

AZ EMBERI LÁB EVOLÚCIÓJA

Józsa László

Országos Traumatológiai Intézet, Morfológiai Osztály, Budapest

Józsa, L.: The evolution of the human foot. This paper reviews a number of recent advances in understanding the evolution of the human foot. The foot has gradually changed from the grasping and clinging organ of early Eocene and Miocene primate ancestors to the specialised weight bearing structure of modern man. Recent studies have indicated that postcranial remains commensurate with the requirements of bipedal plantigrad locomotion may have been present as far back as 3 million years ago in the forerunners of Homo Sapiens known as the australopithecinae and H. habilis. Subsequent modifications appear to be refinements to increase the efficiency of weight transmission in habitual bipedalism.

The changes the human foot undergo during its development are described. When compared with the feet of our closest living relatives (the African apes), the human foot characterised by three major evolutionary specializations: (1) the longitudinal and transversal arches, (2) the parallel first and second metatarsals and (3) the calcaneal and plantar padding.

Keywords: Foot; Hominids; Apes.

Bevezetés

Az agy rendkívüli fejlettsége, a hangképző szervrendszer struktúrája és funkciója mellett az alsó végtag, és különösen a láb felépítése alkotják azt a triádot, ami az embert anatómiailag elkülöníti a többi emlőstől [1]*. Az ember bipedál állása, valamint a bipedál és a plantigrad helyzetváltoztatás azt eredményezték, hogy a mellső végtag felszabadult a quadripedál járásban betöltött funkciója alól, és lehetővé vált a kéz (és felső végtag) állandó, egyéb célú használata (Aiello 1994, Susman 1994). A kézzel történő manipuláció jelentősen megnövelte az afferens idegimpulzusokat, ami viszont az agy további fejlődését indukálta (Józsa et al. 1993, Matthews 1977, Sathian és Devanandan 1983, Stillwell 1957). A láb strukturális és funkcionális átalakulása ilyen indirekt módon segítette az idegrendszer fejlődését és a Homo sapiens kezének és kézhasználatának kialakulását.

Az emberi láb evolúciójának tanulmányozására három egymástól eltérő, de egymást jól kiegészítő módszert használtunk: (1) az embriológiai, (2) a paleontológiai, és (3) az összehasonlító anatómiai és kineológiai eljárásokat.

Ezek közül a paleontológiai megfigyelések a legfontosabbak, mert direkt bizonyítékait nyújtják az evolúció során bekövetkező morfológiai változásoknak. Figyelembe kell vennünk azonban, hogy őslénytani leletek gyakran hiányosak és/vagy töredékesek, számos faj postcraniális vázát nem, vagy csak igen hiányosan ismerjük. Az osteológiai megfigyelések

* A szögletes zárójelben szereplő számok a jegyzetekre utalnak. Az irodalmi hivatkozásokat a szerző nevével és évszámmal jelöltem.

lehetőséget adnak az izmok, inak, szalagok egyéb locomotor struktúrák szerveződésének megismerésére, ez azonban még nem jelenti a szerkezet adta funkció teljes feltárását. A palentológiai elemzés jó alapot ad az élő egyedek összehasonlító anatómiai és funkcionális vizsgálatához. A komparatív módszer hátránya, hogy a mai primáták és az ember élettére jelentősen eltér, továbbá, hogy a fajok nagy variációja, a Hominidák folyamatos fejlődése alig teszi lehetővé a harmad- és negyedkori viszonyok rekonstrukcióját [2].

Az embriológiai megfigyelések jelentősége visszaesett, amióta rájöttek, hogy az egyedfejlődés nem rekapitulálja az evolúciót. A humán embrió fejlődése során semmi jele nincsen annak, hogy az öregujj valaha is mozgatható, opponálható lett volna (Crelin 1983). Az viszont kiderült az embriológiai vizsgálatokból, hogy az egyedfejlődésben igen korán (emberben a 6. héten) elkülönül a plantigrád járású fajok lábfejlődése az ujjakon járó fajokétól.

A plantigrád járás nem emberi sajátosság [3]. A mezozoikum végén, a Kréta-korban 100-60 millió éve alakultak ki az első apró emlősök, amelyeknek számos leszármazottja ma is él. Főként a cickányok, egyes mókusfélék, a menyétfélék és a különböző medve-fajok (kihalt és élő fajok egyaránt) plantigrád járásúak. Az emberi láb evolúciójának megértéséhez szükséges röviden áttekinteni a Primáták fejlődésmenetét, lábuk és járásuk sajátosságait [4].

Az ősprimáták lába

A Kréta és Paleocén időszak határán, körülbelül 70 millió éve alakult ki a Plesiadapis, amelyet ma a főemlősök ősenek tekintenek [5]. A Plesiadapis körülbelül patkány nagyságú volt, talpa és ujjai a talajt érinthették, de semmi jele annak, hogy a pollex vagy hallux opponálható vagy legalábbis szabadon mozgó lett volna (Simons 1972). Egyébként a Plesiadapis csontváza igen sok hasonlóságot mutatott a ma élő mókusokéhoz, de csontjai vaskosabbak és nehezebbek voltak. Ma még vitatott, hogy a Plesiadapis talaj- vagy fánlakó volt-e. Az elülső végtagok erős flexiója arra utal, hogy az állat ugrálva-szökdelve közlekedhetett az ágak között.

Az első főemlős, amely habitusában is hasonlított a ma élő majmokhoz, az eocén idején (36-52 millió év) kialakult Notharctus volt. Ez az állat mind nagyságában, mind locomotiójában hasonló lehetett a mai lemurokhoz. A vázmaradványok azt mutatják, hogy ez a kistermetű faj fánlakó volt, mind a pollex mind a hallux divergált, ezáltal alkalmassá váltak a kapaszkodásra. Az I. metatarsus szabadon mozgott és valószínűleg szembefordulhatott a hosszú ujjakkal [6]. A Notharctusnak jól fejlett talusa és calcanea volt, és ujjperc maradványai arra utalnak, hogy inkább körmöket, semmint karmokat viselt (Simons 1972). Az eocén idején kialakult főemlősök valamennyien erdőlakók, mind mellső, mind hátsó végtagjaik az ágakon való kapaszkodáshoz, futáshoz, ugráshoz alkalmazkodtak (Laitman és Jaffe 1982). Az eocénkori Primáták főként rovarévők lehettek (Clemens 1974, McKenna 1966). A vázmaradványok arra utalnak, hogy az eocénben számos egyéb változás is bekövetkezett. A szagló-apparátus jelentősen redukálódott, nemcsak az orr, hanem ezzel együtt a szaglómező és szaglókéreg nagysága is csökkent. Az orr megkisebbedésével a szemek közelebb kerültek, és a korábbi különálló látómezők integrációjával kialakult a precíz térbeli látás. Az eocénből két főemlős családot ismerünk, az Adapidák, és az Omomydák családját, amelyek Észak-Amerikában és Euráziában éltek. Feltűnő, hogy eocénkori főemlősmaradvány Dél-Amerika területén nem került elő (Conroy és Rose 1983). Az eocénben változott meg a főemlősök helyváltoztató mozgása. A paleocén Primáták mókusszerű ugró-szökellő mozgását felváltotta a függeszkedő és kapaszkodó mozgásforma.

A vertikális mászást, függeszkedést lehetővé tette a hátsó végtagok izomzatának ereje, a hátsó végtagok igen nagy amplitúdójú flexiója és extenziója. A femur-fej inkább cilindrikus, semmint szférikus, a patella a femur síkja elé került, a tibia jelentősen megerősödött [7], a csípőlapát hosszú és széles, az ülőcsont rövid (Napier és Walker 1967). A calcaneus distal felé megnyúlt alsó része túlért a talocalcanealis ízület vonalán, a calcaneocuboïdalis ízfelszín a láb hossz tengelyére merőlegessé vált, és ezzel csukló-izületszerű ízesülés jött létre. Mindezek a láb biomechanikájának változását eredményezték: a teherkar megnövekedett az erőkárhoz képest. Az eurázsiai genusok (*Adapis*, *Leptadapis*) sarokcsontjának tuberositása megnyúlt, ami azt jelenti, hogy a *triceps surae* izomzatuk hosszabb erőkarral működött, mint az észak-amerikai genusokban (*Pelycodus*, *Notharctus*). A talus-nyak megnyúlt, a halluxhoz képest medializálódott, ezáltal calcaneus és talus tengelye keresztezi egymást. A medialis os cuneiforme magasabban helyezkedett el, mint a cuboideum. A cuneiforme medialis és az I. metatarsus helyzete és alakja a hallux oppozíciós készségét, a *musculus peroneus longus* fejlett tapadási zónája pedig az öregujj nagy forgóerejét bizonyítja (Conroy és Rose 1983, Szalay és Decker 1974).

Az oligocén időszakban (35-25 millió év) alakultak ki a fejlettebb Primáták, a majmok, emberszabásúak és az ember közös ősei. Ezeknek vázmaradványait már a századelőn feltárták, de postcranialis csontanyag csak az 1960-as években került elő (Conroy 1976a, 1976b, Fleagle et al. 1975). A fayumi leletek között két fejlettebb főemlős családot, a Parapithecidae (*Apidium*, *Parapithecus*) és a Pliopithecidae (*Aegyptopithecus*, *Propliopithecus*) különítették el. Jóllehet ezeknek a filogenetikus viszonya erősen vitatott (Simons 1972, Szalay és Delson 1979), abban azonban egyetértés van, hogy a Pliopithecusok a közös ősei az óvilági majmoknak, az emberszabásúaknak és embernek (Fleagle és Kay 1983). A továbbiakban bennünket a Pliopithecusok érdekelnek, csak ezekkel foglalkozunk [8]. A *Propliopithecus* leletek szegényesebbek (mint a *Parapithecus* leletek), mindössze egy tibia distalis véget és négy incomplet calcaneust írtak le. *Aegyptopithecus* tarsaliak közül egyetlen I. metatarsus és egy talus került elő (Conroy 1976a, 1983). Ezek a lábcsontok sokkal inkább hasonlítanak a miocénben élt *Pliopithecus vindobonensis*éhez, semmint az élő főemlősökéhez. A talus-fej széles, a fej görbületének sugara hosszú.

A calcaneus tuberculumba kicsiny és mélye helyezkedik el. A szegényes maradványokból arra következtettek, hogy a *Propliopithecusok* az arborealis quadripedal járáshoz és függeszkedéshez alkalmazkodtak (Fleagle et al. 1975). Mind a *Propliopithecus*, mind az *Aegyptopithecus* tarsaliak a miocénkori kelet-afrikai Hominida leletekkel mutatnak nagyfokú rokonságot.

A miocénben számos főemlős-faj élt mind Euráziában, Afrikában, mind pedig Dél-Amerikában a jelenkor előtt 24-5 millió évvel. Témánk szempontjából a *Dryopithecusok*, a *Pliopithecusok* és a *Sivapithecusok* postcranialis vázanyaga jelentős, ezért a többi főemlős-családdal nem foglalkozunk. A *Dryopithecusok* családjából a *Proconsul africanus*, a *P. major* és a *P. nyanzae* végtagjainak hossza körülbelül olyan lehetett mint a törzs hosszúsága (Napier és Davis 1959, Walker és Pickford 1983). A *Proconsul* fajokban a lábó hossza viszonylag nagy a láb hosszához képest, a tarsaliak keskenyek, a talotibialis és talofibularis szalagok robusztusak, ami a felső ugróizület mediolateralis stabilitásának jele. A talocruralis ízület igen hasonló az erdőlakó majmokéhoz. A talus-fej ízületi felszínének mérete és alakja arra enged következtetni, hogy a plantar- és dorsalflexio terjedelme csekély volt (Lewis 1980a). A subtalaris ízület formája és méretei közepesfokú inverziós-everziós mozgást tettek lehetővé. A *Proconsul* lábcsontjainak és ízületeinek szerkezete olyan, hogy lehetővé tette mind a függeszkedő, mászó, mind a quadripedal járó mozgást. Lényegében a recens emberszabásúak

lábának valamennyi sajátossága felfedezhető a Proconsul lábán. A Pliopithecusok (*Dendropithecus macinnesi*, *Pliopithecus vindobonensis*) számos végtagcsont maradványa azt mutatja, hogy azok mind alakilag, mind méreteikben lényegében hasonlóak a Proconsul fajok lábcsontjaihoz (Andrews és Simons 1977, Andrews és Groves 1975, Fleagle és Kay 1983, Zapfe 1958) [9]. A Sivapithecusok a miocén közepe-utolsó harmada táján jelentek meg (Pilbeam 1979, Szalay és Delson 1979). Egyes Sivapithecus leletek az orangután lábcsontjaihoz hasonlóak (Andrews és Cronin 1982). A pakisztáni Chinji-Formation-ban talált cunei-forme laterale minden tekintetben megegyezik a csimpánzéval (Conroy és Rose 1983), míg a rudabányai Rudapithecus (*Dryopithecus hungaricus*) talusa méreteiben és alakjában a Proconsul africanus és a *P. nyanzae* ugrócsontok közé tehető. A felső ugróizületben mind a medio-lateralis, mind a dorsiflexiós mozgásterjedelem szűk lehetett, mivel a tibialis ízfelszín a talus oldalára is kiterjed (Begun 1994). A Potwarban (Pakisztán) talált Sivapithecus calceneus pedig méreteiben és alaku tulajdonságaiban a Pan troglodytesével mutat egyezést (Pilbeam et al. 1980) [10]. A miocén idején kezdődött az élettér megváltozása. A korábban kizárólagosan arborealis állatok egy része megváltoztatta életterét, fokozatosan arborealis-terrestrialis módra tért át. Ekkor alakult ki a quadripedal járásnak az a módja, amit talán az ujjhát járásnak [11] lehetne magyarázni. Ezek az élőlények képesek voltak mind az erdei függeszkedő, mind a földön való quadripedal helyváltoztatásra. Van olyan vélemény is, amely szerint egyes miocénkori fajok testtömege annyira megnövekedett, hogy kénytelenek voltak leszállni (legalább időlegesen) a fákról a talajra (Olson és Seidel 1983).

Az emberi láb

Morton (1935) három pontban foglalta össze azokat az alapvető változásokat, amelyek az arborealis majomláb terrestrialis emberi lábbá való átalakulását jellemzik.

1. A locomotor funkció a karokról és kezekről áttevődött a lábra és az alsó végtagokra.
2. A sarok leszállásával és talajérintésével megváltozott a láb teherviselő belső struktúrája.
3. A függeszkedés megszűntével az alsó végtag lett a testtartó szerv, amely a test emelését és fordítását is átvette.

A pliocénben (5-1,5 millió év) jelentek meg az Australopithecusok, amelyeknél először ismerhető fel a bipedál járás (Lovejoy et al. 1973, Lovejoy 1974). Az Australopithecus fajok (hímjeinek testmagassága 132-151 cm, a testtömegük 40-49 kg, míg a nőstényeké 105-124 cm és 29-31 kg között volt) szavannalakók voltak. Előbb Dél-Afrikában, majd Kelet-Afrikában (Hadar és Laetoli térségben) kerültek elő maradványaik és nyomuk. A Hadar régióban talált Australopithecus afarensis (AL, 288-1) fiatal nőstény csaknem teljes csontvázának korát 3 millió évre teszik [12]. A lábcsontok hiányoznak ugyan, de a lábszárcsontok, a térdizület, a femur nyak angulatioja, a combfej alakja és a medencecsont-töredékek egyértelműen bizonyították, hogy az állat a bipedál járáshoz alkalmazkodott. A Laetoli medencében talált Australopithecus lábnyomok azt mutatták, hogy teljes talpukra léptek, az öregujj szorosan záródott a többi lábujjhoz, és a lenyomatokon nyoma sincsen a lábboltozatnak (Leakey és Hay 1979) [13]. Az Australopithecus maradványokból arra lehet következtetni, hogy a humán vonalra jellemzően megváltoztak a láb belső arányai, valamint, hogy a láb megrövidült a lábszárhoz képest. Az Australopithecus talusa mind morfológiájában, mind elhelyezkedésében közelebb áll az emberhez, mint az emberszabásúakéhoz, jóllehet a fej nem helyezkedik el teljes terjedelmével a bokavillában. A másik, az emberszabásúakra emlékeztető eltérés, hogy a fibula rövid, a talocruralis ízület lateral felé nyitott, ami fokozott plantárflexiót tett

lehetővé (Stern és Susman 1983). A legfontosabb humán vonás, hogy az öregujj nem divergált a többtől, biztosan nem volt opponálható. Azzal, hogy a hallux helyzete és mozgathatósága megváltozott, az ujjbegy plantáris felszíne elérte a talajt, és kialakult a három-pontos alátámasztás [14]. Ez a fajta alátámasztás emberi sajátosság, és úgy látszik, akkor alakult ki, amikor a bipedál járásra és egyenes testtartásra áttértek a pliocénkori Australopithecusok (Kretzoi 1976).

A homo genus első, legősibb tagja a Homo habilis (Leakey et al. 1964), amely 1,9-2,4 millió évvel ezelőtt alakult ki (Hill et al. 1992). Előbb Olduvaiban találták meg a H. habilis maradványokat, összesen 8 koponyát (vagy részleteit) és 9 postcranialis vázrészletet. Ezek közül négy maradvány alsó végtag csontokat is tartalmazott [15]. Kelet-Afrika közeli vidékein még négy lelőhelyről (Koobi Fora, Omo West Turkana, Chemeron és a dél-afrikai Sterkfonteinből) kerültek elő H. habilis leletek. Ezek közül csak a Koobi Fora-i leletek tartalmaztak alsóvégtag csontokat, mégpedig két femur részletet (KNM-ER 1472 és 1481-A), valamint egy talust (KNM-ER 813) [16]. A leletek értékelése során kiderült, hogy nem is egy, hanem két fajról, az olduvai H. habilisről és a H. rudolfensisről van szó [17]. H. habilis leletek mind Olduvaiból, mind Koobi Fora-ból, a H. rudolfensis maradványok [18] csak ez utóbbi helyről kerültek elő. Mielőtt részletesen tárgyalnánk a H. habilis alsó végtagját, tekintsük át röviden a leleteket (1. táblázat).

1. táblázat. H. habilis leletek
Table 1. H. habilis finds

Lelőhely Site	Jelzés Code Number	Lelet Finds
Olduvai	OH 8	Valamennyi lábtőcsont és 5 metatarsus <i>Tarsals and 5 metatarsus</i> A sarokcsont kis darabja és a IV-V metatarsus distalis vége hiányos <i>Small fragments of calcaneus and distal end of the 4-5th metatarsus</i>
Olduvai	OH 35	Tibia, fibula distalis része, talus <i>Tibia, distal end of fibula, talus</i>
Olduvai	OH 62	Femur, tibia, fibula <i>Femur, tibia, fibula</i>
Olduvai	OH 10	Hallux ujjperc <i>Phalanx of great toe</i>
Koobi Fora	KNM-ER 1472	Femur <i>Femur</i>
Koobi Fora	KNM-ER 1481	Femur <i>Femur</i>
Koobi Fora	KNM-ER 813	Talus <i>Talus</i>

Az OH 8 jelzésű láb különös jelentőségű a H. habilis tartásának és járásának megítélésében. A talus tengelyállása ferde, a felső ugróízületi felület medial felé tekint. Ezek a mai ember-szabásúakra jellemző tulajdonságok. Az alsó ugróízületi felszín alakja és terjedelme jelentősen eltér mind az élő, mind a kihalt (*Proconsul africanus*, *P. maior*, *P. nyanzae*) emberszabásúakétól (Lewis 1980 a, b, c).

A calcaneus hátsó vége kiszélesedő, a lábtőcsontok elhelyezkedései és ízületei igen hasonlóak a mai emberéhez, és az OH 8-as lábon mind a medialis hosszanti, mind a harántboltozat megfigyelhető. A lábtőcsontok közötti szalagtapadási helyekből arra lehet következtetni, hogy a tarsaliak ízületei éppoly feszes ízületek lehettek, mint a H. Sapiensé. A calcaneonavicularis és cubonavicularis szalagnak fontos szerepe volt a hosszirányú boltozat kialakításában. A medialis cuneiforme megnyúlt, ezáltal az I. metatarsus bázisa distálisabban van, mint a többi lábközépcsonté, a tarsometatarsalis ízületek nem egy síkban helyezkednek el [19]. Az I. metatarsus ilyen helyzete eleve kizárja a hallux abductióját és oppositioját. az I. és II. metatarsus csaknem párhuzamos elhelyezkedésű, a közöttük lévő divergencia nem éri el a 10°-ot, szemben a csimpánz és gorilla lábával, ahol a divergencia 40-6°-os [20]. A tarsometatarsalis ízületek azt mutatják, hogy a H. habilis már nem használhatta fogásra, kapaszkodásra öregujját. A H. habilis lábán a metatarsusok is az emberével egyező, a Primátáktól eltérő tulajdonságot mutatnak. Az I. metatarsus megnyúlt, robosztusabbá vált, miközben a II. metatarsus rövidebb és gracilisabb lett, az V. metatarsus pedig ugyancsak robosztusabb, mint a korábbi emberősökben vagy a mai emberszabásúakban. Az első lábközépcsont dorsoplantaris rotációt, a fejecs külön laterális torziót mutat.

A többi lábközépcsont fejecse alig rotált, a metatarso-phalangealis ízületek síkja csaknem merőleges a láb tengelyére. Ezzel szemben a főemlősökben a lábközépcsontok valamennyien rotáltak, az I. mediolateralis a II-V. pedig lateromedialis irányban. Ez egyfelől azt eredményezi, hogy az I. és II-V. metatarsus fejecsek szembefordulnak, másfelől pedig a metatarso-phalangealis ízületek síkja lateral felé nyitott szöget képez a láb tengelyével. A metatarsaliák alakját és helyzetét tekintve az OH 8-as láb közelebb áll a H. sapienshez, mint bármely kihalt Hominidához (Olson és Seidel 1983). Az os cuboideum ízületi felszíne a recens emberszabásúakban domború, szemben az OH 8 és H. sapiensével, amelyekben a cuboideum calcaneocuboidealis ízfelszíne homorú [21]. Ennek megfelelően a calcaneus cuboidealis felszíne az emberszabásúakban homorú, az OH 8 és H. sapiens lábón lapos, vagy csekély domborulatot mutat (Lewis 1980b). Az emberszabásúakban a calcaneocuboidealis ízületben kiterjedt rotációs mozgások vannak. A H. habilis, a H. erectus és a H. sapiens lábán az ízületi felszínnek megváltozásán kívül a cuboideum expansiója is gátat vet a rotációs mozgásnak. Az OH 8 előlába még több emberi és még kevesebb hominoid vonást mutat, mint a lábtő. Az OH 8 lábán tett megfigyeléseket megerősítik ah OH 35 distalis lábszár részei és felső ugróizülete. A tibia distalis pereme előrefelé megnyúlt, ezzel beszűkült a láb dorsiflexió mozgás terjedelme, ami ugyancsak emberi jellegzetesség [22].

A láb és lábszár viszonya (lábhossz/tibiahossz x 100) a mai emberben 24,6-28,5 közötti, az OH 8 és OH 35 leleteken 27,0, illetve 25,0 a viszonyszám, és mind a H. habilis, mind a H. sapiens értékek szignifikánsan kisebbek, mint a csimpánz (33,5-35,5 átlagosan 34,9), vagy a gorilla (32,7-42,7 átlagosan 35,9) hasonló adatai. Mindez azt bizonyítja, hogy a H. habilis alsó végtagjának arányai megegyeztek a mai emberével. Az evolúció során az egyenes testtartás és a bipedálizmus az Australopithecusokban alakult ki. Ezt követően a láb szerkezete és statikája módosult, finomodott, de úgy tűnik, hogy a H. habilis lábának anatómiája és működése már alig tért el a mai emberétől. Az Australopithecus afarensis lábnyomán a

lábboltozat még nem ismerhető fel, az azonban már kivehető, hogy járás közben a súlyátvitel döntően a talp laterális oldalán történik a sarok felől az öregujji párna felé. Ugyancsak megfigyelhető, hogy a talpon hárompontos súlyeloszlás van (Day és Wickens 1980). A H. habilis lábában a hosszanti és harántboltozat felemelkedik, és bár a H. habilis lábnyomatát nem ismerjük, nagy valószínűséggel mondható, hogy csak támaszkodási pontok érték a talajt. A H. erectusnál a két távoli támaszkodási pont distal felé helyeződött.

Az egyenes testtartás és bipedál járás egészen más bizonyítékait szolgáltatta Spoor et al. (1994). Abból indultak ki, hogy bipedál állás és járás az egyensúlyi szerv ívjáraitak morfológiájában, a főbb mozgási irányok monitorozását szolgáló receptorok megoszlásában is megmutatkozik. Az ívjáratok mérete arányos a szenzitivitással, a reakcióidővel, és az egyes ívjáratok mérete madarakban és félmajmokban összefügg a mozgásformákkal. A hártás és csontos labirintus mérete azonosnak tekinthető, ezért az egyensúlyi szerv fosszilis anyagon is vizsgálható. Az elülső, hátsó és oldalsó járatok méreteit CT-vel meghatározták, majd ebből kiszámították az ívjárat sugarát. A három járat radiusát száznak véve, az egyes járatok sugarának megoszlását vizsgálták. Az elülső és hátsó járatok sugarának aránya nagyobb mint az oldalsó a H. sapiensben, H. erectusban és H. habilisben, mint a mai emberszabásúakban. A Paranthropusé a csimpánzéval egyezik, míg az Australopithecusok labirintusának járatai a H. sapiens (H. erectus) és a gorilláé között van (2. táblázat). Az evolúció során az elülső és hátsó ívjáratok megnövekedtek, a laterális járat redukálódott. A megnövekedett ívjáratok nagyobb érzékenységek, ami az egyenes testtartás egyensúlyozásának gyorsabb és pontosabb reflex-szabályozását jelenti. A H. sapiens és H. erectus labirintusának vizsgálata megerősítette a végtagsontok megfigyelésének eredményeit. A H. erectus és a H. habilis obligát bipedális mozgású volt. Az Australopithecusok labirintusának elemzése arra utal, hogy ezek a lények posturális tartásúak, bipedál mozgásúak voltak, de a járáson kívül egyéb mozgásformákat (futás, távolra vagy magasba ugrás) nem tudtak két lábon végezni. A Paranthropus robustus ívjáraitak alapján nem állapítható meg, hogy kevésbé lett volna talajlakó, mint az Australopithecus africanus. A H. habilis labirintusa átmenetet mutat az Australopithecus és a H. erectus között.

2. táblázat. A labirintus ívjáraitak sugár-aránya (Spoor és mtsai 1994 után)

Table 2. Relative radii of curvatures of the anterior, posterior and lateral semicircular canals of the great apes and hominids (after Spoor et al. 1994)

Species	Az ívjáratok sugarának aránya		
	elülső Rate of radii of the semicircular arches anterior	hátsó posterior	oldalsó lateral
H. sapiens	37	36	26
H. erectus	38	37	25
H. habilis	37	35	28
Australopithecus africanus	34	36	30
Paranthropus robustus	34	34	32
Pan troglodytes	34	35	31
Pan paniscus	35	34	32
Gorilla gorilla	32	34	34
Pongo pygmeus	35	33	31

Leakey és Hay (1979) és Laetoli lelőhely G szegmentumában lábnyomokat fedezett fel. A 34 lábnyom közül 22 kisebb, 12 nagyobb volt, ami nyilvánvalóvá tette, hogy két egyed lábnyomát lelték meg. Ezek a lábnyomok bizonyították, hogy a pliocén Hominida bipedál járású volt. Az első leírás után alaposabban elemezték a lábnyomokat. A legépebben megmaradt három nyomról különleges sztereofotográfias eljárással, majd fotogrammetriás értékeléssel rekonstruálták a nyomásviszonyokat. Ezekből a vizsgálatokból kiderült, hogy a pliocén Hominida ugyanúgy mint a mai ember a sarkára lépett, majd a talp laterális oldalán át a metatarsophalangealis ízületekre, főleg az öregujji és IV-V. ujj régióra helyezte a súlyát. A lábnyomok mást is elárulnak, mindenek előtt azt, hogy a kisebbik egyednek egyáltalán nem volt sem hosszanti, sem haránt lábboltozata, és a nagyobbik egyednek is csak a bal talpán lehet sejteni a lábboltozat nyomát. A láb talajfogása, a talp és talaj viszonya lépés közben ugyanolyan volt, mint a mai emberé [23], beleértve azt is, hogy az öregujji benyomat jelezte a talaj elhagyását (Day és Wickens 1980).

A kellően nagyszámú lépésnyom egyéb következtetésekre is lehetőséget adott. Pontosan meg lehetett határozni mindkét egyed lábméreteit: a kisebbik 18,5 cm, a nagyobbik 21,5 cm hosszú volt. A láb hosszából kiszámítható a testmagasság, ugyanis a láb teljes testhossz 15,5%-ának felel meg [24]. A számított testmagasság 1,19, illetve 1,31 méter volt. Még érdekesebbek a teljes lépéshosszra [25] tett megfigyeléseik. Az a távolság, ami azonos láb két egymás utáni talajfogása között volt, 77,4, illetve 94,4 cm, azaz az ellentétes lábak lépése között 38,7-47,2 cm-es volt a távolság. A teljes lépéshossz a lábhosszúság 4,18-4,39-szerese. Mind természetüköz, mind lábuk méretéhez képest viszonylag hosszúakat léptek a pliocén Hominidák. A lábnyomokból ki lehetett számítani a járássebességet is (Charteris et al. 1981). Egy-egy teljes lépés megtételéhez 1,38, illetve 1,31 másodpercre volt szükségük. Ez azt jelenti, hogy járássebességük 0,56-0,72 m/sec volt. A relatív járássebességük (=járássebesség m/sec/testmagasság) 0,47-0,52, ami alig több, mint a fele a mai ember relatív járássebességének. Azt mondhatjuk tehát, hogy a pliocén Hominida inkább sétált mintsem járt, amikor a lábnyomait otthagytta. Ezzel szemben Webb (1996) számításai azt mutatták, hogy az *Australopithecus africanus* járássebessége hasonló lehetett a *Homo sapiens*éhez, a *Homo erectus* pedig nagyobb sebességgel járt, mint a mai ember. A Laetoli lábnyomok azt bizonyítják, hogy az *Australopithecus* egyenes testtartású, két lábon járó élőlény volt, amelynek a járásmechanizmusa mindenben megegyezett a *Homo sapiens*ével. A viszonylag egyenletes teljes lépéshosszúságok, a lábnyomok tengelyállása, a nyomásviszonyok eloszlása és még egy sor tényező [26] arra utalnak, hogy a Laetoli Hominidák teljes biztonsággal közlekedtek a talajon, egyensúlyuk kifogástalan, testtartásuk járás közben is egyenes volt. Nem sokkal a Laetoli lábnyomok után Észak-Kenyában Koobi Fora-nál a 103-as mezőben 1,5-1,6 millió évesnek tartott lábnyomokat találtak (Behrensmeyer és Laporte 1981). A 89 nyom közül 15 biztosan Hominida lábnyom [27], amelyeken az öregujj benyomata is látszott. A *Homo erectus* nyomai 26 cm hosszúak [28] és 10 cm szélesek voltak, a számított testmagasság 1,60-1,70 m. A *H. erectus* lábnyomán jól kivehető mind a hosszanti, mind a harántboltozat, a járás mechanizmusa [29] teljesen megfelelt a recens emberének. A lépésszélesség, a két láb közötti oldaltávolság pár cm. Érdekes megfigyelni a láb tengelyállását, amely a haladási iránnyal csaknem párhuzamos volt. A *H. erectus* lábnyoma sem méreteiben, sem egyéb jellegzetességeiben nem különbözött a mai emberétől. A Laetoli és a Koobi Fora-i lábnyomok kora között 2 millió év korkülönbség van. Az *Australopithecus afarensis* lábnyoma a *Homo sapiens* lábának sajátos-

ságait mutatja, a lépés és súlyeloszlás mechanizmusa azonos volt. Az *Australopithecus* és *H. erectus* közötti időben kialakult a láb haránt és hosszanti boltozata (amelyek különben már a *H. habilis* lábán is megvoltak).

A *Homo erectus* (1,5 millió-400.000 év) a pliocén és pleistocén határán jelent meg, számos lelete ismert Jáváról, Peking környékéről, Kelet-Afrikából, valamint Magyarországról [30].

A *H. erectus* nagyobb számú postcranialis maradványa között számos alsóvégtag is előkerült, többnyire hiányosan. Mindezek ellenére megállapítható, hogy a *H. erectus* medencecsontjai, femurja, lábszár, lábtő-, lábközép- és lábujjperc csontjai sem alakilag, sem méreteikben nem tértek el a *H. sapiens*től (Susman 1983). A *H. erectus* mozgása, és mozgásformái nem különböztek a *H. sapiens*től (Laitman és Jaffe 1982).

A *Homo sapiens neanderthalensis* első leletei a 19. század derekán kerültek elő. Azóta Európában, a Közel-Keleten, Nyugat- és Közép-Ázsiában igen sok neandervölgyi maradványt tártak fel, és ezek között szép számmal található alsó végtag is. Morton 1926-ban már ismertette a neandervölgyi ember csontozatát, megállapítva, hogy ortográd bipedál járású volt. A neandervölgyi ember lábának csontozata minden szempontból megegyezik a *H. sapiens*ével, kivéve, hogy csontjai robusztusabbak voltak (Trinkaus 1983a, 1983b, Trinkaus és Howells 1979).

Összehasonlító anatómiai és élettani megfigyelések

Az emberi láb evolúciója során számos egyedi jellegzetességet vett fel. A fosszilis leletanyag elégtelen ahhoz, hogy minden részletre kiterjedő összehasonlításra alkalmas legyen, ezért kénytelen-kelletlen fel kell használni a kortárs főemlős és emberszabású anyagot is. Az élettani, elektrofiziológiai, járásmechanikai stb. összehasonlító vizsgálatokra pedig kizárólag így nyílik mód.

Az emberi lábon a hallux és I. metatarsus párhuzamosan helyezkedik el a többi metatarsussal. Az emberszabásúak I. metatarsusa convex ízfelszínnel, 40-60°-os divergenciát képezve ízesül a medialis cuneiformehoz. Az emberszabásúakban a II-V. metatarsus lényegesen hosszabb, mint az I., és a lábközép csontok robuszticitásában alig van különbség. Emberben az I. metatarsus majdnem azonos hosszúságú, mint a többi, robuszticitása lényegesen nagyobb. A cuneiformeival csaknem sima ízfelszínnel ízesül. Az emberszabásúak a m. adductor hallucis és m. peroneus longus révén az I. metatarsust és ujjat opponálni képesek. Az emberi lábban az intrinsic izmon (m. adductor, m. abductor hallucis, m. abductor digiti quinti) megtalálhatók ugyan, de sem méreteik, sem funkciójuk nem hasonlítható össze az emberszabásúakéval. Emberben a cuneiforme-metatarsalis ízületek feszes ízületté alakultak. Emberszabásúakban a II-V. metatarsusok torzióban helyezkednek el, ami lényegesen növeli a hallux-szal végzett szorító-kapaszkodó erőt azáltal, hogy az adductiót fokozza. Emberben csak a halluxon maradt meg csekélyfokú torsio. Az emberszabásúakhoz képest az emberi lábujjak phalanxai drámaian redukálódtak, és már csak méreteik miatt sem alkalmasak fogásra, kapaszkodásra. Az emberi calcaneus jelentősen megnyúlt és megnövekedett, különösen a tuber calcanei szélesedett ki. A talus ugyancsak megnagyobbodott, a talo-calcanealis ízület csaknem párhuzamos a talajjal, szemben az emberszabásúakkal, ahol az ízület medio-distalisan ferde síkú. A többi tarsalia méreteiben megnövekedett, helyzetük megváltozott,

ízfelszíneik primitívebbek mint az emberszabásúaké. A lábtő- és lábközép csontok létrehoz-
zák a lábboltozatot. Ennek létrejöttével a tarsaliák közötti szalagok és a feszesé vált ízületi
tok erősen megnagyobbodtak, illetve megvastagodtak.

Az emberi láb egyedülálló képződménye a *haránt és hosszanti lábboltozat*. A lábboltozat
fenntartásban három nagyobb ín, a m. tibialis ant. m. peroneus longus [31] és a m. tibialis
posterior ina vesz részt. A három nagy izom, illetve inaik a boltozat fenntartását körülbelül
20%-ban végzik (Jones 1941), a fenntartó apparátus 80%-a más szerkezeti elemek feladata.
Elsősorban a csontok elrendeződése képezi a csaknem önhordó boltívet, amelyet alulról a
csontok közötti szalagok és a plantar aponeurosis erősít. Morton (1935) úgy vélekedett, hogy
a csontok, a szalagok és az aponeurosis aktív izommunka nélkül is fenntartják a lábboltoza-
tokat. Egyes megfigyelések szerint álló helyzetben a terhelés 60%-át a plantaris aponeurosis
viseli (Hicks 1954), és szerkezeti adottságainál fogva (az egyik láb talpi aponeurosis) a
testsúly kétszeresét bírja el (Hicks 1955). A lábboltozat (mint arról fentebb már szóltunk) az
Australopithecus lábnyomán még nem látszik, jóllehet az oszteológiai vizsgálatok már jól
fejlett talpi szalagrendszerre utalnak és a talplyomatot fotográfias analízise is azt mutatta,
hogy a súlyátvitel a talp lateralis oldalán történt. A H. habilis vázletein jól látszik mind a
haránt, mind a hosszanti lábboltozat.

Az *elektrofiziológiai vizsgálatok* megerősítették azokat az elképzeléseket, hogy a talpbol-
tozat fenntartásában sem az extrinsic (m. tibialis anterior, m. tibialis posterior, m. peroneus
longus), sem az intrinsic izmoknak nincs lényeges szerepük (Basmajian és Bentzon 1963,
Gray 1969, Mann és Inman 1964, Reeser et al. 1983, Walmsley 1977). Ezek az izmok csak a
járáskor aktiválódnak, akkor viszont mind a rövid talpizmoknak, mind a lábszárizmoknak
jelentős szerepük van. Az ember és az emberszabásúak m. peroneus longusa közötti funkci-
onális (és elektrofiziológiai) különbségekből, valamint a plio-pleistocén csontmaradványok-
ból arra következtettek, hogy a Hominidáknál extrém fejlettségű lehetett ez az izom (Stern és
Susman 1983).

Az emberi láb merev, kevésbé mozgékony. A bokatájék és a metatarsophalangealis
ízesülések között körülbelül 20 ízület található [32]. Ezek közül mindössze kettőben, a felső
és alsó ugróizületben észlelhető 5°-nál nagyobb mozgásterjedelem, a láb plantar- és dorsalf-
lexiója, illetve az inversio és eversio. A többi ízületben egyfelől az ízfelszínnek laposak,
majdnem simák, másfelől ezek az ízesülések (a sok és erős szalag miatt) annyira feszesek,
hogy önálló mozgásra képtelenek. Ezzel szemben az emberszabásúakban a lábtőcsontok
közötti ízületek lazák, az ízfelszínek domborúak, az ízületi vápák annak megfelelő homorú-
ságot mutatnak. A felső és alsó ugróizületek nyitottak, az I. metatarsus és medialis cuneiforme
között funkcionális nyeregizület van, amely soktengelyű mozgást (abductio-adductio, oppo-
sitio, flexio-extensio) engedélyez (Zadravec 1981, Wright 1961). Az Australopithecusokban
az öregujj már csak flexio-extensióra volt képes, és ez a mozgás sem a tarso-metatarsalis,
hanem a metatarso-phalangealis ízületben jött létre. A lábtőcsontok ízületei és főként a
bokaizület sokkal nyitottabb és lazább volt, ami nagyobb terjedelmű plantar és dorsiflexiót
tett lehetővé, mint a H. erectus vagy H. sapiens lába esetén. A két lábon állás megkövetelte,
hogy a lábtő és lábközép egységes komplexumot alkossanak, és tulajdonképpen ezért alakul-
tak ki a feszes ízületek. A bipedál járás mellett, hogy egységes és stabil előlábát követel,
ugyanakkor az előláb bizonyos fokú rugalmasságát is igényli. Mindezeknek az igényeknek
kitűnően megfelelnek a láb feszes ízületei [33].

A láb evolúciójának tárgyalásakor kivétel nélkül minden szerző megfelekedett egy rendkívül fontos lágyrész-struktúráról, a talpi párnáról, amely ugyancsak emberi sajátosság, és amely nélkül a bipedál járás folyamatossága és a láb talajfogásának harmóniája elképzelhetetlen. A talpi, azon belül is a sarki párna struktúrájának vizsgálatára igen későn, az 1920-as, 30-as években került sor [34]. A bőr és a plantar-aponeurosis, valamint az aponeurosis és sarokcsont között helyezkedik el az a zsírpárna, amely a szivacszerű kötőszöveti rostrendszer hézagaiban helyezkedik el. A kollagén kötőszövetes váz háromdimenziós elrendeződésű. A támaszkodási (teherviselő) területeknek megfelelően a kötőszöveti rostok denzitása fokozódik (Tietze 1921, 1982). A sarokcsont oldalainál pedig a híd gerendaszerkezetéhez hasonló elrendeződést mutatnak. A talpi párna a 7-8 cm-es embrióban jelenik meg, előbb a sarki részén, mintegy 0,3 mm széles lemez formájában. Már ebben a stádiumban felismerhető a kötőszöveti váz kamrarendszere, amelyet előbb laza mesenchymalis szövet tölt ki. A kollagén váz rostjai belesugároznak a calcaneus porctelepébe. A hatodik embrionális hónapra két kötőszöveti lemez alakul ki, amelyek a sarokcsont, illetve bőr kontúráját követik, a két lemez közötti U és fordított U [] kötőszöveti rostok képződnek, a tér mindhárom síkjában. A 6-7. intrauterin hónapban jelenik meg a zsírszövet, és az U-alakú támasztórostok két szára között harántrostok képződnek. Az újszülött-korra a kötőszöveti váz átalakul, a talp síkjával párhuzamosan a rostrendszer megerősödik, és lényegében ugyanez a szerkezet tapasztalható a felnőttekben is. A csont és a bőr között 1-2 mm széles rostok határolta zsírlamezek képződnek. A csecsemő- és gyermekkor folyamán a lemezekben belül apró, zsírszövetekkel kitöltött kamrák keletkeznek. Terheléskor a kötőszöveti rostok medial és lateral felé megnyúlnak, ezáltal a zsírszövet kissé összepréselődik, de a sarki párna vastagsága alig 1 mm-rel változik (Blechschildt 1934, 1982). A kötőszöveti rostrendszer felveszi a gravitációs irányú terhelést csakúgy, mint az oldalirányúak, és csekély megnyúlásával és oldalra való kitérésével komprimálja a zsírszövetet.

A talpi zsírpárnát szükségesnek tartottuk kissé bővebben ismertetni, nemcsak azért, mert ez is humán jellegzetesség, hanem mert a csontstruktúra mellett fontos része a bipedalizmusnak. Sem majmokban, sem emberszabásúakban nincsen ilyesfajta talpi párna. A Laetoli lábnyomok fotogrammetriás elemzése nemcsak az Australopithecusok bipedalizmusának bizonyítására alkalmas (Day és Wickens 1980). A közölt képekből az is leolvasható (bár ezt a szerzők nem tették meg) [35], hogy terheléskor a talpi és öregujji párna felismerhető, noha nem azonos szerkezetű a mai ember és az *A. afarensis* lábán. A mai emberben a talpi párna feszesebb, egységesen viselkedik és terheléskor egyetlen tömegbe tér ki oldalirányba. Az Australopithecus talppárnája hullámosan tért ki és támaszkodott a talajra, amiből arra következtetünk, hogy a háromdimenziós kötőszöveti rendszer fejletlen, kevésbé dimenzionált és kisebb denzitású volt. A többi (Koobi Fora stb.) *Homo* lábnyom hasonló vizsgálatára meg nem került sor.

Az emberi izmok rostösszetételéről is viszonylag keveset tudunk, az emberszabásúakéről pedig még annyit sem. Az antigravitációs, azaz az egyenes testtartást biztosító tónusos izmok (m. gluteus maximus, m. glutens medius, m. vastus medialis, m. vastus intermedius, m. soleus stb.) főként tónusos, oxidatív anyagcseréjű, I. típusú izomrostokat [36] tartalmaznak (Józsa et al. 1983). Emberben és emberszabásúakban nincsenek tiszta, csak egyféle izomrostot tartalmazó izmok. Majmokban a felsorolt izmokban sincsen olyan rostdominancia, mint az ember antigravitációs izmaiban (Ogata és Mori 1964, Beatty et al. 1966 és 1967, Rome et al. 1988). Az emberszabásúak izmaira vonatkozó irodalmi adatot nem ismerünk, ezért csak feltételezzük, hogy azok rostösszetétele a majmok és az ember között állhat. A viszonylag

lassú, de kitarító helyzetváltoztatást az I. típusú rostok túlsúlya biztosítja. azok az egyének, akiknek lábszár- és combizmaik több mint 55-60%-ban tartalmaznak I. típusú rostot, kevésbé fáradékonyak, kitaróan tudnak gyalogolni, futni. Azok viszont, akiknek alsó végtagi izmaiban 55-60-70% II. típusú rost van, rövid távú, de igen gyors futásra képesek. Ebből a megfigyelésből kiindulva és nagyjából ismerve az Australopithecus, a H. habilis, a H. erectus, a H. sapiens fossilis mozgását, feltételezzük, hogy az evolúció során az izmok rostösszetétele a gyors, II. típusú izomrostok irányába tolódott el.

Következtetések

1. A főemlősök evolúciójuk során többször változtatták mozgásformájukat. A Plesiadapis plantigrád járású volt, de sem a pollex, sem a hallux nem volt szabad mozgású. A hüvelyk- és öregujj mozgathatósága, opponáló készsége az eocénben, a Notharctusnál alakultak ki, és ugyanezen jelentek meg az ujjhegyek megtámasztását biztosító körmök. A Notharctus mozgásformája is megváltozott, a plantigrád járás helyett az ujjakon-tenyéren és talpon való járás jelentkezett, a sarok viszont nem érte a talajt. Az oligocénben élt Proploipithecusok quadripedal járásúak, függeszkedőek, a lábcsontokon alig van jele a hominizációs tendenciának. A miocénkori Dryopithecusok és Sivapithecusok lábcsontjai a recens emberszabásúakkal mutatnak hasonlóságot, de az emberével alig. A miocénben az élettér és következképpen a fenti családok mozgásformája is megváltozott. Az emberi láb evolúciója a pliocénben kezdődött.

2. A felegyenesedett testtartás, a bipedál járás a miocén és pliocén határán kezdődött, ennek megfelelően viszonylag gyorsan alakultak ki a láb emberi vonásai. Előbb a lábtöcsontok alakja és elrendezése, ezzel egyidejűleg a hallux mozgathatóságának megszűnte az Australopithecusnál jelentkezik. Valamennyi csontmaradványuk és lábnyomaik arra utalnak, hogy az Australopithecus már obligát bipedál mozgású volt, jóllehet lábán még nem alakult ki a humán jellegzetesség, a talpi boltozat. A talpi párna fejletlen volt.

Az Australopithecus szavannalakó volt, teljesen felhagyott a függeszkedő, erdőlakó életmóddal. A járás mechanizmusa, a testsúly eloszlása, az alátámasztási pontok lényegében emberi jellegűek.

3. A Homo habilis lába és alsó végtagja mind arányaiban, mind szerkezetében megegyezett a H. sapiensével. A lábon kialakult a hosszanti és haránt boltozat. Egyensúlyi szervének méretei és megegyeznek a H. sapiensével. A H. habilis és a H. sapiens lába között alig van különbség. Azt mondhatjuk tehát, hogy a H. habilissel befejeződött a láb evolúciója, és a H. erectus megjelenése óta (1,5 millió éve) az emberi láb nem változott.

4. A koponya és a láb nem párhuzamosan fejlődtek. Az A. africanus és A. afarensis koponyaűrtartalmát 600 ccm körülnek adják meg (Wood 1992). Ezek az értékek messze elmaradnak a H. sapiens koponyaűrtartalmától. Ezzel szemben az A. afarensis lába, járásmechanizmusa, a testsúly átvitel lényegében azonos volt a H. sapiensével, noha talpi boltívet még nem tartalmazott. A H. habilis koponya űrtartalma alig fele akkora, mint a H. sapiensé, ezzel szemben lába (beleértve a talp boltozatokat és a láb/test, valamint a láb/lábszár arányát is) megegyezett a H. sapiensével. Talán merésznek tűnik végkövetkeztetésünk, mégis azt kell mondanunk, hogy az evolúció folyamatában a láb gyorsabban fejlődött és alakult ki a mai formájává, mint a koponya.

*

Jegyzetek

- [1] Sokan a kéz szerkezetét és működését tekintik speciális emberi sajátosságnak, jóllehet az emberszabásúak és a human kéz struktúrájában és alapfunkcióiban nincsen elvi különbség. A Primáták és az ember keze között elsősorban méret- és aránybeli eltérések találhatók a csontozaton. Az intrinsic izmok eloszlása, valamint emberben a hosszú hüvelykujj hajlító izom megléte szemben az emberszabásúakéval, ahol a hüvelyknek nincsen külön hajlító izma és ina, hanem a közös ujjhajlító (m. flexor digit. longus egyik ina) végzi a pollex flexióját, olyan eltérések, amelyek az emberi kéz manipulatív képességét jelentősen növelték, de nem jelentettek olyan konstrukciós változásokat, mint az alsóvégtagok közötti különbségek (Józsa L.: közöletlen vizsgálatok).
- [2] A paleontológiai és comparatív anatómiai vizsgálatok értékeléséhez figyelembe kell venni a filogenetikai viszonyokat, a genetikuss affinitás fokát, így sem könnyű egy-egy jellegzetességről (pl. az izületi felszín domborlati viszonyairól megállapítani, hogy primitív vagy fejlettségi jelnek tekinthető-e. Azt is figyelembe kell venni, hogy a progresszív evolúciós specializáció nem feltétlenül jár együtt komplexebb struktúrák kialakulásával. Például az első terrestriális emlősök lábtöcsontozata 11 tagú volt, amely a sokkal fejlettebb emlősökben 7-re redukálódott (Romer 1966). Nem kétséges, hogy a fejlődés során a tarsaliák egyszerűbb szerkezete alakult ki, mint a kevésbé fejlett fajokban volt.
- [3] A plantigrád járáskor az egyed hátsó végtagjával a teljes talpfelületre lép. A támaszkodási felület megnövekedése, a kedvezőbb súlyelosztás lehetővé teszi, hogy a plantigrád emlősök rövidebb-hosszabb időre csak a hátsó végtagjaikon álljanak, esetleg rövidebb távolságra a két végtagon menjenek. A különböző cickányok és mókusok táplálkozás és figyelés közben a hátsó lábaikon állnak, a medvék pedig gyakran közlekednek is két lábon.
- [4] A helyzetváltoztatás módozatait elsőként Arisztotelész elemezte és próbálta rendszerbe foglalni. Jóllehet a bipedál és quadripedál járás között különbséget tett, a talajt érő lábfelület szerint nem különítette el a fajokat. Kétezer évvel később Leonardo da Vinci ismerte fel, hogy az ember, a medve és a menyét járásában közös a plantigrád talajfogás, de arra is rájött, hogy ezek lábának szerkezete, főként pedig a tarsaliák elhelyezkedése erősen eltérő (Józsa 1997).
- [5] Az emlősök láb-evolúciójának direkt bizonyítékai szegényesek. A legkorábbi leletek Európa, Afrika és Kína Rhaeto-Liassic üledékeiből valók. A Tricodontok (Eozostrodon, Megazostrodon) és Eutheria fajok közel 200 millió éve éltek, számos lábtöcsontjukat ismerjük (Szalay 1982, SzalayDecker 1974). A fejlődés korai szakában a legjelentősebb változásnak tekinthető, hogy az emlősökben a talus a calcaneus fölé került. A Reptiliákban az ugrócsont nem volt szuperpozícióban a sarokcsontozathoz képest. A fibula teherviselő szerepe csökkent, annál nagyobb mértékben, minél kifejezettebbé vált a szuperpozíció az evolúció során. A talus szuperpozíciójával megteremtődött a láb pronációs-szupinációs (eversziós-inversziós) mozgásának lehetősége (Lewis 1964, 1980b). Ez a csavar- vagy helyesebben zsanér-mozgás redukálta a calcaneus fejét, a talus és naviculare közötti izületet pedig feszesebbé tette.
- [6] A bevezetőben említettük, hogy az emberi kéz elvileg nem különbözik a főemlősökétől. A hüvelyk opponálhatósága az evolúció igen korai szakaszában, mintegy 36-54 millió éve kialakult, és ez a sajátossága azóta is megfigyelhető valamennyi főemlős kezén.
- [7] A tibia megerősödése mellett egyes Necrolemur, Nannopithecus fajokban a sípcsont és fibula distalis vége fuzionált, és ez a jelenség a mai Tarsius fajokban is megfigyelhető.
- [8] A Parapithecidae családban a talus-fej széles, az izületi felszín alig ékelődik be a tibia és fibula közé. A felső ugróizület laza, extrém dorsiflexiót tesz lehetővé. A talus alsó felszínén az izületi felszínnek egybefolyósnak, ami az alsó ugróizület nagyfokú eversziós-inversziós képességét mutatja. A talocruralis és talocalcanealis izület igen hasonlít az arboreális quadrupeid mozgást végző majmok izületeihez. A calcaneocuboidalis ízfelsőszínek szélesek, a cuboideum és calcaneus morfológiája arra utal, hogy az ezek közötti izület csökkentette a láb everszióját. A Parapithecus tarsaliák multivariációs statisztikai elemzése arra utal, hogy mozgásuk a recens újvilági majmokéhoz lehetett hasonló (Conroy 1976b).
- [9] A Dendropithecusokat tartják a gibbonok és simiangok őseinek. A Dendropithecusok végtagjainak csontjai igen hosszúak és viszonylag gracilisek, ezzel szemben a lábtöcsontok elsősorban a Proconsulokéval mutatnak egyezést (Andrews és Groves 1975, Conroy és Rose 1983).
- [10] Természetes, hogy a leleteket nem károsítják azzal, hogy mikroszkópos vizsgálatnak vetik alá, jóllehet a csontstruktúra elemzése olyan információkat adhatna, amelyekből következtetni lehet a funkcióra. A csontgerendázat elrendeződése, a teherviselésnek, az állás és járás testhelyzetének megfelelően alakul (Sinha 1985). Az viszont teljesen érthetetlen, hogy a lelet épségét nem károsító radiológiai vizsgálatokra miért nem került sor. Wood Jones 1949-ben hívta fel a figyelmet a röntgenvizsgálatok jelentőségére. Aztóta a radiológiai vizsgálatok lehetősége a számítógépes rétegvizsgálattal (computer tomográf = CT) és a

mágneses magrezonancia vizsgálatlaltal (magnetic resonance imaging = MRI) bővült. Ezek az eljárások alkalmasak arra, hogy legalább részben helyettesítsék a mikroszkópos vizsgálatokat. Nincs tudásunk arról, hogy a fosszilis tarsaliák rgt, CT, esetleg MRI felvételei megtörténtek volna. Pedig a csont belső szerkezete, a gerenda és a lamella rendszer orientációja rendkívül érzékenyen reagál a terhelés és mozgásforma változásokra. Török (1993) genu valgum (ismertebb nevén X-láb) esetén a tibiafeji szivacsos állományának jelentős átépülését észlelte. A genu valgum esetén a terhelés és mozgásmechanizmus csak csekély mértékben tér el az ép viszonyoktól, mégis kifejezett strukturális eltéréseket okoz. Mennyivel inkább lenne várható a különbség, amikor a quadripedal vagy bipedal, esetleg a kevert mozgásformára kellene következtetni?

- [11] Az angol irodalomban "knuckle walking" kifejezéssel jelölik azt a járásmechanizmust, amit a ma élő emberszabásúak is gyakorolnak. Ennek az a lényege, hogy hátsó végtagjaik plantigrád helyzetben vannak a talajon, mellső végtagjaik II-IV ujjainak distalis és középperce körülbelül 90° flexióban van, ezeknek az ujjaknak a dorsalis felszíne támaszkodik a talajra, az V. ujj lehet flektált helyzetben (mint a csimpánznál), vagy semiflektált állapotban, amikor a behajlított II-IV. ujjtól kissé abdukáva kitámasztja a kéz laterális szélét (mint a gorillánál). Ezt a röviden ismertett "knuckle walking" kifejezést próbálom helyettesíteni az ujjháti járással. Ez a járásmód a ma élő fajok közül kizárólag a csimpánz és gorilla technikája, a többi főemlős (beleértve az orangután is) a talpára és tenyerére lép (Bauer 1977, Jenkins 1972, Susman et al. 1980, Schaller 1963, Napier és Napier 1967).
- [12] Az irodalomban a hivatalos A. L. 288-1 megjelölés helyett gyakran használják a lelet becenevét, a Lucy-t is.
- [13] Az Australopithecus lábnyom eltekintve a méretbeli különbségektől mindenben egyezik a mai, lúdtalpas ember lábnyomával. Szellemesen demonstrálta ezt Crelin (1983), amikor a saját lúdtalpas lábnyomát és az Australopithecus lábnyomot egymás mellett ábrázolta. Mai méreteket tekintve, az egyik lábnyom körülbelül 26-27-es lábméretnek felel meg. Ez egy mai 7-9 éves gyermek láb nagysága. Messzire vezetne a lábméretből a termetre következtetni, mégis megkockáztatjuk, hogy a lábnyomát otthagató Australopithecus is körülbelül akkora termetű lehetett, mint egy mai kisiskolás gyermek.
- [14] A talp három ponton, sarok, I. ujj sugara (beleértve a metatarsophalangealis ízületet is) és a IV-V. metatarsus fejére támaszkodik. A IV-V. lábujjak csak csekély mértékben vesznek részt az alátámasztásban. Ez a tehereloszlás jelentkezik az inak méreteiben és szakítószilárdságában is. Az öregujj flexor és extensor inának szakítószilárdsága egy nagyságrenddel nagyobb, mint a II-IV. lábujjaké. A lábujjak inainak szakítószilárdsága között is szignifikáns különbségek vannak. A legerősebb a IV. majd V., II. és III. sorrendben csökken a lábujj hajlító és feszítő inak szakítószilárdsága (Józsa 1983, Józsa és Kannus 1997).
- [15] Leakey és mtsai első közlése (1964) után nyomban megindult a vita arról, hogy a Homo habilis nem különbözik az Australopithecusoktól, mások pedig Homo spaiens (!)-nek vélték. Az elmúlt harminc évben lecsendesedett vitával nem kívánunk foglalkozni, elfogadjuk (Wood (1992) higgadt összegzését, aki 14 pontban foglalta össze azokat a jellegzetességeket, amelyek a H. habilist önálló taxonná minősítik.
- [16] Végtagcsontok csak Olduvaiban és Koobi Foraban fordultak elő, ezért a többi csak koponya- és forgmaradványt tartalmazó lelettel itt nem foglalkozunk.
- [17] A H. rudolfensist sokan nem fogadják el önálló fajnak.
- [18] Voltak akik egy harmadik fajt, a H. ergasterit is leírták a Koobi Forai anyagban, a koponya és praemolaris fogazat alapján. Ma általában kevesen fogadják el a H. ergaster létezését. Tekintve, hogy végtagcsontok nem voltak a H. ergasternek meghatározott leletekben, ezért állásfoglalásunknak sincsen értelme.
- [19] A majmok lábában a medialis cuneiforme és I. metatarsus közötti ízület síkja körülbelül 60°-os szöveget zár be a láb hossz tengelyével, ez teszi lehetővé a hallux oppozícióját. A H. habilisnál (és a későbbi emberi taxonokban) az I. metatarsus és cuneiforme közötti ízület előre tekint, az ízület síkja közel derékszögű a láb hossz tengelyére.
- [20] Morton 1935-ben, anélkül, hogy ismerte volna az olduvai leletet, úgy foglalta össze az ember és emberszabásúak lába közötti különbséget, hogy az I-II. metatarsus közötti divergencia emberben mindig kisebb 15°-nál, emberszabásúakban pedig mindig nagyobb 40°-nál. Jóllehet Morton nem antropológus/primatológus, hanem orthopéd sebész volt, helyesen következtetett, amikor úgy vélte, hogy az evolúció során akkor beszélhetünk emberi lábról, ha az I-II. metatarsus közötti divergencia 15° alá csökken. Az OH 8 láb egyebek mellett ennek a kritériumnak is megfelel.
- [21] A calcaneocuboidealis ízületi viszonyokat csak a ma élő emberszabásúak és az OH 8, illetve H. sapiens relációjában lehetett elvégezni, ugyanis sem Proconsul, sem Sivapithecus cuboideum és értékelhető calcaneum még nem került elő.
- [22] Emberszabásúakban és majmokban a talocalcanealis ízület előrefelé és hátrafelé egyaránt nyitott, ami széles dorsal és plantarflexiós mozgástartományt engedélyez.

- [23] A pliocénkori lábnyom vizsgálatokhoz kortárs fiatal férfi és nő homokban való járása adta a kontrolképeket.
- [24] A láb és testmagasság összefüggéseinek megállapításához a ma élő legalacsonyabb populáció, a Mawabi pigmeusok adatait vették alapul. Ezekben a testmagasság 15,5%-a a láb hossza. Charteris és mtsai (1981) részben ezekkel a viszonyszámokkal számoltak, részben a recens (europid) ember adataival. A pigmeus és europid viszonyszámok között nem találtak értékelhető különbséget, ezért úgy vélték, hogy a viszonyszámok a pliocén Hominidákra is alkalmazhatók.
- [25] Az eredeti leírás szerint a jobb-bal láb talajfogása közötti távolság a lépés, az azonos láb két egymásutáni talajfogása közötti távolság a "hosszúlépés". Tekintve, hogy a magyarban a hosszúlépés kifejezést egészen más fogalomra használják, helyesebbnek tartottam az angol kifejezést a "teljes lépéshossz"-szal helyettesíteni.
- [26] A Lactoli lábnyomokon jól látszik, hogy az öregujj nem opponálható, abdukálható, alkalmatlan a fogásra, függeszkedésre, de igen nagy szerepe van a talpra nehezedő testsúly megosztásában, továbbá a lépéskor a lábnak a talajról való ellendítésében. A pliocén lábnyomokon már jól látható a hárompontos alátámasztás, illetve súlymegosztás (lásd a 14. jegyzetet is).
- [27] A Koobi Fora-i lábnyomok közül (a 15 emberi nyomon kívül) azonosítani tudták két viziló faj, egy topi-szerű kerdőzdő, egy daru és egy lile lábnyomait.
- [28] A 26 cm-es lábhosszúság körülbelül 40-41-es mai lábméretnek felelt meg. Ha hozzávesszük a 10 cm-es lábszélességet, azt mondhatjuk, hogy a *H. erectus*-nak hosszú, de viszonylag keskeny lába volt.
- [29] A lépés és járás mechanizmusával később részletesen foglalkozunk. Itt most csak a talajfogásra (0 fázis) és az öregujjal való ellendítésre (100% fázis) utalunk.
- [30] A vértesszőlősi *H. erectus* leletek postcranialis csontokat nem tartalmaztak.
- [31] Az emberszábasúak lábában a m. peroneus longus végzi a transmetatarsalis adductiót. Ez a mozgás az embernél kivihetetlen, a m. peroneus longus tapadása medio-posterior irányba kerül, és a lábboltozat tartásában vesz részt.
- [32] Az izületek számában igen nagy variáció észlelhető az emberi lábon. Előfordul, hogy az I. metatarsus nemcsak a medialis cuneiforméval, hanem a II. lábközépcsont oldalával is izesül. Hasonló variáció gyakori az os cuboideum, V. metatarsus és IV. metatarsus között. A talus és calcaneus között lehet egy-két, vagy elvétve három ízfelszín is, és ezek közösen mint alsó ugróizület működnek. Az anatómiai variációk miatt pontos szám nem adható meg, helyesebbnek véltük, ha az említett területen 20 körüli izületről beszélünk.
- [33] Az emberi láb evolúciója, úgy tűnik, a *H. habilis* *H. erectus*-nál befejeződött. Ezek a viszonylag fiatal struktúrák azonban nem mindig és nem mindenben felelnek meg a követelményeknek. Tekintsünk most el az extrém nagy, afiziológiás testtömegetől, ami az utóbbi pár száz, legfeljebb 1-2 ezer év betegsége, és ami ugyancsak a láb funkcionális elégtelenségét eredményezheti. Az elhízást nem számítva is, számos olyan káros állapot van, amelyeket közös csoportba, a "maladaptációs" betegségek közé sorolunk. Ezek egy része atavisztikus elváltozás, amelyek során az evolúció korábbi stádiumaihoz közeledő lábstruktúra alakul ki. Leggyakoribbak a lábboltozat eltérései, a pes excavatus és ennek ellentéte a pes planus (ez utóbbi ismertebb neve a lúdtalp vagy bokasüllyedés). Ugyancsak gyakori maladaptációs eltérés a hallux valgus (bütyök), amikor az I-II. metatarsus között körülbelül 15°-nyi divergencia alakul ki. Ritkábban fordul elő az I. metatarsus rövidegsége, a metatarsophalangealis izületek tengely-eltérései, a láb izületeinek lazasága és még egy sor egyéb kórkép (Józsa 1997). Nem célunk ezekkel foglalkozni, csak megjegyezzük, hogy bár a láb evolúciója befejezettnek látszik, az adaptáció közelről sem teljes.
- [34] A talpi párna zsírszövetének hallatlan fontosságát bizonyítja, hogy a szervezet a legsúlyosabb éhezés (koncentrációs táborok, fogság) alatt sem fogyasztja el ennek (és még egy-két másik területnek) a zsírszövetét, illetve az abban tárolt kalóriát. Mint ismeretes, az éhezés alatt előbb a zsírtartalékait éli fel a szervezet, ezután a fehérjékhez, elsősorban izomfehérjékhez nyúl, és ha azt is kimerítette, akkor elpusztul, de még éhhalál esetén is változatlan a talpi és tenyéri zsírpárna!
- [35] Day és Wickens felvételeit mikroszkóposan elemeztük. A recens férfi és nő sarokpárnáján azonos szerkezetű volt a lépéskor bekövetkező deformálódás. Ezzel szemben az *Australopithecus* egyed két talpán sem azonos a deformálódás. A terhelés erővonalából kiszámítható, hogy a recens emberi lábon a deformálódás legfeljebb 1-2 mm, és a párna szövete egységesen tér ki oldalirányba. Ezzel szemben az *A. afarensis* jóval kisebb testtömege és talpfelülete ellenére a deformálódás nagyobb (2,5-5,0 mm-nyi), és a talpi párna hullámosan tért ki oldalra.
- [36] A gluteális izmokban és a m. soleusban az I. típusú rostok aránya meghaladhatja a 80%-ot. A lábszár egyéb izmaiban körülbelül 50%-ban van I. és II. típusú (fázisos, glikolitikus anyagcseréjű) izomrost.

Irodalom

- Aiello, L. C. (1994): Thumbs up for our early ancestors - *Nature*, 265; 1540-1541.
- Andrews, P.Cronin, J. (1982): The relationship of Ramapithecus and Sivapithecus and the evolution of orangutan - *Nature*, 297; 541-546.
- Andrews, P.Groves, C. (1975): Gibbons and brachiation. *Gibbon & Simiang*, 4; 167-218.
- Andrews, P.Simons, E. (1977): A new African Miocene gibbon-like species, *Dendropithecus*, with distinctive postcranial adaptation: its significance to origin of Hylobatidae. *Folia Primatol.*, 28; 161-170.
- Basmajian, J. V.Bentson (1963): The role of muscles in arch support of the foot. *J. Bone Joint Surg.*, 45 (Am); 1184-1190.
- Bauer, H. R. (1977): Chimpanzee bipedal locomotion in Gombe National Park, East Africa. *Primates*, 18; 913-921.
- Beatty, C. H.Basinger, G. M.Bocek, R. M. (1967): Differentiation of red and white fibres in muscle from fetal, neonatal and infant Rhesus monkey. *J. Histochem. Cytochem.*, 15; 93-103.
- Beatty, C. H.Basinger, G. M.Dully, C. C.Bocek, R. M. (1966): Comparison of red white voluntary skeletal muscles of several species of Primates. *J. Histochem. Cytochem.*, 14; 590-602.
- Begun, D. R. (1994): Relation among great apes and humans: New interpretations based on the fossil great ape *Dryopithecus*. *Yearbook Phys. Anthropol.*, 37; 11-63.
- Behrensmeyer, A. K.Laporte, L. F. (1981): Footprints of a Pleistocene hominid in northern Kenya. *Nature*, 289; 167-169.
- Blechs Schmidt, E. (1934): Die Architektur des Ferssenpolsters. *Gegenbaurs Morph. Jahrb.*, 73; 20-68.
- Blechs Schmidt, E. (1982): The structure of the calcaneal padding. *Foot & Ankle*, 2; 260-283.
- Charteris, J.Wall, J. C.Nottrodt, J. W. (1981): Functional reconstruction of gait from the Pliocene hominid footprints at Laetoli, northern Tanzania. *Nature*, 290; 496-498.
- Clemes, W. (1974): Purgatorius, and early paromomyid Primate. *Science*, 184; 903-905.
- Conroy, G. (1976a): Hallucial tarsometatarsal joint in an Oligocene anthropoid: *Aegyptopithecus zeuxis*. *Nature*, 262; 684-686.
- Conroy, G. (1976b): Primate postcranial remains from the Oligocene of Egypt. *Contr. Primatol.*, 8; 11-34.
- Conroy, G. C. Rose, M. D. (1983): The evolution of the Primate foot from the earliest Primates to the Miocene Hominids. *Foot & Ankle*, 3; 342-364.
- Crelin, E. S. (1983): The development of the human foot as a resume of its evolution. *Foot & Ankle*, 3; 305-325.
- Day, M. H.Wickens, E. H. (1980): Laetoli Pliocene hominid footprints and bipedalism. *Nature*, 286; 385-387.
- Farkas, J. (1986): A normál és deformált izületek biomechnaikai viszonyai és vizsgálata (126-171. old.). MÁV Kiadó, Budapest.
- Fleagle, J.Kay, R. (1983): New interpretation of the phyletic position of Oligocene hominoids. in Ciochcon, R.Corrucini, R. (Eds.) *New interpretation of Ape and Human ancestry*. Plenum Press. New York.
- Fleagle, J.Simons, E.Conroy, G. (1975): Ape limb bone from the Oligocene of Egypt. *Science*, 189; 135-137.
- Gray, E. R. (1969): The role of leg muscles in variations of the arches in normal and flat feet. *Am. J. Phys Ther.*, 49; 1084-1088.
- Gyenis, Gy. (1996): szóbeli közlés
- Hicks, J. H. (1953): The mechanics of the foot. I. The joints. *J. Anat.*, 87; 345-357.
- Hicks, J. H. (1954): The mechanics of the foot. II. The plantar aponeurosis. *J. Anat.*, 88; 25-31.
- Hicks, J. H. (1955): The foot as a support. *Acta Anat.*, 25; 34-45.
- Hill, A.Ward, S.Deino, A.Curtis, G.Drake, R. (1992): Earliest Homo. *Nature*, 355; 719-722.
- Hudspeth, A. J. (1989): How the ear's works work? *Nature*, 341; 397-404.
- Jenkins, F. A. (1972): Chimpanzee bipedalism: cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait. *Science*, 178; 877-879.
- Jones, R. T. (1941): The human foot. An experimental study of its mechanics and the role of its muscles and ligaments in the support of the arch. *Am. J. Anat.*, 68; 1-39.
- Józsa, L. (1983): Az inak biológiája. in: Csaba, Gy. (szerk.): *A biológia aktuális problémái*. Medicina, Budapest.
- Józsa, L. (1997): Leonardo da Vinci járás-analízise. Orv. Hetil., közlés alatt.
- Józsa, L. (1997): A láb maladaptációs betegségeinek kóreredete és pathomechanizmusa. (Közlés alatt)
- Józsa, L.: Az emberi kéz evolúciója. Közöletlen vizsgálatok.
- Józsa, L.Bálint, B. J.Kannus, P.Järvinen, M.Lehto, M. (1993): Mechanoreceptors in human myotendinous junction. *Muscle & Nerve.*, 16; 453-457.

- Józsa, L.Kannus, P. (1997): *The human tendons. Anatomy, physiology and pathology.* Human Kinetic Publ., New York.
- Józsa, L.Réffy, A.Demel, Zs. (1983): Az emberi izmok rostösszetétele. *Anthrop. Közl.*, 27; 51-60.
- Kretzoi, M. (1974): Az emberréválás útján. *Anthrop. Közl.*, 18; 121-128.
- Kretzoi, M. (1976): Emberréválás és az Australopithecinák. *Anthrop. Közl.*, 20; 3-11.
- Laitman, J. (1983): Evolution of Human foot: A multidisciplinary overview. *Foot & Ankle*, 3; 301-304.
- Laitman, J. T.Jaffe, W. L. (1982): A review of current concepts on the evolution of the human foot. *Foot & Ankle*, 2; 284-290.
- Leakey, L. S.B.Tobias, P. V.Napier, J. R. (1964): A new species of the genus Homo from Olduvai Gorge. *Nature*, 202; 8.
- Leakey, M.D.Hey, L. R. (1979): Pliocene footprints in the Laetoli Beds of Laetoli, Northern Tanzania. *Nature*, 278; 317-323.
- Lewis, O. J. (1964): The homologies of the mammalian tarsal bones. *J. Anat.*, 98; 195-208.
- Lewis, O. J. (1980a): The joints of the evolving foot. Part I. The ankle joint. *J. Anat.*, 130; 527-543.
- Lewis, O. J. (1980b): The joints of evolving foot. Part II. The intrinsic joints. *J. Anat.*, 130; 833-857.
- Lewis, O. J. (1980c): The joints of the evolving foot. Part III. The fossil evidence. *J. Anat.*, 131; 275-298.
- Lewis, O. J. (1983): The evolutionary emergence and refinement of the mammalian pattern of foot architecture. *J. Anat.*, 137; 21-45.
- Lovejoy, C. O. (1974): The gait of Australopithecines. *Yearbook Phys. Anthrop.*, 17; 147-161.
- Lovejoy, C. O.Heiple, K. G.Burstein, A. H. (1973): The gait of Australopithecus. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 38; 757-780.
- Mann, R.Inman, U. T. (1964): Phasic activity of intrinsic muscles of the foot. *J. Bone Joint Surg.*, 46 (Am); 469-481.
- Matthews, P. B. C. (1977): Muscle afferents and Kinaesthesia. *Brit. Med. Bull.*, 33; 137-142.
- McKenna, M. (1966): Paleontology and the origin of Primates. *Folia Primatol.*, 4; 1-25.
- Morbeck, M. (1983): Miocene hominoid discoveries in Rudabanya implications from the postcranial fossils. in: Ciochcon, R.Corrucini, R. (Eds.): *New interpretations of Ape and Human Ancestry.* Plenum Press, New York.
- Morton, D. J. (1926): Significant characteristics of the Neanderthal foot. *Nat. Hist.*, 26; 310-314.
- Morton, D. J. (1935): *The Human foot. Its evolution, physiology and functional disorders.* Columbia Univ. Press. New York.
- Napier, J.Davis, P. (1959): The fore limb skeleton and associated remains of Proconsul africanus. *Fossil mammals of Africa*, 16; 1-70.
- Napier, J.Walker, A. (1967): Vertical clinging and leaping a newly recognized category of locomotor behaviour in Primates. *Folia Primatol.*, 6; 204-219.
- Napier, J. R.Napier, P. H. (1967): *A Handbook of Living Primates.* Academic Press, New York.
- Ogata, T.Mori, M. (1964): Histochemical study of oxidative enzymes in vertebrate muscles. *J. Histochem. Cytochem.*, 12; 171-182.
- Olson, T. R.Seidel, M. R. (1983): The evolutionary basis of some clinical disorders of the human foot: A comparative survey of the living Primates. *Foot & Ankle*, 3; 322-341.
- Pilbeam, D. (1979): Recent finds and interpretations of Miocene hominoids. *Ann. Rev. Anthrop.*, 8; 333-352.
- Pilbeam, D.Rose, M.Badgley, C.Lipschultz, B. (1980): Miocene hominoids from Pakistan. *Postilla*, 181; 1-94.
- Reeser, L. A.Susman, R. L.Stern, J. T. (1983): Electromyographic studies of the human foot: Experimental approaches to hominid evolution. *Foot & Ankle*, 3; 391-407.
- Rome, L. C.Funcke, L. P.Alexander, R.Lutz, G.Aldridge, H.Scott, F.Freadman, M. (1988): Why animals have different muscle fibre types. *Nature*, 335; 824-827.
- Romer, A. S. (1966): *Vertebrate paleontology.* (3rd ed.) Univ of Chicago Press, Chicago.
- Sathian, K.Devanandan, M. S. (1983): Receptors of the metacarpophalangeal joints: A histological study in the bonnet monkey and man. *J. Anat.*, 137; 601-613.
- Schaller, G. B. (1963): *The Mountain Gorilla: Ecology and behaviour.* Univ Press of Chicago, Chicago.
- Simons, E. L. (1972): *Primate evolution: An introduction to Man's place in nature.* MacMillan Co., New York.
- Sinha, D. N. (1985): Cancellous structure of tarsal bones. *J. Anat.*, 140; 111-117.
- Spoor, F.Wood, B.Zonneveld, F. (1994): Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature*, 369; 645-648.
- Stern, J. T.Susman, R. L. (1983): Locomotor anatomy of Australopithecus Afarensis. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 60; 279-313.
- Stillwell, D. L. (1957): The innervation of deep structures of the hand. *Amer. J. Anat.*, 101; 75-99.

- Susman, R. L. (1983): Evolution of the human foot: Evidence from Plio-Pleistocene Hominids. *Foot & Ankle*, 3; 365-376.
- Susman, R. L. (1994): Fossil evidence for early hominid tool use. *Nature*, 265; 1570-1573.
- Susman, R. L. Badrian, N. L. Badrian, A. J. (1980): Locomotor behaviour of *Pan paniscus* in Zaire. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 53; 69-80.
- Szalay, F. (1982): A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. in: Archer, M. (Ed.) *Carnivorous Marsupials*. (621-640. old.) Roy. Zool. Soc., Sydney.
- Szalay, F. Decker, R. (1974): Origins, evolution and function of the tarsus in late Cretaceous Eutheria and Paleocene primates. in: Jenkins, F. (Ed.) *Primate locomotion* (223-259. old.) Academic Press, New York.
- Szalay, F. Delson, E. (1979): *Evolutionary history of the Primates*. Academic Press, New York.
- Tietze, A. (1912): Über den architectonischen Aufbau des Bindegewebes in der menschlichen Fußsohle. *Burn's Beitr. Klin. Chir.*, 123; 493-506.
- Tietze, A. (1982): The architectural structure of the connective tissue in the human sole. *Foot & Ankle*, 2; 252-259.
- Tóth, K. Kellermann, P. Gyetvai, A. (1994): Dinamikus pedobarográfia. A járás dinamikájának és a talpnyomás eloszlás változásának új vizsgálati lehetősége. *Sportorvosi Szemle*, 35; 229-240.
- Török, K. (1993): A genu valgum és genu varum gyakorisága és súlyossága a Vörs-Papkerti temető anyagában. *Anthrop. Közl.*, 35; 173-179.
- Trinkaus, E. (1983a): Functional aspects of Neanderthal pedal remains. *Foot & Ankle*, 3; 377-390.
- Trinkaus, E. (1983b): *The Shanidar Neanderthals*. Academic Press, New York.
- Trinkaus, E. Howells, W. W. (1979): The Neanderthals. *Sci Am.*, 241; 118-133.
- Walker, A. Pickford, M. (1983): New postcranial fossils of *Proconsul africanus* and *Proconsul nyanzae*. in: Ciochon, R. Corruccini, R. (Eds.): *New interpretation of Ape and Human ancestry*. Plenum Press, New York.
- Walmsley, R. P. (1977): Electromyographic study of Phasic activity of peroneus longus and brevis. *Arch. Phys. Med. Rehab.*, 58; 65-69.
- Webb, D. (1996): Maximum walking speed and lower limb length in Hominids. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 101; 515-525.
- Wood, B. (1992): Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature*, 355; 783-790.
- Wood Jones F. (1949): *Structure and function as seen in the foot*. Bailliere Tindall & Cox, London.
- Wright, D. H. (1961): Action of the subtalar and ankle joint complex during the stance phase of walking. *J. Bone Joint Surg.*, (Am) 46; 361-368.
- Zadravec, Gy. (1981): Az alsó ugróizület biomechanikája és mozgásának mérése goniométerrel. *M. Traumatológia*, 24; 304-309.
- Zapfe, H. (1958): The skeleton of *Pliopithecus vindobonensis*. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 16; 441-455.

A szerző címe: Prof. Dr. Józsa László
 Author's address: Országos Traumatológiai Intézet
 Fiumei út 17.
 H-1081 Budapest,
 Hungary