzar, aunque en este punto hemos de ser extremadamente prudentes, que existe un significativo grado de paralelismo, por lo que respecta al fenómeno de la superposición del talus y del calcáneo, entre algunas fases de la evolución filogenética del pie y diferentes estadios de las fases embrionarias y fetales del ser humano.

El primer contacto articular entre talus y calcáneo aparece en los Reptiles Mamíferoides Primitivos del tipo *Pelycosauria/Sphenacodontia* (Pérmico inf. 280 Ma.) siendo una situación bastante similar a la que muestra el embrión humano hacia los 27 mm. VC. correspondiente a 7,5 semanas de gestación (sdg), estadio 22-23. Parece ser que en los Reptiles Mamíferoides Avanzados del tipo *Gorgonopsia* (Pérmico sup. 260 Ma.) es posible ya esbozar un inicio de rotación entre talus y calcáneo y sería comparable a la situación que presenta el retropié de un feto humano de 32 mm. VC. correspondiente a 8 sdg. y muy similar a la que muestran los actuales *Prototheria/Monotremata* como son el ornitorrinco y el equidna. Durante el mismo período, pero con un diseño anatómico ligeramente diferente, los *Terocephalia* de finales del Pérmico sup. (260 Ma.) muestran ya una formación anatómica compatible con el *sustentaculum tali*, situándose en el grado de superposición en torno al 25%. Dicha situación podemos verla en el feto humano de 34 mm. VC. en la 8 sdg. Durante el Triásico inf. hace unos 240 Ma., con los *Cynodontia* el de superposición se sitúa entorno al 50%. A este mismo nivel pero con un paso evolutivo hacia adelante nos encontramos con los Mamíferos Transicionales no placentados del Rhaeto-Liásico en el tránsito del Triásico y el Jurásico (210 Ma.) que no muestran un mayor grado de superposición quedando también en torno al 50%, al igual que en los cynodontos. Esta situación es bastante semejante a la que presenta el feto humano de 36 mm. VC. en 8 sdg.

Por último, con la aparición de los Mamíferos Placentados, *Eutheria*, se completa la superposición del talus y del calcáneo, así por ejemplo el género *Asyorictes* (Fam. *Paleoryctidae*) del Cretácico inf. (130 Ma.) muestra en torno al 75% de superposición, correspondiente a los 44 mm. VS. los 34 mm. de la reconstrucción 3-D, mientras que el más avanzado, *Zalambdalestes* (Fam. *Zalambdalestidae*), presenta una superposición talo-calcánea total, hecho que en el hombre es posible observar definitivamente en fetos de 48 mm. VC. correspondientes a 9,5 sdg.

Para corroborar estos hechos desde el punto de vista embriológico se ha sometido a reconstrucciones tridimensionales algunos de los cortes de embriones previamente revisados por técnicas histológicas convencionales, apareciendo una discrepancia en el tiempo en cuanto al momento del fenómeno de la superposición talo-calcánea, la cual se adelanta a estadios más tempranos de la vida embrionaria, de lo cual se desprende que los cortes histológicos no presentan siempre la misma disposición espacial pudiendo por ello surgir errores.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren expresar su agradecimiento a Ray J. Symonds y Adrián Friday, ambos del University Museum of Zoology de Cambridge, por su amabilidad al permitirnos y facilitarnos el estudio de sus colecciones; a Jenny Clack, de la misma Institución, por estudiar y fotografiar ejemplares obtenidos conjuntamente con miembros de la Universidad de Copenhagen en Groenlandia. Asimismo queremos agradecer al Prof. Phillip V. Tobias de la University of Witwatersrand en Johannesburg (R. Sudafricana) por las similares facilidades que nos dio para consultar su material paleontológico.

## BIBLIOGRAFÍA

- (1) ANDREWS, S.M. & WESTOLL, T.S.: *The postcranial skeleton of Eusthenopteron foordi Whiteaves*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 68: 207-329 (1970a).
- (2) ARCHER, K.H.; FLANNERY, T.F.; RITCHIE, A. & MOLNAR, R.E.: *First Mesozoic mammal from Australia. An early Cretaceous monotreme*. Nature. 318: 363-366 (1985).
- (3) AUGEE, M. & GOODEN, B.: *Echidnas of Australia and New Guinea*. New South Wales Univ. Press, pp. 76 (1993).
- (4) BAUR, G.: *Beiträge zur morphogenie des carpus und tarsus der vertebraten. I Batrachia*. Gustav-Fischer. Jena, pp. 86 (1888).
- (5) BELIAJEVA, E.E.; TROVIMOV, B.A. & RESHETOV, V.J.: *General stages in evolution of late Mesozoic and Early Tertiary mammalian faunas in Central Asia*. In (H.H. Kpamapehko ed.) «*Mesozoic and Cenozoic Faunas and Biostratigraphy of Mongolia*, pp. 19-45 (en ruso) (1974).
- (6) BOONSTRA, L.D.: *A contribution to the morphology of the Gorgonopsia*. Ann. So. Afr. Mus. XXXI (2):137-174 (1934).
- (7) BOONSTRA, L.D.: *On the Sout African mammal-like reptile, Bauria cynops*. Paleobiologica, VI: 164-183 (1938).
- (8) BRINKMAN, D.: *The structural and functional evolution of the diapsid tarsus*. Unpublishes Ph. D. Thesis. McGill Univ. Montreal (1979).
- (9) BROOM, R.: *On the structure of the reptilian tarsus*. Poc. Zool. Soc. London, pp. 143-155 (1921).
- (10) BROOM, R.: *On the structure of the mammal-like reptiles of the suborder Gorgonopsia*. Philos. Transc. Roy. Soc. London (B) CCXVIII: 345-371 (1930a).
- (11) BROOM, R.: *On the palet, occiput and hind-foot of Bauria cynops Broom*. Amer. Mus. Novitates, 946:1-6 (1937).
- (12) CARROLL, R.L.: *The earliest reptiles*. Zool. Jour. Linn. Soc. 45: 61-83 (1964).
- (13) CARROLL, R.L.: *Eosuchians and the origin of archosaurs*. In (C.S. Churcher Ed.) «*Athlone Essays in Paleontology in Honour of Loris Shano Russell*». Roy. Ont. Mus. Life. Sci. Misc. Pub. 58-79 (1976a).
- (14) CROMPTON, A.W. & JENKINS, F.A.: *Origin of Mammals*. In (J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska & W.A. Clemens Ed.) «*Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History*». Univ. California Press. Berkeley, pp. 59-73 (1979).
- (15) DOLLO, L.: *Carpus und Tarsus*. Roux's Arch. CXX: 272-298 (1929).
- (16) FOX, R.C.: *Molar structure and function in the early Cretaceous mammal Pappotherium: Evolutionary implications for Mesozoic Theria*. Can. J. Earth Sci. 12: 412-442 (1975).
- (17) GEGENBAUER, C.: *Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere*. Morph. Jahrb. II: 396-420(1876).
- (18) GRANT, T.: *The Platypus. A unique mammal*. Univ. South Wales Press, pp. 92 (1995).
- (19) GREGORY, W.K. & RAYEN, H.C.: *Studies of the Origin and Early Evolution of Paired Fins and Limbs*. Ann. N.Y. Acad. Sci. innd. (1941).
- (20) HESSER, C.: *Beitrag zur Kenntnis der Gelenkentwicklung beim Menschen*. Moph. Jahrb. 55: 489 (1926).
- (21) HOLMGREN, N.: *On the Origen of the tetrapod limó*. Acta Zool. XIV: 185-295 (1933).
- (22) ISIDRO, A.; VÁZQUEZ, M.T. & MASSÓ, G.: *The Talus-Calcaneous Superposition. A travel through the Ontogeny of the Hindffot side-by-side to its Phylogeny*. European Foot & Ankle Societies Congress. Personal communication (1998).
- (23) JAEKEL, O.: *Ueber die dltesten Gliedmassen von Tetrapoden*. Sitz. d. Gessell. Natur. Freunde X: 587-615 (1909).
- (24) JARVIK, E.: *On the fish-like tail in the ichtiostegid stegocephalians*. Meddelelser Om Gronland, 114(12):1-90 (1952).

(25) JARVIK, E.: *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*. Academic Press. London (1980).

(26) JENKINS, F.A.: *Cynodont postcranial anatomy and the «prototherian» level of mammalian organization*. *Evolution* 24: 230-252 (1970b).

(27) JENKINS, F.A.: *The postcranial skeleton of African cynodonts*. *Bull. Peabody Mus. Nat. His.* 36: 1-216 (1971).

(28) JENKINS, F.A. & PARRINGTON, F.R.S.: *The postcranial skeletons of the Triassic mammals Eozostrodon, Megazostrodon and Erythrotherium*. *Phylos. Transc. Roy. Soc. London B273*: 387-431 (1976).

(29) JENKINS, F.A. & CROMPTON, A.W.: *Triconodonta* In (J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska & W.A. Clemens Ed.) *«Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History»*. Univ. California. Berkeley, pp. 74-91 (1979).

(30) KEMP, T.S.: *Stance and gait in the hindlimb of a theriocephalian mammal-like reptile*. *J. Zool., London*, 186: 143-161 (1978).

(31) KIELAN-JAWOROWSKA, Z.: *Evolution of the therian mammal in the Late Cretaceous of Asia. Part II: Postcranial skeleton in Kennalestes and Asioryctes*. In (Kielan-Jaworowska Ed.) *«Results of the Polish-Mongolian Paleontological Expeditions. Part VIII»*. *Paleontologica Polonica*, 38: 3-41 (1977).

(32) LEWIS, O.J.: *The evolutionary emergence and refinement of the mammalian pattern of foot architecture*. *J. Anat.* 137: 21-45 (1983).

(33) OLIVIER, G.: *Formation du squelette des membres chez l'homme*. Vigot Frères, Ed. París (1962).

(34) PASCUAL, R.; ARCHER, M.; JAUREGUI-

ZAR, E.O.; PRADO, J.L.; GODTHELP, H. & HAND, S.J.: *First non-Australian monotreme: an early Paleocene South American platypus (Monotremata, Ornithorhynchidae) in «Platypus and Echidnas» (M.L. Augee Ed.)*. The Royal Zoological Society of NSW. Sydney (1992).

(35) PUERTA-FONOLLA, A.J.: *Desarrollo del tobillo y el pie*. In (L.F. Llanos & M. Núñez-Samper Ed.) *«Biomecánica, medicina y cirugía del pie»*. Masson Ed. Barcelona, Cap. 3: 14-23 (1997).

(36) ROMER, A.S.: *Vertebrate Paleontology*. Univ. Chicago Press. 431 pp. (1933).

(37) ROMER, A.S. & PRICE, L.W.: *Review of the Pelycosauria*. *Geol. Soc. Am Special Papers*, n.º 28: 538 pp. (1940).

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

(39) SCHMALHAUSEN, J.J.: *Zur Morphologie des Säugetierfusses*. *Ann. Anz.* XXXIII: 373-378 (1908b).

(40) TESTUT, L. & LETARJET, A.: *Tratado de Anatomía Humana*. Salvat Ed. Barcelona (1975).

(41) WATSON, D.M.S.: *On the primitive tetrapod limb*. *Ann. Anz.* XLIV: 24-27 (1913b).

(42) WESTENBERG, K.: *From fins to feet*. *National Geographic Mag.* 195(5): 114-127 (1999).

(43) WHITE, T.E.: *Osteology of the Seymouria bayrolensis Broili*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 85(5): 325-409 (1939).

(44) WILLISTON, S.W.: *The osteology of the reptiles*. Cambridge. Harvard Univ. Press, 300 pp. (1925).