

ESCUELA NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

INAH

SEP



**ANÁLISIS CINEMÁTICO DE LA LOCOMOCIÓN
CUADRÚPEDA EN EL GORILA DE LLANURA DEL OESTE**
(Gorilla gorilla gorilla)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE:

LICENCIADO EN ANTROPOLOGÍA FÍSICA

PRESENTA:

NELLY ALEJANDRA FRAGOSO VARGAS

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. MATILDE ESPINOSA SÁNCHEZ

ASESOR DE TESIS:

DR. ALEJANDRO TERRAZAS MATA

MEXICO, D.F.

2015

DEDICATORIAS Y AGRADECIMIENTOS

Primeramente dedico este trabajo a mis padres que son las personas que son mi pilar y gran apoyo incondicional en todos mis proyectos y principalmente en este que por fin se cumplió, porque me han enseñado los principios más importantes para desarrollarme en la vida y perseguir mis sueños, porque sin ustedes hubiera sido muy difícil estar aquí, han sido un gran ejemplo a seguir para mí. A mis hermanos que me apoyan con su cariño incondicionalmente y esperando que estén orgullosa de su hermana menor, a mis sobrinos Cesar y Matías que son una parte muy importante de mi vida.

A Nelson que me has ayudado en todos los sentidos cuando decidí emprender el viaje de realizar este proyecto, me apoyaste con tu cariño, consejos y asesorías, animándome cuando el camino era más difícil, este trabajo es una más de todas las cosas que hemos compartido y que compartiremos, te agradezco tu amor incondicional. Al Dr. Hugo que me ha aconsejado en diferentes maneras a mí y a Nelson, es un gran ejemplo para nosotros.

A todos mis amigos, Abby por llevarme por este camino, Lizbeth, Sebastián, David, Sonia, Gaby y Andrés que me han ayudado a recorrer este largo camino de diferentes maneras pero principalmente escuchándome y pasando buenos ratos conmigo, muchas gracias por su amistad.

Agradezco al grupo de investigación que inició este proyecto tan innovador e importante en la primatología mexicana y que me permitió contribuir con este trabajo. En especial a mi directora de tesis la Dra. Matilde por su invaluable guía en este proyecto y transmitirme todos sus conocimientos que me permitieron llegar a la meta, gracias por enseñarme este gran mundo de la investigación en biomecánica y alentarme a continuar en él. Y a mi asesor de tesis Dr. Alejandro por confiar en mí y permitirme realizar este gran proyecto.

TABLA DE CONTENIDO

1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	4
1.2	OBJETIVO GENERAL.....	6
1.3	OBEJTIVOS PARTICULARES.....	7
2	MARCO TEÓRICO.....	8
2.1	LOCOMOCIÓN EN PRIMATES	8
2.2	PRINCIPALES HIPÓTESIS DE MODELOS DE LOCOMOCIÓN EN EL ÚLTIMO ANCESTRO EN COMÚN DE PANINIS Y HOMININIS	12
2.2.1	ANCESTRO CUADRÚPEDO ARBÓREO	12
2.2.2	ANCESTRO CUADRÚPEDO TERRESTRE	12
2.2.3	ANCESTRO HILOBÁTIDO	13
2.2.4	ANCESTRO DE TREPAS VERTICALES	13
2.2.5	ANCESTRO ARBÓREO ORTOGRADO	13
2.2.6	ANCESTRO DE NUDILLEO CUADRÚPEDO	14
2.3	BIOMECÁNICA COMO ANÁLISIS DE LA LOCOMOCIÓN EN PRIMATES.....	17
2.3.1	VIDEOGRAFÍA EN EL ANÁLISIS DEL MOVIMIENTO	17
2.3.2	ANÁLISIS CUALITATIVO	18
2.3.3	ANÁLISIS CUANTITATIVO	23
3	MATERIAL Y MÉTODOS.....	47
3.1	MATERIAL Y DISEÑO EXPERIMENTAL.....	47
3.2	MÉTODOS	48
3.2.1	MÉTODOS CUALITATIVOS	48
3.2.2	MÉTODOS CUANTITATIVOS	49
3.2.3	ANÁLISIS	52
4	RESULTADOS.....	54
4.1	DESCRIPCIÓN CUALITATIVA	54
4.1.1	CUADRÚPEDO EN LA SUPERFICIE CUBIERTA DE PASTO (CP)___	54
4.1.2	CUADRÚPEDO EN TRONCO HORIZONTAL (CPT)	55
4.1.3	TROTANDO EN EL PISO CUBIERTO DE PASTO (TR)	57
4.1.4	CORRIENDO EN EL PISO CUBIERTO DE PASTO (CR)	58
4.2	DIAGRAMAS DETERMINÍSTICOS	59

4.3	CARACTERÍSTICAS ESPACIOTEMPORALES	65
4.4	MEDIDAS CINEMÁTICAS	77
4.4.1	ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA	77
5	DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	145
5.1	DISCUSIÓN	145
5.2	CONCLUSIONES	153
6	BIBLIOGRAFÍA	155

CONTENIDO DE FIGURAS

Figura 1. Movimiento de primates	9
Figura 2. Posiciones de la mano	10
Figura 3. Filogenia de la característica NC	16
Figura 4. Principales planos anatómicos del movimiento	20
Figura 5. Modelo determinístico de salto de longitud	23
Figura 6. Secuencia de apoyo de una caminata de un caballo	26
Figura 7. Gráfica de la marcha división y distribución según Hildebrand	28
Figura 8. Gráfica de la marcha	30
Figura 9. Gráfica 1 de marcha asimétrica	32
Figura 10. Grafica 2 de marcha asimétrica	33
Figura 11. Diagrama de marcha que expone medidas de análisis	34
Figura 12. Gráfica 3 de marcha asimétrica	35
Figura 13. Apoyos en polígonos tipos de tipos de secuencia de la marcha	38
Figura 14. Diferencia de marcha en primates y en caballos	41
Figura 15. Calibración de cámaras en DLT tridimensional	43
Figura 16. Plano de posición de cámaras en el zoológico	48
Figura 17. Proceso metodológico utilizado en el estudio	51
Figura 18. Dibujo de puntos anatómicos en el gorila	52
Figura 19. Cuadro determinístico de CP	60

Figura 20. Cuadro determinístico de CPT	61
Figura 21. Cuadro determinístico de TR	62
Figura 22. Cuadro determinístico de CR	63
Figura 23. Diagrama de secuencia de apoyos en CP	65
Figura 24. Diagrama abreviado de secuencia de apoyo en CP	66
Figura 25. Diagrama de secuencia de apoyos en CPT	68
Figura 26. Diagrama abreviado de secuencia de apoyo en CPT	68
Figura 27. Diagrama de secuencia de apoyos en TR	70
Figura 28. Diagrama abreviado de secuencia de apoyo en TR	70
Figura 29. Diagrama de secuencia de apoyos en CR	71
Figura 30. Diagrama abreviado de secuencia de apoyo en CR	71

CONTENIDO DE GRÁFICAS

Gráfica 1. Diagrama de tipos de apoyo en CP	66
Gráfica 2. Diagrama de ciclo de marcha CP	67
Gráfica 3. Diagrama de tipos de apoyo en CPT	69
Gráfica 4. Diagrama de ciclo de marcha CPT	69
Gráfica 5. Diagrama de tipos de apoyo en TR	70
Gráfica 6. Diagrama de ciclo de marcha TR	71
Gráfica 7. Diagrama de tipos de apoyo en CR	72
Gráfica 8. Diagrama de ciclo de marcha CR	72
Gráfica 9. Gráfica de la marcha simétrica CP, CPT y TR	73
Gráfica 10. Gráfica de la marcha asimétrica 1, CR	74
Gráfica 11. Gráfica de la marcha asimétrica 2, CR	75
Gráfica 12. Gráfica de la marcha asimétrica 3, CR	76
Gráfica 13. Gráfica del ángulo hombro derecho CP	80
Gráfica 14. Gráfica del ángulo hombro izquierdo CP	80

Gráfica 15. Gráfica del ángulo codo derecho CP	81
Gráfica 16. Gráfica del ángulo codo izquierdo CP	81
Gráfica 17. Gráfica del ángulo muñeca derecha CP	82
Gráfica 18. Gráfica del ángulo muñeca izquierda CP	82
Gráfica 19. Gráfica del ángulo cadera derecha CP	83
Gráfica 20. Gráfica del ángulo de cadera izquierda CP	83
Gráfica 21. Gráfica del ángulo de rodilla derecha CP	84
Gráfica 22. Gráfica del ángulo de rodilla izquierda CP	84
Gráfica 23. Gráfica del ángulo de tobillo derecho CP	85
Gráfica 24. Gráfica del ángulo de tobillo izquierdo CP	85
Gráfica 25. Gráfica de ángulos de articulaciones superiores CP	86
Gráfica 26. Gráfica de ángulos de articulaciones inferiores CP	86
Gráfica 27. Gráfica del ángulo hombro derecho CPT	87
Gráfica 28. Gráfica del ángulo hombro izquierdo CPT	87
Gráfica 29. Gráfica del ángulo codo derecho CPT	88
Gráfica 30. Gráfica del ángulo codo izquierdo CPT	88
Gráfica 31. Gráfica del ángulo muñeca derecha CPT	89
Gráfica 32. Gráfica del ángulo muñeca izquierda CPT	89
Gráfica 33. Gráfica del ángulo cadera derecha CPT	90
Gráfica 34. Gráfica del ángulo de cadera izquierda CPT	90
Gráfica 35. Gráfica del ángulo de rodilla derecha CPT	91
Gráfica 36. Gráfica del ángulo de rodilla izquierda CPT	91
Gráfica 37. Gráfica del ángulo de tobillo derecho CPT	92
Gráfica 38. Gráfica del ángulo de tobillo izquierdo CPT	92
Gráfica 39. Gráfica de ángulos de articulaciones superiores CPT	93
Gráfica 40. Gráfica de ángulos de articulaciones inferiores CPT	93
Gráfica 41. Gráfica del ángulo hombro derecho TR	94
Gráfica 42. Gráfica del ángulo hombro izquierdo TR	94

Gráfica 43. Gráfica del ángulo codo derecho TR	95
Gráfica 44. Gráfica del ángulo codo izquierdo TR	95
Gráfica 45. Gráfica del ángulo muñeca derecha TR	96
Gráfica 46. Gráfica del ángulo muñeca izquierda TR	96
Gráfica 47. Gráfica del ángulo cadera derecha TR	97
Gráfica 48. Gráfica del ángulo de cadera izquierda TR	97
Gráfica 49. Gráfica del ángulo de rodilla derecha TR	98
Gráfica 50. Gráfica del ángulo de rodilla izquierda TR	98
Gráfica 51. Gráfica del ángulo de tobillo derecho TR	99
Gráfica 52. Gráfica del ángulo de tobillo izquierdo TR	99
Gráfica 53. Gráfica de ángulos de articulaciones superiores TR	100
Gráfica 54. Gráfica de ángulos de articulaciones inferiores TR	100
Gráfica 55. Gráfica del ángulo hombro derecho CR	101
Gráfica 56. Gráfica del ángulo hombro izquierdo CR	101
Gráfica 57. Gráfica del ángulo codo derecho CR	102
Gráfica 58. Gráfica del ángulo codo izquierdo CR	102
Gráfica 59. Gráfica del ángulo muñeca derecha CR	103
Gráfica 60. Gráfica del ángulo muñeca izquierda CR	103
Gráfica 61. Gráfica del ángulo cadera derecha CR	104
Gráfica 62. Gráfica del ángulo de cadera izquierda CR	104
Gráfica 63. Gráfica del ángulo de rodilla derecha CR	105
Gráfica 64. Gráfica del ángulo de rodilla izquierda CR	105
Gráfica 65. Gráfica del ángulo de tobillo derecho CR	106
Gráfica 66. Gráfica del ángulo de tobillo izquierdo CR	106
Gráfica 67. Gráfica de ángulos de articulaciones superiores CR	107
Gráfica 68. Gráfica de ángulos de articulaciones inferiores CR	107
Gráfica 69. Gráfica de los ángulos hombro derecho en el ciclo de marcha	108
Gráfica 70. Gráfica de los ángulos hombro izquierdo en el ciclo de marcha	108

Gráfica 71. Gráfica de los ángulos codo derecho en el ciclo de marcha	109
Gráfica 72. Gráfica de los ángulos codo izquierdo en el ciclo de marcha	109
Gráfica 73. Gráfica de los ángulos muñeca derecha en el ciclo de marcha	110
Gráfica 74. Gráfica de los ángulos muñeca izquierda en el ciclo de marcha	110
Gráfica 75. Gráfica de los ángulos cadera derecha en el ciclo de marcha	111
Gráfica 76. Gráfica de los ángulos de cadera izquierda en el ciclo de marcha	111
Gráfica 77. Gráfica de los ángulos de rodilla derecha en el ciclo de marcha	112
Gráfica 78. Gráfica de los ángulos de rodilla izquierda en el ciclo de marcha	112
Gráfica 79. Gráfica de los ángulos de tobillo derecho en el ciclo de marcha	113
Gráfica 80. Gráfica de los ángulos de tobillo izquierdo en el ciclo de marcha	113
Gráfica 81. Gráfica de los ángulos hombro derecho en la fase de apoyo	115
Gráfica 82. Gráfica de los ángulos hombro izquierdo en la fase de apoyo	115
Gráfica 83. Gráfica de los ángulos codo derecho en la fase de apoyo	116
Gráfica 84. Gráfica de los ángulos codo izquierdo en la fase de apoyo	116
Gráfica 85. Gráfica de los ángulos muñeca derecha en la fase de apoyo	117
Gráfica 86. Gráfica de los ángulos muñeca izquierda en la fase de apoyo	117
Gráfica 87. Gráfica de los ángulos cadera derecha en la fase de apoyo	118
Gráfica 88. Gráfica de los ángulos de cadera izquierda en la fase de apoyo	118
Gráfica 89. Gráfica de los ángulos de rodilla derecha en la fase de apoyo	119
Gráfica 90. Gráfica de los ángulos de rodilla izquierda en la fase de apoyo	119
Gráfica 91. Gráfica de los ángulos de tobillo derecho en la fase de apoyo	120
Gráfica 92. Gráfica de los ángulos de tobillo izquierdo en la fase de apoyo	120
Gráfica 93. Gráfica de Θ, w, α de hombro derecho CP	121
Gráfica 94. Gráfica de Θ, w, α de hombro izquierdo CP	122
Gráfica 95. Gráfica de Θ, w, α de cadera derecha CP	123
Gráfica 96. Gráfica de Θ, w, α de cadera izquierda CP	124
Gráfica 97. Gráficas de Θ, w, α de hombros y caderas CP	125
Gráfica 98. Gráfica de Θ, w, α de hombro derecho CPT	127

Gráfica 99. Gráfica de Θ, w, α de hombro izquierdo CPT	128
Gráfica 100. Gráfica de Θ, w, α de cadera derecha CPT	129
Gráfica 101. Gráfica de Θ, w, α de cadera izquierda CPT	130
Gráfica 102. Gráficas de Θ, w, α de hombros y caderas CPT	131
Gráfica 103. Gráfica de Θ, w, α de hombro derecho TR	133
Gráfica 104. Gráfica de Θ, w, α de hombro izquierdo TR	134
Gráfica 105. Gráfica de Θ, w, α de cadera derecha TR	135
Gráfica 106. Gráfica de Θ, w, α de cadera izquierda TR	136
Gráfica 107. Gráficas de Θ, w, α de hombros y caderas TR	137
Gráfica 108. Gráfica de Θ, w, α de hombro derecho CR	139
Gráfica 109. Gráfica de Θ, w, α de hombro izquierdo CR	140
Gráfica 110. Gráfica de Θ, w, α de cadera derecha CR	142
Gráfica 111. Gráfica de Θ, w, α de cadera izquierda CR	146
Gráfica 112. Gráficas de Θ, w, α de hombros y caderas CR	143

CONTENIDO DE CUADROS

Cuadro 1. Movimientos fundamentales de los segmentos anatómicos del cuerpo	22
Cuadro 2. Formula de la marcha de CP, CPT Y TR	73
Cuadro 3. Rango de movimiento en fase de apoyo	77
Cuadro 4. Estadística descriptiva	77
Cuadro 5. Coeficiente de correlación	114

ABREVIATURAS

2D	Bidimensional
3D	Tridimensional
CaD	Cadera derecha
CaI	Cadera izquierda
CI	Contacto inicial
CR	Correr
CP	Cuadrúpedo
CPT	Cuadrúpedo en tronco
CoD	Codo derecho
CoI	Codo izquierdo
DA	Derecho anterior
DLT	<i>Direct linear transformation</i> , transformación lineal directa
DP	Derecho posterior
FA	Fase de apoyo
FO	Fase de oscilación
HD	Hombro derecho
HI	Hombro izquierdo
IA	Izquierdo anterior
IP	Izquierdo posterior
MD	Mano derecha
MI	Mano izquierda
NC	Nudilleo cuadrúpedo
PD	Pie derecho
PI	Pie izquierdo
RD	Rodilla derecha
RI	Rodilla izquierda

ROM	<i>Range of Movement</i> , rango de movimiento
SAD	Segmento anterior derecho
SAI	Segmento anterior izquierdo
SD	Secuencia diagonal
SDED	Secuencia diagonal de emparejamiento diagonal
SL	Secuencia lateral
SLED	Secuencia lateral de emparejamiento diagonal
SPD	Segmento posterior derecho
SPI	Segmento posterior izquierdo
SW	Software
TD	Tobillo derecho
TI	Tobillo izquierdo
UACC	Ultimo ancestro común con chimpancés

1 INTRODUCCIÓN

La antropología física es una disciplina científica que tiene como objeto-sujeto de estudio al *Homo sapiens* (Vera, 2003), y se define clásicamente como: tratado de las causas y caminos de evolución humana, transmisión y clasificación, efectos y tendencias en las diferencias funcionales y orgánicas (Comas, 1976); integrando los enfoques evolutivo y antropológico para entender al ser humano y a nuestros parientes (Fuentes, 2010).

La antropología física contribuye a un campo de investigación muy importante que es el estudio de los homínidos tempranos (Jurmain et al, 2012), definido como paleoantropología, el cual busca reconstruir cada fragmento posible de información concerniente a datación, anatomía, comportamiento y ecología de nuestros ancestros homínidos (Jurmain et al., 2010), por lo que no sólo abarca el estudio de los fósiles humanos, sino también aspectos de ciencias de la tierra, arqueología prehistórica, ciencia del comportamiento, palinología (estudio del polen y esporas actuales o fósiles), paleontología (estudio de seres orgánicos desaparecidos, a través de restos fósiles) de vertebrados e invertebrados, tafonomía, morfología comparada y funcional, biomecánica, sistemática, teoría evolutiva y biología evolutiva (Tuttle, 1988), siendo así la paleoantropología el enfoque interdisciplinario del estudio de los homínidos tempranos (Jurmain et al, 2012).

En la paleoantropología uno de los grandes debates en curso es cómo, cuándo y porqué los homínidos adquirieron la locomoción bípeda habitual (D'Aout et. al., 2004; Richmond et. al., 2001). Ya que la adquisición de la bipedestación habitual es considerada como el hito más destacado de la evolución de los homínidos y es usada como marca distintiva de estos, es decir, ha sido vista como una adaptación fundamental con profundas consecuencias morfológicas que pone aparte a los homínidos de otros primates (Richmond & Strait, 2000; Vaughan, 2003; D'Aout et. al., 2004; Harcourt-Smith, 2007; Kramer & Silvester, 2009). De esta manera la recién adoptada marcha bípeda y la ancestral cuadrúpeda a menudo son consideradas muy distintas una de la otra y cada una con un modo habitual de locomoción que muestra correspondientemente adaptaciones anatómicas (D'Août et al., 2004).

Resulta trascendente señalar que los primates muestran una notable diversidad de

comportamientos locomotores divididos en cuatro grandes categorías (Gebo, 2014): movimiento cuadrúpedo (quadrupedalism), salto (leaping), trepa (climbing) y comportamientos de suspensión (suspensory behaviors), entre los cuales, el andar cuadrúpedo es el modo de locomoción más común entre los primates pero que tiene diferencias en características del movimiento (cinemática) y las causas que lo provocan (cinética) cuando se le compara con otros mamíferos (Shapiro & Raichlen, 2005). Por esta razón, las formas en que la marcha cuadrúpeda primate son similares o diferente a la de otros mamíferos y tienen repercusiones en las vías de la evolución de las formas más especializadas de la locomoción (Schmitt, 2003).

Dentro del andar cuadrúpedo se cuenta con el nudilleo cuadrúpedo (NC)¹, éste es la principal forma de locomoción terrestre en los tres taxones de simios africanos, siendo de especial interés debido a que es considerado por algunos autores como el modo de locomoción terrestre que pudo caracterizar al ancestro común de simios africanos y humanos (Washburn, 1967; Corrucini, 1978; Sarmiento, 1988; Gebo, 1996; Richmond & Strait, 2000; Richmond et al, 2001).

Siendo así se han llevado a cabo diversos estudios descriptivos espacio-temporales y de cinemática de la marcha bípeda y cuadrúpeda en primates no humanos (Isler 2002) en gibón (Vereecke *et al.*, 2006a; 2006b), lorises, lémur (Schmidt, 2005; Franz *et al.*, 2005; Wunderlich & Schaum 2007), papión oliva, mono patas, mono araña (Schmitt, 1994; Polk, 2004; Berillon et al., 2010;), mono capuchino (Demes, 2011; Duarte et al., 2012;), bonobo (Aerts *et al.*, 2000; E. Vereecke *et al.*, 2003; D’Août et al., 2004), mono Rhesus (Courtine et al., 2005), macaco japonés (Hirasaki *et al.*, 2004; Ogiwara *et al.*, 2010), chimpancé y gorila de llanura del oeste (Wunderlich & Jungers 2009; Matarazzo, 2013). Sin embargo la cinemática y cinética del andar cuadrúpedo está todavía poco documentada (Shapiro & Raichlen, 2005; Berillon et al., 2010;), en particular los estudios descriptivos espacio-temporales y cinemáticos del NC en grandes simios africanos, de los cuales la mayoría son en bonobos (Aerts et al., 2000; D’Août et al., 2004; Vereecke et al., 2003; D’Août et al., 2002), tres en chimpancé (Wunderlich & Jungers, 2009; Matarazzo, 2013; Aerts et al., 2000)

¹ El nudilleo cuadrúpedo será abreviado como NC y corresponde al tipo de movimiento knuckle walking mencionado en los libros de texto y artículos en inglés donde es abreviado como KW.

y uno en gorila de llanura del oeste (Matarazzo, 2013) a pesar de su importancia.

Es importante mencionar que a pesar de los pocos análisis del movimiento de la marcha de NC se tienen conocimientos básicos acerca de la activación de grupos musculares de los segmentos posteriores y anteriores involucrados en el movimiento, en los segmentos posteriores se activan: glúteo mayor, glúteo medio, bíceps femoral, abductor mayor, tríceps sural, semitendinoso, semimembranoso y tibial anterior; y los grupos musculares de los segmentos anteriores son: dorsal ancho, deltoides, pectoral mayor, supraespinoso, infraespinoso, redondo menor, redondo mayor, subescapular, tríceps braquial, bíceps braquial, braquial, flexor radial del carpo, flexor cubital anterior, extensor digital común y extensor cubital del carpo (Tuttle & Basmajian, 1974; Larson, 1998), permitiendo ser a estos conocimientos la base para continuar la investigación biomecánica de la locomoción primate.

Cabe resaltar que a partir de los estudios realizados de análisis de movimiento del repertorio locomotor primate en general y en particular de los grandes simios, la biomecánica ha sido utilizada como una herramienta de estudio de la locomoción en primates que ha influenciado en gran medida el debate sobre los orígenes de la bipedestación en las últimas décadas del siglo XX (Richmond et al. 2001) y ha demostrado, con estudios experimentales de locomoción en seres humanos y primates no humanos vivos, que la evolución de la bipedestación implicó una complejidad mayor en la serie de transiciones que ocurrieron desde el origen de una forma relativamente compatible con el andar cuadrúpedo (Schmitt, 2003).

En la antropología física dado el objetivo de entender la evolución humana son fundamentales los estudios del comportamiento locomotor de los primates debido a la poca evidencia directa disponible sobre la marcha de un homínido (a excepción de la huellas de Laetoli (Leakey & Hay, 1979), de esta manera resulta imprescindible la analogía con especies vivas existentes (D'Août et al., 2004), por lo que se deben realizar estudios comparativos de anatomía, morfología y biomecánica de la marcha que puedan proporcionar información crucial sobre la evolución de la bipedestación en homínidos (D'Août et al., 2004). Por lo tanto hay un gran interés en los estudios comparativos de locomoción en primates no humanos vivos, dentro de los cuales se investiga la estructura de la forma en que se mueven los primates, su motivación para hacerlo y aclarar los principios biomecánicos generales que

aplican a ellos (Tuttle, 2010). Resultando imprescindibles en un principio los estudios exploratorios de la marcha del gorila debido a las pocas investigaciones llevadas a cabo en este taxón (p. ej. Hildebrand, 1967; Matarazzo, 2013) a pesar de su importancia y relevancia en la investigación de la evolución humana.

Los estudios biomecánicos en la locomoción de primates son pertinentes y oportunos en México debido a que este tipo de investigación no se ha realizado en nuestro país. La mayoría de estudios se han realizado en E.U.A., Bélgica, Japón, Suiza y Francia con primates en confinamiento (D'Août et al., 2010). Este tipo de estudios nos permitiría estar a la vanguardia en la primatología desde la antropología física, teniendo como ventajas que no se necesita equipo costoso en un principio para la realización de estas investigaciones. Para empezar se necesitan cámaras de video de las comunes en el mercado y utilizar software libre disponible para analizar los datos, y aprovechar a los primates que se encuentran en confinamiento, como en zoológicos o centros de investigación. Así de esta manera se podrían realizar estudios comparativos que nos den luz acerca de la evolución humana y adicionalmente aplicar estas investigaciones en campo a las tres especies que viven en libertad en el país: mono aullador (*Alouatta palliata* y *Alouatta pigra*) y mono araña (*Ateles geoffroy*).

1.1 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La locomoción que precedió a la bipedestación humana es motivo de debate en el ámbito de la paleoantropología (Inouye, 1992; Inouye, 1994; Gebo, 1996; Dainton & Macho, 1999; Richmond & Strait 2000; Corruccini & McHenry 2001; Richmond et al., 2001; Richmond & Strait, 2001; Inouye & Shea, 2004; Thorpe et al., 2007; Crompton et al., 2008; Kivell & Schmitt, 2009; Lovejoy et al. 2009a, 2009b; Begun, 2010), las hipótesis más importantes al respecto hacen inferencias en cuanto a que estas estructuras son morfológicamente semejantes debido a que derivan de una estructura ancestral común (homología) o que estas semejanzas en las estructuras fueron adquiridas de forma independiente (homoplasia) de la marcha de NC compartida en los clados de chimpancés y gorilas, al inferir homoplasia del rasgo, evolución independiente, proponen el tipo de locomoción que compartimos con el último ancestro común con chimpancés (UACC) (Dainton & Macho, 1999; Kivell & Schmitt, 2009; Thorpe et al., 2007; Compton et al., 2008 Lovejoy et al., 2009 a, b) y cuando

se infiere homología se propone que el UACC tiene como principal tipo de locomoción el NC (Richmond et al. 2001; Richmond & Strait 2000; Richmond & Strait 2001; Inouye 1992; Inouye 1994; Inouye & Shea 2004; Gebo 1996).

La hipótesis de ancestro de NC se basa en análisis morfométricos de características de huesos de la muñeca y mano compartidas entre los simios africanos, homínidos y humanos, expresa que estas características compartidas son evidencias de adaptaciones retenidas al NC y las diferencias observadas son consecuencia de las disimilitudes cinemáticas relacionadas con el tamaño del cuerpo (Richmond & Strait, 2000, 2001) y a la frecuencia del NC (Inouye, 1992, 1994).

Las dos principales hipótesis que infieren homoplasia en la marcha cuadrúpeda de NC entre los clados de chimpancés y gorilas son la hipótesis de ancestro arbóreo ortógrado y la hipótesis de ancestro arbóreo cuadrúpedo plantígrado. La hipótesis de ancestro arbóreo ortógrado deducen que las diferencias de cambios ontogenéticos en la morfología de huesos de muñeca y mano entre gorilas y chimpancés encontradas son asociadas son las diferencias comportamentales de locomoción, donde los chimpancés son más arbóreos en su locomoción a diferencia de los gorilas que son más terrestres, y a discrepancias en las características de posturas en el movimiento de las muñecas durante la marcha entre gorilas y chimpancés en el NC que no pueden ser atribuibles a disparidad del tamaño del cuerpo y/o frecuencia del NC sino más bien a un proceso evolutivo independiente paralelo (Dainton & Macho, 1999), propuesto por evidencias ecológicas y de fósiles que el UACC tenía una locomoción arbórea ortógrada (Thorpe et al., 2007; Crompton et al., 2008). En cuanto a la hipótesis de ancestro arbóreo cuadrúpedo plantígrado se propone que a la luz de los análisis realizados en *Ardipithecus ramidus* las características anatómicas compartidas entre los géneros *Pan* y *Gorilla* son rasgos derivados que han sido adquiridos independientemente y proponen por características en *Ar. ramidus* que el UACC es arbóreo cuadrúpedo plantígrado (Lovejoy et al., 2009 a, 2009b). Por otra parte Kivell & Schmitt en 2009 encuentran que características de huesos de la muñeca y mano asociados al NC no se observan en todas las especies que practican NC, ni en mayor intensidad en el género *Gorilla*, como se esperaría por su mayor frecuencia al NC, pero sí en monos arbóreos. Por lo tanto llegan a dos conclusiones importantes, la primera es que las diferencias anatómicas se deben a que biomecánicamente el NC es un fenómeno distinto en los géneros de *Pan* y *Gorilla* y por lo tanto es un rasgo que

evoluciono de manera análoga, y la segunda es que las características identificadas como NC son en realidad características de locomoción arbórea y no terrestre, sugiriendo que la bipedestación humana evoluciono de un ancestro arbóreo sin precisar un tipo de locomoción.

Es importante destacar que las conclusiones hechas al respecto de sí la marcha de NC es un fenómeno biomecánico distinto o no en los géneros *Pan* y *Gorilla* lo hacen basándose en pocos estudios que comparan la anatomía, la marcha (de manera cualitativa) y un sólo estudio, de Inouye & Shea (2004), que liga morfología con locomoción entre *Pan* y *Gorilla*, sin haber de por medio un estudio formal que compare la marcha de NC de manera cuantitativa descriptivamente y biomecánicamente entre estos dos géneros para poder inferir de manera contundente sí este rasgo es una analogía o no en los dos clados. Los estudios realizados de la marcha de NC cuantitativos descriptivos en grandes simios son generales, escasos y no tienen como objetivo probar homología u homoplasia para el rasgo de NC en estos taxones (Hildebrand, 1967; D'Août et al., 2004). De igual manera los estudios biomecánicos cinemáticos, que además se encuentran centrados en especies del género *Pan* (D'Août et al., 2004; Aerts et al., 2000; Vereecke et al., 2003; D'Août et al., 2002; Matarazzo, 2013; Wunderlich & Jungers, 2009) exceptuando uno que incluye al gorila (Matarazzo, 2013). Resultando fundamental en un principio hacer para la marcha de NC estudios cuantitativos descriptivos y cinemáticos en el gorila, por ser el taxón menos investigado, para posteriormente hacer la comparación de la marcha cuadrúpeda con el género *Pan*. Dada la problemática presentada se plantean las siguientes preguntas ¿Cómo es la marcha cuadrúpeda en *Gorilla gorilla gorilla*? ¿Cómo es esta marcha cuadrúpeda a diferentes velocidades y cómo se podrían clasificar? Y ¿Cómo es la marcha cuadrúpeda a una velocidad similar en dos superficies de contacto diferentes: en el piso que está cubierto de pasto y sobre un tronco que se encuentra de forma horizontal sobre la superficie, donde camina sobre él, qué diferencias hay y cuáles son?

1.2 OBJETIVO GENERAL

Describir de manera cualitativa y cuantitativa la marcha de nudilleo cuadrúpedo en tres diferentes velocidades y dos superficies de contacto diferentes: pasto y tronco en un individuo de la especie *Gorilla gorilla gorilla*, clasificar y observar las diferencias en la marcha de NC.

1.3 OBEJTIVOS PARTICULARES

- Obtener de secuencias de movimiento ya registradas en video de diferentes ciclos de marcha a analizar.
- Hacer una descripción cualitativa de las marchas observadas.
- Hacer el análisis de movimiento cuantitativo de los ciclos de marcha.
- Observar, clasificar y analizar las diferencias en los análisis cualitativos y cuantitativos de los diferentes ciclos de marcha.
- Interpretar y discutir la información obtenida con otros estudios hechos en grandes simios.

2 MARCO TEÓRICO

2.1 LOCOMOCIÓN EN PRIMATES

Una de las actividades fundamentales de los vertebrados es la manera de desplazarse, la locomoción, y la manera en como estos animales se mueven está influenciado por diferentes factores que pueden ser internos o externos, como el hambre, sed, temperaturas extremas o escapar del peligro son factores internos, y los factores externos son originados por el mundo circundante como por ejemplo la actividad de depredadores, interacciones sociales que involucran compañeros conespecíficos o cambios repentinos en el hábitat natural (Ankel-Simons, 2007). En el caso del orden de los primates comparado con otros ordenes de mamíferos, en general, son capaces de desplegar una gran variedad de patrones de movimiento debido a su morfología adaptable (Gebo, 2014).

Los primates usualmente viven en ambientes arbóreos donde la habilidad de asir y sostenerse con sus manos y pies pentadáctilos es esencial, se puede decir que la mayoría de los primates no humanos pasa al menos un periodo de tiempo en el día en los árboles, (Ankel-Simons, 2007), aunque otros primates han bajado al piso como cuadrúpedos terrestres aún son capaces de trepar y moverse en los árboles, además ellos usan sus miembros anteriores y manos para alcanzar, forrajear, alimentarse y por supuesto agarrar (Gebo, 2014) ya que una adaptación distintiva del orden son las manos y pies prensiles, a excepción de los pies en los humanos (Ankel-Simons, 2007).

Fleagle (1992) publicó una lista de categorías de locomoción siendo las siguientes e ilustradas en la figura 1: andar cuadrúpedo arbóreo, andar cuadrúpedo terrestre, salto, suspensión y bipedestación, a esta lista se puede añadir trepa según la lista publicada por Gebo (2014) en donde la definición de cada uno es el siguiente:

Andar cuadrúpedo arbóreo: Caminar o correr en 4 extremidades a lo largo de las ramas.

Andar cuadrúpedo terrestre: Moverse en cuatro extremidades en el piso.

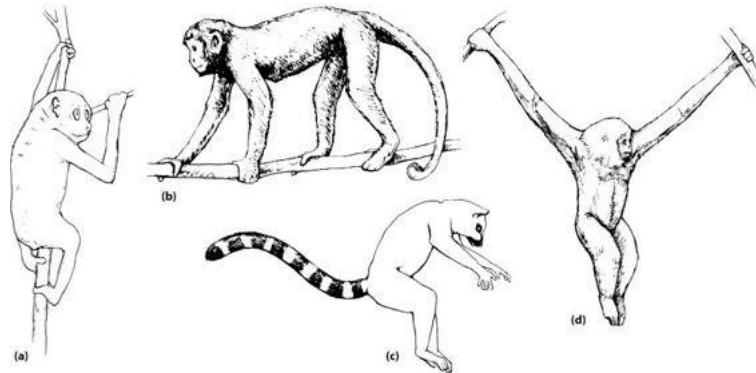
Salto: Moverse entre los troncos y ramas de los árboles con una rápida extensión de las extremidades posteriores.

Suspensión: Colgarse bajo los apoyos arbóreos, usualmente con las extremidades posteriores pero incluyendo la suspensión con segmentos anteriores y braquiación en simios y monos arañas.

Bipedestación: Caminar y correr en dos extremidades.

Trepa: Es escalar un tronco o rama de los árboles y se puede dividir en trepa vertical o trepa oblicua (clambering), esta hace referencia a la diferencia física de ascender vertical un tronco o rama contra una progresión más cuadrúmana a través de las ramas con ángulos oblicuos.

Figura 1. Movimientos de primates: (a) trepa vertical; (b) cuadrúpedo arbóreo; (c) salto y (d) braquiación.



Fuente: Figura tomada de Gebo, 2014.

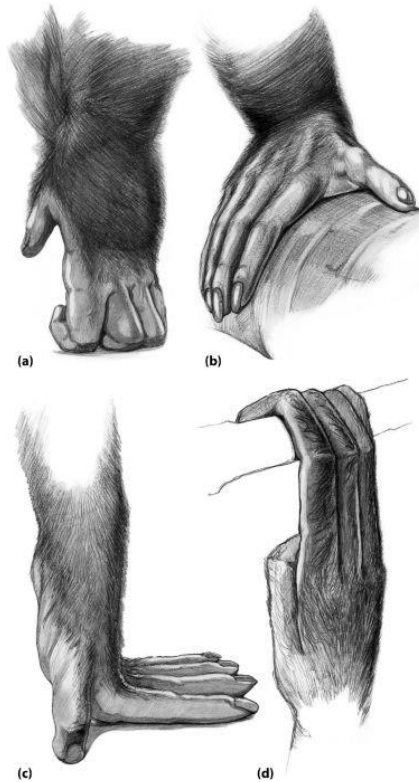
En el caso del andar cuadrúpedo de los primates, ya sea arbóreo o terrestre, rápido (correr) o lento (caminar), son impulsados por las extremidades posteriores con una mayor fuerza de propulsión aplicada por estos miembros posteriores en lugar de estar uniformemente distribuidos a través de cada una de las cuatro extremidades a diferencia de otros mamíferos cuadrúpedos, como los caballos o perros, que son dominados por extremidades anteriores.

En el caso de los simios existentes todos muestran un conjunto superpuesto de adaptaciones a la suspensión y trepa ortógrada (en posición erecta) en sus torsos, extremidades, manos y pies, ellos tienen antebrazos y manos alargados, índice intermembral alto, articulaciones de los hombros orientados lateralmente, articulaciones de las extremidades adaptadas a la carga en una variedad de posturas, torsos cortos y anchos y ausencia de una cola (Ward, 2007), por estas características se podría llegar al concepto errado de que todos los simios se desplazan con la ayuda de los brazos mediante impulsos pendulares (braquiadores) pero ahora se sabe que sólo los simios menores, gibones (género *Hylobates*) y siamanes (géneros *Symphalangus*), son los verdaderos braquiadores.

En el particular caso de los grandes simios africanos además de compartir anatomía musculo-esquelética con todos los hominoideos están secundariamente especializados en el

nudilleo cuadrúpedo (NC) terrestre y muestran un menor comportamiento arbóreo y de suspensión que los hominoideos asiáticos: orangutanes y gibones, el NC es apoyar la parte anterior del cuerpo, mientras caminan, en la parte dorsal de la segunda y tercer falange del segundo al quinto dedo de las manos (Ankel-Simons, 2007), ellos al tener los dedos demasiados largos para una marcha cuadrúpeda eficiente compensan esta deficiencia mecánica al plegar los dedos (Gebo, 2014). Es importante mencionar que dentro del orden los primates hay diferentes maneras de posicionar la mano en el andar cuadrúpedo: plantígrado donde hace contacto toda la mano en la superficie, digitígrado hacen contactos sólo los dedos de la mano en la superficie, caminata de puño característico de los orangutanes que doblan los dedos en forma de puño y los utilizan para moverse de manera cuadrúpeda en el piso y el NC (Gebo, 2014) mencionado y descrito anteriormente (Figura 2).

Figura 2. Posiciones de la mano: (a) posición de la mano de nudilleo cuadrúpedo; (b) posición de la mano palmígrado; (c) posición de la mano digitígrado y (d) asir en suspensión.



Fuente: Figura tomada de Gebo, 2014.

Según Isler (2002a) los grandes simios africanos tienen consideraciones de variantes de tamaño de un solo tipo, donde los bonobos son los más pequeños y arbóreos, los gorilas más grandes y terrestres, y los chimpancés comunes en medio. Sin embargo los gorilas a

pesar de ser extremadamente grandes y más terrestres que los chimpancés y bonobos se ha observado que todavía en ciertos hábitats, particulares ellos frecuentemente trepan árboles para alimentarse y dormir (Tuttle and Watts, 1985; Remis, 1995). Siendo así se ha vuelto más evidente que primates de la misma especie que viven en diferentes ambientes pueden mostrar comportamientos locomotores totalmente diferentes, demostrando que el modo de locomoción de los primates es altamente dependiente de la estructura del ambiente que habitan (Ankel-Simons, 2007). Es importante entender que los hábitos locomotores son influenciados por múltiples factores que deben ser tomados en cuenta en cada investigación, por lo tanto aunque los simios comparten un conjunto distintivo de morfología, no son idénticos ni en su comportamiento ni en su anatomía (Ward, 2007).

La mayoría de los estudios de campo en primates se han hecho desde 1960, inicialmente los primatólogos se enfocaron principalmente en observaciones del comportamiento social y tendían a descuidar los estudios de locomoción y posturas en comportamiento en el hábitat natural. Al parecer había una distinción entre los primatólogos que estaban interesados en el comportamiento social primate y aquellos que se enfocaban en la locomoción, pero ahora lentamente se está desarrollando una mejor comprensión del comportamiento locomotor de diferentes especies de primates (Ankel-Simons, 2007). Los estudios de locomoción en primates datan desde 1899 por Muybridge pero es a partir de 1960 que se empiezan a coleccionar datos cuantitativos de la locomoción y posturas (Vereecke & D'Août, 2010).

2.2 PRINCIPALES HIPÓTESIS DE MODELOS DE LOCOMOCIÓN EN EL ÚLTIMO ANCESTRO EN COMÚN DE PANINIS Y HOMININIS

Hay diversas hipótesis sobre el principal tipo de locomoción que precedió a la bipedestación humana, de las cuales se pueden identificar 6 primordialmente (Richmond et al. 2001; Crompton et al. 2008) estas hipótesis son: ancestro cuadrúpedo arbóreo, ancestro cuadrúpedo terrestre, ancestro hilobátido, ancestro arbórea ortógrado, ancestro de trepa vertical y ancestro de nudilleo cuadrúpedo (NC). Estas están basadas en estudios de anatomía comparada entre primates, anatomía fósil de homínidos y biomecánica.

Es importante mencionar que cada hipótesis de los modelos de locomoción que precedieron a la bipedestación no es vista como la única posición conductual practicada por el ancestro de los homínidos bípedos más bien es considerada como un componente importante del repertorio de locomoción (Richmond et al., 2001).

2.2.1 ANCESTRO CUADRÚPEDO ARBÓREO

La hipótesis de ancestro cuadrúpedo arbóreo postula que la evolución de la bipedestación viene de un ancestro adaptado a las ramas, cuadrúpedo pronógrado (tronco relativamente plano) muy parecido al observado en la mayoría de los antropoideos vivos y predice que el ancestro de los bípedos debe tener la mayoría de las siguientes características: masa corporal de pequeña a mediana, extremidades cortas en relación al tamaño del cuerpo, longitudes intermedias de los dedos de la mano y pie en combinación con los primeros dígitos relativamente largos, una caja torácica estrecha con una escapula dirigida anteriormente, características de hombro y muñeca asociados con estabilidad y un codo que refleje anteriores adaptaciones a posturas flexionadas (Schmitt, 1994; Fleagle 1998; Richmond et al., 2001).

Actualmente con el descubrimiento de los fósiles del homínido *Ardipithecus Ramidus* y con los estudios de la anatomía postcraneal revelan que la locomoción terrestre era bípeda y se combinaba con locomoción arbórea de tipo cuadrúpeda y por lo tanto infieren que el ancestro común entre el género Pan y Homo debe haber tenido una locomoción cuadrúpeda arbórea plantígrada por encima de las ramas (Lovejoy, 2009a, b).

2.2.2 ANCESTRO CUADRÚPEDO TERRESTRE

La hipótesis de ancestro cuadrúpedo terrestre argumenta que la bipedestación evolucionó de un ancestro adaptado a una forma de locomoción cuadrúpeda terrestre por lo que ésta agrupa varias hipótesis más específicas: digitígrado, plantígrado, marcha en puño y nudilleo

cuadrúpedo. Estas se distinguen una de otra por la diferencia en donde se da el apoyo del peso corporal en las manos (Richmond et al., 2001). Los autores que apoyan esta hipótesis ven evidencia del apoyo del peso corporal terrestre en el esqueleto de fósiles homínidos y en músculos, ligamentos y esqueletos de los simios africanos actuales y humanos, pero creen que la evidencia no apoya de manera contundente a un tipo de andar cuadrúpedo terrestre en particular (Gebo, 1992, 1996; Sarmiento, 1988, 1994).

2.2.3 ANCESTRO HILOBÁTIDO

El modelo hilobátido propone que el ancestro de los bípedos fue de tamaño pequeño (9-13.5kg) con un repertorio de locomoción principalmente de trepa arbórea y bípedo arbórea, y la braquiación sería practicada de manera rara y poco frecuente (Tuttle 1974, 1975, 1981). Postula que anatómicamente tendría el patrón común de los homínidos pero adicionalmente tendrían largas extremidades posteriores con potentes músculos en glúteos, cuádriceps y tríceps sural, el largo de la columna lumbar sería intermedio, no tan reducido como en los grandes simios, que permitiría la flexión lateral para dar soporte en la trepa vertical, este es el primer modelo que sugiere que los orígenes de la bipedestación humana están en actividades arbóreas ortógradas (Tuttle, 1969).

2.2.4 ANCESTRO DE TREPA VERTICAL

El modelo de ancestro de trepa vertical fue elaborado por primera vez por Prost (1980) en él propone que el repertorio locomotor de los simios africanos con mayor similitud cinemática a la bipedestación moderna humana es la trepa vertical, donde la trepa vertical es definida como el ascenso o descenso sobre sustratos que tienen un ángulo mayor de 45° con la horizontal (Hunt *et al.*, 1996). Estudios biomecánicos sugieren que la tensión y actividad muscular en los miembros posteriores durante la trepa vertical son muy similares a los que suceden durante la marcha bípeda (Fleagle et al., 1981; Prost, 1980). Actualmente se han hecho estudios biomecánicos en especies existentes de homínidos sobre la trepa vertical para aportar evidencia que en un futuro permita aceptar o rechazar esta hipótesis de ancestro de trepa vertical y eventualmente nos lleve a entender mejor nuestro pasado evolutivo y el de nuestros parientes más cercanos (Isler 2002a; Isler 2002b; Isler 2005).

2.2.5 ANCESTRO ARBÓREO ORTÓGRADO

El modelo de ancestro arbóreo ortógrado argumenta que la bipedestación evolucionó de un

ancestro que estaba principalmente adaptado a la locomoción arbórea implicando una considerable fuerza y movilidad en las extremidades posteriores, posturas de suspensión y uso de múltiples soportes. En esta hipótesis se hace explícito que en el repertorio locomotor del ancestro de los primeros homínidos bípedos no había una locomoción terrestre significativa, incluyendo el nudilleo cuadrúpedo (Napier 1964; Tuttle 1975; Stern 1975). En particular Stern (1975) hace énfasis en describir que la postura corporal será antipronógrada, es decir que el eje mayor del cuerpo (cabeza-tronco) que normalmente está paralelo a la superficie estará a mayor a 45° de la horizontal. Estos son los primeros autores que postulan y apoyan la hipótesis de ancestro arbóreo ortógrado.

Hay autores que están apoyando actualmente esta hipótesis de ancestro arbóreo ortógrado con nuevos estudios (Crompton et al., 2003; Thorpe et al., 2007; Kivell & Schmitt, 2009; Crompton et al., 2010). Crompton, Thorpe y colaboradores (Crompton et al. 2003; Thorpe et al., 2007; Crompton et al., 2010) argumentan que específicamente la bipedestación arbórea manualmente asistida es el comportamiento locomotor que precedió a la bipedestación homínida, lo hacen basándose en estudios comparativos de la locomoción en orangutanes en vida libre con la bipedestación humana y en las nuevas investigaciones en paleoambientes (Ward et al., 1999; Haile-Selassie, 2001; White et al., 2006; Kovarovic & Andrews, 2007) donde concluyen que los primeros homínidos ocuparon ambientes boscosos y no ambientes abiertos de sabana como antes se creía, de esta manera ellos notan la similitud cinemática entre la bipedestación humana y la bipedestación arbórea manualmente asistida.

Kivell & Schmitt (2009) realizan un estudio morfométrico cualitativo y cuantitativo de características de huesos de la muñeca utilizadas en investigaciones anteriores como distintivas del nudilleo cuadrúpedo (Corruccini, 1978; Begun, 1992; Richmond & Strait, 2000; Richmond et al., 2001), de las cuales llegan a la conclusión de que estas características son más bien indicadores de locomoción arbórea y apoyan la hipótesis de una evolución independiente del nudilleo cuadrúpedo en los dos linajes de simios africanos (ver Figura 3A). De esta manera los autores sugieren que la bipedestación humana evolucionó de un ancestro más arbóreo que ocupaba un nicho ecológico y una locomoción generalizada común a todos los simios vivos.

2.2.6 ANCESTRO DE NUDILLEO CUADRÚPEDO

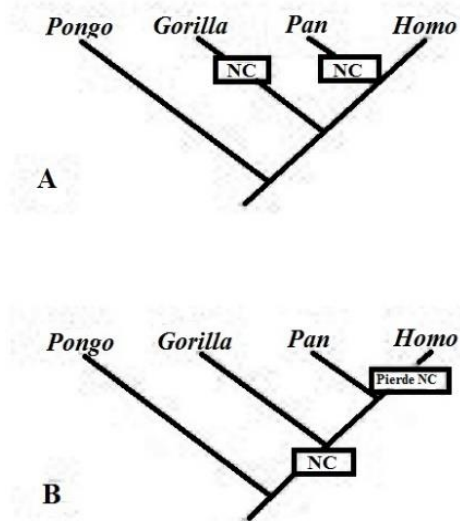
El primero en sugerir que el modelo del NC es el origen de la bipedestación moderna humana

fue Washburn (1967), posteriormente diferentes estudios han surgido apoyando esta hipótesis (Inouye, 1992; Inouye, 1994; Richmond & Strait, 2000; Richmond et al., 2001; Richmond & Strait, 2001; Corruccini & McHenry, 2001; Inouye & Shea, 2004; Begun, 2010; Williams, 2010). Esta postula que algunos vestigios adaptativos que forman parte del nudilleo cuadrúpedo estarán especialmente en los primeros bípedos y proveerán el apoyo de este modelo.

Esta hipótesis predice que el repertorio locomotor principal del ancestro de los primeros bípedos será el NC pero también consistirá en trepa arbórea y actividades ocasionales de suspensión y asevera que las adaptaciones anatómicas están concentradas en los miembros anteriores por el rol locomotor único (Richmond et al., 2001).

Los estudios más recientes que apoyan este modelo son investigaciones morfométricas de la parte distal del radio, carpo, metacarpo y falanges que se asocian con el NC y lo comparan con humanos, fósiles homíninos, monos cuadrúpedos plantígrados y grandes simios; encuentran patrones de coincidencia entre humanos, fósiles homíninos y grandes simios y las diferencias que identifican están entre los géneros *Pan* y *Gorilla* atribuyéndolas a diferencias del tamaño corporal y a la diferencia de frecuencia en el uso del nudilleo cuadrúpedo, donde el *Gorilla* es el de mayor tamaño y tiene mayor frecuencia en el uso de la marcha cuadrúpeda, (Inouye, 1992; Inouye, 1994; Richmond & Strait, 2000; Richmond et al., 2001; Richmond & Strait, 2001; Corruccini & McHenry, 2001; Inouye & Shea, 2004). El estudio más reciente por Williams (2010) tiene como objetivo observar los complejos morfológicos de integración en el carpo y 3° falanges discernibles en los dos géneros de grandes simios africanos, en el que sí encuentran estos dos patrones diferenciados significa que hay una evolución independiente (homoplasía) del nudilleo cúadrupedo en *Pan* y *Gorilla*, y sí no, se acepta la hipótesis de homología del nudilleo cuadrúpedo, específicamente como una simplesiomorfía, es decir que es un carácter compartido y representa el estado ancestral, por lo cual no encuentran un patrón diferenciado aceptando un único origen del nudilleo cuadrúpedo en el ancestro común de *Pan* y *Homo*, como se observa en la Figura 3 la filogenia de la homoplasía y simplesiomorfía del nudilleo cuadrúpedo, sin excluir la trepa u otros comportamientos arbóreos.

Fig. 3.- El carácter NC en la filogenia cómo es considerado en los modelos ancestro de NC y ancestro de trepa arbórea. A: Hipótesis de trepa arbórea el NC es considerado como homoplasía en *Gorilla* y *Pan*. B: Hipótesis de NC considera este carácter como simplesiomorfía en *Gorilla* y *Pan* y se pierde en *Homo*. (Figura tomada y modificada de Inouye & Shea, 2004).



Fuente: Figura tomada y modificada de Inouye & Shea, 2004.

2.3 BIOMECÁNICA COMO ANÁLISIS DE LA LOCOMOCIÓN EN PRIMATES

La biomecánica ha sido definida como el estudio del movimiento en los seres vivos usando la ciencia de la mecánica (Hatze, 1974), aunque muchas investigaciones están dedicadas al movimiento y desempeño humano en diferentes actividades también este campo de investigación se ha aplicado a una gran variedad de organismos diferentes. Dentro de la biología la gran escala de tamaños y diversidad añade un impresionante rango de mecanismos de locomoción que han evolucionado en los animales pero a pesar de esta gran diversidad de mecanismos subyacen principios y componentes biológicos comunes y por lo tanto el estudio de la locomoción animal depende del entendimiento de los principios físicos y las propiedades del medio que influyen cómo los animales se mueven (Biewener, 2003).

Dentro de las investigaciones biomecánicas en animales hay un orden que ha ganado un gran interés, este es el orden de los primates, muchos equipos de científicos están estudiando los diferentes aspectos de locomoción primate, empleando métodos sofisticados en el estudio del comportamiento locomotor en primates no humanos con particular atención en los simios, aplicando nuevas tecnologías como equipos computarizados de análisis de video (Ankel-Simons, 2007). Uno de los principales intereses en entender la biomecánica que subyace en las formas de locomoción de los simios son las contribuciones a interpretaciones fósiles de los homínidos que pueden dar, en particular con respecto a la evolución de la bipedestación humana (Gebo, 1996), y ahora se sabe que el conocimiento de la locomoción de primates vivos debe de ser muy profunda para proveer una fuente de interpretación del aparato locomotor de especies extintas (Ankel-Simons, 2007).

2.3.1 VIDEOGRAFÍA EN EL ANÁLISIS DEL MOVIMIENTO

Videografía es por mucho el método de grabación de patrones de movimiento más utilizado para análisis detallado de cualquier individuo (Payton, 2008), aunque en algún momento se utilizaron cámaras de película o videocámara análogas ahora es más común por el avance tecnológico utilizar cámaras digitales porque permiten tener una excelente calidad en el video y hay modelos de alta velocidad con rangos de cuadros menores al menos comparados con las cámaras de alta velocidad de cine (Payton, 2008).

Las cámaras se deben posicionar lo más lejos posible del sujeto, para reducir el error de perspectiva que resulta del movimiento fuera del plano de ejecución. Un lente con un

acercamiento de telefoto permitirá incrementar la distancia cámara-sujeto mientras se mantiene el tamaño de imagen deseada (Payton, 2008).

Las ventajas de utilizar los videos de movimiento son el bajo costo, la mínima interferencia en el desempeño, es decir el video análisis se puede conducir sin la necesidad de cualquier disturbio en el desempeño, y también permite flexibilidad en cuanto a los ambientes donde se puede grabar (Payton, 2008).

El análisis en video permite realizar estudios tanto cualitativos como cuantitativos. El análisis cualitativo tiene que ver con los detalles, observación sistemática y estructurada del ejecutante de los patrones de movimiento, identificando parámetros claves en el desempeño que necesitan cuantificarse y monitorearse para un futuro análisis. En cuanto al análisis cuantitativo tiene que ver con tomar medidas detalladas de la grabación que permitan cuantificar los parámetros claves del desempeño, en este enfoque se necesita un hardware y software más sofisticado del necesario en un análisis cualitativo y además es vital seguir correctos procedimientos en la captura y procesamiento de datos (Payton, 2008).

2.3.2 ANÁLISIS CUALITATIVO

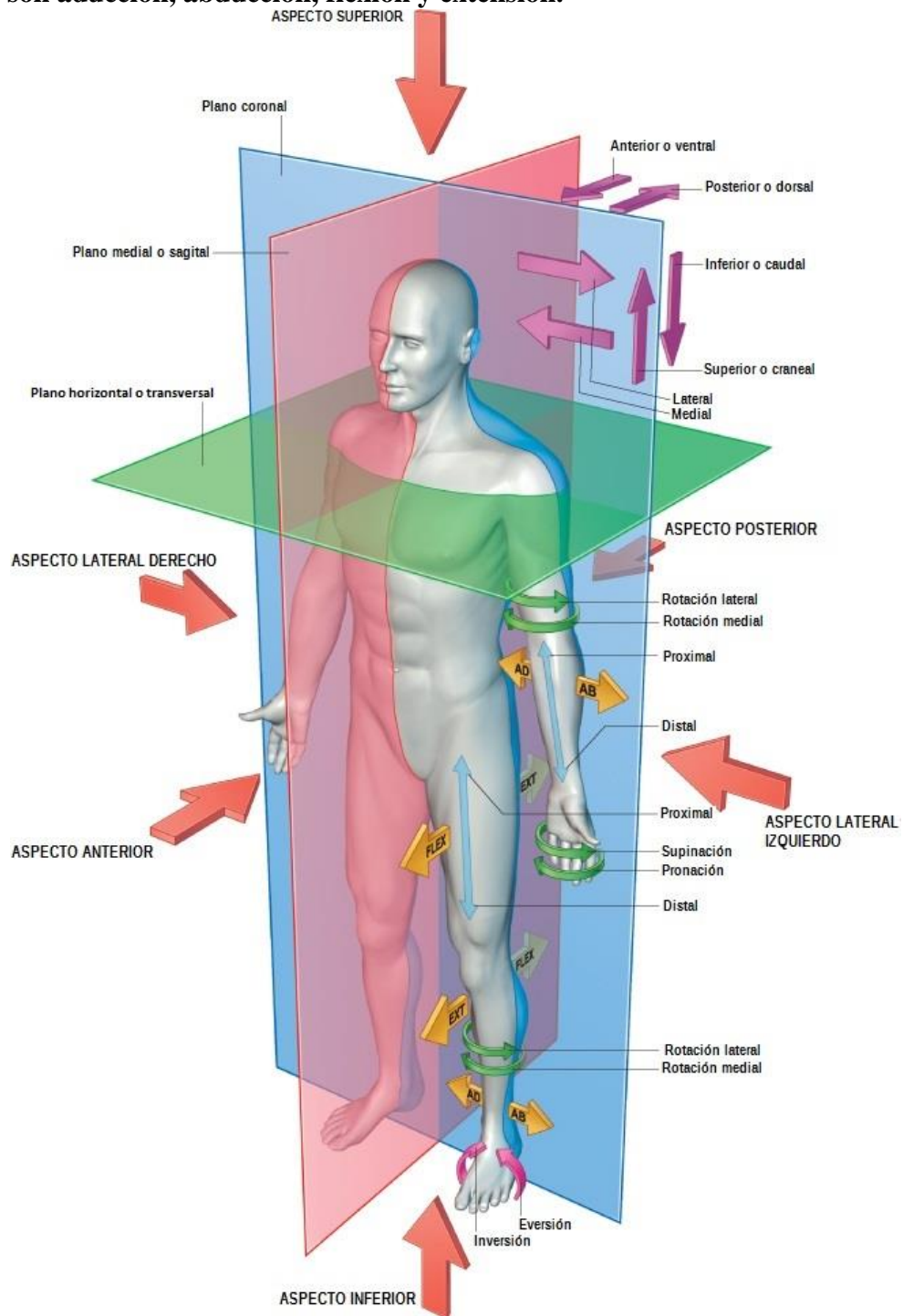
El primer paso para entender la locomoción de un animal es la observación y clasificación de los movimientos, en este caso se hace referencia al análisis cualitativo que es definido como la observación sistemática de los movimientos (Knudson & Morrison, 2002), donde se ven los movimientos como “patrones” (Bartlett, 2007) y se describen sin una medida cuantitativa exacta. Generalmente para la biomecánica humana se hace con el objetivo de proveer la mejor intervención para mejorar el desempeño en la actividad física (Knudson & Morrison, 2002), en el caso de la biomecánica aplicada en animales el objetivo es entender porque ciertas estructuras biológicas han evolucionado al movimiento dentro de ambientes físicos particulares (Biewener, 2003).

Para poder realizar una descripción cualitativa adecuada de los movimientos es necesario utilizar conceptos anatómicos que son propios de la biomecánica, sirven para estandarizar la terminología y permitir que las demás personas que lo lean entiendan la descripción. Los términos presentados a continuación son los conceptos en relación a la posición anatómica, utilizados en el cuerpo humano y que serán aplicados a los movimientos de primates.

Las tres dimensiones espaciales del cuerpo corresponden a los tres planos anatómicos:

frontal, sagital y transverso, como se observa en la Figura 4. Los planos de movimiento son una dirección o dimensión espacial particular de movimiento, y un eje es una línea imaginaria de la cual las partes del cuerpo rotan. Los ejes anatómicos asociados con el movimiento en cada uno de estos planos son los ejes: antero-posterior, medio-lateral y longitudinal (Knudson, 2007).

Figura 4.- Los principales planos anatómicos del movimiento. Señalizaciones de los posibles movimientos a realizar por los segmentos. Las abreviaciones de AD, AB, FLEX y EXT son aducción, abducción, flexión y extensión.



© Elsevier Ltd 2005. Standring: Gray's Anatomy 39e - www.graysanatomyonline.com

Fuente: Figura tomada y modificada de Gray & Standring, 2005.

En adición a estos planos y ejes, la anatomía usa diversos términos direccionales para ayudar a describir la posición relativa a las estructuras de la posición anatómica. Hacia la cabeza es llamada superior, mientras que hacia los pies es inferior; las partes de cuerpo hacia el frente del cuerpo son anteriores y objetos en la parte trasera son en dirección posterior; partes o movimiento hacia la línea media del cuerpo se dice que son mediales, mientras que los movimientos o posiciones hacia los lados del cuerpo son laterales. Hay muchos otros términos anatómicos con significados similares pero conservan la forma original del latín y griego de la anatomía clásica, por ejemplo, superior es sinónimo de cefálico mientras que inferior es lo mismo que caudal (Knudson, 2007). Por último los movimientos básicos fundamentales se muestran en la Cuadro 1:

Cuadro 1.- Movimientos fundamentales de los segmentos anatómicos del cuerpo.

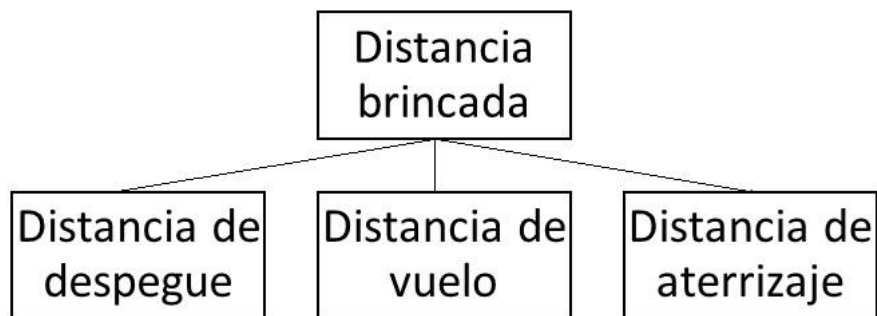
MOVIMIENTO	FUNCIÓN	EJE
Flexión	Disminución del ángulo entre dos segmentos adyacentes.	Frontal
Extensión	Aumento del ángulo entre dos segmentos adyacentes	Frontal
Abducción	Separación lateral de un segmento tomando como eje el cuerpo	Sagital
Aducción	Acercamiento de un segmento tomando como eje el cuerpo	Sagital
Elevación	Desplazamiento de un segmento hacia arriba	Sagital
Depresión	Desplazamiento de un segmento hacia abajo	Sagital
Antepulsión	Desplazamiento hacia adelante	Vertical
Retropulsión	Desplazamiento hacia atrás	Vertical
Rotación	Giro alrededor del eje longitudinal de un segmento	Vertical
Supinación longitudinal	Rotación de la mano hacia el exterior (arriba)	
Pronación longitudinal	Rotación de la mano hacia el interior (abajo)	
Inversión longitudinal	Elevación del borde interno del pie	
Eversión longitudinal	Elevación del borde externo del pie	
Circunducción	Describir un círculo con la extremidad	Multi

Fuente: Cuadro tomado de apuntes de clases de Matilde Espinosa Sánchez, 2014.

Otro tipo de análisis cualitativo en biomecánica del deporte son los modelos determinísticos, siendo el Dr. Jame G. Hay el pionero en el uso de este modelo en análisis biomecánicos (*e.g.* Hay & Reid, 1988). Esta modelo puede dar una base teórica al análisis, también conocido como modelo jerárquico, es un diagrama que tiene como primer principio

identificar el criterio de desempeño, es decir el resultado medible de la actividad deportiva, posteriormente el siguiente nivel es subdividir el criterio de desempeño al identificar las características críticas, particularmente con variables de desempeño o parámetros (Bartlett, 2007). El modelo tiene dos reglas importantes que son: el primer cuadro es el resultado del movimiento, expresado cuantitativamente (*e. g.* distancia o tiempo), y que todos los factores incluidos en un nivel del modelo deben determinar completamente los factores incluidos en el siguiente nivel de arriba (Chow & Knudson, 2011), la Figura 5 muestra un ejemplo de diagrama determinístico del salto de longitud con dos niveles (Barlett, 2007). El modelo determinístico determina las relaciones entre un resultado medible de movimiento y los factores biomecánicos que producen esta medida y se puede utilizar como una base para la comprensión teórica o empírica del sistema o proceso (Chow & Knudson, 2011).

Figura 5.- Modelo determinístico de salto de longitud de los niveles 1 y 2. División de distancia del salto (nivel 1) en tres componentes (nivel 2).



Fuente: Figura tomada y modificada de Barlett, 2007.

2.3.3 ANÁLISIS CUANTITATIVO

2.3.3.1 ANÁLISIS DE LA MARCHA EN PRIMATES

Todos los movimientos de locomoción tienen una tarea motora común que es desplazar el cuerpo del organismo respecto al apoyo o al medio, mediante esfuerzos musculares, entre los desplazamientos respecto al apoyo, desplazamientos terrestres. Las más difundidas son las locomociones mediante el empuje en forma de pasos (Donskoiy, 1988), denominados

análisis de la marcha, donde la marcha se define como un método de locomoción caracterizado por periodos de carga y descarga de los segmentos (Kirtley, 2006), por lo que resulta ser principalmente el estudio de caminar y correr (Milner, 2008). Aunque muchos de los estudios estén orientados en la locomoción humana desde una perspectiva clínica y deportiva (Davis et al., 2002). También hay estudios de la marcha enfocados en la locomoción animal desde una perspectiva evolutiva debido a que la locomoción es fundamental para la supervivencia de un gran rango de especies animales (Biewener, 2003).

Para el análisis moderno de la marcha básicamente se requiere el registro visual del movimiento (Hildebrand, 1989), uno de los primeros en implementar esta procedimiento fue Eadweard Muybridge en 1872, usando la técnica fotográfica al iniciar estudios de la locomoción animal (Muybridge, 1899). Él ideó una ingeniosa batería de 24 cámaras de fotografías que se podían accionar en sucesión rápida para producir una serie de imágenes fijas que indican la secuencia de movimientos de las extremidades (Muybridge, 1899) de 25 tipos mamíferos incluyendo a los humanos. Muybridge descubrió mecanismos útiles que remplazaban las descripciones vagas de la marcha y a menudo sin respaldo, hechas hasta entonces, por registros precisos y documentados del comportamiento locomotor (Prost, 1965) Además realizó dibujos estilizados que denomino secuencias de apoyo (Hildebrand, 1989) y un sistema clasificatorio que no sólo permite organizar cantidades de datos, sino de manera adicional, la organización es sistemática (Prost, 1965).

Una significativa contribución a los análisis de marcha cuadrúpeda ha sido realizado por Hildebrand (1965), al hacer el análisis de la marcha más cuantitativo. Desarrolló un criterio para distinguir las marchas, considerando por separado las marchas cuadrúpedas simétricas y asimétricas. Las secuencias de apoyo son meramente descriptivas acerca de cuál pie está o no en el piso, por lo que Hildebrand (1965) muestra que la duración de los pies en el piso y en oscilación son variables importantes implementando medidas para clasificar y graficar los tipos de marcha en un sistema de ejes cartesianos. Además realizó estudios en más de 150 especies de animales diferentes. El sistema clasificatorio y medidas de Hildebrand sigue vigente, con algunas adecuaciones como en el caso de los primates (Cartmill, 2007), al igual que la técnica de registrar la marcha de Muybridge con mejoras gracias al avance tecnológico al respecto.

En el caso de la aplicación de los análisis de la marcha en primates el primer estudio

es hecho por Prost (1965) con la aplicación de los análisis de Muybridge en monos (*Macaca* y *Lagothrix*), posteriormente Hildebrand (1967) publica un estudio en diferentes especies de primates aplicando el sistema de medición y clasificación que él implementó, y hace referencia a la peculiaridad de la marcha en primates, de igual manera Iwamoto & Tomita (1966) reportan la secuencia común de la marcha en los primates, pero Vilensky & Larson (1989a, b) además de hacer referencia a esto, presentan una hipótesis sobre la razón de la diferencia en la marcha de los primates con respecto a otros animales y por último también Cartmill *et al.* (2002) presentan otra hipótesis con respecto al mismo problema, además de estos estudios hay otros que abordan el análisis de la marcha en primates (e. g. Schmitt, 1999; Larson, 1998; Lemelin, 1999).

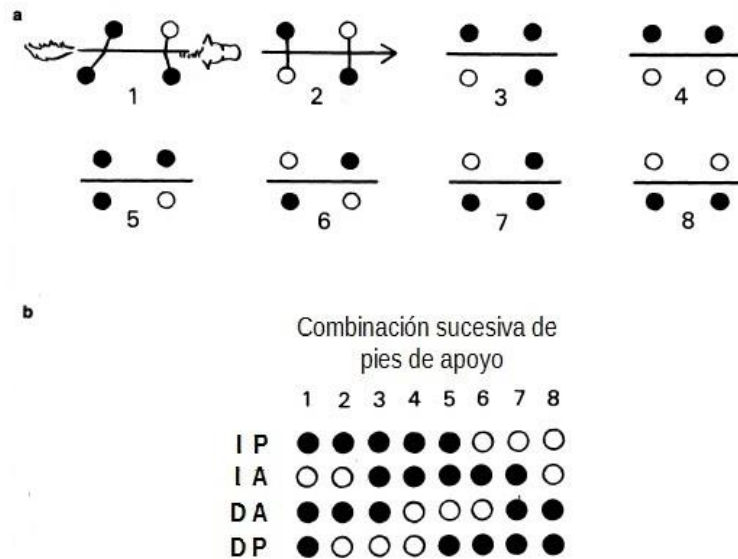
2.3.3.2 CARACTERÍSTICAS ESPACIOTEMPORALES EN ANIMALES CUADRUPEDOS

Las características espaciotemporales determinan la variación de la situación y del movimiento del sujeto (organismo) en el tiempo. En este caso la marcha es una forma habitual de mover las piernas al caminar o correr, cada que una pierna va hacia adelante es un paso, entonces la longitud de un paso es la distancia del talón del pie que toca primero el suelo al talón del pie que toca después el piso y cuando el sujeto da un paso de cada pie que tiene, dos o cuatro pies según sea el caso, el organismo ha tenido un ciclo de marcha completo (Kirtley, 2006). Es decir un ciclo es desde un punto inicial de contacto de un pie del sujeto al siguiente punto inicial de contacto del mismo segmento (Davis *et al.*, 2008). El ciclo de marcha se divide en fases de apoyo y oscilación, donde la fase de oscilación inicia en el ciclo de marcha cuando el segmento de apoyo deja el suelo y puede ser llamado como desprendimiento del pie o desprendimiento del dedo (Davis *et al.*, 2008) por ser la última parte del pie que deja de estar en contacto con el piso.

La marcha de cualquier animal de cuatro extremidades se clasifica en simétrica y asimétrica, donde la marcha simétrica tiene las pisadas de cada par de pies espaciadas uniformemente en el tiempo, y por el otro lado la marcha asimétrica tiene las pisadas los dos pies distribuidos de manera desigual en el tiempo. La manera más sencilla de representar y analizar la marcha es a través de secuencias de apoyo, propuesta por Muybridge en 1899, y los diagramas de marcha, propuesta por Hildebrand en 1965, estos son diagramas que muestran cualquier tipo de secuencia de apoyo sin mostrar la duración relativa de cada apoyo, normalmente son ocho combinaciones de apoyo en cada ciclo, pueden ser menos pero nunca

más y la convención del inicio del ciclo de marcha es con la pisada del pie izquierdo posterior (Figura 6). Las secuencias de apoyo son simples y útiles, sin embargo no muestran la relativa duración de las diferentes fases de apoyo, por lo que marchas que difieran en tiempo pueden al mismo tiempo tener la misma secuencia, además de que representan una dificultad para comparar y clasificar directamente muchos diagramas (Hildebrand, 1965; 1989).

Figura 6.- Secuencia de apoyo de una caminata de un caballo, mostrando la sucesión de apoyo (círculos negros) y no apoyo (círculos abiertos) de los pies en un ciclo locomotor. a. Notación parecida a las utilizadas por Muybridge en 1899, Howell en 1944 y Sukhanov en 1968. b. Notación más compacta o abreviada utilizada por Hildebrand desde 1965. Los símbolos I, D, P y A son izquierdo, derecho, posterior y anterior.



Fuente: Figura tomada y modificada de Hildebrand, 1989.

Hildebrand convirtió cada diagrama de secuencia de apoyo de la marcha en un diagrama del ciclo de la marcha, tomando en cuenta el tiempo como porcentaje, y a partir de ahí creó una expresión numérica que se ubica en una gráfica, sin sacrificar ningún tipo de información (ver Figura 7B en caso de marcha simétrica), pero lo hizo de manera distintiva de acuerdo con el tipo de marcha, simétrica y asimétrica, debido a que requieren diferentes variables cada tipo de marcha para ser evaluada.

2.3.3.2.1 MARCHA SIMÉTRICA

Las principales variables de cualquier marcha simétrica pueden ser expresadas por dos porcentajes que juntos son llamados fórmula de la marcha. Sin tomar en cuenta la individualidad de los ciclos de la marcha, cada pie de un par en contacto con el suelo durante

el mismo período de tiempo, y en el caso más común y simple de los cuadrúpedos, los contactos anteriores son los mismos que los contactos posteriores, en consecuencia la duración del intervalo de contacto con el suelo de cada pie es el mismo y convenientemente se puede expresar como el porcentaje de duración del ciclo de la marcha. Sólo falta otra variable que tiene que ser cuantificada para definir completamente la marcha simétrica: el paso de los pies anteriores debe estar relacionado con el de los pies posteriores, esta variable se mide como el retraso entre la pisada del pie anterior con respecto al pie posterior del mismo lado del cuerpo, expresado igualmente como porcentaje del ciclo de marcha. Las fórmulas se representan en la *gráfica de la marcha*, en la cual el porcentaje de la duración del contacto en el suelo va en la abscisa y en la ordenada, la relación del pie anterior y posterior en porcentaje igualmente, está es una poderosa herramienta porque permite comparar diez o cientos de ciclos de marcha en una gráfica (Hildebrand, 1989).

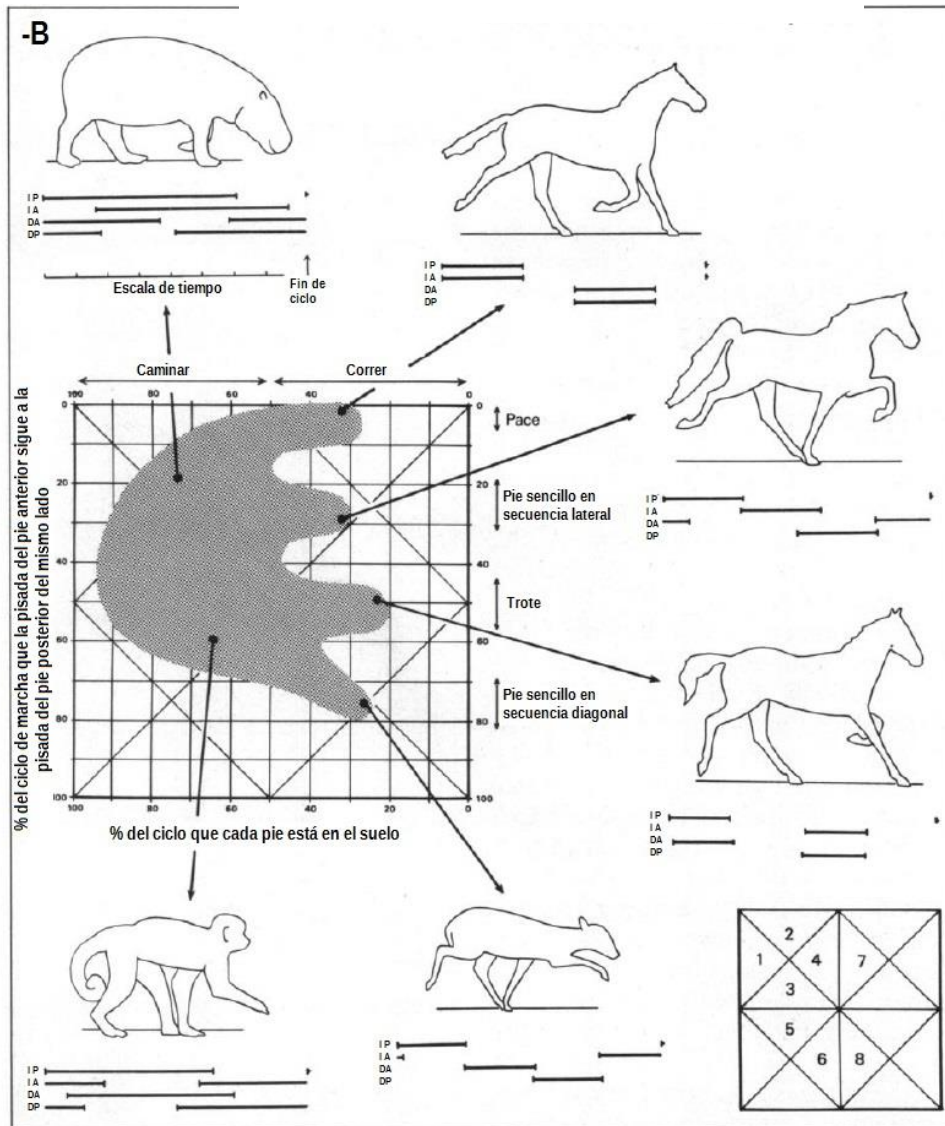
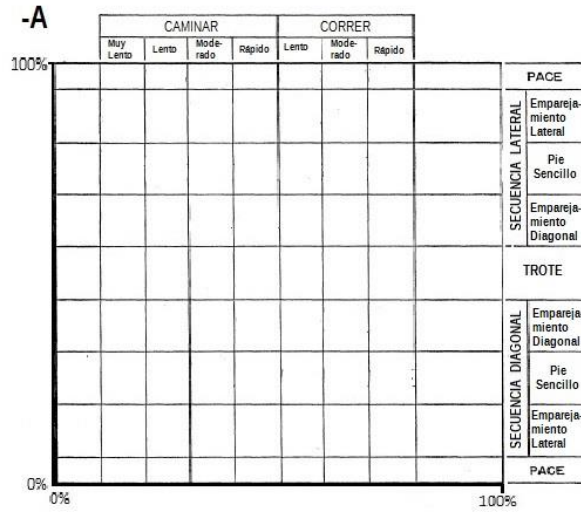
En la marcha simétrica la caminata es cuando cada pie está en el suelo más de la mitad del tiempo del ciclo de marcha, por el contrario correr cada pie está en el suelo menos de la mitad del tiempo del ciclo de marcha, dividiendo horizontalmente la gráfica la mitad de la izquierda en caminar y la mitad de la derecha en correr. Además la marcha simétrica también se divide en: secuencia lateral y secuencia diagonal. La secuencia lateral es cuando una pisada de un pie posterior dado es seguida de una pisada del pie anterior del mismo lado del cuerpo y la secuencia diagonal es aquella que la pisada de un pie posterior es seguida a una pisada del pie anterior de lado opuesto del cuerpo. Estas a su vez se dividen en emparejamiento lateral donde las pisadas de los pies posteriores y anteriores del mismo lado del cuerpo funcionan como parejas en el tiempo y emparejamiento diagonal, donde tienen las pisadas de los pies anteriores y posteriores de los lados opuestos del cuerpo funcionando como parejas en el tiempo, ambos pueden estar en secuencia lateral o diagonal, así es como se divide la parte vertical de la gráfica pero en la parte de la mitad está el trote, que es cuando las piernas diagonalmente opuestas oscilan al unísono (Hildebrand, 1967, 1989).

Hildebrand representó 1200 fórmulas de la marcha en una gráfica de 156 géneros de anfibios, reptiles y 16 órdenes de mamíferos, entre ellos los primates, que caen en un área predominante de la Figura 7, la más importante conclusión de esto es que las marchas no son discretas sino forman un continuo, los animales usualmente cambian abruptamente de marcha, puede ser de caminar a trotar, pero también pueden cambiar gradualmente, de una

lenta caminata a una rápida cayendo más arriba en la gráfica (Hildebrand, 1989).

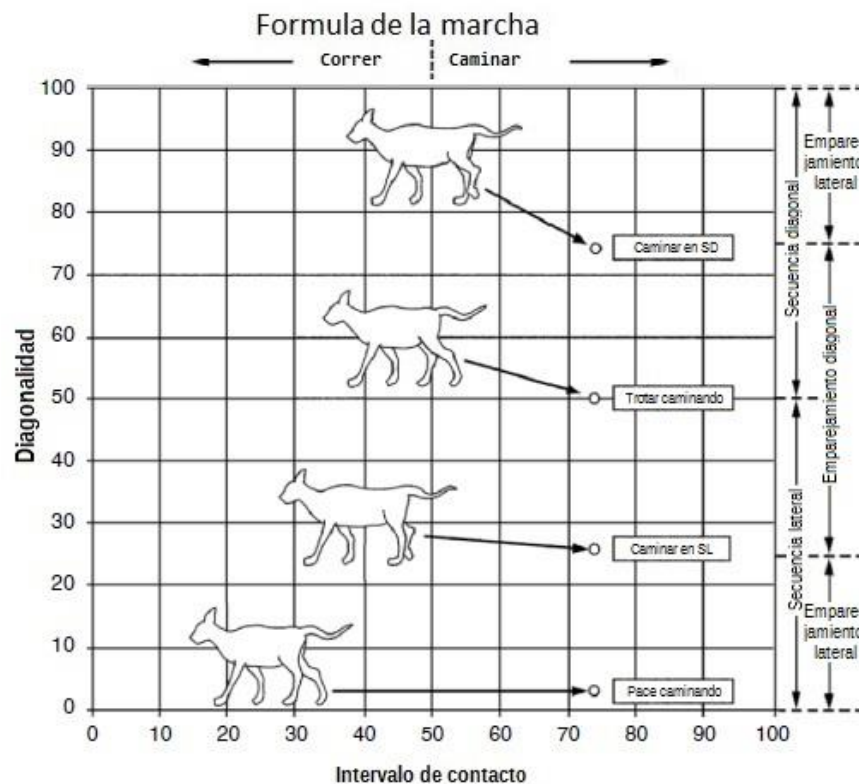
Presentan unas modificaciones Cartmill & Lemelin (2007) a la gráfica de la marcha propuesta por Hildebrand (1967) principalmente en los ejes que ahora parten de cero y en el eje vertical queda dividido únicamente en emparejamiento lateral y diagonal con sus respectivas secuencias (SL y SD), haciendo más sencillo graficar las marchas, en la figura 8 se muestra la manera en cómo queda.

Figura 7.- A es una gráfica que muestra el esquema de cómo se divide la gráfica de la marcha. B se muestra la distribución en la gráfica de la marcha de cerca de 1200 marchas simétricas de 156 géneros de vertebrados. Se representan seis marchas, un hipopótamo pigmeo, tres caballos, un duiker (antílope pequeño) y un mono son mostrados en el instante que el pie posterior izquierdo toca el suelo, además de los diagramas del ciclo de marcha indicando el tiempo como porcentaje del ciclo de marcha y la duración de los respectivos intervalos de contacto. La escala de tiempo (superior izquierda) es independiente para los diferentes animales. El dibujo en la parte inferior derecha muestra ciertas áreas claves de la gráfica.



Fuente: Figuras tomadas y modificadas de Hildebrand, 1965; 1989.

Figura 8.- Ambos ejes de la gráfica de la marcha de Hildebrand con variación en el eje x. La variable x, denominada intervalo de contacto, representa el tiempo que el pie permanece en apoyo como porcentaje de un ciclo de marcha completo, es decir desde toca ese pie el piso hasta que lo vuelve a hacer. En las marchas simétricas de la mayoría de los mamíferos el intervalo de contacto es aproximadamente el mismo para los cuatro pies y tiene una cercana correlación inversa con la velocidad. También con una variación en el eje (marchas caminando con intervalo de contacto= 74). La variable Y, llamada diagonalidad, representa el porcentaje de tiempo en un ciclo de marcha por el que cada pisada anterior se retrasa de la pisada del pie posterior del mismo lado. Las cuatro marchas ilustradas difieren en la fase de la relación entre los segmentos anteriores y posteriores (los cuatro dibujos muestran la misma posición). Cuando ambos pies de un lado están sincronizados al caminar (diagonalidad= 0 ó 100), la marcha es “pace” caminando, como se observa en la figura anterior (Figura 7B); cuando están exactamente fuera de fase (diagonalidad= 50), la marcha es trote caminando; cuando la pisada anterior está retrasada con la pisada posterior ipsilateral por más de cero pero menos del 50% del periodo del ciclo, la marcha es caminar en secuencia lateral; y cuando se retrasa por más del 50% pero menos del 100%, la marcha es caminar es secuencia diagonal.



Fuente: Figura tomada y modifica de Cartmill & Lamelin, 2007.

2.3.3.2.2 MARCHA ASIMÉTRICA

En la marcha asimétrica el par de pies anteriores y posteriores funcionan más o menos juntos como una unidad, además de que este tipo de marcha normalmente se realiza a la velocidad de correr, o cerca, por lo que la duración de los contactos con el suelo son comúnmente menos del 50% de la duración de un ciclo de marcha, aunque puede ser tan corto como 16 o 18% del ciclo de marcha de una carrera de un guepardo, impala o una liebre, o más de un 70% de un forrajeo de un ratón. Los contactos anteriores tienden a ser más cortos que los contactos posteriores, particularmente en pequeños animales que se mueven suavemente. En cada pareja de pisadas, el primer pie de la pareja en tocar el piso es llamado pie atrasado y el segundo es el pie adelante (es el adelantado por la posición sobre el suelo, no en el tiempo de la colocación (Hildebrand, 1977; 1989).

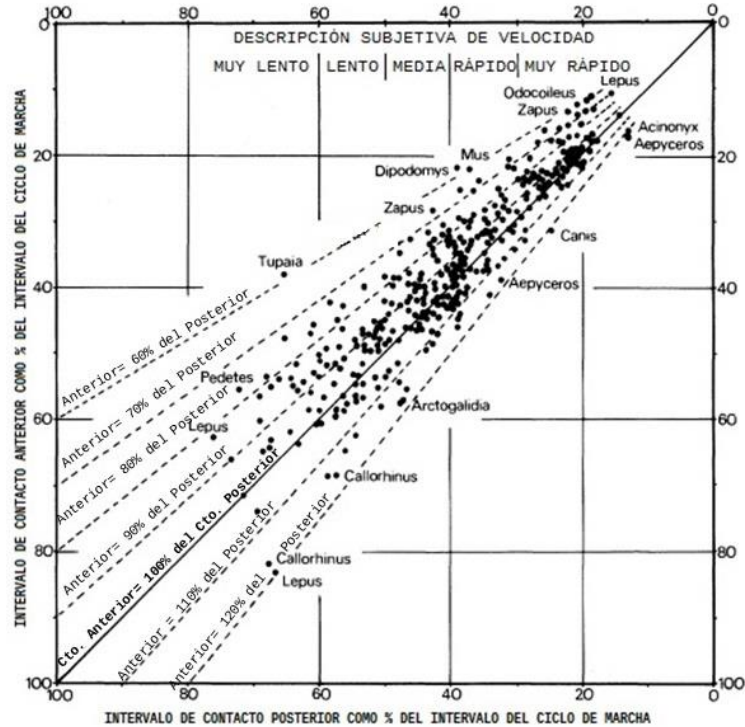
Los tipos de marcha asimétrica son: salto, medio salto y el galope transversal o rotatorio. Cuando los pies posteriores tocan el suelo aproximadamente al unísono de los pies anteriores, es la marcha denominada salto, es medio salto cuando los pies anteriores tocan el suelo al mismo tiempo o casi, mientras que los pies anteriores tienen un pie adelantado evidente, es galope, cuando las parejas de pies anteriores y posteriores tienen un adelantado, donde el galope transversal es cuando el pie adelantado posterior y anterior es en el mismo lado (ambos derechos o izquierdos), y es rotatorio cuando son de lados opuestos (Hildebrand, 1977; 1989).

Son cinco variables necesarias para caracterizar la marcha asimétrica: la duración de los intervalos de contacto con el suelo de los pies anteriores y posteriores, las magnitudes de los pies anteriores y posteriores adelantados, y los lados relativos de los pies anteriores y posteriores adelantados, es decir el mismo lado u opuesto. De igual manera Hildebrand (1977) realizó un estudio en 79 géneros de animales y se presentan algunas de las gráficas obtenidas y las interpretaciones que pueden ofrecer de la marcha.

La duración del intervalo de contacto de pies anteriores y posteriores, expresado como porcentaje del ciclo de marcha, y la duración del intervalo de contacto anterior como porcentaje del intervalo de contacto posterior se muestran en la figura 9. La duración de los intervalos de contacto (particularmente de los contactos posteriores) varía inversamente con la velocidad de desplazamiento. Aunque la velocidad actual no se puede inferir de los intervalos de contacto, pero se muestran términos subjetivos en la parte superior de la figura

8 que se pueden considerar apropiados para la mayoría de observadores (Hildebrand, 1977).

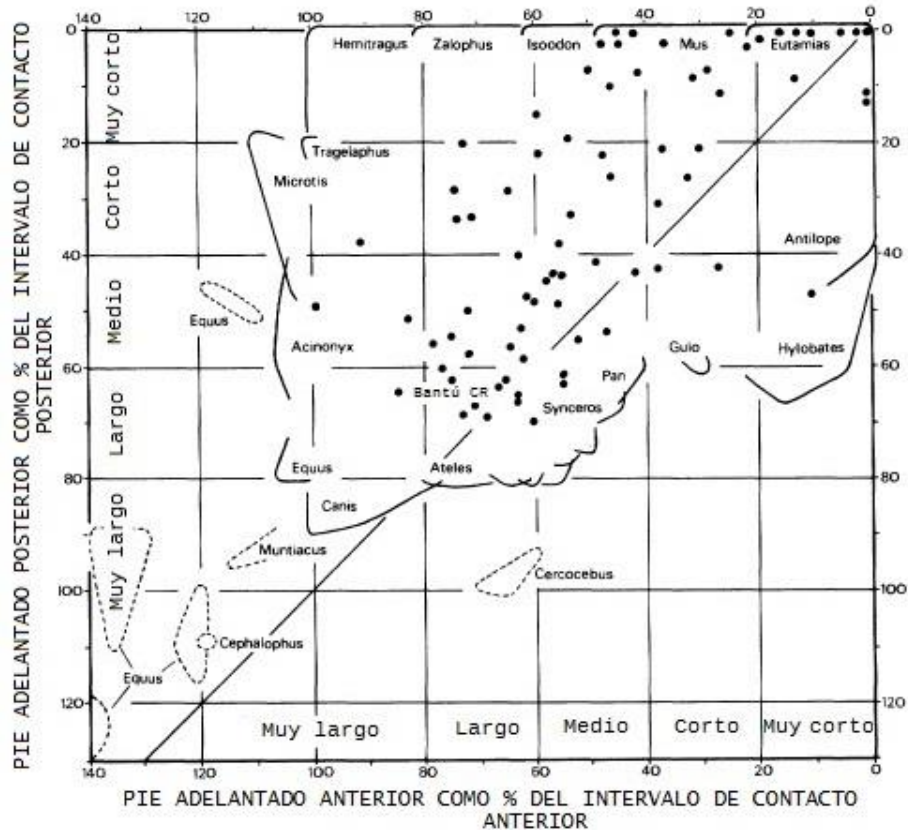
Figura 9.- Duración del intervalo de contacto anterior y posterior como porcentaje del ciclo de marcha y duración del intervalo de contacto anterior como porcentaje del intervalo de contacto posterior.



Fuente: (Figura tomada y modificada de Hildebrand, 1977).

La magnitud del pie adelantado (para cada par) se expresa mejor como el intervalo de tiempo entre las dos pisadas como un porcentaje del intervalo de contacto para ese par (en el que se asume que es el mismo para el pie atrasado y adelantado), por lo tanto sí el porcentaje resultante del pie adelantado es 0, es porque los dos pies tocaron el suelo simultáneamente, y 50% si el pie adelantado toca a la mitad del intervalo de contacto del pie atrasado. En la figura 10 se muestran los resultados obtenidos por Hildebrand (1977) y una terminología de distancia del pie adelantado es mostrada a lo largo de los dos ejes, aunque el porcentaje de los pies adelantados representa intervalos de tiempo en proporción y no distancias, se pueden correlacionar los valores con la distancia del paso dado por el pie adelantado en relación con el largo de la pierna, los términos describen la impresión subjetiva del observador (Hildebrand, 1977).

Figura 10.- Recopilación de los pies anteriores y posteriores adelantados. Líneas sólidas abarcan el rango de todas las representaciones típicas, muchos géneros son identificados por las representaciones que incluyen los datos marginales. Los círculos negros muestran visualmente los centros de peso de todos los datos de cada género. Líneas punteadas muestran datos atípicos de casos transicionales de marchas simétricas.

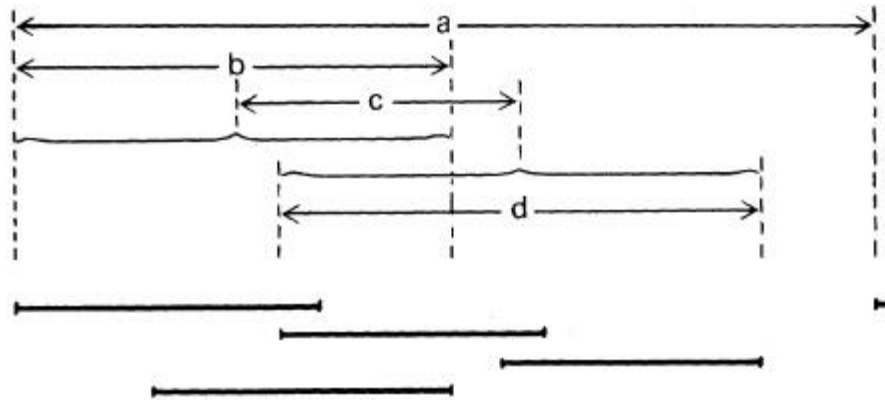


Fuente: Figura tomada y modificada de Hildebrand, 1977.

Hasta ahora se han presentado un análisis con cuatro variables, intervalo de contacto posterior y pie adelantado posterior, e intervalo de contacto anterior y pie adelantado anterior, esto provee toda la información que se necesita acerca de las acciones de los pies posteriores como un par aislado y de igual manera de los pies anteriores, como un par aislado, sin embargo queda por relacionar las acciones de los dos pares; como los pies de cada par funcionan más o menos como una unidad, en consecuencia en el siguiente análisis se utiliza el intervalo de tiempo que uno o ambos pies de un par están en el piso, por lo tanto una práctica referencia y con el valor funcional deseado, es identificar el instante de tiempo en el que es la mitad de la duración del contacto por uno o ambos pies posteriores (el medio tiempo posterior), y lo mismo para los pies anteriores (el medio tiempo anterior), y luego registrar el porcentaje del ciclo de la marcha que el medio tiempo anterior sigue al medio tiempo

posterior. En la Figura 11 se muestra, donde el porcentaje del ciclo de marcha del intervalo de contacto de los pies posteriores es $100 b/a$ y $100 d/a$ para los anteriores, por lo tanto el porcentaje que se busca sería $100 c/a$. Las acciones de los pies anteriores están relacionadas con los posteriores, en lugar de ser al revés debido a que los pies posteriores juegan un rol importante en la propulsión y comúnmente tienen intervalos de contacto más largos (Hildebrand, 1977).

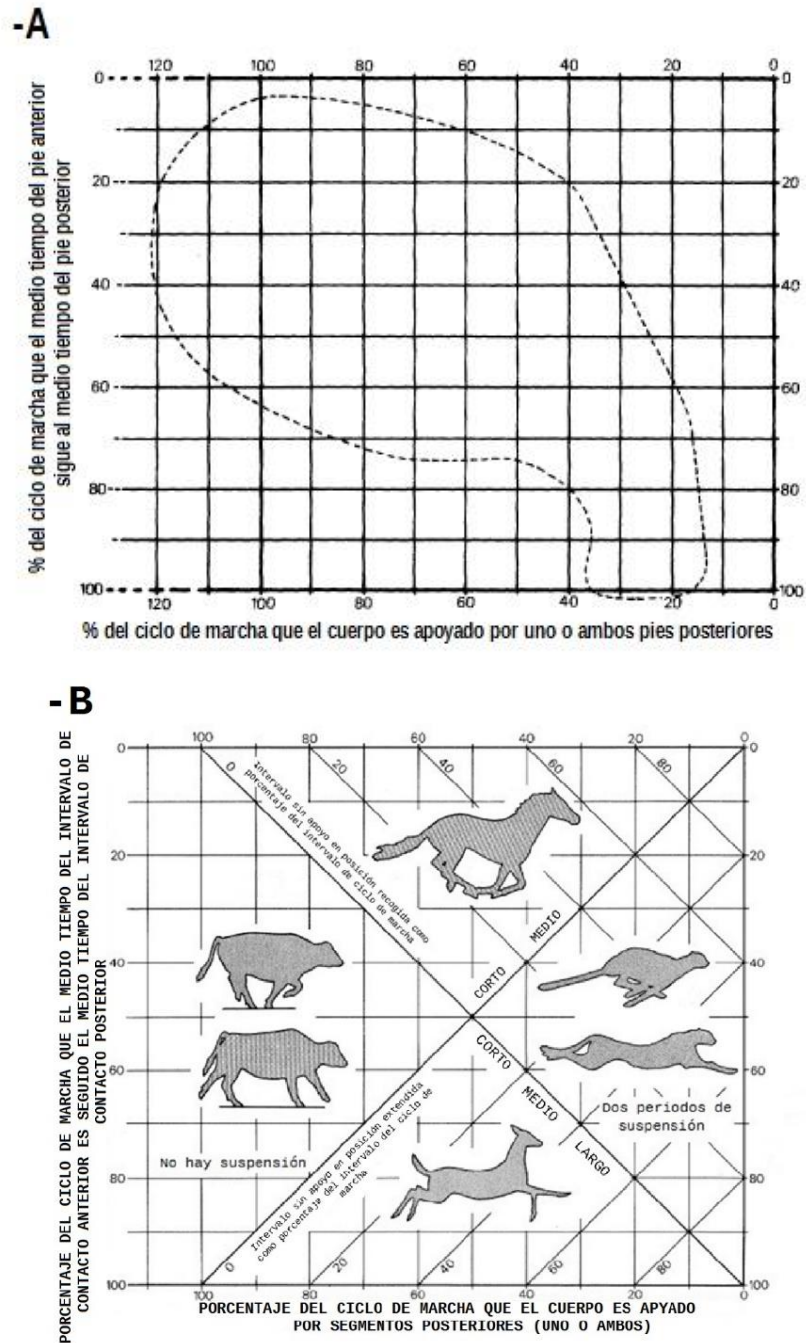
Figura 11.- Diagrama de marcha que expone medidas usadas en el análisis de marcha asimétrica. Representado como en el diagrama de marcha de la figura 6 B.



Fuente: Figura tomada y modificada de Hildebrand, 1977.

Por lo tanto la gráfica se hace con el porcentaje del ciclo de marcha que se está apoyado por los segmentos posteriores (uno o ambos) en la abscisa y en la ordenada el retraso de medio tiempo (intervalo entre el medio tiempo posterior y medio tiempo anterior) ambos expresados como el porcentaje de un ciclo de marcha, como se observa en la Figura 12. En el borde derecho de la gráfica es un límite absoluto donde los pies posteriores cesan de tocar el suelo, en el borde izquierdo también es un límite absoluto porque cada pie posterior está siempre en el suelo y la locomoción cesa. Sí los contactos anteriores y adelantados igualan los contactos posteriores y adelantados entonces, como se muestra en la figura 12 b, líneas diagonales dividen la gráfica en 4 secciones triangulares que representan las marchas que son visualmente distintas (Hildebrand, 1977).

Figura 12. A, gráfica básica de la marcha relacionando el apoyo de los segmentos posteriores con el retraso medio y se muestra un rango suavizado de 331 representaciones. B, misma gráfica anterior pero aquí se visualiza la distribución y duración relativa de las suspensiones extendidas y recogidas cuando el contacto anterior y adelantado es igual al contacto posterior y adelantado.



Fuente: Figura tomada y modificadas de Hildebrand, 1977.

En la parte izquierda de la gráfica, las marchas no tienen periodo de suspensión, el cuerpo está siempre en apoyo al menos por un pie, común en los galopes lentos de muchos mamíferos y usualmente en esfuerzos de ir más rápido de algunos como la jirafa (Hildebrand, 1977).

En la parte superior de la gráfica están las marchas que tienen solo un intervalo de suspensión en cada ciclo de la marcha, que ocurre cuando las piernas se juntan debajo del cuerpo y se denomina suspensión recogida, la impresión subjetiva de la duración o longitud en tiempo o distancia es como se muestra por los términos de la gráfica (Hildebrand, 1977).

En la sección inferior de la gráfica se encuentran las marchas que tienen un intervalo de suspensión en cada ciclo de marcha pero cuando la columna vertebral se flexiona dorsalmente y las piernas se extiende hacia adelante y atrás, como los ciervos o algunos roedores, este tipo se denomina suspensión extendida, igualmente en la gráfica se menciona la impresión del observador (Hildebrand, 1977).

Finalmente en la sección de la derecha de la gráfica las marchas que están representadas son las que tienen dos periodos de suspensión en cada ciclo de la marcha, un periodo con piernas recogidas y otro con extendidas, estas marchas se presentan en galopes rápidos como en conejos, varios carnívoros y artiodáctilos (Hildebrand, 1977).

2.3.3.3 CARACTERISTICAS ESPACIOTEMPORALES DE LA MARCHA EN PRIMATES

Un rasgo comportamental evolutivamente novedoso (sinapomorfia) de los primates es la marcha distintiva al caminar ya que la mayoría de los mamíferos emplea al caminar la marcha en secuencia lateral (SL) a diferencia del patrón utilizado al caminar por los primates que es en secuencia diagonal (SD), la SD al caminar es una marcha que rara vez se ve en no primates. Estas peculiaridades en la marcha primate fueron descubiertas en 1887 por Eadweard Muybridge, pero fueron analizadas cuantitativamente hasta en 1960, cuando Milton Hildebrand desarrollo una manera de cuantificar las diferencias entre diferentes marchas simétricas (Cartmill & Lemelin 2007).

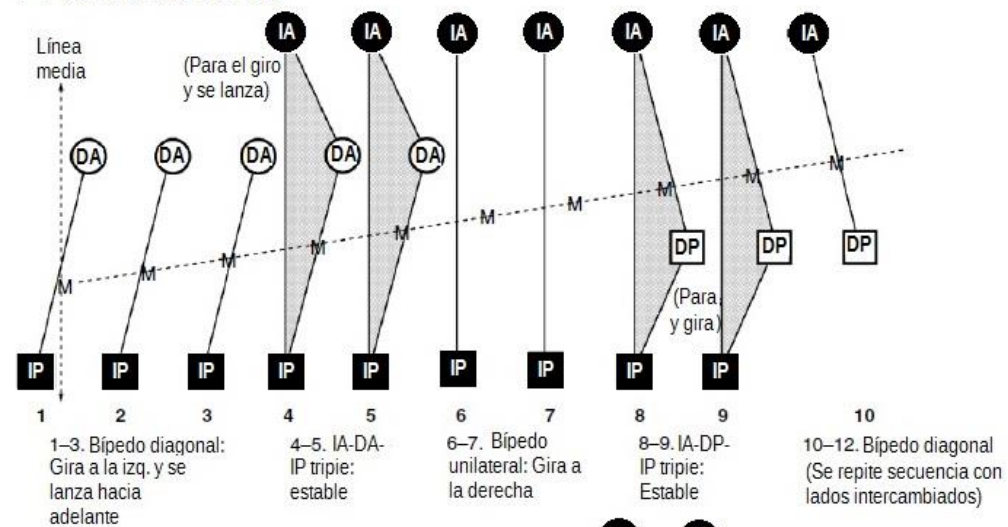
La preferencia de una marcha en SD por lo primates es problemática, porque al parecer inherentemente es menos estable a bajas velocidades que la típica marcha de SL. En la marcha de SL de un caballo o cualquier mamífero típico cuadrúpedo las áreas de los apoyos en tripie (triángulos en gris, Figuras 13A, 4-5, 8-9) son maximizados, con tres puntos de apoyo bien distribuidos a lo largo del eje anteroposterior. La línea vertical a través del centro

de masa del animal (línea de gravedad) probablemente cae dentro de los triángulos durante la mayoría de las fases de apoyo en tres pies, en la fase de apoyo en dos pies (o bípeda) del ciclo, cuando la línea de gravedad cae necesariamente fuera de la línea de apoyo, el animal tiende a rodar hacia la izquierda (Figuras 13A) o a la derecha (Figuras 13A, 7), pero el siguiente pie al bajar desciende en el lugar adecuado para controlar el giro (Figuras 13A, nos. 4, 8) (Cartmill & Lemelin 2007).

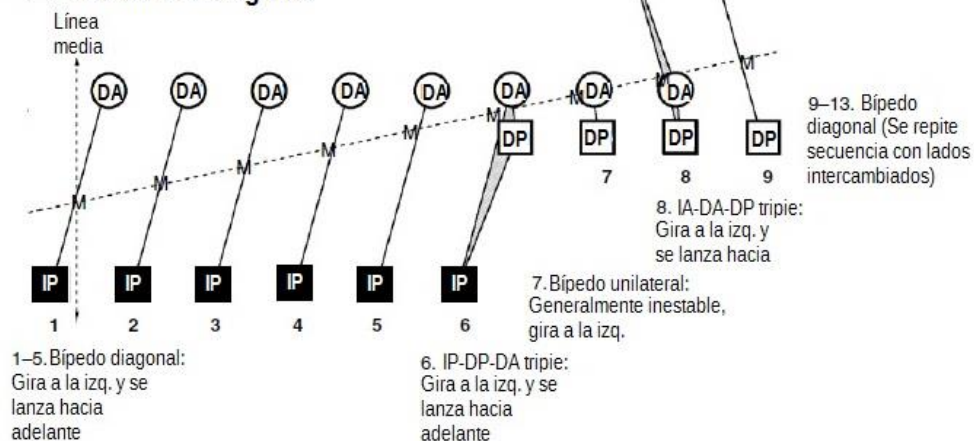
La secuencia diagonal de la marcha vista en primates es considerada menos estable, porque el pie posterior cuando toca el suelo muy cerca y detrás del pie anterior del mismo lado, el apoyo bípedo unilateral (apoyo únicamente de los dos pies en el mismo lado) es extremadamente corto, y por lo tanto los tripies o triángulos de apoyo son mucho más pequeños que los que ocurren en una marcha de SL (Figura 13A, nos. 4, 8, Figura 13B, nos. 6, 8). Dependiendo de ciertos valores de los parámetros de la marcha, el animal puede balancearse brevemente en el apoyo bípedo unilateral dos veces en cada ciclo de marcha (Figura 13B, no. 7). Los periodos de inestabilidad en marcha de SD no parecen contribuir uniformemente al movimiento hacia adelante, de hecho la dirección del paso puede ser ligeramente hacia la parte posterior cuando la parte delantera del pie se reduce, de modo que el animal periódicamente esta punto de caerse hacia atrás (Cartmill & Lemelin 2007).

Figura 13.- Apoyos en polígonos típicos en SL (A) y SD (B) cuando se camina. Los diagramas representan la colocación del pie durante la primera mitad de la marcha del ciclo, empezando con el inicio en la fase de apoyo diagonal IP-DA (bípedo), como es visto arriba. Los apoyos en triángulo son vistos en gris. La segunda mitad del ciclo comienza con la posición 10 en (A) y 9 en (B), que sería la imagen espejo de la primera mitad. En ambas secuencias los intervalos de tiempo entre los sucesivos diagramas son aproximadamente constantes. La posición indicada en la proyección vertical a través del centro de masa (CM) es basado en una aproximación en tres supuestos: (1) el animal está aproximadamente en balance al principio de la diagonal bípeda, (2) el centro de masa permanece en la línea media, y (3) el centro de masa se mueve hacia adelante a una velocidad constante. El espacio y tiempo es basado en Muybridge (1887, p. 28, Pl. 143); convención gráfica después de Rollinson & Martin (1981). Símbolos: figuras negras son colocación de pies izquierdos (IP, izquierdo posterior, IA, izquierdo anterior); figuras blancas son colocación de pies derechos (DA, derecho anterior, DP, derecho posterior); cuadros son pies posteriores y círculos pies anteriores.

(A) Secuencia Lateral



(B) Secuencia Diagonal



Fuente: Figura tomada y modificada de Cartmill & Lemelin, 2007.

No está clara cuál es la ventaja que una marcha en SD confiere al compensar todas las aparentes desventajas: sin embargo algunas han sido sugeridas, ninguna de ellas ha sido persuasiva ni tampoco ninguna de ellas ha tenido en cuenta de manera satisfactoria la distribución observada de la marcha de SL y SD entre los mamíferos (Cartmill & Lemelin 2007).

Muybridge (1887) propone: que el segmento más fuerte de cada lado siempre desciende inmediatamente antes de otro (su “Ley de la marcha”), y que la trepa arbórea da a los primates una fuerza excepcional en los segmentos anteriores y por lo tanto la marcha en SD. Pero Vilensky & Larson (1989) observaron que no hay razón para pensar que los primates tienen segmentos anteriores más fuertes o que cargan mayor masa que los segmentos posteriores (Cartmill & Lemelin 2007).

Prost (1965) sugiere que las marchas en SD, pero no en SL, permiten a los mamíferos utilizar la columna vertebral lateralmente para flexionarse e incrementar la distancia entre el contacto sucesivo de puntos de la misma pierna y por lo tanto incrementar la longitud del paso. Pero algunos no primates tetrápodos con marcha en SL realizan esto (Carlson et al., 1979; Pridmore, 1992; Ritter, 1995). Lo que un cuadrúpedo necesita para permitir la flexión lateral de la columna vertebral es mejorar la longitud del paso, no es la marcha en SD sino la marcha en emparejamiento diagonal que puede ser de SD o SL (Cartmill & Lemelin 2007).

Los siguientes análisis acerca de la significancia de la marcha en SD han argumentado que los primates lo hacen porque cargan un gran porcentaje de su masa en los segmentos posteriores más que otros mamíferos, esta idea la originó Tomita (1967). En esta misma línea Rollinson & Martin (1981) concluyen que la SD en primates es consecuencia de que el centro de masa está localizado en la parte más trasera del cuerpo que en cualquier otro mamífero no primate (Cartmill & Lemelin 2007).

Todos estos análisis fueron refutados por Vilensky & Larson (1989) al ofrecer un nuevo enfoque radical al estudio de la marcha en primates. Desechan todos los análisis que han visto la marcha en SD como un reflejo de dominancia de los segmentos posteriores de la locomoción primate, argumentando que no hay evidencia de que los primates tengan un centro de masa más posterior que otro mamífero, en cambio encuentran evidencia de que muchos individuos de monos y lémures ocasional o habitualmente usan en la marcha una SL y cuestionan si el uso de una SD tiene un significado adaptativo del todo y llegan a la

hipótesis de que la decisión particular de un animal de usar una marcha simétrica en particular es por mucho arbitraria, por lo menos el sentido de estabilidad no es un factor (Cartmill & Lemelin 2007).

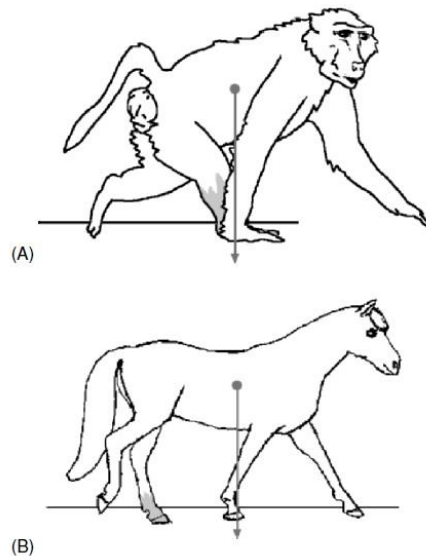
Vilensky y Larson sugieren que la importancia de la diferencia en la secuencia de la marcha entre primates y mamíferos está en la reorganización neurológica que tienen los primates en la locomoción, que está bajo un control cerebral más directo y le da a los primates un comportamiento con mayor flexibilidad en la selección de las marchas. La conjetura a la que llegan acerca de la alta frecuencia de la SD en la marcha de primates está de alguna manera relacionada con el incremento de la encefalización de los segmentos anteriores como un órgano de manipulación, con más músculos en estos segmentos haciendo que jueguen un papel más activo en la propulsión (Cartmill & Lemelin 2007).

El análisis de Vilensky & Larson ha tenido una profunda influencia en el pensamiento de la marcha en SD, sin embargo Cartmill et al. (2002) menciona tres problemas que hay en la interpretación. El primero es que no hay detalles acerca del mecanismo neurológico hipotético que subyace a la preferencia de una marcha en SD, por lo que la explicación propuesta en términos de “coordinación ipsilateral anterior-posterior” es realmente una manera diferente de decir que los primates prefieren una marcha en SD. Segundo problema, mientras haya presencia de una marcha en SL en los primates que da cuenta de su capacidad para utilizar las dos secuencias de marcha, la capacidad no altera el hecho de que casi todos los primates prefieren predominantemente usar la marcha en SD (Cartmill & Lemelin 2007). Y el tercero y más importante es que la marcha en SD también caracteriza a los arbóreos marsupiales (Goldfinch & Molnar, 1978; Hildebrand, 1976; Lemelin, 1996; Lemelin and Schmitt, 2007; Lemelin et al., 1999, 2002, 2003; Pridmore, 1994; Schmitt and Lemelin, 2002; White, 1990), y estos animales son relativamente primitivos neurológicamente y pobremente encefalizados (Cartmill & Lemelin 2007).

Por último Cartmill & Lemelin (2007) presentan su hipótesis de porque la preferencia de los primates por una marcha con SD en la que explican que cuando los primates caminan en SD, el apoyo del pie posterior está extendido al momento que el pie anterior toca el suelo (Figura 14), colocándolo atrás o ligeramente enfrente de la línea de gravedad a diferencia del caminar en SL de los no primates con diagonalidad alrededor de 25, el pie posterior en apoyo está colocado muy posteriormente de la línea de gravedad cuando el siguiente pie anterior

viene bajando. La extensión del pie posterior cuando el pie anterior viene bajando es ventajoso para los primates y otros animales arbóreos con pies posteriores prensiles, porque si el pie anterior de dichos animales baja en un apoyo inseguro, el animal sigue aun fuertemente balanceado con el pie posterior prensil y puede regresar más fácilmente, un primate que camina como un caballo no puede hacer esto (Cartmill & Lemelin 2007).

Figura 14.- Posible valor adaptativo del caminar en la marcha de secuencia diagonal en primates. Al momento que el pie anterior toca el suelo cuando el peso está a punto de ser transferido a un nuevo y no probado substrato la línea de gravedad (flecha gris: que atraviesa el centro de masa del cuerpo estimado aquí como una vertical que atraviesa un punto medio de una línea del isquion-occipucio) caerá más cerca del pie posterior de apoyo (tono gris) en el caminar en SD de un babuino (A) que el caminar en SL de caballo (B). En los primates u otros animales arbóreos con marcada especialización en pies anteriores prensiles, el patrón de apoyo primate permite que el animal vaya hacia atrás o recupere su balance sí el nuevo apoyo se rompe o dobla precipitadamente.



Fuente: Figura tomada y modificada de Cartmill & Lemelin, 2007.

Es importante resaltar que la marcha primate es única cuando se refiere al caminar en una marcha simétrica ya que cuando los primates corren es muy poco frecuente la marcha simétrica, por el contrario lo hacen de manera asimétrica (Vilensky 1989).

2.3.3.4 MEDIDAS CINÉMATICAS EN LA MARCHA

En el análisis cinemático se realiza la medición de variables como ángulos entre segmentos, es decir de uniones articulares, velocidades y aceleraciones angulares. Se analizan los componentes espaciales y temporales del movimiento sin hacer referencia a las fuerzas que lo causan (Payton, 2008), aplicándose a cualquier tipo de movimiento, como en este caso a

la marcha cuadrúpeda. La información cinemática obtenida del video puede ser usada para cuantificar parámetros claves en el desempeño y/o comparar desempeños entre individuos o del mismo individuo (Payton, 2008).

2.3.3.4.1 PROCEDIMIENTO DE GRABADO DE VIDEO TRIDIMENSIONAL

El procedimiento de grabado de video tridimensional nace de una rama de la ciencia llamada fotogrametría que se encarga de hacer medidas precisas y fiables a partir de imágenes. Esta rama es la videogrametría que utiliza las grabaciones para adquirir las imágenes (Gruen 1997) y realizar estas medidas precisas, por lo tanto la videogrametría es una técnica apropiada en la biomecánica porque permite realizar reconstrucciones de medidas tridimensionales (3D), medir un gran número de objetos (cuerpos) en movimiento, cumple con buenos requerimientos de resolución temporal, los resultados son precisos y confiables, y satisface requerimientos de rápida grabación. Permite además resolver dos grandes problemas en biomecánica que son la reconstrucción de superficies, como son el cuerpo o la cara, y la determinación de la trayectoria de cuerpos en movimiento (Gruen, 1997).

Al menos se requiere tener dos o más cámaras grabando simultáneamente el desempeño, cada una en una perspectiva diferente. La decisión del algoritmo usado en la reconstrucción tridimensional no pone restricciones severas acerca de la colocación de las cámaras (Barlett, 2007; Payton, 2008).

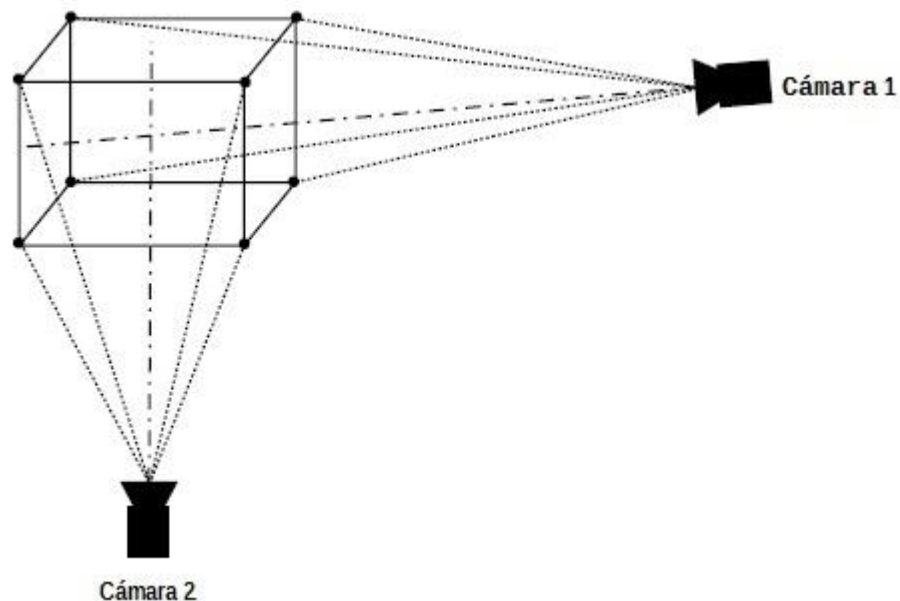
El algoritmo de reconstrucción tridimensional más ampliamente usado en biomecánica del deporte es el algoritmo de Transformación Lineal Directa (DLT por sus siglas en inglés), este enfoque no requiere alineamiento cuidadoso de la cámara y permite mayor flexibilidad en la decisión de su colocación. El método DLT determina una relación lineal entre la coordenada bidimensionales en la imagen de, por ejemplo, un punto anatómico (landmark) del cuerpo y la coordenada tridimensional de este en el mundo real (Payton, 2008).

2.3.3.4.2 CALIBRACIÓN

El término calibración se refiere a la determinación de los de los parámetros de orientación interior de una cámara en particular (Gruen 1997). Para establecer una relación entre las coordenadas bidimensionales en la imagen y las coordenadas tridimensionales del mundo real, un objeto en el espacio debe ser definido, donde se saben las coordenadas tridimensionales. Esto se logra usando un objeto rígido de calibración de dimensiones conocidas, incorporando un conjunto de marcadores como pequeñas esferas (Figura 15). Un

mínimo control de seis puntos no coplanares son requeridos para la reconstrucción de las coordenadas tridimensionales, pero un control de puntos de 15-10 son recomendados. Las imágenes de los puntos de control son grabadas con cada cámara para ser usada en la preparación. Luego son digitalizados para producir un conjunto de coordenadas bidimensionales para cada control de puntos de cada vista de cada cámara, estas coordenadas son usadas para computar los parámetros DLT, que relacionan la orientación y posición de cada cámara. Con los parámetros DLT obtenidos, se usa una ecuación para obtener las coordenadas tridimensionales de cualquier marca de un punto anatómico en el espacio (Payton, 2008).

Figura 15.- Instalación de cámaras en DLT tridimensional, nótese que los rayos de las esferas de calibración están de manera no ambigua para ambas cámaras, solamente por claridad los rayos de todas las esferas de la parte inferior y superior están trazadas a una u otra cámara.



Fuente:Figura tomada y modificada de Barlett, 2007.

Para realizar la grabación en video de un análisis tridimensional hay que tener en cuenta ciertas consideraciones como: que las cámaras permanezcan fijas mientras el individuo realiza el movimiento, los puntos anatómicos de interés en el cuerpo se encuentren visibles en al menos dos cámaras mientras dura la actividad y los puntos de control usados para computar los parámetros DLT deben estar claramente visibles para cada cámara (Payton, 2008)

2.3.3.4.3 VIDEODIGITALIZACIÓN

El video es una secuencia de cuadros (imágenes) que se registran cada 1/30 de segundo, que equivale a un instante, donde en un análisis cuantitativo de la marcha para realizar medidas cinemáticas después de registrar (filmar o grabar) el movimiento se capturan las coordenadas de los puntos anatómicos, este proceso implica digitalizar las coordenadas de identificación de un número puntos anatómicos en el cuerpo, en los cuadros de los videos. Estos puntos anatómicos representan los ejes de rotación de las uniones articulares y puntos terminales de segmentos (Barlett, 2007; Payton, 2008).

La digitalización de coordenadas basada en video es una aplicación esencial de software que visualiza los cuadros del video en la pantalla de la computadora y superpone los puntos con el cursor que es manualmente controlado por el usuario (Payton, 2008). La digitalización manual de una grabación requiere que los biomecánicos visualicen, identifiquen y marquen los sitios de interés anatómicos cuadro por cuadro cada imagen del video, este proceso inevitablemente introduce algunos errores sistemáticos y de azar en los datos de las coordenadas, pero con la atención a los detalles estos errores se pueden mantener en un nivel aceptable, como por ejemplo: siempre sea el mismo operador al digitalizar y que en el caso tridimensional en la calibración verificar que el error de la reconstrucción 3D caiga en límites aceptables (Payton, 2008).

Los análisis de videos cuantitativos pueden ser en dos dimensiones o tres. Se asume que el movimiento estudiado está confinado a un plano simple predefinido, el plano de movimiento, pero cualquier medición tomada fuera del plano de movimiento será sujeto a un error de perspectiva por lo tanto se reduce su precisión. Cualquier actividad incluso aunque parezca estar en dos dimensiones, como la marcha, involucran al movimiento en más de un plano, de esta manera un análisis de dos dimensiones no sería capaz de cuantificar de manera precisa, en cambio el análisis tridimensional permite cuantificar un verdadero movimiento espacial (Payton, 2008).

2.3.3.4.4 PROCESAR, ANALIZAR Y PRESENTAR LOS DATOS DERIVADOS DEL VIDEO

Los pasos siguientes son: transformar y suavizar las coordenadas de modo que estén en una forma adecuada para el cálculo de variables cinemáticas, y por último calcular y visualizar las variables cinemáticas en un formato que permita al usuario extraer la información requerida para completar el análisis (Payton, 2008).

Hay diferentes maneras de calcular las variables cinemáticas que requerimos para consultar los métodos ver Barlett (2007) y Payton (2008). En el análisis biomecánico la selección de las variables dependientes será determinada por el objetivo del estudio, es importante que las variables biomecánicas de interés sean identificadas antes de realizar la colección de datos y de esta manera influya en la metodología usada (*e. g.* 2D vs 3D; video normal vs video alta velocidad). El uso de modelos determinísticos ayuda a identificar los parámetros importantes en el movimiento, además de referenciar a la búsqueda apropiada de literatura (Payton, 2008).

Hay numerosas maneras de presentar los datos cinemáticos de un análisis de video y es decisión del investigador elegir el formato más apropiado para presentarlo, los métodos más comunes para presentar los datos es como medidas discretas (*e. g.* picos de ángulos articulares) y como gráficas de series de tiempo (*e. g.* velocidad de cadera vs tiempo) (Payton, 2008).

En el campo de la primatología, los estudios cuantitativos publicados sobre el sistema locomotor, son una pequeña proporción (Blanchard & Crompton, 2010). Sin embargo hay otras investigaciones experimentales realizadas en laboratorio que son muy importantes debido a que proveen rigurosas pruebas de hipótesis sobre la relación entre morfología y comportamiento locomotor (Ankel-Simons, 2007), en donde se aplican avanzadas técnicas con aparatos y programas que permiten una investigación profunda sobre la mecánica de la marcha primate, entre estas están la radiografía (Vereecke et al, 2010), electromiografía (EMG), video fotografía y sensores con apoyo computarizado (Ankel-Simons, 2007).

Se han llevado a cabo diversos estudios cinemáticos sobre la marcha bípeda y cuadrúpeda en primates no humanos: en gibón (Vereecke et al., 2006a; 2006b), lorises, lémur (Schmidt, 2005; Franz *et al.*, 2005), papión oliva, mono patas, mono araña (Polk, 2004; Berillon et al., 2010; Schmitt, 1994), mono capuchino (Duarte et al., 2012; Demes, 2011), bonobo (Aerts *et al.*, 2000; E. Vereecke *et al.*, 2003; D'Août et al., 2004), mono Rhesus (Courtine et al., 2005) y macaco japonés (Ogihara *et al.*, 2010; Hirasaki *et al.*, 2004), algunos de ellos incluyen características espaciotemporales (Aerts et al. 2000; Berillon et al. 2010; D'Août et al. 2004; Demes 2011; Duarte et al. 2012; Franz et al. 2005; Shapiro & Raichlen 2005; Vereecke et al. 2006a; Vereecke et al. 2006b), sin embargo son pocas las investigaciones integrales de la marcha en primates no humanos, siendo primordial hacer

estudios que indaguen sobre la relación entre las características espaciotemporales y las medidas cinemáticas en la marcha primate que permitan hacer análisis más sofisticados que relacionan la anatomía y la locomoción primate para en última instancia hacer inferencias evolutivas más precisas sobre modos de locomoción en ancestros fósiles primates.

3 MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 MATERIAL Y DISEÑO EXPERIMENTAL

Este trabajo forma parte del proyecto “**Biomecánica de la locomoción del gorila cautivo en el zoológico de Chapultepec**” emprendido por el grupo de investigación integrado por: Enrique R. P. Buendía Lozada de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Merit Nefernefer Becerril Tello, Matilde Espinosa Sánchez, Rosa Icela Ojeda Martínez y Alejandro Terrazas Mata del Instituto de Investigaciones Antropológicas de la UNAM. El grupo de investigación llevó a cabo en junio del 2011, tres sesiones de grabación de video en el área de exhibición del gorila de nombre Bantú, en el zoológico de Chapultepec de la ciudad de México.

Este es un estudio de caso, prospectivo y descriptivo de manera cualitativa y cuantitativa de un gorila macho (*Gorilla gorilla gorilla*) nacido en cautiverio. Durante las sesiones de grabación, el gorila se desplazaba libremente y se le estimuló a moverse a través de su cuidador con recompensas de comida.

Las grabaciones capturaron cuando él camina sobre una superficie cubierta de pasto y en el otro punto puede caminar sobre un tronco que se encuentra de manera horizontal donde al caminar sobre él después puede saltar a un árbol para treparlo. En cada uno de estos puntos se instalaron de manera fija dos cámaras montadas en trípode la disposición de las cámaras fue de acuerdo con el plano de la Figura 16.

Figura 16.- Plano de la posición de las cámaras para grabar los ciclos de marcha desde una vista superior del lugar de exhibición del gorila en el zoológico de Chapultepec. Los círculos rojos indican el lugar de las cámaras y las líneas el área de grabación que abarcó la cámara, la línea punteada es la delimitación del espacio donde el animal se desplaza. CP, CPT, CR y TR corresponden a las secuencias desde ahí obtenidas: cuadrúpedo, cuadrúpedo en tronco, corriendo y trotando, y el número 1 y 2 corresponden a la identificación de la cámara.



Fuente: Plano tomado de Google Maps.

Se utilizaron cámaras de video digital formato NTSC de 30 cuadros por segundo SONY HANDYCAM DCR-HC48 y SONY HANDYCAM DCR-HC28. Del grupo de investigación se dispuso para este trabajo los archivos de los videos de los cuales se eligieron cuatro ciclos de marcha cuadrúpeda a analizar, editando con un programa libre llamado VirtualDubMod para obtener 8 videoclips, dos por cada ciclo de marcha. Los ciclos cuadrúpedo en superficie de paso (CP) y cuadrúpedo en tronco (CPT), son los que van a una velocidad similar a diferencia de los ciclos de trotar (TR) y corriendo (CR), que se ve un aumento de velocidad progresiva de TR a CR.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 MÉTODOS CUALITATIVOS

Sé observaron los cuatro videoclips cuadro por cuadro detenidamente y por medio del software libre VirtualDubMod, que permite observar los videoclips cuadro por cuadro, se procedió a hacer una descripción cuidadosa y detallada, con la terminología mostrada en el marco teórico, de la manera en cómo se realizaban los movimientos en cada ciclo de la marcha, con el propósito de observar detalles particulares que permitieran realizar una

adecuada interpretación de los datos cuantitativos. Después de observar y realizar la descripción cualitativa, además de haber consultado las fuentes respecto al tema de la marcha cuadrúpeda, se procedió a hacer un diagrama determinístico que permita tener claridad acerca de las características y/o variables que influyen en el desempeño. Estos métodos cualitativos se aplicaron al análisis de la marcha cuadrúpeda sin haber un precedente alguno, existen algunas descripciones cualitativas pero centradas en las posturas de las manos en grandes simios (Tuttle, 1967). Con el propósito de tener un primer acercamiento del fenómeno y lograr entenderlo de manera general e integral, los análisis cualitativos son en primera instancia una buena forma de iniciar una investigación.

3.2.2 MÉTODOS CUANTITATIVOS

3.2.2.1 CARACTERÍSTICAS ESPACIOTEMPORALES

En cada ciclo de marcha se determinaron las secuencias de apoyo y se realizaron los diagramas de acuerdo a los propuestos por Muybridge y Hildebrand. Posteriormente los diagramas del ciclo de la marcha donde se toma en cuenta el tiempo del ciclo de marcha como porcentaje y se visualizan los periodos de apoyo y oscilación de cada pierna, se procede a clasificar los ciclos a un tipo de marcha, simétrica o asimétrica, para continuar con los análisis y aplicar las gráficas propuestas por Hildebrand (1965, 1977) de clasificación de los cuatro ciclos de marcha.

El primer diagrama (Figura 6) de secuencia de apoyos (Muybridge, 1887) muestra gráficamente la sucesión de los apoyos desde una vista superior, donde los cuadros representan los segmentos anteriores y los círculos los segmentos posteriores, el ovalo es la cabeza y las líneas el tronco, cuando están presentes, los cuadros y círculos, representan que están haciendo contacto con la superficie, las abreviaciones: IA, DA, IP y DP significan izquierdo anterior, derecho anterior, izquierdo posterior y derecho posterior respectivamente. En el segundo diagrama abreviado de secuencia de apoyos (Hildebrand 1965), los círculos sombreados negros representan que están en fase de apoyo y los círculos no sombreados es que los segmentos están en fase de oscilación, las abreviaciones son las mismas al diagrama anterior y el número superior representa el número de secuencias de apoyo en el ciclo.

El diagrama del ciclo de marcha (Hildebrand 1965), incluye el tiempo del ciclo de marcha como porcentaje (Figura 7B), la parte sombreada del diagrama representa la fase de apoyo y la que no está sombreada de negro es la fase de oscilación de cada segmento:

izquierdo posterior, izquierdo anterior, derecho anterior y derecho posterior. El diagrama de tipos de apoyo (Cartmill et al. 2002), la parte sombreada de negra representa el porcentaje de tiempo del ciclo de marcha que está el sujeto en este tipo de apoyo: doble unilateral, cuando está apoyado en dos segmentos del mismo lado, doble diagonal, cuando está apoyado en dos segmentos diagonalmente opuestos, triple, apoyado en tres segmentos, cuádruple, apoyado en los cuatro segmentos y sencillo cuando está apoyado en un único segmento.

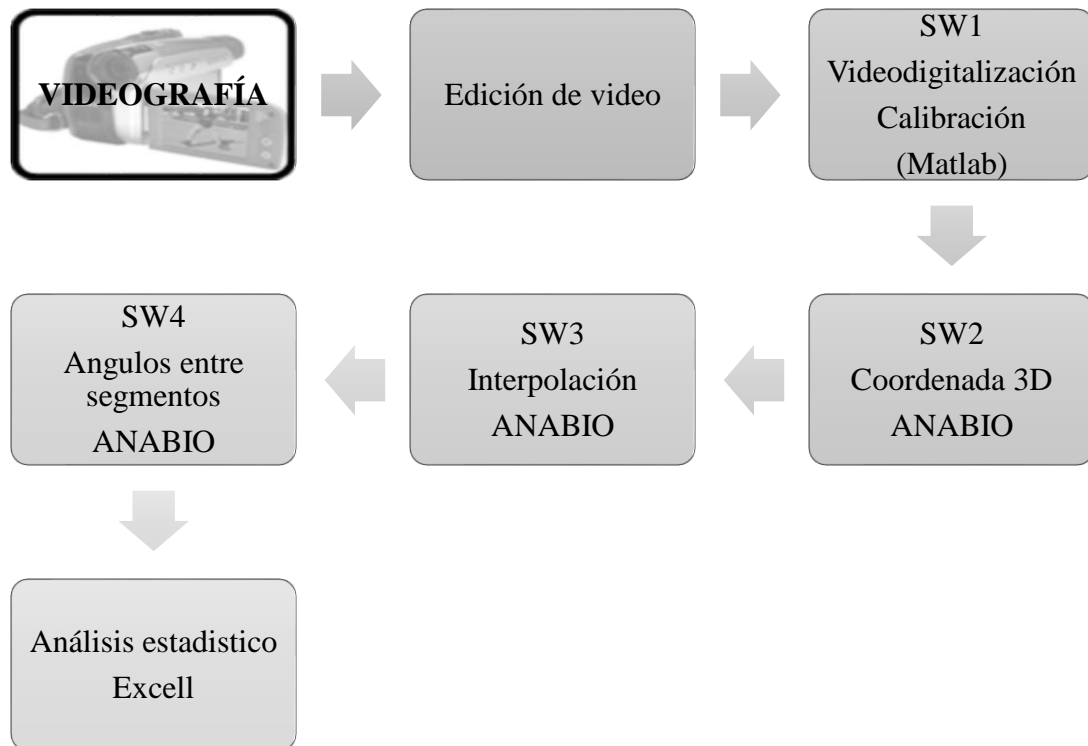
Para el caso de las marchas simétricas, como Hildebrand (1989) menciona que se asume que el porcentaje de la fase de apoyo es igual en los cuatro segmentos, entonces se debe tomar en cuenta el porcentaje de la fase de apoyo del segmento izquierdo posterior, pero en los datos obtenidos de los tres ciclos de marcha simétricos, aunque los porcentajes de la fase de apoyo de las cuatro extremidades son muy cercanos, no son iguales, se decidió promediar el porcentaje del intervalo de contacto de las cuatro, al igual que el porcentaje del ciclo de marcha que la pisada del pie anterior sigue a la pisada del pie posterior del mismo lado, en este caso dos porcentajes, con el propósito de obtener la fórmula de la marcha de cada ciclo y ubicarlas en la gráfica de la marcha simétrica. En el caso de marcha asimétrica los porcentajes de intervalo de contacto posterior y anterior como porcentaje del ciclo de marcha se promediaron y en las siguientes variables que se necesitaba se utilizaron los valores promediados, se realizaron las gráficas de marcha asimétrica sólo para el ciclo CR.

De manera adicional se hicieron diagramas parecidos al diagrama de la marcha pero indicando los tipos de apoyo: doble diagonal, doble unilateral, triple, cuádruple y sencillo, con porcentaje del tiempo en el ciclo de marcha en el que se permaneció en este tipo de apoyo. Se aplicó este diagrama a los cuatro ciclos de marcha (Cartmill et al. 2002).

3.2.2.2 MEDIDAS CINÉMATICAS

Para cada secuencia de video se llevó a cabo un proceso de calibración. La captura de los puntos anatómicos y los puntos conocidos de la calibración se hizo utilizando el paquete de programas adicionado a MATLAB llamado DLTdv5 (Hedrick, 2008): La reconstrucción tridimensional y cálculo de los ángulos entre segmentos se hizo utilizando el sistema ANABIO (Espinosa, 1995) en el siguiente diagrama se ve el procedimiento a seguir (Figura 16).

Figura 17.- Proceso metodológico que se siguió para el análisis de medidas cinemáticas. SW, software.



Fuente: Cuadro creado a partir de la metodología utilizada.

Se capturaron 19 puntos anatómicos: el punto de la cabeza es justo antes de que inicie la cresta sagital, la articulación de la base de la cabeza con la columna, el final de la columna o coxis, hombros, codos, muñecas, punto distal de las terceras falanges proximales, caderas, rodillas y punta de los terceros dedos de los pies, derecho e izquierdo de, basándose en el método del sistema ANABIO (Espinosa, 1995) que siendo un método para humanos se adaptó al gorila, y en la figura 18 se muestra un dibujo con su ubicación:

Figura 18.- Dibujo del gorila con los 19 puntos que se capturaron, donde los círculos representan el punto de rotación de cada unión articular y la línea que los une cada segmento del cuerpo. La línea punteada indica los segmentos izquierdos.



Es importante mencionar que sólo la persona que esto escribe digitalizó los 19 puntos de cada instante de las ocho secuencias de video.

Se obtuvieron los valores de 12 ángulos entre segmentos: hombro derecho e izquierdo, cadera derecha e izquierda, rodilla derecha e izquierda, codo derecho e izquierdo, muñeca derecha e izquierda y tobillo derecho e izquierdo. A partir de estos valores se calcularon la velocidad y aceleración angular instantáneas.

3.2.3 ANÁLISIS

Se realizó un análisis de estadística descriptiva a los valores de los ángulos de las uniones articulares: media, valor máximo y mínimo, varianza, desviación estándar y coeficiente de variación. Se graficó la dispersión de los ángulos del cuerpo en cada ciclo de marcha (grados) versus el tiempo (segundos), dos gráficas por ciclo de marcha comparando los ángulos de los segmentos superiores y otra con los ángulos de los segmentos inferiores. Para poder comparar los mismos ángulos en los diferentes ciclos de marcha el tiempo se convirtió a porcentaje, obteniéndose gráficas por ángulo comparando los 4 ciclos de marcha. Por último, se compararon los ángulos de los cuatro ciclos de marcha sólo en la fase de apoyo, donde el tiempo de la fase de apoyo está en porcentaje.

Se superpusieron las gráficas de los ángulos de hombros y caderas, derechos e izquierdos y sus respectivas velocidades y aceleraciones angulares, una gráfica por tipo de ángulo y ciclo de marcha (CP, CPT, TR y CR) para poder hacer una comparación visual de

lo que está ocurriendo en un instante dado de la marcha con respecto al ángulo, velocidad y aceleración angular, esto es identificar cuando algún segmento se desplaza con mayor velocidad o cuando frena.

Por último se incluye un cuadro con los coeficientes de correlación de los ángulos de hombros y caderas entre los cuatro ciclos de marcha por ser los de mayor amplitud angular.

4 RESULTADOS

4.1 DESCRIPCIÓN CUALITATIVA

La siguiente es una descripción detallada de los cuatro ciclos de marcha:

4.1.1 CUADRÚPEDO EN LA SUPERFICIE CUBIERTA DE PASTO (CP)

Al hacer contacto la mano derecha (MD) con el piso, el antebrazo derecho esta levemente flexionado, el pie derecho (PD) y mano izquierda (MI) están apoyados en el piso, estos segmentos apoyados, conformados por muslo/pierna derecha y brazo/antebrazo izquierdo, se encuentran semiflexionados, el segmento posterior izquierdo (SPI) está preparándose para hacer contacto estando la rodilla en una posición de extensión y el pie en dorsiflexión, en este momento hay 3 puntos de apoyo (PD, MI, MD), que ocurren en el cuadro 0 y 1. En el cuadro número 2 el pie izquierdo (PI) hace contacto inicial (CI) con el piso, pasando de 3 puntos de apoyo a 4 puntos de apoyo.

El cuerpo se mueve hacia el frente, el peso del cuerpo se transfiere a los segmentos diagonales que acaban de hacer CI (MD-PI), en tanto los segmentos contralaterales se preparan para iniciar la fase de oscilación (FO), el codo izquierdo se extiende mientras se dorsiflexiona la muñeca, preparándose para despegar el segmento anterior izquierdo (SAI) y así dar inicio a la fase de oscilación, justo antes de que se despegue la MI del piso se semiflexiona la muñeca y al despegarse del piso se flexiona más, de la misma manera, al mismo tiempo, el PD se prepara para iniciar la FO flexionandose, mientras que la rodilla se extiende, despegándose poco a poco el talón del piso. El primer segmento en iniciar la FO es el SAI, por lo que de nuevo se tienen 3 puntos de apoyo, tres cuadros después se despegan del suelo el SPI. La última parte en dejar de tener contacto con el piso del SPI son los dedos donde en el instante de despegar el pie del piso empieza a flexionar la rodilla, en este punto el cuerpo está en dos puntos de apoyo.

Los segmentos diagonalmente contralaterales que están en FO se mueven hacia adelante, en donde el SAI en la primera mitad de la FO el codo se flexiona, de igual manera la muñeca, en la segunda mitad de la FO el codo y muñeca se empiezan a extender, hasta dibujarse una línea recta entre brazo/antebrazo/mano preparándose para el CI, la única parte flexionada son los dedos después de las primeras falanges. En el caso del SPD en la primera mitad de la FO se va moviendo hacia el frente la rodilla flexionada, en la segunda mitad

empieza a extenderla y la extiende totalmente para hacer CI. El primer segmento en hacer CI es la MI, que la coloca en una posición más adelantada que la que se encuentra en fase de apoyo (FA), al hacer contacto con el piso se flexiona un poco el codo al recibir la carga del peso, teniéndose así tres puntos de apoyo. El siguiente segmento en hacer contacto con el piso es el PD, la primer parte en tocar el piso es el talón y coloca el pie en el suelo en una parte más medial y posterior con respecto a la posición de la MD, en este punto se tienen 4 puntos de apoyo.

Los segmentos que se encontraban en fase de apoyo (FA) SAD y SPI transfieren el peso a los segmentos que acaban de hacer CI, preparándose para iniciar la FO, este es el punto medio de la marcha por lo que se repiten los mismos movimientos pero con los segmentos diagonalmente opuestos e inician la FO en el mismo orden, es decir primero la MD donde se tienen por momentos tres puntos de apoyo y luego el PI para tener 2 punto de apoyo. El ciclo de la marcha termina cuando la MD hace CI con el suelo.

4.1.2 CUADRÚPEDO EN TRONCO HORIZONTAL (CPT)

En este ciclo de la marcha al hacer CI la MD lo hace al mismo tiempo el PI también, en este punto hay 4 puntos de apoyo, la MD hace contacto en una posición neutra, es decir la palma de la mano viendo medialmente a diferencia de la MI que se encuentra en pronación con la palma de la mano viendo posteriormente, el primer contacto de las falanges proximales es de la quinta a la segunda, el codo se encuentra levemente flexionado al inicio del contacto y continua de esa manera, en la fase de apoyo cuando ya es el único miembro anterior en apoyo se va inclinando hacia el frente, con el punto de apoyo fijo, hasta que el miembro contralateral hace contacto y el SAD se despegar del tronco. Con respecto al PI lo primero en hacer contacto con la superficie es el talón y sigue el contacto hacia la parte distal del pie, siendo lo último en tocar los dedos, en el caso de la rodilla, se encuentran flexionada en el CI y conforme va pasando la fase de apoyo (FA) se va extendiendo hasta despegar el talón (cuando hace contacto en la superficie el segmento contralateral) y por último los dedos.

Los SAI y SPD se preparan para la FO en cuanto los segmentos contralaterales hacen contacto con el piso, el codo del segmento izquierdo se encuentra extendido y se flexiona levemente para levantarlo de la superficie, la MI está muy ligeramente dorsiflexionada cuando el segmento contralateral hace CI, enseguida pasa a estar extendida y se flexiona de manera muy ligera al levantarse de la superficie del tronco e inician la FO, con las falanges

flexionadas desde las proximales. En el caso del PD, cuando el segmento contralateral hace CI, el talón se empieza a levantar de la superficie, la rodilla del segmento derecho se encuentra flexionada y a medida que se va levantando se extiende ligeramente sin extenderse totalmente, la última parte en despegarse son los dedos, en este momento de la marcha el primer segmento en iniciar FO es el SPD, por lo que es el único momento en el ciclo de la marcha donde hay tres puntos de apoyo, e inmediatamente después inicia FO el SAI para estar ahora en dos puntos de apoyo.

En la primera mitad del recorrido del péndulo (por oscilar teniendo un punto fijo) del SPD en FO, la rodilla está flexionada y se va moviendo hacia el frente hasta llegar aproximadamente donde se encuentra la tibia de la pierna de apoyo se pone más recta, y a partir de ese momento en adelante, es decir en la segunda mitad del recorrido en el péndulo, la rodilla se empieza a extender, justo un cuadro antes de hacer CI se flexiona levemente de nuevo y continúa esta flexión al hacer CI con el talón primeramente. En el SAI cuando inicia la FO la mano se flexiona muy ligeramente, el codo se rota exteriormente o supina hasta quedar en una posición neutra, con las falanges flexionadas, el codo se encuentra semiflexionado durante la primera mitad del recorrido del péndulo, para la segunda mitad del recorrido del péndulo, que inicia cuando está aproximadamente a la altura del segmento anterior de apoyo, el codo comienza a extenderse al igual que la muñeca y al CI es cuando está más extendido, la muñeca hace contacto en esta posición neutra (palma mirando hacia la parte medial del cuerpo) y extendida, el contacto de las falanges es de la quinta hacia la segunda falange proximal. El contacto de MI y PD con la superficie es al mismo tiempo por lo que de estar en 2 puntos de apoyo se pasa a 4 puntos de apoyo directamente y los segmentos contralaterales (SAD y SPI) inician la transferencia del peso a estos segmentos que acaban de hacer CI.

Los segmentos SAD y SPI se preparan para iniciar la FO por lo que el cuerpo y ellos se empiezan a inclinar hacia adelante hasta empezar a despegar el talón del PI mientras la rodilla se extiende, ambos segmentos se despegan al mismo tiempo por lo que de igual manera se pasa de 4 puntos de apoyo a 2 puntos directamente. La MI se flexiona, en mayor medida que cuando lo hizo la MD, al iniciar la FO, la rodilla izquierda se flexiona y se lleva hacia adelante al igual que el codo derecho levemente flexionado. A la segunda mitad del recorrido del péndulo el SAD se empieza a extender y la mano se coloca en posición neutral

y extendida preparándose para hacer contacto, para el SPI en esta segunda mitad del recorrido, la rodilla no se extiende y así flexionada se prepara para el contacto. El ciclo termina cuando la MD hace contacto con la superficie por segunda ocasión, ocurriendo al mismo tiempo que el PI.

4.1.3 TROTANDO EN EL PISO CUBIERTO DE PASTO (TR)

En el momento que hacen CI, MD y PI lo hacen al mismo tiempo, hay 4 puntos de apoyo en este momento, la rodilla derecha esta flexionada y el primero en hacer contacto es el talón izquierdo haciéndolo en posición adelantada y del lado lateral (afuera) de donde está la MI en FA, por su parte el SAD con el codo extendido y al parecer con todas las falanges proximales hace contacto al mismo tiempo, la muñeca hace contacto en pronación (la palma de la mano mira hacia la parte posterior del cuerpo).

Los segmentos contralaterales (SAI y SPD) están listos para entrar en FO, porque en el caso del PD tiene la mayor parte del pie despegado de la superficie, estando en contacto sólo las falanges, la rodilla está extendida, el codo izquierdo está extendido e inclinado hacia el frente. Inmediatamente después los SAI y SPD despegan de la superficie al mismo tiempo, quedando en 2 puntos de apoyo, la MI se flexiona, el codo se flexiona hasta la mitad de recorrido de péndulo al igual que la rodilla derecha se flexiona hasta la mitad del recorrido del péndulo, el codo izquierdo se empieza a extender, la muñeca de igual manera se extiende exceptuando los dedos, el antebrazo gira de manera interna para quedar en pronación y prepararse para el contacto, el contacto de la MI se da en esa posición, los dedos tocan uniformemente la superficie y el codo se flexiona ligeramente después del CI, este segmento es el primero en hacer contacto por lo que hay 3 puntos de apoyo. Para el caso de la rodilla derecha se extiende pero un poco antes de hacer el contacto se flexiona y al contacto con la superficie continua esa flexión, el primero en hacer contacto es el talón, el pie hace contacto a la misma altura del segmento ipsilateral (SAD) pero en la parte interna, es decir al lado medial de la MD, haciéndolo de manera inmediatamente después del CI de la MI, estando el cuerpo en este momento con 4 puntos de apoyo.

El SAD y SPI cuando hacen contacto totalmente con la superficie, ya sólo son los únicos puntos de apoyo, el codo está muy ligeramente flexionado se inclina hacia el frente hasta despegarse del piso después de haber hecho CI la MI, al despegarse de la superficie flexiona la muñeca toda la primera mitad del recorrido de péndulo del SAD, en la segunda

mitad se empieza a extender, ocurriendo lo mismo con el codo, primero se flexiona aunque de una manera ligera y luego se extiende totalmente, el SAD es el primero en iniciar FO por lo que de 4 puntos se pasa a 3 puntos de apoyo. En el caso del SPI antes de hacer contacto el PD el talón ya se levantó de la superficie, al hacer CI el PD el PI se va despegando gradualmente de la parte proximal hacia la distal del pie, mientras la rodilla se va flexionando, cuando inicia la FO el segmento pasa de 3 puntos de apoyo a 2 puntos, ya que el primero en iniciar fue su miembro diagonalmente contralateral, una vez iniciada la FO la rodilla se desplaza flexionada hacia adelante hasta que a la mitad del recorrido del péndulo la pierna queda recta y a partir de ahí se empieza a mover hacia el frente pero extendiéndose, antes de hacer CI el primero en hacer es el SAD con todas las falanges proximales al tiempo, terminando ahí el ciclo con 3 puntos de apoyo, el PI queda colocado para hacer CI a la misma altura de MI pero al lado lateral (externo) de la mano.

4.1.4 CORRIENDO EN EL PISO CUBIERTO DE PASTO (CR)

Al hacer contacto la MD lo hace, en un principio, con las falanges proximales laterales para luego apoyarlas todas, además se apoya en posición neutra (palma viendo hacia la parte medial del cuerpo), al hacer contacto el codo lo hace extendido y cuando es completo el contacto se flexiona levemente, al CI de MD está apoyado el PI con la rodilla flexionada y el PD esa apoyado pero únicamente con la parte más distal del pie y con la rodilla extendida, la MI está en FA extendida a la mitad del recorrido de péndulo, en este momento hay 3 puntos de apoyo.

A los 2 cuadros siguientes (0.066 seg.) el SPD inicia FO, empezando a flexionarla rodilla, quedando en dos puntos de apoyo, la rodilla izquierda esta flexionada e inclinándose hacia el frente en FA, al igual que el codo derecho que se encuentra ligeramente flexionado. El SAI está extendido preparándose para hacer CI. Cuando hace CI el SPD se encuentra poco antes de la mitad de su recorrido de péndulo, la MI hace CI con la mano en pronación y todas las falanges proximales tocan la superficie al momento, el codo izquierdo se extiende al contacto y se flexiona muy poquito al estar apoyado completamente, el SPD sigue avanzando hacia adelante en FO flexionando rodilla, aquí hay tres puntos de apoyo.

En los siguientes dos cuadros el SAD se despega de la superficie, codo extendido pero flexionada la muñeca, quedando en dos puntos de apoyo. Antes de iniciar FO SAD el PI tiene

el talón levantado preparándose para iniciar FO, el SPD está haciendo su recorrido de péndulo hacia adelante con la rodilla flexionada y está en la segunda mitad del recorrido.

De igual manera en los siguientes dos cuadros después el SPI inicia FO, quedando un solo punto de apoyo (SAI), la rodilla izquierda se encuentra extendida, el SPD preparándose para hacer CI con la rodilla extendida, SAD aún no está a la mitad del recorrido del péndulo por lo que SPD y SAD se mueven hacia al frente con el codo ligeramente flexionado, muñeca flexionada, el SPI se mueve hacia adelante con la rodilla flexionada, pero el SAD es el único en FA y se prepara para iniciar FO, está inclinado el codo, al estar apoyada la muñeca se encuentra dorsiflexionada y poco antes de despegarse de la superficie se extiende.

Cuando inicia FO SAD, en ese momento, hay CI el PD a la misma altura de MI, haciendo contacto todo el pie al tiempo, de nuevo se encuentra en un punto de apoyo pero ahora con SPD. La MI se flexiona un poco y está atrás en el recorrido del péndulo pero el segmento ipsilateral (PI) se encuentra a la mitad de su recorrido de péndulo con la pierna recta, por lo que el SPD y SAD están casi juntos y de esta manera se mueven hacia adelante, la rodilla extendiéndose y de igual manera el SA se mueve hacia al frente extendido.

El primero en hacer CI es el PI con rodilla flexionada, pero antes de hacer CI, el PD ya está despegando el talón y para el CI del PI están en contacto sólo los dedos de PD, aquí hay dos puntos apoyo. Los segmentos anteriores están extendidos hacia el frente a la misma altura, el primero en hacer contacto con la superficie, de los segmentos anteriores, es la MD en posición neutral extendida, el PI tiene el talón totalmente apoyado y el PD tiene el primer dedo en contacto, de esta manera termina el ciclo con 3 puntos de apoyo.

4.2 DIAGRAMAS DETERMINISTICOS

A continuación presento un cuadro determinístico por ciclo de marcha: CP, CPT, TR y CR, en total cuatro:

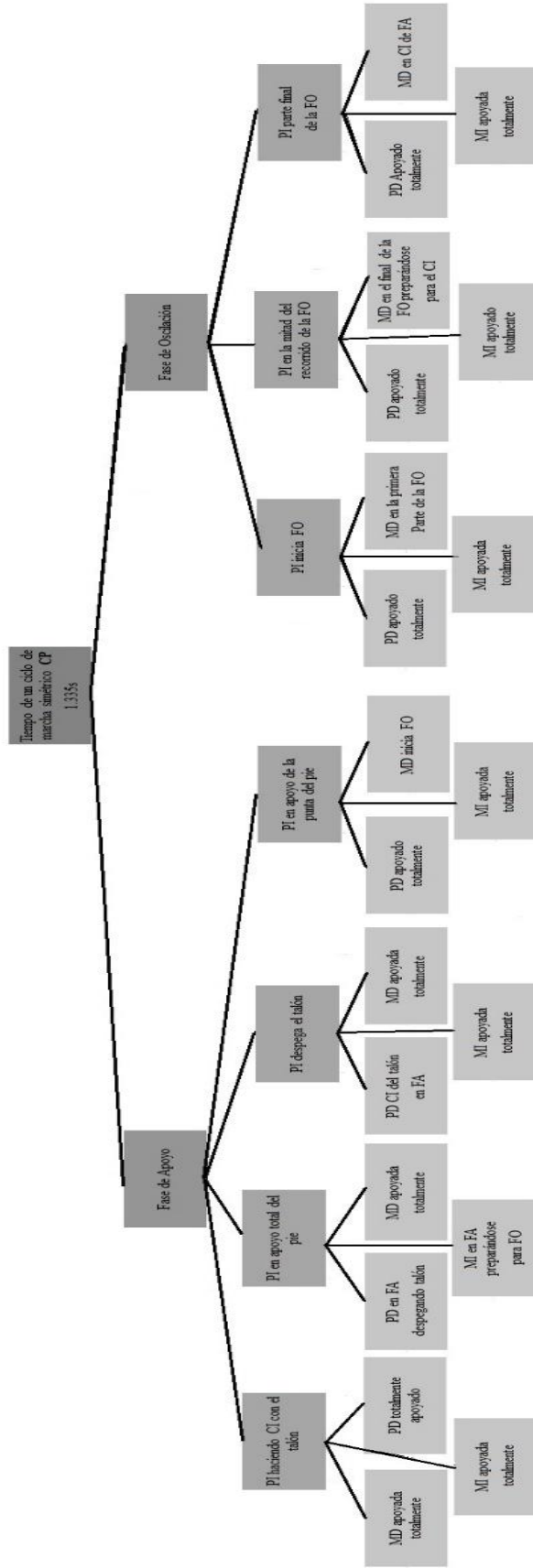


Figura 19.- Diagrama determinístico del ciclo de marcha CP de tres niveles. Donde PI, PD, MI, MD, FA, FO y CI significan: pie izquierdo, pie derecho, mano izquierda, mano derecha, fase de apoyo, fase de oscilación y contacto inicial.

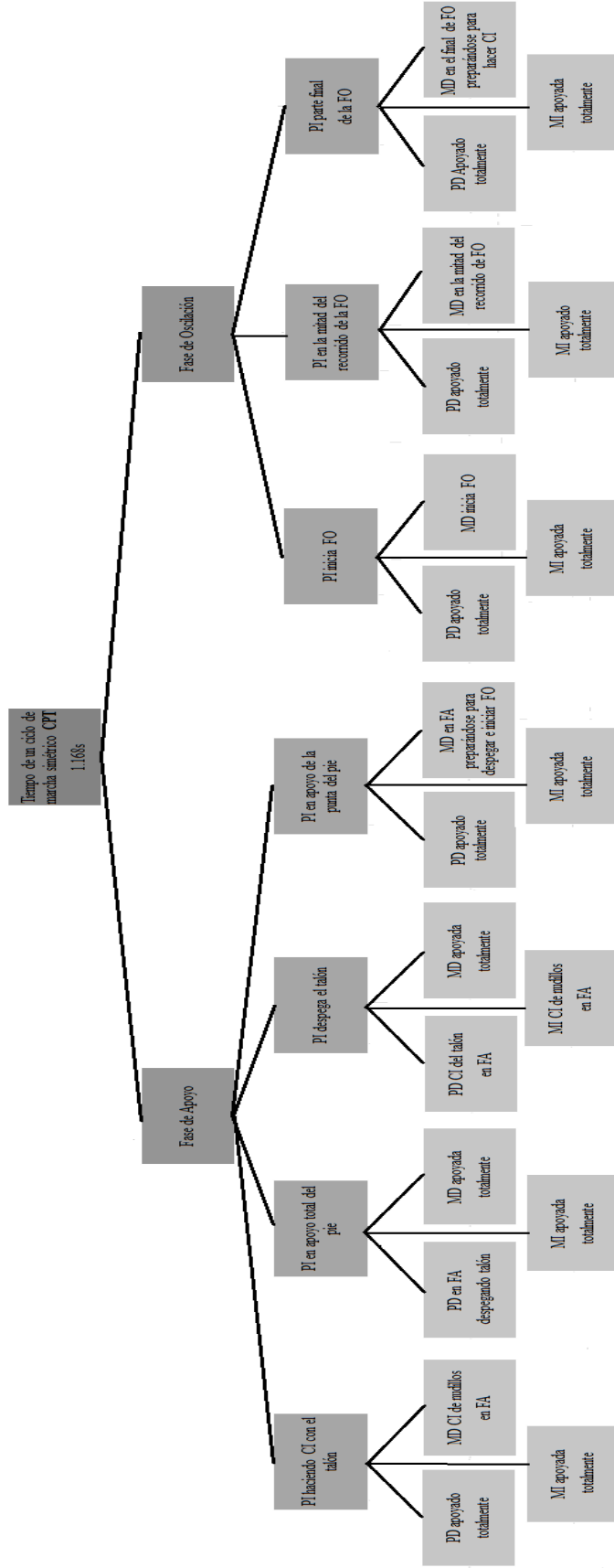


Figura 20.- Diagrama determinístico del ciclo de marcha CPT de tres niveles. Donde PI, PD, MI, MD, FA, FO y CI significan: pie izquierdo, pie derecho, mano izquierda, mano derecha, fase de apoyo, fase de oscilación y contacto inicial.

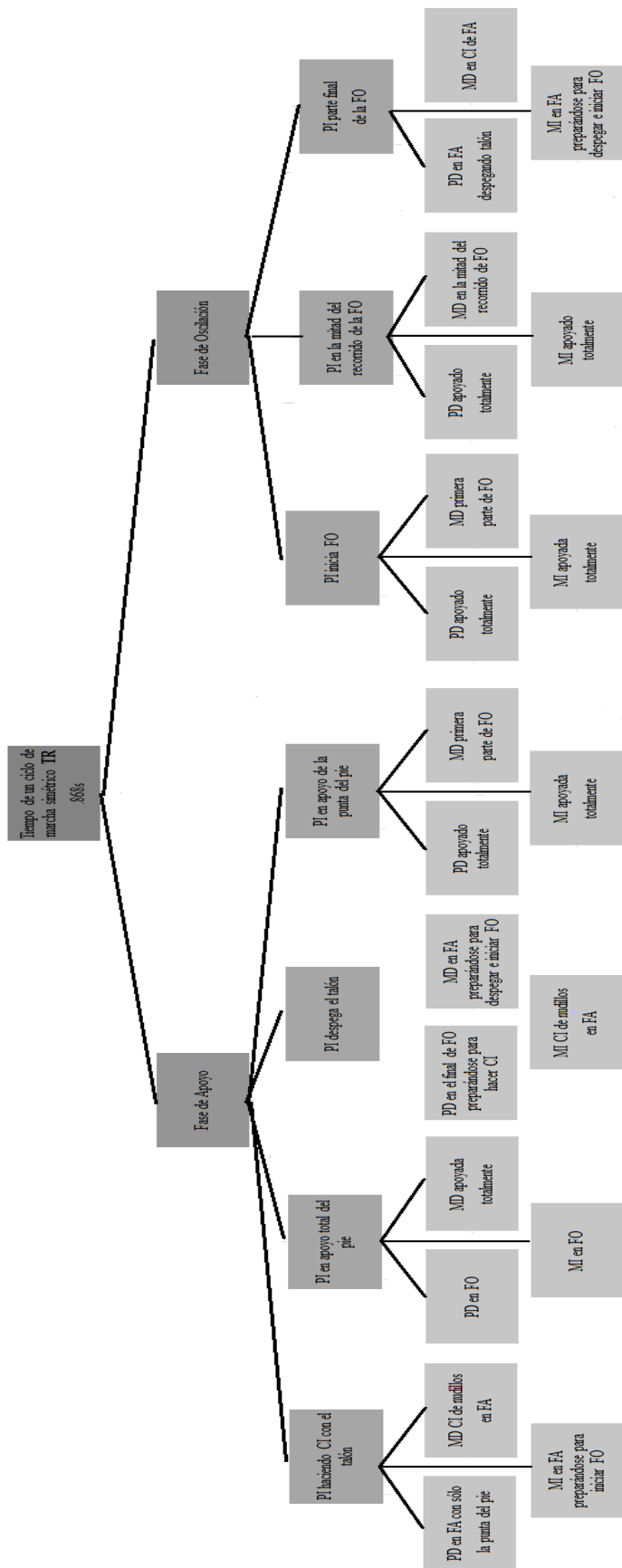


Figura 21.- Diagrama determinístico del ciclo de marcha TR de tres niveles. Donde PI, PD, MI, MD, FA, FO y CI significan: pie izquierdo, pie derecho, mano izquierda, mano derecha, fase de apoyo, fase de oscilación y contacto inicial.

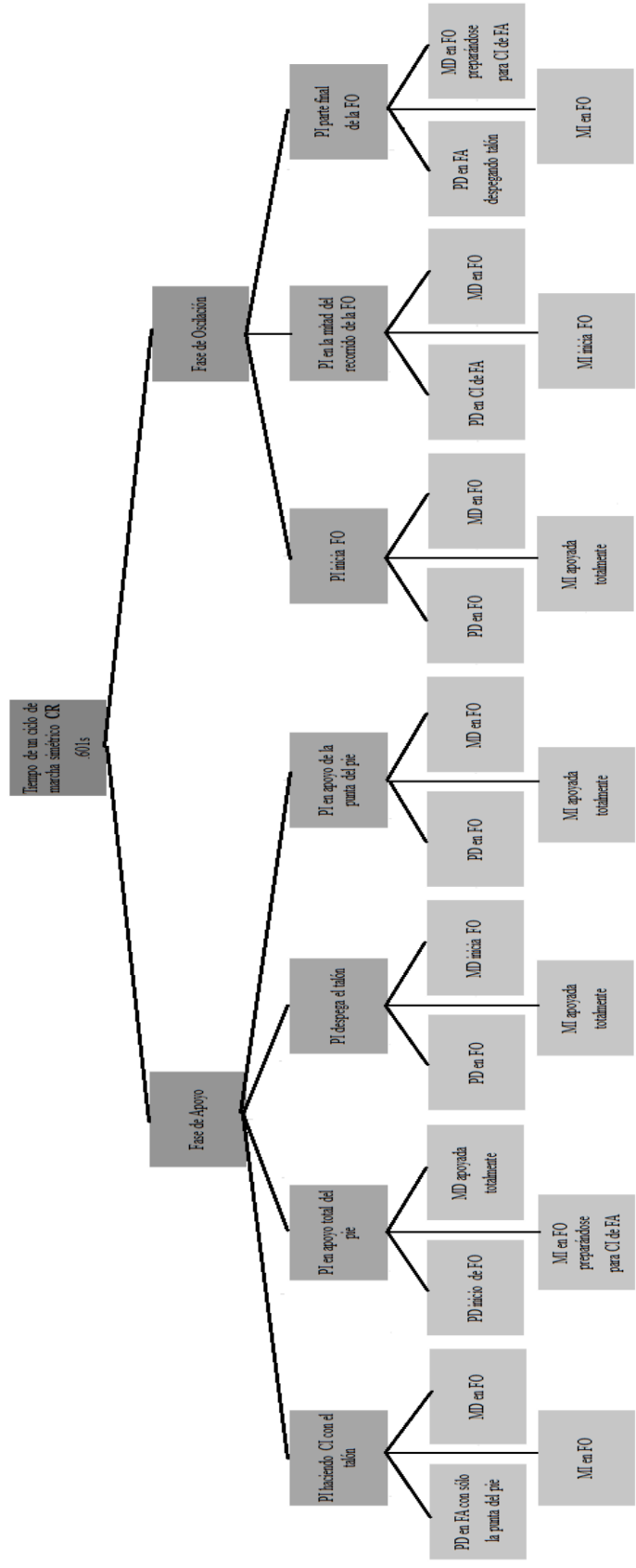


Figura 22.- Diagrama determinístico del ciclo de marcha CR de tres niveles. Donde PI, PD, MI, MD, FA, FO y CI significan: pie izquierdo, pie derecho, mano izquierda, mano derecha, fase de apoyo, fase de osculación y contacto inicial.

El diagrama determinístico de la marcha en el individuo gorila estudiado, es un sistema de movimiento que en la marcha, está constituido por dos fases: Apoyo y Oscilación (Hay, 1993). La FA está constituida por cuatro subfases y la FO está formada por tres subfases.

La marcha del NC en el individuo gorila en los cuatro ciclos de la marcha se pueden notar diferencias cualitativas basados en los cuadros determinísticos estas discrepancias son en la fase que se encuentran el pie derecho (PD) y manos izquierda (MI) y derecha (MD) con respecto a la fase en la que está el pie izquierdo (PI) en los cuatro ciclos de marcha, cuando el PI hace contacto inicial (CI) el PD se encuentra apoyado totalmente en el ciclo CP y CPT pero en los ciclos TR y CR se encuentra apoyado solamente con la punta del pie esto, en el caso de la MI en los ciclos CP y CPT se encuentra totalmente apoyada a diferencia del ciclo TR donde está apoyada pero ya se prepara para iniciar fase de oscilación (FO) y en el ciclo CR ya está en FO, estas coincidencias y diferencias entre ciclos se pueden deber al aumento de velocidad de los ciclos en el orden de menor a mayor CP, CPT, TR y CR, por lo que coinciden los ciclos CP-CPT y TR-CR y se puede ver un progreso de estar el PD apoyado totalmente en los primeros dos ciclos y en los otros dos se encuentra apoyado solamente en la punta del pie, preparándose para iniciar FO. En el caso de la MI el cambio es más notorio porque en los ciclos CP-CPT está apoyada totalmente pero en TR está en FA pero preparándose para iniciar FO y ya en el ciclo CR está en FO.

Entre los ciclos CP y CPT en cada momento de las fases del PI hay coincidencias con respecto al momento en el que están los otros segmentos, con respecto al PI, siempre dos segmentos coinciden en cada momento y en un caso los tres segmentos coinciden, esto es cuando el PI inicia FO, los otros segmentos se encuentran exactamente igual en CP y CPT. Con respecto a los ciclos CPT y TR encontramos total coincidencia en la FO de PI cuando se encuentra a la mitad del recorrido, aquí PD, MD y MI están exactamente en el mismo momento y hay dos coincidencias más: una en PD cuando PI inicia FO y en MD cuando el PI hace contacto inicial (CI) con el talón, de estas cinco coincidencias entre CPT y TR tres son coincidencias entre los tres ciclos CP, CPT y TR y también la únicas entre CP y TR. Para el caso de los ciclos TR y CR hay coincidencias de los momentos de los segmentos que están con respecto a la fase del PI, pero estas coincidencias son menores con respecto a las que tienen CP y CPT, por un parte y por otra parte solamente en los ciclos TR-CR se puede notar que un segmento se encuentra en un momento de la fase en el ciclo TR en el ciclo CR el

segmento se encuentra en el momento siguiente de la fase, por ejemplo como ocurre cuando el PI desga el talón en la FA la MD en el ciclo TR está en FA preparándose para despegar e iniciar FO y en el ciclo CR la MD inicia FO, este tipo de progresión se ve estos dos ciclos y se encontraron 4 de este tipo además de la coincidencias que son 10.

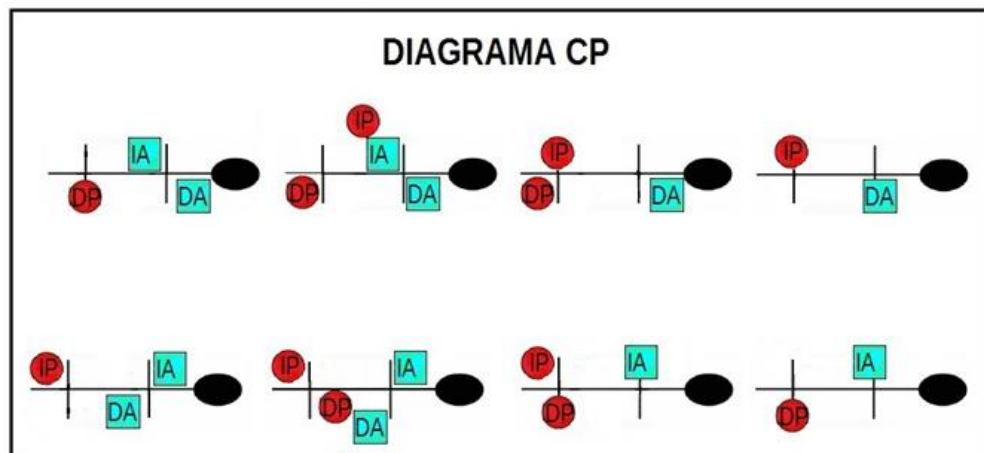
A partir de todo lo anterior se puede decir que el ciclo más diferente es el CR que sólo coincide con TR pero no con CP y CPT, los ciclos más parecidos entre sí cualitativamente son CP y CPT seguido por TR y CR, después CPT y TR, por último y poca coincidencia TR y CP, desde aquí se puede ver que la manera de andar es diferente en el ciclo de marcha CR con respecto a los otros ciclos de marcha y esto se confirma con los análisis espaciotemporales y cuantitativos.

4.3 CARACTERÍSTICAS ESPACIOTEMPORALES

Las siguientes figuras son los diagramas de secuencias de apoyo (Muybridge, 1887), diagrama abreviado de secuencia de apoyo (Hildebrand, 1989), diagrama del ciclo de marcha (Hildebrand 1965) y diagrama de los tipos de apoyo (Cartmill et al. 2002) de cada uno de los ciclos de marcha:

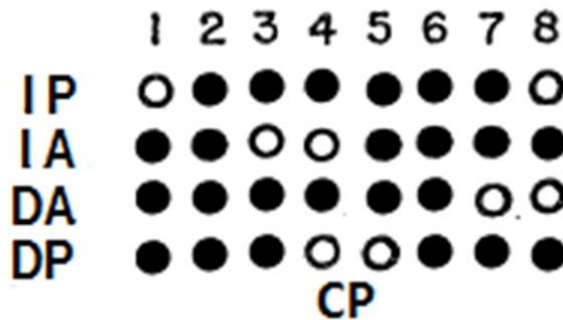
- CP

Figura 23.- Diagrama de secuencia de apoyos para el ciclo de marcha CP, se aprecian 8 combinaciones de apoyo, el número máximo para un ciclo de marcha (Hildebrand, 1989) y además se puede notar la posición de la manos y pies que toman en el espacio. Cuadros azules indican segmentos anteriores, círculos rojos segmentos posteriores, el ovalo negro representa la cabeza. IA, DA, IP, DP: izquierdo anterior, derecho anterior, izquierdo posterior y derecho posterior.



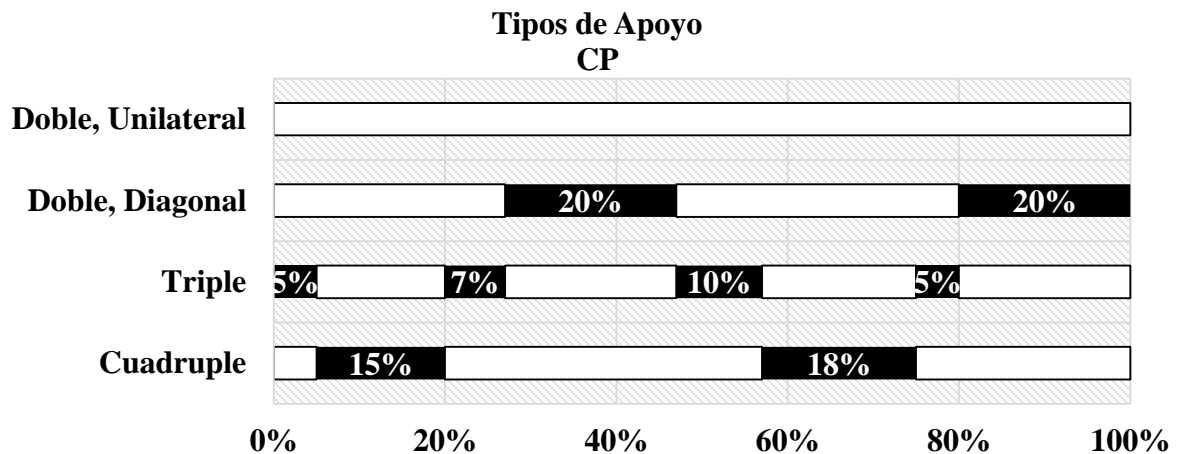
Fuente: Diagrama creado para el ciclo de marcha CP a partir de Muybridge, 1887.

Figura 24.- Diagrama abreviado de secuencia de apoyos del ciclo de marcha CP, se observa de igual forma las 8 combinaciones de apoyo durante el ciclo de marcha pero de forma más sencilla y sin observar la posición en el espacio que toman las manos y pies en cada combinación. En esta figura y en la anterior se ve que después de que un segmento posterior hace contacto un segmento anterior es el siguiente en hacerlo, por lo tanto es una marcha simétrica. Círculos negros indican apoyo y los blancos indican que el segmento está en fase oscilación. IP, IA, DA, DP: izquierdo posterior, izquierdo anterior, derecho anterior y derecho posterior.



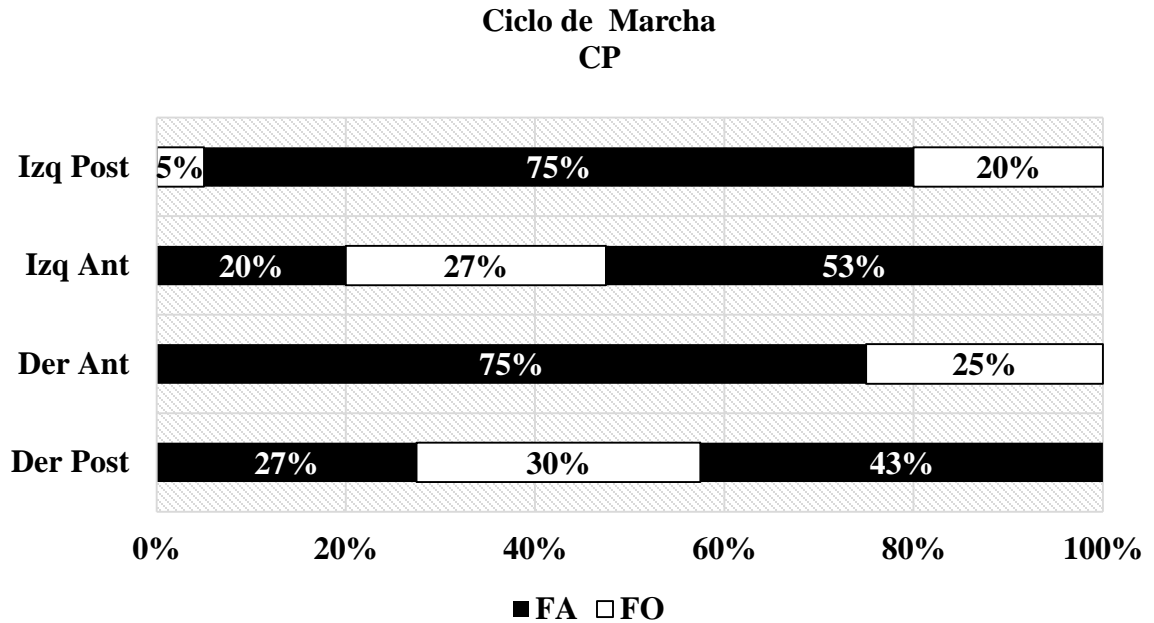
Fuente: Diagrama creado para el ciclo de marcha CP a partir de Hildebrand, 1989.

Gráfica 1.- Diagrama de tipos de apoyo del ciclo de marcha CP, aquí se pueden ver qué porcentaje del ciclo de marcha está en cada tipo de apoyo, el tipo de apoyo se refiere a número de segmentos que están en la fase de apoyo, en este ciclo no hay apoyo doble unilateral y se permanece mayor porcentaje de tiempo en apoyo diagonal con 40%, el tipo de apoyo con menor porcentaje de tiempo es el apoyo triple con 27%, quedando el apoyo cuádruple intermedio con 33%. El área oscura corresponde al porcentaje en el ciclo que permaneció en FA.



Fuente: Diagrama creado para el ciclo CP a partir de Cartmill *et al.*, 2002.

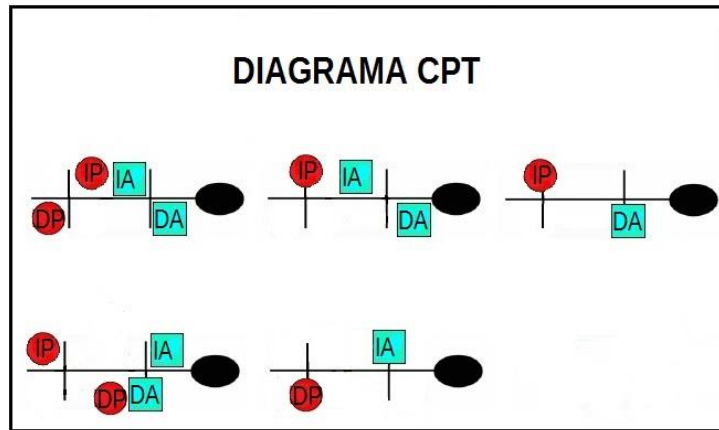
Gráfica 2.- Diagrama del ciclo de marcha CP. En este diagrama se puede observar el porcentaje de tiempo del ciclo que permaneció cada segmento en fase de apoyo, área sombreada, y en fase oscilación, área blanca. Aquí se puede ver que el porcentaje de tiempo que pasa cada segmento en apoyo es muy parecido, que va de un rango de 70% al 75% pero no igual en todos.



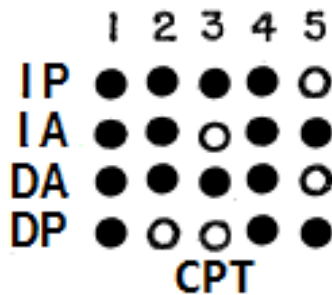
Fuente: Diagrama creado para el ciclo CP a partir de Hildebrand, 1965.

○ CPT

Figura 25 y 26.- Figura superior 25, diagrama de secuencia de apoyo del ciclo de marcha CPT y figura inferior 26 es el diagrama abreviado de secuencia de apoyo del ciclo de marcha CPT, en ambos se observan 5 combinaciones de apoyo, además de que hay una sincronización del SPD e SAI al hacer contacto simultáneamente, de esto se puede deducir que se trata de una marcha simétrica y es un trote, pero esto último se verificará en la gráfica del ciclo de marcha simétrica. Cuadros azules indican segmentos anteriores, círculos rojos segmentos posteriores, el ovalo negro representa la cabeza. Círculos negros indican apoyo y los blancos indican que el segmento está en fase oscilación. IA, DA, IP, DP: izquierdo anterior, derecho anterior, izquierdo posterior y derecho posterior.

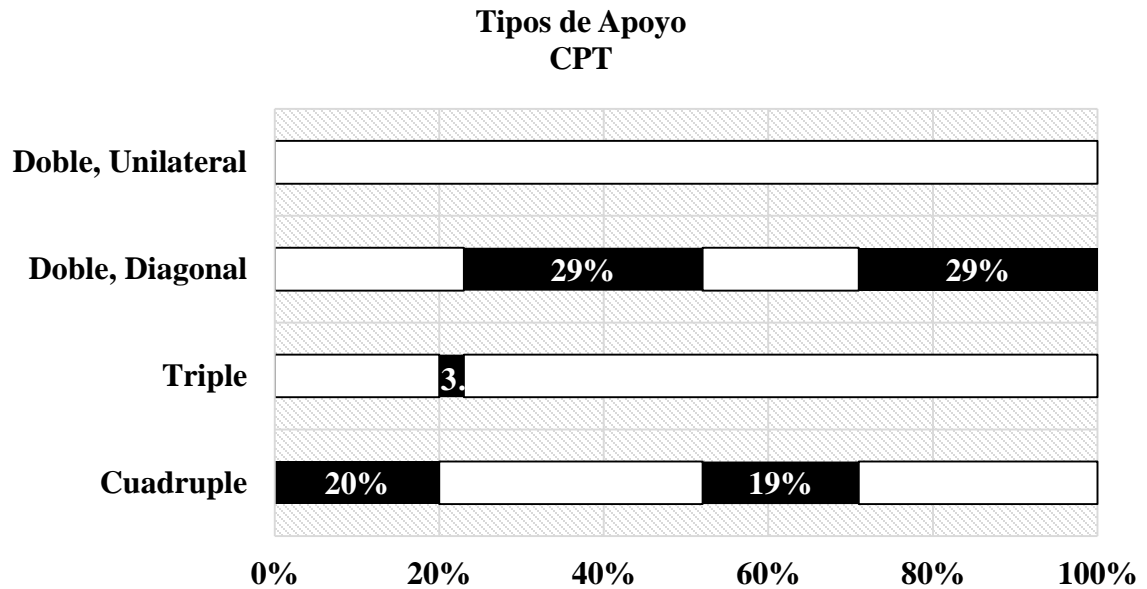


Fuente: Diagrama creado para el ciclo CPT a partir de Muybridge, 1887.



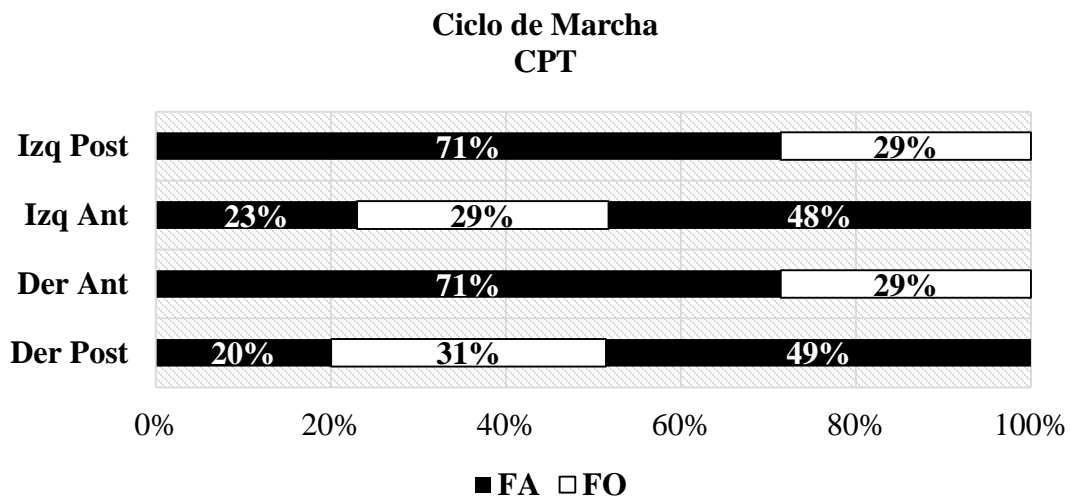
Fuente: Diagrama creado para el ciclo CPT a partir de Hildebrand, 1989.

Gráfica 3.- Diagrama de tipos de apoyo del ciclo de marcha CPT, en este ciclo se observa notoriamente que el tipo de apoyo doble diagonal es el que tiene mayor duración en el ciclo de marcha con 58%, el sujeto paso sólo 3% del ciclo en apoyo triple, siendo el tipo de apoyo con menor porcentaje, donde el apoyo cuádruple queda intermedio con 39% del ciclo de marcha. Hay una diferencia grande entre el porcentaje de apoyo doble diagonal y el triple. El área oscura es el porcentaje del ciclo que se estuvo en ese tipo de ciclo.



Fuente: Diagrama creado para el ciclo CPT a partir de Cartmill et al., 2002.

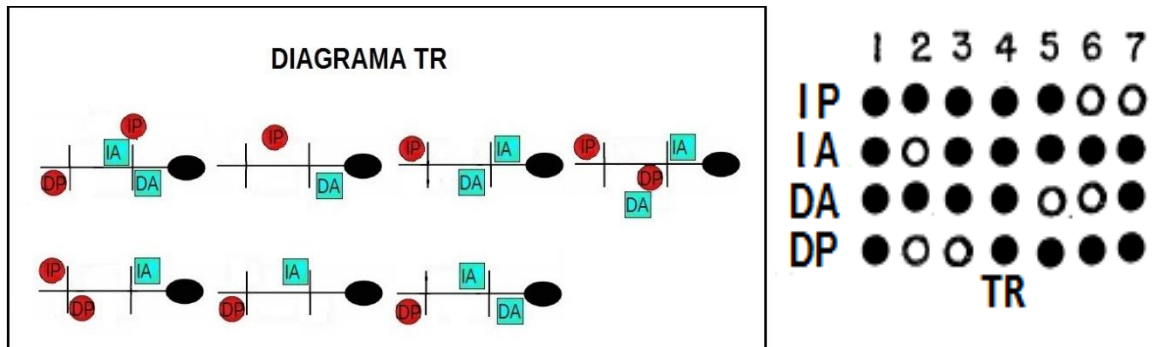
Gráfica 4.- Diagrama del ciclo de marcha CPT. En el diagrama se observa el porcentaje de tiempo del ciclo que permaneció cada segmento en fase de apoyo, área sombreada, y en fase oscilación, área blanca. En este ciclo tres segmentos (IP, IA y DA) tienen el mismo porcentaje del ciclo en apoyo con 71% y sólo el derecho posterior difiere por poco con 69%.



Fuente: Diagrama creado para el ciclo CPT a partir de Hildebrand, 1965.

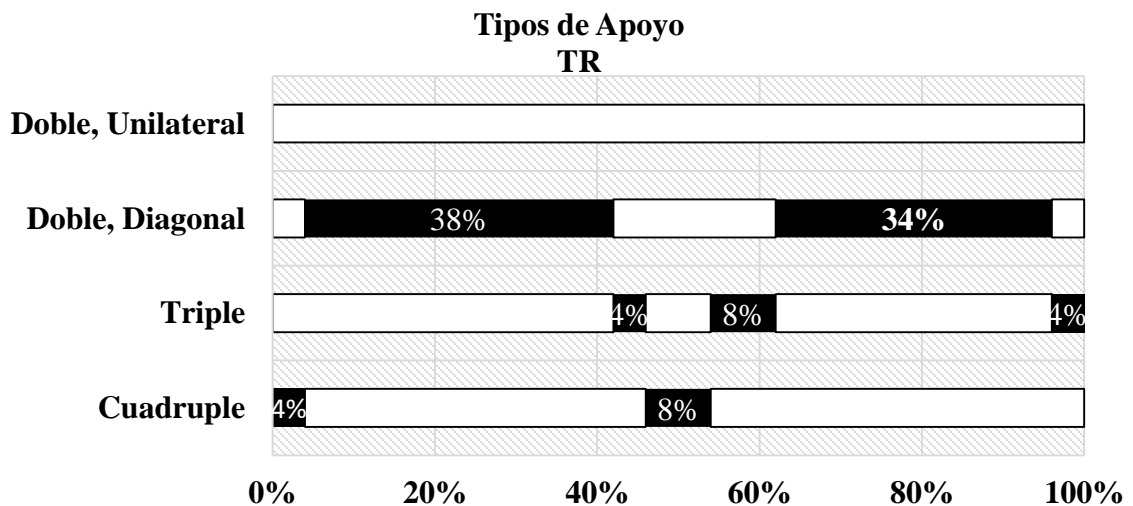
○ TR

Figuras 27 y 28.- A la izquierda figura 27, diagrama de secuencia de apoyo del ciclo de marcha TR y a la derecha la figura 28 es el diagrama abreviado de secuencia de apoyo del ciclo de marcha TR, en ambos se aprecia las 7 combinaciones de apoyo que tiene el ciclo TR, también se ve que al principio hubo una sincronización del SPI y SAD al hacer contacto y después el SPD inicia apoyo primero y luego el SAD, por esta secuencia se deduce que es un ciclo de una marcha simétrica. Cuadros azules indican segmentos anteriores, círculos rojos segmentos posteriores, el ovalo negro representa la cabeza. Círculos negros indican apoyo y los blancos indican que el segmento está en fase oscilación. IA, DA, IP, DP: izquierdo anterior, derecho anterior, izquierdo posterior y derecho posterior.



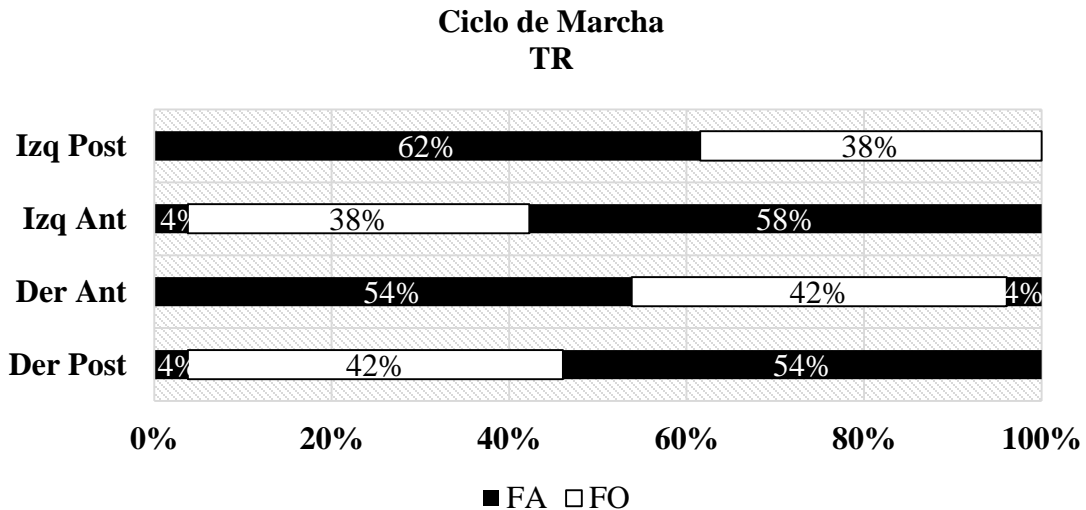
Fuente: Diagramas creados para el ciclo TR a partir de Muybridge, 1887 (izquierda) y Hildebrand, 1989 (derecha).

Gráfica 5.- Diagrama de tipos de apoyo del ciclo de marcha TR, en el ciclo el tipo de apoyo doble diagonal es el porcentaje mayor en el que está el sujeto con 72% en total, el apoyo cuádruple es el porcentaje menor empleado en el ciclo con 12%, por lo tanto estando en intermedio el apoyo triple con 16%. El área oscura es el porcentaje del ciclo que se estuvo en ese tipo de ciclo.



Fuente: Diagrama creado para el ciclo TR a partir de Cartmill et al., 2002.

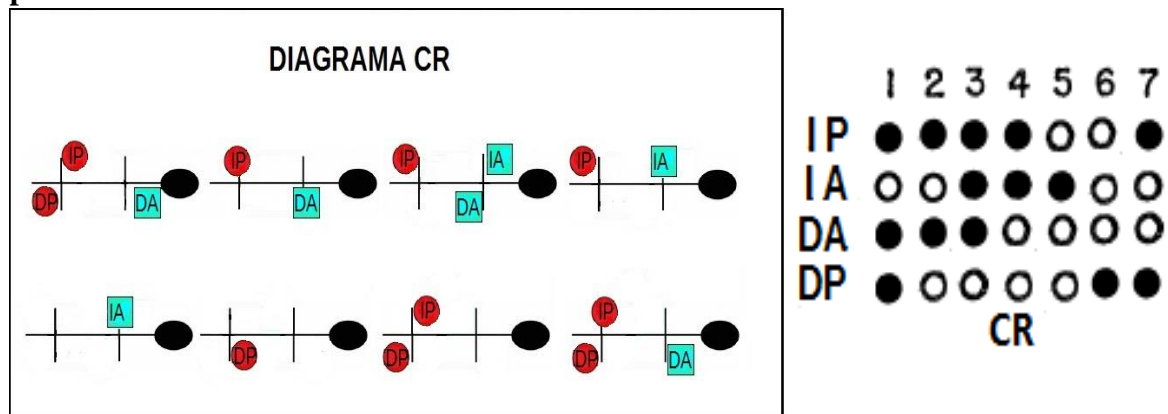
Gráfica 6.- Diagrama del ciclo de marcha TR. En el diagrama se observa el porcentaje de tiempo del ciclo que permaneció cada segmento en fase de apoyo, área sombreada, y en fase oscilación, área blanca. El ciclo TR los SPI y SAI tienen el mismo porcentaje del ciclo en fase de apoyo con 62% y los otros segmentos también tienen el mismo porcentaje con 58%, los porcentajes en la fase de apoyo de los segmentos son muy cercanos pero no iguales.



Fuente: Diagrama creado para el ciclo TR a partir de Hildebrand, 1965.

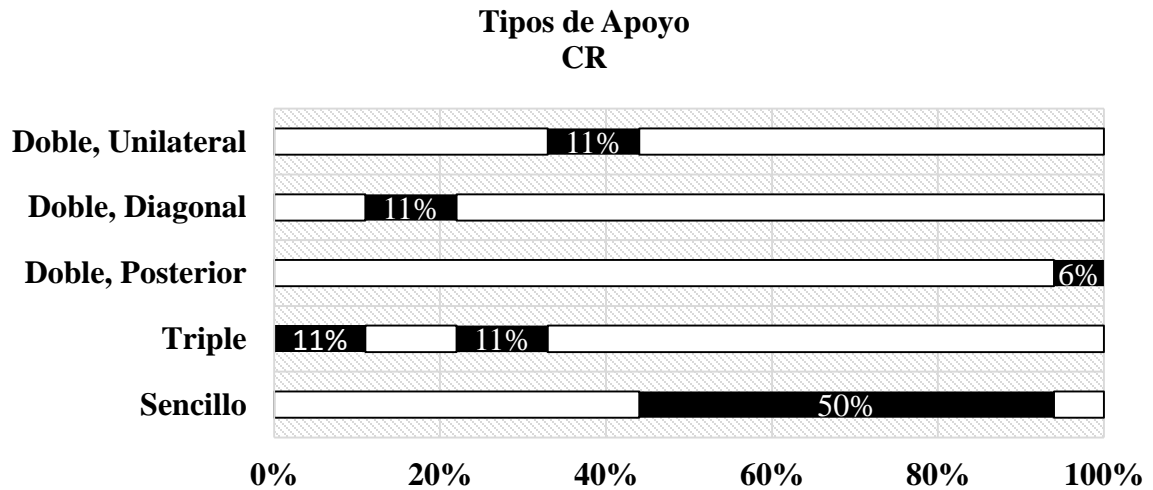
○ **CR**

Figuras 29 y 30.- A la izquierda figura 29, diagrama de secuencia de apoyo del ciclo de marcha CR y a la derecha la figura 30 es el diagrama abreviado de secuencia de apoyo del ciclo de marcha CR, en ambos se aprecia las 8 combinaciones de apoyo que tiene el ciclo, además se observa que después de hacer contacto el SAD el siguiente segmento en hacer contacto en la secuencia es el SAI y en los segmentos posteriores ocurre lo mismo primero el derecho y luego lo izquierdo por lo que se puede inferir a partir de aquí que se trata de una marcha asimétrica. Cuadros azules indican segmentos anteriores, círculos rojos segmentos posteriores, el ovalo negro representa la cabeza. Círculos negros indican apoyo y los blancos indican que el segmento está en fase oscilación. IA, DA, IP, DP: izquierdo anterior, derecho anterior, izquierdo posterior y derecho posterior.



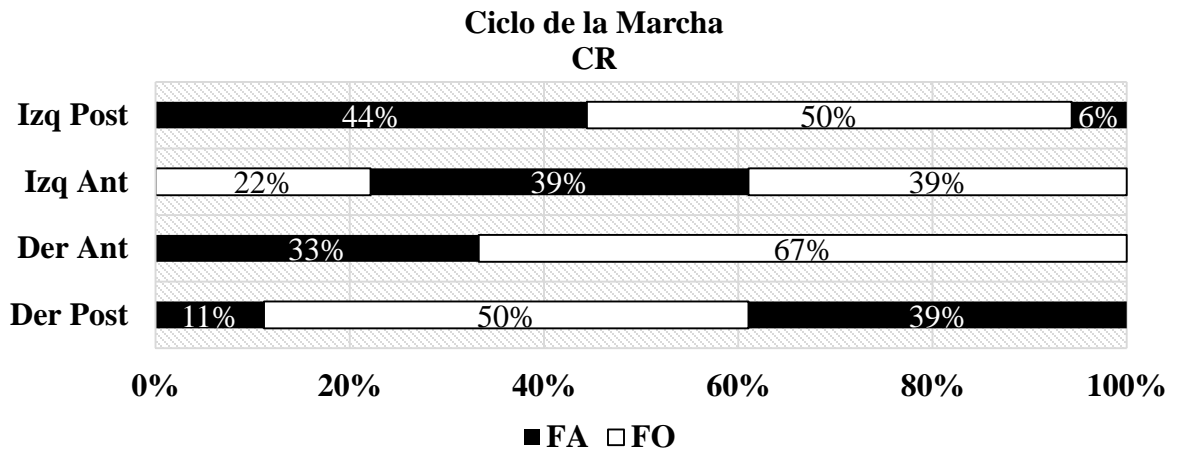
Fuente: Diagramas creados para el ciclo CR a partir de Muybridge, 1887 (izq.) y Hildebrand, 1989 (derecha).

Gráfica 7.- Diagrama de tipos de apoyo del ciclo de marcha CR, el ciclo CR tiene de todos los tipos de apoyo, además se le agregan dos que es el apoyo sencillo en el que está en apoyo de un solo segmento y es el de mayor porcentaje de tiempo en el ciclo con 50%, y el doble posterior, es el apoyo de los dos segmentos posteriores siendo el menor con 6%, siguiéndole hacia arriba los apoyos dobles diagonal y unilateral ambos con 11% y por último el segundo con mayor porcentaje el apoyo triple con 22%. El área oscura es el porcentaje del ciclo que se estuvo en ese tipo de ciclo.



Fuente: Diagrama creado para el ciclo CR a partir de Cartmill et al., 2002.

Gráfica 8.- Diagrama del ciclo de marcha CR. En el diagrama se observa el porcentaje de tiempo del ciclo que permaneció cada segmento en fase de apoyo, área sombreada, y en fase oscilación, área blanca. El ciclo CR muestra que los segmentos posteriores tienen el mismo porcentaje en la fase de apoyo con 50% y los anteriores, es cercano pero no igual con el 39% el izquierdo y 33% el derecho.



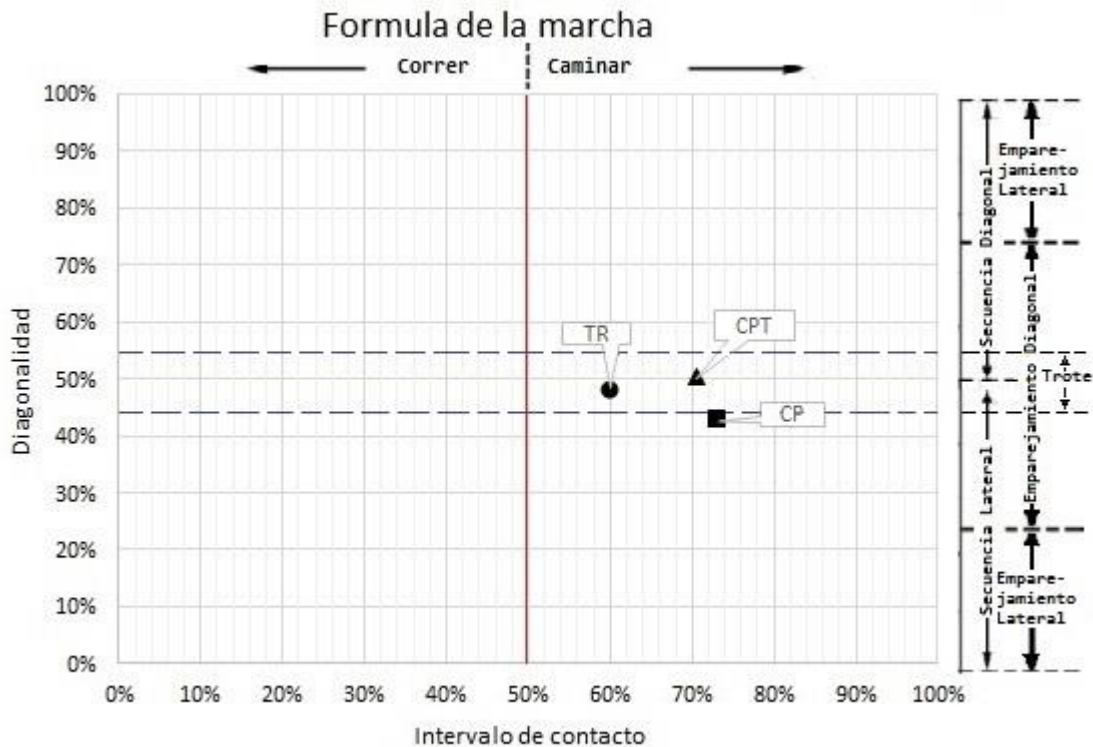
Fuente: Diagrama creado para el ciclo CR a partir de Hildebrand, 1965.

Como se observó en los resultados anteriores los ciclos CP, CPT y TR son marchas simétricas y se procede a obtener la fórmula de la marcha (Hildebrand 1989) de cada ciclo y ubicarlas en la gráfica de la marcha simétrica, presentados en la Cuadro 2 y Gráfica 9.

Formula de la marcha		
	Intervalo de contacto	Diagonalidad
CP	73%	43%
CPT	71%	51%
TR	60%	48%

Cuadro 2.- Formula de la marcha de los ciclos CP, CPT y TR promediados y redondeados

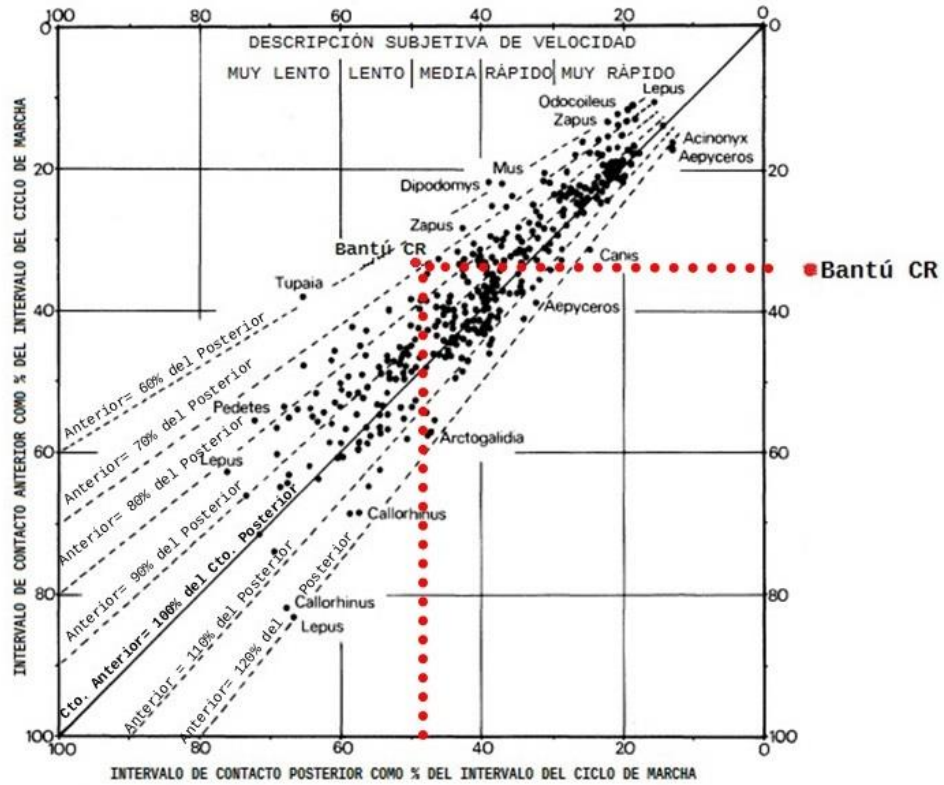
Gráfica 9.- Gráfica de la marcha simétrica ubicando los tres ciclos de la marcha simétricos. Los ciclos CP y TR son de secuencia lateral y emparejamiento diagonal, el ciclo CPT cae en la línea de 50% (50.5% promediado y 51% redondeado) de diagonalidad de trote según Cartmill & Lemelin (2007), por lo que no hay distinción entre secuencia diagonal o lateral debido a que el segmento posterior y anterior hacen contacto inicial simultáneamente esto se puede corroborar con los diagramas de secuencias de apoyo. Pero TR cae en el rango de trote según Hildebrand (1989) pero no en la línea de 50% de diagonalidad, de esta manera se puede distinguir que la secuencia de apoyo es lateral, corroborándose con los diagramas de secuencia de apoyo.



Fuente: Gráfica creada para los ciclos CP, CPT y TR a partir de Hildebrand, 1968 y Cartmill & Lemelin, 2007.

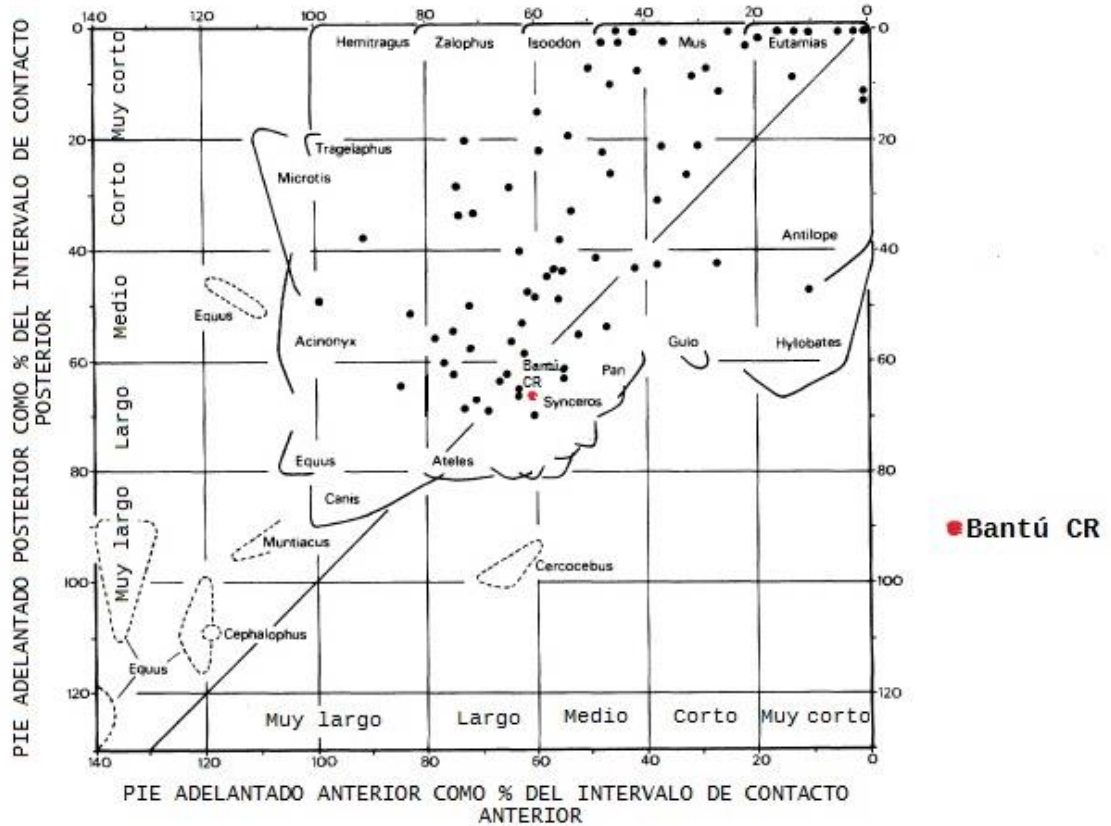
El ciclo de marcha CR es una marcha asimétrica por lo que se realizaron las gráficas del ciclo de la marcha asimétrica (figuras 38, 39 y 40) propuestas por Hildebrand (1977) para caracterizar este ciclo de la marcha:

Gráfica 10.- Primera gráfica del ciclo de marcha asimétrico que permite ver una clasificación subjetiva de la velocidad en la que el ciclo CR cae entre una velocidad media y lenta.



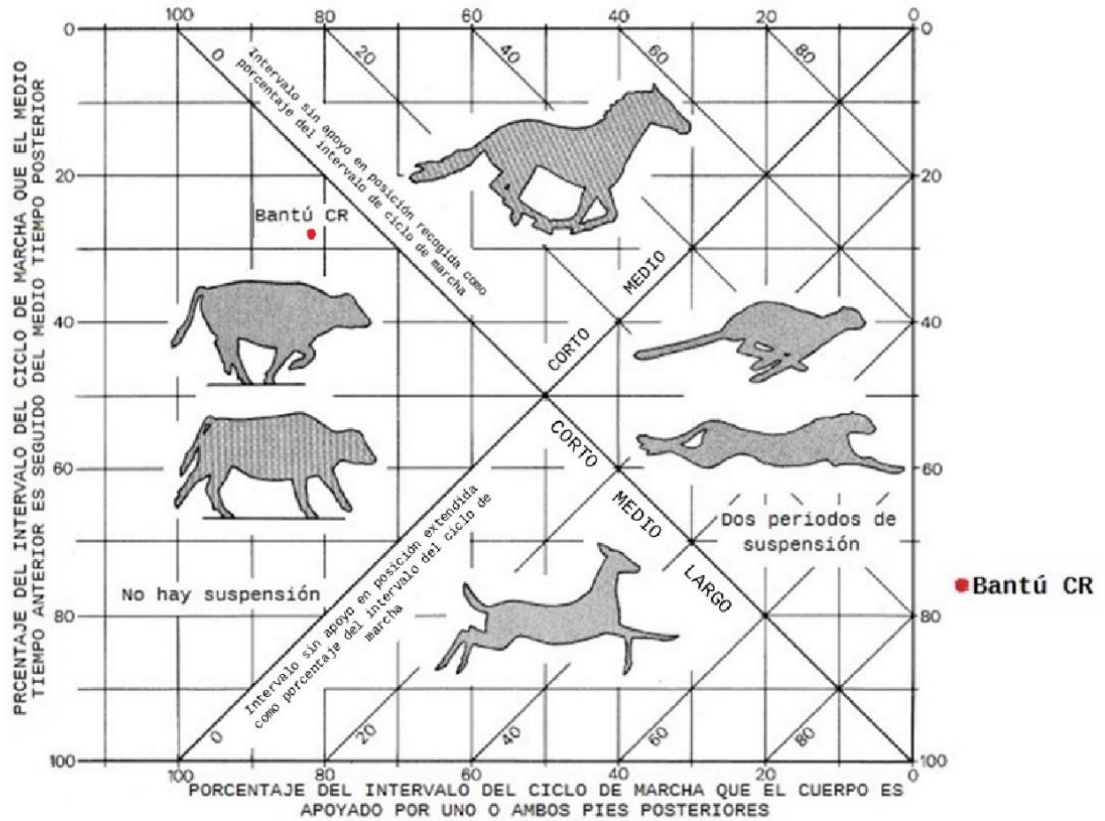
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR a partir de Hildebrand, 1977.

Gráfica 11.- Segunda gráfica del ciclo de marcha asimétrico que permite hacer una clasificación subjetiva de la distancia del paso anterior y posterior, en el que el ciclo CR, el paso anterior cae justo en la línea entre un paso medio y largo a diferencia del paso posterior que es largo.



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR a partir de Hildebrand, 1977.

Gráfica 12.- Tercer gráfica del ciclo de marcha asimétrica, que permite ver los periodos de suspensión, es decir los periodos en los que ningún segmento toca el piso y todos están suspendidos en el aire. El ciclo CR cae en la sección donde no hay periodo de suspensión que es donde se dan los galopes suaves de diferentes mamíferos.



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR a partir de Hildebrand, 1977.

4.4 MEDIDAS CINEMÁTICAS

4.4.1 ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA

En la Cuadro 3 se muestra el rango de movimiento (ROM, por sus siglas en ingles), es decir el ángulo máximo y mínimo, de las uniones articulares en la fase de apoyo de cada ciclo de marcha y en el Cuadro 4 se muestra la estadística descriptiva de los ángulos los ciclos de marcha de las siguientes uniones articulares: hombro, codo, muñeca, cadera, rodilla y tobillo de lado derecho e izquierdo. Se calculó la media, varianza, desviación estándar (SD), coeficiente de variación (CV) y el ROM.

Cuadro 3.- Rango de movimiento (ROM) de las uniones articulares en la fase de apoyo en los cuatro ciclos de marcha. Uniones articulares HD, HI, MD, MI, CaD, CaI, RD, RI, TD, TI: hombro derecho, hombro izquierdo, muñeca derecha, muñeca izquierda, cadera derecha, cadera izquierda, rodilla derecha, rodilla izquierda, tobillo derecho y tobillo izquierdo. Ciclos de marcha CP, CPT, TR, y CR: cuadrúpedo, cuadrúpedo en tronco, trotando y corriendo. MAX y MIN: ángulo máximo y ángulo mínimo en fase de apoyo.

RANGO DE MOVIMIENTO EN FASE DE APOYO								
	CP		CPT		TR		CR	
	HD	HI	HD	HI	HD	HI	HD	HI
MAX	124.20	115.81	65.47	70.64	72.43	67.22	88.04	108.36
MIN	58.02	64.14	35.64	32.93	17.48	13.20	64.31	67.62
	CoD	CoI	CoD	CoI	CoD	CoI	CoD	CoI
MAX	177.96	170.76	177.52	179.06	177.80	178.37	177.58	170.36
MIN	150.08	147.36	138.67	156.93	127.98	134.24	80.56	99.14
	MD	MI	MD	MI	MD	MI	MD	MI
MAX	173.92	177.81	176.50	176.63	171.40	178.39	174.08	174.00
MIN	141.36	122.91	148.18	151.16	109.66	134.75	109.55	104.85
	CaD	CaI	CaD	CaI	CaD	CaI	CaD	CaI
MAX	124.35	122.70	92.77	73.33	62.97	97.57	93.73	127.35
MIN	59.20	68.43	28.84	28.97	8.24	21.82	49.82	72.40
	RD	RI	RD	RI	RD	RI	RD	RI
MAX	172.18	167.55	167.96	120.62	175.93	161.03	154.19	143.24
MIN	119.79	84.37	120.10	68.89	118.04	102.57	99.35	63.11
	TD	TI	TD	TI	TD	TI	TD	TI
MAX	136.76	108.62	127.87	72.59	158.50	151.11	127.97	77.33
MIN	63.11	41.18	71.45	47.67	43.76	35.14	99.83	17.01

Fuente: Cuadro creado para los cuatro ciclos de marcha.

Cuadro 4.- Estadística descriptiva de los ángulos entre segmentos en los cuatro ciclos de marcha. HD hombro derecho, HI hombro izquierdo, CoD codo derecho, CoI codo izquierdo, MD muñeca derecha, MI muñeca izquierda, CaD cadera derecha, CaI cadera izquierda, RD rodilla derecha, RI rodilla izquierda, TD tobillo derecho y TI tobillo izquierdo, donde MAX, MIN, MEDIA, VARIANZA, SD Y CV son ángulo máximo y mínimo, media del ángulo, varianza del ángulo, desviación estandar del

ángulo y coeficiente de variación del ángulo, y CP, CPT, TR y CR son los ciclos de marcha: cuadrúpedo, cuadrúpedo en tronco, trotando y corriendo.

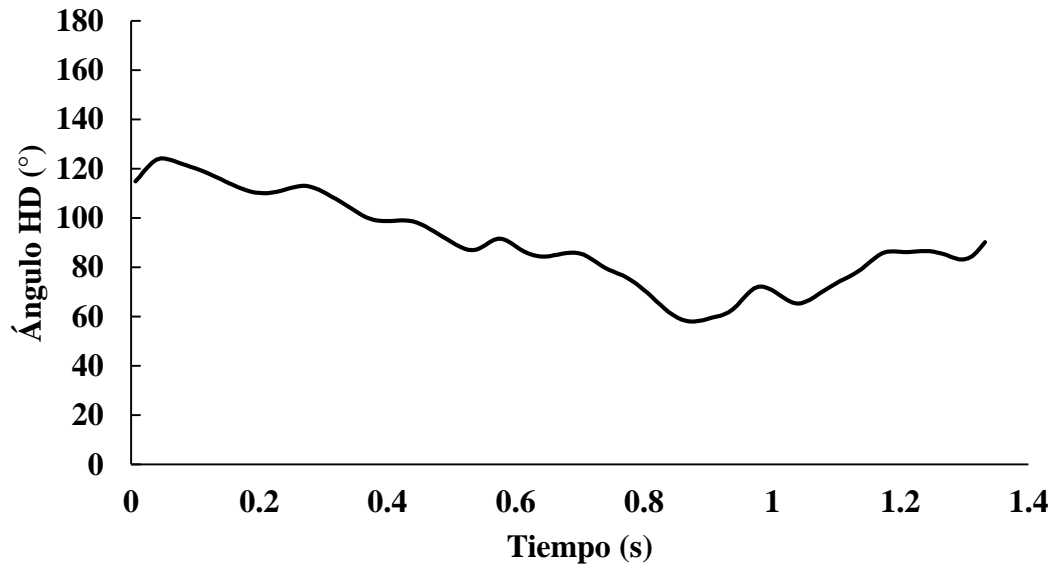
ESTADISTICA DESCRIPTIVA								
	CP		CPT		TR		CR	
	HD	HI	HD	HI	HD	HI	HD	HI
MAX	124.20	115.81	65.47	70.64	72.43	67.22	120.22	124.70
MIN	58.02	64.14	35.64	32.77	17.48	13.20	64.31	67.62
MEDIA	89.35	86.62	49.75	50.51	32.56	36.37	86.06	94.57
VARIANZA	336.87	261.60	76.59	161.53	291.90	223.68	215.91	241.95
SD	18.35	16.17	8.75	12.71	17.09	14.96	14.69	15.55
CV	0.21	0.19	0.18	0.25	0.52	0.41	0.17	0.16
	CoD	CoI	CoD	CoI	CoD	CoI	CoD	CoI
MAX	177.96	170.76	178.42	179.06	177.80	178.37	177.58	179.81
MIN	125.91	137.27	138.67	156.93	71.17	79.84	80.56	74.81
MEDIA	162.81	160.30	169.31	166.55	145.72	156.24	160.63	129.16
VARIANZA	117.28	56.25	54.78	37.27	1250.98	546.54	534.57	1045.32
SD	10.83	7.50	7.40	6.10	35.37	23.38	23.12	32.33
CV	0.07	0.05	0.04	0.04	0.24	0.15	0.14	0.25
	MD	MI	MD	MI	MD	MI	MD	MI
MAX	178.84	177.81	176.50	179.67	175.42	178.39	174.08	174.31
MIN	86.61	87.36	130.43	151.16	59.78	103.61	109.08	67.35
MEDIA	152.63	149.13	161.93	167.57	127.90	159.94	147.11	134.87
VARIANZA	410.90	631.30	102.54	50.89	863.13	229.12	451.97	646.54
SD	20.27	25.13	10.13	7.13	29.38	15.14	21.26	25.43
CV	0.13	0.17	0.06	0.04	0.23	0.09	0.14	0.19
	CaD	CaI	CaD	CaI	CaD	CaI	CaD	CaI
MAX	125.03	126.88	92.77	73.33	86.21	112.30	106.32	127.35
MIN	59.20	68.43	28.84	28.97	8.24	21.82	49.82	72.40
MEDIA	97.85	96.54	57.34	48.44	41.35	71.15	79.25	96.10
VARIANZA	418.29	242.29	373.24	220.08	381.53	823.89	336.52	215.69
SD	20.45	15.57	19.32	14.84	19.53	28.70	18.34	14.69
CV	0.21	0.16	0.16	0.11	0.47	0.40	0.23	0.15
	RD	RI	RD	RI	RD	RI	RD	RI
MAX	179.45	167.55	170.81	120.62	175.93	161.03	161.15	152.73
MIN	106.22	82.61	120.10	38.18	118.04	82.49	76.29	29.89
MEDIA	144.13	126.28	144.94	100.08	152.60	121.50	124.89	92.99
VARIANZA	396.62	525.31	222.92	541.67	217.19	442.00	575.36	1672.07
SD	19.92	22.92	14.93	23.27	14.74	21.02	23.99	40.89
CV	0.14	0.18	0.10	0.23	0.10	0.17	0.19	0.44
	TD	TI	TD	TI	TD	TI	TD	TI
MAX	142.01	108.62	127.87	72.59	164.79	151.77	138.01	128.31
MIN	59.67	41.18	71.45	27.43	39.41	35.14	81.02	17.01
MEDIA	97.12	66.44	93.61	57.64	81.10	71.87	112.93	58.68
VARIANZA	622.80	357.21	280.72	141.72	1332.02	1115.90	203.33	1384.27
SD	24.96	18.90	16.75	11.90	36.50	33.41	14.26	37.21
CV	0.26	0.28	0.18	0.21	0.45	0.46	0.13	0.63

Fuente: Gráfica creada para los cuatro ciclos de marcha y para los seis ángulos articulares

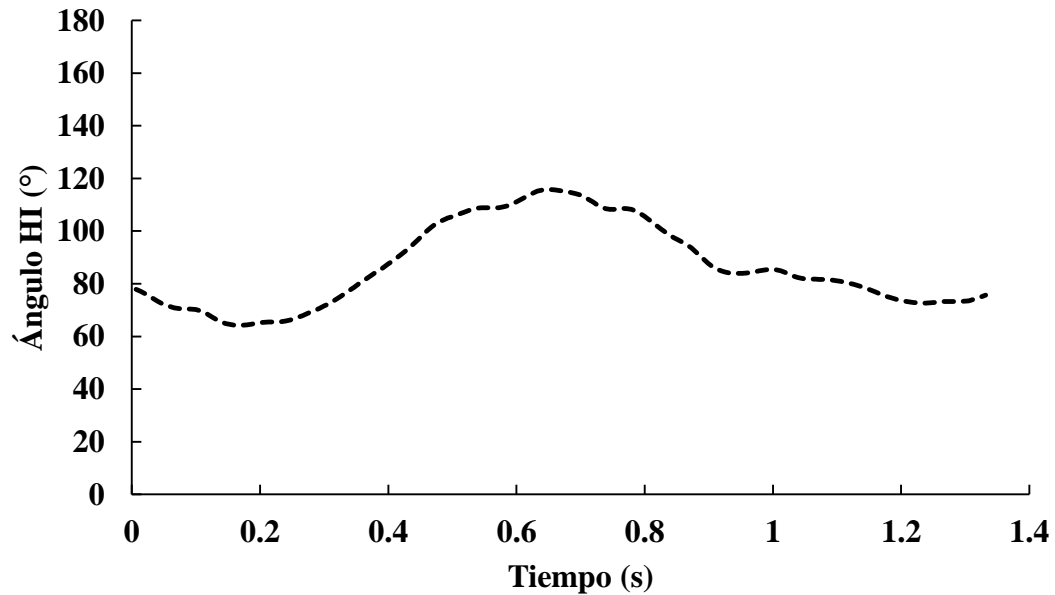
Las siguientes figuras son las gráficas de la variación de ángulos de las uniones articulares en el tiempo para cada ciclo de marcha, están en la misma escala, es decir que todas las gráficas de los ángulos llegan al mismo límite del eje, para que visualmente se puedan comparar un ángulo con otro dentro de cada ciclo de marcha:

CP

CP Hombro Derecho

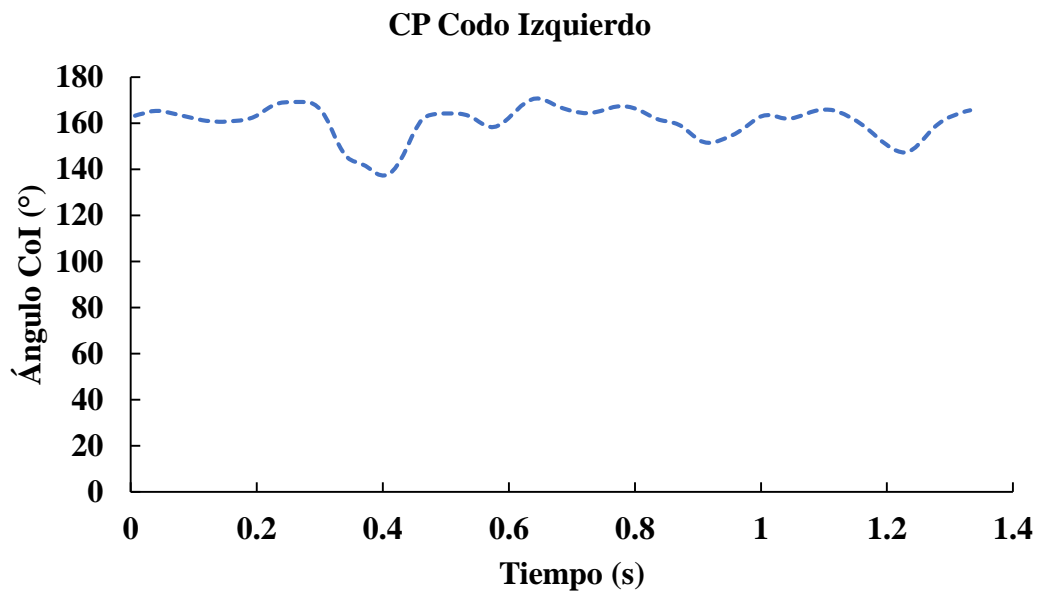
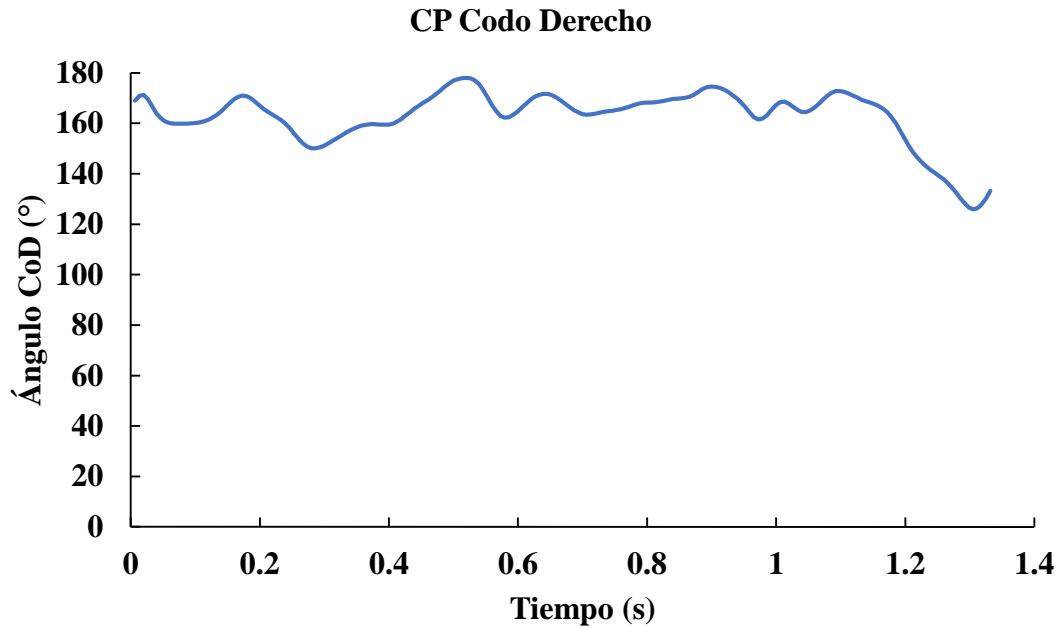


CP Hombro Izquierdo



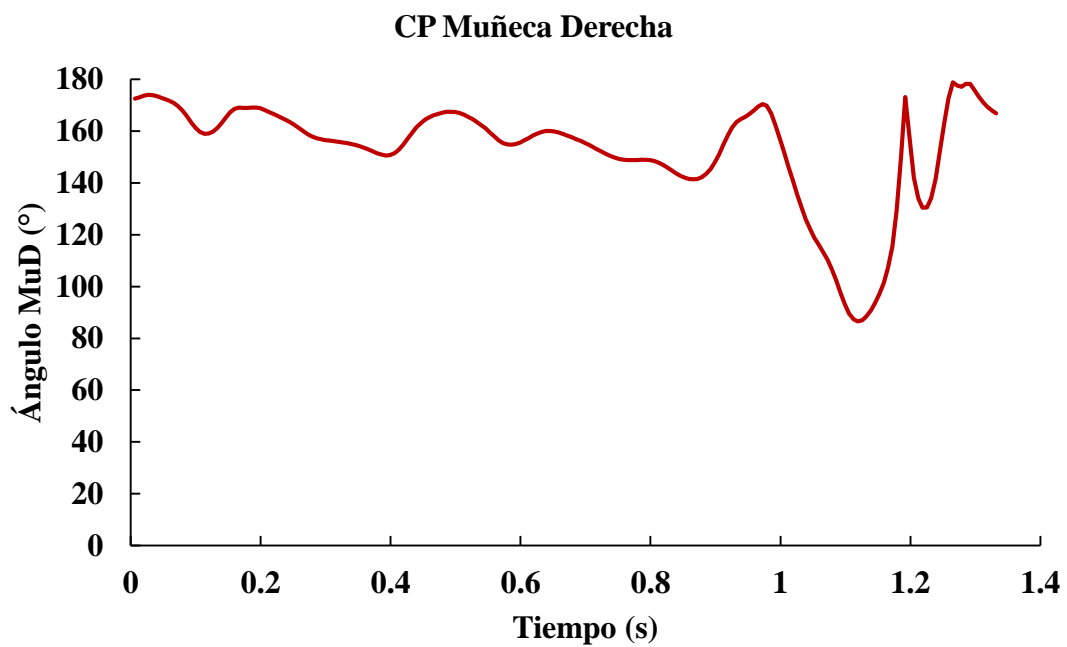
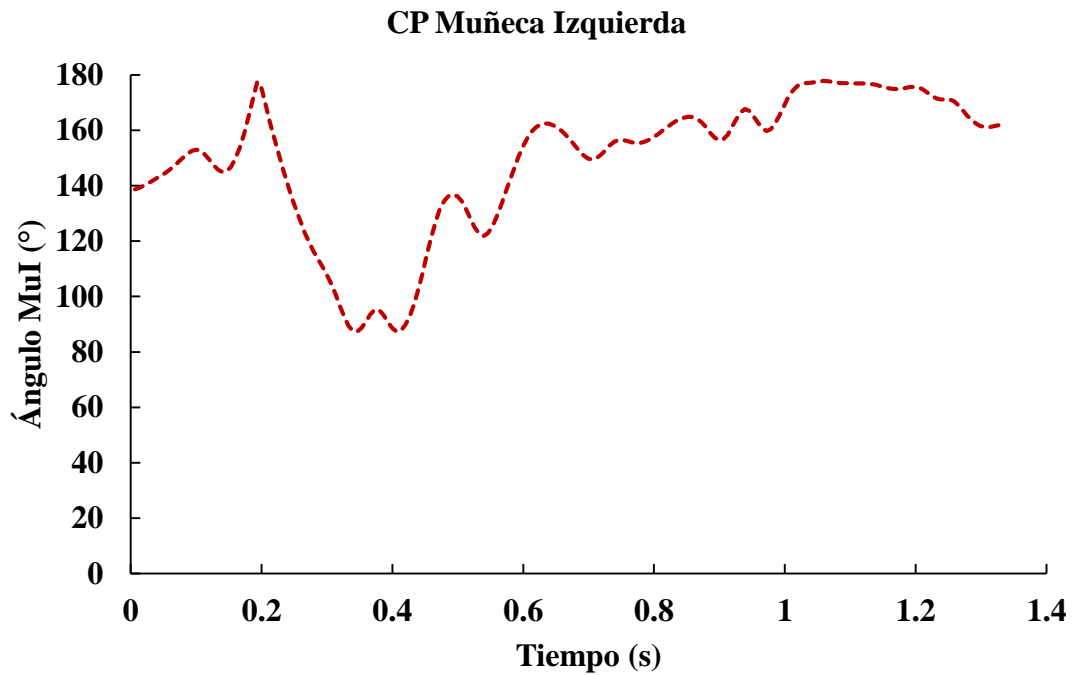
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CP.

Gráficas 13 (superior) y 14 (inferior).- Gráficas del ángulo aparente del hombro derecho e izquierdo con el tronco en el tiempo en el ciclo de marcha CP, en el que el rango del ángulo del hombro derecho es de 124.20° a 58.02° y el del hombro izquierdo es de 115.81° a 64.14° .



Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CP.

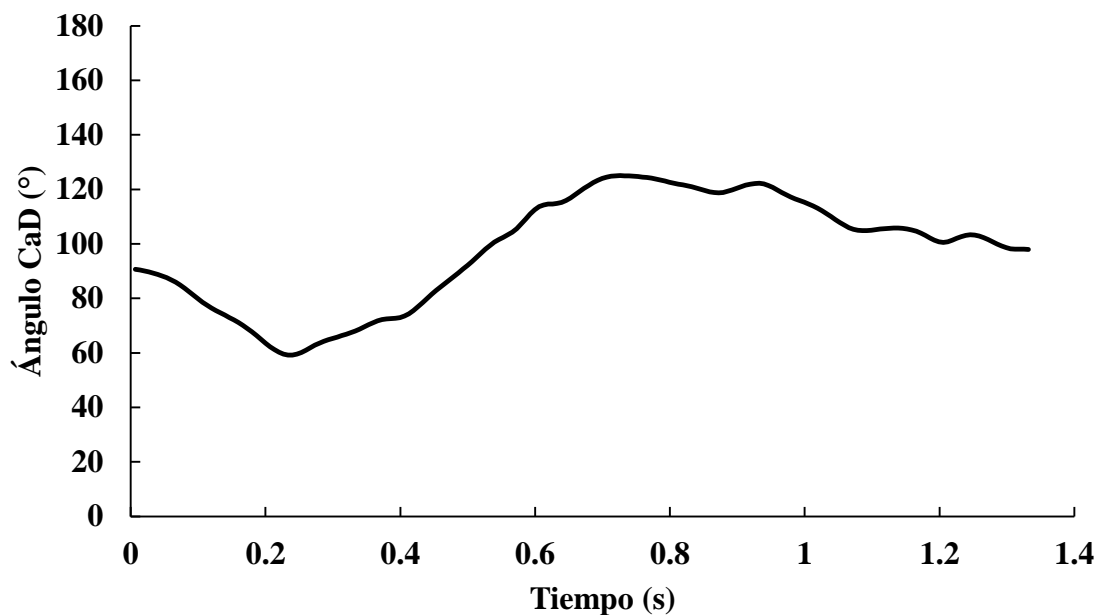
Gráficas 15 (superior) y 16 (inferior).- Gráficas del ángulo del codo derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha CP, el rango del ángulo de codo derecho es 177.96° a 125.91° y el del codo izquierdo es de 170.76° a 132.27° .



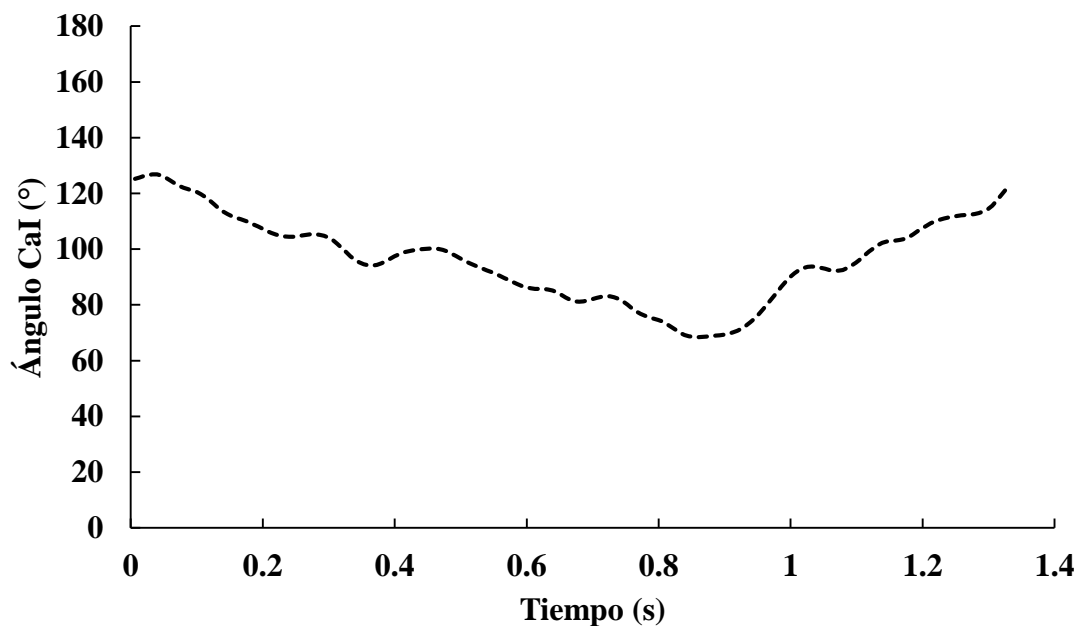
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CP.

Gráficas 17 (superior) y 18 (inferior).- Gráficas del ángulo de la muñeca derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha CP, el rango del ángulo de muñeca derecha es de 178.84° a 86.61° y el de la muñeca izquierda es de 177.81° a 87.36° .

CP Cadera Derecha

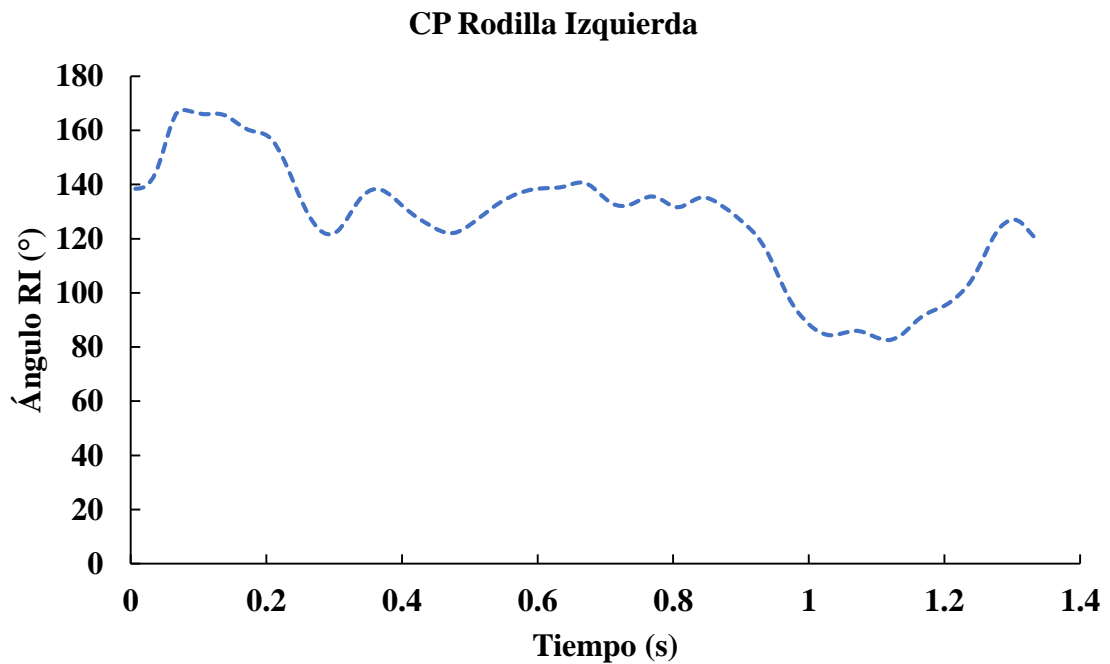
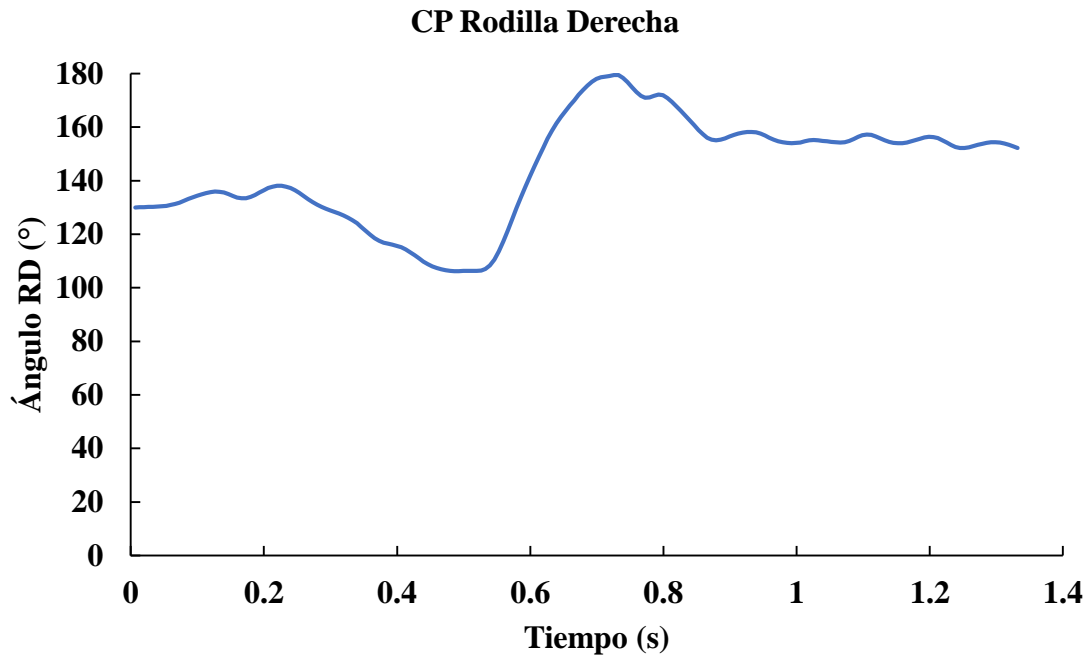


CP Cadera Izquierda



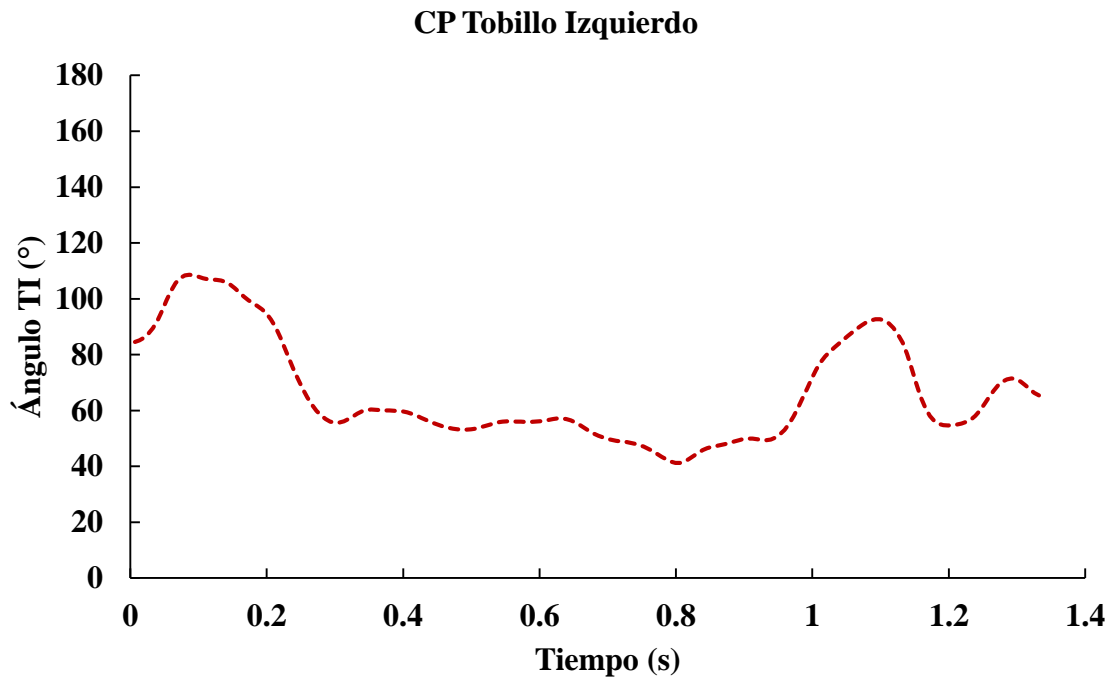
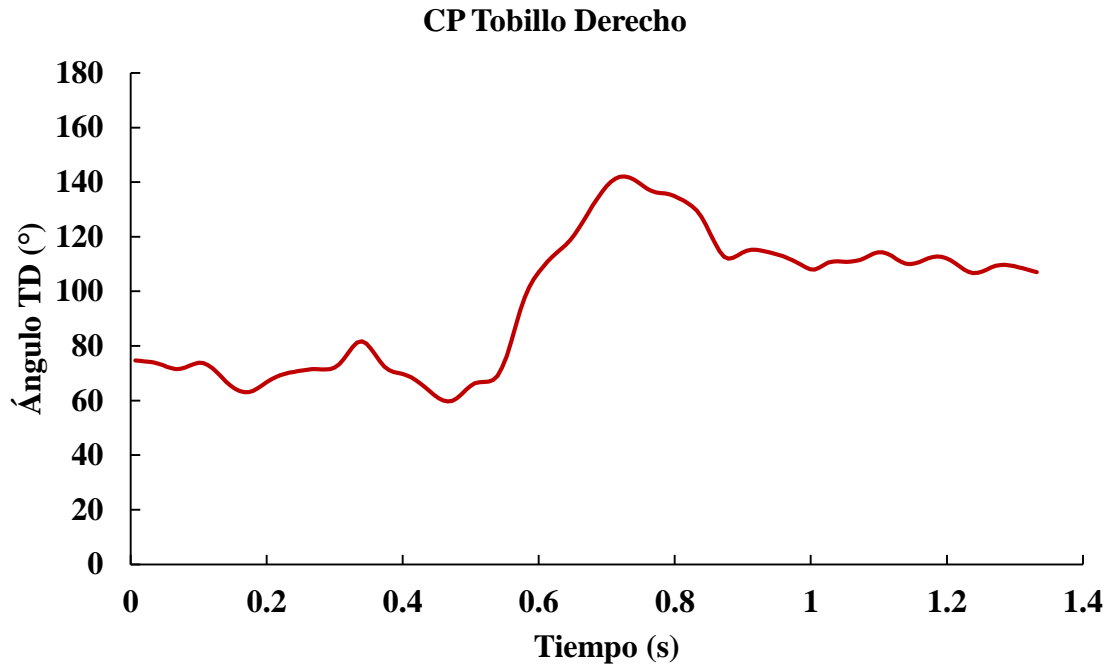
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CP.

Gráficas 19 (superior) y 20 (inferior).- Gráficas del ángulo de la cadera derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha CP, el rango del ángulo de la cadera derecha es de 125.03° a 59.20° y el de la cadera izquierda es de 126.88° a 68.43° .



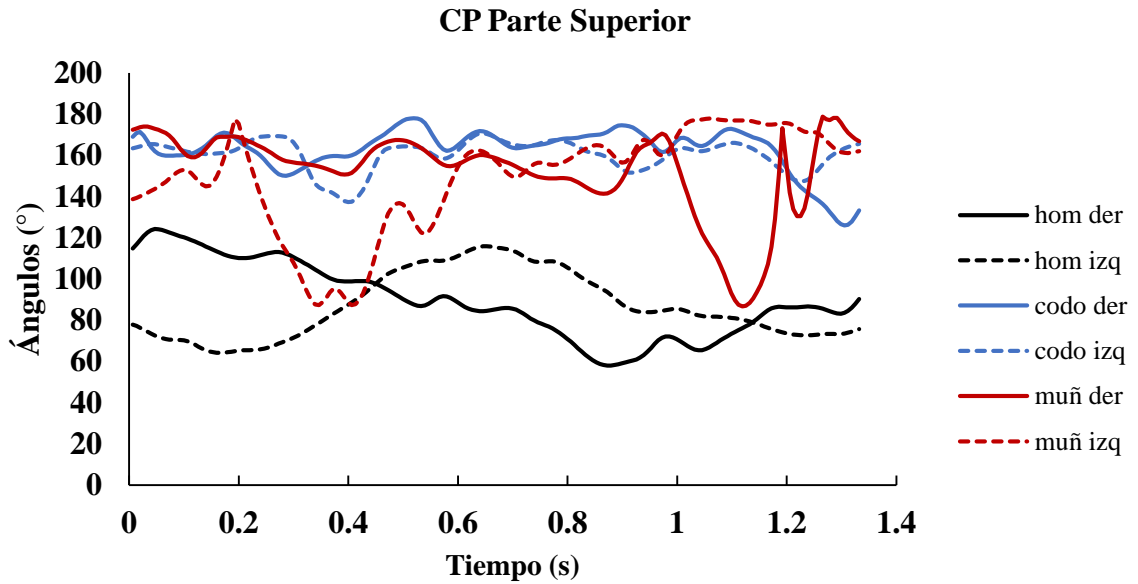
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CP.

Gráficas 21 (superior) y 22 (inferior).- Gráficas del ángulo de la rodilla derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha CP, el rango del ángulo de la rodilla derecha es de 179.45° a 106.22° y el de la rodilla izquierda es de 167.55° a 82.61° .



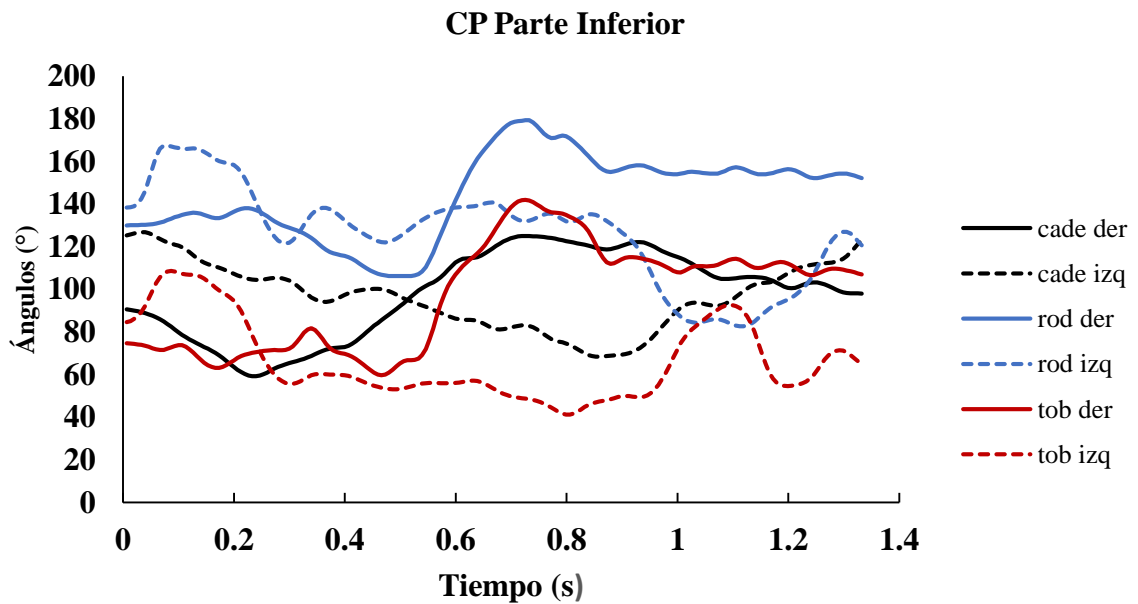
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CP.

Gráficas 23 (superior) y 24 (inferior).- Gráficas del ángulo del tobillo derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha CP, el rango del ángulo del tobillo derecho es de 142.01° a 59.67° y el del tobillo izquierdo es de 108.62° a 41.18° .



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CP.

Gráfica 25.- Gráfica de los ángulos hombro, codo y muñeca, derecho e izquierdo, es decir la parte superior del cuerpo en el tiempo del ciclo de marcha CP, permite hacer comparación entre el comportamiento de los ángulos.

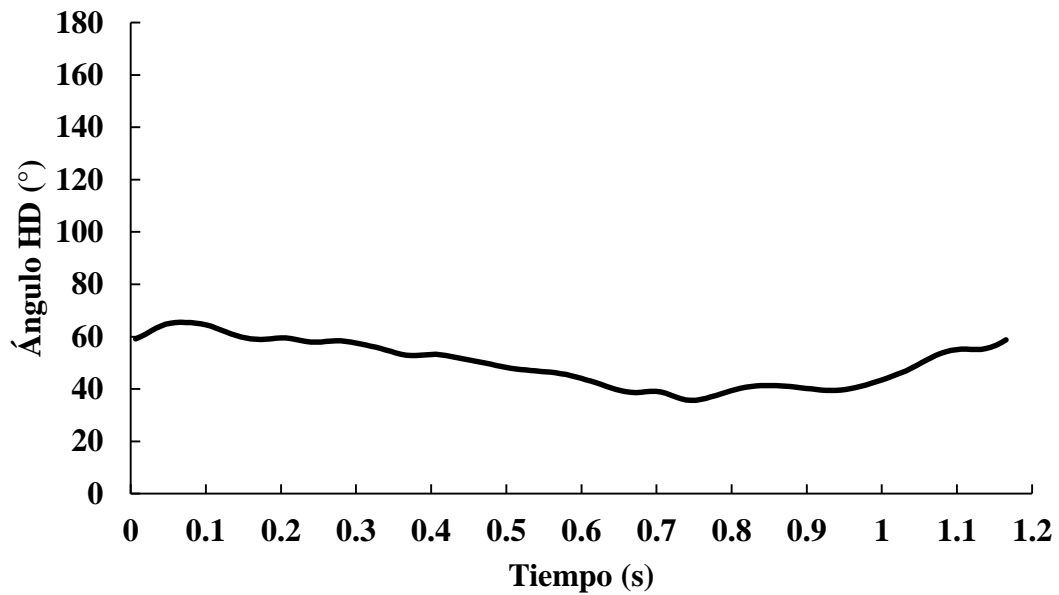


Fuente: Gráfica creada para el ciclo CP.

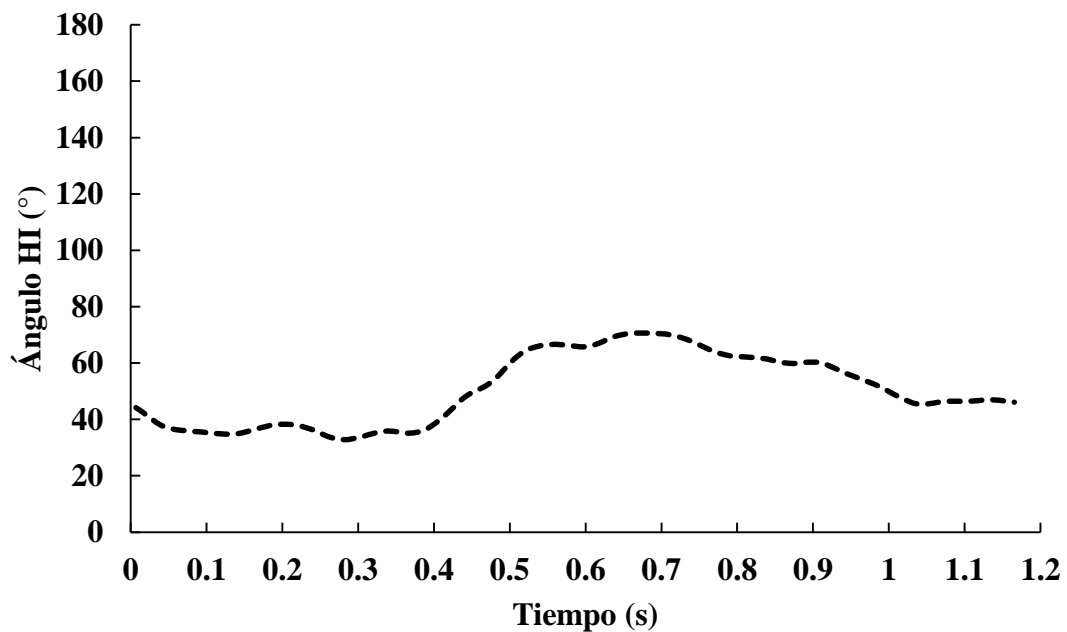
Gráfica 26.- Gráfica de los ángulos cadera, rodilla y tobillo, derecho e izquierdo, es decir la parte inferior del cuerpo en el tiempo del ciclo de marcha CP, permite hacer comparación entre el comportamiento de los ángulos.

CPT

CPT Hombro Derecho

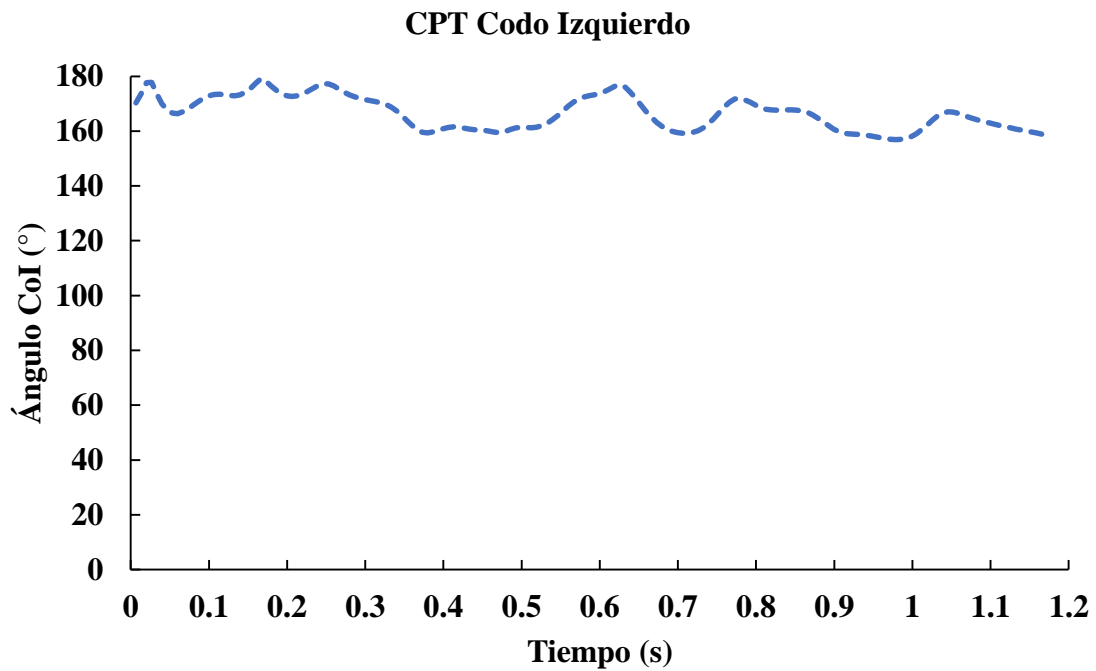
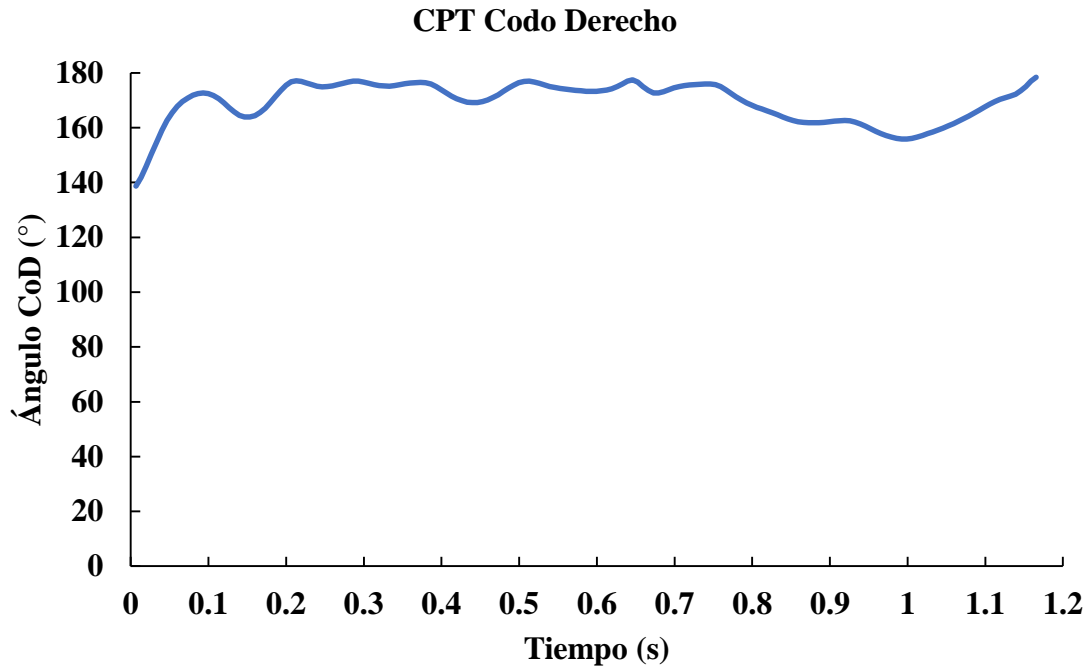


CPT Hombro Izquierdo



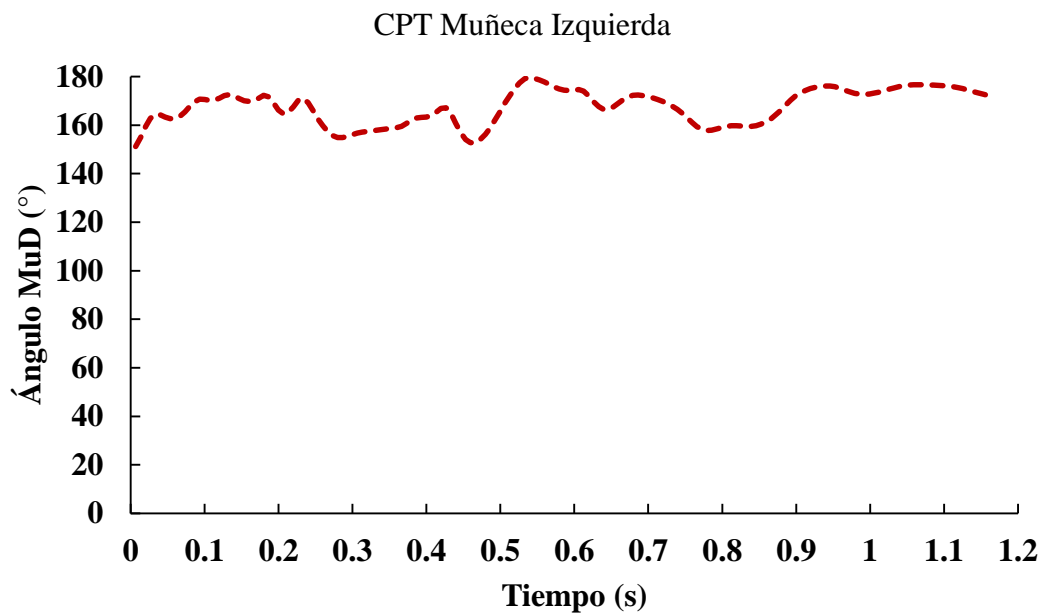
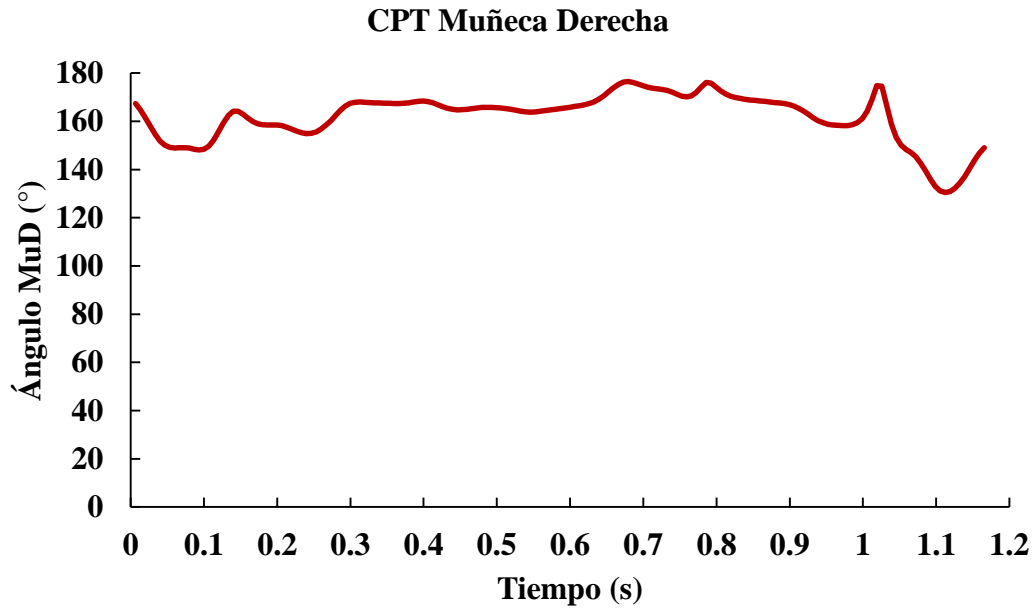
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CPT.

Gráficas 27 (superior) y 28 (inferior).- Gráficas del ángulo aparente entre el hombro y el tronco, derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha CPT, el rango del ángulo del hombro derecho es de 65.47° a 35.64° y el del hombro izquierdo es de 70.64° a 32.77° .



Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CPT.

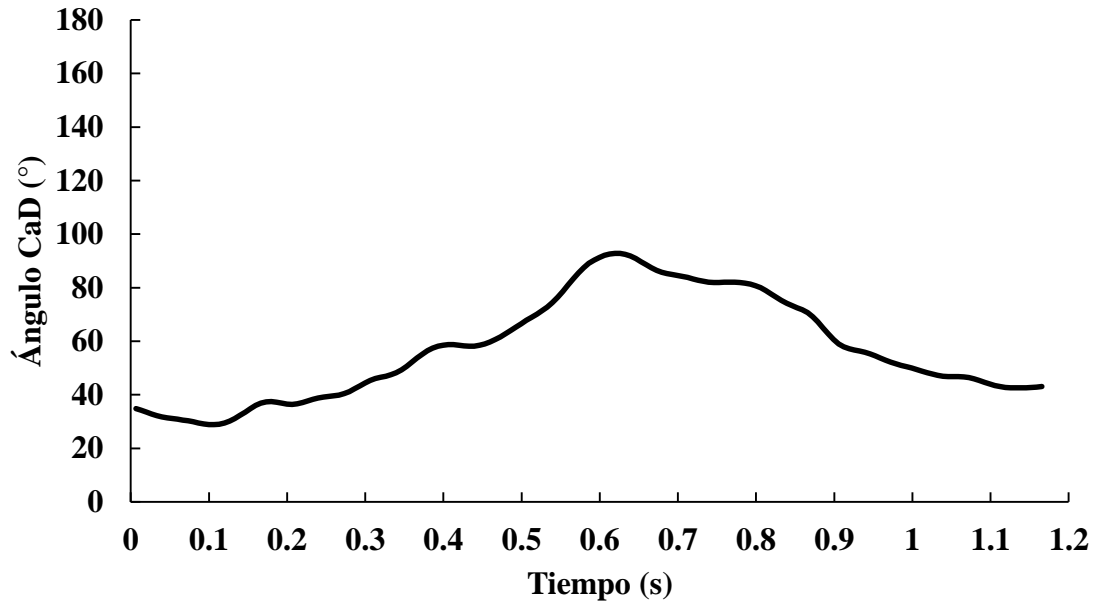
Gráficas 29 (superior) y 30 (inferior).- Gráficas del ángulo del codo derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha CPT, el rango del ángulo del codo derecho es de 178.42° a 138.67° y el del codo izquierdo es de 179.06° a 156.93°.



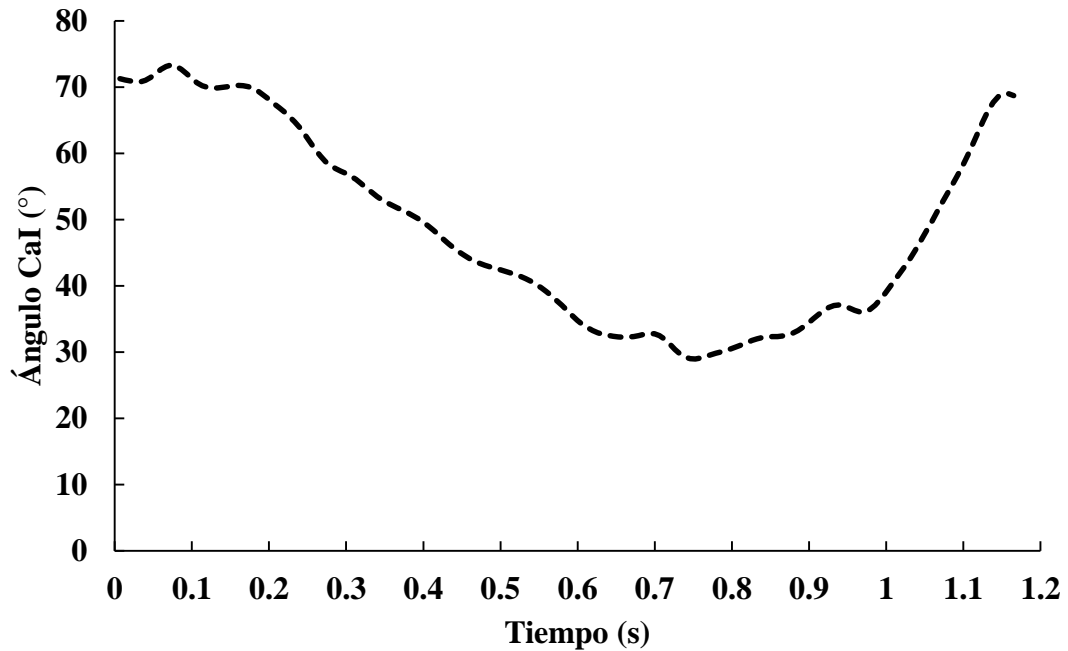
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CPT.

Gráficas 31 (superior) y 32 (inferior).- Gráficas del ángulo de la muñeca derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha CPT, el rango del ángulo de la muñeca derecha es de 176.50° a 130.43° y el de la muñeca izquierda es de 179.67° a 156.93°.

CPT Cadera Derecha

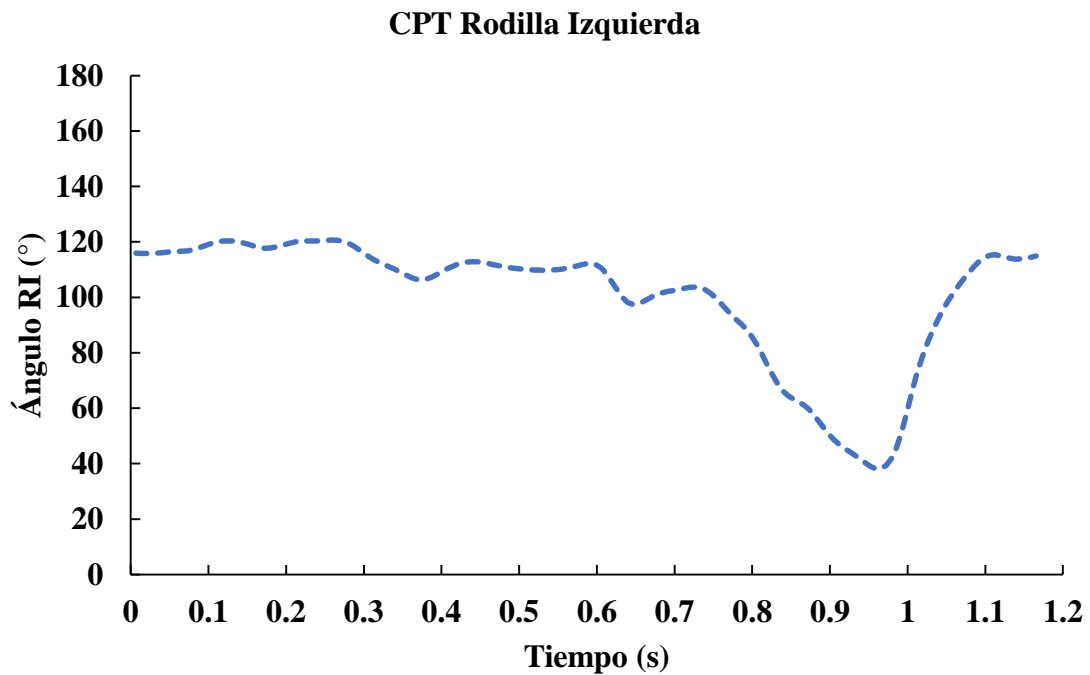
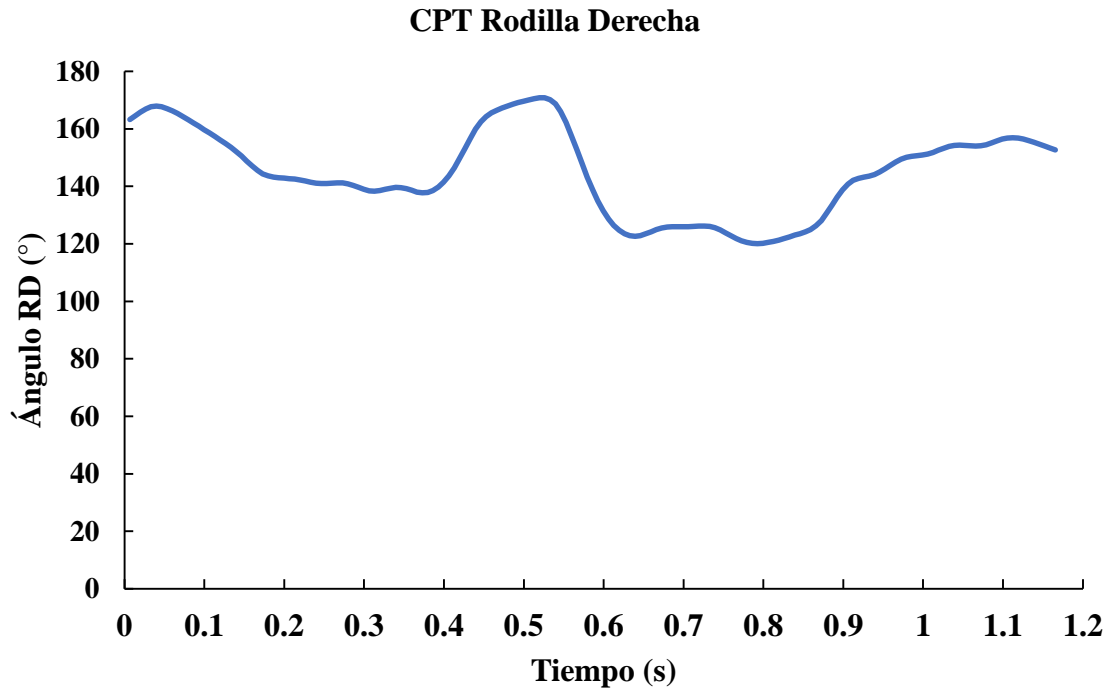


CPT Cadera Izquierda



Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CPT.

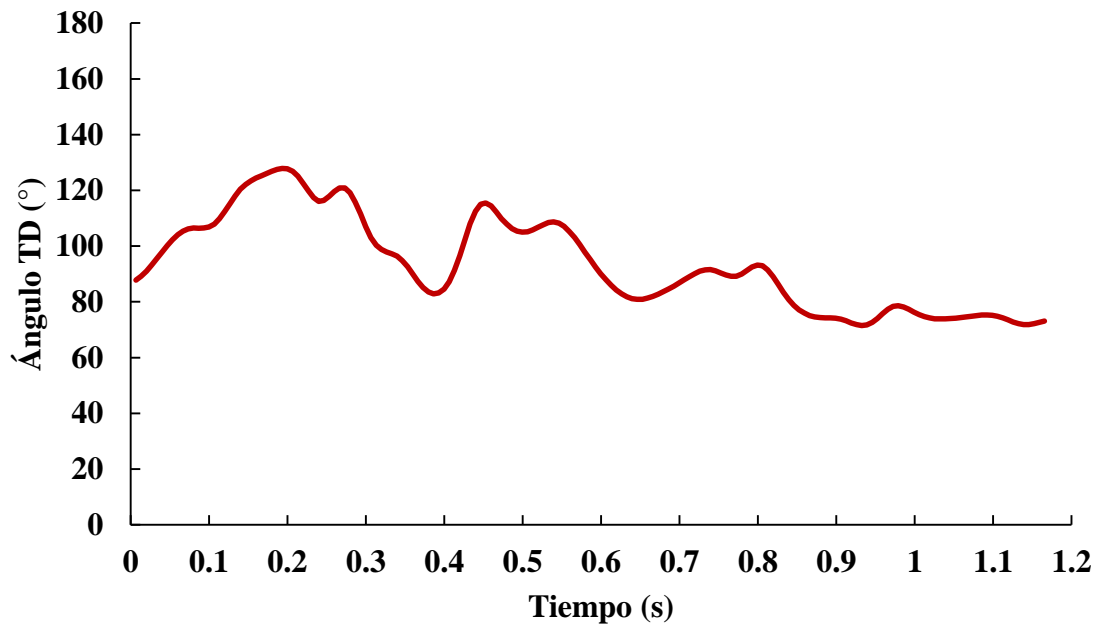
Gráficas 33 (superior) y 34 (inferior).- Gráficas del ángulo de la cadera derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha CPT, el rango del ángulo de la cadera derecha es de 92.77° a 179.67° y el de la cadera izquierda es de 73.33° a 28.97° .



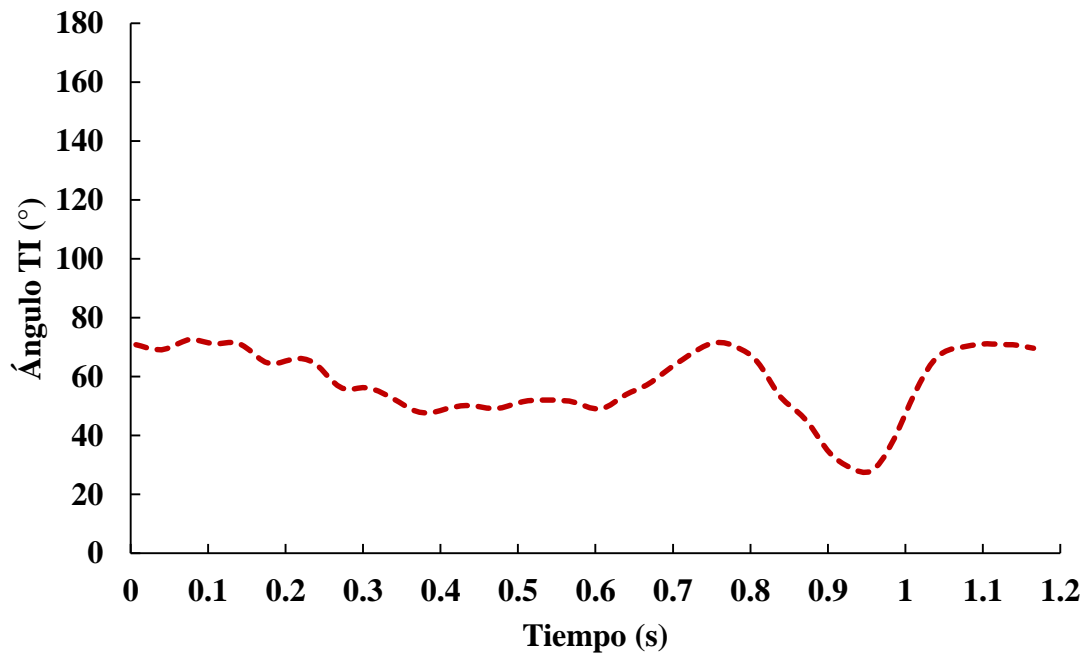
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CPT.

Gráficas 35 (superior) y 36 (inferior).- Gráficas del ángulo de la rodilla derecha e izquierda a través del tiempo en el ciclo de marcha CPT, el rango del ángulo de la rodilla derecha es de 170.81° a 120.10° y el de la cadera izquierda es de 120.62° a 38.18° .

CPT Tobillo Derecho

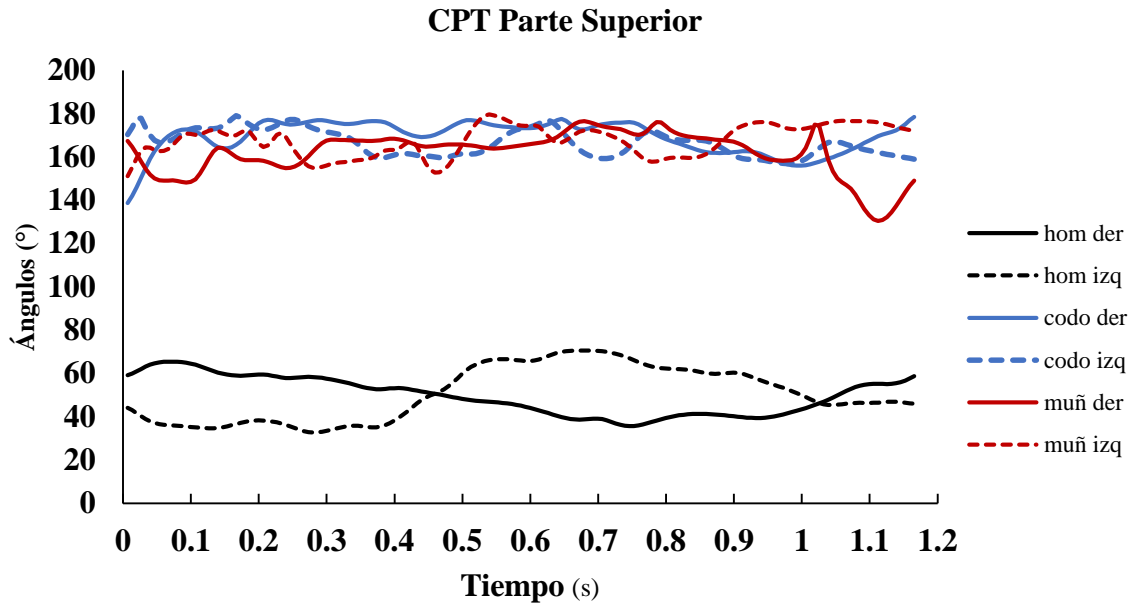


CPT Tobillo Izquierdo



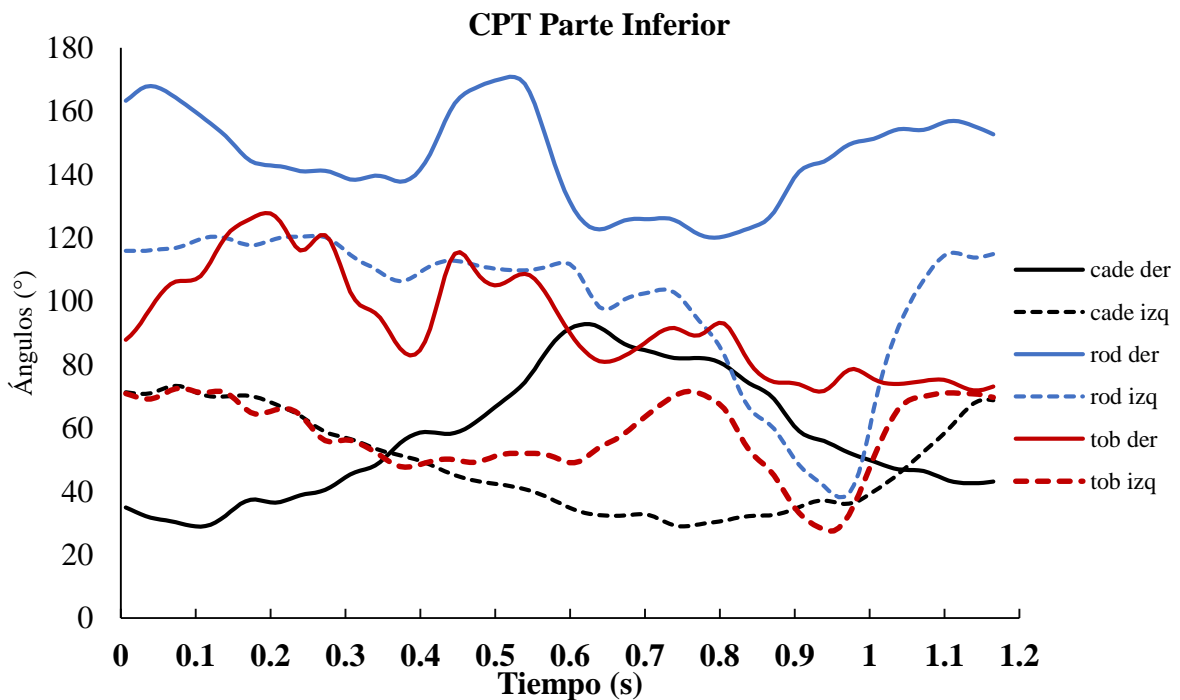
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CPT.

Gráficas 37 (superior) y 38 (inferior).- Gráficas del ángulo del tobillo derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha CPT, el rango del ángulo del tobillo derecho es de 127.87° a 71.45° y el del tobillo izquierdo es de 72.59° a 27.43°.



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CPT.

Figura 39.- Gráfica de los ángulos hombro, codo y muñeca, derecho e izquierdo, es decir la parte superior del cuerpo en el tiempo del ciclo de marcha CPT, permite hacer comparación entre el comportamiento de los ángulos.

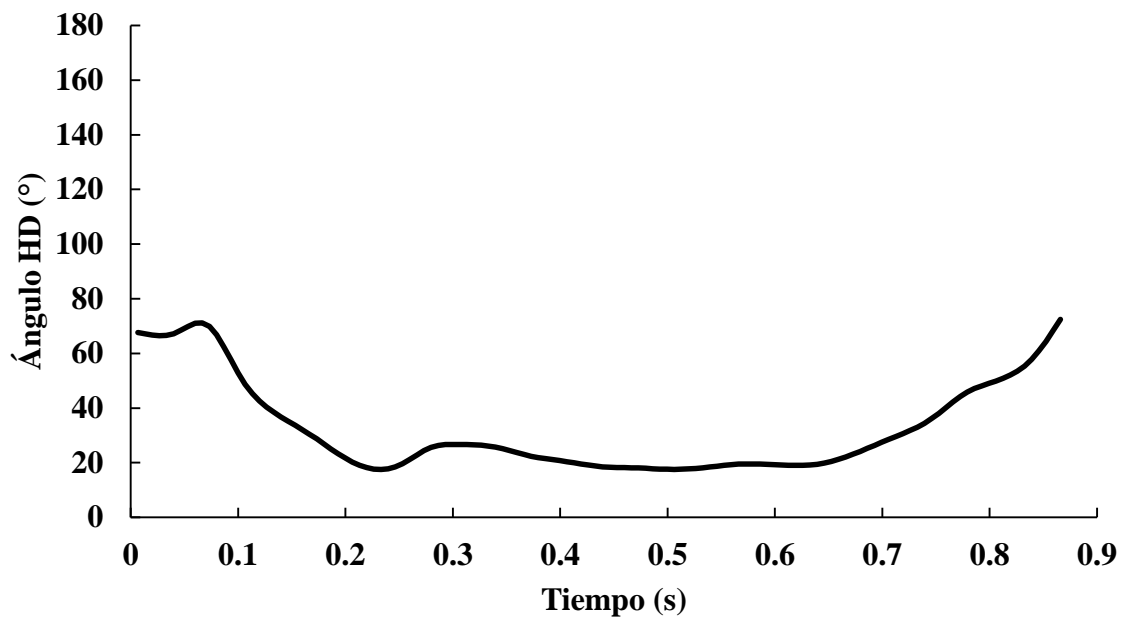


Fuente: Gráfica creada para el ciclo CPT.

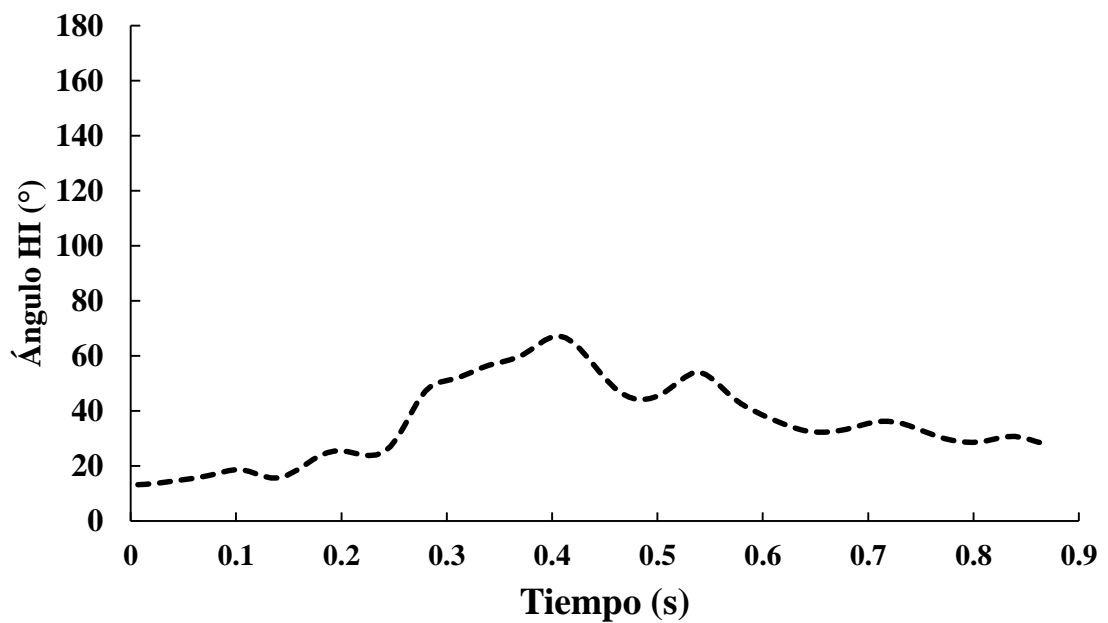
Gráfica 40.- Gráfica de los ángulos cadera, rodilla y tobillo, derecho e izquierdo, es decir la parte inferior del cuerpo en el tiempo del ciclo de marcha CPT, permite hacer comparación entre el comportamiento de los ángulos.

TR

TR Hombro Derecho

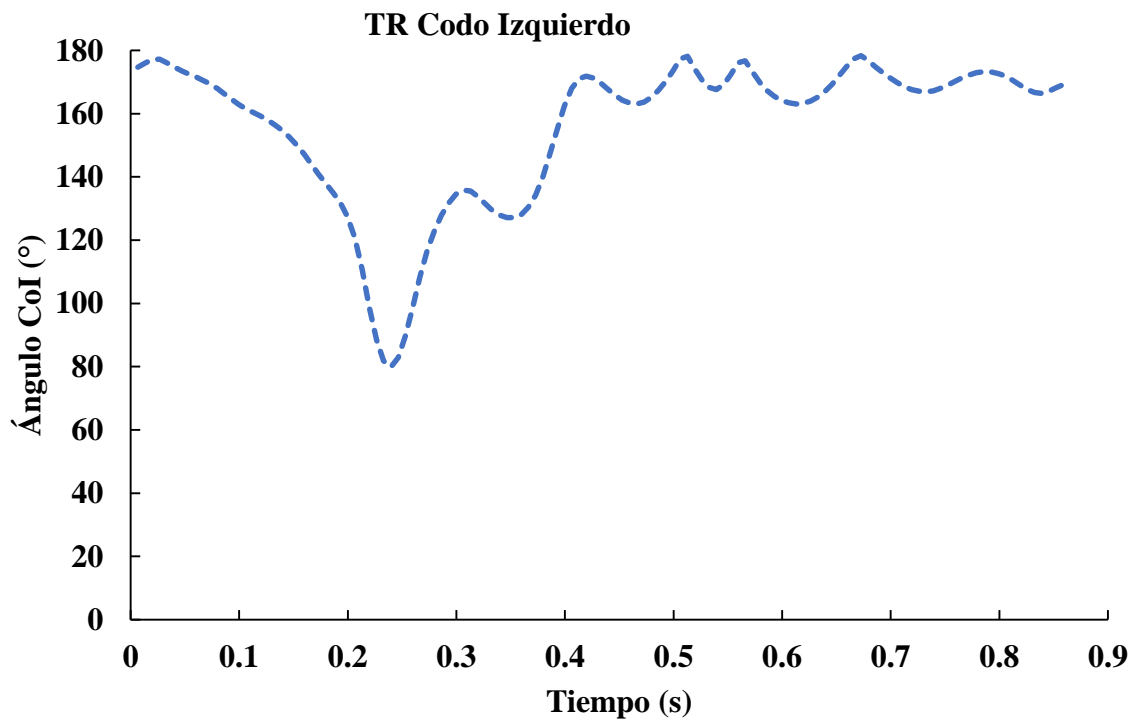
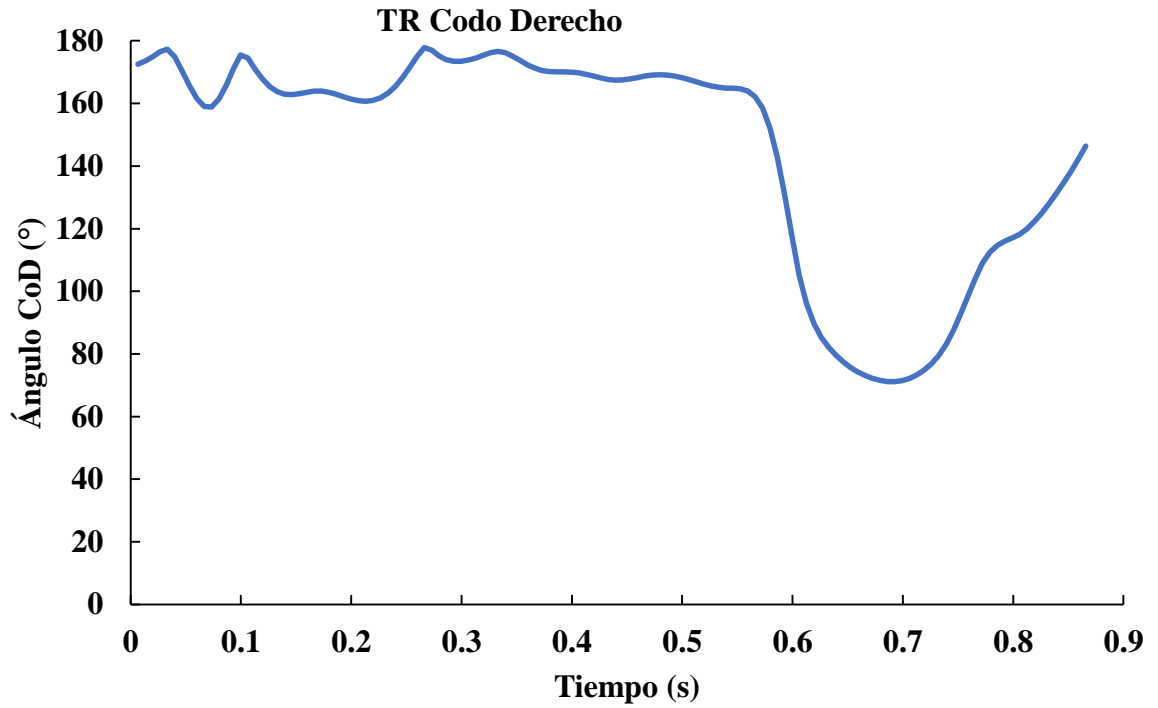


TR Hombro Izquierdo



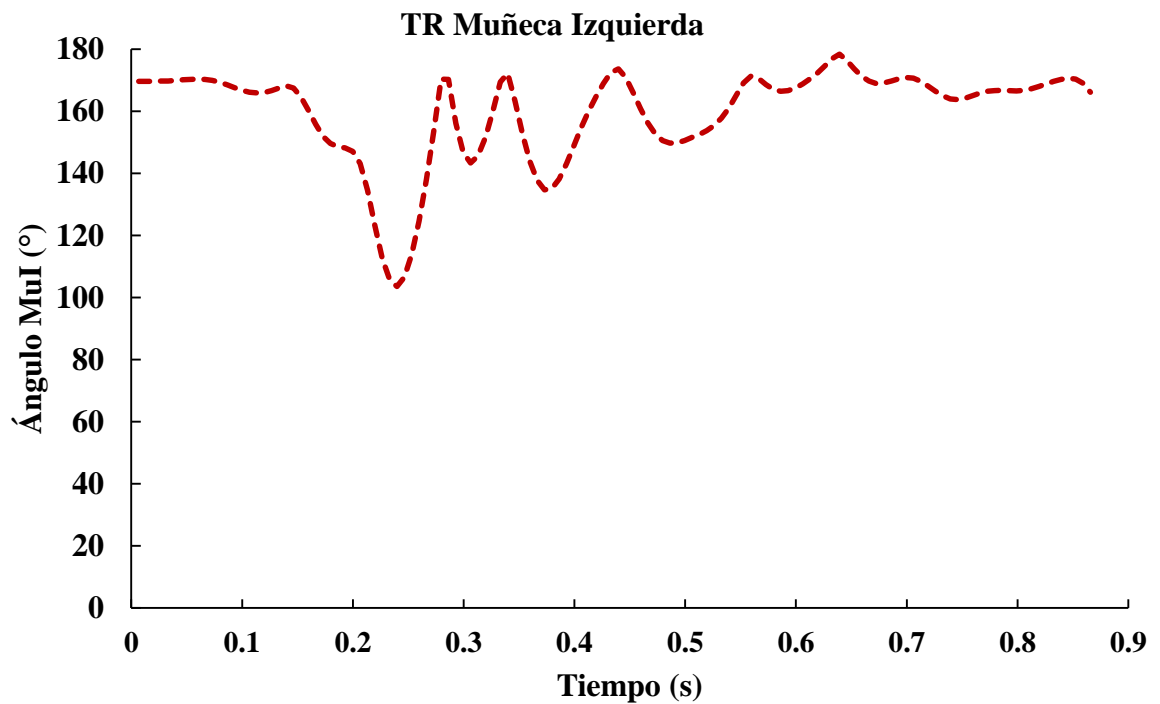
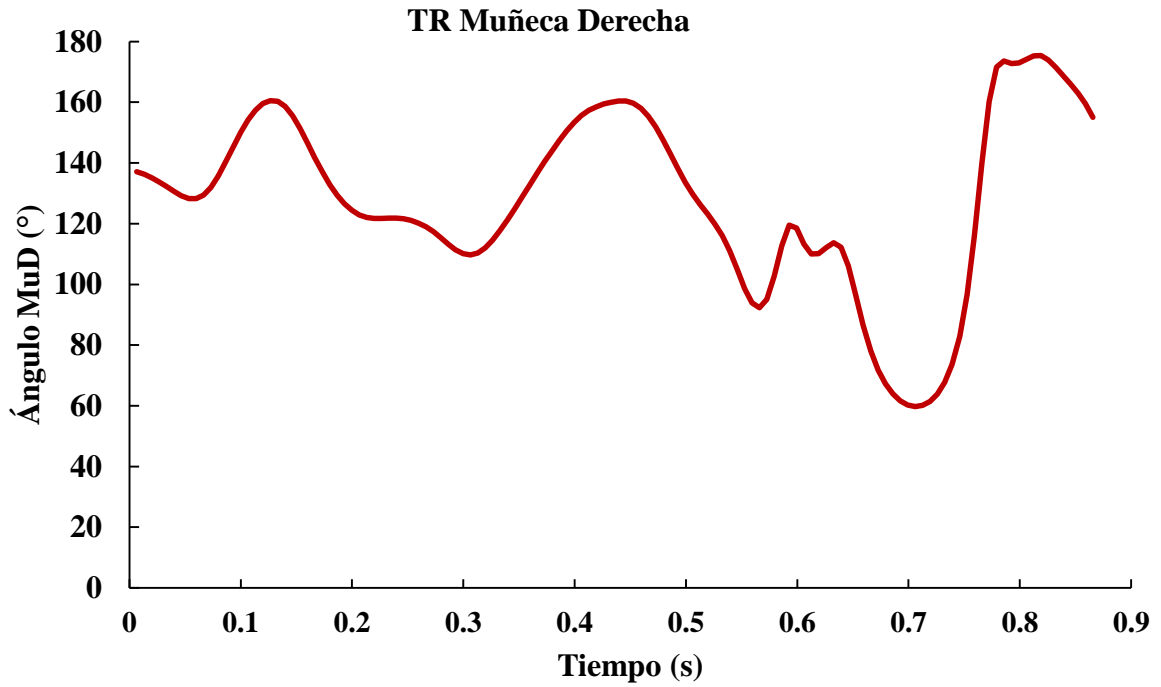
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo TR.

Gráficas 41 (superior) y 42 (inferior).- Gráficas del ángulo aparente entre el hombro y el tronco, derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha TR, el rango del ángulo del hombro derecho es de 72.43° a 17.48° y el del hombro izquierdo es de 67.22° a 13.20° .



Fuente: Gráficas creadas para el ciclo TR.

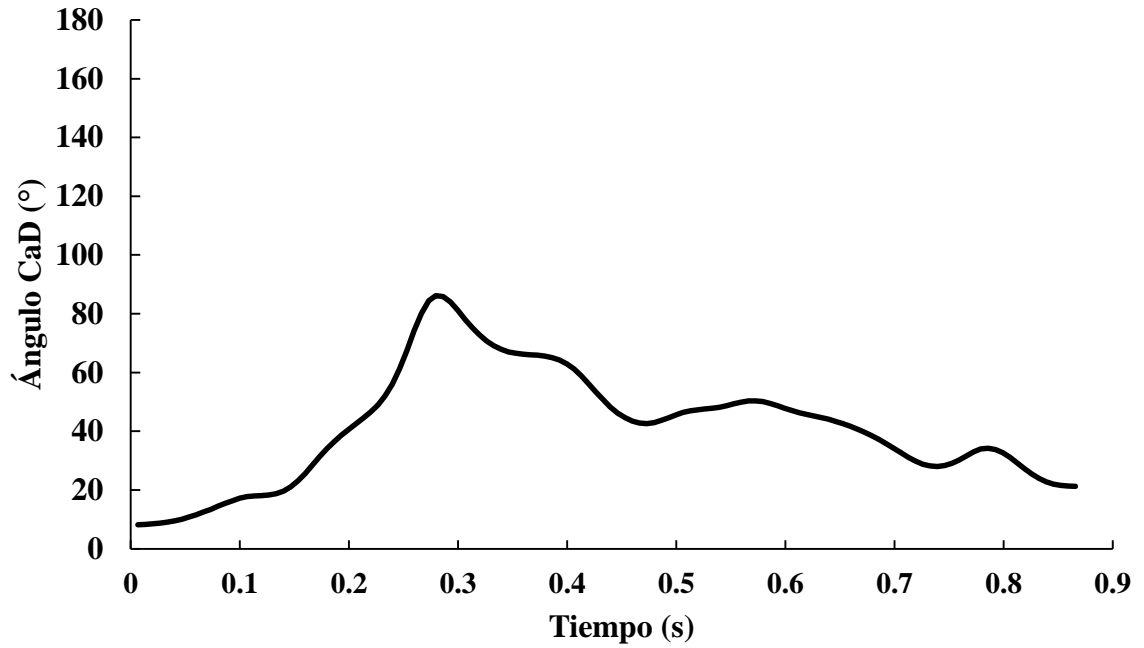
Gráficas 43 (superior) y 44 (inferior).- Gráficas del ángulo del codo derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha TR, el rango del ángulo del codo derecho es de 177.80° a 71.17° y el del codo izquierdo es de 178.39° a 79.84° .



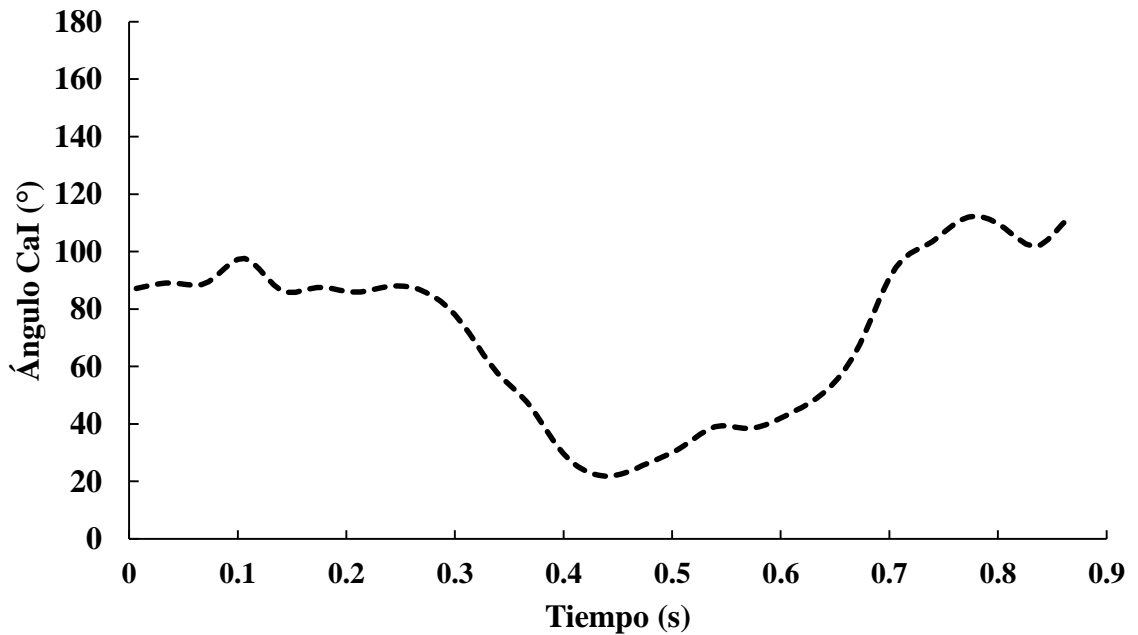
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo TR.

Gráficas 45 (superior) y 46 (inferior).- Gráficas del ángulo de la muñeca derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha TR, el rango del ángulo de la muñeca derecha es de 175.42° a 59.78° y el de la muñeca izquierda es de 178.39° a 103.61°.

TR Cadera Derecha

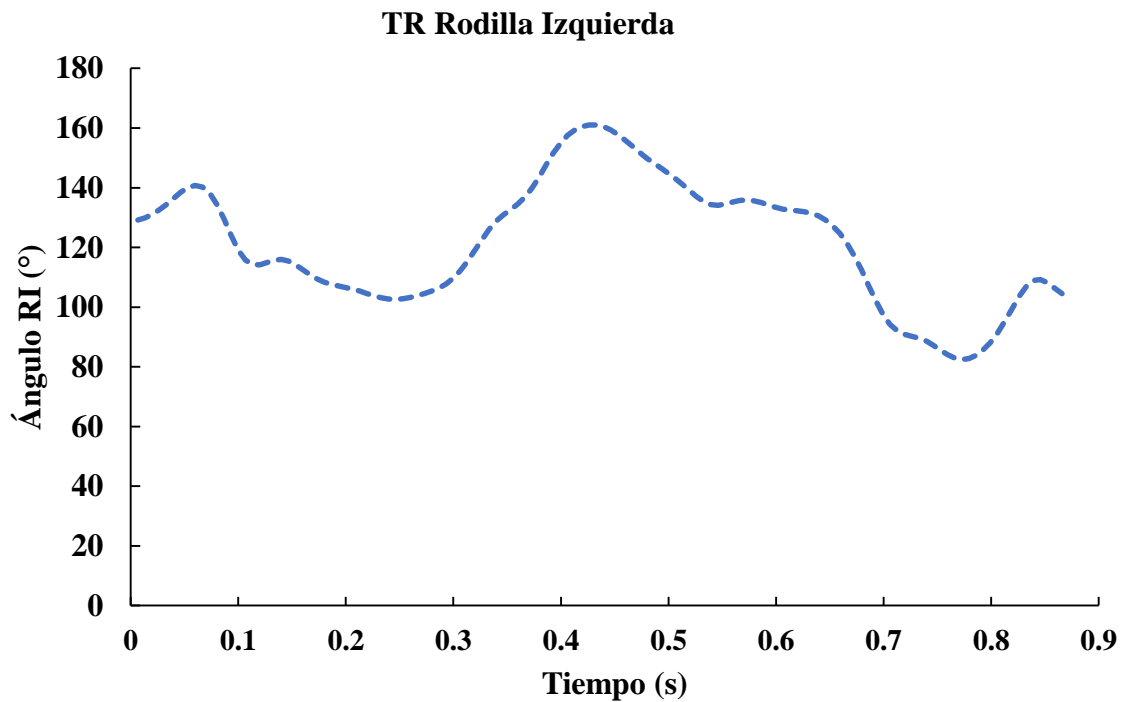
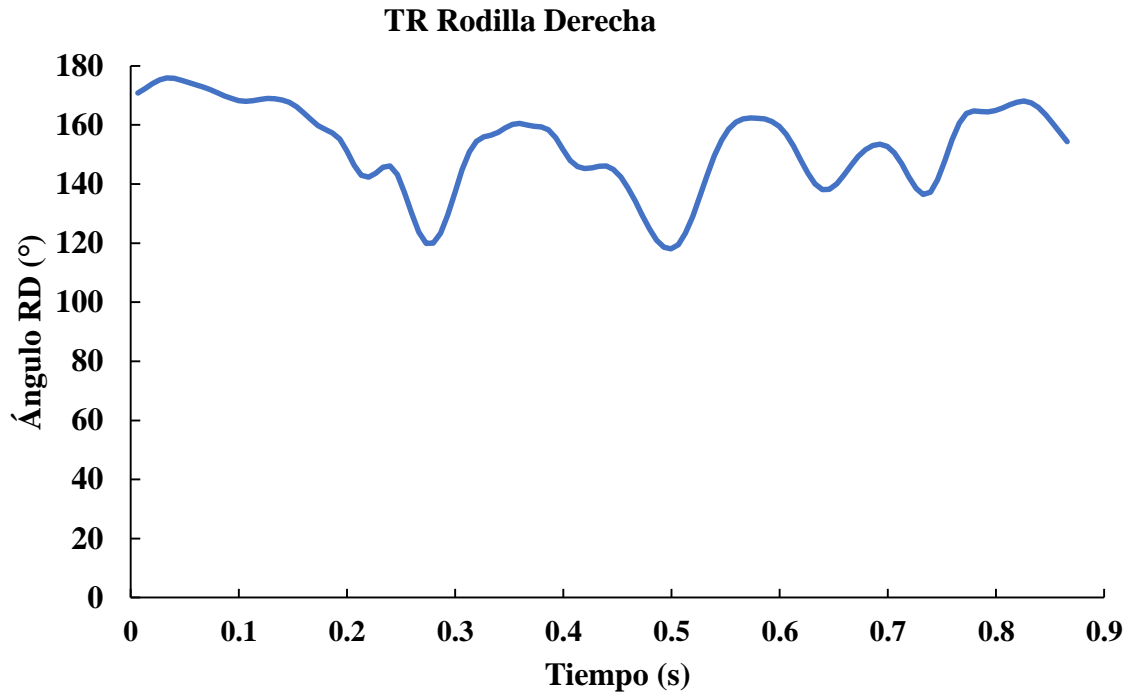


TR Cadera Izquierda



Fuente: Gráficas creadas para el ciclo TR.

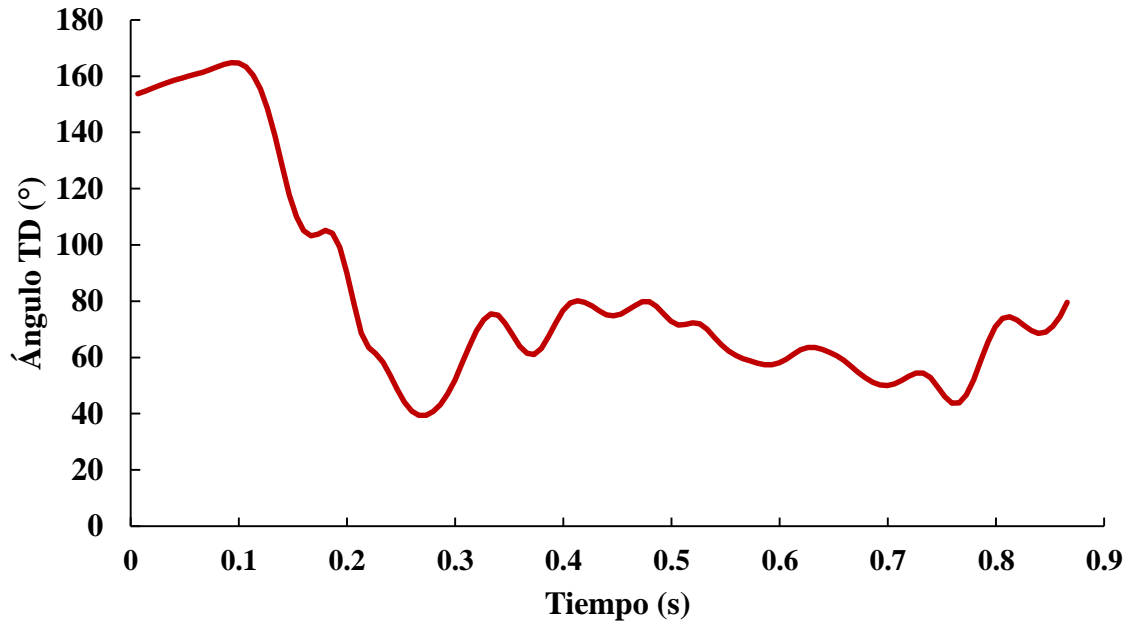
Gráficas 47 (superior) y 48 (inferior).- Gráficas del ángulo de la cadera derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha TR, el rango del ángulo de la cadera derecha es de 86.21° a 21.82° y el de la cadera izquierda es de 112.30° a 21.82°.



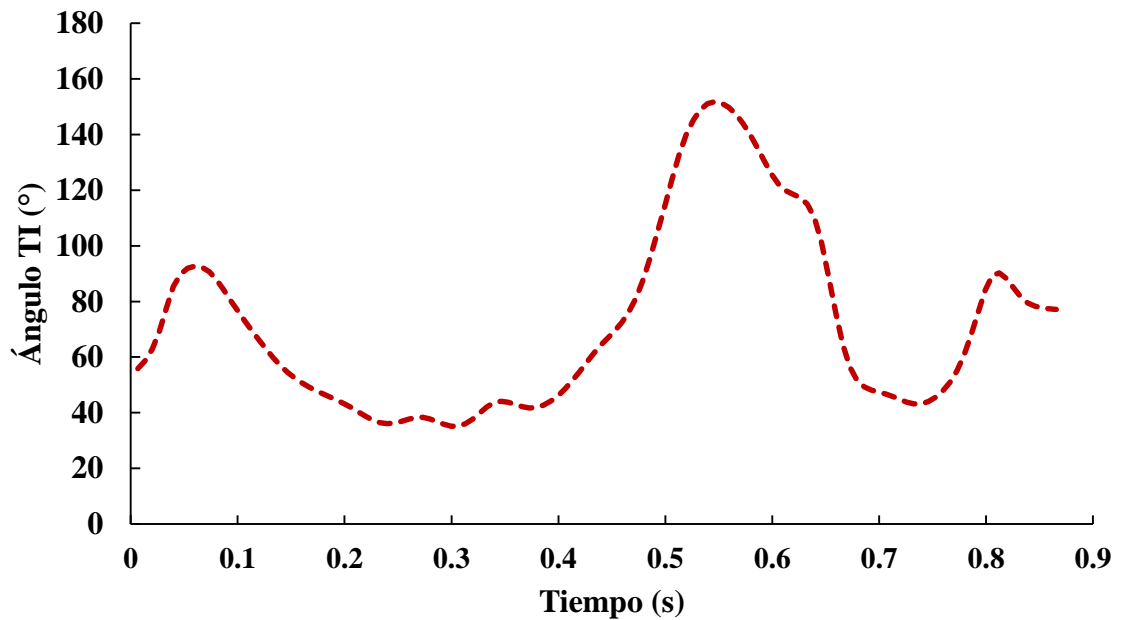
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo TR.

Gráficas 49 (superior) y 50 (inferior).- Gráficas del ángulo de la rodilla derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha TR, el rango del ángulo de la rodilla derecha es de 175.93° a 118.04° y el de la rodilla izquierda es de 161.03° a 82.49°.

TR Tobillo Derecho

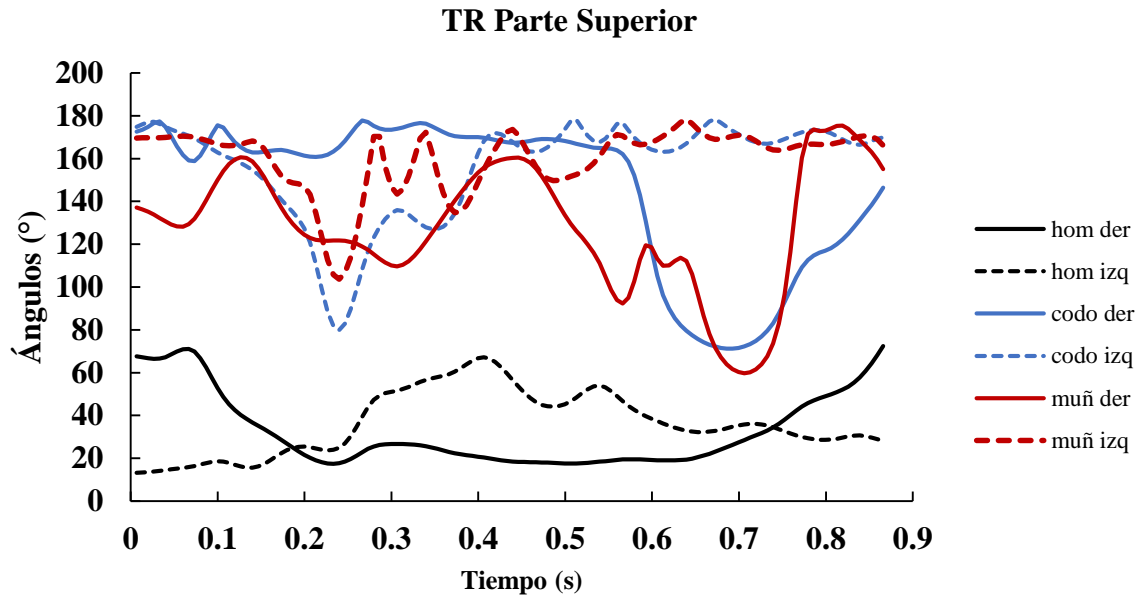


TR Tobillo Izquierdo



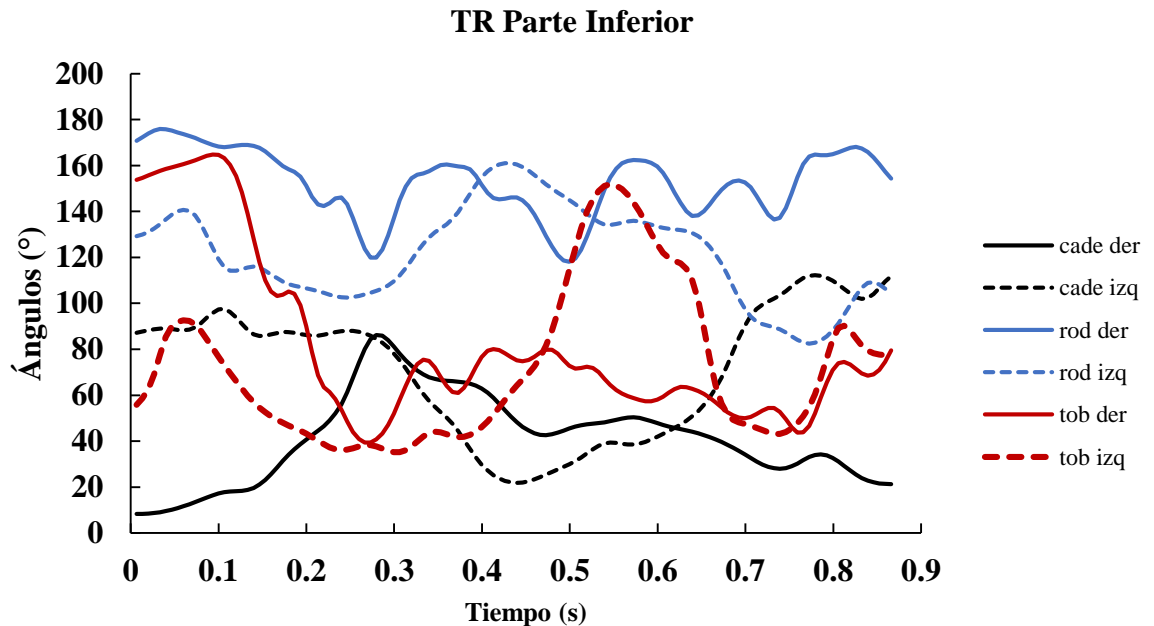
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo TR.

Gráficas 51 (superior) y 52 (inferior).- Gráficas del ángulo del tobillo derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha TR, el rango del ángulo del tobillo derecho es de 164.79° a 39.41° y el del tobillo izquierdo es de 151.77° a 35.14° .



Fuente: Gráfica creada para el ciclo TR.

Gráfica 53.- Gráfica de los ángulos hombro, codo y muñeca, derecho e izquierdo, es decir la parte superior del cuerpo en el tiempo del ciclo de marcha TR, permite hacer comparación entre el comportamiento de los ángulos.

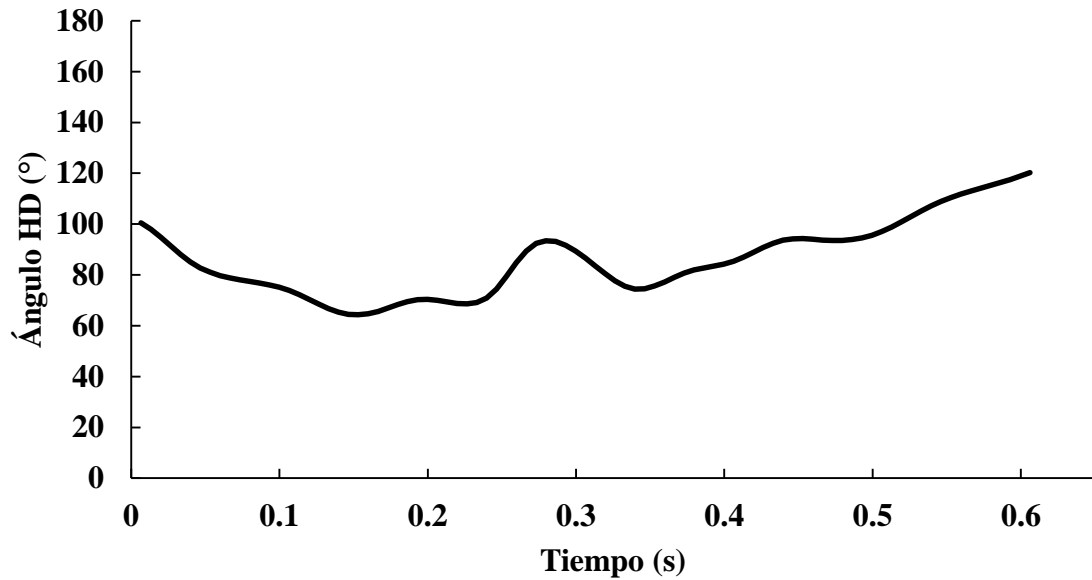


Fuente: Gráfica creada para el ciclo TR.

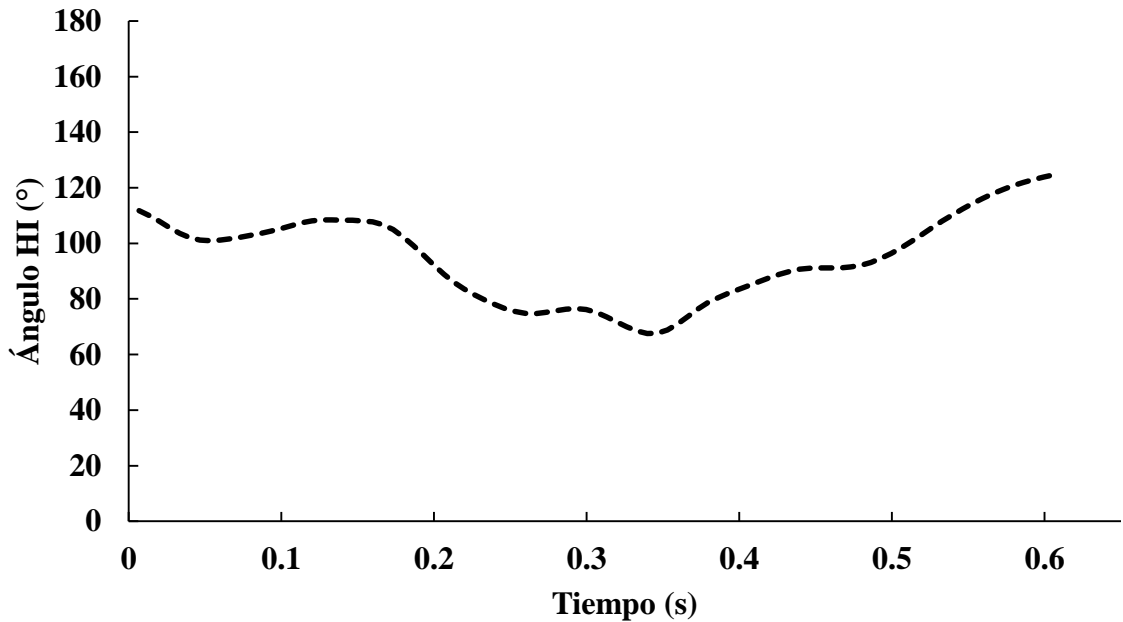
Gráfica 54.- Gráfica de los ángulos cadera, rodilla y tobillo, derecho e izquierdo, es decir la parte inferior del cuerpo en el tiempo del ciclo de marcha TR, permite hacer comparación entre el comportamiento de los ángulos.

CR

CR Hombro Derecho

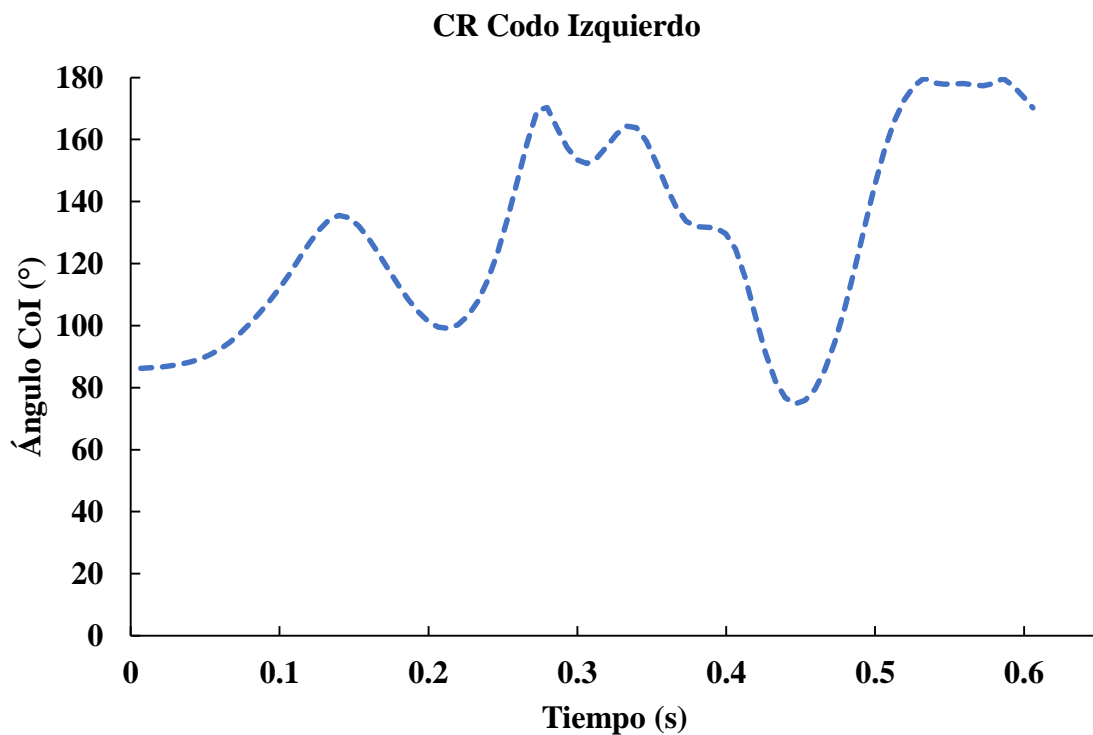
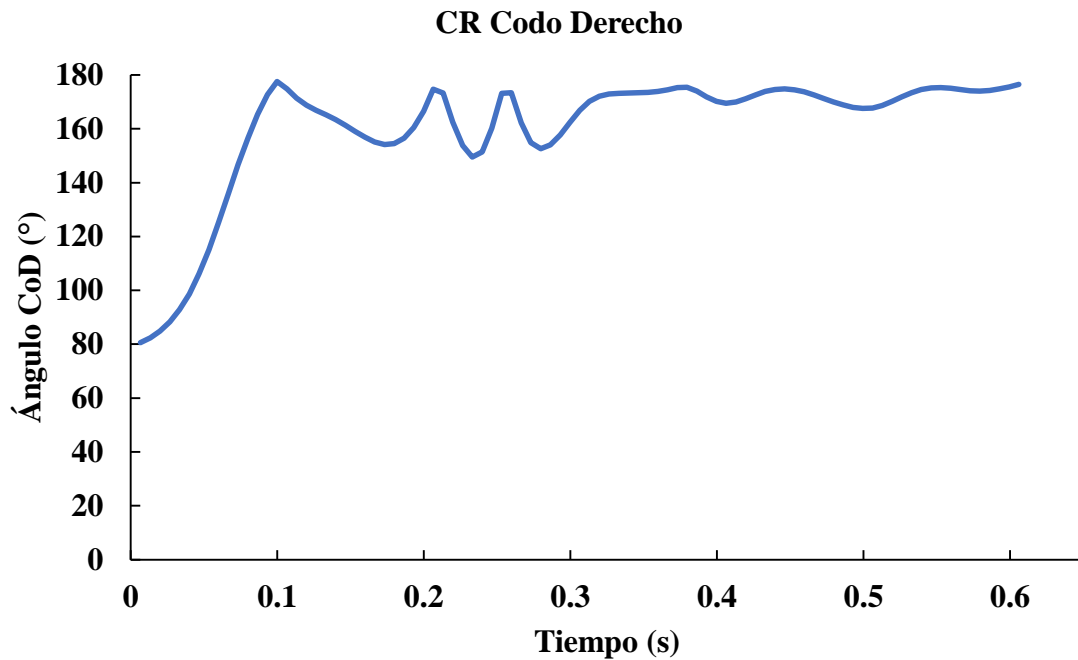


CR Hombro Izquierdo



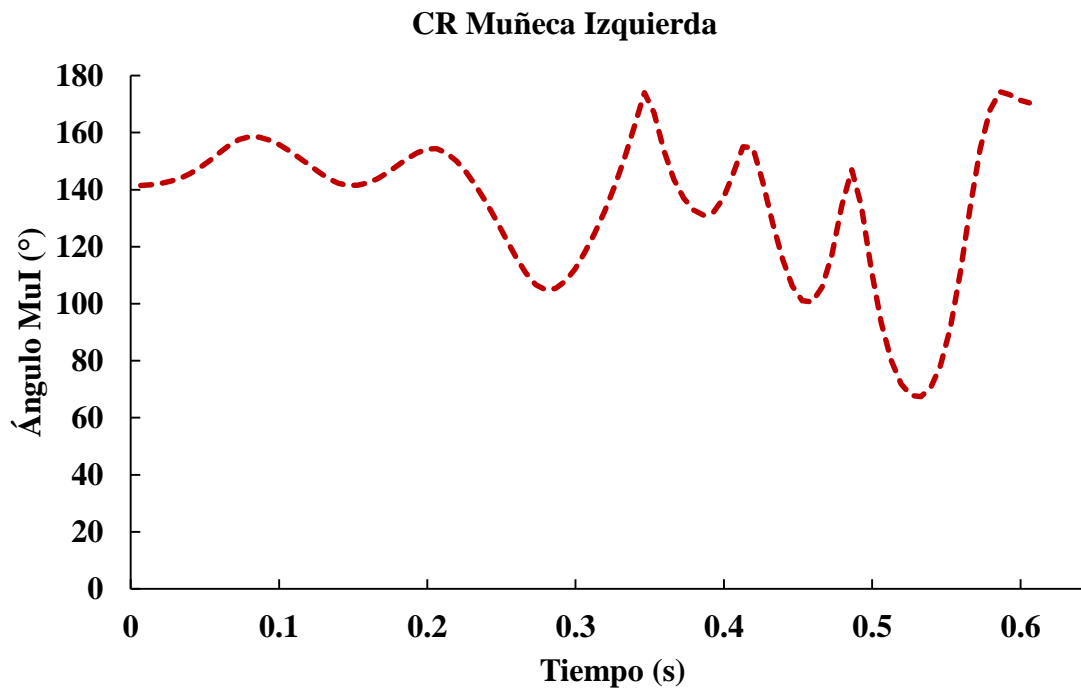
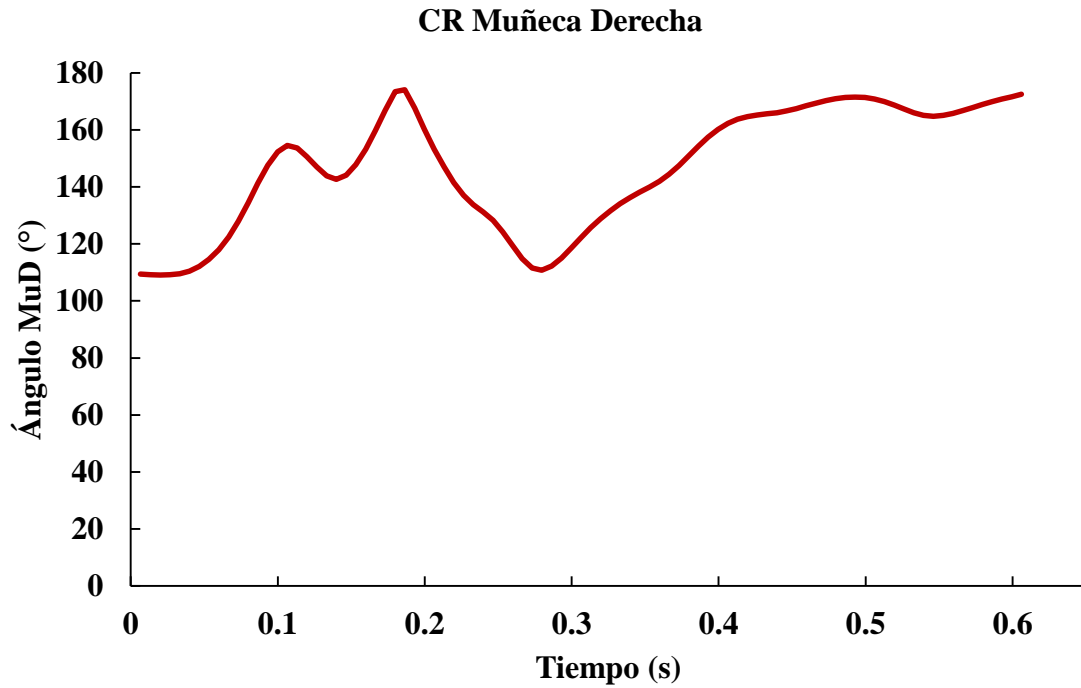
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CR.

Gráficas 55 (superior) y 56 (inferior).- Gráficas del ángulo aparente entre el hombro y el tronco, derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha CR, el rango del ángulo del hombro derecho es de 120.22° a 64.31° y el del hombro izquierdo es de 124.70° a 67.62° .
Figuras 87 (izquierda) y 88 (derecha).



Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CR.

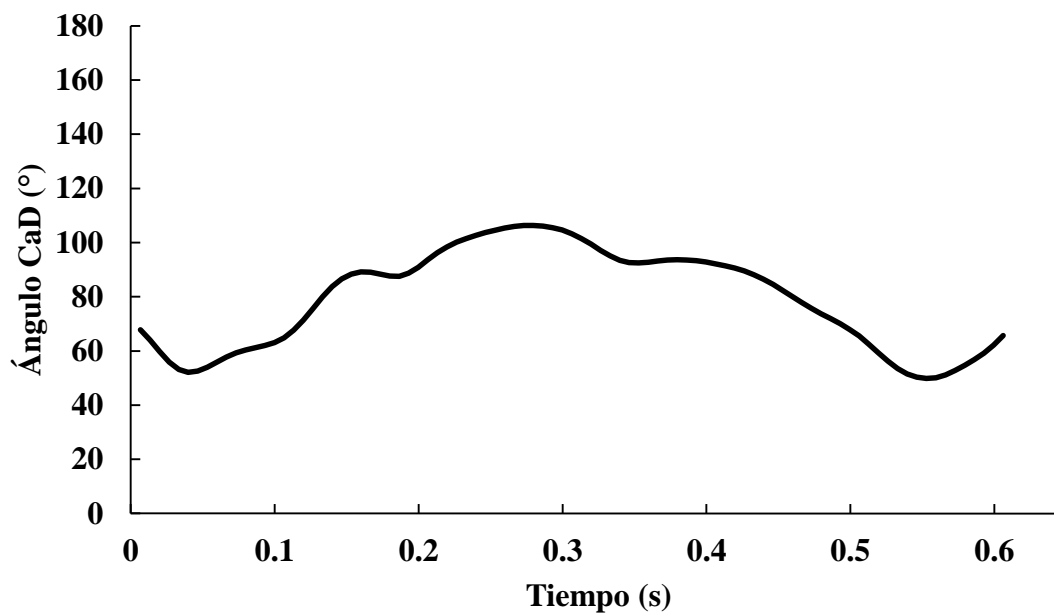
Gráficas 57 (superior) y 58 (inferior). Gráficas del ángulo del codo derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha CR, el rango del ángulo del codo derecho es de 177.58° a 80.56° y el del codo izquierdo es de 179.81° a 74.81° .



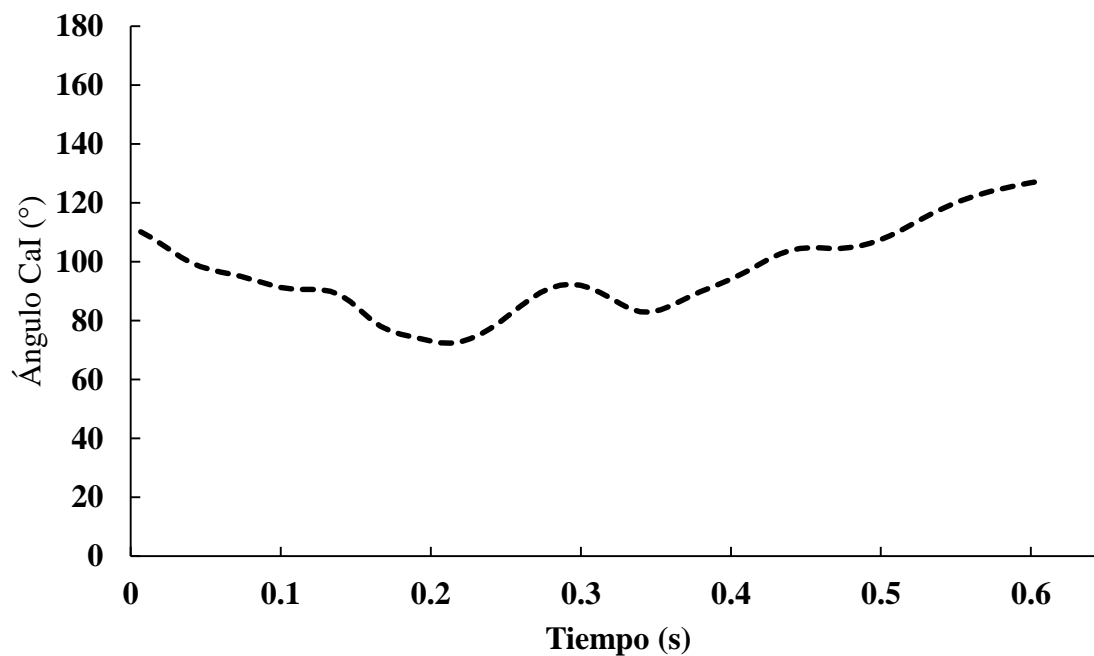
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CR.

Gráficas 59 (superior) y 60 (inferior).- Gráficas del ángulo de la muñeca derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha TR, el rango del ángulo de la muñeca derecha es de 174.08° a 109.08° y el de la muñeca izquierda es de 174.31° a 67.35° .

CR Cadera Derecha

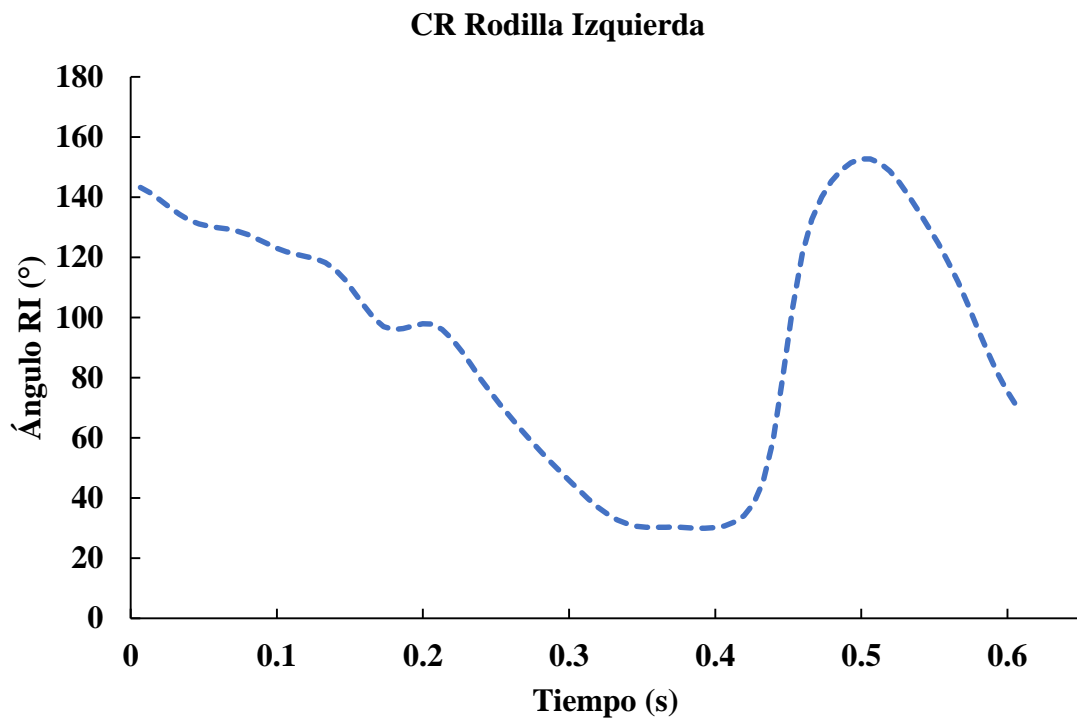
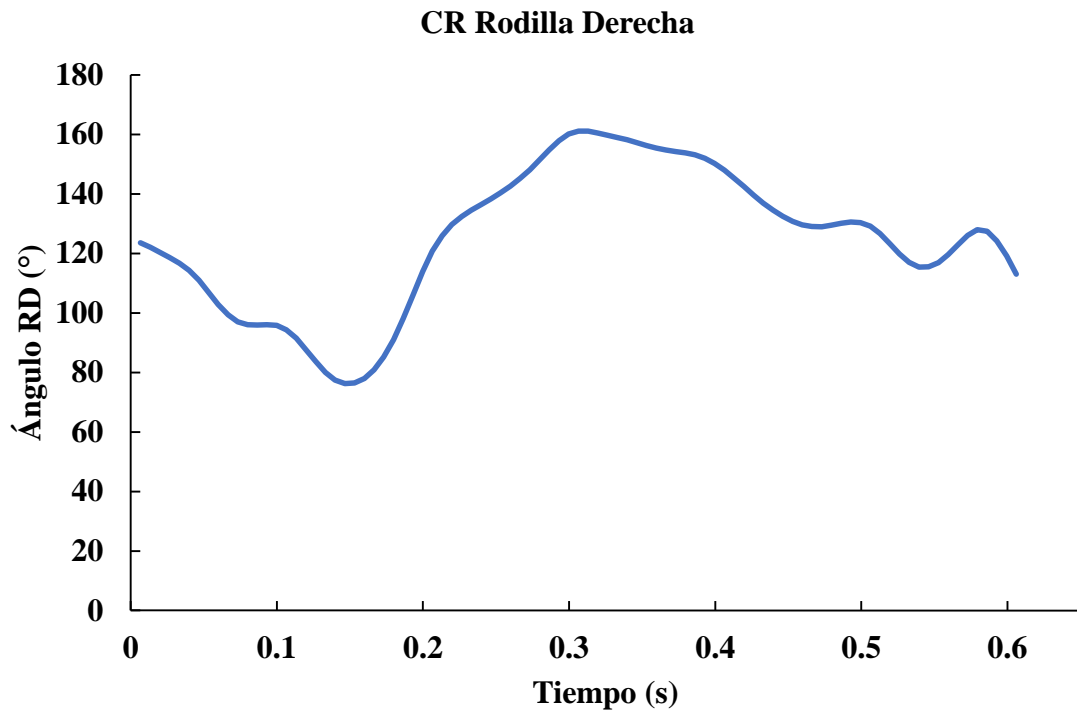


CR Cadera Izquierda



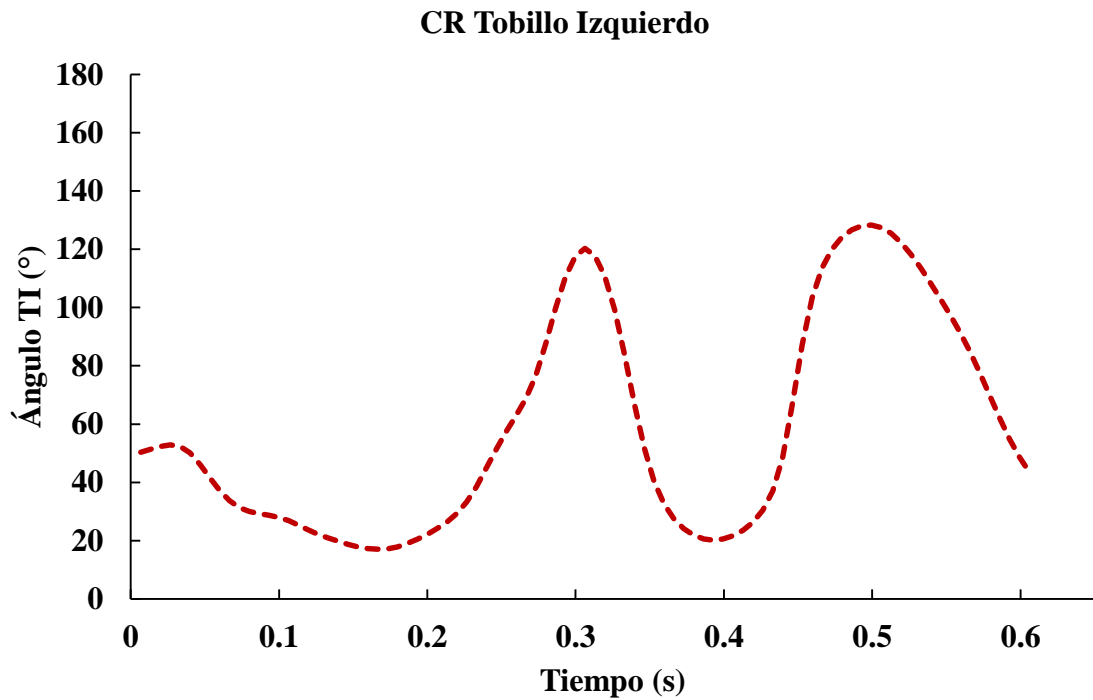
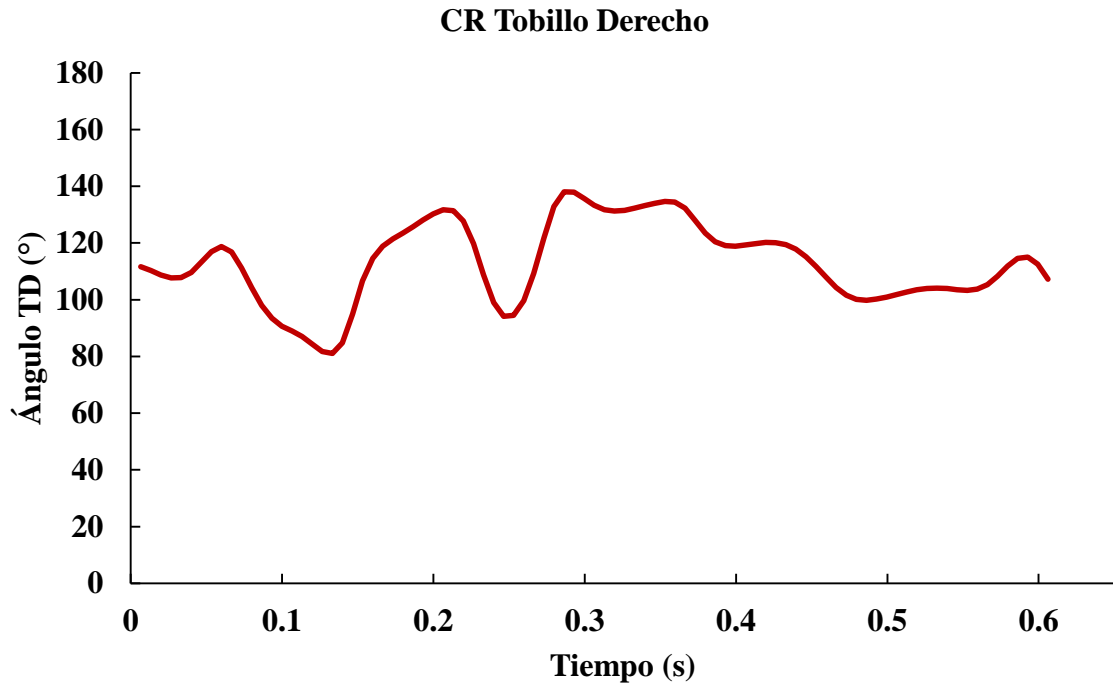
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CR.

Gráficas 61 (superior) y 62 (inferior).- Gráficas del ángulo de la cadera derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha CR, el rango del ángulo de la cadera derecha es de 106.32° a 49.82° y el de la cadera izquierda es de 127.35° a 72.40° .



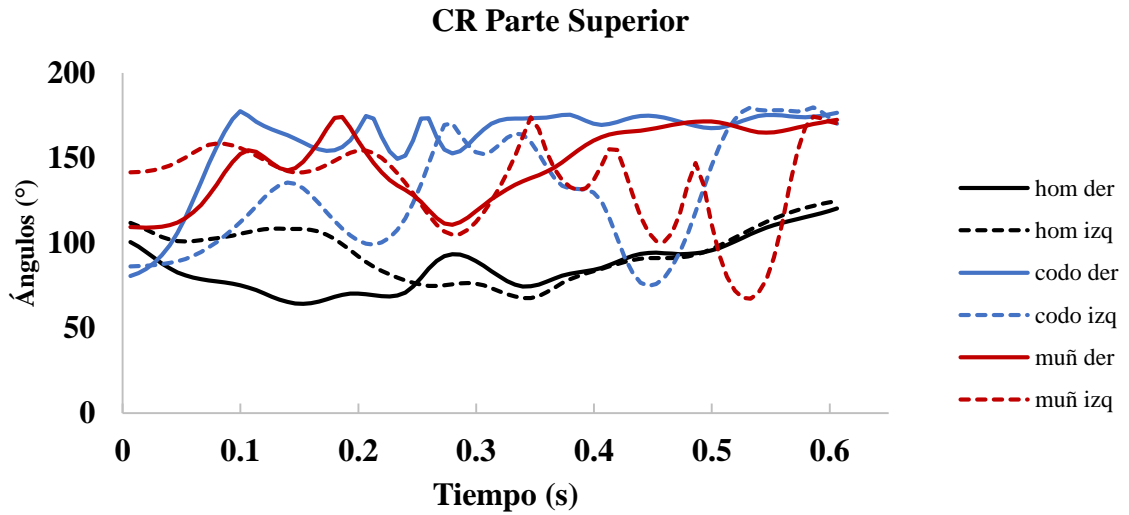
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CR.

Gráficas 63 (superior) y 64 (inferior).- Gráficas del ángulo de la rodilla derecha e izquierda en el tiempo en el ciclo de marcha CR, el rango del ángulo de la rodilla derecha es de 161.15° a 76.29° y el de la rodilla izquierda es de 152.73° a 29.89° .



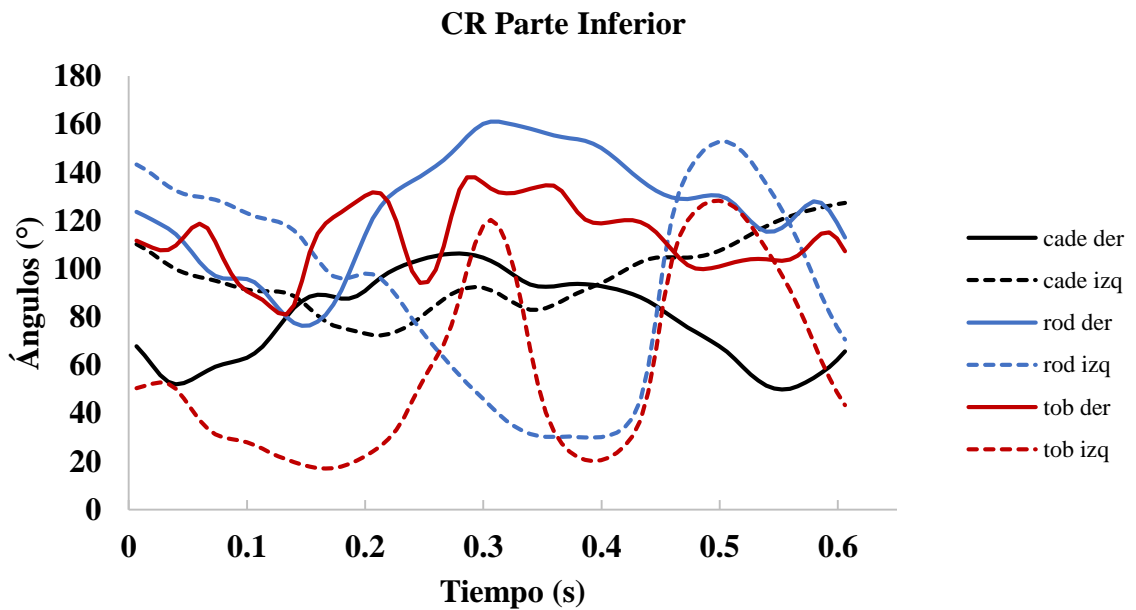
Fuente: Gráficas creadas para el ciclo CR.

Gráficas 65 (superior) y 66 (inferior).- Gráficas del ángulo del tobillo derecho e izquierdo en el tiempo en el ciclo de marcha CR, el rango del ángulo del tobillo derecho es de 138.01° a 81.02° y el del tobillo izquierdo es de 128.31° a 17.01° .



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR.

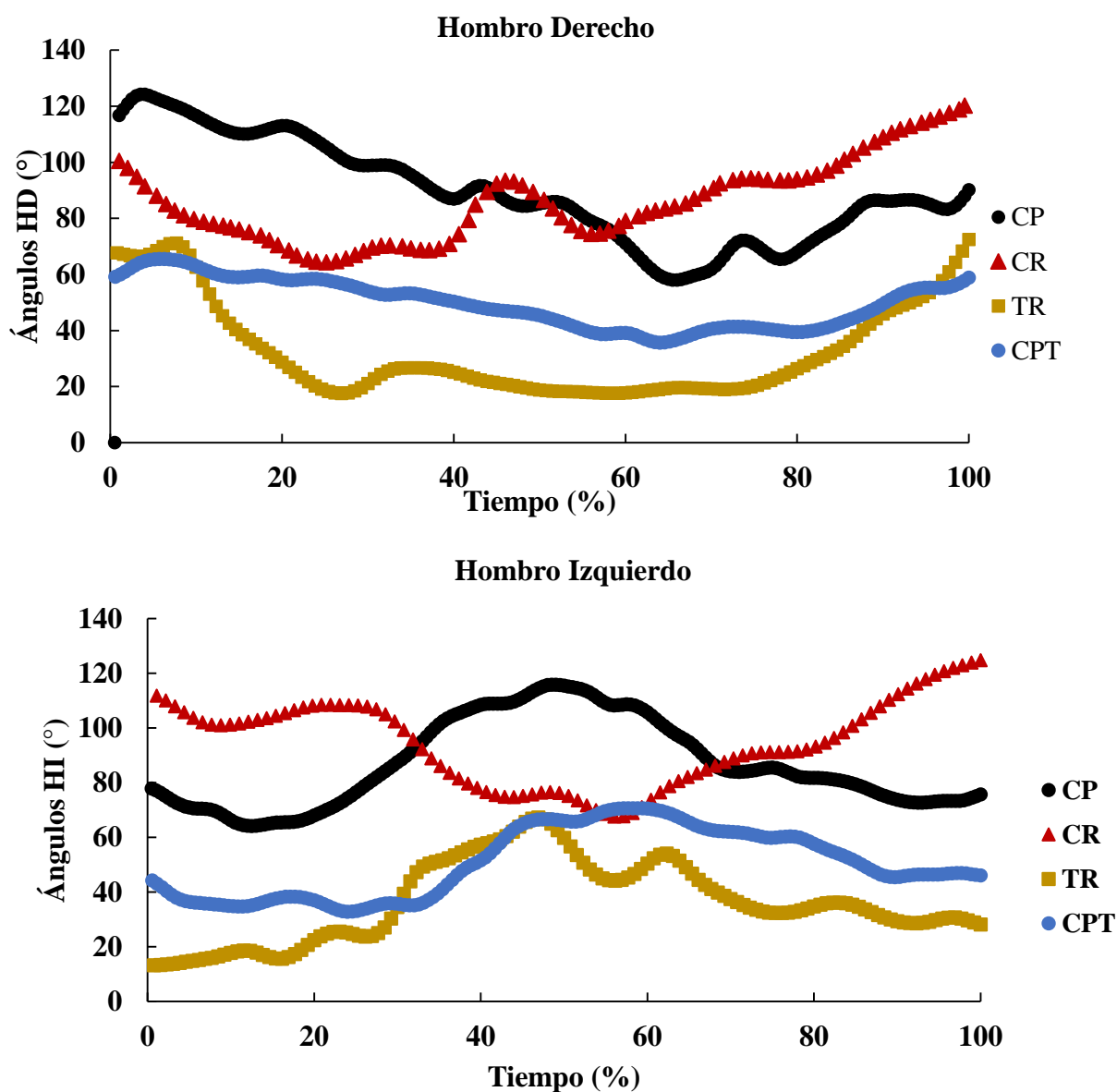
Gráfica 67.- Gráfica de los ángulos hombro, codo y muñeca, derecho e izquierdo, es decir la parte superior del cuerpo en el tiempo del ciclo de marcha CR, permite hacer comparación entre el comportamiento de los ángulos.



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR.

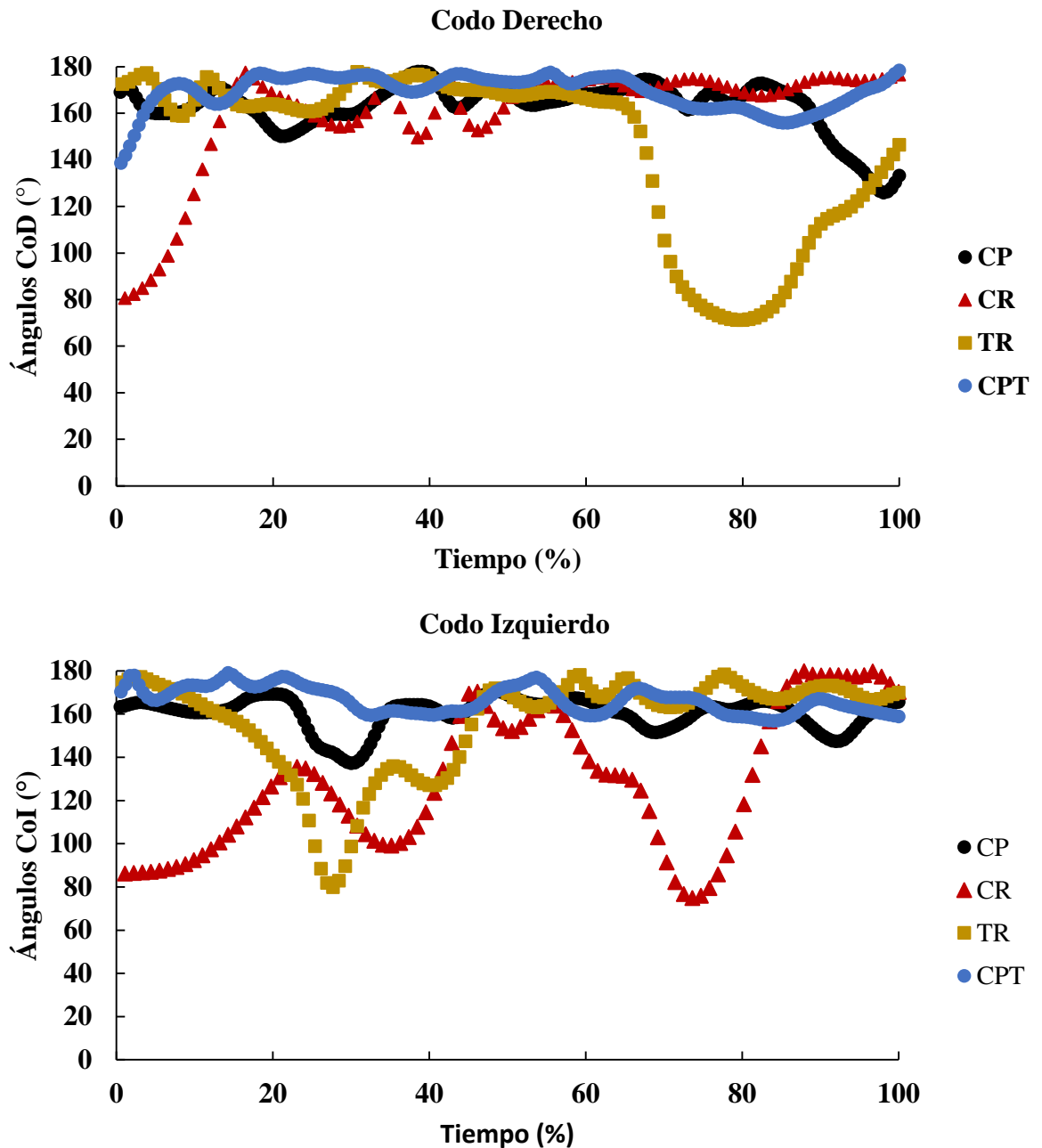
Gráfica 68.- Gráfica de los ángulos cadera, rodilla y tobillo, derecho e izquierdo, es decir la parte inferior del cuerpo en el tiempo del ciclo de marcha CR, permite hacer comparación entre el comportamiento de los ángulos.

A continuación se presentan las gráficas de la variación de los ángulos de las uniones articulares en el tiempo, expresado en porcentajes del ciclo de marcha, para los cuatro casos:



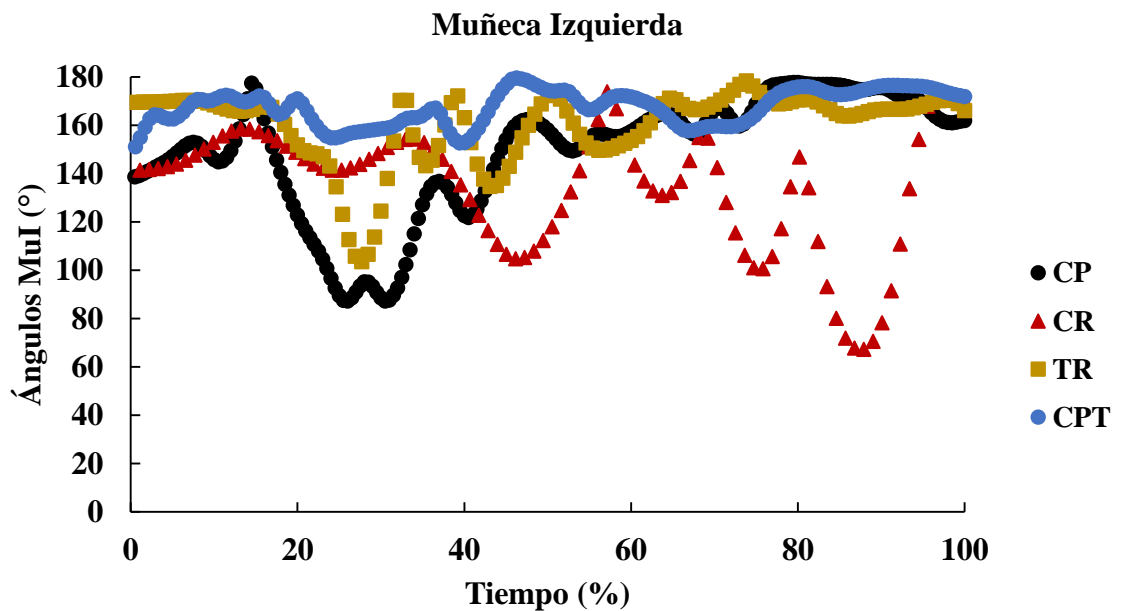
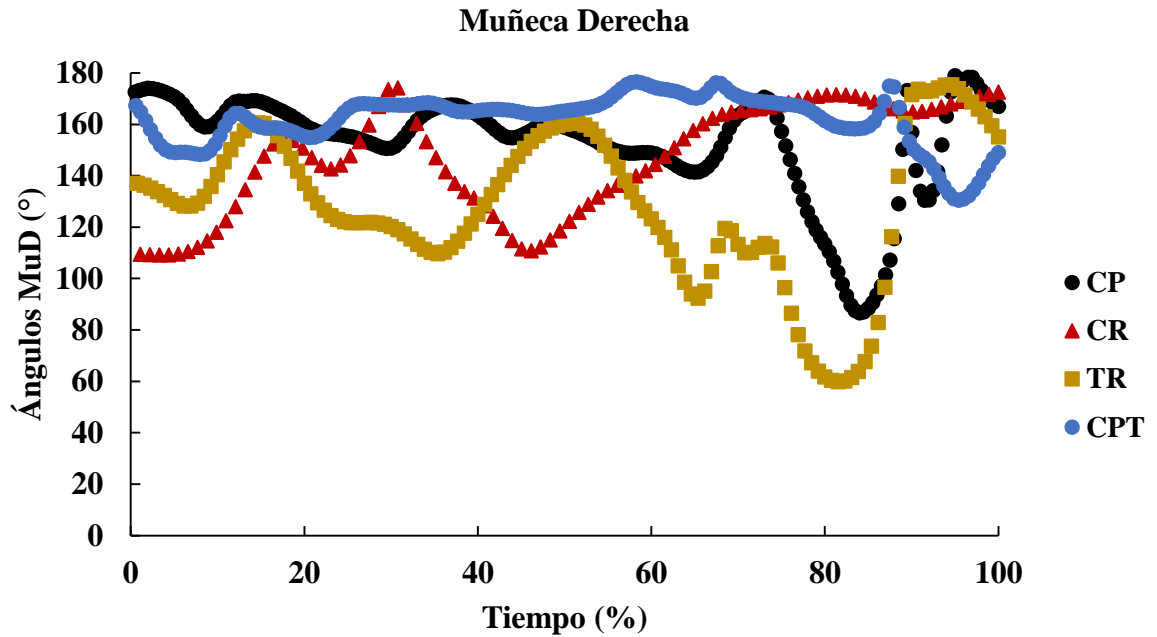
Fuente: Gráficas creadas para los ángulos del hombro.

Gráficas 69 (superior) y 70 (inferior).- Gráficas del ángulo del hombro izquierdo y derecho en el tiempo total en porcentaje del ciclo de la marcha de los 4 diferentes ciclos de marcha: CP, CPT, TR y CR. Los ángulos mínimo y máximo (rango) del hombro derecho son: 124.20° a 58.02° en CP, 65.47° a 35.64° en CPT, 72.43° a 17.48° en TR y 120.22° a 64.31° en CR; y los rango para el hombro izquierdo son: 115.81° a 64.14° en CP, 70.64° a 32.77° en CPT, 67.22° a 13.20° en TR y 124.70° a 67.62° en CR.



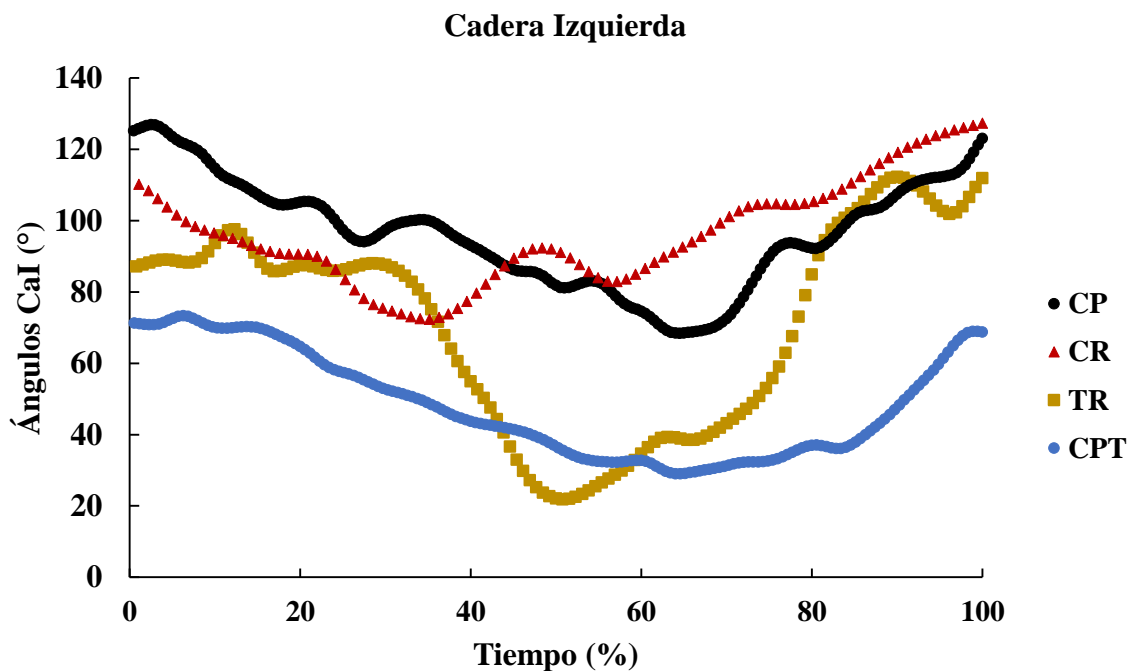
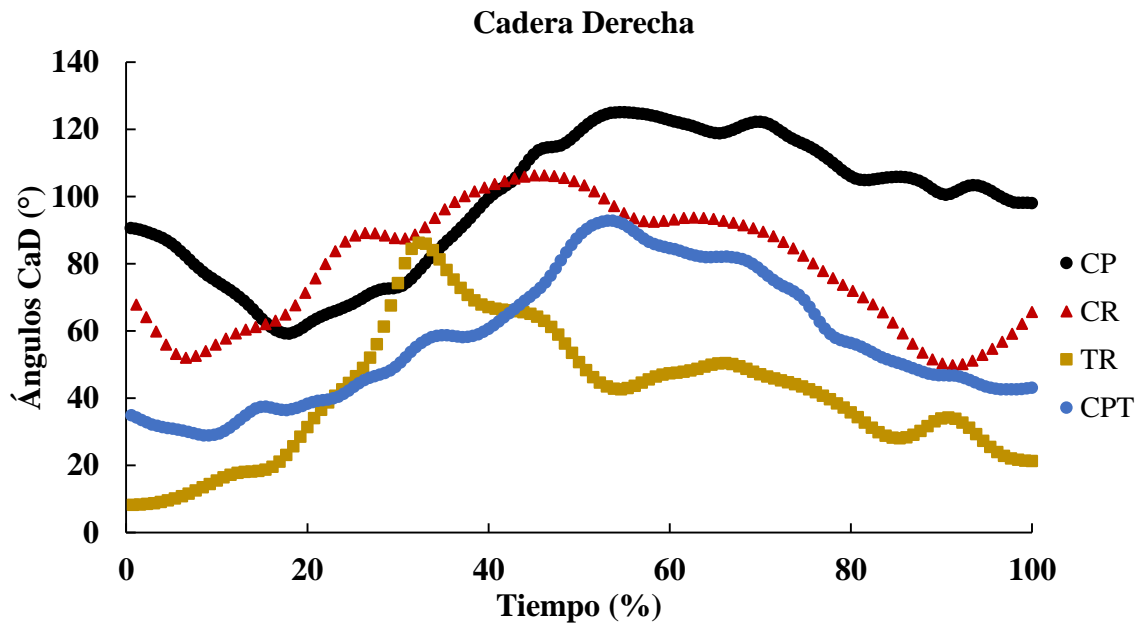
Fuente: Gráficas creadas para los ángulos del codo.

Gráficas 71 (superior) y 72 (inferior).- Gráficas del ángulo del codo izquierdo y derecho en el tiempo total en porcentaje del ciclo de la marcha de los 4 diferentes ciclos de marcha: CP, CPT, TR y CR. Los ángulos mínimo y máximo (rango) del codo derecho son: 177.96° a 125.91° en CP, 178.42° a 138.67° en CPT, 177.80° a 71.17° en TR y 177.58° a 80.56° en CR; y los rango para el codo izquierdo son: 170.76° a 125.91° en CP, 179.06° a 156.93° en CPT, 178.37° a 79.84° en TR y 179.81° a 74.81° en CR.



Fuente: Gráficas creadas para los ángulos de la muñeca.

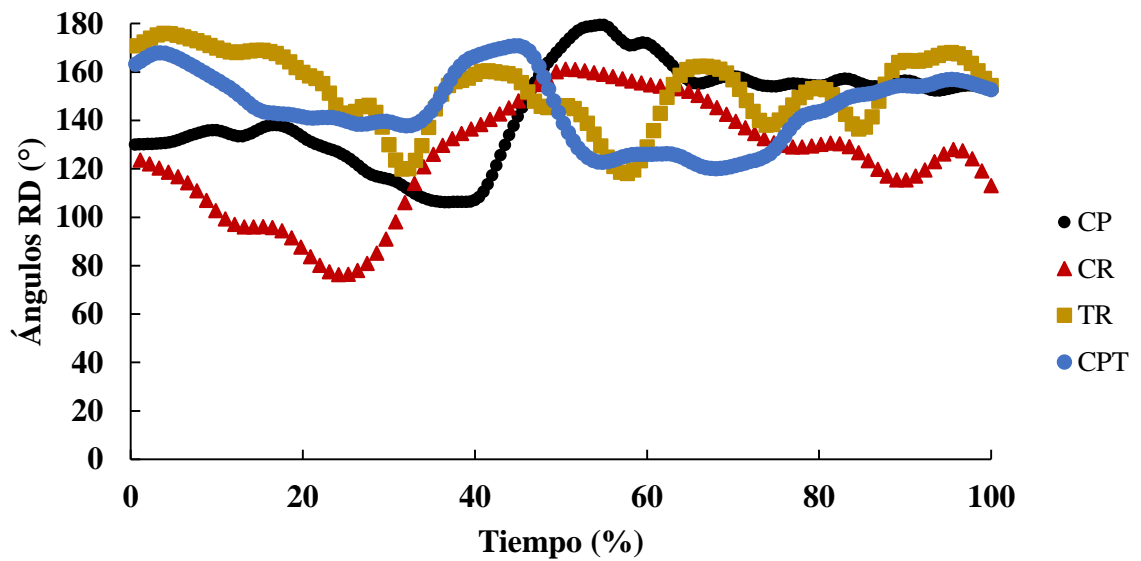
Gráficas 73 (superior) y 74 (inferior).- Gráficas del ángulo de la muñeca izquierda y derecha en el tiempo total en porcentaje del ciclo de la marcha de los 4 diferentes ciclos de marcha: CP, CPT, TR y CR. Los ángulos mínimo y máximo (rango) de la muñeca derecha son: 178.84° a 86.61° en CP, 176.50° a 130.43° en CPT, 175.42° a 59.78° en TR y 174.08° a 109.08° en CR; y los rango para la muñeca izquierda son: 177.81° a 87.36° en CP, 179.67° a 151.16° en CPT, 178.39° a 103.61° en TR y 174.31° a 67.35° en CR.



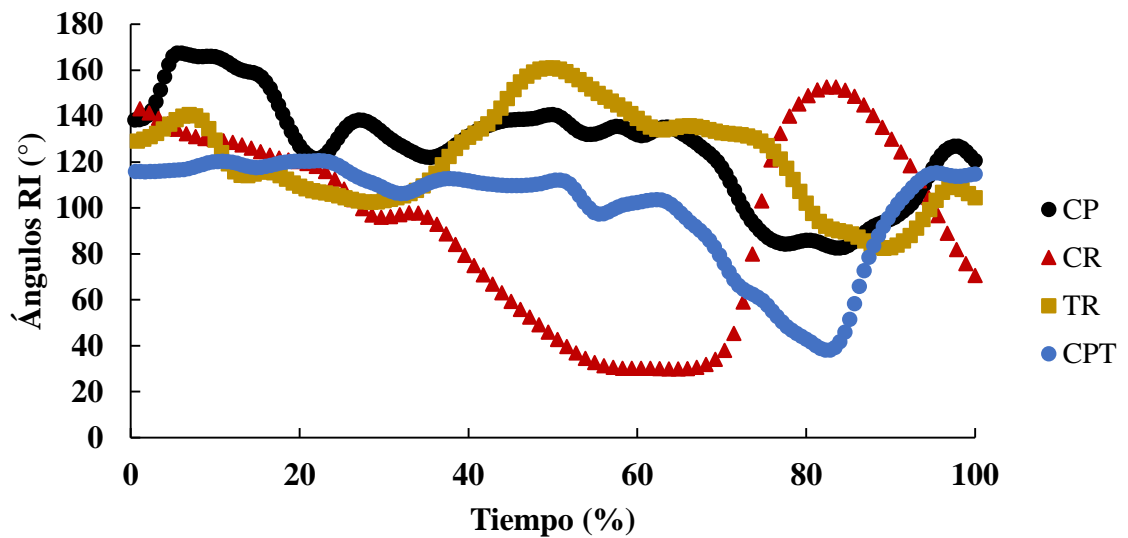
Fuente: Gráficas creadas para los ángulos de la cadera.

Gráficas 75 (superior) y 76 (inferior).- Gráficas del ángulo de la cadera izquierda y derecha en el tiempo total en porcentaje del ciclo de la marcha de los 4 diferentes ciclos de marcha: CP, CPT, TR y CR. Los ángulos mínimo y máximo (rango) de la cadera derecha son: 125.03° a 59.20° en CP, 92.77° a 28.24° en CPT, 86.21° a 8.24° en TR y 106.32° a 49.82° en CR; y los rango para la cadera izquierda son: 126.88° a 73.33° en CP, 73.33° a 28.97° en CPT, 112.30° a 21.82° en TR y 127.35° a 72.40° en CR.

Rodilla Derecha

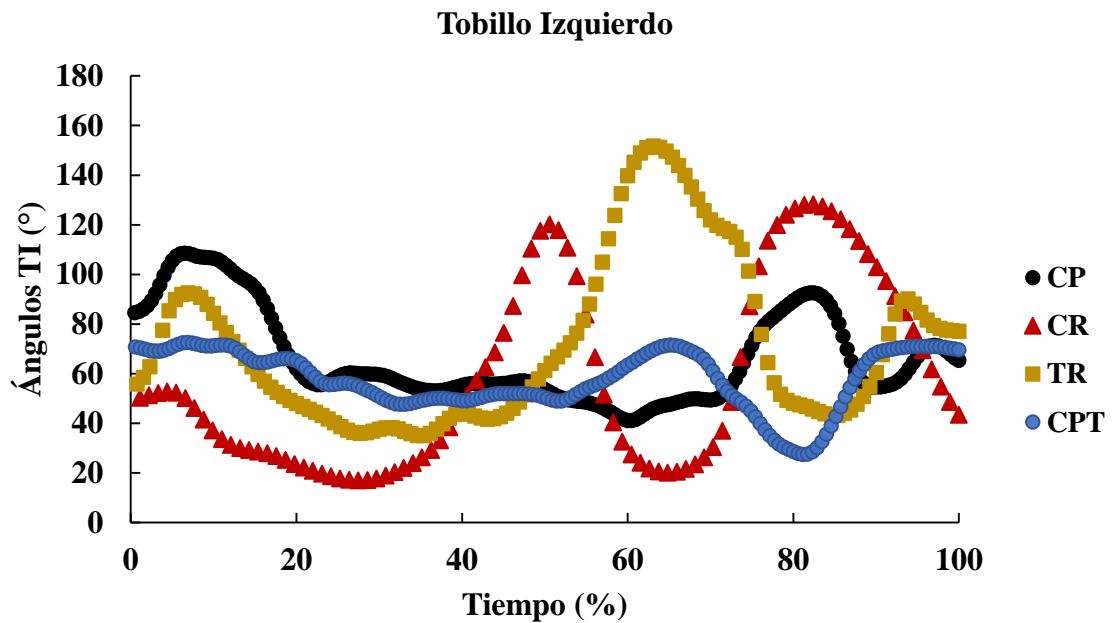
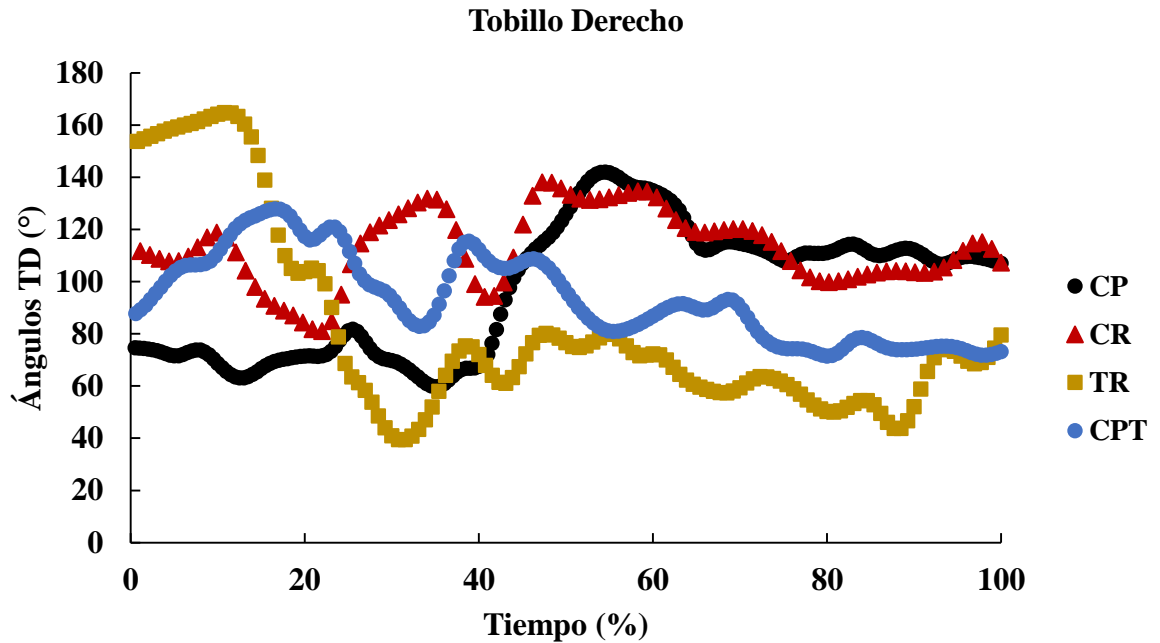


Rodilla Izquierda



Fuente: Gráficas creadas para los ángulos de la rodilla.

Gráficas 77 (superior) y 78 (inferior).- Gráficas del ángulo de la rodilla izquierda y derecha en el tiempo total en porcentaje del ciclo de la marcha de los 4 diferentes ciclos de marcha: CP, CPT, TR y CR. Los ángulos mínimo y máximo (rango) de la rodilla derecha son: 179.45° a 106.22° en CP, 170.81° a 120.10° en CPT, 175.93° a 118.04° en TR y 161.15° a 76.29° en CR; y los rango para la rodilla izquierda son: 167.55° a 82.61° en CP, 120.62° a 38.18° en CPT, 161.03° a 82.49° en TR y 152.73° a 29.89° en CR.



Fuente: Gráficas creadas para los ángulos del tobillo.

Gráficas 79 (superior) y 80 (inferior).- Gráficas del ángulo del tobillo izquierdo y derecho en el tiempo total en porcentaje del ciclo de la marcha de los 4 diferentes ciclos de marcha: CP, CPT, TR y CR. Los ángulos mínimo y máximo (rango) del tobillo derecho son: 142.01° a 59.67° en CP, 127.87° a 71.45° en CPT, 164.79° a 39.41° en TR y 138.01° a 81.02° en CR; y los rango para el tobillo izquierdo son: 108.62° a 41.18° en CP, 72.59° a 27.43° en CPT, 151.77° a 35.14° en TR y 128.31° a 17.01° en CR.

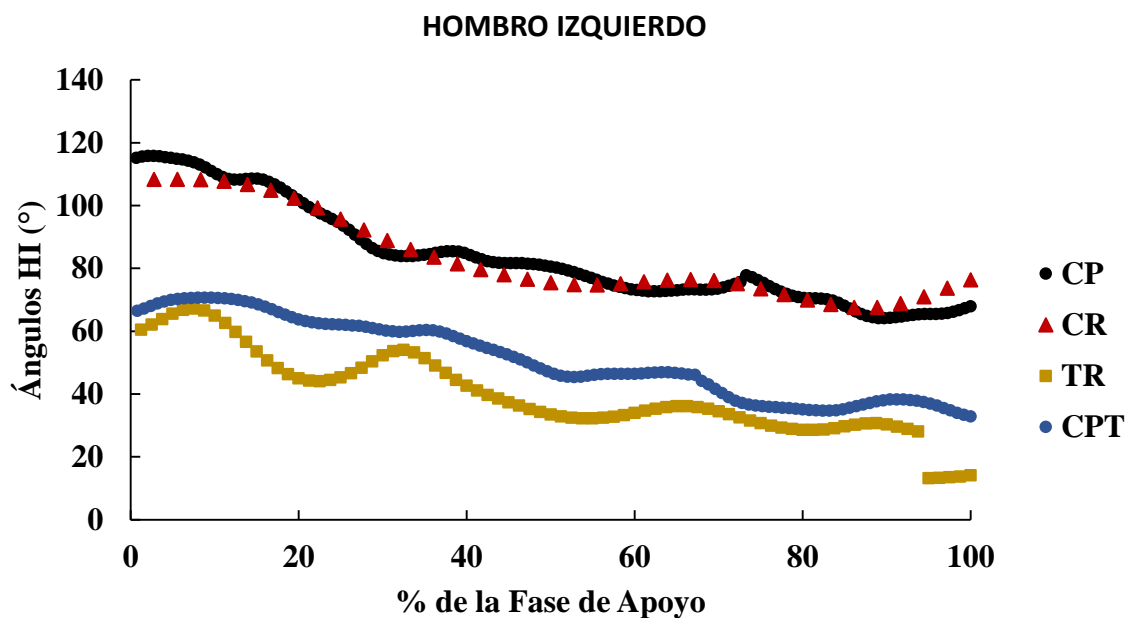
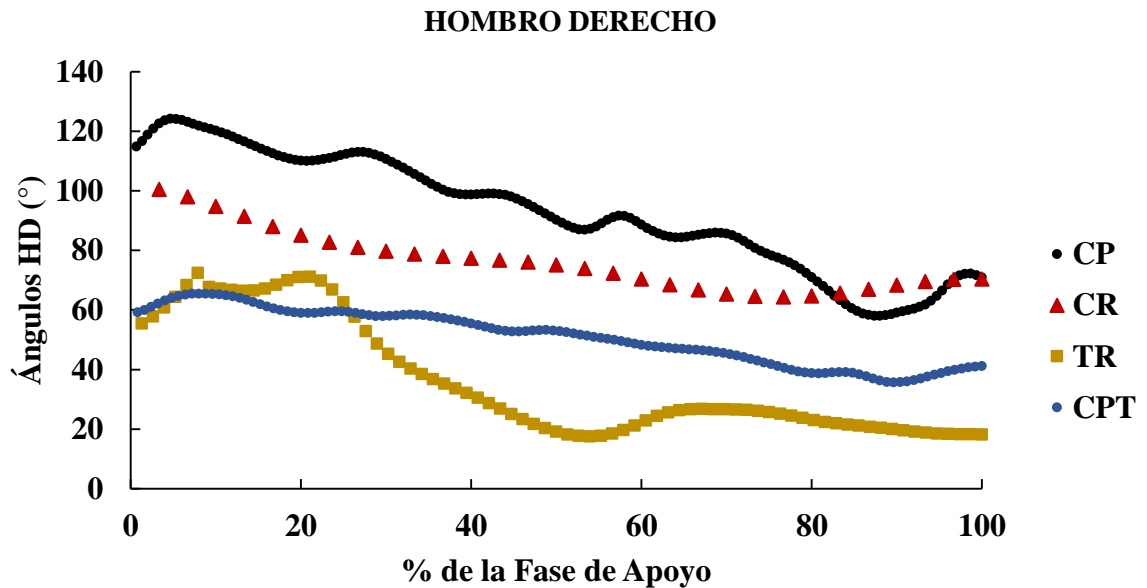
En la Cuadro 5 se muestran los coeficientes de correlación de los ángulos de hombros y caderas entre los ciclos de marcha:

Coeficiente de correlación						
Ángulo	CP-CPT	CP-TR	CP-CR	CPT-CR	CPT-TR	CR-TR
HD	0.93	0.46	0.67	0.53	0.81	0.54
HI	0.76	0.99	0.67	-0.04	0.85	-0.17
CaD	0.85	0.49	0.94	0.84	0.85	0.85
CaI	0.91	0.91	1.00	0.57	0.89	0.68

Fuente: Cuadro creado para los ángulos de hombros y caderas.

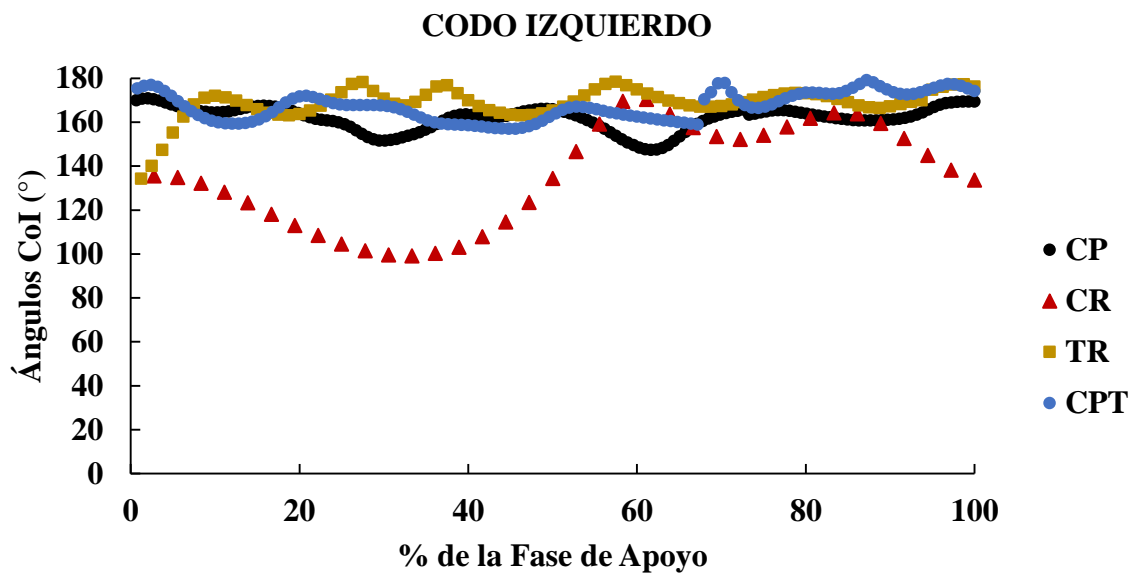
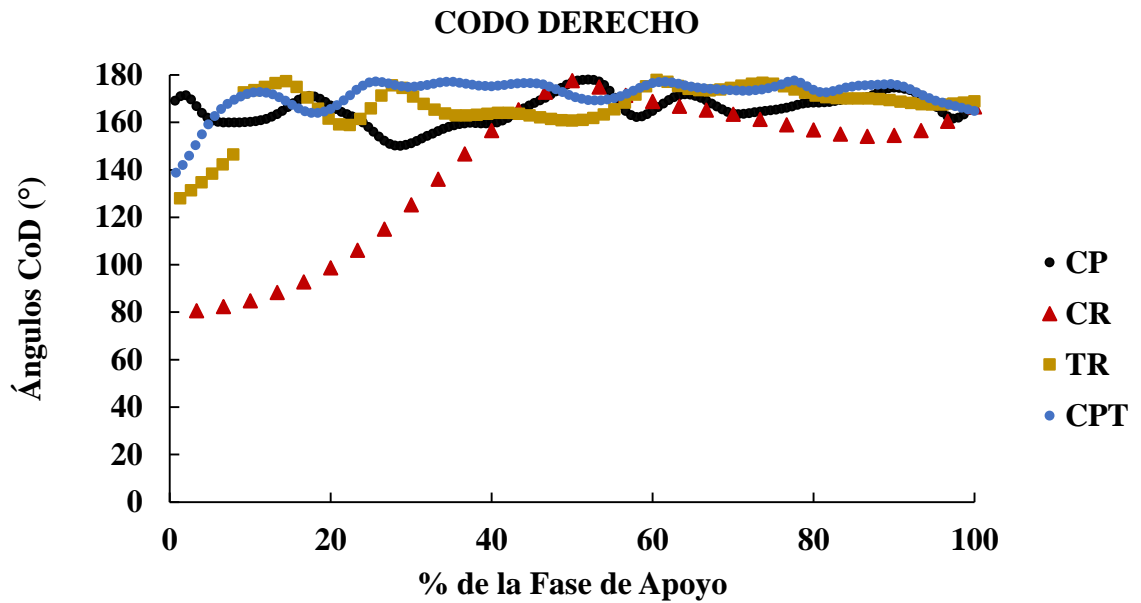
Cuadro 5.- Tabla que indica los coeficientes de correlación de los ángulos de hombro derecho (HD), hombro izquierdo (HI), cadera derecha (CaD), y cadera izquierda (CaI) entre los diferentes ciclos de marcha.

Las siguientes gráficas presentan la amplitud de los ángulos de cada unión articular en el tiempo, como porcentaje de la fase de apoyo de los cuatro diferentes ciclos de marcha:



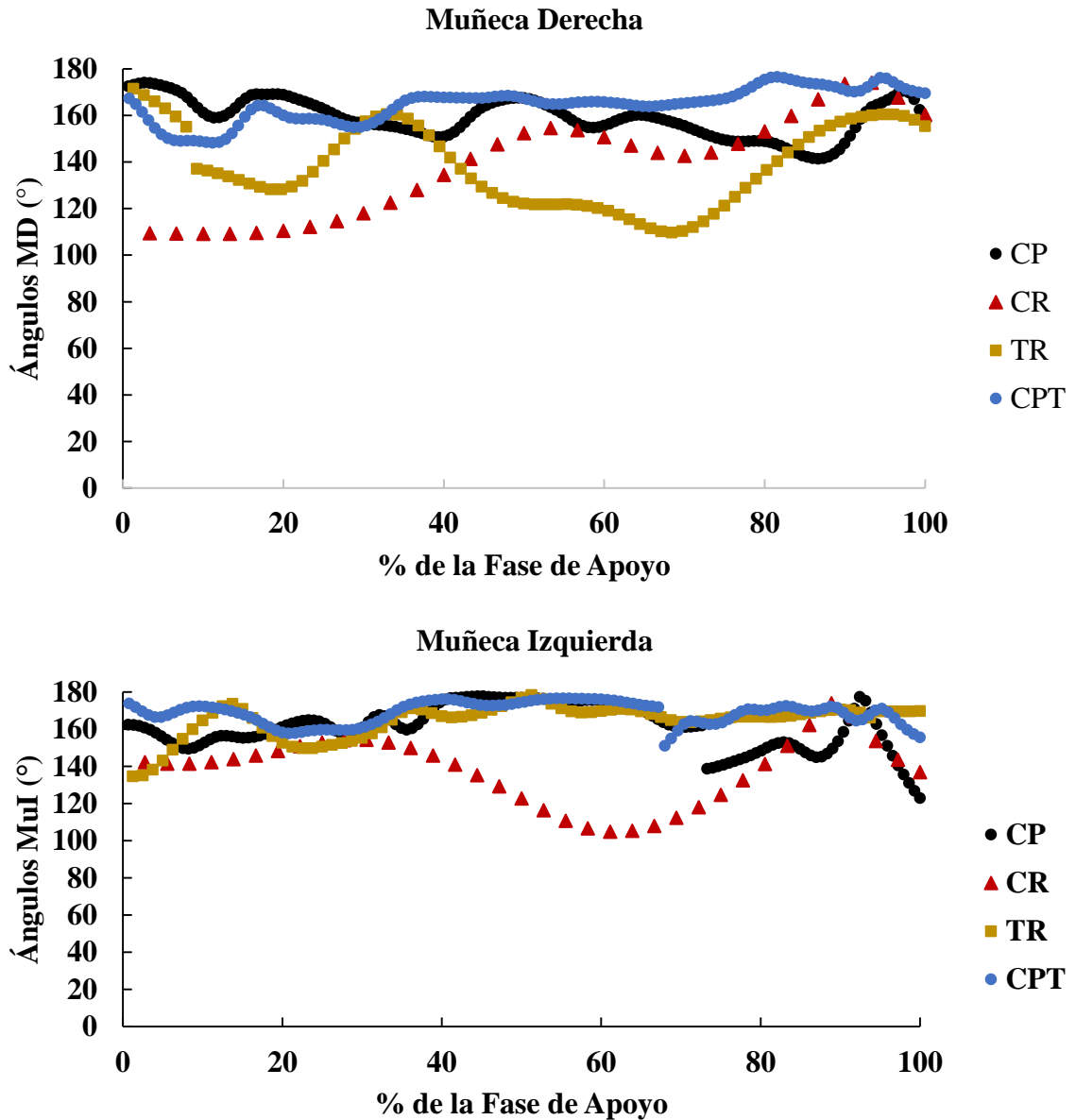
Fuente: Gráficas creadas para los ángulos del hombro.

Gráficas 81 (superior) y 82 (inferior).- Gráficas del ángulo hombro izquierdo y derecho en el tiempo de la fase de apoyo, donde el tiempo esta como porcentaje, en las 4 diferentes fases de apoyo: CP, CPT, TR y CR. Los valores mínimo y máximo del hombro derecho en CP es de 124.20° a 58.02°, en CPT es de 65.47° a 35.64°, en TR es de 72.43° a 17.48° y en CR es de 88.04° a 64.31°; en el caso del hombro izquierdo los rangos mínimos y máximos del ángulo son: 115.81° a 64.14° en CP, de 70.64° a 32.93° en CPT, de 67.22° a 13.20° en TR y de 108.67° a 67.62° en CR.



Fuente: Gráficas creadas para los ángulos del codo.

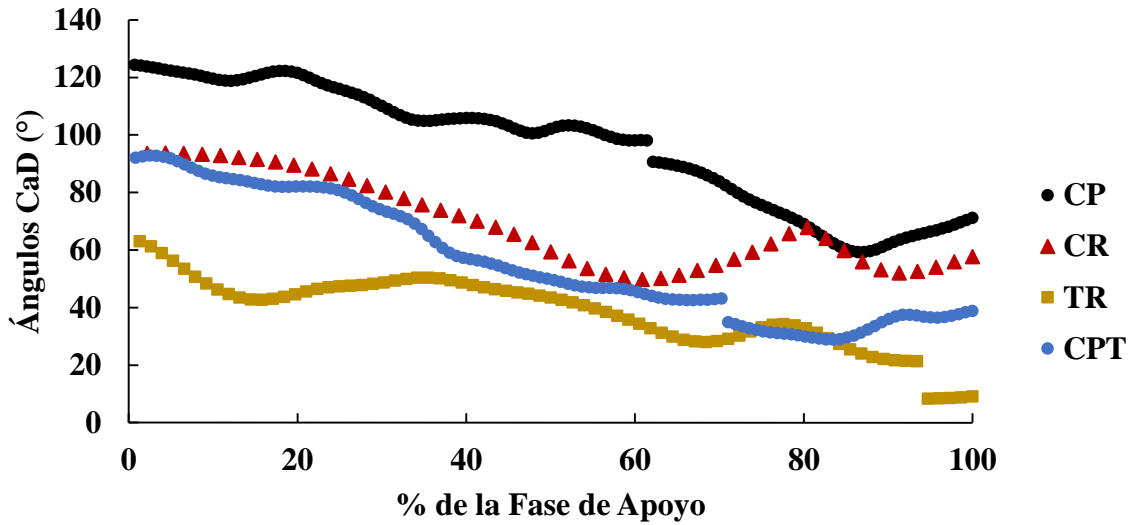
Gráficas 83 (superior) y 84 (inferior).- Gráficas del ángulo del codo izquierdo y derecho en el tiempo de la fase de apoyo, donde el tiempo esta como porcentaje, en las 4 diferentes fases de apoyo: CP, CPT, TR y CR. Los valores mínimo y máximo del ángulo del codo derecho en CP es de 177.96° a 150.08° , en CPT es de 177.52° a 138.67° , en TR es de 177.80° a 127.98° y en CR es de 177.58° a 80.56° ; en el caso del hombro izquierdo los rangos mínimos y máximos del ángulo son: 170.76° a 147.36° en CP, de 179.06° a 156.93° en CPT, de 178.37° a 134.24° en TR y en CR de 170.36° a 99.14° .



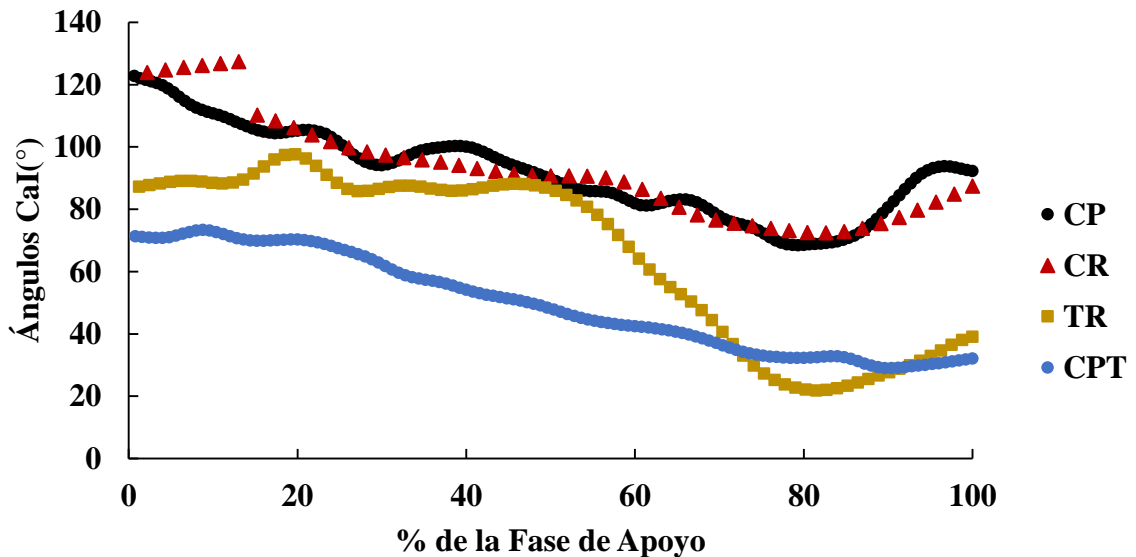
Fuente: Gráficas creadas para los ángulos de la muñeca.

Gráficas 85 (superior) y 86 (inferior).- Gráficas del ángulo de la muñeca izquierda y derecha en el de la fase de apoyo, donde el tiempo esta como porcentaje, en las 4 diferentes fases de apoyo: CP, CPT, TR y CR. Los valores mínimo y máximo del ángulo de la muñeca derecha en CP es de 173.92° a 141.36°, en CPT es de 176.50° a 148.18°, en TR es de 171.40° a 109.66° y en CR es de 174.08° a 109.55°; en el caso de la muñeca izquierda los rangos mínimos y máximos del ángulo son: 177.81° a 122.91° en CP, de 176.63° a 151.16° en CPT, de 178.39° a 134.75° en TR y en CR de 174.00° a 104.85°.

CADERA DERECHA



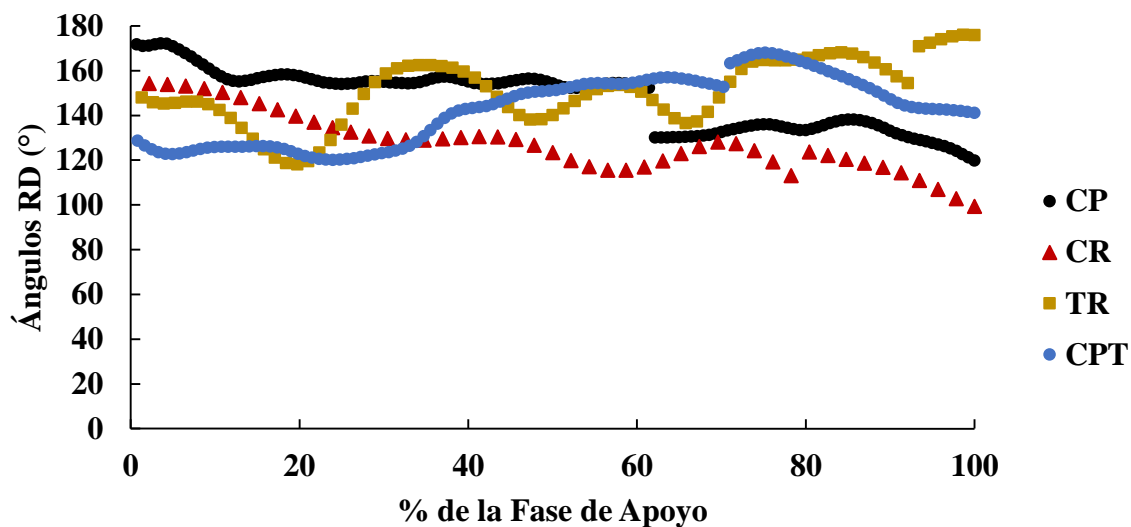
CADERA IZQUIERDA



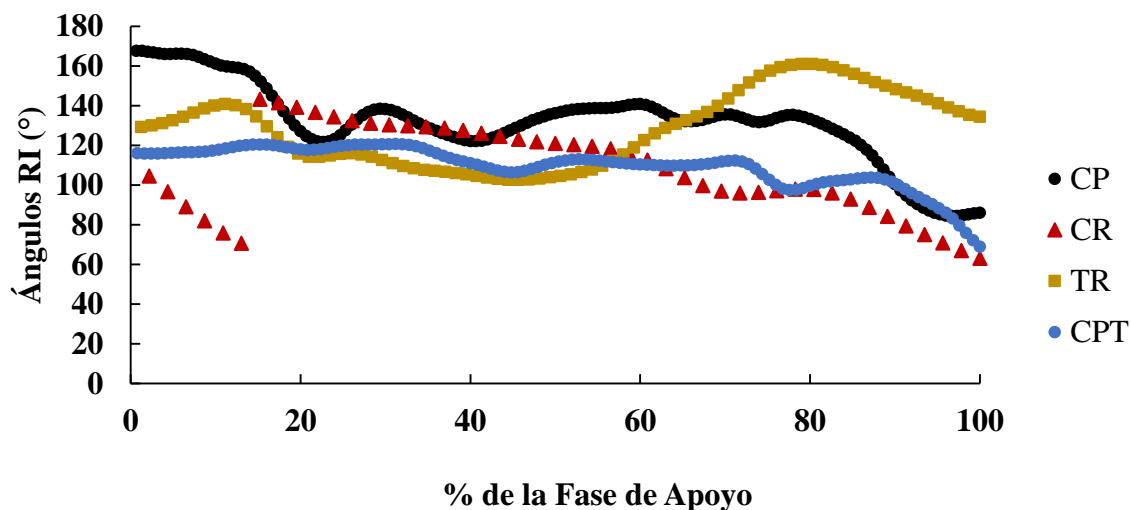
Fuente: Gráficas creadas para los ángulos de la cadera.

Gráficas 87 (superior) y 88 (inferior).- Gráficas del ángulo de la cadera izquierda y derecha en el tiempo de la fase de apoyo, donde el tiempo esta como porcentaje, en las 4 diferentes fases de apoyo: CP, CPT, TR y CR. Los valores mínimo y máximo del ángulo de la muñeca derecha en CP es de 124.35° a 59.20°, en CPT es de 92.77° a 28.84°, en TR es de 69.97° a 8.24° y en CR es de 93.73° a 49.82°; en el caso de lacadera izquierda los rangos mínimos y máximos del ángulo son: 122.70° a 68.43° en CP, de 73.33° a 28.97° en CPT, de 97.57° a 21.82° en TR y en CR de 127.35° a 72.40°.

RODILLA DERECHA



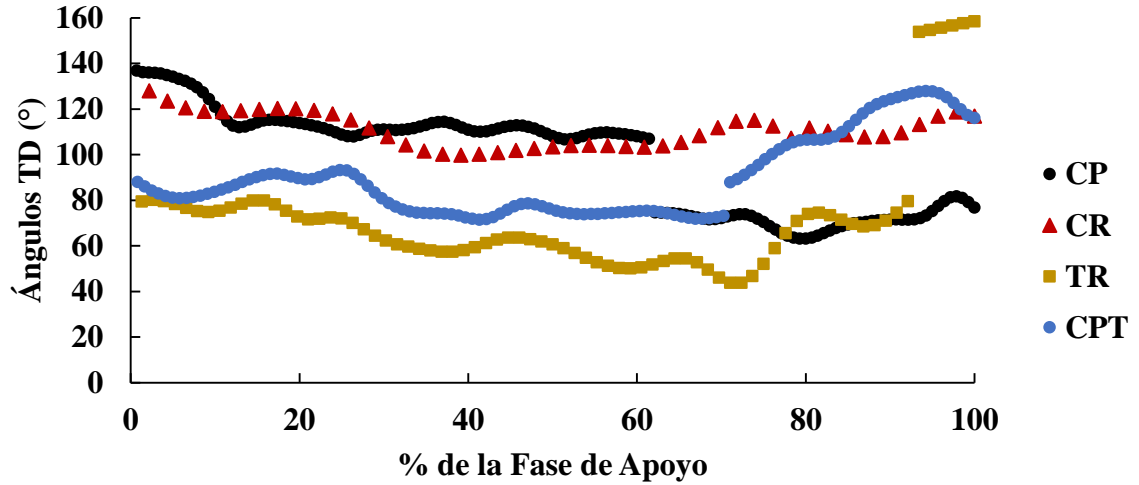
RODILLA IZQUIERDA



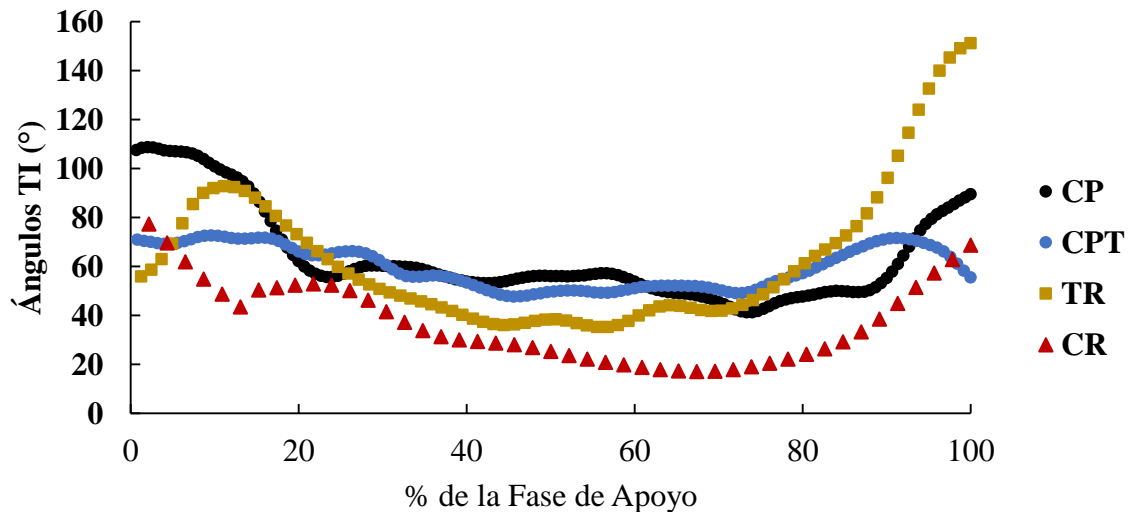
Fuente: Gráficas creadas para los ángulos de la rodilla.

Gráficas 89 (superior) y 90 (inferior).- Gráficas del ángulo de la rodilla izquierda y derecha en el tiempo de la fase de apoyo, donde el tiempo esta como porcentaje, en las 4 diferentes fases de apoyo: CP, CPT, TR y CR. Los valores mínimo y máximo del ángulo de la rodilla derecha en CP es de 172.18° a 119.79°, en CPT es de 167.96° a 120.10°, en TR es de 175.93° a 118.04° y en CR es de 154.19° a 99.35°; en el caso de la rodilla izquierda los rangos mínimos y máximos del ángulo son: 167.55° a 84.37° en CP, de 120.62° a 68.89° en CPT, de 161.03° a 102.57° en TR y en CR de 143.24° a 63.11°.

TOBILLO DERECHO



TOBILLO IZQUIERDO

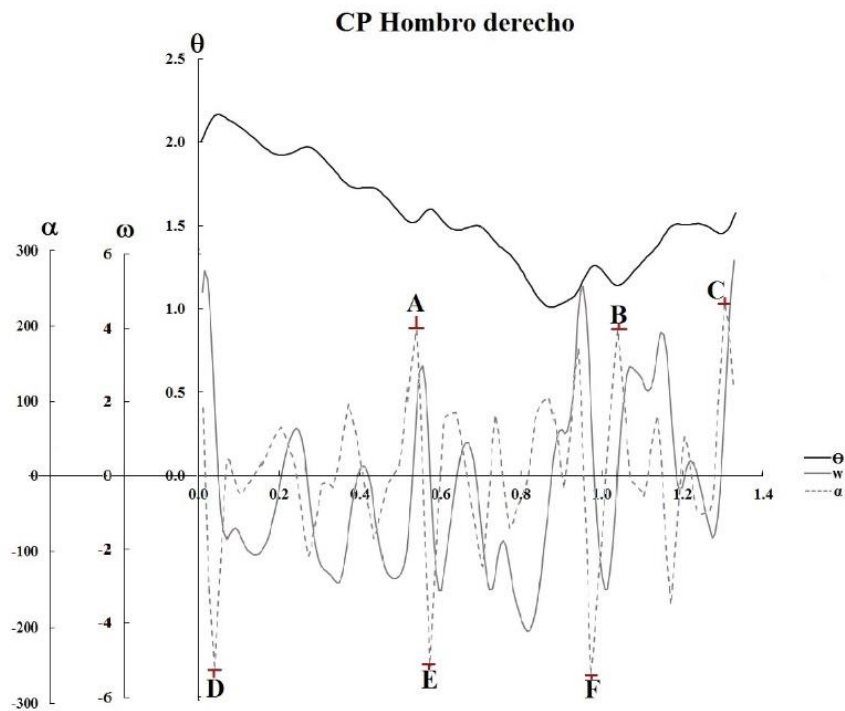


Fuente: Gráficas creadas para los ángulos del tobillo.

Gráficas 91 (superior) y 92 (inferior).- Gráficas del ángulo del tobillo izquierdo y derecho en el tiempo de la fase de apoyo, donde el tiempo esta como porcentaje, en las 4 diferentes fases de apoyo: CP, CPT, TR y CR. Los valores mínimo y máximo del ángulo del tobillo derecho en CP es de 136.76° a 63.11° , en CPT es de 127.87° a 71.25° , en TR es de 158.50° a 43.76° y en CR es de 127.97° a 99.83° ; en el caso del tobillo izquierdo a los rangos mínimos y máximos del ángulo son: 108.62° a 41.18° en CP, de 72.59° a 47.67° en CPT, de 151.11° a 35.14° en TR y en CR de 77.33° a 17.01° .

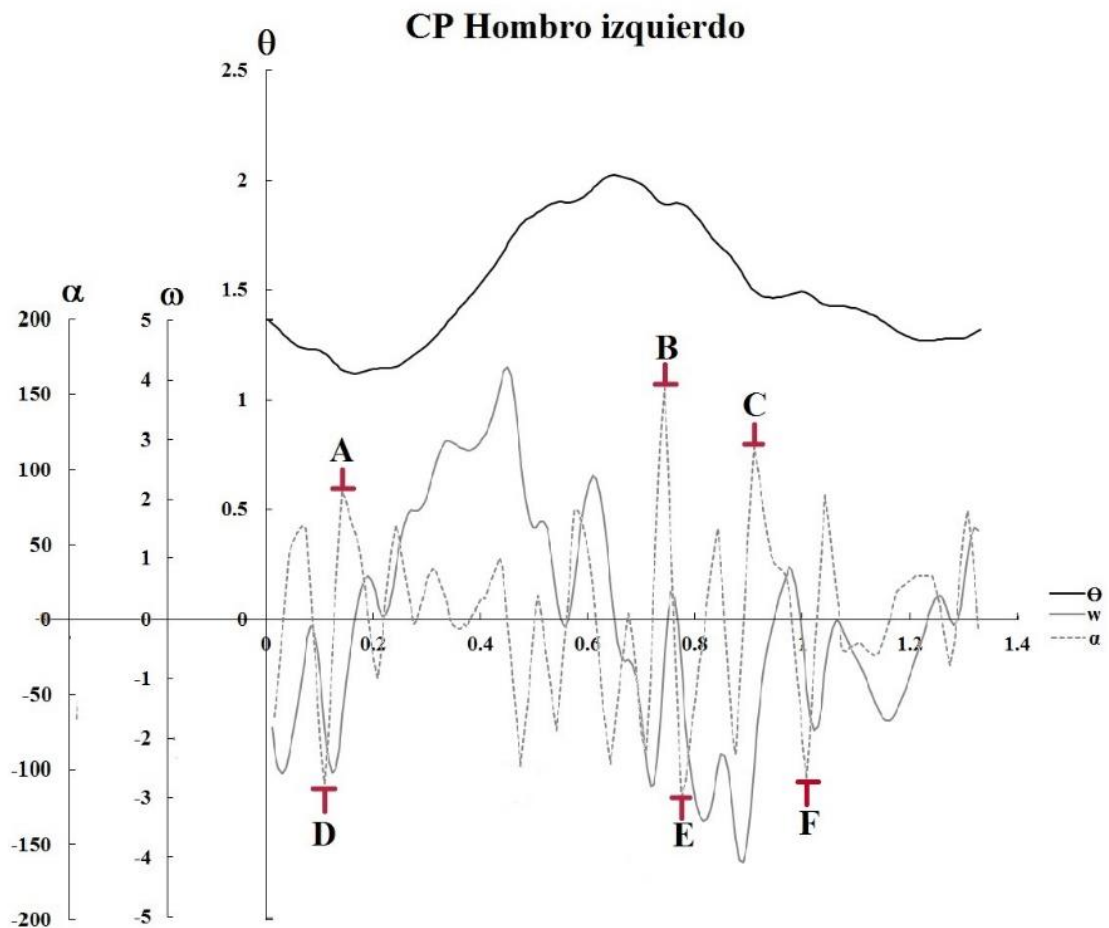
En las siguientes gráficas se muestran los ángulos (Θ , en rad, donde los rads=grados/57.3) de los hombros y caderas en el tiempo en comparación con la velocidad (w , en rad/s) y aceleración angulares (α , en rad/seg²), mostrando los puntos máximos y mínimos durante cada ciclo de marcha. Estas graficas se utilizan durante el desplazamiento angular, incremento o disminución en la variación de la amplitud del ángulo, para visualizar lo que ocurre. Los valores positivos de la aceleración hablan de un incremento en la velocidad, los valores negativos hablan de un decremento (frenar) en la velocidad con que la amplitud del ángulo varía.

Gráfica 93.- Gráfica del hombro derecho del ciclo de marcha CP donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 194.25 rad/s² con un ángulo de 1.52 rad en el segundo 0.546, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 193.60 rad/s² con un ángulo 1.14 rad en el segundo 1.039, para el punto máximo C la aceleración es de 230.15 rad/s² con un ángulo de 1.46 rad en el segundo 1.305, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -260.11 rad/s² donde el ángulo vale 2.16 rad en el segundo 0.047, el punto mínimo E está a una aceleración de -251.74 rad/s² con un ángulo de 1.60 rad en el segundo 0.573 y por último en el punto mínimo F la aceleración tiene un valor de -264.92 rad/s² con un ángulo de 1.25 rad en el segundo 0.972. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



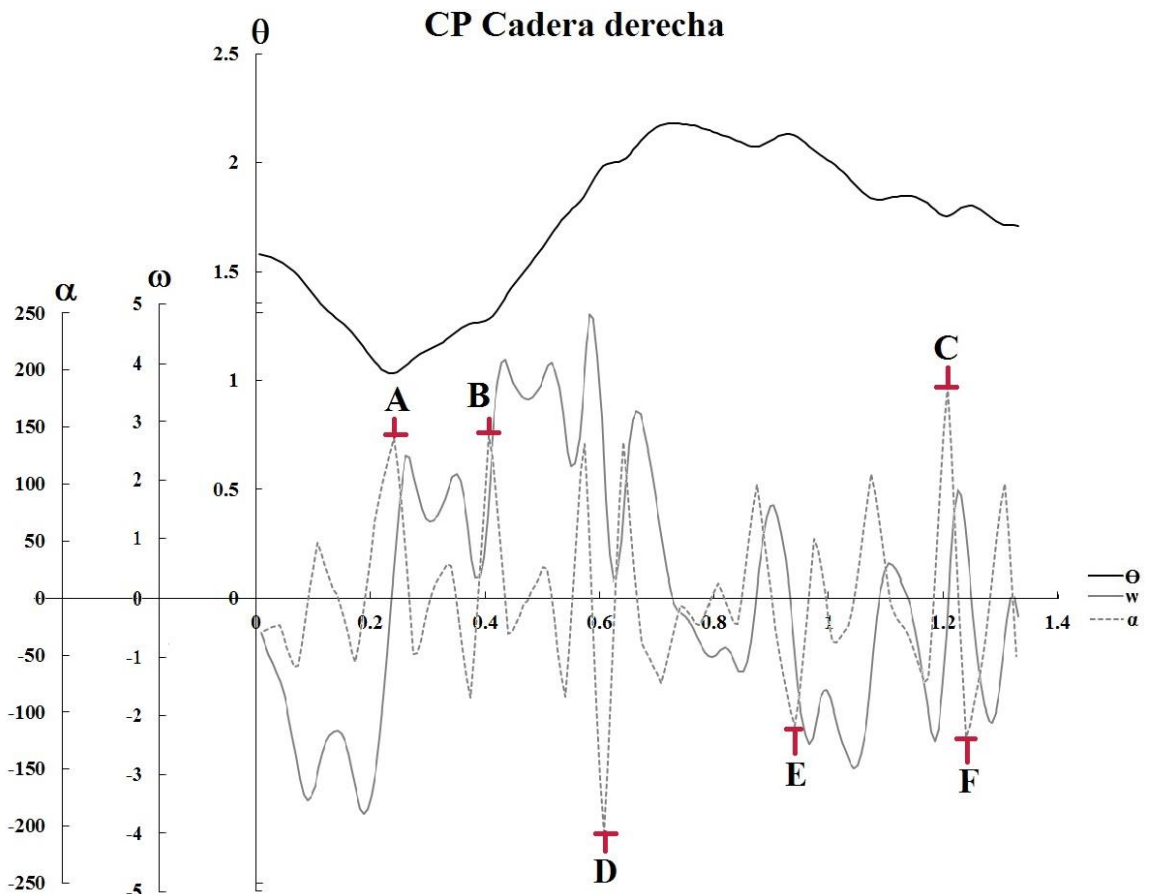
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CP.

Gráfica 94.- Gráfica del hombro izquierdo del ciclo de marcha CP donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 80.71 rad/s² con un ángulo de 1.13 rad en el segundo 0.147, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 114.07 rad/s² con un ángulo 1.90 rad en el segundo 0.733, para el punto máximo C la aceleración es de 114.88 rad/s² con un ángulo de 1.51 rad en el segundo 0.906, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -110.32 rad/s² donde el ángulo vale 1.22 rad en el segundo 0.107, el punto mínimo E está a una aceleración de -118.71 rad/s² con un ángulo de 1.90 rad en el segundo 0.773 y por último en el punto mínimo F la aceleración tiene un valor de -107.32 rad/s² con un ángulo de 1.49 rad en el segundo 1.006. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



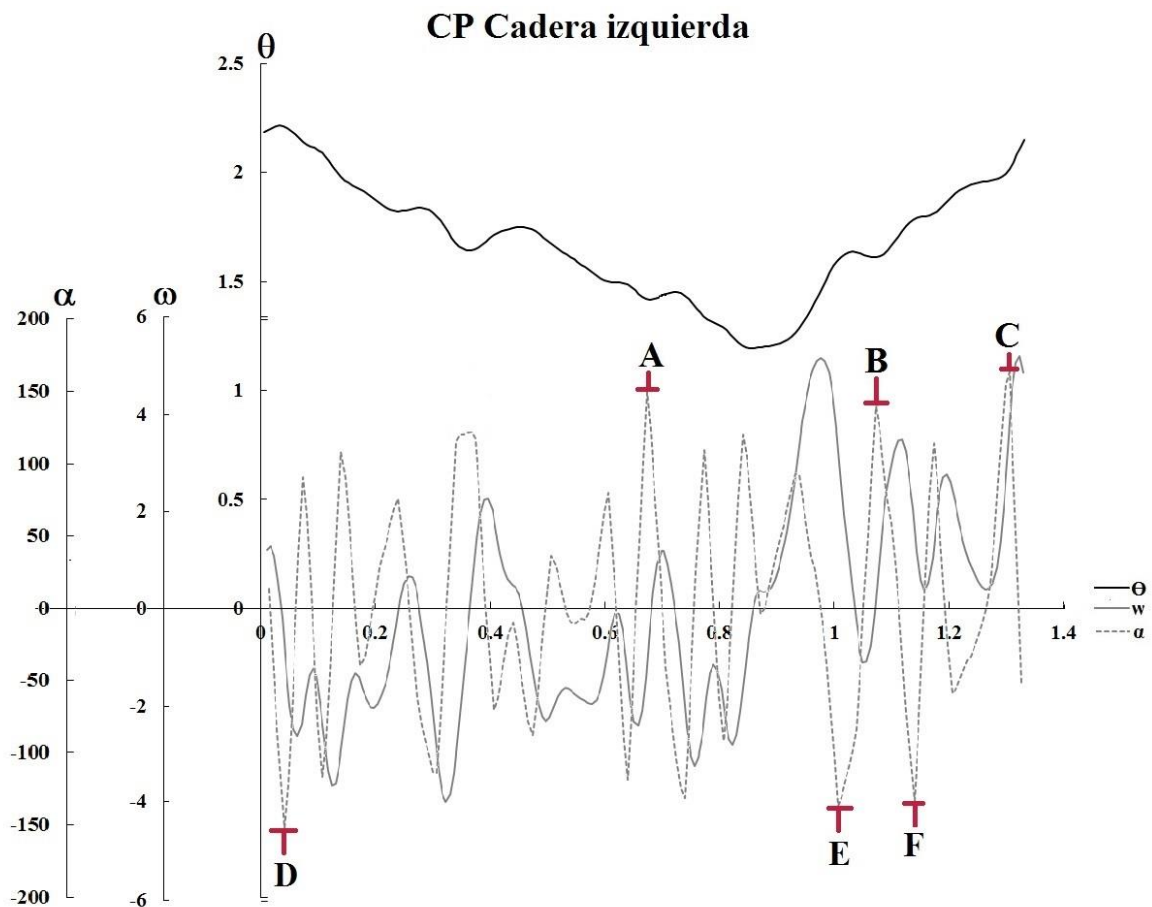
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CP.

Gráfica 95.- Gráfica de la cadera derecha del ciclo de marcha CP donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s^2) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 127.78 rad/s^2 con un ángulo de 1.03 rad en el segundo 0.233 , en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 122.10 rad/s^2 con un ángulo 1.30 rad en el segundo 0.413 , para el punto máximo C la aceleración es de 185.49 rad/s^2 con un ángulo de 1.75 rad en el segundo 1.205 , para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -205.77 rad/s^2 donde el ángulo vale 1.98 rad en el segundo 0.606 , el punto mínimo E está a una aceleración de -112.31 rad/s^2 con un ángulo de 2.13 rad en el segundo 0.989 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -111.78 rad/s^2 con un ángulo en ese momento de 1.80 rad en el segundo 1.245 . Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CP.

Gráfica 96.- Gráfica de la cadera izquierda del ciclo de marcha CP donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 149.86 rad/s² con un ángulo de 1.42 rad en el segundo 0.673, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 139.57 rad/s² con un ángulo 1.61 rad en el segundo 1.072, para el punto máximo C la aceleración es de 155.10 rad/s² con un ángulo de 2.00 rad en el segundo 1.299, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -152.29 rad/s² donde el ángulo vale 2.21 rad en el segundo 0.040, el punto mínimo E está a una aceleración de -136.71 rad/s² con un ángulo de 1.59 rad en el segundo 1.006 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -133.49 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.78 rad en el segundo 1.139. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



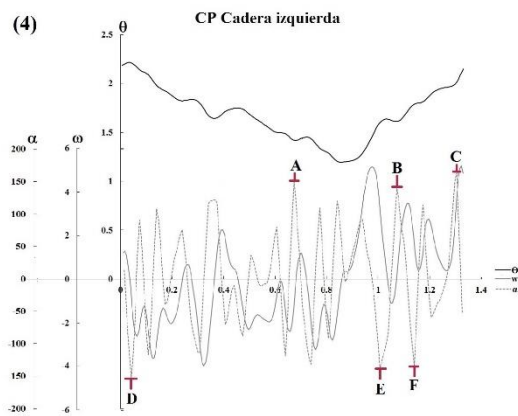
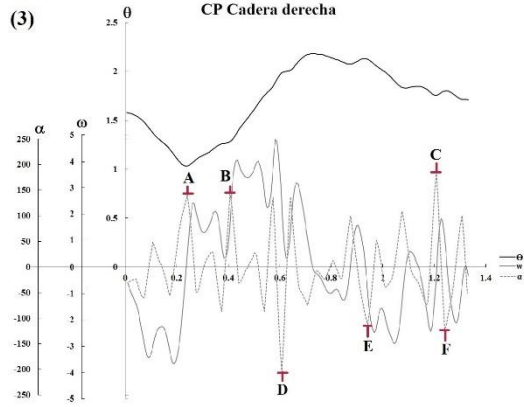
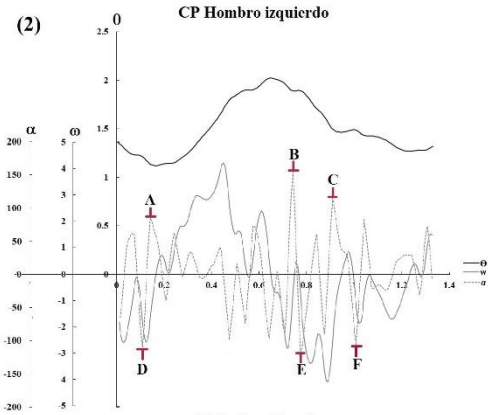
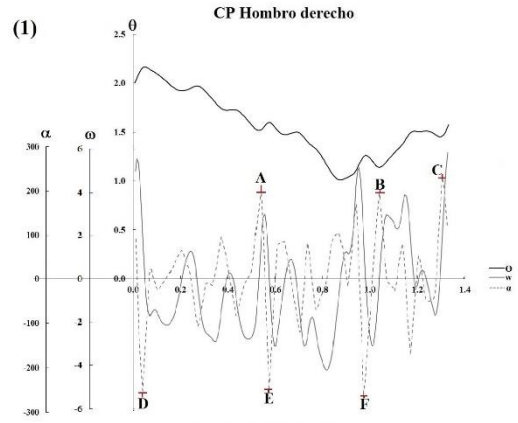
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CP.

Se presentan en las gráficas juntas de las uniones articulares hombros y caderas, con el propósito de identificar los instantes en los que las variaciones de velocidad son importantes para una determinada unión articular y visualizar el comportamiento de las otras uniones articulares en ese instante.

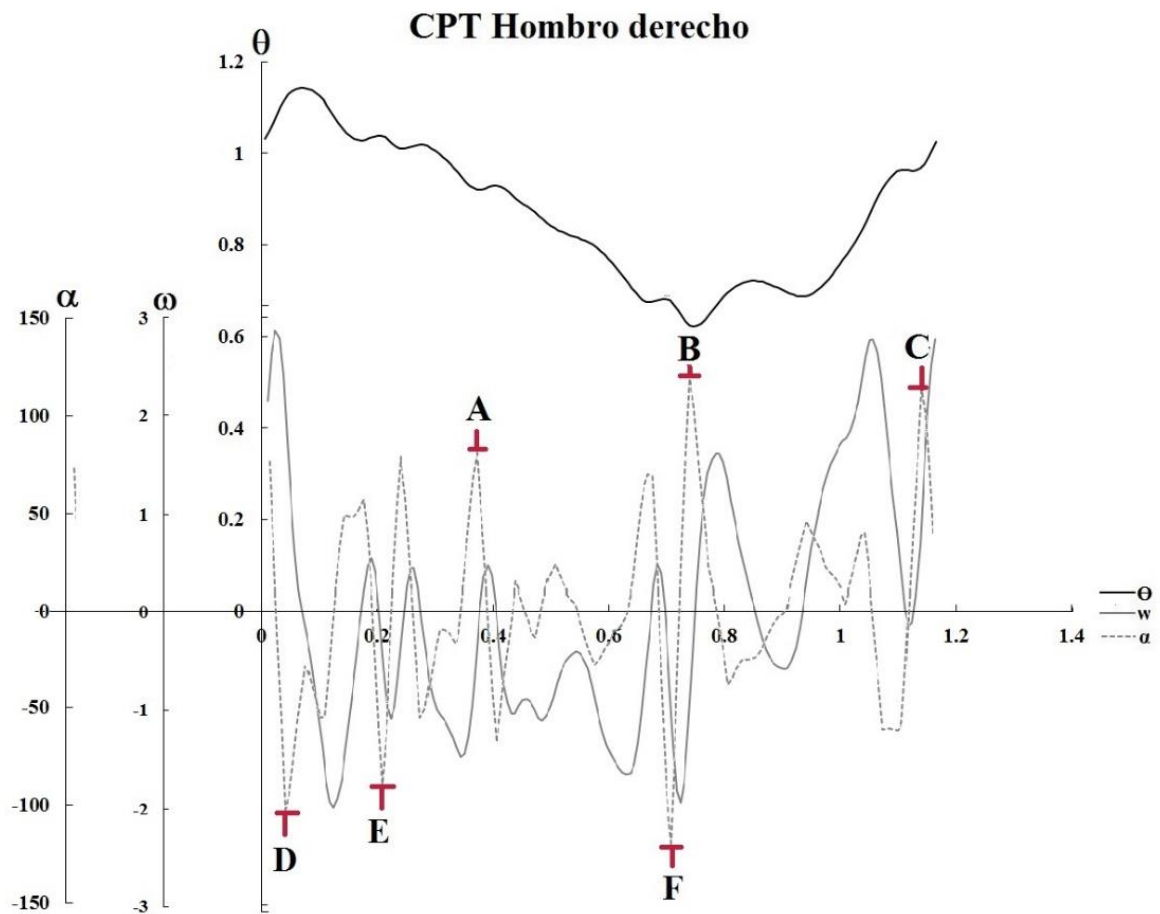
Cuando inicia el ciclo CP el hombro derecho, hombro izquierdo y la cadera izquierda en la parte del principio hay un pico de aceleración negativa indicando que hay rápida disminución en la velocidad al disminuir la amplitud del ángulo de las uniones articulares a diferencia de la cadera derecha, donde no sucede esto. En la parte final del ciclo el hombro derecho y la cadera derecha tienen sus dos picos de aceleración positivos al incrementar la amplitud del ángulo, a diferencia del hombro izquierdo y la cadera derecha, aunque en el caso de la cadera derecha hay un solo pico de aceleración pero esto se da en la disminución de la amplitud del ángulo.

La Gráfica 97 es la siguiente.- Gráficas del ángulo, velocidad y aceleración angular de hombros y cadera en CP. (1) gráfica de hombro derecho del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CP, (2) gráfica de hombro izquierdo del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CP, (3) gráfica de cadera derecha del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CP y (4) gráfica de cadera izquierda del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CP.

Gráficas del ángulo, velocidad y aceleración angular de hombros y caderas en CP

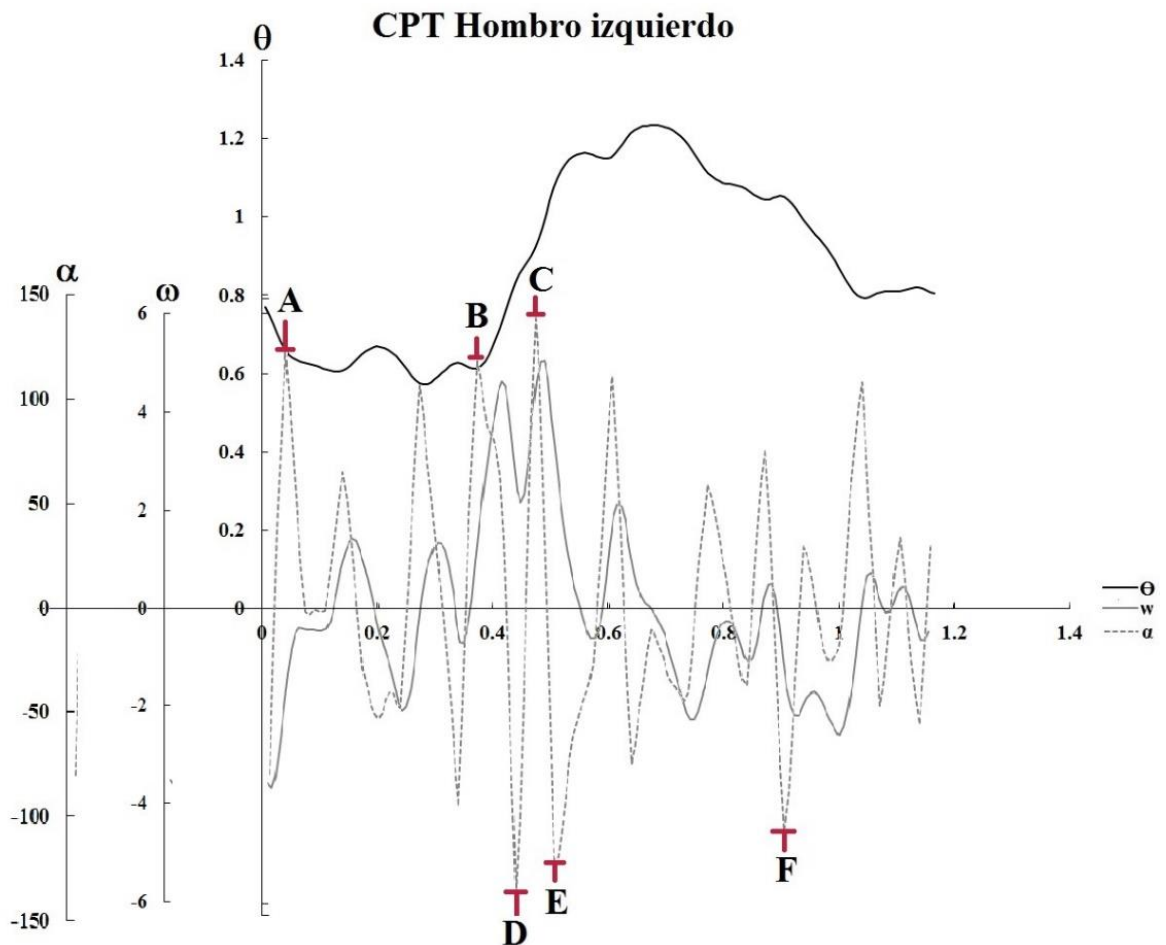


Gráfica 98.- Gráfica del hombro derecho del ciclo de marcha CPT donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 50.49 rad/s² con un ángulo de 0.92 rad en el segundo 0.380, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 115.25 rad/s² con un ángulo 0.62 rad en el segundo 0.739, para el punto máximo C la aceleración es de 109.71 rad/s² con un ángulo de 0.97 rad en el segundo 1.139, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -99.78 rad/s² donde el ángulo vale 1.12 rad en el segundo 0.040, el punto mínimo E está a una aceleración de -87.00 rad/s² con un ángulo de 1.04 rad en el segundo 0.206 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -115.82 rad/s² con un ángulo en ese momento de 0.68 rad en el segundo 0.699. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



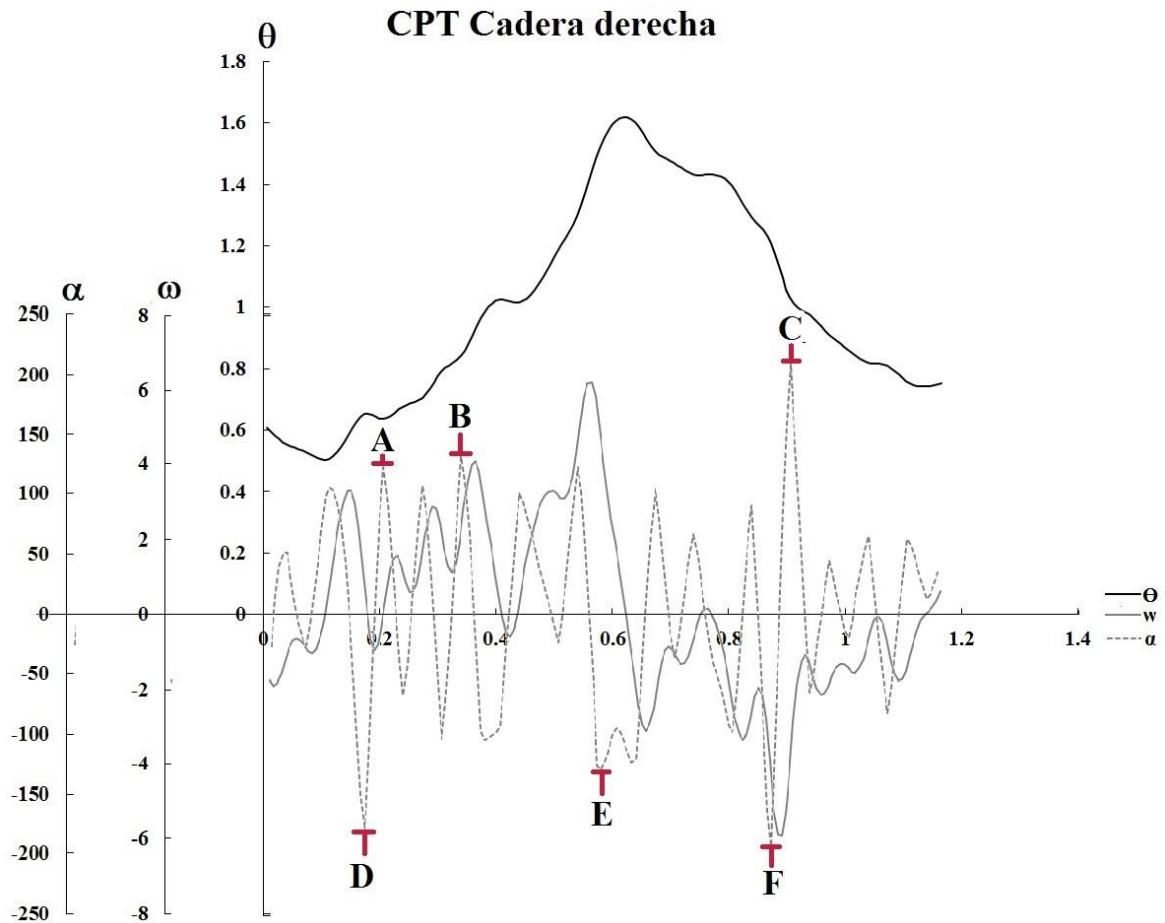
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CPT.

Gráfica 99.- Gráfica del hombro izquierdo del ciclo de marcha CPT donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) durante el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 101.32 rad/s² con un ángulo de 0.65 rad en el segundo 0.047, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 110.58 rad/s² con un ángulo 0.62 rad en el segundo 0.380, para el punto máximo C la aceleración es de 140.40 rad/s² con un ángulo de 0.92 rad en el segundo 0.473, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -136.35 rad/s² donde el ángulo vale 0.83 rad en el segundo 0.440, el punto mínimo E está a una aceleración de -122.32 rad/s² con un ángulo de 107 rad en el segundo 0.506 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -108.73 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.05 rad en el segundo 0.906. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



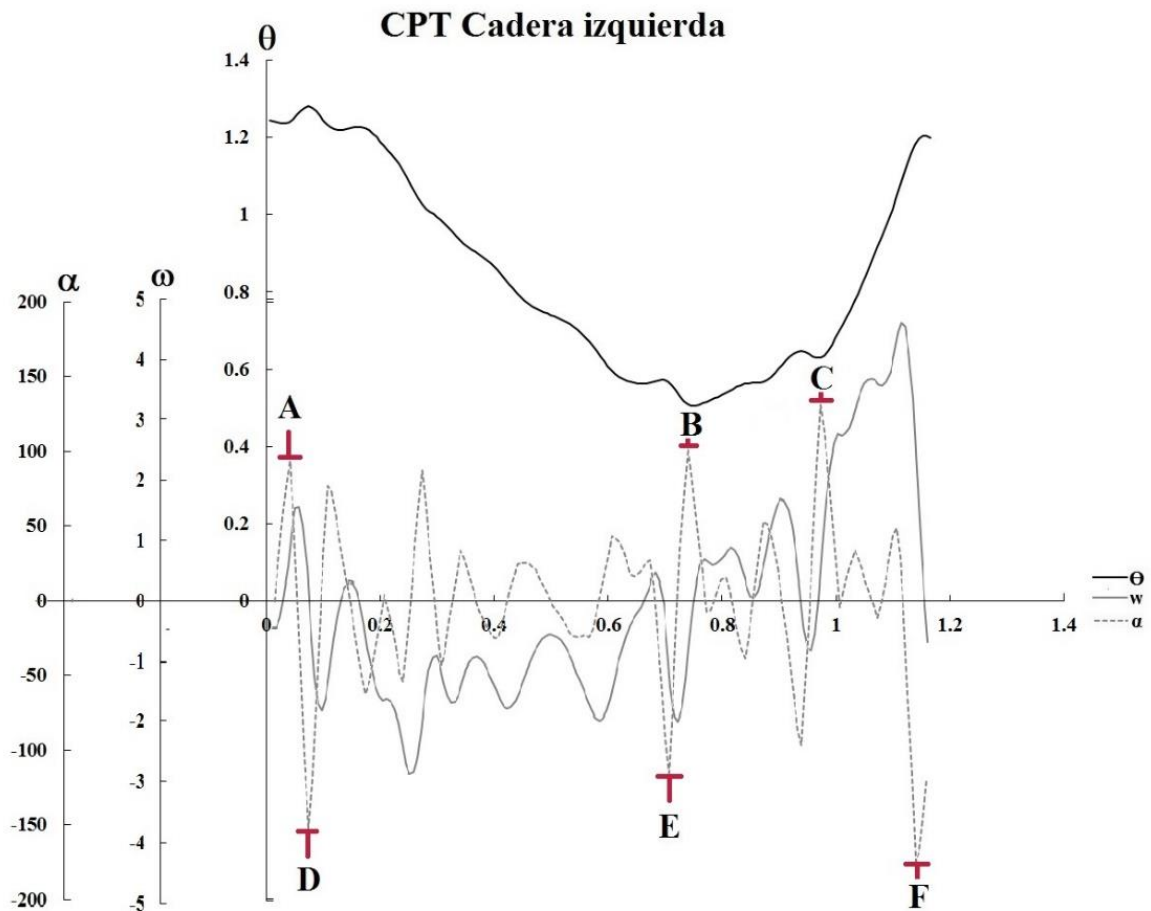
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CPT

Gráfica 100.- Gráfica de la cadera derecha del ciclo de marcha CPT donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 122.74 rad/s² con un ángulo de 0.64 rad en el segundo 0.206, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 131.91 rad/s² con un ángulo 0.84 rad en el segundo 0.340, para el punto máximo C la aceleración es de 208.10 rad/s² con un ángulo de 1.03 rad en el segundo 0.906, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -179.78 rad/s² donde el ángulo vale 0.65 rad en el segundo 0.173, el punto mínimo E está a una aceleración de -128.62 rad/s² con un ángulo de 1.53 rad en el segundo 0.579 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -192.18 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.21 rad en el segundo 0.872. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CPT.

Gráfica 101.- Gráfica de la cadera izquierda del ciclo de marcha CPT donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 93.83/s² con un ángulo de 1.24 rad en el segundo 0.040, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 102.29 rad/s² con un ángulo 0.51 rad en el segundo 0.739, para el punto máximo C la aceleración es de 130.93 rad/s² con un ángulo de 0.63 rad en el segundo 0.972, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -152.05 rad/s² donde el ángulo vale 1.28 rad en el segundo 0.073, el punto mínimo E está a una aceleración de -115.77rad/s² con un ángulo de 0.57 rad en el segundo 0.706 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -174.92 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.18 rad en el segundo 1.139. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie datos, donde θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



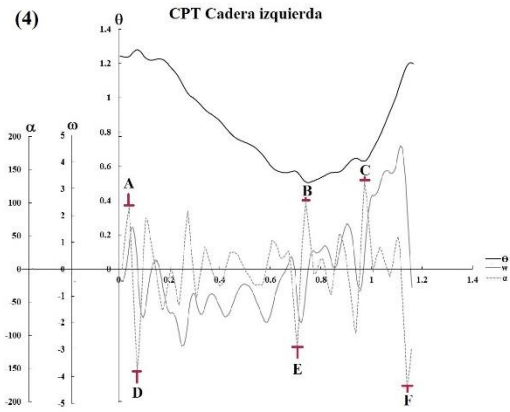
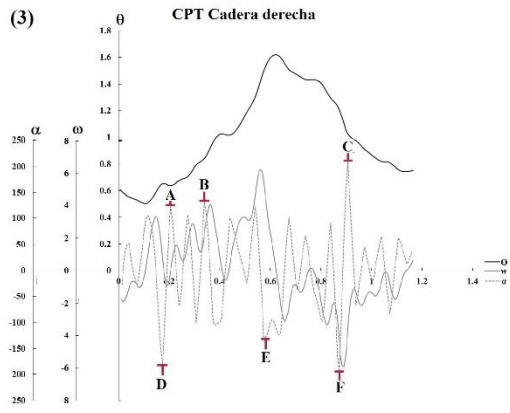
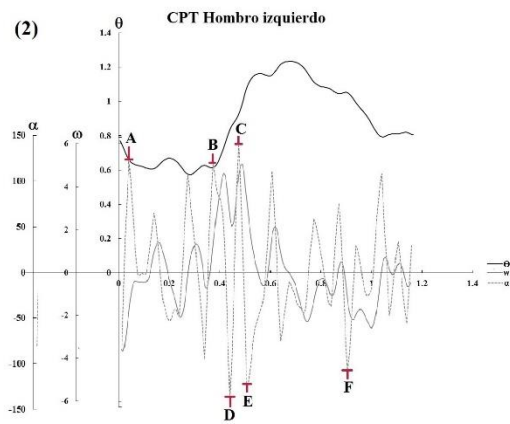
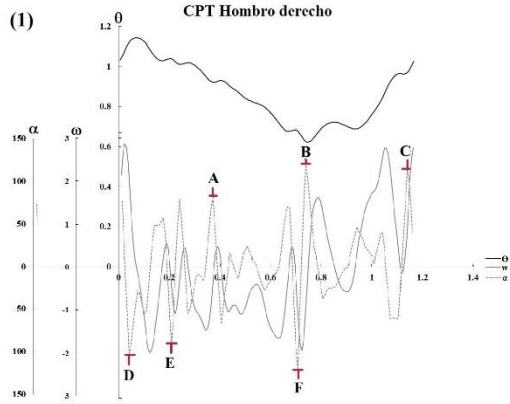
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CPT.

Se presentan en las gráficas juntas de las uniones articulares hombros y caderas, con el propósito de identificar los instantes en los que las variaciones de velocidad son importantes para una determinada unión articular y visualizar el comportamiento de las otras uniones articulares en ese instante.

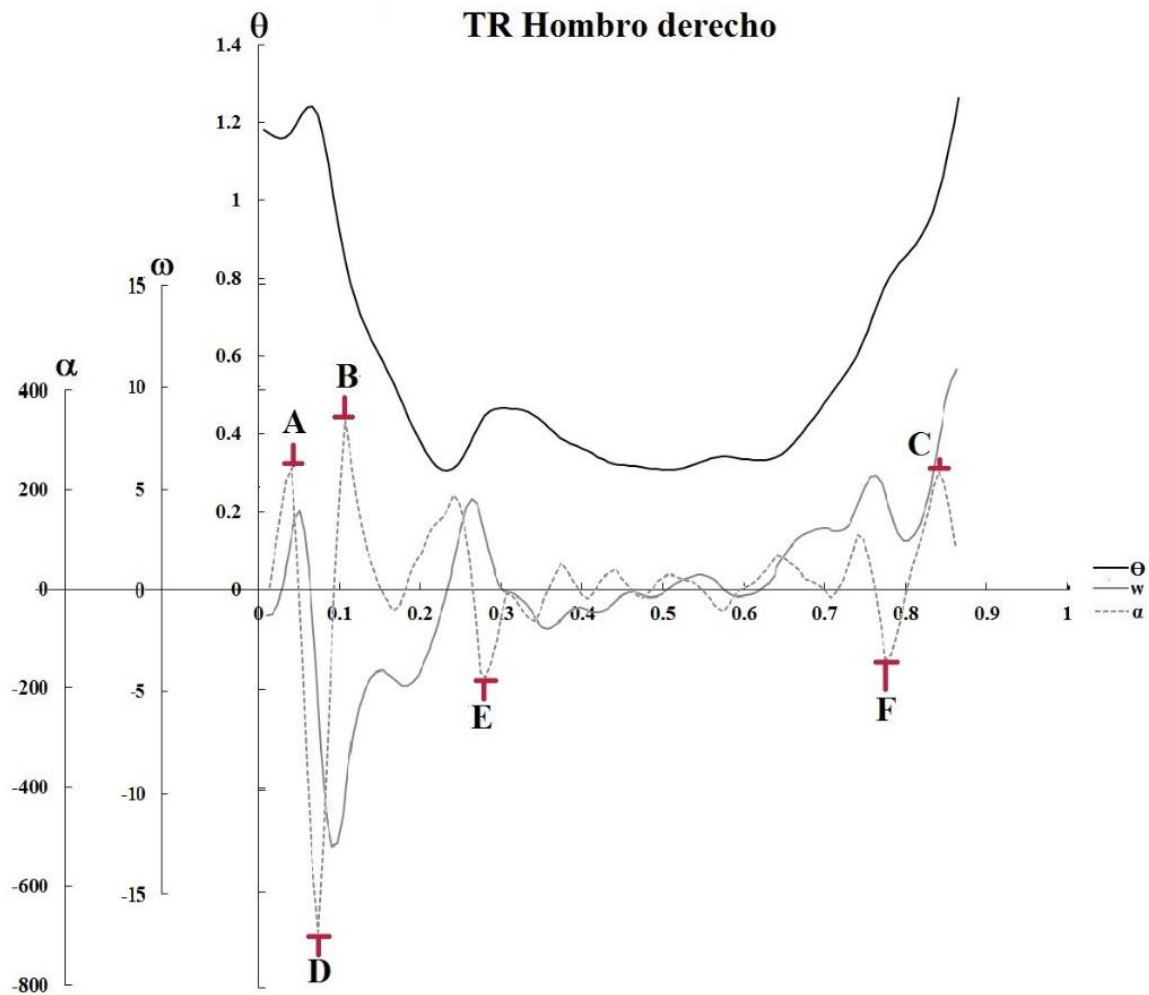
En estas gráficas del ciclo CPT se puede ver que tanto como en hombro derecho como en cadera izquierda llegan al mismo tiempo al punto mínimo del ángulo y cuando esto sucede frenan rápidamente, se nota con un pico de aceleración negativa, pero de manera inmediata aumentan la velocidad, con un pico positivo de aceleración, cuando ya se está incrementando el ángulo. Entre el segundo 0.2 y 0.4 hay dos picos positivos de aceleración en la cadera derecha al incrementarse la amplitud del ángulo, esto mismo se observa en el hombro izquierdo sólo que entre el segundo 0.4 a 0.6, ya que es hasta entonces, que se empieza a ampliar el ángulo, a diferencia de la cadera izquierda que no presenta estos picos de aceleración en esos momentos, aunque el hombro derecho sí presenta un pico de aceleración positiva en el segundo 0.4, pero en estos dos ángulos se está reduciendo la amplitud del mismo.

Gráfica 102.- Gráficas del ángulo, velocidad y aceleración angular de hombros y cadera en CPT. (1) gráfica de hombro derecho del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CPT, (2) gráfica de hombro izquierdo del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CPT, (3) gráfica de cadera derecha del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CPT y (4) gráfica de cadera izquierda del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CPT.

Gráficas del ángulo, velocidad y aceleración angular de hombros y caderas en CPT

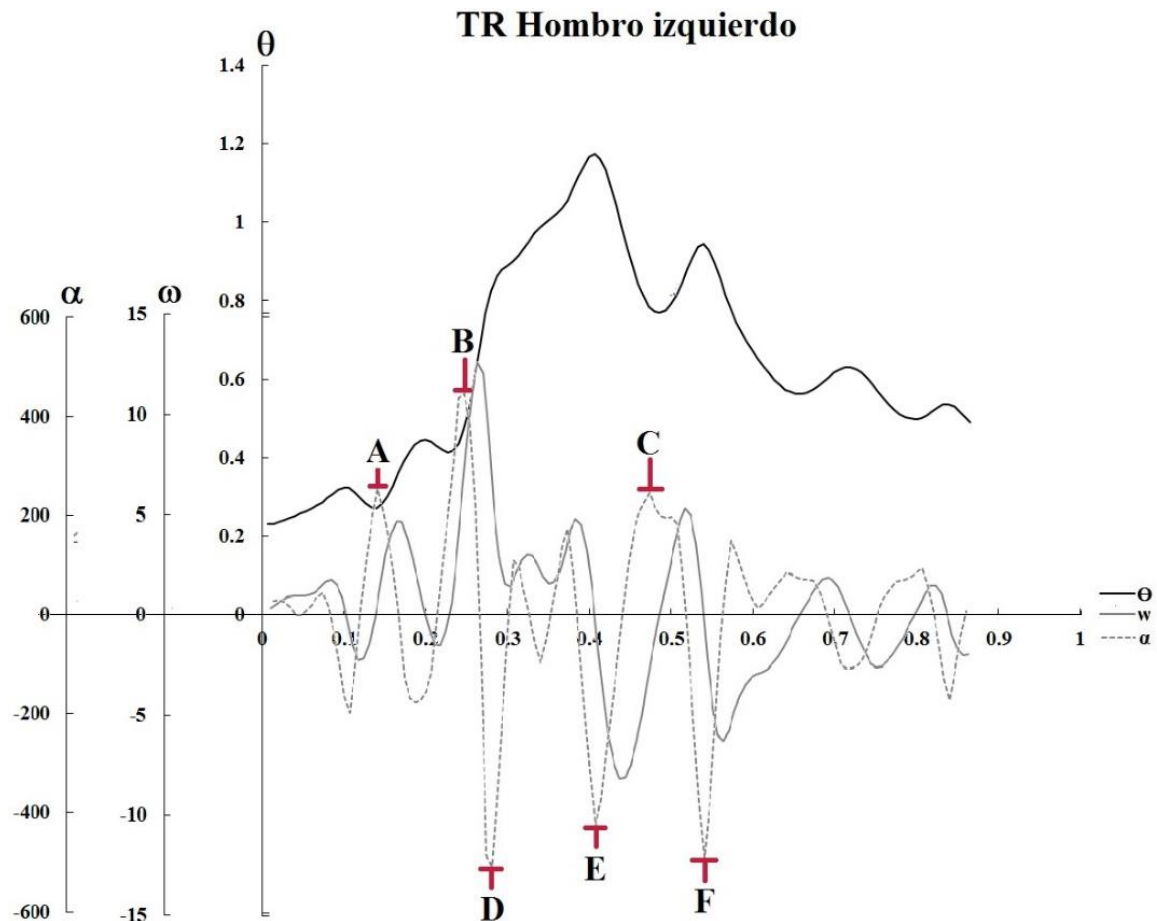


Gráfica 103.- Gráfica del hombro derecho del ciclo de marcha TR donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) durante el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 217.83 rad/s² con un ángulo de 1.16 rad en el segundo 0.033, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 338.12 rad/s² con un ángulo 1.22 rad en el segundo 0.073, para el punto máximo C la aceleración es de 236.30 rad/s² con un ángulo de 1.01 rad en el segundo 0.840, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -687.88 rad/s² donde el ángulo vale 1.22 rad en el segundo 0.073, el punto mínimo E está a una aceleración de -177.03 rad/s² con un ángulo de 0.45 rad en el segundo 0.280 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -141.22 rad/s² con un ángulo en ese momento de 0.77 rad en el segundo 0.773. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



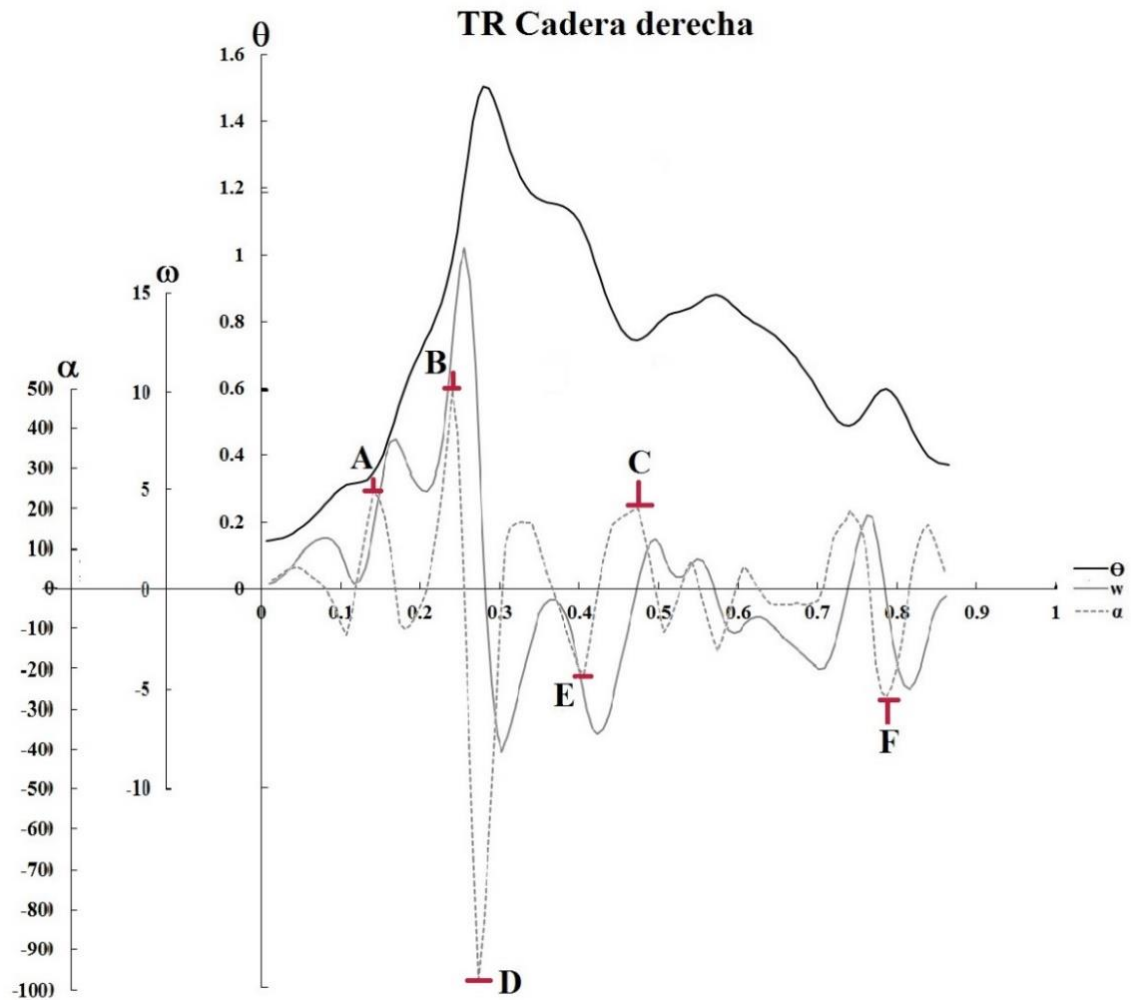
Fuente: Gráfica creada para el ciclo TR.

Gráfica 104.- Gráfica del hombro izquierdo del ciclo de marcha TR donde se muestra el ángulo (θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s^2) durante el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 254.18 rad/s^2 con un ángulo de 0.27 rad en el segundo 0.140 , en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 444.94 rad/s^2 con un ángulo 0.47 rad en el segundo 0.246 , para el punto máximo C la aceleración es de 198.01 rad/s^2 con un ángulo de 0.77 rad en el segundo 0.486 , para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -204.21 rad/s^2 donde el ángulo vale 0.88 rad en el segundo 0.293 , el punto mínimo E está a una aceleración de -423.78 rad/s^2 con un ángulo de 1.17 rad en el segundo 0.406 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -491.05 rad/s^2 con un ángulo en ese momento de 0.94 rad en el segundo 0.539 . Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



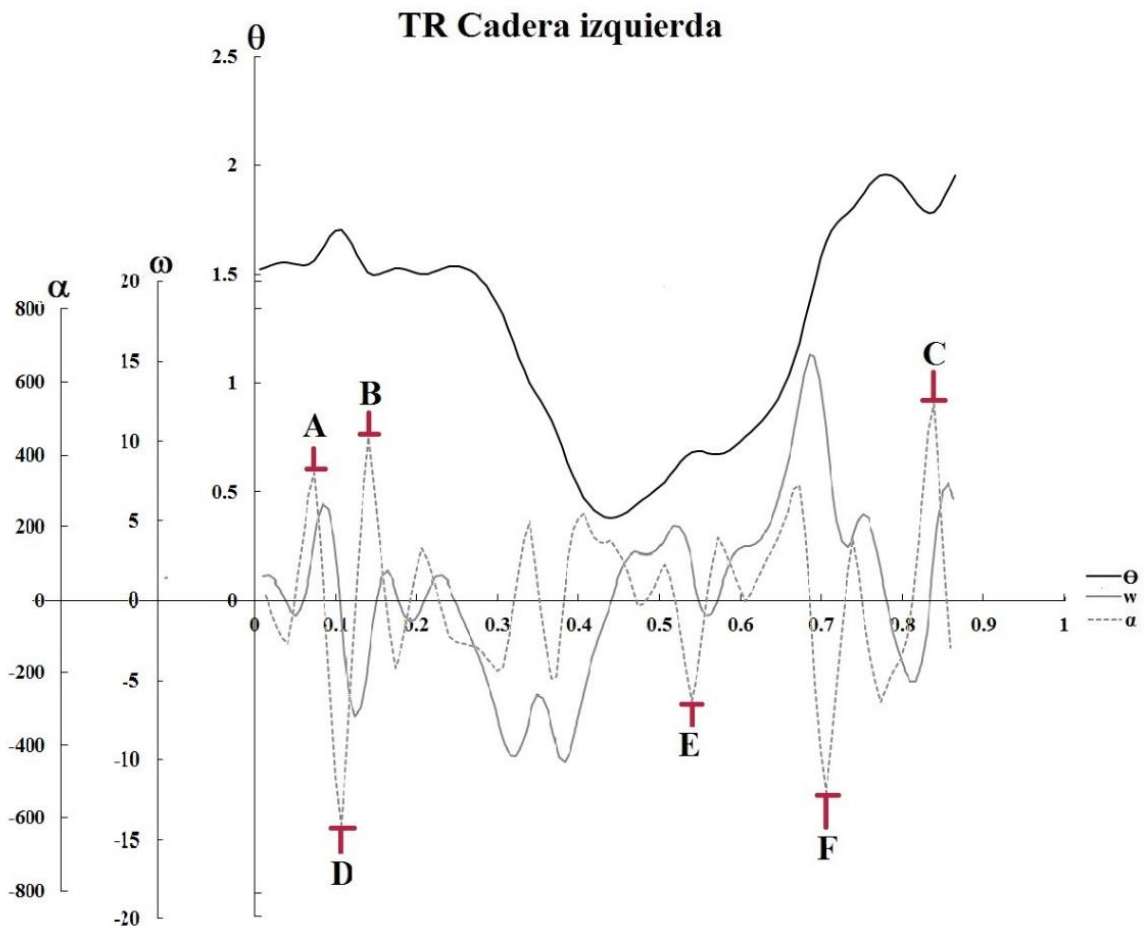
Fuente: Gráfica creada para el ciclo TR.

Gráfica 105.- Gráfica de la cadera derecha del ciclo de marcha TR donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 243.40 rad/s² con un ángulo de 0.34 rad en el segundo 0.140, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 497.72 rad/s² con un ángulo 0.98 rad en el segundo 0.240, para el punto máximo C la aceleración es de 2002.97 rad/s² con un ángulo de 0.74 rad en el segundo 0.473, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -977.73 rad/s² donde el ángulo vale 1.47 rad en el segundo 0.273, el punto mínimo E está a una aceleración de -205.86 rad/s² con un ángulo de 1.10 rad en el segundo 0.400 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -271.20 rad/s² con un ángulo en ese momento de 0.60 rad en el segundo 0.786. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



Fuente: Gráfica creada para el ciclo TR.

Gráfica 106.- Gráfica de la cadera izquierda del ciclo de marcha TR donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 349.27 rad/s² con un ángulo de 1.56 rad en el segundo 0.073, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 445.59 rad/s² con un ángulo 1.51 rad en el segundo 0.140, para el punto máximo C la aceleración es de 538.90 rad/s² con un ángulo de 1.79 rad en el segundo 0.839, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -614.98 rad/s² donde el ángulo vale 1.70 rad en el segundo 0.107, el punto mínimo E está a una aceleración de -275.59 rad/s² con un ángulo de 0.68 rad en el segundo 0.539 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -529.25 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.65 rad en el segundo 0.706. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



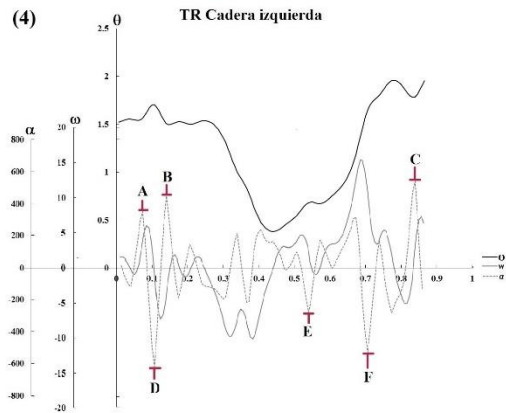
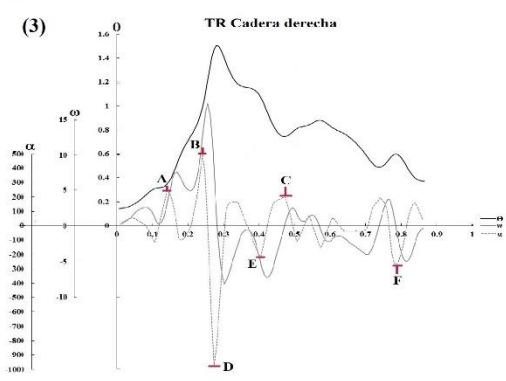
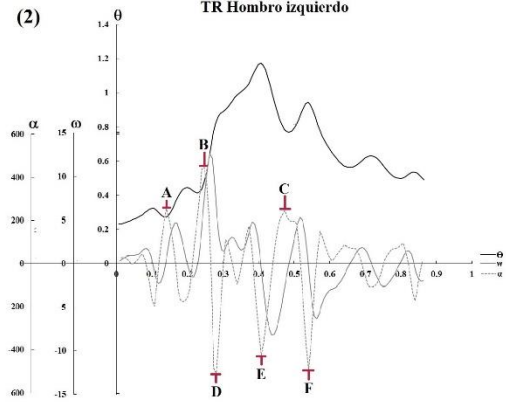
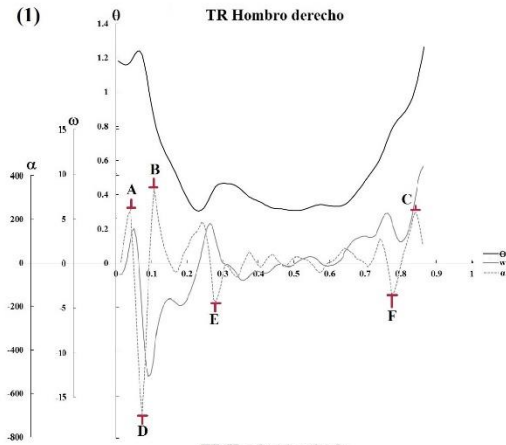
Fuente: Gráfica creada para el ciclo TR.

Se presentan en las gráficas juntas de las uniones articulares hombros y caderas, con el propósito de identificar los instantes en los que las variaciones de velocidad son importantes para una determinada unión articular y visualizar el comportamiento de las otras uniones articulares en ese instante.

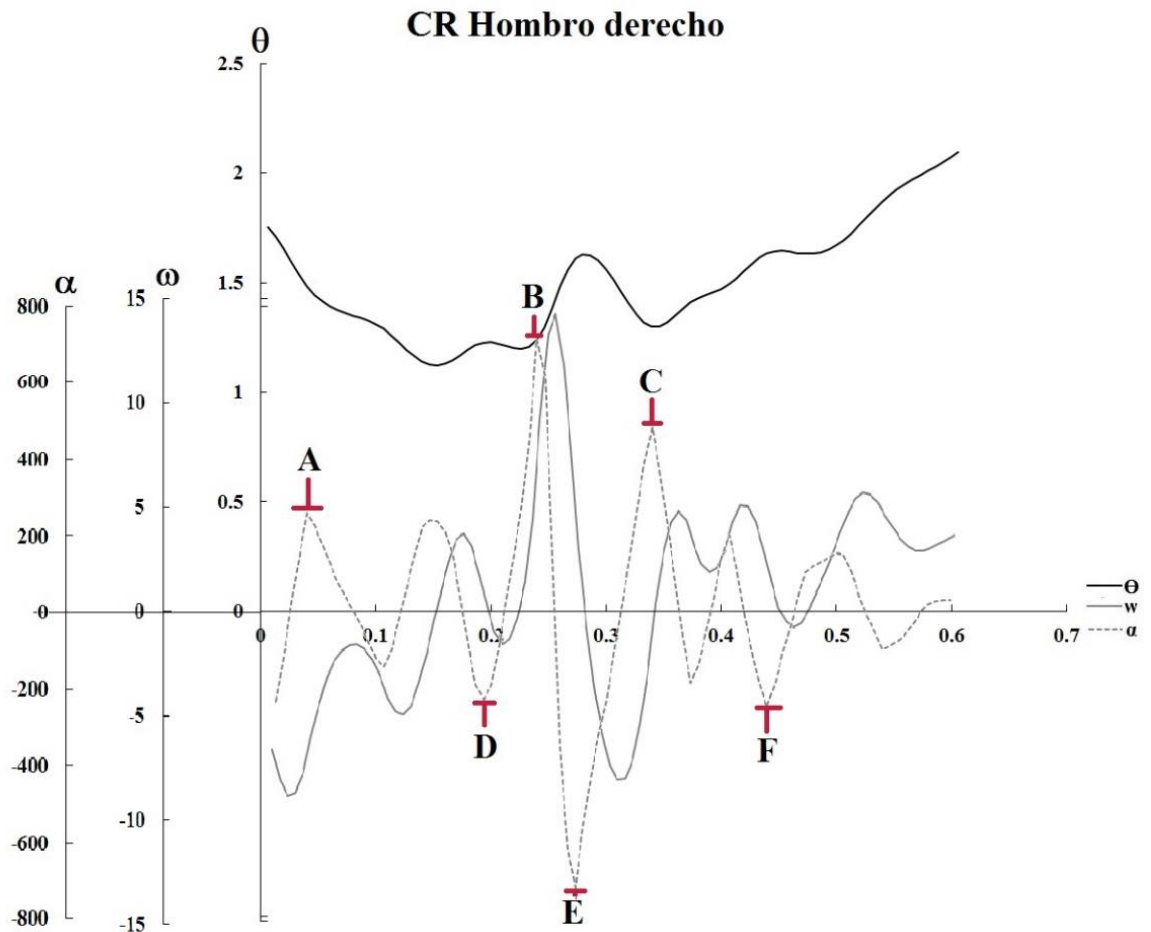
En este ciclo TR al inicio del ciclo tanto en el hombro derecho como cadera izquierda se observa que hay dos picos positivos de aceleración, indicando un incremento en la velocidad al reducirse la amplitud el ángulo, y en medio de los dos picos hay un pico negativo de aceleración angular señalando que en medio de estos dos aumentos de velocidad se frena de manera rápida. Enseguida de estos picos de aceleración en hombro derecho y cadera izquierda, se presentan los de hombro izquierdo y cadera derecha, pero aquí hay dos pico de aceleración positiva en el aumento de la amplitud del ángulo y en seguida hay un pico negativo de la aceleración, es decir aumenta la velocidad y luego disminuye abruptamente en la amplitud del ángulo.

Gráfica 107.- Gráficas del ángulo, velocidad y aceleración angular de hombros y caderas en TR. (1) gráfica de hombro derecho del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en TR, (2) gráfica de hombro izquierdo del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en TR, (3) gráfica de cadera derecha del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en TR y (4) gráfica de cadera izquierda del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en TR.

Gráficas del ángulo, velocidad y aceleración angular de hombros y caderas en TR

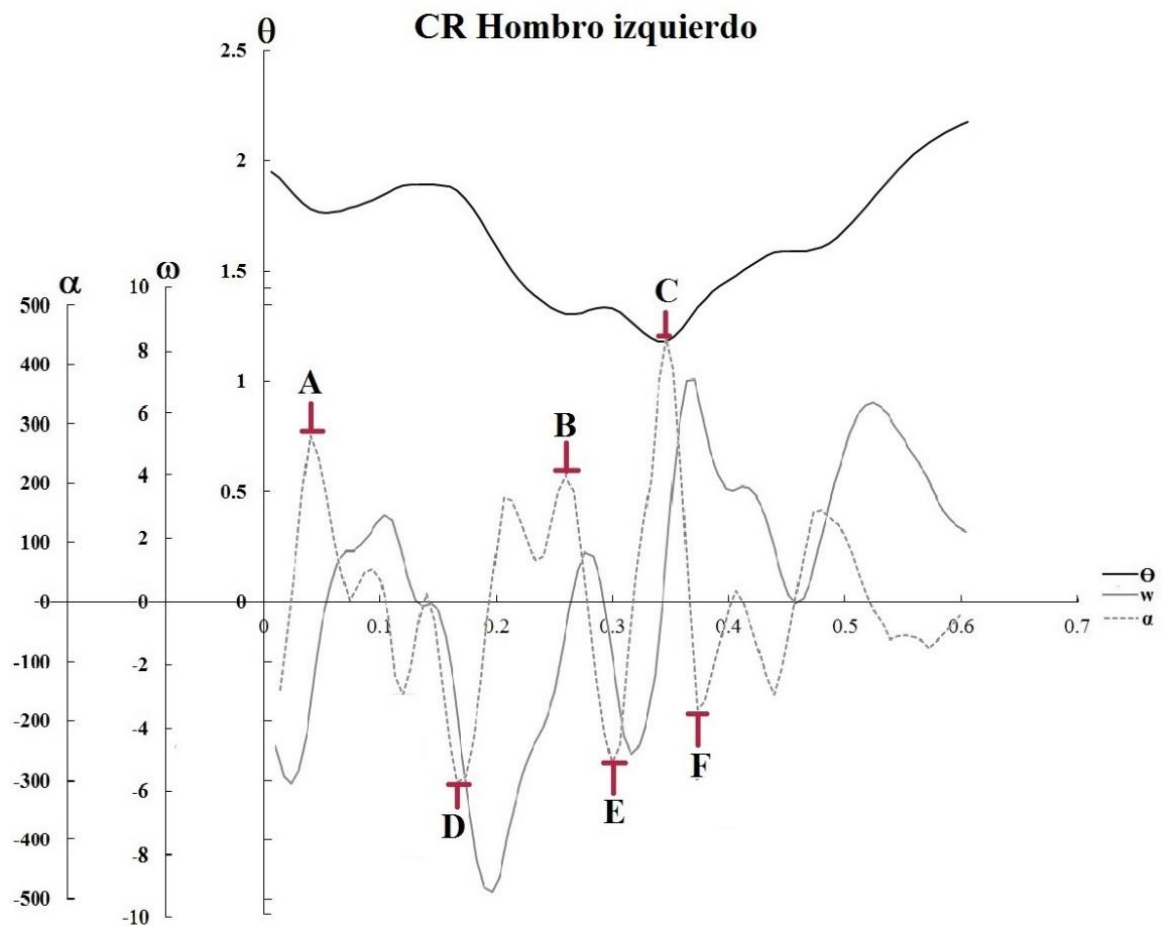


Gráfica 108.- Gráfica del hombro derecho del ciclo de marcha CR donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 260.19 rad/s² con un ángulo de 1.49 rad en el segundo 0.040, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 714.22 rad/s² con un ángulo 1.24 rad en el segundo 0.240, para el punto máximo C la aceleración es de 484.41 rad/s² con un ángulo de 1.30 rad en el segundo 0.340, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -229.48 rad/s² donde el ángulo vale 1.23 rad en el segundo 0.193, el punto mínimo E está a una aceleración de -722.52 rad/s² con un ángulo de 1.61 rad en el segundo 0.273 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -248.10 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.63 rad en el segundo 0.440. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie de datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



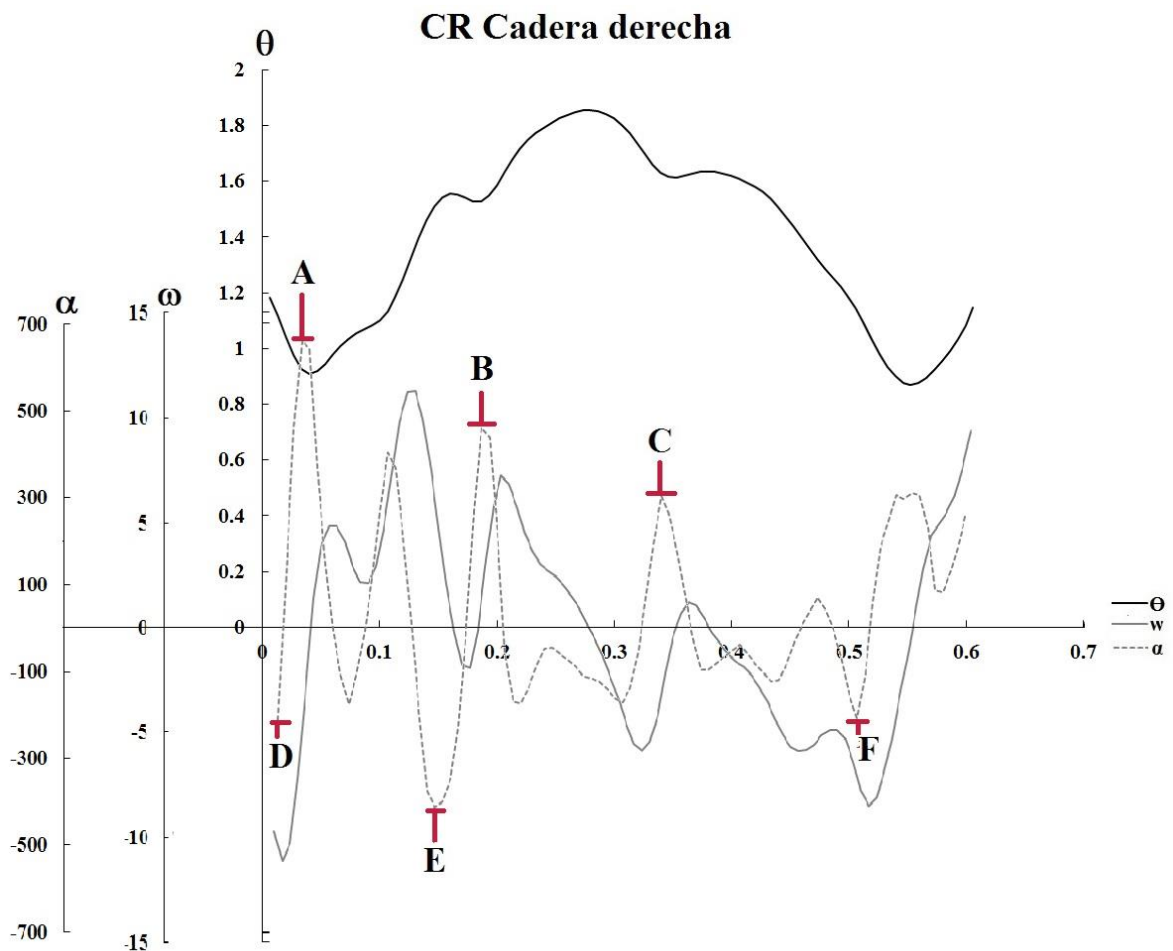
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR.

Gráfica 109.- Gráfica del hombro izquierdo del ciclo de marcha CR donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 281.10 rad/s² con un ángulo de 1.78 rad en el segundo 0.040, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 213.33 rad/s² con un ángulo 1.31 rad en el segundo 0.260, para el punto máximo C la aceleración es de 445.27 rad/s² con un ángulo de 1.18 rad en el segundo 0.346, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -302.42 rad/s² donde el ángulo vale 1.86 rad en el segundo 0.167 el punto mínimo E está a una aceleración de -269.84 rad/s² con un ángulo de 1.31 rad en el segundo 0.300 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -180.05 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.33 rad en el segundo 0.373. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie datos, donde θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



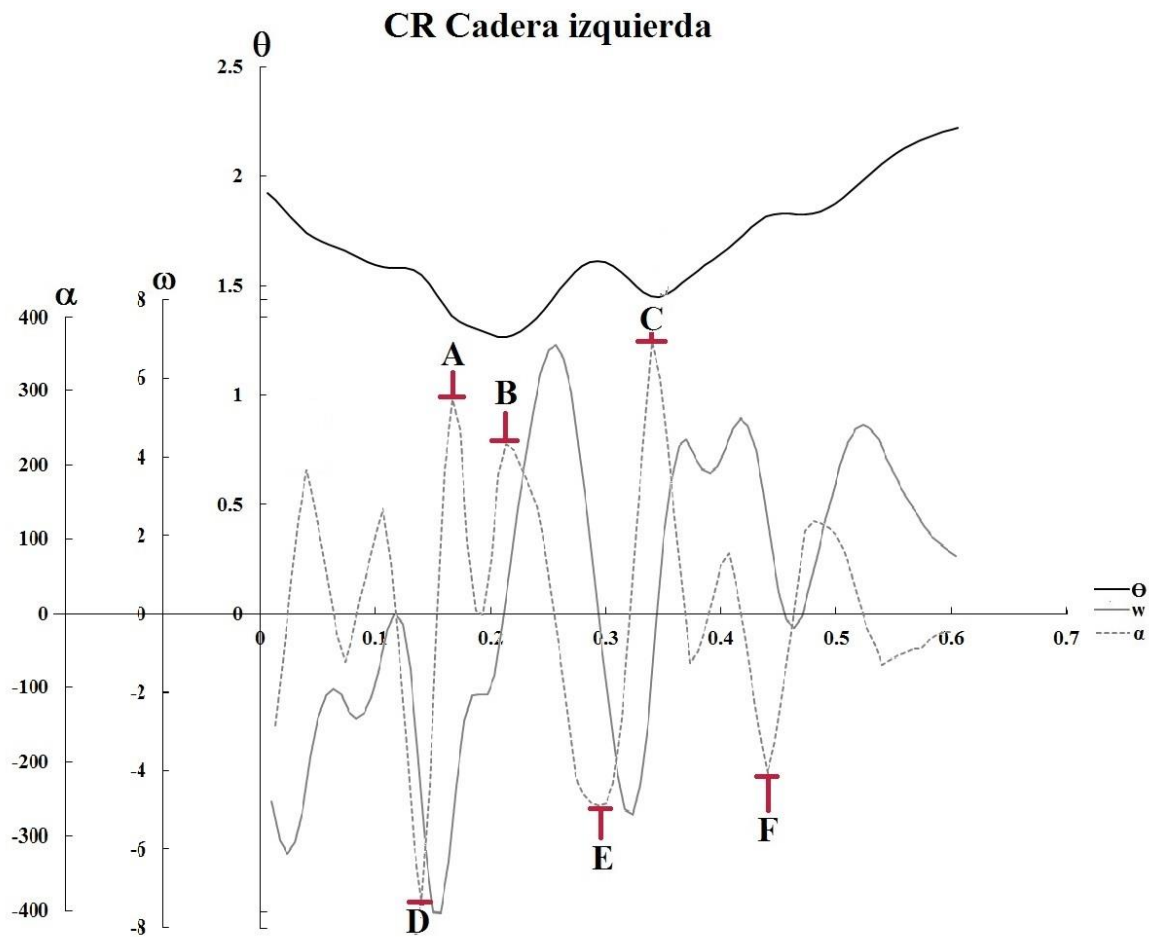
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR.

Gráfica 110.- Gráfica de la cadera derecha del ciclo de marcha CR donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) en el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A y B son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos C, D y E son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 659.05 rad/s² con un ángulo de 0.93 rad en el segundo 0.033, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 403.68 rad/s² con un ángulo 1.13 rad en el segundo 0.107, para el punto mínimo C la aceleración es de -459.59 rad/s² con un ángulo de 1.53 rad en el segundo 0.186, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -211.96 rad/s² donde el ángulo vale 1.12 rad en el segundo 0.013, el punto mínimo E está a una aceleración de -412.46 rad/s² con un ángulo de 1.51 rad en el segundo 0.147 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -207.66 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.14 rad en el segundo 0.506. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR.

Gráfica 111.- Gráfica de la cadera izquierda del ciclo de marcha CR donde se muestra el ángulo (Θ , en rad), velocidad angular (w , en rad/s) y aceleración angular (α , en rad/s²) durante el tiempo (s) del ciclo de la marcha. En donde A, B y C son los puntos máximos de aceleración angular y los puntos D, E y F son los puntos mínimos de aceleración angular. En el punto máximo A la aceleración tiene un valor de 288.95 rad/s² con un ángulo de 1.36 rad en el segundo 0.167, en el punto máximo B la aceleración toma un valor de 228.21 rad/s² con un ángulo 1.26 rad en el segundo 0.213, para el punto máximo C la aceleración es de 366.66 rad/s² con un ángulo de 1.45 rad en el segundo 0.339, para el caso del punto mínimo D la aceleración es de -385.95 rad/s² donde el ángulo vale 1.55 rad en el segundo 0.140 el punto mínimo E está a una aceleración de -254.20 rad/s² con un ángulo de 1.61 rad en el segundo 0.300 y por último el punto mínimo F tiene una aceleración de -241.31 rad/s² con un ángulo en ese momento de 1.81 rad en el segundo 0.439. Arriba de cada eje y se encuentra el distintivo que indica que escala corresponde a qué serie datos, donde Θ corresponde a la serie de datos del ángulo, w a la velocidad angular y α a la serie de datos de la aceleración angular.



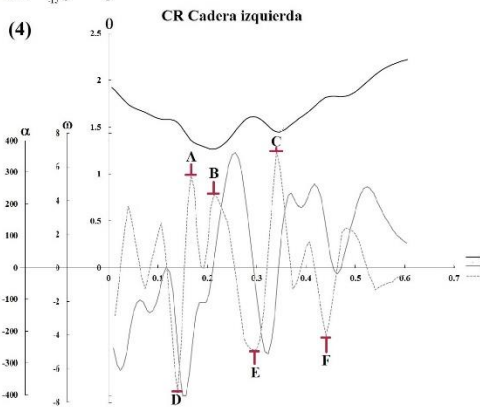
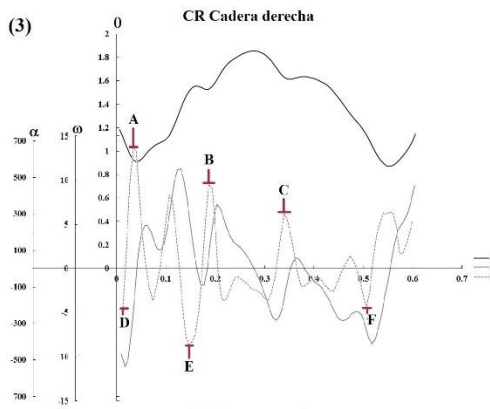
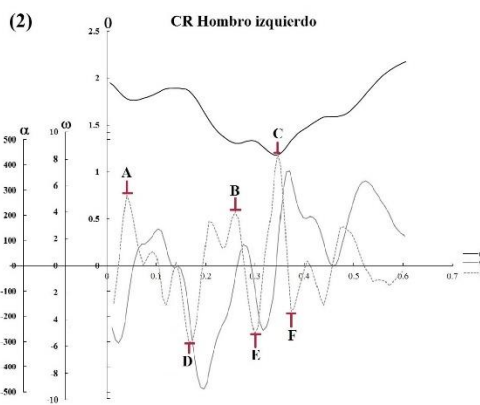
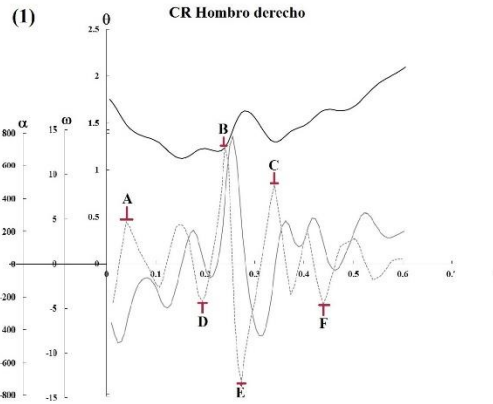
Fuente: Gráfica creada para el ciclo CR.

Se presentan en las gráficas juntas de las uniones articulares hombros y caderas, con el propósito de identificar los instantes en los que las variaciones de velocidad son importantes para una determinada unión articular y visualizar el comportamiento de las otras uniones articulares en ese instante.

En el ciclo CR en el segundo 0.2 hay un pico de aceleración angular positivo en cadera derecha e izquierda, en la derecha hay un aumento en la amplitud del ángulo y en la izquierda se está en el punto mínimo del ángulo, en el caso del hombro izquierdo el punto máximo de aceleración se presenta en el punto mínimo del ángulo cuando va a iniciar el incremento en la amplitud angular a diferencia del hombro derecho que no ocurre en el punto mínimo del ángulo pero sí cuando se está incrementado la amplitud angular. En el segundo 0.3 o cercano a él hay un pico de aceleración negativo tanto en el hombro derecho, izquierdo y en cadera izquierda, excepto en cadera derecha.

Gráfica 112.- Gráficas del ángulo, velocidad y aceleración angular de hombros y cadera en CR. (1) gráfica de hombro derecho del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CR, (2) gráfica de hombro izquierdo del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CR, (3) gráfica de cadera derecha del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CR y (4) gráfica de cadera izquierda del ángulo (Θ), velocidad (w) y aceleración (α) angular en CR.

Gráficas del ángulo, velocidad y aceleración angular de hombros y caderas en CR



5 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 DISCUSIÓN

En los análisis cualitativos de los cuatro ciclos de marcha en el individuo gorila estudiado se observó que al iniciarse la fase de apoyo (FA) en las extremidades posteriores, se da con el contacto del talón (heelstrike término utilizado en inglés). Esta característica es importante porque el contacto del talón en la marcha no es común en todos los primates (Larson, 1998), ocurre en todos los simios y atelinos pero solamente en los grandes simios ocurre cuando es el contacto inicial (FA). En las otras especies pasa poco después de hacer contacto el pie medio (Schmitt & Larson, 1995). Este contacto del talón se muestra en especies que despliegan una transferencia más dramática del peso de los segmentos anteriores a los segmentos posteriores (Larson, 1998), es decir cuando el peso es más hacia los segmentos posteriores, además este ímpetu por hacer contacto con el talón puede ser un factor en la eventual evolución del contacto inicial con el talón que se ha convertido en una característica de la bipedestación humana (Schmitt & Larson, 1995).

Hay muchos primates que cuando caminan al colocar los pies para estar en fase de apoyo lo hacen sobrepasando la mano, es decir ponen el pie delante de la mano del mismo lado, colocando el pie lateralmente, del lado externo o interno de la mano (Larson, 1998). En el caso de Bantú en los tres ciclos que va caminando (CP, CPT y CR) se notó que sólo en el ciclo de marcha TR coloca los pies adelantados, el PD de manera interna y el PI externamente, en el ciclo CP pone la punta del pie a lado de la mano, el PI a lado externamente y el PD a lado internamente, y por último para el ciclo CPT sitúa los pies atrás de las manos a la misma altura horizontalmente, esto se puede ver en los diagramas de secuencias de apoyo en las Figuras 23, 27 y 31. Las diferencias observadas se pueden deber a la velocidad ya que este fenómeno del pie sobrepasando la mano del mismo lado se da en grandes simios excepto cuando el movimiento es lento (Hildebrand, 1967), esta podría ser la explicación de porqué no sucede en los ciclos CP y CPT, de manera adicional otro factor que influye en el ciclo CPT es la superficie del tronco en la que camina, en la que por cuestión de espacio parece más conveniente pisar atrás de la mano a la misma altura horizontalmente, por otra parte Cartmill & Lemelin (2007) mencionan que este fenómeno puede ser el resultado de mejorar la estabilidad en primates de gran tamaño y peso al caminar en SD en

superficies planas. El ciclo TR es la marcha más cercana a la SD y que camina en una superficie plana a diferencia del ciclo CPT donde camina sobre un tronco.

En los análisis de secuencias de apoyo de los cuatro ciclos marcha se determinó que en los tres primeros (CP, CPT y TR) el individuo realiza una marcha simétrica, es decir que tiene las pisadas de cada par de pies (anterior y posterior) uniformemente espaciados en el tiempo (Hildebrand, 1989), a diferencia del ciclo CR en el que realiza una marcha asimétrica. Al localizar los tres ciclos de la marcha simétricos en la gráfica de la marcha (Figura 39), se puede ver que hay un aumento de velocidad de CP a CPT y TR al ir disminuyendo el intervalo de contacto, pero cuando se aumenta más la velocidad que es el ciclo CR, ya no es más una marcha simétrica sino una asimétrica en el que galopa; esto concuerda con lo reportado en los primates de que cuando hay una sincronización en las pisadas diagonalmente opuestas (trote), esto no lo realizan al correr sino solamente al caminar, ellos pasan del trote caminando a galopar a diferencia de otros mamíferos (Vilensky & Larson 1989; Vilensky 1989; Larson 1998; D'Août et al. 2004), el trote al correr puede ser desfavorable por ser una marcha de alta rigidez y alta frecuencia de pasos que daría lugar a picos excesivamente altos de estrés en las extremidades de los primates (Schmitt & Larson, 1995; Schmitt, 1999).

El tipo de secuencia de los ciclos de marcha simétrica CP y TR es lateral de emparejamiento diagonal (SLED), es decir después de apoyar un pie en el suelo la siguiente mano en apoyar es del mismo lado que el pie recién apoyado pero en el tiempo se ven emparejados en la fase de oscilación los segmentos diagonalmente opuestos (Hildebrand 1989; Cartmill & Lemelin 2007). El ciclo CPT es un trote caminando, es decir los segmentos diagonalmente opuestos están sincronizados cayendo en el 50% del eje de diagonalidad de la gráfica de la marcha, esto es el trote para ciertos autores, figura 8 (Vilensky & Larson 1989; Cartmill & Lemelin 2007). Pero de acuerdo a la clasificación original de Hildebrand (1989), marca que el trote es un rango en el eje y de diagonalidad del 45% al 55%, (figura 7), por lo que los ciclos CPT y TR entran dentro del rango de trote, sin embargo sólo CPT está más sincronizado. Los resultados obtenidos en cuanto a los tres ciclos en la gráfica de la marcha (figura 39) caen dentro del área de la gráfica de Hildebrand (1967), reportada para gorilas en el estudio de marchas simétricas para primates. Él reporta que sólo hubo marchas de trote en el caso de los gorilas y una pequeña parte del área cae en trote corriendo, las marchas estudiadas no caen dentro de ese rango, como antes se mencionó.

Aunque se marca como distintiva el tipo de marcha al caminar de secuencia diagonal de emparejamiento diagonal (SDED) que emplean la mayoría de los primates cuadrúpedos, a diferencia de la mayoría de los mamíferos que emplean marchas de secuencia lateral (SL) al caminar (Cartmill & Lemelin 2007), se han reportado la utilización de la SL al caminar en primates (Prost, 1965; Hildebrand, 1967; Vilensky, 1989; Shapiro & Raichlen, 2005) y se le han dado diferentes explicaciones, primeramente Hildebrand (1967) reporta que la secuencia lateral en la caminata se da en macacos en la etapa de la infancia, empleando ambas secuencias y cuando son adultos despliegan la marcha en SDED. Por otro lado Vilensky y Larson (1989) mencionan que esta secuencia lateral no es poco común en los primates adultos y el hecho de que la presenten tiene que ver con una flexibilidad de comportamiento en la selección de la marcha, relacionado con un control cerebral más directo de los primates, en comparación con otros mamíferos. Por último Shapiro y Raichlen (2005) reportan la utilización de la secuencia lateral emparejamiento diagonal (SLED) en papiones y señalan similitudes en las características de la marcha entre la SDED y la SLED, y que al parecer no hay una única ventaja de la marcha de SDED en primates con respecto a la SLED, proponiendo que de hecho hubiera una posible mejoría de la marcha con la SLED sobre SDED con respecto a la estabilidad, por lo tanto poniendo en duda que la marcha en SDED hubiera evolucionado específicamente para proveer estabilidad en las ramas estrechas durante el apoyo de los segmentos anteriores, hipótesis propuesta por Cartmill y Lemelin (2007). Por último sugieren que posiblemente la SLED sea una marcha más frecuente de lo que se sabe en primates en un ambiente natural, pero son necesarios más estudios al respecto.

En el caso de grandes simios específicamente se ha reportado el uso de SDED y trote al caminar (D'Août et al. 2004; Vilensky & Larson 1989; Hildebrand 1967), donde dos de los ciclos estudiados (CPT y TR) encajan en la clasificación de trote de Hildebrand (1965), y sólo el ciclo CP queda afuera de él, en la periferia del rango de trote del lado de la SLED (Figura 39). Aunque esta secuencia no ha sido reportada para grandes simios, mucho menos para los gorilas, no representa una anomalía sino más bien hace evidente la necesidad de mayores estudios con respecto a este tema en grandes simios, tanto en animales en cautiverio como en libertad, para poder tener claro si esta secuencia de marcha es atípica o no y bajo qué circunstancias ocurren para poder entender mejor este fenómeno.

En la discusión acerca de la ventaja evolutiva que confiera la SDED contra la SLED de los primates Cartmill *et al* (2007) mencionan las diferencias entre estas dos secuencias en cuanto a los porcentajes de tiempo del ciclo de marcha empleado en cada tipo de apoyo en donde hacen notar que en la SDED se emplea la tercera parte del tiempo en apoyo triple a diferencia de la SLED donde es el 45% del tiempo en este tipo de apoyo, en ambas secuencias hay apoyo doble diagonal y unilateral (Figura 1 en Cartmill *et al.*, 2007). Hay diferencia con lo encontrado en el ciclos de marcha simétricos estudiados, porque en ninguno de los tres ciclos de marcha hay apoyo doble unilateral, en los tres hay apoyo cuádruple que no es mencionado por los autores, el apoyo triple siempre es menor a la tercera parte del tiempo y a medida que aumenta la sincronización de los segmentos el apoyo triple disminuye aumentando los apoyos dobles y/o cuádruples (diagramas de tipos de apoyo, Figuras 25, 29 y 33).

Los primates hacen el cambio de caminar a galopar a frecuencias de ciclos de marcha bajos, comparados con otros mamíferos de masa corporal similar (Vilensky 1989; D'Août *et al.* 2004), concordando esto con lo encontrado en los cuatro ciclos de marcha estudiados, en el ciclo CR, donde Batú galopa, se realizaron los análisis acordes a ciclos de marcha asimétricos para tener una idea de cómo se da esta marcha, en donde se puede notar en las primeras dos gráficas que cae en la descripción subjetiva de velocidad entre media y lenta, el paso anterior es entre medio y largo, mientras el paso del pie posterior es largo, pero en la última grafica se puede notar que cae dentro de las marchas que no tienen periodo de suspensión, algo que se había notado desde el diagrama del ciclo de marcha CR y de tipos de apoyo (Figura 37 y 38) donde pasa el 50% del ciclo de marcha en un solo apoyo pero sin ningún periodo de suspensión. Es decir no hay periodo donde todos los segmentos estén en fase de oscilación, siempre hay un apoyo de al menos un segmento, esta marcha es común entre animales de ganado y en marchas de galopes lentos según Hildebrand (1977), aunque por las gráficas anteriores se puede notar que no es del todo una marcha lenta la realizada por Bantú, concuerda con el hecho de que en los primates se prefieren ciclos de marcha largos con bajas frecuencias de ciclos de marcha y pasos largos (Demes *et al.*, 1990; Larson, 1998).

En las gráficas de los ángulos de las uniones articulares agrupadas por segmentos superiores de cada ciclo de marcha (Figuras 56, 69, 84 y 97), se observa que los rangos angulares de los codos y muñecas son más pequeños y menos variables (CV en tabla 4) en el

ciclo de marcha CPT con respecto a los otros ciclos. Además de que la amplitud angular de los hombros es menor en los ciclos CPT y TR, notándose una separación de las curvas de los hombros con las curvas de desplazamiento de los codos y muñecas, las curvas de los hombros quedan en la parte inferior de la gráfica, mostrando una reducción en la amplitud de los ángulos y el desplazamiento de otros ángulos quedan en la parte superior de la gráfica. Se puede ver en la gráfica de TR (Figura 84) pero está más acentuado y es más notorio en la gráfica del ciclo CPT (Figura 69), esto quiere decir que conforme hay una sincronización de los segmentos diagonalmente opuestos, es decir hay un trote, el movimiento de flexión y extensión de las articulaciones es dentro de un rango menor y más uniforme conforme el trote es más perfecto acercándose el valor de diagonalidad a 50% de la gráfica de la marcha de Hildebrand (1965). El hecho de que las curvas del desplazamiento por las líneas de los ángulos sean suaves sin grandes picos y valles nos pueden decir que el movimiento de flexión y extensión de las uniones articulares es suave y homogéneo cuando hay un trote perfecto o sincronización perfecta de los segmentos que cuando se está simplemente caminando o galopando, donde el movimiento es más heterogéneo. Este fenómeno no se observa con las extremidades inferiores, por lo que el movimiento de las articulaciones inferiores es más parecido en los cuatro ciclos de marcha. De manera adicional con respecto a los ángulos de los codos y muñecas en general se nota, en el CV de la tabla 4, que éstos son menos variables en todos los ciclos de marcha que en los ángulos de las uniones articulares.

En el primer segmento de gráficas de resultados, una gráfica por unión articular, lado y ciclo de marcha, se puede notar que en la mayoría de las gráficas exceptuando en el par de hombro derecho e izquierdo del ciclo CR. Cuando hay un pico de un lado de la unión articular, en el lado opuesto hay un valle, esto significa que cuando en un lado pasa de una extensión a una flexión el lado opuesto pasa de una flexión a una extensión, por lo que están haciendo movimientos de extensión y flexión opuestos a los lados de cada unión articular. Excepto con los hombros del ciclo CR donde se observa que hay el mismo patrón, este patrón es más evidente en la gráfica del hombro izquierdo comparando los cuatro ciclos de marcha (Figura 112) en el que las curvas de los ciclos CP, CPT y TR tienen un patrón similar a diferencia del ciclo CR, que está haciendo lo opuesto. Coincide con el mismo patrón de la gráfica anterior de hombro derecho en los cuatro ciclos de marcha (Figura 99). Esta información se comprueba en la tabla 5 donde hay un coeficiente de correlación negativo en

el hombro izquierdo para los ciclos CPT-CR y CR-TR por lo que cuando uno está en tendencia positiva el otro estará en tendencia negativa, lo que significa que se están flexionando y extendiendo los dos hombros simultáneamente durante el ciclo de marcha CR, esto se puede deber a que en el galope el par de segmentos anteriores funcionan como pareja en el tiempo, aunque pueden estar desfasados, no se desfasan de la manera como ocurre en la marcha simétrica. Este fenómeno no ocurre con las extremidades inferiores por lo que las uniones articulares de la parte inferior del cuerpo se mueven de manera similar en los cuatro ciclos de marcha.

En el siguiente bloque de gráficas, donde se comparan los ángulos de una unión articular y lado en los cuatro ciclos de marcha, se puede ver que la amplitud de los ángulos de las articulaciones de hombro y cadera (Figuras 99, 100, 105 y 106) son más parecidas entre los ciclos CP y CR por una parte. Estando las curvas en la parte más superior de la gráfica que los ciclos TR y CPT en que están más abajo. Significa que estos ciclos tienen una amplitud de la unión articular menor con respecto a los ciclos CP y CR, por lo que la amplitud de los ángulos de cadera y hombro son más parecido en ciclos que están dentro del rango de trote que entre los que no lo están sin importar si es una marcha simétrica o no. Por otra parte comparando las gráficas de cadera, rodilla y tobillo (figuras 105-110) con las reportadas para bonobos (D'Août et al. 2002) el rango angular de la cadera y de la rodilla son más amplios en Bantú, es decir, las curvas están recorridas superiormente de la gráfica y en el tobillo aunque el rango es más parecido es mucho más amplio en el analizado en el gorila, se podría decir que el movimiento es similar en ambas especies pero con una amplitud mayor de ángulos en el gorila.

En las gráficas donde se hace la comparación de ángulos de uniones articulares y lado entre todos los ciclos de marcha pero sólo en el transcurso de la fase de apoyo, se puede ver que las trayectorias de los ángulos de caderas y hombros (Figuras 111, 112, 117 y 118) son similares en los cuatro ciclos, la diferencia radica, en lo anterior mencionado, de la amplitud de rangos donde la amplitud es mayor en los ciclos CP y CR que en los de TR y CPT. Además en las gráficas de los cuatro ciclos hay una tendencia de iniciar la FA con una mayor amplitud del ángulo, el contacto inicial, que cuando se termina la FA, justo antes de levantar el pie. En el caso de lo reportado en bonobos en el ángulo de la cadera, ocurre lo contrario termina la FA con un ángulo más amplio que cuando inicia (D'Août et al. 2002). El hecho de que no

haya tendencias contrarias en las cuatro gráficas entre los ciclos es porque se está viendo cómo se realiza el mismo movimiento en los cuatro ciclos por lo que las diferencias radican solamente en las amplitudes y rangos de movimiento.

Con respecto a los ángulos de los codos (Figuras 113 y 114) no se nota esta uniformidad en la tendencia como en las gráficas anteriores pero lo que sí es notorio es que el rango de movimiento es muy cercano a 180° , es decir que los codos están la mayor parte del tiempo de apoyo, extendidos, realizando flexiones pequeñas. El ciclo que realiza flexiones y extensiones mayores y por lo tanto tiene un rango mayor de ángulo es el ciclo de galope CR. Además de que la extensión del codo para el inicio y final de la FA es casi igual en todos los ciclos excepto en el hombro derecho en el ciclo CR. Con respecto a los ángulos de las rodillas (Figuras 119 y 120) hay esta misma tendencia de que la trayectoria de los ángulos es cercana a los 180° , es decir estar extendida la mayor parte del tiempo de la FA, pero no tanto como en los codos, habiendo flexiones y extensiones mayores que en los codos, adicionalmente las rodillas inician la FA más extendidas que cuando está por levantarse el pie en los tres ciclos (CP, CPT y CR) en cambio ocurre lo contrario para el ciclo TR que terminan más extendidas ambas rodillas, en la FA que al iniciarla. La amplitud de las extensiones y flexiones de rodillas en los cuatros ciclos es similar. Estos datos cinemáticos comprueban lo observado cualitativamente de que Bantú inicia y termina la FA con los codos y rodillas extendidas, además de coincidir con lo observado para primates de iniciar el contacto del suelo en la marcha simétrica con uniones articulares anteriores y posteriores más extendidas que otros mamíferos (Larson, 1998). Para ser más precisos la amplitud de los ángulos al inicio de la FA, los codos y las rodilla de Bantú en el ciclo CP siempre son mayores que lo reportado por Larney & Larson (2004), de 121.93° a 144.53° para diferentes especies de primates, monos antropoideos y prosimios, aunque en los ciclos CPT y TR a veces es mayor o menor, sin considerar el ciclo CR porque es una marcha asimétrica. De igual manera en cuanto a la amplitud de las articulaciones de codo y rodilla al inicio y final de la FA la tendencia observada en los ciclos de marcha de Bantú es consistente con lo reportado por ellos (Larney & Larson, 2004).

En las últimas gráficas de los ángulos (Θ) de hombros y caderas con velocidad (w) y aceleración (α) angular (figuras 123-142), cuando la trayectoria del ángulo (Θ) va de una flexión a una extensión, es decir se forma un valle, la aceleración formara una curvatura

positiva de extensión y viceversa, cuando hay un pico en la trayectoria angular, el ángulo va de una extensión a una flexión, la aceleración angular formara una curvatura negativa de flexión a diferencia de la velocidad angular que cuando hay una tendencia positiva angular de igual forma la velocidad angular, del mismo modo para el caso contrario (Bartlett, 2007), además la aceleración angular se debe a una modificación en la intensidad de la contracción muscular, entonces aclarado este punto, en las gráficas aunque se pueda ver una tendencia angular general que forma grandes picos y valles en este transcurso general hay pequeños picos y valles también que a su vez provocan un mayor número de picos y valles en la velocidad y aceleración angular más acentuados que los de Θ , de esta manera se puede observar que hay mayor número de estos picos de w y α en los ciclos CP y CPT que en los ciclos CR y TR, esto nos puede hablar de que como en estos dos últimos ciclos el movimiento es más rápido, porque los ciclos duran menos, que en CP y CPT el movimiento se puede ver más limpio sin pequeñas flexiones y extensiones en la tendencia general grandes de extender y flexionar, aunque estos pequeños picos nos pueden hablar también de errores de captura, ya que los datos no tienen ningún tratamiento de suavización de curvas, estos errores están implícitos en el método que permite tener un acercamiento al análisis del movimiento pero que de ninguna manera puede ser totalmente exacto, los errores pueden ir desde la calidad del video, hasta el software utilizado en la captura de puntos y la localización de estos puntos, aunque se toman precauciones necesarias para disminuir este error.

Se observa que las aceleraciones son más grandes en magnitud, positivas y negativas, en los ciclos CR y TR debido a que las velocidades son de una magnitud mayor que en los ciclo CP y CPT, esto es porque el cambio del valor angular ocurre en un periodo más corto de tiempo, es decir los cambios de Θ están ocurriendo más rápido, frenando y acelerando, en los ciclos TR y CR que en CP y CPT, esto concuerda con el hecho de cada ciclo de marcha se realiza en un menor tiempo en el siguiente orden de mayor a menor CP, CPT, TR y CR. Además en las gráficas de velocidad y aceleración angular que junta las cuatro uniones articulares de cada ciclo se notó que una sincronización de aceleración entre los ángulos de HD-CI y HI-CD, es decir se aumenta y disminuye la velocidad angular más o menos al mismo tiempo, en los tres ciclos: CP, CPT y TR, a diferencia del ciclo CR donde no se observa esta sincronización de las aceleraciones angulares, que se puede deber a que este ciclo de marcha es asimétrico y las extremidades que funcionan como parejas en el tiempo son las dos

anteriores y posteriores, aunque las más desfasadas son las posteriores y se puede notar en las curvas de desplazamiento de los ángulos de las caderas.

De acuerdo con todo lo anterior podemos ver que hay similitud en los desplazamientos angulares de las articulaciones entre los ciclos CPT y TR porque en ambos se está trotando al caminar y esta sincronización hace que la amplitud de los ángulos de hombros y codos se reduzca en comparación con los ciclos CP y CR.

5.2 CONCLUSIONES

Este análisis de la marcha cuadrúpeda en un gorila es coincidente con lo observado en la marcha en primates que distingue a este orden de otros, pero es muy notorio que hay poca información cinemática de la marcha en especies de grandes simios con la que se pueda contrastar lo encontrado en este estudio y también en general con otros primates, muchos de los estudios cinemáticos de la marcha están centrados en la marcha bípeda en diferentes especies y entre ellos chimpancés y bonobos, los únicos estudios en gorilas acerca del particular nudilleo cuadrúpedo en gorilas son sobre presión manual (Matarazzo 2013; Wunderlich & Schaum 2007).

Algo muy importante y que se ha dejado de lado en los estudios de la marcha son los análisis espacio-temporales, que son sobre la secuencia de apoyos de la marcha y que no han dejado llegar a una conclusión definitiva sobre si la SDED es una marcha ventajosa adaptativamente en los primates y si es la más utilizada, de esta manera también saber con qué frecuencia y en qué condiciones se utilizan la SL ya sea de emparejamiento diagonal o lateral en primates adultos, determinando que tan atípico es este tipo de marcha, estos estudios más sencillos, comparados con los cinemáticos o cinéticos, son necesario y proveen información básica que hace que los estudios más complejos de análisis de movimiento puedan llegar a inferencias más profundas.

A pesar del debate tan importante acerca de si el nudilleo cuadrúpedo es una característica compartida con un ancestro común entre gorilas y chimpancés, por las implicaciones que hay en la evolución humana, los análisis se centran en la morfología y a partir de ella hacen inferencias de si el movimiento es parecido o no entre estos dos géneros, y muy pocos son los estudios sobre el análisis de la marcha cuadrúpeda y poder de esta manera tener la certeza de que tan diferente o no es el nudilleo cuadrúpedo y las implicaciones

morfológicas que esto pueda tener en estos géneros y poder abonar más información importante a este debate.

Más estudios sobre la marcha en especies de primates en cautiverio son necesarios para mejorar las técnicas y métodos de estudio, además de proporcionar bases teóricas para posteriormente estudiar a los primates en condiciones de libertad y poder comprobar los resultados antes obtenidos, en particular estudios en grandes simios son realmente necesarios.

La cinemática de los ciclos de la marcha nos permite observar la coordinación, ritmo, tempo y fluidez del movimiento, por lo que podemos ver los patrones que hay en la marcha y por lo tanto sí se continua con este tipo de investigaciones se podrá comparar estas características, de coordinación, ritmo, tempo y fluidez, en los diferentes tipos de locomoción de los primates y poder hacer inferencias más profundas con respecto a la biomecánica de los movimientos de los primates. Un ejemplo concreto de esto sería que sí se logra caracterizar la cinemática del nudilleo cuadrúpedo en gorilas y chimpancés se podrá saber sí es un movimiento similar o diferente que llevaría a inferir si éste rasgo evolucionó de manera independiente o no, teniendo implicaciones sustanciales en la evolución humana.

6 BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, P., Van Damme, R., Van Elsacker, L., & Duchêne, V., 2000. Spatio-temporal gait characteristics of the hind-limb cycles during voluntary bipedal and quadrupedal walking in bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 111 (4), pp 503-517.
- Ankel-Simons, Friderun, 2007. *Primate Anatomy: An Introduction*. San Diego, California. Academic Press. pp 747.
- Ashton, E.H., Oxnard, C.E., 1964. Locomotor patterns in primates. *Proceeding of the Zoological Society of London*, 142, 1–28.
- Bartlett, Roger, 2007. *Introduction to Sports Biomechanics: Analysing human movement Patterns*. New York. Routledge, pp 292.
- Blanchard, Mary L.; Crompton, Robin H., 2010. Field Study Methods for Primate Locomotor Ecology and Biomechanics. En: D'Août, Kristiaan; Vereecke, Evie E. eds. *Primate Locomotion: Linking field and laboratory research*. New York, Springer New York Dordrecht Heidelberg London, pp 364.
- Begun, D.R., 1992. Miocene fossil hominids and the chimp-human clade. *Science* 257, 1929e1933.
- Begun, D. R., 2010. Miocene Hominids and the Origins of the African Apes and Humans. *Annual Review of Anthropology*, 39(1), 67–84.
- Berillon, G., Daver, G., D'Août, K., Nicolas, G., Villetanet, B., Multon, F., ... Dubreuil, G., 2010. Bipedal versus Quadrupedal Hind Limb and Foot Kinematics in a Captive Sample of *Papio anubis*: Setup and Preliminary Results. *International Journal of Primatology*, 31(2), 159–180.
- Biewener, Andrew A., 2003. *Animal locomotion*. Oxford University Press, pp 296.
- Cartmill, M. & Lemelin, P., 2007. Primate Gaits and Primate Origins. In M. Ravosa J. & D. Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. Chicago, Illinois: Springer Science+Business Media, LLC, p. 864.
- Cartmill, M., Lemelin, P. & Schmitt, D., 2002. Support polygons and symmetrical gaits in mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(1), pp.401–420.
- Carlson, H., Halbertsma, J., and Zomlefer, M., 1979, Control of the trunk during walking in the cat, *Acta Physiologica. Scandinavica*. 105: 251–253.
- Chow, J.W. & Knudson, D. V., 2011. Use of deterministic models in sports and exercise biomechanics research. *Sports biomechanics / International Society of Biomechanics in Sports*, 10(3), pp.219–33.
- Comas, Juan, 1976. *Manual de Antropología Física*. Universidad Nacional Autónoma de México- Instituto de Investigaciones Antropológicas. México.
- Corrucini, RS. 1978. Comparative osteometrics of the hominoid wrist joint, with special reference to knuckle-walkin. *Journal of Human Evolution*, 7: 307-321.
- Corruccini, R. S., & McHenry, H. M., 2001. Knuckle-walking hominid ancestors. *Journal of Human Evolution*, 40(6), 507–11; discussion 513–20.
- Crompton, R. H., Sellers, W. I., & Thorpe, S. K. S., 2010. Arboreality, terrestriality and bipedalism. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365(1556), 3301–14.

- Crompton, R. H., Li, Y., Thorpe, S. K., Wang, W. J., Savage, R., Payne, R., 2003. The biomechanical evolution of erect bipedality. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 243, 115-126.
- Crompton, R. H., Vereecke, E. E., & Thorpe, S. K. S., 2008. Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. *Journal of Anatomy*, 212(4), 501–43.
- Courtine, G., Roy, R. R., Hodgson, J., McKay, H., Raven, J., Zhong, H., Edgerton, V. R., 2005. Kinematic and EMG determinants in quadrupedal locomotion of a non-human primate (Rhesus). *Journal of Neurophysiology*, 93(6), 3127–45.
- Dainton, M., & Macho, G. A., 1999. Did knuckle walking evolve twice? *Journal of Human Evolution*, 36(2), 171–94.
- Davis, Roy B. III; Ounpuu, Silvia; DeLuca, Peter A., 2008. Aanalysis of Gait. En: Peterson, Donald R., Bronzino, Joseph D. eds. Biomechanics, Principles and Applications. Boca Raton, Florida. Taylor & Francis Group, pp 5-1 - 5-13.
- D’Août, K., Aerts, P., De Clercq, D., De Meester, K., & Van Elsacker, L., 2002. Segment and joint angles of hind limb during bipedal and quadrupedal walking of the bonobo (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 119(1), 37–51.
- D’Août, K., Vereecke, E., Schoonaert, K., De Clercq, D., Van Elsacker, L., & Aerts, P. , 2004. Locomotion in bonobos (*Pan paniscus*): differences and similarities between bipedal and quadrupedal terrestrial walking, and a comparison with other locomotor modes. *Journal of Anatomy*, 204(5), 353–61.
- D’Août, K., Vereecke, E.E. & Tuttle, R.H., 2010. *Primate Locomotion Linking Field and Laboratory Research*.
- Demes, B., Jungers, W.L., Nieschalk, U., 1990. Size- and speed related aspects of quadrupedal walking in slender and slow lorises. In: Jouffroy, F.K., Stack, M.H., Niemitz, C. (Eds.), Gravity, Posture and Locomotion in Pri- mates. II Sedicesimo, Firenze, pp. 175e197.
- Demes, B., 2011. Three-dimensional kinematics of capuchin monkey bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(1), 147–55.
- Doran DM, 1993. Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: The influence of morphology on locomotion. *American Journal of Physical Anthropology* 91:83–98.
- Doran DM, 1997. Ontogeny of locomotion in mountain gorillas and chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 32:323–344.
- Duarte, M., Hanna, J., Sanches, E., Liu, Q., & Fragaszy, D., 2012. Kinematics of bipedal locomotion while carrying a load in the arms in bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *Journal of Human Evolution*, 63(6), 851–8.
- Donskojy, D, Zatsiorski., 1998. Biomecánica de los ejercicios físicos: manual. Ráduga, pp 311.
- Espinosa Sánchez, Matilde, 1995. ANABIO. Manual de usuario. Dirección General de Servicios de Cómputo Académico, Universidad Nacional Autónoma de México. DF, México.
- Fleagle JG, Stern JT, Jungers WL, Susman RL, Vangor AK, Wells JP, 1981. Climbing: a biomechanical link with brachi- ation and bipedalism. *Symposia Zool. Soc. London* 48, 359–373.

- Fleagle J, Anapol FC, 1992. The indriid ischium and the hominid hip. *Journal of Human Evolution*, 22:285–305. 23.
- Fleagle, J. G. 1998. Primate adaptation and evolution. New York, NY: Elsevier.
- Franz, T. M., Demes, B., & Carlson, K. J., 2005. Gait mechanics of lemurid primates on terrestrial and arboreal substrates. *Journal of Human Evolution*, 48(2), 199–217.
- Fuentes, A., 2010. The new biological anthropology: bringing Washburn's new physical anthropology into 2010 and beyond--the 2008 AAPA luncheon lecture. *American journal of physical anthropology*, 143 Suppl , 2–12.
- Gebo, D. L. ,1992. Plantigrady and foot adaptation in African apes: Implications for hominid origins. *American Journal of Physical Anthropology* 89, 29-58.
- Gebo, D. L., 1996. Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 101(1), 55–92.
- Gebo, Daniel L., 2014. Primate Comparative Anatomy. Baltimore, Maryland. JHU Press, pp 208.
- Goldfinch, A. J., & Molnar, R. E., 1978. Gait transition in the brush-tail possum (*Trichosurus vulpecula*), Austral. Mamm. 4: 59–60.
- Gray, Henry; Standring, Susan, 2005. Gray's Anatomy: The Anatomical Basis of Clinical Practice. Elsevier Churchill Livingstone, pp 1627.
- Gruen, A., 1997. Fundamentals of videogrammetry — A review. *Human Movement Science*, 16(2-3), 155–187.
- Haile-Selassie, Y., 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412, 178–181.
- Harcourt-Smith, W.E.H., 2007. The Origins of Bipedal Locomotion. In H. Winfried & I. Tattersall, eds. *Handbook of Paleoanthropology Vol. 3*. Springer, pp. 1483–1518.
- Hay, J. G., 1993. The biomechanics of Sports Techniques. Edición 4. Prentice-Hall. pp 528.
- Hay, J. G., & Reid, J. G., 1988. Anatomy, mechanics and human motion. Englewood Cliff, NJ: Prentice-Hall.
- Hatze, H. (1974). The meaning of the term: "Biomechanics". *Journal of Biomechanics*, 7, 189-190.
- Hedrick, T.L., 2008. Software techniques for two- and three-dimensional kinematic measurements of biological and biomimetic systems. *Bioinspiration & biomimetics*, 3(3), p.034001.
- Hildebrand, M., 1965. Symmetrical Gaits of Horses. *Science (New York, N.Y.)*, 150(3697), pp.701–708.
- Hildebrand, M., 1967. Symmetrical gaits of primates. *American Journal of Physical Anthropology* 26, 119-130.
- Hildebrand, M., 1976. Analysis of tetrapod gaits: General considerations and symmetrical gaits, in: Neural Control of Locomotion, R. M. Herman, S. Grillner, P. S. G. Stein, and D. C. Stuart, eds., Plenum Press, New York, pp. 203–236.
- Hildebrand, M., 1977. Analysis of Asymmetrical Gaits. *Journal of Mammalogy*, 58(2), 131–156.
- Hildebrand, M., 1989. Gaits Quadrupedal of Vertebrates. , 39(11), pp.766–775.
- Hirasaki, E., Ogihara, N., Hamada, Y., Kumakura, H., & Nakatsukasa, M. (2004). Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques. *Journal of Human Evolution*, 46(6), 739–50.

- Howell, A. B. 1944. *Speed in Animals*, University of Chicago Press, Chicago.
- Hunt, K.D., Cant, J.G.H. & Rico, P., 1996. Standardized Descriptions of Primate Locomotor and Postural Modes. , 37(October), pp.363–387.
- Inouye, S. E., 1992. Ontogeny and allometry of African ape manual rays. *Journal of Human Evolution*, 23, 107–138.
- Inouye, S., 1994. Ontogeny of knuckle-walking hand postures in African apes. *Journal of Human Evolution*, 26:459–485.
- Inouye, S. E., & Shea, B. T., 2004. The implications of variation in knuckle-walking features for models of African hominoid locomotor evolution. *Journal of Anthropological Sciences*, 82(August), 67–88.
- Jurmain, Robert, Kilgore, Lynn, Trevathan, Wenda, Ciochon, Russell, 2010. Introduction to Physical Anthropology. *Cengage Learning*. Edición 12. Pp 448.
- Jurmain, Robert, Kilgore, Lynn, Trevathan, Wenda, Ciochon, Russell, 2012. Introduction to Physical Anthropology. *Cengage Learning*. Edición 13. Pp 624.
- Isler, K., 2002a. Characteristics of Vertical Climbing in African Apes. *Senckenbergiana Lathaea*, 82(1), 115–124.
- Isler, K., 2002b. Characteristics of vertical climbing in gibbons. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 11(S1), 49–52.
- Isler, K., 2005. 3D-kinematics of vertical climbing in hominoids. *American Journal of Physical Anthropology*, 126(1), 66–81.
- Iwamoto, M, Tomita, M, 1966. On the movement order of four limbs while walking and the body weight distribution to fore and hindlimbs with standing on all four limbs in monkeys, *J. Anthropol. Soc. Nippon* 74: 228–231.
- Kirtley, Christopher., 2006. *Clinical Gait Analysis: Theory and Practice*. Elsevier Health Sciences, Pp 316.
- Kivell, T. L., & Schmitt, D., 2009. Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(34), 14241–6.
- Knudson, Duane, 2007. *Fundamentals of Biomechanics*. Chica, California. Springer, pp 343.
- Knudson, D. V., & Morrison, C. S., 2002. *Qualitative analysis of human movement* (2nd ed.). Champaign, IL: Human Kinetics.
- Kovarovic, K, Andrews P, 2007. Bovid postcranial ecomorphological survey of the Laetoli paleoenvironment. *J Hum Evol* 52, 663– 680.
- Kramer, P., & Sylvester, A., 2009. Bipedal form and locomotor function: understanding the effects of size and shape on velocity and energetics. *PaleoAnthropology*, 238–251.
- Larney, E. & Larson, S.G., 2004. Compliant walking in primates: elbow and knee yield in primates compared to other mammals. *American journal of physical anthropology*, 125(1), pp.42–50.
- Larson, S. G., 1998. Unique aspects of quadrupedal locomotion in nonhuman primates, in: *Primate Locomotion: Recent Advances*, E. Strasser, J. Fleagle, A. Rosenberger, and H. McHenry, eds., Plenum Press, New York, pp. 157–173.
- Leakey MD, Hay RL, 1979. Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 278, 317–323.
- Lemelin, P., 1999. Morphological correlates of substrate use in didelphid marsupials: Implications for primate origins, *Journal of Zoology London*. 247: 165–175.

- Lemelin, P., Schmitt, D., and Cartmill, M., 1999. Gait patterns and interlimb coordination in woolly opossums: How did ancestral primates move?. *American Journal of Physical Anthropology* (Suppl. 28): 181–182.
- Lemelin, P., Schmitt, D., and Cartmill, M., 2002. The origins of diagonal sequence walking gaits in primates: An experimental test involving two didelphid marsupials. *American Journal of Physical Anthropology*. (Suppl. 34): 101.
- Lemelin, P., Schmitt, D., and Cartmill, M., 2003. Footfall patterns and interlimb coordination in opossums (Family Didelphidae): Evidence for the evolution of diagonal-sequence gaits in primates. *Journal of Zoology, London*. 260:423-429.
- Lemelin, P. & Schmitt, D., 2007. Origins of grasping and locomotor adaptations in primates: comparative and experimental approaches using an opossum model. In *Primate origins: Adaptations and evolution*. Chicago, Illinois. Springer Science+Business Media, LLC.
- Lovejoy, C. O., Simpson, S. W., White, T. D., Asfaw, B., & Suwa, G., 2009. Careful Climbing in the Miocene: The Forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and Humans Are Primitive. *Science*, 326(5949), 70–70, 70e1–70e8.
- Lovejoy, C. O., Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H., & White, T. D., 2009. The Great Divides: *Ardipithecus ramidus* Reveals the Postcrania of Our Last Common Ancestors with African Apes. *Science*, 326(5949), 73–73, 100–106.
- Muybridge, E. 1899. *Animals in motion*. Chapman and Hall, Ltd., London, 264 pp. (Republicado con cambios menores, 1957. L. S. Brown, ed., Dover Publ., New York.)
- Matarazzo, S., 2013. Manual pressure distribution patterns of knuckle-walking apes. *American journal of physical anthropology*, 50(May), pp.44–50.
- Milner, Clare. (2008). *Functional Anatomy for Sport and exercise*. Routledge. pp 160.
- Napier, J.R. & Napier, P.H., 1967. *A Handbook of Living Primates*. British Museum of Natural History Publication, London.
- Napier JR. 1964. The evolution of bipedal walking in the hominids. *Archives de Biologie (Liege)*, 75:673–708.
- Ogihara, N., Makishima, H., & Nakatsukasa, M., 2010. Three-dimensional musculoskeletal kinematics during bipedal locomotion in the Japanese macaque, reconstructed based on an anatomical model-matching method. *Journal of Human Evolution*, 58(3), 252–61.
- Pridmore, P. A., 1994. Locomotion in *Dromiciops australis* (Marsupialia: Microbiotheriidae), *Aust. J. Zool.* 42: 679–699.
- Payton, Carl J.; Bartlett, Roger M., 2008. *Biomechanical Evaluation of Movement in Sport and Exercise: The british association of sport and exercise sciences guidelines*. New York. Routledge, pp 218.
- Pridmore, P. A., 1992. Trunk movements during locomotion in the marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae), *Journal of Morphology*. 211: 137–146.
- Prost, J. H., 1965. The methodology of gait analysis and the gaits of monkeys. *American Journal Physical Anthropology* 23, 215-240.
- Prost J.H., 1980. Origin of bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 175–189.
- Polk, J. D., 2004. Influences of limb proportions and body size on locomotor kinematics in terrestrial primates and fossil hominins. *Journal of Human Evolution*, 47(4), 237–52.
- Remis M, 1995. Effects of body size and social context on the arboreal activities of lowland gorillas in the Central African Republic. *American Journal of Physical Anthropology* 97:413–433.

- Richmond, B. G., Begun, D. R., Strait, D. S., 2001. Origin of human bipedalism: the knuckle-walking hypothesis revisited. *Yearbook of Physical Anthropology*, 44, 70–105.
- Richmond, B. G., & Strait, D. S., 2001. Knuckle-walking hominid ancestor: a reply to Corruccini & McHenry. *Journal of Human Evolution*, 40(6), 513–520.
- Richmond, B. G., & Strait, D. S., 2000. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature*, 404(6776), 382–5.
- Ritter, D., 1995. Epaxial muscle function during locomotion in a lizard (*Varanus salvator*) and the proposal of a key innovation in the vertebrate axial musculoskeletal system. *Journal of Experimental Biology*. 198: 2477–2490.
- Rollinson, J., and Martin, R. D., 1981. Comparative aspects of primate locomotion, with special reference to arboreal cercopithecines. *Symposia of the Zoological Society of London*. 48: 377–427.
- Sarmiento, E. E., 1988. Anatomy of the hominoid wrist joint: its evolutionary and functional implications. *International Journal of Primatology*, 9:281-345.
- Sarmiento, E. E., 1994. Terrestrial traits in the hands and feet of gorillas. *Novitates*, 3091, 56 pp.
- Schmidt, M., 2005. Hind limb proportions and kinematics: are small primates different from other small mammals?. *The Journal of Experimental Biology*, 208(Pt 17), 3367–83.
- Schmitt, D., 1994. Forelimb mechanics as a function of substrate type during quadrupedalism in two anthropoid primates. *Journal of Human Evolution*, 26, 441–457.
- Schmitt, D., 1999. Compliant walking in primates. *Journal of Zoology* 248, 149e160.
- Schmitt, D., and Lemelin, P., 2002. Origins of primate locomotion: Gait mechanics of the woolly opossum, *American Journal of Physical Anthropology*. 118: 231–238.
- Schmitt, D., 2003. Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *Journal of Experimental Biology*, 206(9), pp.1437–1448.
- Schmitt, D., Larson, S.G., 1995. Heel contact as a function of substrate type and speed in primates. *American Journal of Physical Anthropology* 96, 39e50.
- Shapiro, L. J., & Raichlen, D. a., 2005. Lateral sequence walking in infant *Papio cynocephalus*: implications for the evolution of diagonal sequence walking in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 126(2), 205–13.
- Stern J.T.J., 1975. Before bipedality. *Yearb. Phys. Anthropol.* 19, 59–68.
- Sukhanov, V. B. 1974. General System of Symmetrical Locomotion of Terrestrial Vertebrates and Some Features of Movement of Lower Tetrapods. *Smithsonian Institution and National Science Foundation*, Washington, DC.
- Tomita, M., 1967. A study on the movement pattern of four limbs in walking. Observation and discussion on the two types of the movement order of four limbs seen in mammals while walking. *Journal of Anthropology Society Nippon*. 75: 126–146.
- Thorpe, S. K. S., Holder, R. L., & Crompton, R. H., 2007. Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science*, 316(5829), 1328–31.
- Tuttle, R. H., 1967. Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *American Journal of Physical Anthropology*, 26:171-206.
- Tuttle, R. H., 1969. Quantitative and functional studies on the hands of the Anthropoidea: I. The Hominoidea. *Journal of Morphology* 128, 309–363.
- Tuttle, RH, 1970. Postural, propulsive, and prehensile capabilities in the cheiridia of chimpanzees and other great apes. In: *The chimpanzee*, vol 2. Karger, Basel/New York, pp 167–253.

- Tuttle RH, Basmajian JV, Ishida H. 1975. Electromyography of the gluteus maximus muscle in Gorilla and the evolution of hominid bipedalism. In: Tuttle RH, editor. Primate functional morphology and evolution. The Hague: Mouton. p 253–269.
- Tuttle, R. H., Basmajian J.V., 1974. Electromyography of brachial muscles in *Pan gorilla* and hominoid evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 41:71–90.
- Tuttle R.H. 1981 - Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B Biological Sciences*, 292: 89-94.
- Tuttle RH, Velte MJ, Basmajian J. V., 1983. Electromyography of brachial muscles in *Pan troglodytes* and *Pongo pygmaeus*. *Am J Phys Anthropol* 61:75–83.
- Tuttle R, Watts DR, 1985. The positional behavior and adaptive complexes of Pan gorilla. In:Kondo S (ed) Primate morphophysiology, locomotor analysis and human bipedalism.University of Tokyo Press, Tokyo, pp261–288.
- Tuttle, R. H., 2010. Foreword. En Primate Locomotion Linking Field and Laboratory Research. D’Août, K., Vereecke, E., Tuttle, R. H..Springer. pp 364.
- Tuttle, R. H., 1988. What’s new in African paleoanthropology?. *Annual Review of Anthropology*. 17: 391-426.
- Vaughan, C., 2003. Theories of bipedal walking: an odyssey. *Journal of Biomechanics*, 36, 513–523.
- Vera, J. L., 2003. De primates, humanos y relaciones disciplinares. *Cuicuilco*, 10, 0–10.
- Vereecke, E., & D’Août, K., 2010. Introduction. Primate Locomotion: Toward a Synergy of Laboratory and Field Research. En Primate Locomotion Linking Field and Laboratory Research. D’Août, K., Vereecke, E., Tuttle, R. H..Springer. pp 364.
- Vereecke, E., & D’Août, K., Aerts, P., 2010. Studying Captive Ape Locomotion: Past, Present, and Future. En Primate Locomotion Linking Field and Laboratory Research. D’Août, K., Vereecke, E., Tuttle, R. H..Springer. pp 364.
- Vilensky, J.A., 1989. Primate Quadrupedalism: How and Why Does It Differ from That of Typical Quadrupeds? *Brain, Behavior and Evolution*, 34(6), pp.357–364.
- Vilensky, J. & Larson, S., 1989. Primate locomotion: utilization and control of symmetrical gaits. *Annual review of Anthropology*, 18, pp.17–35.
- Vereecke, E., D’Août, K., De Clercq, D., Van Elsacker, L., & Aerts, P., 2003. Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 120(4), 373–83.
- Vereecke, E. E., D’Août, K., & Aerts, P., 2006a. Locomotor versatility in the white-handed gibbon (*Hylobates lar*): a spatiotemporal analysis of the bipedal, tripodal, and quadrupedal gaits. *Journal of Human Evolution*, 50(5), 552–67.
- Vereecke, E. E., D’Août, K., & Aerts, P., 2006b. Speed modulation in hylobatid bipedalism: a kinematic analysis. *Journal of Human Evolution*, 51(5), 513–26.
- Ward, C.V., Leakey, M.G., Brown, B., Brown, F., Harris, J., Walker, A., 1999. South Turkwel: a new Pliocene hominid site in Kenya. *J. Hum. Evol.* 36, 69e95.
- Ward, C. V., 2007. 6 Postcranial and Locomotor Adaptations of Hominoids. In H. Winfried & I. Tattersall, eds. *Handbook of paleoanthropology Vol. 2*. Springer, pp. 1011–1030
- Washburn SL. 1967. Behavior and the origin of man. *Proc R Anthropol Inst* 3:21–27.
- White, T. D., 1990. Gait selection in the brushtail possum (*Trichosurus vulpecula*), the northern quoll (*Dasyurus hallucatus*), and the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *Journal of Mammalogy*, 71: 79–84.

- White, T. D., WoldeGabriel, G., Asfaw, B., Ambrose, S., Beyene, Y., Bernor, R. L., Boissarie, J. R., Haile-Selassie, Y., Hart, W. K., Hlusko, L. J., Howell, F. C., Kono, R. T., Lehmann, T., Louchart, A., Lovejoy, W., Renne, P. R., Saegusa, H., Vrba, E. S., Wesselman, Hank, Suwa, G., 2006. Asa Issie, Aramis and the origin of Australopithecus. *Nature*, 440, 883-889.
- Williams, S. a., 2010. Morphological integration and the evolution of knuckle-walking. *Journal of Human Evolution*, 58(5), 432–40.
- Wunderlich, R.E. & Schaum, J.C., 2007. Kinematics of bipedalism in Propithecus verreauxi. *Journal of Zoology*, 272(2), pp.165–175.
- Wunderlich, R.E. & Jungers, W.L., 2009. Manual digital pressures during knuckle-walking in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American journal of physical anthropology*, 139(3), pp.394–403.