



UNIVERSITAT<sup>DE</sup>  
BARCELONA

# Adaptaciones anatómicas de la muñeca a las diferentes formas de locomoción en el orden de los primates

Aroa Casado Rodríguez



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement 4.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento 4.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution 4.0. Spain License.**



UNIVERSITAT<sup>DE</sup>  
BARCELONA

**ADAPTACIONES ANATÓMICAS DE LA MUÑECA A LAS  
DIFERENTES FORMAS DE LOCOMOCIÓN EN EL  
ORDEN DE LOS PRIMATES**

Memoria de tesis doctoral presentada por:

**AROA CASADO RODRÍGUEZ**

Para optar al grado de

**Doctora por la Universidad de Barcelona**

Dirigida por

**Dr. Josep María Potau Ginés**

Profesor Titular de la Unidad de Anatomía y Embriología Humanas, Departamento de  
Cirugía y Especialidades Médico-quirúrgicas, Universidad de Barcelona

Programa de Doctorado Medicina e Investigación Traslacional  
(Facultad de Medicina y Ciencias de la Salud – Campus Clínic)  
Departamento de Cirugía y Especialidades Médico-quirúrgicas  
Universidad de Barcelona

Barcelona, julio de 2021



Josep Maria Potau Ginés

Unidad de Anatomía y Embriología Humanas

Departamento de Cirugía y Especialidades Médico-quirúrgicas

Facultad de Medicina

Universidad de Barcelona

Certifico:

La tesis titulada “ADAPTACIONES ANATÓMICAS DE LA MUÑECA A LAS DIFERENTES FORMAS DE LOCOMOCIÓN EN EL ORDEN DE LOS PRIMATES” ha estado realizada, bajo mi supervisión, por Aroa Casado Rodríguez, para optar al grado de Doctora en Medicina y que los artículos que la configuran cumplen las condiciones vigentes exigidas por la Universidad de Barcelona, por lo que considero la presente tesis doctoral apta para su presentación.

Y, para que conste, firmo este documento.

Dr. Josep María Potau Ginés

Director de tesis

Aroa Casado Rodríguez

Candidata al grado de Doctora





*A todos los amantes de los caminos difíciles,  
el mundo es nuestro*



## Agradecimientos

Los agradecimientos siempre han sido mi parte preferida de todos los trabajos. Quizás porque cuando los lees conectas un poco más con la persona que ha escrito aquello que estás leyendo y con su realidad. Pero, por una vez, si el lector quiere quedarse con algo de todo esto, tendrá que aprender a hacer explícito lo implícito que se esconde tras estas líneas. Lo que quiero decir es mucho e intenso, así que os toca trabajar conceptualmente.

La tesis doctoral es un periodo apasionante caracterizado por la soledad, la resiliencia y el sacrificio. Cuando empecé a trabajar en ciencia pensé que echaría de menos el mayor placer del mundo: el silencio -y la tranquilidad de estar siempre sola, con mis reflexiones-. No sé exactamente qué es lo que me imaginaba en un primer momento... supongo que algo parecido al jolgorio que te puedes encontrar en los grandes laboratorios nacionales e internacionales, pero mi vida laboral (en la actualidad) se parece mucho más de lo que me hubiera podido imaginar al maravilloso imaginario que hace ya muchos años tenía. Este hecho es (en gran parte) culpa de mi director de tesis. Nunca me hubiese imaginado que iba a encontrar a una persona cuya presencia fuera más útil y agradable que la paz de estar contigo misma. Sólo por haberme encontrado por el camino a un investigador y persona como tú: merece la pena.

Estos años lo he disfrutado mucho y he aprendido más. He encontrado a personas increíbles por el camino. Gracias a todas y cada una de las personas que se han cruzado conmigo estos años y me han hecho la vida más fácil -cosa que no es nada sencillo-.

Especialmente gracias a los alumnos que he tenido a lo largo de estos años. Sin ellos, sin sus ganas de cambiarlo todo, sin su sinceridad, sin sus “tonterías”, sin sus ñoñerías, sin sus mensajitos por redes y sin sus rebuscadas dudas y preguntas, probablemente, no hubiera sido capaz de mantener el nivel de motivación, al máximo, desde el primer hasta el último día. Habéis conseguido que mi cabeza no deje de carburar ni un solo segundo. A vosotros os lo debo todo y me gustaría agradecer especialmente a la generación confinada en primero de carrera (actual segundo) y a Jordi Canals este último año tan apoteósico. Si todas las personas se parecieran un poco más a vosotros, el mundo sería maravilloso. Si me llegan a decir hace unos años que iba a empezar el 2021 siendo la personificación del concepto “reír hasta que duele” no me lo hubiese creído.

Gracias a mis “potawines” y al “yisuscraist team” porque habéis sido a lo largo de todos estos años el edulcorante del café amargo de la vida (algunos más literalmente que otros). Sin vosotros, los primeros años de este camino hubieran sido tremendamente descafeinados.

Gracias a todos esos compañeros investigadores, que han confiado en mí y en mi criterio para debatir y complementar sus investigaciones, sumar es la clave del éxito. Y a todos los compañeros que mediante su crítica constructiva han conseguido enriquecer la calidad de mi trabajo y me han dado la chispa necesaria para que nunca se me acaben las ganas de seguir puliendo y mejorando mis habilidades.

Eternas gracias a Paco por levantar un imperio y por dejarnos disfrutar de él. Eres un ídolo.

Gracias a todos los revisores y a los *curators* de las colecciones que he visitado. Especialmente a Marcia Ponce de León, por ser un ejemplo de mujer a seguir.

Gracias, también, a todos esos amigos y familiares que han sido pacientes y comprensivos, respetando mi constante ausencia y desconexión del mundo real. Gracias porque, a pesar de todo, me habéis hecho sentir que el tiempo pasa del mismo modo en la realidad que en mi cabeza. Eso, os lo agradeceré siempre.

Gracias, de corazón, a Manoel Muxico y a Jaume Buxeda porque hay mensajes literales (y no tan literales) que son capaces de cambiar el rumbo en el que sopla el viento en medio de la tormenta. También, una vez más y eternamente, gracias a Prim Bertrán. Han pasado ya siete años desde tu muerte y no sabes lo vivo que sigue tu legado en cada uno de los que fuimos tus alumnos. Siempre serás un referente académico en mi vida y un claro ejemplo de que: la edad no es una excusa; de que nunca es tarde para adaptarse a los cambios; de que preocuparse por los alumnos es también preocuparse por su aprendizaje; de que a veces la innovación surge a partir de la dinámica más sencilla si la acompaña la mayor de las pasiones; de que mostrar que eres humano y que también te equivocas abre las puertas a crecer y mejorar; de que nunca vamos a conseguir saberlo todo pero nunca es tarde para aprender cosas nuevas; de que si algo no nos gusta tenemos que invertir toda una vida en cambiarlo... Y sobre todo gracias por enseñarme que creer en los alumnos les hace dar lo mejor de sí mismos. Infinitas gracias, también, a Román Cuartango por no dejar de publicar contenido intelectual de calidad. Aunque debo de reconocer que echo muchísimo de menos tus clases, lo cierto es que tus libros siempre serán luz en medio de la oscuridad. Si no os hubieseis cruzado en el camino de mi vida académica no tendría tan claro que un buen docente marca de por vida el desarrollo personal e intelectual de sus alumnos. GRACIAS.

Gracias, también, a Ángel. Eres la única persona del mundo cuyos proyectiles intelectuales me obligan a analizarme y deconstruirme por momentos. Has sido el gran motor de mis cambios de paradigma a lo largo de estos años (de verdad, no me faltes nunca).

Por último, pero no menos importante, me gustaría agradecer a mi compañero de camino el hecho de haber priorizado mis necesidades y mi voluntad sobre lo que el mundo nos impone.

Eres la persona de mis sueños. Nuestra vida nunca ha sido fácil y probablemente nunca lo sea, pero como tan acertadamente dijo mi querido Sartre: “somos lo que hacemos con lo que la vida ha hecho de nosotros”. Nunca dejes de hacer conmigo lo que, sólo nosotros, sabemos hacer con la vida.

PD para Laura: Empecé formalmente esta tesis enterrando a tu hermano, hice las revisiones del primer artículo contigo en la UCIN (sin la ayuda del barbas me hubiera dado algo) y la acabo con tu pollo mecánico cantando 24 horas y contigo gritando como si te estuvieran matando (y benditos gritos, ¡que no me falten nunca!). Me has acompañado a Valladolid a hacer disecciones (no te gustaba nada el olor a macaco descompuesto), contigo en brazos he reestructurado clases y preparado algunas desde 0, he escrito artículos, capítulos de libro, he hecho 2 posgrados, cursos de lengua de signos y he escrito diversas ponencias y pósteres para congresos. También he asistido a muchas clases virtuales y a sesiones formativas desde el móvil esperando en las consultas de tus médicos. Y a pesar de escuchar mil y una veces, por parte de todo el mundo, que esto no iba a salir bien, nunca he vivido y saboreado algo tan intensamente como todo este proceso. Que nunca te diga nadie lo que puedes hacer o no puedes hacer en la vida. Tu madre hizo y hará siempre lo que le ha dado la real gana, si tienes que aprender algo de mí (y de los Casado) espero que sea eso.

PD 1: Gracias a todos los que, en pleno julio, habéis invertido tiempo de vuestra vida en revisar el formato de esta tesis. Sois los mejores.



Esta tesis ha sido financiada por el contrato predoctoral APIF-UB 2016/2017 otorgada a la autora de esta memoria y el proyecto de investigación CGL2014-52611-C2-2-P “Adaptaciones del sistema musculoesquelético de la extremidad anterior de los primates a diferentes tipos de locomoción: implicaciones evolutivas y funcionales” financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad de España otorgado al Dr. Josep Maria Potau.







# ÍNDICE



# ÍNDICE

Lista de figuras	I
Lista de tablas	III
Lista de abreviaturas	IV
Enumeración de los artículos que componen la tesis	VI
<b>1. Introducción</b>	<b>1</b>
1.1. Embriología de la extremidad superior	1
1.2. Anatomía de la muñeca humana	5
1.2.1. Generalidades de la muñeca	5
1.2.2. Articulación radiocarpiana	14
1.2.3. Ligamentos de la muñeca	18
1.3. Anatomía comparada	22
1.3.1. La superfamilia <i>Hominoidea</i> : filogenia y taxonomía	23
1.3.2. Tipos de locomoción en los primates hominoideos	26
1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates	32
1.4. Colecciones de referencia	40
1.5. Morfometría geométrica	43
1.6. Aplicaciones clínicas	49
<b>2. Hipótesis y objetivos de trabajo</b>	<b>51</b>
2.1. Hipótesis	51
2.2. Objetivos de trabajo	52
<b>3. Resultados</b>	<b>53</b>
<b>4. Discusión</b>	<b>130</b>
4.1. Limitaciones del estudio	137
4.2. Direcciones futuras	138
<b>5. Conclusiones</b>	<b>140</b>
<b>6. Bibliografía</b>	<b>142</b>
<b>7. Anexos</b>	<b>155</b>





LISTA DE

FIGURAS



## Lista de figuras

- ❖ Figura 1. Sección transversal del tronco en edad temprana del desarrollo. Encuadrada en rojo se identifica el esbozo de la extremidad superior en relación con otras estructuras (Imagen modificada de [1])
- ❖ Figura 2. Formación del esqueleto de la extremidad superior de los *Mammalia* (Imagen extraída de [1])
- ❖ Figura 3. Extremidad superior desde una visión anterior y posterior. Las flechas rojas señalan la región específica que ocupa la muñeca dentro de la extremidad superior (Imagen modificada de [7])
- ❖ Figura 4. Esqueleto del antebrazo y de la mano. Las flechas rojas señalan los límites proximal (izquierda) y distal (derecha) de la muñeca (Imagen modificada de [8])
- ❖ Figura 5. Corte transversal esquemático de la zona inferior de la muñeca. 1) Tendón del músculo flexor radial del carpo, 2) Tendón del músculo flexor largo del pulgar, 3) Nervio mediano, 4) Retináculo flexor, 5) Tendones del músculo flexor superficial de los dedos, 12) Vaina común de los músculos flexores, 13) Tendones del músculo flexor profundo de los dedos (Imagen extraída de [9])
- ❖ Figura 6. Sección coronal de la mano y del antebrazo donde se aprecian las articulaciones y algunos de los ligamentos de la muñeca y de la mano (Imagen modificada de [13])
- ❖ Figura 7. Huesos del carpo desde una visión anterior y distal (Imagen modificada de [8])
- ❖ Figura 8. Vascularización arterial de la muñeca. (A) Arcos dorsales; (B) Arcos palmares (Imagen modificada de [14])
- ❖ Figura 9. Venas de la extremidad superior (Imagen extraída de [19])
- ❖ Figura 10. Inervación dorsal del antebrazo (Imagen extraída de [7])
- ❖ Figura 11. Inervación anterior del antebrazo. (a) Vista anteroradial; (b) Vista anterocubital (Imagen extraída y modificada de [7])
- ❖ Figura 12. Dibujo de la articulación radiocarpiana desde una perspectiva dorsal y distal. Se ha abierto la región dorsal de la cápsula articular y se ha flexionado la fila proximal de los huesos del carpo. R = radio, U = cúbito, S = escafoides, L = semilunar, s = fosa del escafoides, I = fosa del semilunar, ip = prominencia de la interfaz o cresta sagital cartilaginosa, RSC = ligamento radioescafogrande, LRL = ligamento radiosemilunar largo, RSL = ligamento radioescafosemilunar, SRL = ligamento radiosemilunar corto, is = surco interligamentoso (Imagen extraída de [11])
- ❖ Figura 13. Líneas de flexión (a) y extensión (b) de la muñeca (Imagen modificada de [12] y [25])
- ❖ Figura 14. Vista palmar de los ligamentos de la articulación radiocarpiana. 1 = Ligamento radioescafogrande (LREG), 2 = Ligamento radiosemilunar largo (LRSL), 3 = Ligamento radiosemilunar corto (LRSC), 4 = Ligamento cubitocarpiano palmar (LCCP), 5 = Ligamento colateral radial (LCR), 6 = Ligamento colateral cubital (LCC)
- ❖ Figura 15. Vista dorsal de los ligamentos de la articulación radiocarpiana. 1 = Ligamento radiocarpiano dorsal (LRCD), 2 = Ligamento colateral radial (LCR), 3 = Ligamento colateral cubital (LCC)
- ❖ Figura 16. Filogenia del orden Primate (Imagen creada en base a [50])
- ❖ Figura 17. Representación de las principales formas de cuadrupedia en primates donde A, B y C presentan marchas simétricas y D y E marchas asimétricas. A: Cuadrupedia arbórea, B: Cuadrupedia terrestre, C: *Knuckle walking*, D: Salto, E: Galope (Imagen extraída de [63])



- ❖ Figura 18. Diferencias posturales de las articulaciones radiocarpiana y mediocarpiana durante la locomoción *knuckle walking* en chimpancés y gorilas (Imagen modificada de [71])
- ❖ Figura 19. Extremidad superior de chimpancé donde se observa la carga sobre el tercer y cuarto dedo, además del sistema de coordenadas del antebrazo (Xf, Yf y Zf) y de la mano (Xh, Yh y Zh) (flechas negras). Las flechas discontinuas representan vectores que se utilizaron para ayudar a orientar el sistema de coordenadas (Imagen extraída de [72])
- ❖ Figura 20. Tipos de braquiación. A: Braquiación por contacto. B: Braquiación por rebote (Imagen extraída de [75])
- ❖ Figura 21. Vista anterior del radio de humano (izquierda) y chimpancé (derecha)
- ❖ Figura 22. La articulación de la muñeca en un primate no hominoideo, un chimpancé y un humano (de izquierda a derecha). P = pisiforme; T = piramidal; L = semilunar; s = escafoides; m = menisco; st =apófisis estiloides del cúbito; t = ligamento triangular; u = ligamento cubitocarpiano palmar; r = ligamento radiocarpiano palmar (Imagen extraída de [87])
- ❖ Figura 23. Procesos de traslación, escalado y rotación durante el análisis GPA
- ❖ Figura 24. Disección del ligamento radiocarpiano palmar en *Homo sapiens*. 1 = ligamento radioescafo grande, 2 = ligamento radiosemilunar largo, 3 = ligamento radiosemilunar corto (Imagen extraída de [113])

\*Todas las imágenes no referenciadas son imágenes realizadas por nuestro grupo de investigación



LISTA DE

TABLAS



## Lista de tablas

- ❖ Tabla 1. Ligamentos de la articulación radiocarpiana (Adaptado de [17,35])
- ❖ Tabla 2. A la izquierda, número, tipo y descripción de los *landmarks*. A la derecha, modelo tridimensional de la epífisis distal del radio en *Homo sapiens* que muestra la ubicación de los puntos de referencia utilizados (Publicado por separado en [113])





# ABBREVIATURAS



## **Lista de abreviaturas**

HOX - Genes *homebox*

PAX - Genes *paired box*

WG - Genes *wingless*

TGF-Beta - Factor de crecimiento transformante Beta

ZAP - Zona de actividad polarizadora

FGF - Factor de crecimiento de fibroblastos

CFCT - Complejo del fibrocartílago triangular

R1 - Fila proximal del carpo

R2 - Fila distal del carpo

LRCP - Ligamento radiocarpiano palmar

LREG - Ligamento radioescafo grande

LRSL - Ligamento radiosemilunar largo

LRSC - Ligamento radiosemilunar corto

LCCP - Ligamento cubitocarpiano palmar

LCS - Ligamento cubitosemilunar

LCP - Ligamento cubitopiramidal

LCG - Ligamento cubitogrande

LRCD - Ligamento radiocarpiano dorsal

LCR - Ligamento colateral radial

LCC - Ligamento colateral cubital

LCCA - Fascículo anterior del ligamento colateral cubital

LCCP - Fascículo posterior del ligamento colateral cubital

KW - *Knuckle-walking*

Uva - Universidad de Valladolid

MZB - *Museu de Ciències Naturals de Barcelona*

AIM - *Anthropologisches Institut und Museum*

CSHO - *Center for the Study of Human Origins*

RMCA - *Royal Museum for Central Africa*

GM - Morfometría geométrica



2D - Dos dimensiones

3D - Tres dimensiones

GPA - Análisis General de Procrustes

ProC - Coordenadas de Procrustes

VISI - Inestabilidad en volarflexión

DISI - Inestabilidad en dorsiflexión

CID - Inestabilidad en intrafila carpiana

CND - Inestabilidad en interfilas carpianas

CID - Inestabilidad combinada o compleja

CIA - Inestabilidad adaptativa



ARTÍCULOS QUE  
COMPONEN LA TESIS



## **Enumeración de los artículos que componen la tesis**

La siguiente tesis se presenta en formato de compendio de artículos. A continuación, se procede a enumerar los correspondientes artículos, cuyos objetivos e hipótesis se encuentran desglosados en el apartado 2:

- Artículos publicados:

### Artículo 2

**Casado A**, Punsola V, Gómez M, de Diego M, Barbosa M, de Paz F, Pastor JF, Potau JM. Three-dimensional geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates. *Am J Phys Anthropol.* 2019; 170: 24-36. FI=2.414, Q1 (Anthropology) JCR2019

### Artículo 3

**Casado A**, Avià Y, Llorente M, Riba D, Pastor JF, Potau JM. Effects of captivity on the morphology of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates. *Animals.* 2021; 11: 1856. FI=2.752, Q1 (Veterinary Sciences) JCR2020

- Artículos en proceso de revisión:

### Artículo 1

Potau JM, Pastor JF, de Paz F, Barbosa M, Gómez M, de Diego M, **Casado A**. Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*).

### Artículo 4

**Casado A**, Cuesta-Torralvo E, Pastor JF, de Diego M, Gómez M, Ciurana N, Potau JM. 3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*.





# INTRODUCCIÓN





# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Embriología de la extremidad superior

Las extremidades superior e inferior se forman a partir del desarrollo coordinado de varios componentes del tejido embrionario. Por ello, para comprender la anatomía de la muñeca es fundamental entender el desarrollo embriológico de la extremidad. La formación de las extremidades comienza al final de la cuarta semana del desarrollo embrionario (Figura 1) [1]. Los primordios de las extremidades aparecen después de la proliferación de las células del mesodermo somatopleural de la lámina lateral del embrión, que en un primer momento se presentan como dos prominencias aplanadas dorsoventralmente en forma de paletas. El primordio de la extremidad superior –24° día gestacional en la región cervical caudal– se hace visible antes que el de la extremidad inferior –28° día gestacional en la región lumbar– [2].

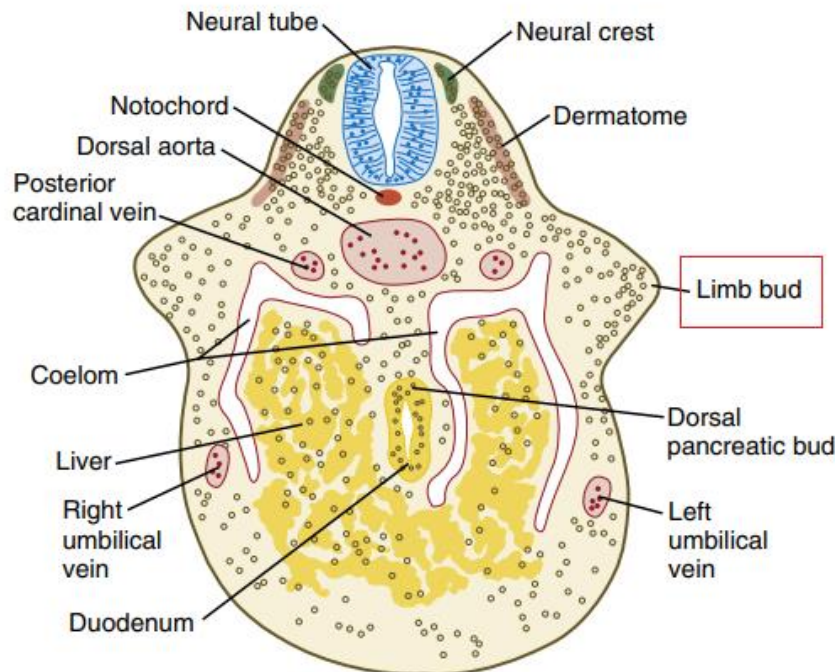


Figura 1. Sección transversal del tronco en edad temprana del desarrollo. Encuadrada en rojo se identifica el esbozo de la extremidad superior en relación con otras estructuras (Imagen modificada de [1])



# 1. Introducción

## 1.1. Embriología de la extremidad superior



Existen diversos procesos implicados en el desarrollo embrionario, como la determinación de los ejes corporales, la formación de patrones y la organogénesis. La organización de la extremidad superior está relacionada con el sistema cartesiano, en el caso de los mamíferos los principales ejes corporales son: ventral/dorsal, rostral/caudal y derecho/izquierdo. A medida que se determinan los ejes comienza la organogénesis, condicionada por numerosos genes que codifican para un gran número de proteínas diferentes que coordinan el mecanismo del desarrollo embrionario. Los principales genes relacionados con los procesos de transcripción son los genes *homebox* (HOX), los genes *paired box* (PAX), los genes del crecimiento, los genes *wingless* (WG) y la familia del factor de crecimiento transformante Beta (TGF-Beta) [3]. Los genes HOX están controlados por el ácido retinoico y son los encargados de trabajar a través del factor de transcripción T-box para el desarrollo de las extremidades a partir del mesodermo lateral y del ectodermo suprayacente. Estos genes fijan la secuencia de los ejes anteroposterior, dorsoventral y proximodistal de la extremidad superior [4] bajo la exposición de señales como las de la zona de actividad polarizadora (ZAP). También son los encargados del proceso de segmentación de las extremidades y de la diferenciación de los tejidos especializados [5].

Las extremidades de los vertebrados están constituidas por elementos derivados del mesodermo de los somitas (músculos, nervios y vasos) y del mesodermo lateral (hueso, cartílago y tendones) [3] y se dividen en tres segmentos estructurales: proximal (estilopodio o brazo), intermedio (zeugopodio o antebrazo) y distal (autopodio o mano). Durante el desarrollo, los segmentos proximales –dependientes de la influencia del ácido retinoico y de otras moléculas– se diferencian antes que los distales, que se mantienen en estado proliferativo a través de la acción de los factores de crecimiento de fibroblastos (FGF) y de las vías de señalización Wnt [1] (Figura 2).

# 1. Introducción

## 1.1. Embriología de la extremidad superior

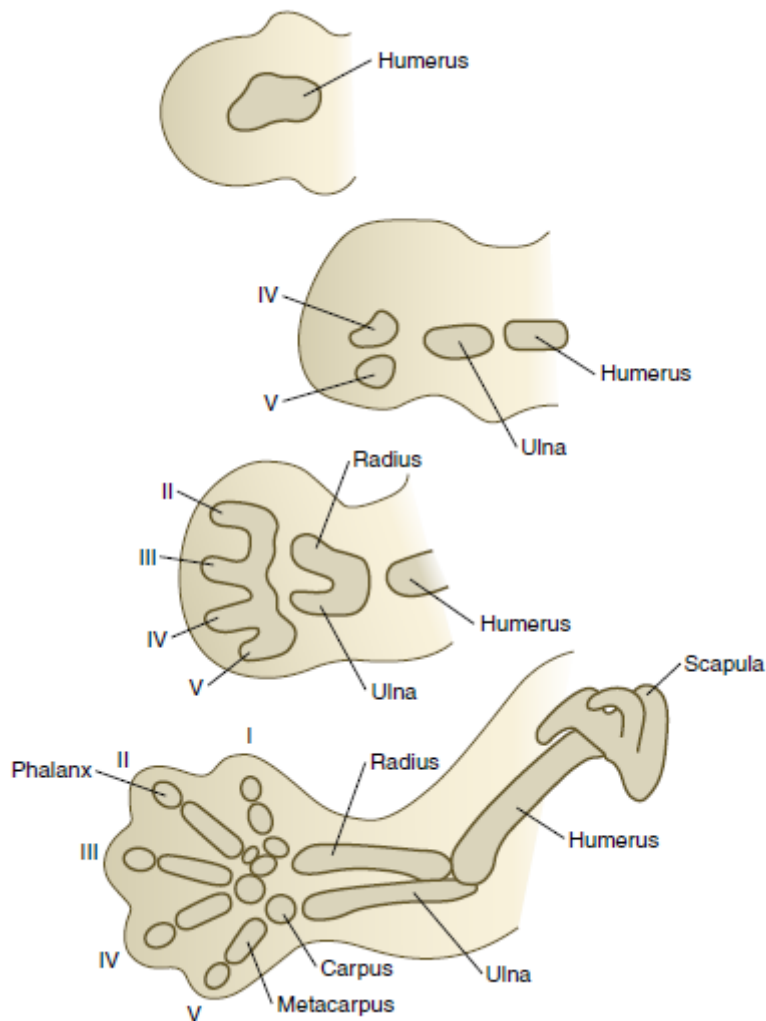
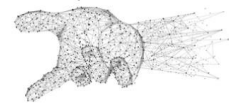


Figura 2. Formación del esqueleto de la extremidad superior de los *Mammalia* (Imagen extraída de [1])

El esqueleto es el primer tejido importante de la extremidad que muestra signos de diferenciación. Se forma a partir del mesodermo de la placa lateral, apareciendo inmediatamente el tejido cartilaginoso en su interior [1]. Las articulaciones sinoviales que se forman entre los huesos (interzona de los primordios óseos condrificantes) aparecen a partir de condensaciones del tejido embrionario que se transforman en tejido fibroso denso. Dicho tejido forma el cartílago articular que cubre los extremos de los huesos adyacentes, las membranas sinoviales, los fibrocartílagos articulares y los ligamentos. Por su parte, los músculos de las extremidades surgen a partir de células derivadas del mesodermo somático que acceden al esbozo de la extremidad siguiendo una migración ventrolateral. Una vez se sitúan en el esbozo de la extremidad se va formando el tejido muscular con el alargamiento del esbozo. En un primer lugar, el tejido muscular se divide en una capa flexora y una capa extensora, para posteriormente fusionarse, por lo que los

## 1. Introducción

### 1.1. Embriología de la extremidad superior



músculos se pueden formar mediante más de un segmento original [6]. Los tendones surgen del mesodermo de la placa lateral y se forman inicialmente de forma independiente a los músculos [2]. La inervación de la extremidad superior corresponde a los ramos ventrales de los nervios espinales C5 a T1, que convergen en la base de las extremidades para formar el plexo braquial. Los axones motores para los músculos flexores, pronadores y aductores se agrupan en las divisiones ventrales de los plexos, mientras que los destinados a los músculos extensores, supinadores y abductores lo hacen en las divisiones dorsales [2]. El patrón vascular inicial consiste en una arteria central que drena en un seno marginal periférico y luego en canales periféricos venosos. Los vasos sanguíneos no se forman debajo del ectodermo ni en las regiones centrales de formación de cartílago [1].

1. Introducción
  - 1.2. Anatomía de la muñeca humana
    - 1.2.1. Generalidades de la muñeca



## 1.2. Anatomía de la muñeca humana

### 1.2.1. Generalidades de la muñeca

La muñeca es la región anatómica de la extremidad superior que se sitúa entre el antebrazo y la mano (Figura 3). Se divide en una región anterior o ventral y en una región posterior o dorsal. Su límite proximal lo constituye el borde inferior del músculo pronador cuadrado y su límite distal las articulaciones carpometacarpianas (Figura 4).

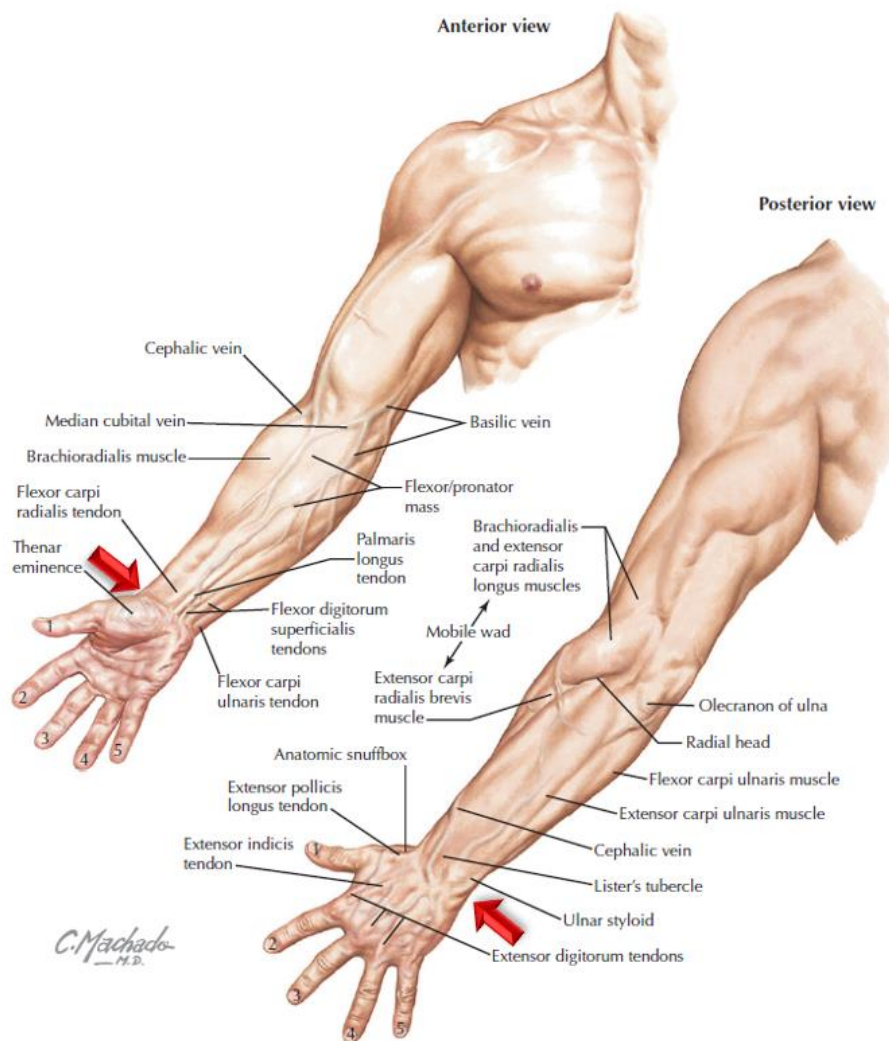


Figura 3. Extremidad superior desde una visión anterior y posterior. Las flechas rojas señalan la región específica que ocupa la muñeca dentro de la extremidad superior (Imagen modificada de [7])

1. Introducción  
 1.2. Anatomía de la muñeca humana  
 1.2.1. Generalidades de la muñeca

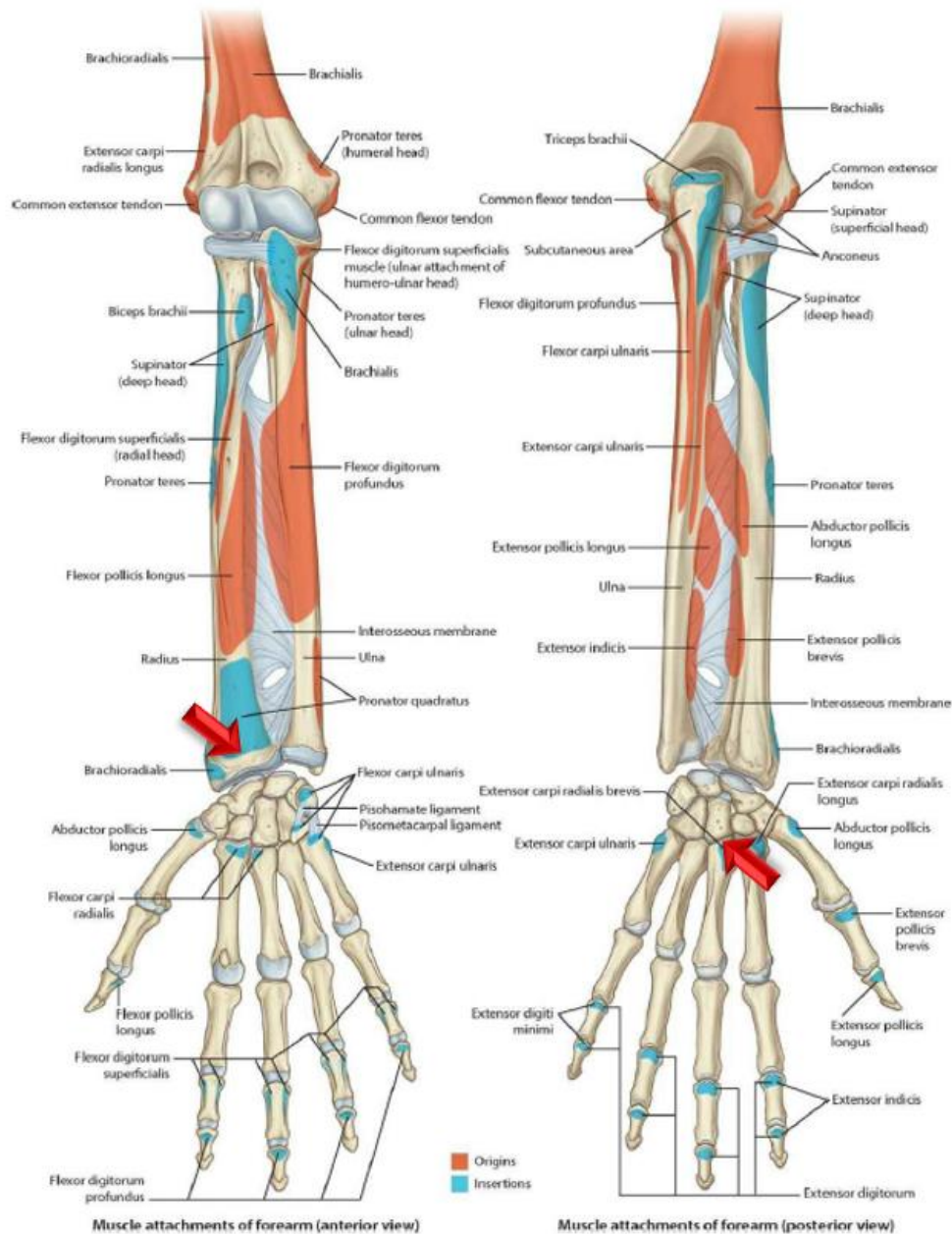
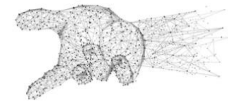
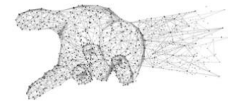


Figura 4. Esqueleto del antebrazo y de la mano. Las fechas rojas señalan los límites proximal (izquierda) y distal (derecha) de la muñeca (Imagen modificada de [8])

La región anterior de la muñeca está constituida por dos zonas diferenciadas, una superior y una inferior, mientras que la región posterior forma una unidad continua con el dorso de la mano. La zona superior la forma la porción distal del antebrazo y está situada por delante de las epífisis distales del cúbito y del radio. Su límite lateral corresponde al tendón del músculo flexor largo del pulgar y su límite medial corresponde al tendón del músculo flexor cubital del carpo. Esta zona superior de la muñeca contiene

1. Introducción  
1.2. Anatomía de la muñeca humana  
1.2.1. Generalidades de la muñeca



en un primer plano, de lateral a medial, los tendones de los músculos braquiorradial, flexor radial del carpo, palmar largo y flexor cubital del carpo. En un segundo plano contiene los tendones del músculo flexor superficial de los dedos. En un tercer plano los tendones de los músculos flexor profundo de los dedos y flexor largo del pulgar. Finalmente, el cuarto plano lo forma la porción distal del músculo pronador cuadrado. Por su parte, la zona inferior de la muñeca está formada por el túnel carpiano (Figura 5), que es un conducto osteofibroso que se encuentra entre el retináculo flexor y los huesos del carpo. El túnel carpiano contiene el tendón del músculo flexor radial del carpo (en un compartimento propio), los tendones de los músculos flexor superficial de los dedos, flexor profundo de los dedos y flexor largo del pulgar, sus vainas sinoviales y el nervio mediano [9].

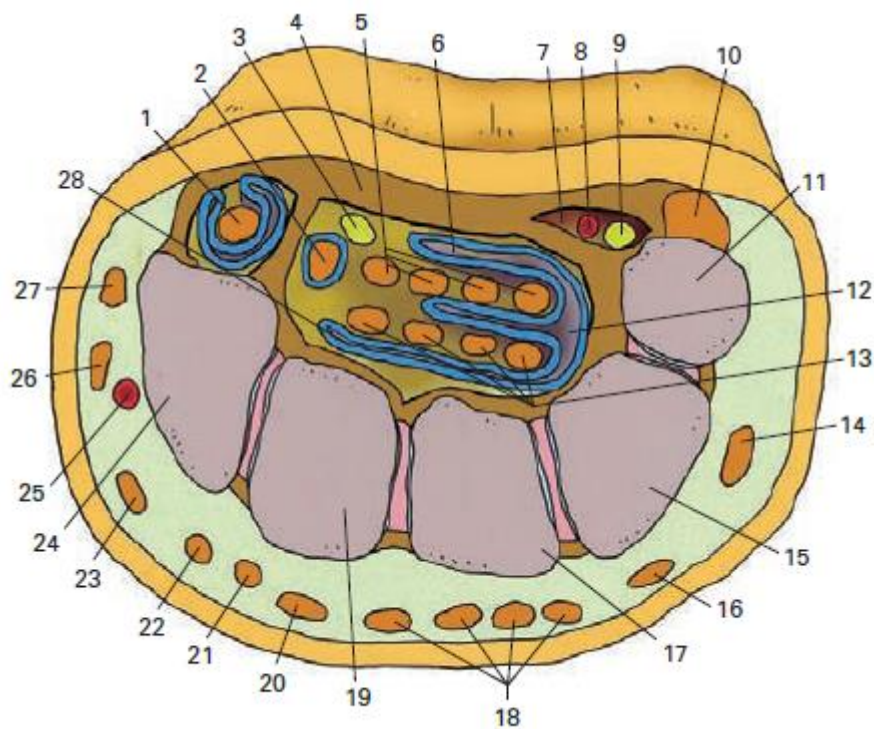
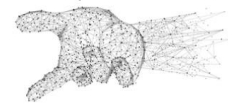


Figura 5. Corte transversal esquemático de la zona inferior de la muñeca. 1) Tendón del músculo flexor radial del carpo, 2) Tendón del músculo flexor largo del pulgar, 3) Nervio mediano, 4) Retináculo flexor, 5) Tendones del músculo flexor superficial de los dedos, 12) Vaina común de los músculos flexores, 13) Tendones del músculo flexor profundo de los dedos (Imagen extraída de [9])

Desde un punto de vista osteológico (Figura 6), la muñeca es un complejo articular formado por la articulación radiocarpiana (de tipo condílea), la articulación radiocubital distal (de tipo trocoide), las articulaciones intercarpianas, la articulación mediocarpiana (de tipo bicondílea) y las articulaciones carpometacarpianas [10]. Los ocho huesos que



1. Introducción  
1.2. Anatomía de la muñeca humana  
1.2.1. Generalidades de la muñeca



forman el carpo se suelen dividir a su vez en dos filas anatómicas (Figura 7). La fila proximal está formada, de radial a cubital, por los huesos escafoides, semilunar, piramidal y pisiforme, aunque algunos autores excluyen al pisiforme al considerarlo un hueso sesamoideo formado dentro del tendón del músculo flexor cubital del carpo [11]. La fila distal está formada, de radial a cubital, por los huesos trapecio, trapezoide, grande y ganchoso. Además de esta división en dos filas anatómicas, algunos autores [12] dividen la muñeca en tres columnas. Una columna radial –formada por los huesos escafoides, trapecio y trapezoide y por el primer y segundo metacarpianos–, una columna intermedia –formada por los huesos semilunar y grande y por el tercer metacarpiano– y una columna cubital –formada por los huesos piramidal y ganchoso y por el cuarto y quinto metacarpianos–.

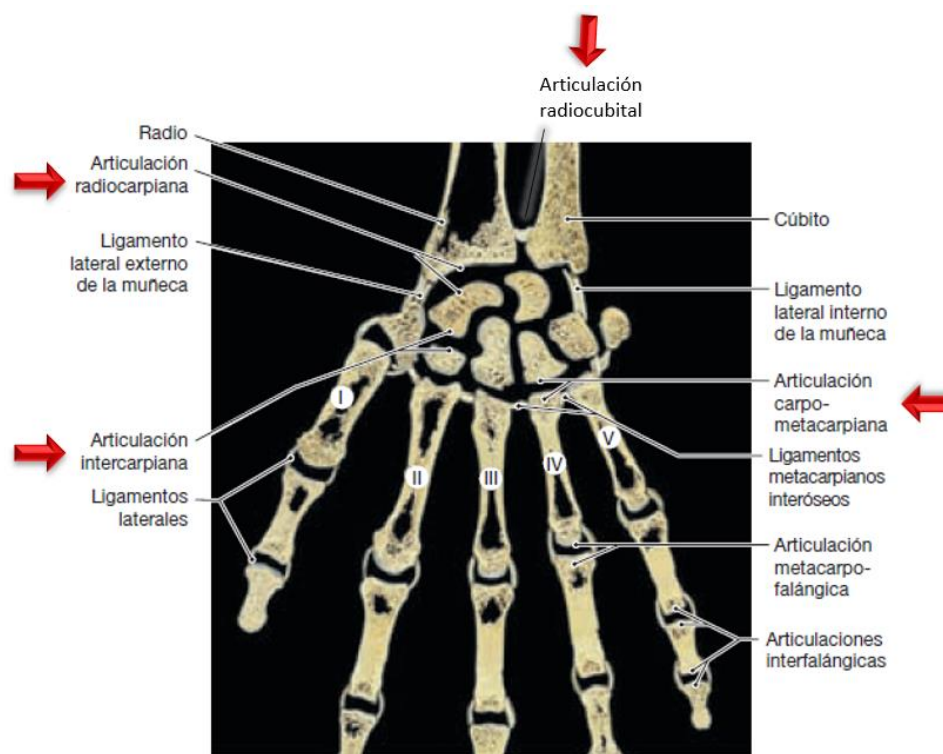


Figura 6. Sección coronal de la mano y del antebrazo donde se aprecian las articulaciones y algunos de los ligamentos de la muñeca y de la mano (Imagen modificada de [13])

1. Introducción  
 1.2. Anatomía de la muñeca humana  
 1.2.1. Generalidades de la muñeca

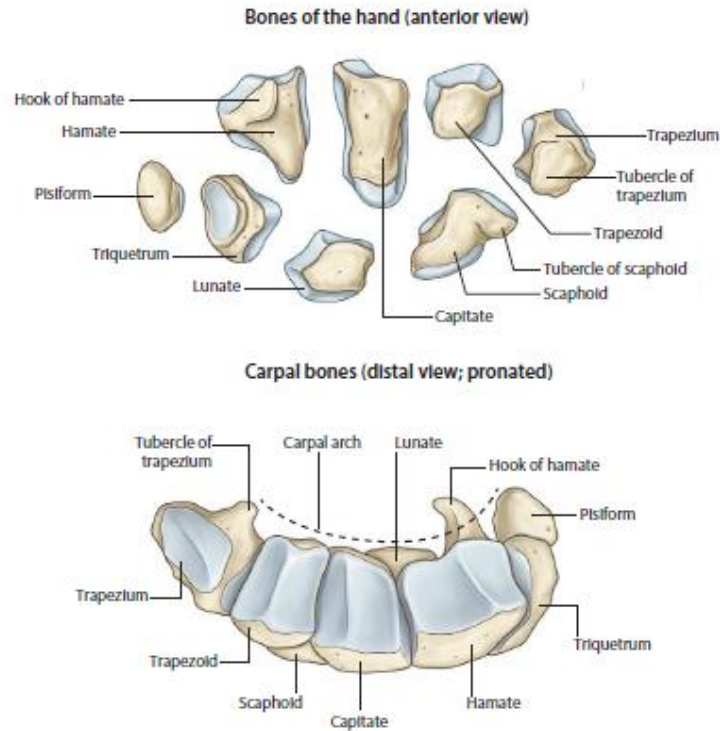


Figura 7. Huesos del carpo desde una visión anterior y distal (Imagen modificada de [8])

La vascularización arterial de la muñeca depende de un sistema complejo formado por tres arcos dorsales y tres arcos palmares, según la clasificación de Ruth En Si Tan [14]. Los arcos dorsales (Figura 8) son el arco radiocarpiano dorsal, el arco intermedio dorsal y el arco metacarpiano proximal. El arco radiocarpiano dorsal se localiza profundamente a los tendones de los músculos extensores. En un 80% de la población se forma a partir de las arterias radial y cubital y en un 67% a partir de una rama dorsal de la arteria interósea anterior. El arco intermedio dorsal se localiza a nivel de la articulación mediocarpiana. En un 60% de los individuos se forma a partir de las arterias radial, cubital e interósea anterior, pero en un 20% de los individuos la aportación de la arteria radial está ausente y en un 20% está ausente la aportación de la arteria cubital. El arco metacarpiano proximal se localiza a nivel de las articulaciones carpometacarpianas y lo forman las ramas comunicantes del arco palmar profundo, dando lugar a las arterias metacarpinas dorsales segunda, tercera y cuarta que irrigan la piel de la mano a nivel dorsal. El arco completo está documentado en el 27% de la población.



## 1. Introducción

### 1.2. Anatomía de la muñeca humana

#### 1.2.1. Generalidades de la muñeca



Los arcos palmares (Figura 8) son el arco radiocarpiano palmar, el arco intercarpiano palmar y el arco palmar distal. El arco radiocarpiano palmar recibe ramas de la arteria cubital, la arteria radial y la arteria interósea anterior, estando presente en el 100% de la población. El arco intercarpiano palmar recibe ramas de la arteria cubital, la arteria radial y la arteria interósea anterior, estando presente en el 53% de la población. Finalmente, el arco palmar distal se localiza superficialmente a las bases de los metacarpianos cuarto y quinto y recibe arterias recurrentes de las arterias radial y cubital. Este arco también es conocido como “zona de convergencia de la arteria distal” [14].

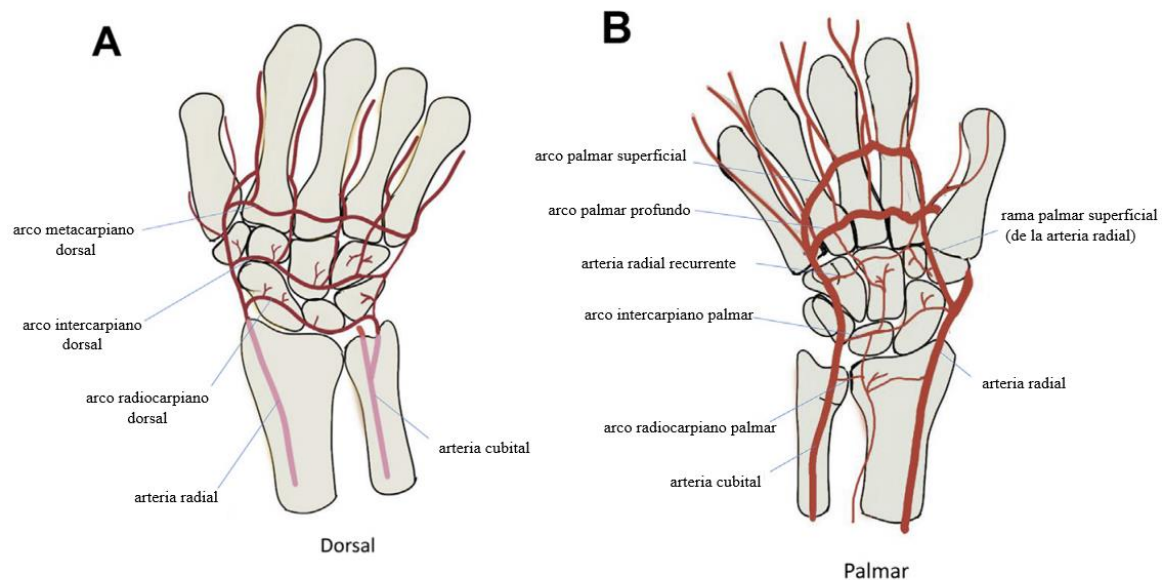


Figura 8. Vascularización arterial de la muñeca. (A) Arcos dorsales; (B) Arcos palmares (Imagen modificada de [14])

La vascularización de los huesos del carpo depende directamente de los arcos palmares y dorsales, siendo el suministro de sangre directo desde las arterias radial y cubital para los huesos escafoides, pisiforme y trapecio, mientras que los huesos semilunar y piramidal dependen del arco radiocarpiano palmar. Algunos autores [15,16] han clasificado la irrigación de los huesos carpianos en tres grupos, basándose en el riesgo de necrosis avascular postraumática [17]:

- Grupo 1: El primer grupo sería el de mayor riesgo de necrosis. En él se encuentran los huesos con grades áreas o que tienen vasos que entran desde una sola

1. Introducción  
1.2. Anatomía de la muñeca humana  
1.2.1. Generalidades de la muñeca



superficie. Este grupo estaría formado por el escafoides, el hueso grande [16] y, entre un 8-20% de los casos, el semilunar [18].

- Grupo 2: El segundo grupo incluye los huesos del carpo que tienen dos áreas o más de entrada de vasos pero que no tienen anastomosis significativas dentro de la mayor parte del hueso. Las lesiones específicas pueden comprometer la irrigación. Este grupo estaría formado por los huesos ganchoso y trapezoide.
- Grupo 3: El tercer grupo está formado por los huesos que tienen dos o más áreas de entrada de vasos y anastomosis intraóseas consistentes. Lo forman el trapecio, piramidal, pisiforme y, en un 80-92% de los casos, el semilunar [16,18].

La vascularización venosa de la muñeca no posee una relevancia específica. A nivel general es importante destacar que la extremidad superior está vascularizada por una red venosa profunda y una red venosa superficial (Figura 9). En la red profunda, cada arteria tiene venas satélites a su alrededor cuyo nombre comparten. A su vez, hay diversas venas subcutáneas superficiales que se sitúan superficialmente a la fascia, justo por debajo de la piel [19]. Las venas subcutáneas forman en el dorso de la mano la red venosa dorsal de la mano, que se divide en diferentes ramas que van hacia el antebrazo. Entre estas ramas destacan la vena mediana del antebrazo –que se bifurca en el codo formando las venas mediana cefálica y mediana basílica–, la vena cefálica –que se origina en el pulgar y recorre la cara anteroradial del antebrazo, hasta colocarse en el surco deltopectoral para desembocar en la vena axilar– y la vena basílica –que tiene su origen en la región distal del cúbito y recorre la cara anterocubital del antebrazo, perforando la fascia del brazo y desembocando en las venas braquiales–.

1. Introducción  
1.2. Anatomía de la muñeca humana  
1.2.1. Generalidades de la muñeca

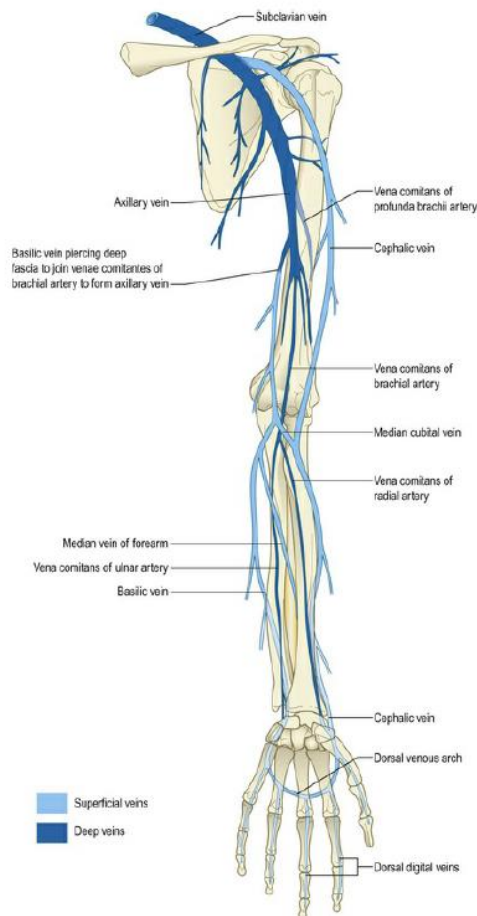


Figura 9. Venas de la extremidad superior (Imagen extraída de [19])

La inervación de la muñeca, de la mano y del antebrazo depende de los ramos terminales del plexo braquial, concretamente del nervio radial, del nervio cubital y del nervio mediano. La inervación de la cápsula articular de la muñeca es de gran importancia, ya que investigaciones recientes parecen cuestionar el papel de los ligamentos de la muñeca como simples agentes mecánicos encargados de la estabilidad de las diferentes articulaciones que la forman. La inervación capsular de la muñeca deriva principalmente de los nervios interóseo anterior, cutáneo lateral del antebrazo e interóseo posterior [17]. También hay otros ramos menores de inervación capsular como el ramo palmar del nervio mediano, el ramo profundo del nervio cubital, el ramo superficial del nervio radial y el ramo dorsal del nervio cubital [20]. La cápsula articular dorsal (Figura 10) de las articulaciones radiocarpiana y mediocarpiana y los ligamentos dorsales de la muñeca están inervados principalmente por el ramo terminal del nervio interóseo posterior y, secundariamente, por los ramos terminales del ramo dorsal del nervio radial

# 1. Introducción

## 1.2. Anatomía de la muñeca humana

### 1.2.1. Generalidades de la muñeca



y por los ramos del nervio cubital [21]. La cápsula articular palmar (Figura 11) tiene los dos tercios centrales inervados por el ramo terminal del nervio interóseo anterior, mientras que su región radial y las articulaciones radiocarpiana y mediocarpiana están inervadas por el nervio cutáneo lateral del antebrazo [17].

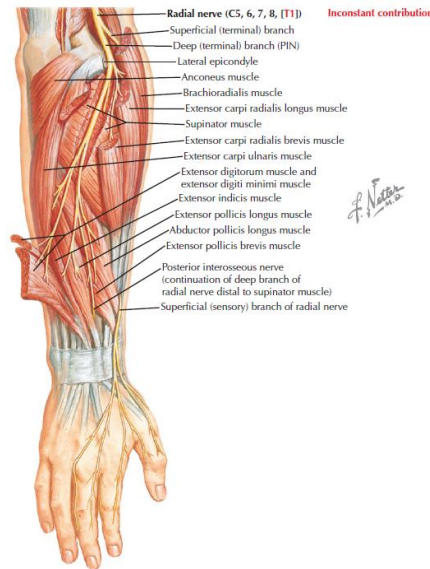


Figura 10. Inervación dorsal del antebrazo (Imagen extraída de [7])

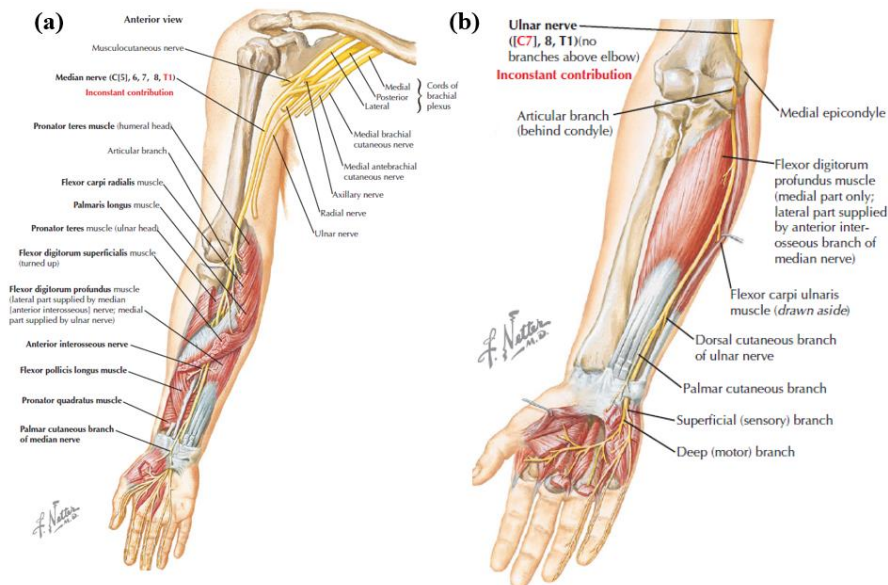
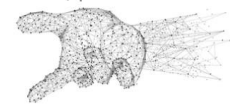


Figura 11. Inervación anterior del antebrazo. (a) Vista anteroradial; (b) Vista anterocubital (Imagen extraída y modificada de [7])

## 1. Introducción

### 1.2. Anatomía de la muñeca humana

#### 1.2.2. Articulación radiocarpiana



## 1.2.2. Articulación radiocarpiana

La articulación radiocarpiana es una articulación de tipo condílea que pone en contacto la cavidad glenoidea del antebrazo con el cóndilo carpiano. La cavidad glenoidea del antebrazo (Figura 12) está formada en sus dos tercios radiales por la cara articular carpiana de la epífisis distal del radio y en su tercio cubital por el complejo del fibrocartílago triangular (CFCT). El cóndilo carpiano, por su parte, está formado por las caras articulares proximales de los huesos escafoide, semilunar y piramidal y por los ligamentos intercarpianos interóseos que los unen.

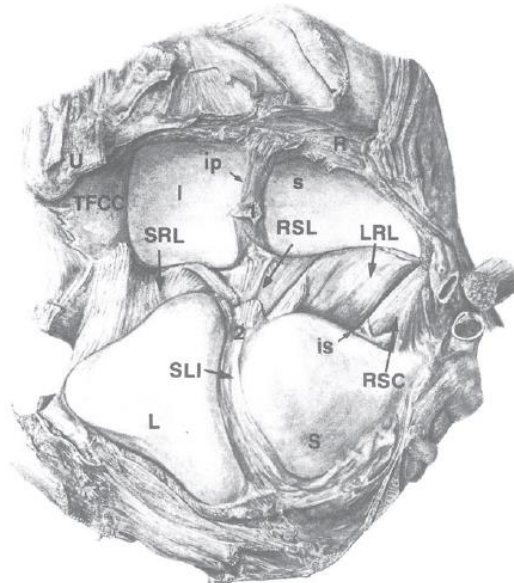


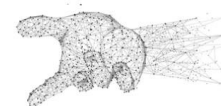
Figura 12. Dibujo de la articulación radiocarpiana desde una perspectiva dorsal y distal. Se ha abierto la región dorsal de la cápsula articular y se ha flexionado la fila proximal de los huesos del carpo. R = radio, U = cúbito, S = escafoides, L = semilunar, s = fosa del escafoides, I = fosa del semilunar, ip = prominencia de la interfaz o cresta sagital cartilaginosa, RSC = ligamento radioescafo grande, LRL = ligamento radiosemilunar largo, RSL = ligamento radioescafosemilunar, SRL = ligamento radiosemilunar corto, is = surco interligamentoso (Imagen extraída de [11])

La cara articular carpiana del radio tiene una morfología triangular, estando delimitada radialmente por la apófisis estiloides del radio y cubitalmente por la escotadura

## 1. Introducción

### 1.2. Anatomía de la muñeca humana

#### 1.2.2. Articulación radiocarpiana



cubital del radio. Esta cara posee dos facetas articulares<sup>1</sup>, una radial o fosa del escafoides y una cubital o fosa del semilunar, que están separadas por una cresta sagital cartilaginosa. La fosa del escafoides presenta una forma triangular, mientras que la fosa del semilunar se caracteriza por ser más pequeña, curva y cuadrangular, pero menos profunda y más inclinada cubitalmente. La morfología de ambas facetas es altamente relevante, ya que al poseer la faceta del escafoides una mayor curvatura y profundidad se genera una mayor inclinación volar de la cara articular carpiana del radio. Este factor favorece la inestabilidad de la muñeca y, en consecuencia, facilita la aparición de lesiones que afectan a la articulación radiocarpiana [17].

Desde un punto de vista funcional, la muñeca posee dos principales rangos de movimiento en los que la articulación radiocarpiana juega un papel fundamental:

- Flexión y extensión. Debido a la acción de los músculos flexores y extensores de la muñeca, las filas que forman los huesos del carpo se flexionan y extienden en el plano sagital, mientras sus componentes desarrollan diversos rangos de movimientos que son sumatorios [23]. De forma tradicional, se suele afirmar que la articulación radiocarpiana aporta más grados de movimiento durante la flexión de la muñeca, mientras que la articulación mediocarpiana aporta más grados de movimiento durante la extensión de la misma [24]. Sin embargo, se ha observado de forma más precisa que la flexión de la muñeca se realiza principalmente en las articulaciones existentes entre los huesos escafoides-trapecio-trapezoide, entre los huesos radio-semilunar y entre los huesos cúbito-piramidal, mientras que la extensión de la muñeca predomina en las articulaciones existentes entre los huesos radio-escafoides, entre los huesos semilunar-grande y entre los huesos piramidal-ganchoso (Figura 13) [12].

---

<sup>1</sup> Las facetas articulares del radio tienen una curvatura 1.5 veces menor a la de los huesos de la fila proximal del carpo [22]

## 1. Introducción

### 1.2. Anatomía de la muñeca humana

#### 1.2.2. Articulación radiocarpiana

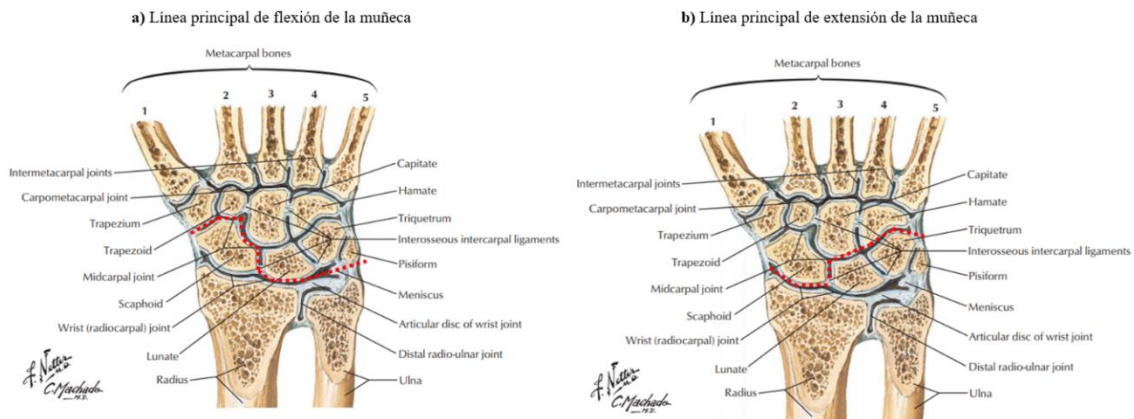
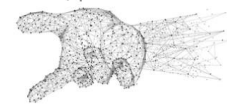


Figura 13. Líneas de flexión (a) y extensión (b) de la muñeca (Adaptado de [12] y [25])

- Desviación radial y cubital. Las dos filas óseas del carpo se desvían unidireccionalmente en el plano frontal, coexistiendo otros movimientos en el plano sagital. Durante la desviación radial de la muñeca, la fila proximal del carpo (R1) se flexiona y la fila distal del carpo (R2) se extiende. De este modo, al ser ambos movimientos inversos, la mano siempre se mantiene en el plano frontal. Durante la desviación cubital de la muñeca, se produce una inversión de los movimientos de las dos filas [26,27,12].

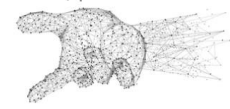
En los individuos que presentan laxitud en la región de la muñeca, la flexo-extensión de la fila proximal del carpo prevalece sobre el movimiento radiocubital (muñeca en columna) [28], mientras que algunos individuos presentan muñecas rígidas, caracterizadas por una extensión limitada de la fila proximal del carpo (muñeca en fila) [29,30,12].

Para lograr que los movimientos de la muñeca se realicen dentro de un rango fisiológico es necesario garantizar la estabilidad de las articulaciones que la componen. Esta estabilidad requiere un correcto equilibrio entre los huesos que forman el complejo articular de la muñeca y los tejidos blandos que limitan sus movimientos. Además, para que las articulaciones sean funcionales deben transferir cargas fisiológicas sin producir un estrés extra en el cartílago articular y también deben generar movimientos que se encuentren dentro de su rango funcional [31]. Esta estabilidad de la articulación

## 1. Introducción

### 1.2. Anatomía de la muñeca humana

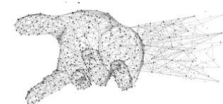
#### 1.2.2. Articulación radiocarpiana



radiocarpiana se garantiza mediante elementos ligamentosos [32], que serán descritos en el siguiente apartado, y elementos musculares. Los principales músculos que estabilizan la articulación radiocarpiana se pueden agrupar en palmares –flexor superficial de los dedos, flexor largo del pulgar y flexor profundo de los dedos–, dorsales –extensor de los dedos, extensor del quinto dedo, extensor largo del pulgar y extensor del índice–, radiales –flexor radial del carpo, extensor radial largo del carpo, extensor radial corto del carpo, abductor largo del pulgar y extensor corto del pulgar– y cubitales –flexor cubital del carpo y extensor cubital del carpo–.



1. Introducción
  - 1.2. Anatomía de la muñeca humana
    - 1.2.3. Ligamentos de la muñeca



### **1.2.3. Ligamentos de la muñeca**

Los ligamentos son refuerzos fibrosos que contribuyen a estabilizar las articulaciones sinoviales. Además, presentan otras funciones como restringir los movimientos articulares, mantener un contacto correcto entre las superficies que forman la articulación, transmitir las cargas generadas durante el uso de la articulación y actuar como mecanorreceptores [11,33]. Pueden presentar una forma de cinta o de cordón o ser simplemente una zona engrosada de la cápsula articular. Según su relación con la cápsula articular, se pueden dividir en ligamentos extracapsulares –cuando se localizan externamente a la cápsula articular–, ligamentos capsulares –cuando son engrosamientos de la cápsula articular–, o intracapsulares –cuando se localizan dentro de la cápsula articular–. La acción mecánica de los ligamentos está reforzada por músculos y tendones periarticulares que contribuyen a la cohesión de las articulaciones [9].

La inervación microscópica de los ligamentos articulares muestra un grado variable de inervación sensorial. Los ligamentos de la muñeca que presentan una función principalmente estabilizadora se caracterizan por presentar una inervación limitada. Esto se observa en los ligamentos que se localizan en la columna radial de la muñeca, que soporta unas fuerzas de carga elevada. Por otro lado, los ligamentos dorsales de la muñeca presentan un número superior de mecanorreceptores y fascículos nerviosos, por lo que son claves para la transmisión de información propioceptiva [21].

Los ligamentos de la muñeca se pueden clasificar histológicamente (intrínsecos vs extrínsecos) [17], según su ubicación (palmares, dorsales, radiocarpianos, mediocarpianos, etc.) o según su función (guía, restricción, etc.) [34]. En la literatura científica existen distintas clasificaciones de los ligamentos de la articulación radiocarpiana, por lo que para el desarrollo de esta tesis doctoral nos hemos basado en la nomenclatura propuesta por Cooney [17], que se sintetiza en la Tabla 1.

## 1. Introducción

### 1.2. Anatomía de la muñeca humana

#### 1.2.3. Ligamentos de la muñeca

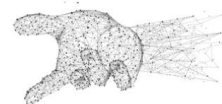


Tabla 1. Ligamentos de la articulación radiocarpiana (Adaptado de [17] y [35])

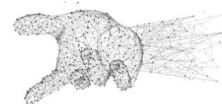
Ligamentos de la articulación radiocarpiana		
Palmares	Ligamento radiocarpiano palmar (LRCP)	Ligamento radioescafo grande (LREG) Ligamento radiosemilunar largo (LRSL) Ligamento radiosemilunar corto (LRSC)
	Ligamento cubitocarpiano palmar (LCCP)	Ligamento cubitosemilunar (LCS) Ligamento cubitopiramidal (LCP) Ligamento cubitogrande (LCG)
Dorsales	Ligamento radiocarpiano dorsal (LRCD)	
Radiales	Ligamento colateral radial (LCR)	
Cubitales	Ligamento colateral cubital (LCC)	Fascículo anterior (LCCA) Fascículo posterior (LCCP)

La región palmar de la cápsula de la articulación radiocarpiana está reforzada por los ligamentos LRCP y LCCP [17,36] (Figura 14). El LRCP es el principal elemento estabilizador de la articulación radiocarpiana en los humanos [17] y está formado por los ligamentos LREG, LRSL y LRSC, cuya función es restringir la traslación dorsal del carpo y tensarse durante la extensión de la muñeca (Tabla 1). El LREG conecta la cara palmar de la apófisis estiloides del radio con el escafoides y el hueso grande [37] y su principal función consiste en estabilizar el escafoides [17,36]. El LRSL conecta el borde palmar de la fosa escafoidea del radio con el semilunar, mientras que el LRSC conecta el borde palmar de la fosa semilunar del radio con el hueso semilunar [36]. La principal función de estos dos ligamentos consiste en estabilizar el hueso semilunar [17,36]. Por su parte,

## 1. Introducción

### 1.2. Anatomía de la muñeca humana

#### 1.2.3. Ligamentos de la muñeca



el LCCP, que es una parte constituyente del CFCT, también estabiliza la articulación radiocarpiana durante la extensión de la muñeca [17]. Este ligamento está formado, a su vez, por el ligamento LCS -se extiende desde el ligamento radiocubital palmar y la fóvea de la cabeza del cúbito hasta el hueso semilunar-, el LCP -se extiende desde el ligamento radiocubital palmar y la fóvea de la cabeza del cúbito hasta el hueso piramidal- y el LCG -se extiende desde el ligamento radiocubital palmar y la fóvea de la cabeza del cúbito hasta el hueso grande- [38] (Tabla 1).

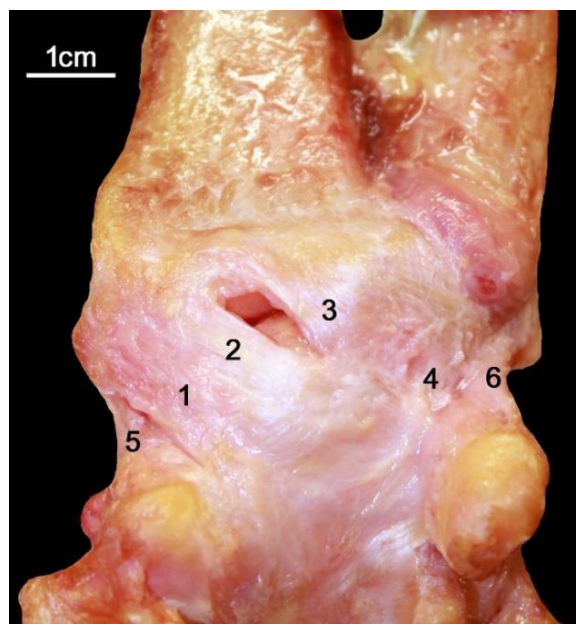


Figura 14. Vista palmar de los ligamentos de la articulación radiocarpiana. 1 = Ligamento radioescafo grande (LREG), 2 = Ligamento radiosemilunar largo (LRSL), 3 = Ligamento radiosemilunar corto (LRSC), 4 = Ligamento cubitocarpiano palmar (LCCP), 5 = Ligamento colateral radial (LCR), 6 = Ligamento colateral cubital (LCC)

La región dorsal de la cápsula de la articulación radiocarpiana está reforzada por el ligamento LRCD [17,39] (Figura 15). Este ligamento se inserta proximalmente en el borde dorsal de la epífisis distal del radio, distal y cubitalmente al tubérculo dorsal del radio, y distalmente en la cara dorsal del semilunar y del piramidal [17]. El LRCD se tensa durante la flexión y abducción (desviación radial) de la muñeca [39], restringiendo estos movimientos y ayudando a estabilizar el semilunar [36,39]. La región radial de la cápsula de la articulación radiocarpiana está reforzada por el LCR (Figura 15), que

## 1. Introducción

### 1.2. Anatomía de la muñeca humana

#### 1.2.3. Ligamentos de la muñeca



algunos autores no lo consideran como un ligamento independiente sino como una parte del LREG [17,36]. Este ligamento se extiende entre la apófisis estiloides del radio y el escafoides [40,41] y se tensa durante la aducción (desviación cubital) de la muñeca.

Finalmente, la región cubital de la cápsula de la articulación radiocarpiana está reforzada por el ligamento colateral cubital (LCC) (Figura 15), algunos autores no lo consideran como un ligamento independiente, sino como un engrosamiento del CFCT [40,42]. Este ligamento se extiende entre la apófisis estiloides del cúbito, el pisiforme (fascículo anterior) y el piramidal (fascículo posterior).

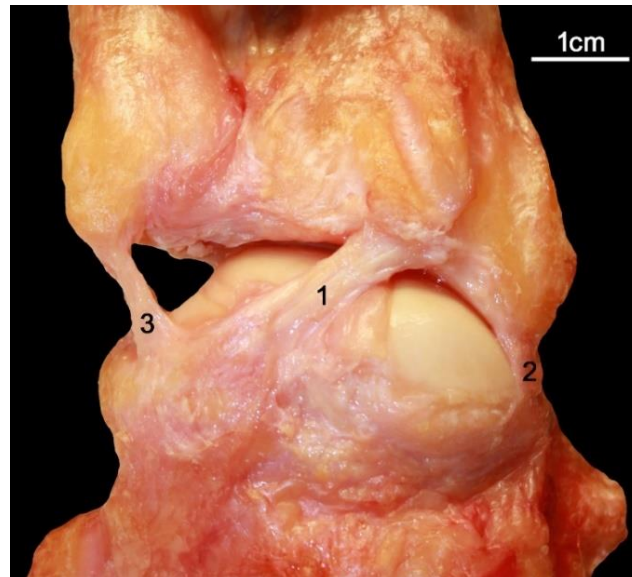


Figura 15. Vista dorsal de los ligamentos de la articulación radiocarpiana. 1 = Ligamento radiocarpiano dorsal (LRCD), 2 = Ligamento colateral radial (LCR), 3 = Ligamento colateral cubital (LCC)

1. Introducción
  - 1.3. Anatomía comparada



### 1.3. Anatomía comparada

La anatomía comparada es la disciplina que se encarga de estudiar las estructuras corporales en distintas especies animales para lograr comprender su origen y funcionalidad. Su origen documentado en fuentes históricas se remonta hasta la Antigua Grecia, donde académicos como Aristóteles basaban sus investigaciones en la información extraída de la cuidadosa observación de animales [43]. Estos académicos consideraban que para comprender las funciones específicas de la anatomía humana en primer lugar era necesario comprender todo lo que compartimos de forma común con el resto de las especies del reino animal [44].

Los estudios de anatomía comparada continuaron en expansión hasta finales del siglo XVII, donde se perdió el interés. La anatomía comparada pasó a ser considerada como una ciencia meramente descriptiva y "estática", por lo que no ayudaba a comprender el uso o las funciones de los elementos estudiados [44]. Aún así, durante esta época se realizaron contribuciones relevantes no sólo a la disciplina sino también a la investigación traslacional, como la de Thomas Willis con su *Cerebri Anatome* de 1664, en la que el estudio de la anatomía nerviosa comparada le ayudó a describir un caso de afasia traumática [45,46].

A lo largo del siglo XIX los estudios de anatomía comparada volvieron a adquirir interés, que se ha conservado hasta la actualidad, con la introducción del estudio filogénico de las especies, la perspectiva evolucionista y la aplicación de estos conocimientos a la investigación clínica [45]. Los estudios que se han realizado en esta tesis doctoral en el ámbito de la anatomía comparada se fundamentan conceptualmente en esta nueva corriente combinada, que surge en el siglo XIX y que adquiere su máxima expansión en el siglo XX, con la aparición de la genética. Estudiar los ligamentos de la muñeca y sus zonas de inserción en los primates hominoideos, que son las especies animales más emparentadas con los seres humanos a nivel genético, nos puede ayudar a entender mejor las características anatómicas y funcionales en el *Homo sapiens*, así como a esclarecer cómo se han adaptado estas estructuras a los requerimientos locomotores particulares que afectan a la mano humana debido a la aparición del bipedismo hace 7 millones de años.

# 1. Introducción

## 1.3. Anatomía comparada

### 1.3.1. La superfamilia *Hominoidea*: filogenia y taxonomía



### 1.3.1. La superfamilia *Hominoidea*: filogenia y taxonomía

Los primates, con casi 80 géneros y más de 500 especies, son uno de los órdenes de mamíferos actuales más diversos que existen [47], habitando la Tierra desde hace 65 millones de años [48]. Se desconoce el momento exacto en el que el orden de los Primates se separó de otros órdenes de mamíferos placentarios. Históricamente se ha indicado que fue cerca del comienzo de la Era Cenozoica (Edad de los Mamíferos), pero los datos moleculares de los últimos años sugieren que fue a finales del Cretácico (hace 70-90 millones de años) [49].

El orden de los primates se divide en dos subórdenes, los *Strepsirrhini* y los *Haplorhini* (Figura 16), que aparecen ya diferenciados en el registro fósil a comienzos del Eoceno, hace unos 56 millones de años. Los *Strepsirrhini* se dividen a su vez en una superfamilia *Lemuroidea* (Madagascar) y una superfamilia *Lorisoidea* (África y Asia), caracterizándose por la presencia de una nariz húmeda (*rinarium*), por la comunicación entre la órbita y la fosa temporal, por la presencia de peine dental (incisivos y caninos dispuestos en forma de peine) y por un cerebro de pequeño tamaño [50].

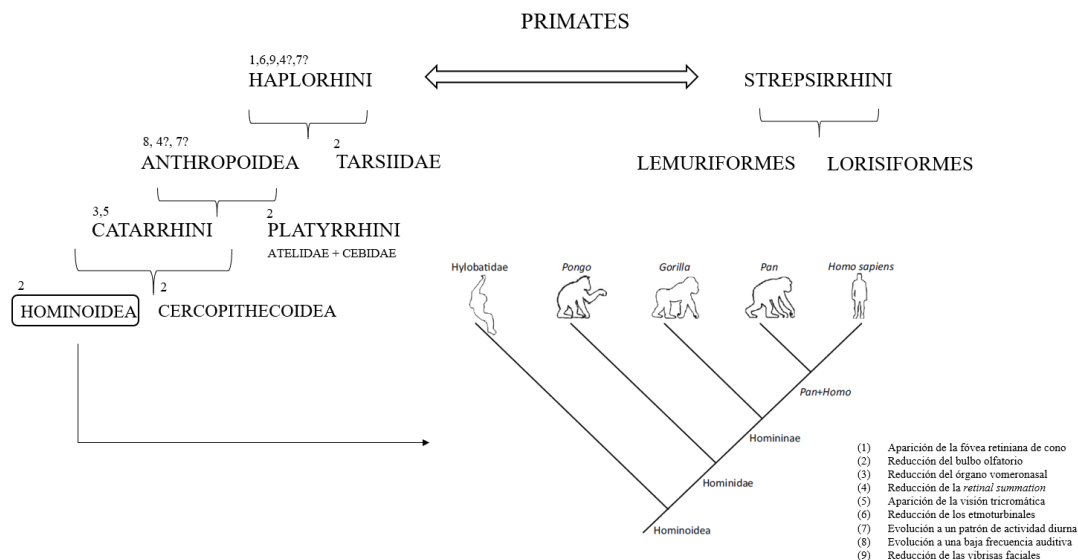


Figura 16. Filogenia del orden Primate (Imagen creada en base a [50])



## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.1. La superfamilia *Hominoidea*: filogenia y taxonomía

El suborden *Haplorhini* se divide a su vez en dos infraórdenes (Figura 16), los Tarsiiformes o társidos (que no se estudiarán en esta tesis doctoral) y los Simiiformes o *Anthropoidea*. Este grupo de primates se caracteriza por compartir diversas características anatómicas derivadas, especialmente en el cráneo y la cara, como la reducción de las vibrisas faciales, la reducción de los bulbos olfatorios y de las conchas nasales, la pérdida del rinarium, la reducción del órgano vomeronasal, la presencia de fovea retiniana, las órbitas separadas de la fosa temporal por un tabique postorbitario y por la aparición de un conducto nasolacrimal vertical [50].

El infraorden *Anthropoidea*, cuya radiación adaptativa tiene lugar entre el Eoceno tardío y el Oligoceno [51], se divide a su vez en los parvórdenes *Catarrhini* y *Platyrrhini*. Los platirrinos, o monos del Nuevo Mundo, están formados por más de 20 géneros y 170 especies, que se encuentran principalmente en las áreas tropicales de Centroamérica y Sudamérica. En la actualidad tienen un tamaño mediano, que va desde los 10 a los 50 kg, y comparten las siguientes características: tienen una visión tricromática polimórfica (excepto *Alouatta* y *Aotus*) [52], poseen un órgano vomeronasal (de Jacobson) funcional, presencia de tres premolares, son arbóreos y principalmente cuadrúpedos. Por su parte, los catarrinos divergieron durante el Eoceno medio o tardío y actualmente se encuentran en África, Asia y Europa [51]. Comparten las siguientes características: presencia de dos premolares, presencia de tricomania, reducción del órgano vomeronasal, presencia de conducto auditivo, tamaños cerebrales aumentados en relación con los platirrinos, contacto del hueso frontal con el esfenoides que separa el hueso cigomático del parietal [50].

Los catarrinos se dividen en dos superfamilias, *Cercopithecoidea* o monos del Viejo Mundo y *Hominoidea*, que divergieron hace aproximadamente 25 millones de años en el Oligoceno tardío [51] y que tuvieron varias radiaciones adaptativas durante el Mioceno. Los cercopitécidos son la superfamilia más diversa de los catarrinos, que se divide a su vez en dos subfamilias: *Cercopithecinae* (76 especies que se agrupan en 13 géneros) y *Colobinae* (80 familias que se agrupan en 10 géneros) [50]. Por su parte, los *Hominoidea* son el clado menos diverso de los primates (8 géneros y 26 especies, la mayoría de las cuales son gibones), pero se caracterizan por su gran expansión, que comienza según el registro fósil a finales del Oligoceno [53]. La superfamilia *Hominoidea*



## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.1. La superfamilia *Hominoidea*: filogenia y taxonomía

se diferencia principalmente de los cercopitécidos por la presencia de un gran desarrollo encefálico, los cambios en la dentición, la ausencia de cola, su modelo reproductor y la variedad de formas locomotoras. Esta superfamilia se divide, según los datos mitogenómicos [54], en dos familias: *Hominidae* (gorilas, humanos, chimpancés y orangutanes) e *Hylobatidae* (gibones), aunque existen algunos autores que continúan utilizando la clasificación clásica de tres familias: *Hominidae* (gorilla, chimpancé y humanos), *Pongidae* (orangutanes) e *Hylobatidae* (gibones) [50]. A continuación, se desglosan los diferentes géneros, especies y subespecies que componen los primates homínidos:

- Género *Gorilla* [55]
  - *Gorilla gorilla* (gorila occidental) [56]
    - *Gorilla gorilla gorilla* (gorila occidental de las tierras bajas)
    - *Gorilla gorilla diehli* (gorila del río Cross)
    - *Gorilla gorilla uellensis* [57]
  - *Gorilla beringei* (gorila oriental) [55,56]
    - *Gorilla beringei graueri* (gorila oriental de las tierras bajas)
    - *Gorilla beringei beringei* (gorila de montaña)
- Género *Pongo* [58]:
  - *Pongo pygmaeus* (orangután de Borneo)
    - *Pongo pygmaeus pygmaeus*
    - *Pongo pygmaeus wurmbii*
    - *Pongo pygmaeus morio*
  - *Pongo abelii* (orangután de Sumatra)
  - *Pongo tapanuliensis* (orangután de Tapanuli)
- Género *Pan*:
  - *Pan paniscus* (bonobo) [59]
  - *Pan troglodytes* (chimpancé) [60]
    - *Pan troglodytes troglodytes*
    - *Pan troglodytes vellerosus* (*Pan troglodytes ellioti*)
    - *Pan troglodytes schweinfurthii*
    - *Pan troglodytes verus* [61]



## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.2. Tipos de locomoción en los primates hominoideos



### 1.3.2. Tipos de locomoción en los primates hominoideos

El repertorio locomotor de los primates es en general completo y variado. Aunque un comportamiento particular pueda predominar en el repertorio locomotor de una especie determinada, en realidad el repertorio posicional completo es diverso y bastante desconocido en la actualidad [62]. A continuación, se expone una clasificación general de los principales tipos de locomoción practicados por los primates hominoideos.

#### Cuadrupedia

Existen diferentes formas específicas de cuadrupedia (Figura 17), pero entre ellas destacan dos grandes tipos, la cuadrupedia arbórea y la cuadrupedia terrestre.

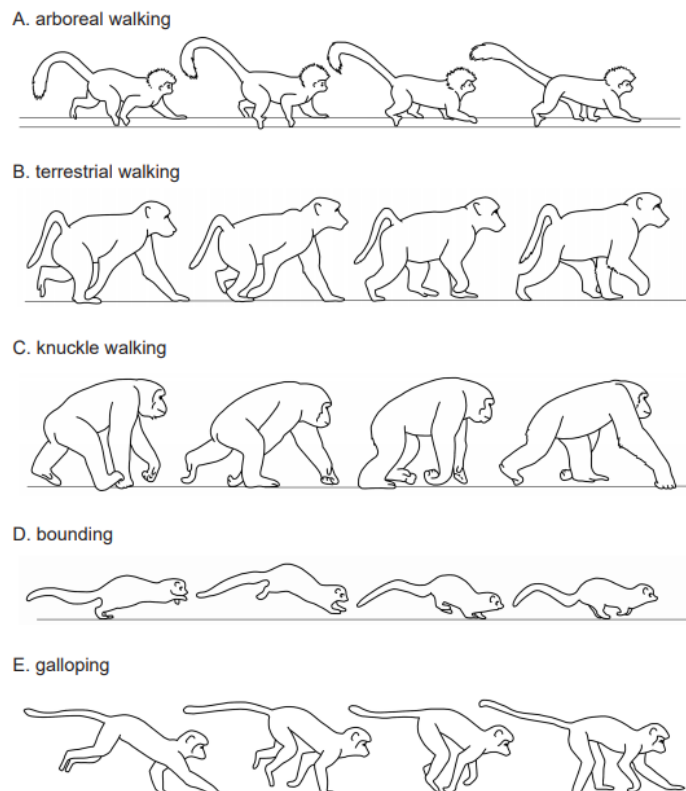


Figura 17. Representación de las principales formas de cuadrupedia en primates donde A, B y C presentan marchas simétricas y D y E marchas asimétricas. A: Cuadrupedia arbórea, B: Cuadrupedia terrestre, C: *Knuckle walking*, D: Salto, E: Galope (Imagen extraída de [63])

## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.2. Tipos de locomoción en los primates hominoideos



La cuadrupedia arbórea es el tipo de locomoción más común y variable entre los primates de pequeño tamaño. Consiste en el desplazamiento por sustratos arbóreos, especialmente ramas, usando para ello las cuatro extremidades. Cuando realizan cuadrupedia arbórea, los primates presentan un patrón de pisada diagonal caracterizado por una secuencia particular en comparación con el resto de los mamíferos cuadrúpedos, donde la pisada de cada miembro de la extremidad posterior es seguida por una extremidad anterior contralateral [64]. La cuadrupedia arbórea suele caracterizarse por una elevada adaptación locomotora, ya que los sustratos en los que se realiza suelen variar en forma, tamaño y disposición [63,65].

La cuadrupedia terrestre es un modo locomotor poco frecuente en los primates en general, pero bastante presente en los primates hominoideos debido a su gran tamaño corporal [63]. La cuadrupedia terrestre más típica de los primates hominoideos es el *knuckle-walking* (KW) [66], que es la forma locomotora típica de chimpancés y gorilas, aunque la combinan con comportamientos locomotores arbóreos. El KW es un tipo de locomoción que se caracteriza por el desplazamiento en suelo rígido con las cuatro extremidades. El peso del cuerpo se distribuye entre las extremidades anterior y posteriores, recayendo el peso en las extremidades anteriores sobre las falanges medias [67]. Durante el KW, la palma de la mano y las falanges proximales se elevan por encima del sustrato y la mano puede pronar o supinar parcialmente para reducir las cargas que experimentan los dedos [68].

El tipo de KW que desarrollan los chimpancés y los gorilas es significativamente distinto y sus diferencias específicas están en discusión en la actualidad. Una de las principales diferencias erróneas descritas es que los chimpancés cargan el peso de la extremidad anterior en los dedos tercero y cuarto, mientras que los gorilas lo hacen en los dedos segundo y cuarto [69,70]. Esta evidencia se ha utilizado para defender la teoría de que la carga corporal que se transmite a través de las falanges hacia el carpo en los chimpancés sigue un modelo biomecánico menos columnar que en los gorilas, presentando las articulaciones radiocarpiana y mediocarpiana una posición ligeramente en extensión (Figura 18). En cambio, durante el KW, los gorilas usan la extremidad anterior de una forma columnar, con las articulaciones alineadas en una postura neutra y

## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.2. Tipos de locomoción en los primates hominoideos



relativamente recta, soportando las articulaciones radiocarpiana y mediocarpiana una mayor carga compresiva [71].

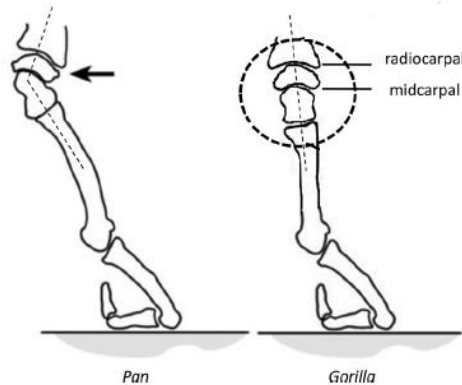


Figura 18. Diferencias posturales de las articulaciones radiocarpiana y mediocarpiana durante la locomoción *knuckle-walking* en chimpancés y gorilas (Imagen modificada de [71])

Sin embargo, algunos estudios recientes sobre la biomecánica de la muñeca de los chimpancés muestran que, aunque la muñeca esté ligeramente extendida durante el KW, se podría defender también un modelo columnar en los chimpancés. En este caso, la diferencia biomecánica principal entre chimpancés y gorilas recaería en las articulaciones metacarpofalángicas (Figura 19) que serían las que ayudarían a limitar la extensión [72].

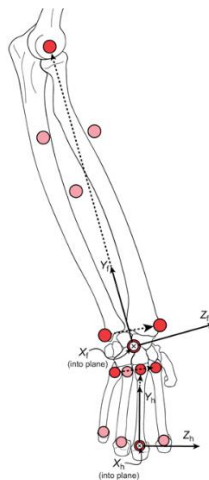


Figura 19. Extremidad superior de chimpancé donde se observa la carga sobre el tercer y cuarto dedo, además del sistema de coordenadas del antebrazo ( $X_f$ ,  $Y_f$  y  $Z_f$ ) y de la mano ( $X_h$ ,  $Y_h$  y  $Z_h$ ) (flechas negras). Las flechas discontinuas representan vectores que se utilizaron para ayudar a orientar el sistema de coordenadas (Imagen extraída de [72])

1. Introducción
  - 1.3. Anatomía comparada
    - 1.3.2. Tipos de locomoción en los primates hominoideos



### **Braquiación y suspensión**

La suspensión es un tipo de locomoción que puede ser clasificada como de transición o como un comportamiento locomotor propio, dependiendo de la distancia que se recorra mediante su práctica [63]. En la literatura científica, existe un uso algo confuso de los términos “suspensión” y “braquiación”, ya que en muchas ocasiones se utilizan indistintamente como sinónimos. Sin embargo, la suspensión es realmente una locomoción de transición, caracterizada por la ausencia de desplazamiento, mientras que la braquiación es un comportamiento locomotor propio que implica que se produzca un desplazamiento. La locomoción suspensora se suele dividir en dos tipos: la suspensión bimanual, en la que existe un apoyo con las dos extremidades anteriores, y la suspensión cuadrúpeda o cuadrupedia invertida [63]. La suspensión cuadrúpeda se caracteriza por la posición del individuo por debajo del sustrato, empleando las cuatro extremidades en tensión en posición invertida [73]. Dichas extremidades están sometidas a distintas cargas de tensión en relación con la morfología corporal de la especie que practique este tipo de suspensión. Debido a esto, la extensión de las extremidades que se produce durante la suspensión y la carga a la que están sometidas las articulaciones será altamente variable [63].

La braquiación, por su parte, es realmente una suspensión en movimiento, que se puede definir como la secuencia de desplazamiento que se genera a lo largo de una estructura determinada mediante una actividad suspensora [74]. La braquiación es una forma locomotora típica de los hylobátidos, aunque algunos primates hominoideos, como los orangutanes, la usan de forma recurrente. Existen dos tipos principales de braquiación (Figura 20): la braquiación de contacto y la braquiación de rebote [75]. La braquiación de contacto implica un desplazamiento en el que el elemento de soporte va variando de una extremidad a otra sin que se llegue a producir una verdadera fase de vuelo [75]. La braquiación de rebote (*ricochetal brachiation*) implica la aparición de una fase de vuelo, la rápida rotación del tronco y la extensión completa de la extremidad de soporte antes de la fase de vuelo [76].

## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.2. Tipos de locomoción en los primates hominoideos

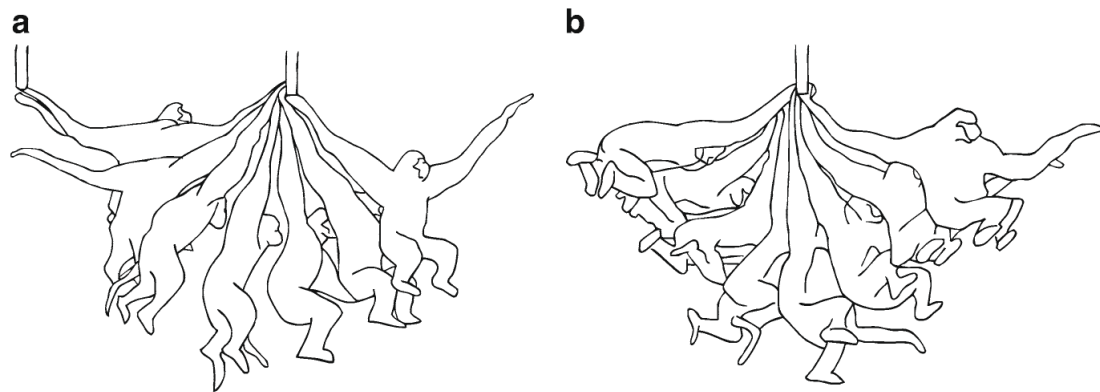


Figura 20. Tipos de braquiación. A: Braquiación por contacto. B: Braquiación por rebote (Imagen extraída de [75])

### **Locomociones de transferencia**

Se entiende como locomoción de transferencia la forma de transición de una forma locomotora a otra. Las principales formas locomotoras de transferencia en los primates son el *climbing* y el *leaping*.

El *climbing* o escalada es un tipo de locomoción que se caracteriza por el uso de las cuatro extremidades para ascender o descender sobre soportes verticales en un terreno altamente estructurado o discontinuo [63]. La escalada es una forma locomotora extremadamente común entre los primates arbóreos, siendo utilizada durante los desplazamientos, cuando escapan de algún lugar, cuando buscan un lugar para descansar y cuando buscan alimentos [77]. El *climbing* no puede ser considerado un tipo de locomoción como tal, ya que no es una locomoción constante. Sin embargo, es relevante porque se considera que debido a la peligrosidad que implica su práctica puede haber ayudado al desarrollo de habilidades cognitivas complejas como la coordinación mano-ojo y el desarrollo de las funciones visoespaciales [63]. Los orangutanes destinan entre un 22-26% de su tiempo locomotor total practicando una forma de escalada (*vertical climbing*) lenta, cautelosa y de pasos cortos debido a la complejidad del hábitat en el que viven [78].

El *leaping* es un tipo de locomoción generalmente derivada [79], que consiste en el empleo del salto para huir de depredadores, para cubrir una discontinuidad en el sustatratro o para cruzar zonas abiertas [63]. Aunque los saltos son bastante raros en

## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.2. Tipos de locomoción en los primates hominoideos



animales con un gran tamaño corporal [80], los primates hominoideos suelen utilizar una forma no especializada de salto donde se lanzan a lo largo del plazo horizontal para, posteriormente, dejarse caer. En este caso, se generan fuerzas de tracción mucho mayores que las que experimentan durante la locomoción cuadrúpeda [77]. Del mismo modo que el *climbing*, el *leaping* es una capacidad importante en el repertorio locomotor de los primates arbóreos, pero no suele ser una locomoción constante, sino una transición para cambiar de una forma locomotora a otra [63].

### **Bipedismo**

El bipedismo es un tipo de locomoción que se caracteriza por la capacidad de mantenerse o desplazarse sobre las extremidades posteriores, manteniendo a su vez un plano corporal en el que la columna vertebral se verticaliza y las extremidades superiores se mantienen liberadas [81]. Casi todos los primates demuestran algún tipo de tendencia bípeda [82], pero el bipedismo humano tiene unas características peculiares que permiten que se equipare a una braquiación invertida de la extremidad inferior, donde el movimiento pendular produce un intercambio de energía potencial y cinética [77] con unos ángulos de marcha de aproximadamente 78-116° [84]. En los grandes simios, el bipedismo suele implicar una marcha con el tronco inclinado hacia adelante en un ángulo de unos 70° y la rodilla flexionada entre 90-100° [84], aunque entre los diferentes primates hominoideos también varía la biomecánica del bipedismo. En postura bípeda (no acelerada) la inclinación anterior del tronco de los chimpancés desplaza el centro de su masa corporal por delante de la cadera, por lo que cuando caminan deben situar el pie y la rodilla alineados con este centro durante toda la fase de apoyo. Por otro lado, los orangutanes poseen una posición bípeda en la que la cadera se mantiene en una posición neutra, mientras que la extremidad que genera el apoyo presenta una mayor extensión [85].

1. Introducción
  - 1.3. Anatomía comparada
    - 1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates



### **1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates**

La extremidad superior de los humanos actuales presenta diversas similitudes con la del resto de los miembros de la superfamilia *Hominoidea* por ser primates ortógrados que derivan de un ancestro común. En comparación con el resto de los mamíferos, los primates tienen un amplio repertorio locomotor debido a que se desplazan sobre una gran variedad de soportes discontinuos e irregulares. Por ello, utilizan una amplia gama de posturas de sus extremidades para adaptarse a la variación del tamaño del sustrato, su orientación, composición, etc. Estas variables generan compromisos en la estabilidad de las articulaciones y en su movilidad, además de generar diferentes demandas mecánicas sobre las estructuras óseas [86].

Por estas razones, la gran mayoría de similitudes que comparten los primates hominoideos consisten en adaptaciones específicas que tienen como finalidad mejorar la movilidad de la extremidad superior, como la posición dorsal de la escápula, el grado de extensión del codo y la movilidad de la muñeca, especialmente en aducción. Sin embargo, existe toda una serie de diferencias morfológicas de la extremidad superior entre los humanos y las otras especies de primates hominoideos, debido principalmente a las funciones diferentes que desarrolla esta extremidad en los humanos y en los primates hominoideos no humanos. Un ejemplo característico de estas diferencias es la longitud reducida del antebrazo de los humanos como una adaptación anatómica a la manipulación, en contraste con la mayor longitud del antebrazo en los primates hominoideos (no humanos) como una adaptación anatómica a la locomoción arbórea. Otras adaptaciones anatómicas a la locomoción arbórea que presentan los primates hominoideos (no humanos) son la posición elevada de los epicóndilos lateral y medial del húmero, que incrementan el brazo de palanca de los músculos flexores y extensores de la muñeca y de los dedos; la presencia de un cuello del radio más largo que en los humanos actuales (Figura 21), que mejora la eficacia flexora del codo del músculo bíceps braquial; la posición posterior de la tuberosidad del radio en relación con el borde interóseo, que mejora la eficacia supinadora del músculo bíceps braquial; la posición más proximal del origen del músculo braquial en el húmero, que mejora la eficacia flexora del codo en la escalada vertical cuadrúmana y en la locomoción arbórea; el mayor grado de curvatura

1. Introducción  
1.3. Anatomía comparada  
1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates



de las diáfisis del cúbito y el radio, que incrementa el brazo de palanca de los músculos pronador redondo y pronador cuadrado [87].



Figura 21. Vista anterior del radio de un humano (izquierda) y de un chimpancé (derecha)

Las principales adaptaciones anatómicas que presentan los primates hominoideos (no humanos) que incrementan la estabilidad de la muñeca durante su locomoción, afectan especialmente a las articulaciones radiocarpiana, mediocarpiana y carpometacarpianas.

La muñeca y la mano de los primates hominoideos se diferencia principalmente de la del resto de primates no hominoideos por la ausencia de la articulación directa entre la apófisis estiloides del cúbito, el piramidal y el pisiforme (Figura 22). Además, en los primates no hominoideos las articulaciones radiocarpiana y mediocarpiana están muy próximas, lo que significa que sus superficies articulares están en máxima congruencia en una extensión con pronación de la muñeca y en desviación cubital. Esto implica que en esta postura las articulaciones de la muñeca se encuentran en su posición más estable



## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates



durante la fase de apoyo [88], por lo que la morfología de estas articulaciones, junto con el gran tamaño del hueso pisiforme que limita la flexión de la muñeca [89], se considera un elemento clave para la estabilización de la articulación de la muñeca en primates no hominoideos.

A diferencia de los primates no hominoideos, los primates hominoideos presentan una separación completa entre el cúbito y el carpo a través de un menisco articular (Figura 22). Esta separación aumenta la movilidad de la muñeca permitiendo, especialmente, un mayor grado de aducción y de supinación de la mano, que será fundamental para la locomoción arbórea de tipo braquiación y escalada vertical. En los humanos, este mayor grado de aducción de la muñeca será fundamental para la realización de actividades manipulativas donde jueguen un papel importante las pinzas de precisión y de fuerza. En los primates no hominoideos, sin embargo, la presencia de una articulación entre la apófisis estiloides del cúbito, el piramidal y el pisiforme incrementa la estabilidad de la articulación radiocarpiana como una adaptación anatómica a la locomoción cuadrúpeda. En estos primates, la desviación cubital de la muñeca se realiza principalmente en la articulación mediocarpiana [86].

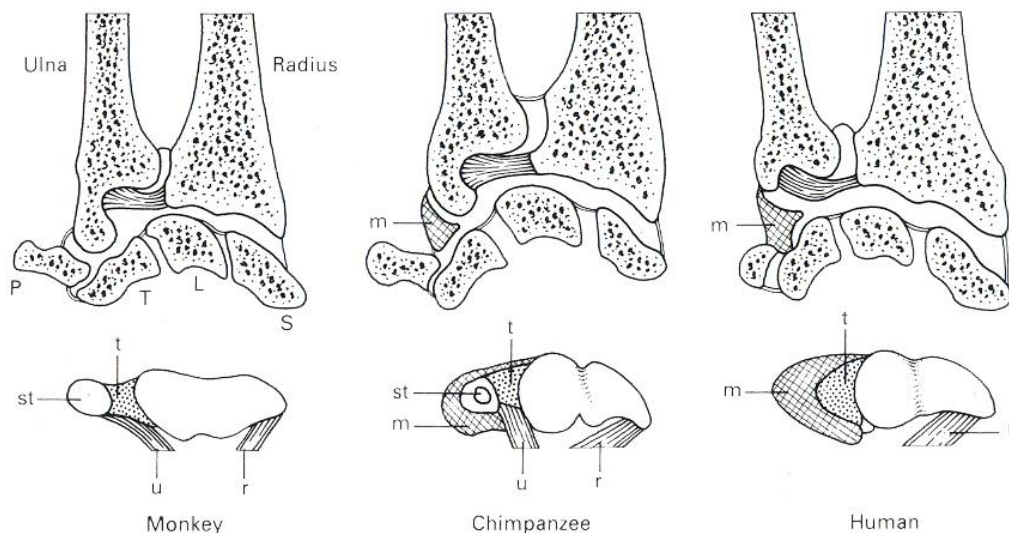


Figura 22. La articulación de la muñeca en un primate no hominoideos, un chimpancé y un humano (de izquierda a derecha). P = pisiforme; T = piramidal; L = semilunar; s = escafoides; m = menisco; st = apófisis estiloides del cúbito; t = ligamento triangular; u = ligamento cubitocarpiano palmar; r = ligamento radiocarpiano palmar (Imagen extraída de [87])

## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates



La articulación mediocarpiana, que se establece entre las filas proximal y distal de los huesos del carpo, participa en los movimientos de la muñeca y de la mano, sobre todo en los de flexión y extensión. En los primates cuadrúpedos no hominoideos el movimiento de la articulación mediocarpiana parece ser primitivo, ya que es compartido por otros mamíferos como las zarigüeyas. Este movimiento se consigue mediante una combinación de la extensión, rotación (pronación) y desviación cubital [90], mientras que la supinación de la articulación es limitada [91]. En el caso de los primates hominoideos, incluidos los humanos, durante la extensión de la muñeca se produce una recolocación tipo “abrazadera de tornillo” [92] del piramidal sobre el semilunar a causa de la morfología en silla de montar de las caras articulares situadas entre el hueso ganchoso y el piramidal. Esta recolocación del piramidal respecto al semilunar produce, a su vez, una recolocación del semilunar sobre el escafoides y una propia recolocación del escafoides. El cambio de posición del escafoides durante la extensión de la muñeca implica un encaje de este hueso en la escotadura delimitada por el cuello del hueso grande, lo que implica una posición de bloqueo articular que incrementa la estabilidad de la muñeca [87]. En los chimpancés y en los gorilas, el cuello del hueso grande es relativamente estrecho, lo que incrementa el bloqueo de la articulación mediocarpiana durante la extensión de la muñeca, incrementándose también su estabilidad, hecho que se considera una adaptación anatómica a la locomoción KW. En los humanos, sin embargo, el cuello del hueso grande es relativamente ancho, lo que disminuye el bloqueo y la estabilidad de la articulación mediocarpiana durante la extensión de la muñeca, considerándose este hecho como una adaptación anatómica a la manipulación [93].

Diversos estudios cinemáticos muestran que la articulación mediocarpiana funciona como una unidad funcional, mientras que la fila proximal de los huesos del carpo tiene una mayor independencia funcional a consecuencia de la mayor laxitud de los ligamentos que la delimitan [94]. Esto remarca la importancia de la función de los ligamentos en la estabilización de la muñeca de los primates, ya que aún siendo su función altamente desconocida se ha observado que en posturas locomotoras como la suspensión o la escalada vertical las superficies articulares carpianas tienden a perder el contacto entre sí y a separarse. Por tanto, los principales elementos estabilizadores de la articulación en estos momentos serán los ligamentos [95].

## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates



Por lo que respecta a las articulaciones carpometacarpianas de los dedos trifalángicos, su movilidad está muy incrementada en los humanos, lo que permite acentuar la concavización de la palma de la mano que mejora la realización de las pinzas manuales de precisión y fuerza. El segundo metacarpiano puede realizar movimientos de flexión y de pronación debido a la orientación cercana al plano coronal de su cara articular con el trapecio y a la desaparición de un ligamento interóseo que se encuentra en el resto de los primates (no humanos) entre los huesos trapezoide, grande y entre los metacarpianos segundo y tercero. Además, debido a la no participación del gancho del hueso ganchoso en la articulación con los metacarpianos cuarto y quinto en los humanos, el cuarto metacarpiano puede realizar una flexión de  $10^\circ$ , mientras que el quinto realiza una flexión de  $25^\circ$  y una pronación debida a la forma selar de su cara articular con el ganchoso. Si comparamos lo anteriormente mencionado con el caso de los primates hominoideos (no humanos), podemos observar que sus articulaciones carpometacarpianas de los dedos trifalángicos son muy inmóviles, hecho que imposibilita la concavización de la palma de la mano pero que constituye un incremento de la estabilidad necesaria para las locomociones arbóreas y de tipo KW. El segundo metacarpiano de los primates hominoideos (no humanos) presenta una movilidad reducida debido a la orientación sagital de su cara articular con el trapecio y a la presencia de un ligamento interóseo entre los huesos trapezoide y grande y entre los metacarpianos segundo y tercero. Además, la movilidad del cuarto y quinto metacarpiano está muy limitada porque su base se articula con el gancho del hueso ganchoso [87].

En resumen, en el caso de los primates hominoideos no humanos podemos hablar de la existencia de distintas adaptaciones estabilizadoras de la muñeca para la locomoción arbórea y de tipo KW (en chimpancés y gorilas), mientras que en los humanos podemos hablar de adaptaciones específicas a la manipulación. A continuación, se mencionan algunas de estas adaptaciones específicas.

Adaptaciones específicas a la locomoción arbórea de los primates hominoideos no humanos [87]:

- Mayor grado de curvatura de los metacarpianos y de las falanges proximales
- Mayor grado de desarrollo de los músculos flexores de la muñeca y de los dedos

## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates



- Hueso pisiforme alargado, que mejora la eficacia biomecánica del músculo flexor cubital del carpo
- Mayor desarrollo de los músculos flexores de los dedos (crestas flexoras más desarrolladas en las falanges proximales y zonas de inserción muy marcadas del músculo flexor superficial de los dedos en las falanges medias)

Adaptaciones a la cuadrupedia terrestre (específicamente al KW) en chimpancés y gorilas [87]:

- Cara articular carpiana del radio muy cóncava
- Cara articular carpiana del radio limitada dorsalmente por una cresta prominente que contacta durante la extensión de la muñeca con otra cresta prominente que se encuentra en la cara posterior del escafoide
- Posición de las articulaciones metacarpofalángicas en hiperextensión, hecho que se traduce en un mayor diámetro transversal de la porción dorsal de las cabezas de los metacarpianos y en una mayor extensión dorsal de las mismas
- Las caras articulares de las cabezas de los metacarpianos están limitadas dorsalmente por crestas transversales que evitan el colapso de las articulaciones en hiperextensión
- Reducción de la longitud relativa de las falanges proximales respecto a la longitud de los metacarpianos

Adaptaciones humanas a la manipulación [87]:

- Caras articulares de la articulación trapeziometacarpiana poco curvas por lo que se incrementa la pronación del primer metacarpiano que acompaña a la flexión y a la anteposición necesarias para la oposición del pulgar
- Cara articular entre el hueso trapecioide y el hueso grande de posición palmar –de posición dorsal en los primates no humanos–
- Apófisis estiloides en la base del tercer metacarpiano para la tracción a la que se somete durante la realización de las pinzas de fuerza cilíndrica y esférica
- Las cabezas del segundo, tercer y quinto metacarpiano presentan un grado marcado de asimetría que permite la rotación lateral del segundo y tercer dedo



## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates

durante su flexión y la rotación medial del quinto. Este tipo de rotaciones son esenciales para la realización de pinzas manuales de precisión y para diferentes pinzas de fuerza

- Las falanges distales presentan una tuberosidad con un diámetro transversal muy grande, mientras que la cara palmar de la falange distal del pulgar presenta un área más marcada de inserción del músculo flexor largo del pulgar

Tras analizar algunas de las diferencias anatómicas específicas entre los diferentes grupos de primates, donde se ha observado la relación de la morfología y la función a través de algunas de las estructuras óseas mencionadas, es necesario profundizar en la función de uno de los principales elementos estabilizadores de la muñeca: los ligamentos. Son muy pocos los trabajos que proporcionan datos cualitativos o cuantitativos sobre los tejidos blandos en primates hominoideos, debido principalmente al difícil acceso a este tipo de muestras, por lo que la gran mayoría de estudios son de finales de los años 90. Las principales funciones de los ligamentos son estabilizar las articulaciones sinoviales y restringir sus movimientos, para que se mantenga el contacto entre las superficies de las caras articulares y se transmitan correctamente las fuerzas que se producen durante el uso de la articulación [11]. Además, es también conocido que en algunas ocasiones los ligamentos actúan como mecanorreceptores [33]. La función de los ligamentos de la muñeca es de relevante importancia en formas locomotoras que implican una gran carga sobre las articulaciones, como en el caso de los chimpancés, que deben combinar formas de desplazamiento locomotor como el KW [96] con actividades manipulativas y fuerzas de tensión producidas por comportamientos arbóreos de tipo suspensor [97]. La gran mayoría de estudios sobre los ligamentos de la muñeca de los primates se han centrado en el engrosamiento de la cápsula articular anterior [98] o del ligamento cubitocarpiano palmar [99], ya que son los principales encargados de estabilizar la articulación durante la cuadrupedia de tipo KW. Por ello, se ha planteado en el marco de esta tesis doctoral explorar, desde diversas metodologías, la morfología y la función de los ligamentos de la articulación radiocarpiana de los primates hominoideos no humanos en el marco de un estudio comparativo con los humanos. Se ha escogido el estudio de dicha articulación por ser la que presenta mayores diferencias, relevantes para los ligamentos, entre primates

## 1. Introducción

### 1.3. Anatomía comparada

#### 1.3.3. Anatomía de la muñeca de los primates



hominoideos y otras especies de mamíferos, entre las que se encuentran también los primates no hominoideos.



## 1.4. Colecciones de referencia

La muestra utilizada en esta tesis doctoral proviene de distintas colecciones nacionales e internacionales.

Instituciones nacionales:

- Museo Anatómico de la Facultad de Medicina de la Universidad de Valladolid (Uva). Dirigido por Juan Francisco Pastor, almacena unos 5000 restos esqueléticos pertenecientes a aproximadamente 1300 especies de vertebrados. Destacan entre ellas 600 cráneos humanos y 223 esqueletos completos datados con edad y sexo. Además de la colección osteológica, en el anfiteatro López Prieto se encuentran restos humanos conservados en formol, en parafina, plastinaciones y otras técnicas de conservación, destacando la colección de piezas de cera adquiridas a finales del siglo XIX. El Museo también posee bocetos originales realizados por Ramón y Cajal y una colección histórica de instrumental quirúrgico de principios del siglo XX. Los ejemplares del Museo Anatómico de Facultad de Medicina de la Universidad de Valladolid que se utilizaron para el desarrollo de esta tesis fueron cadáveres de primates hominoideos procedentes de diferentes zoológicos españoles, muertos por causas ajenas al presente estudio. Para su estudio, se concertaron diversas estancias espaciadas en el tiempo con la finalidad de realizar las disecciones de los primates y extraer muestras musculares y otros datos de interés para estudios de nuestro equipo de investigación. Además, se realizaron escaneados tridimensionales de distintos huesos de la extremidad superior de diferentes especies de primates hominoideos y no hominoideos que se han utilizado en la realización de esta tesis doctoral y que también serán utilizados en estudios futuros.
- Museo de Zoología de Barcelona (MZB): Situado en el parque de la Ciutadella de Barcelona, en el edificio *Castell dels Tres Dragons*, posee las colecciones zoológicas del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona que albergan unas 25000 especies del *filum* de los cordados, siendo unas 5000 de ellas mamíferos desarticulados que se utilizan con finalidad científica como colección de estudio



## 1. Introducción

### 1.4. Colecciones de Referencia

para disciplinas biológicas, paleontológicas y médicas. Los ejemplares del MZB que se utilizaron para el desarrollo de esta tesis fueron restos osteológicos de primates hominoideos criados en condiciones de cautividad. Para su estudio, se concertaron estancias en la colección para escanear tridimensionalmente la morfología externa de los huesos de la extremidad superior de los primates.

- Unidad de Anatomía y Embriología Humana de la Universidad de Barcelona: Situada en la Facultad de Medicina y Ciencias de la Salud (Campus Clínic), cuenta con una amplia colección de cráneos y con 89 extremidades superiores humanas de las cuales se conoce sexo, edad y lateralidad. Además, la Unidad posee un Servicio de Donación de Cuerpos fundado en 1967. Los ejemplares de la Unidad de Anatomía y Embriología Humana de la Universidad de Barcelona que se utilizaron para el desarrollo de esta tesis fueron los correspondientes a los restos osteológicos, musculares y ligamentosos de los humanos modernos. Para su estudio y posterior conservación se realizaron disecciones en las que se obtuvo información cuantitativa y cualitativa de las estructuras musculares y ligamentosas de las regiones del antebrazo y de la mano. También se realizaron escaneados 3D de la morfología externa de la epífisis distal del radio que constituyen la muestra correspondiente a los humanos modernos de la presente tesis y de otros huesos de la extremidad superior para futuros estudios.

#### Instituciones internacionales:

- *Anthropologisches Institut und Museum* (AIM): Situado en la Universidad de Zúrich (Campus Irchel) de Suiza, la colección del AIM contiene restos esqueléticos y cadavéricos de 839 primates hominoideos. Entre éstos se encuentran los restos de primates pertenecientes a la colección de A. H. Schultz, la cual se caracteriza por contener una gran muestra de primates que fueron criados en su hábitat natural. Los restos osteológicos del AIM tienen un valor incalculable ya que son muy pocas las colecciones europeas que presentan un número tan elevado de individuos en unas condiciones de conservación tan buenas como las que presentan los restos de la colección. Durante el transcurso de



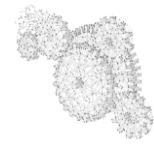


## 1. Introducción

### 1.4. Colecciones de Referencia

elaboración de esta tesis doctoral se realizó una estancia de investigación en colección donde se estudió, fotografió y escaneó tridimensionalmente la morfología externa de diversos huesos de la extremidad superior de los primates de la superfamilia *Hominoidea*.

- *Center for the Study of Human Origins (CSHO)*: Inaugurado en el año 2002 en el Departamento de Antropología de la Universidad de Nueva York con la finalidad de mejorar la investigación en antropología biológica y arqueología desde una visión transversal y multidisciplinar. El CSHO contiene una amplia colección de réplicas de primera generación de una gran variedad de restos fósiles. Para el estudio de dichos restos se realizó una estancia de investigación en la que todos los restos fósiles de la colección fueron escaneados tridimensionalmente y fotografiados al detalle.
- *Royal Museum for Central Africa (RMCA)*: Presenta una colección con más de 135000 mamíferos, de entre los cuales destacan 10500 restos de primates. El RMCA contiene la colección con mayor número de especies del mismo género de Europa. Para lograr estudiar si existen diferencias significativas entre la morfología de las diferentes áreas de inserción de los ligamentos de la muñeca entre las distintas especies dentro de un mismo género de primates, se realizó una estancia de investigación a la colección. Durante la estancia se estudiaron, fotografiaron y escanearon tridimensionalmente los huesos de la extremidad superior de las especies existentes dentro de los géneros *Pan* y *Gorilla*.



## 1.5. Morfometría geométrica

Los estudios de morfología han jugado a lo largo de la historia de la medicina y de la biología un papel fundamental [100]. Comparar de forma cualitativa las formas nos puede ayudar a delimitarlas, clasificarlas y en definitiva a comprenderlas mejor. Sin embargo, son muchos los problemas de subjetividad [101] y de repetibilidad que se les asocia [102]. A lo largo de los últimos 20 años, gracias al desarrollo de la tecnología y al avance de las técnicas de imagen, los análisis morfológicos se han visto sustituidos de forma paulatina por los análisis morfométricos, ya que los segundos reducen significativamente la problemática del cálculo del error inter-intra observador [101] y eliminan los problemas de subjetividad y repetibilidad de los análisis [102].

Dentro de los métodos de análisis morfométricos, la morfometría geométrica se ha impuesto en los últimos años como metodología predominante. Esta técnica combina el avance tecnológico con los avances en disciplinas como las matemáticas, la informática y la física, lo que ha abierto la puerta a un tipo de análisis digital que visualiza y manipula elementos con una gran variedad de tamaños, formas y composiciones que anteriormente no hubiera sido posible estudiar. Además, permite estudiar los patrones de variación morfológicos dentro de un mismo grupo y entre grupos [100], preservando los objetos de análisis y disminuyendo el tiempo de procesamiento de datos [103].

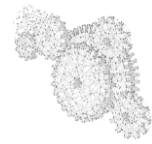
La morfometría geométrica (GM, por sus siglas en inglés) es un tipo de análisis cuantitativo que se basa en la configuración espacial de puntos anatómicos homólogos<sup>2</sup> (*landmarks*) que se encuentran en todos los individuos sujetos al análisis [104]. Los *landmarks* registran en dos dimensiones (2D) o en tres dimensiones (3D) las coordenadas cartesianas que posteriormente serán sometidas a un proceso de eliminación del tamaño, traslación y rotación para poder estudiar de forma aislada la forma [100]. Por ello, la GM consigue representar a través de los *landmarks* la morfología compleja de la geometría de la forma más allá de sus medidas lineales [102], a diferencia de la morfometría tradicional que simplifica la complejidad de la morfología en medidas angulares y lineales que no

---

<sup>2</sup> Se entienden como puntos homólogos aquellos que tienen el mismo nivel de desarrollo y/o importancia funcional o evolutiva [105].

# 1. Introducción

## 1.5. Morfometría geométrica



son capaces de representar las variables complejas de forma [106] y que además presenta propiedades estadísticas indeseables [107].

Para la GM es fundamental eliminar el efecto del tamaño (*size*) para poder estudiar la forma (*shape*), ya que pueden existir dos estructuras que tengan la misma forma una vez eliminado su tamaño [108]. El proceso de eliminación del tamaño, traslación y rotación para poder estudiar de manera aislada la forma se realiza mediante un Análisis General de Procrustes (GPA, por sus siglas en inglés), que configura el sistema de coordenadas obtenido por los diferentes *landmarks* para obtener un patrón común que minimiza las diferencias entre las muestras, sin alterar la forma [104] (Figura 23).

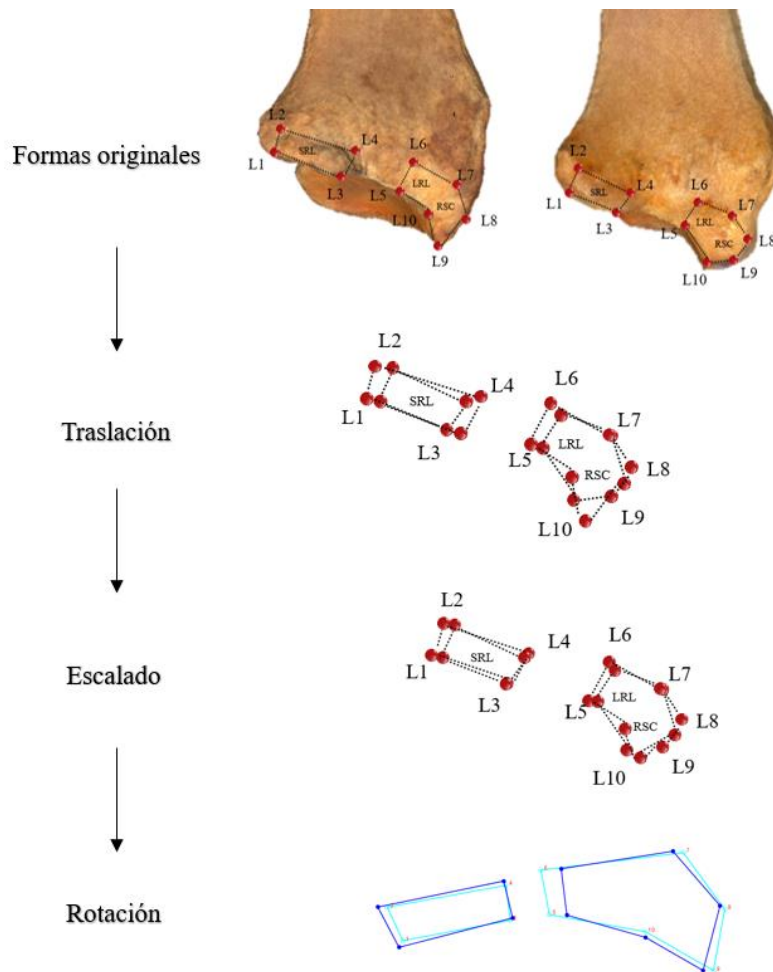
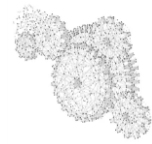


Figura 23. Procesos de traslación, escalado y rotación durante el análisis GPA

Es importante tener en consideración que para comparar las diferencias de forma es necesario comparar el diseño completo de la configuración de *landmarks*, ya que lo que definirá la forma será la configuración completa del diseño y no los puntos aislados

## 1. Introducción

### 1.5. Morfometría geométrica



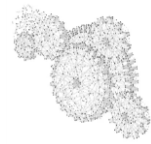
[108]. Tras la realización del GPA lo que se obtiene son las coordenadas de Procrustes (ProC, por sus siglas en inglés), que son la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre los *landmarks* homólogos tras la superposición [104]. Una vez obtenidas, estas coordenadas se pueden analizar a nivel estadístico o desde softwares especializados de morfometría geométrica.

#### **Diseño de configuración de *landmarks***

Para realizar un análisis de GM lo más importante es crear una configuración de *landmarks* que sea idónea para describir la forma que queremos estudiar. Lo primero que hay que tener en cuenta es que los *landmarks* son puntos de coordenadas discretas que tienen una correspondencia anatómica, geométrica, o funcional en las estructuras biológicas que tienen que ser identificable [104,109]. Bookstein estableció en 1991 [110] una primera tipología de clasificación que consistía en tres tipos diferentes de *landmarks*, posteriormente matizada por otros autores [111]. A continuación, presentamos la actualización propuesta por O'Higgins [112]:

- *Landmarks* tipo 1: son los puntos óptimos, ya que están respaldados por una evidencia sólida o significación biológica. Un ejemplo de ellos son las zonas de inserción de tejidos -con evidencia histológica que corrobore las direcciones de las fuerzas que pueden afectar su posición- o suturas craneales.
- *Landmarks* tipo 2: son puntos que se localizan en los mínimos y máximos de las curvaturas de las estructuras. No permiten discriminar entre las direcciones de las fuerzas que afectan a su posición. Este tipo de puntos puede incluir puntos de referencia no homólogos en un sentido evolutivo o del desarrollo, pero con relación funcional. Algún ejemplo de ellos son la corona dental o la punta de las alas.
- *Landmarks* tipo 3: son puntos que representan al menos una coordenada ubicada en el contorno o superficie de forma fiable. Representan los extremos de las estructuras o las distancias respecto a otro punto. Por ejemplo, los puntos más extremos de un diámetro o de la concavidad de una estructura. Un ejemplo de ello es un punto que represente la inclinación en una protuberancia redondeada.

1. Introducción  
1.5. Morfometría geométrica



El diseño de configuración de los *landmarks* de nuestros estudios (Tabla 2) se diseñó en base a las zonas de inserción específicas de los ligamentos radiocarpianos palmares de la muñeca con la intención de representar su forma del modo más fidedigno posible (Figura 24).

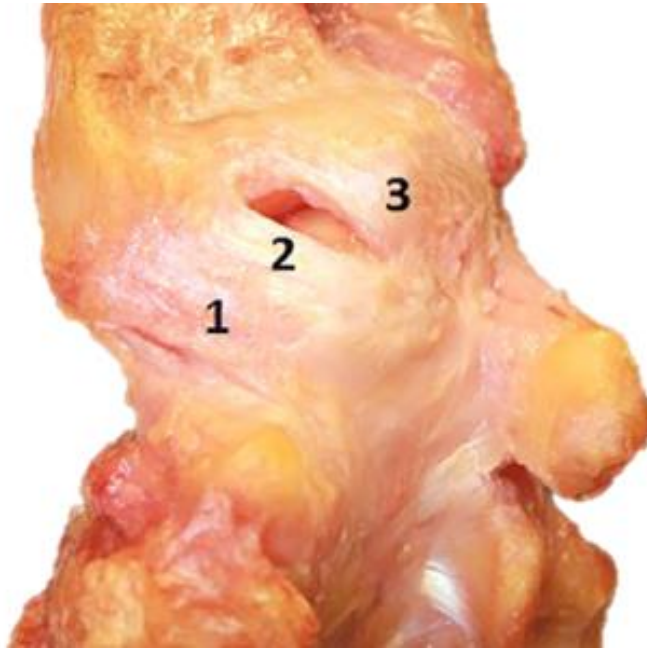


Figura 24. Disección del ligamento radiocarpiano palmar en *Homo sapiens*. 1 = ligamento radioescafo grande (LREG), 2 = ligamento radiosemilunar largo (LRSL), 3 = ligamento radiosemilunar corto (LRSC) (Imagen extraída de [113])

1. Introducción  
1.5. Morfometría geométrica

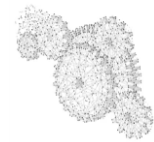


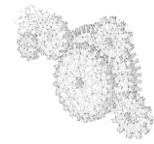
Tabla 2. A la izquierda, número, tipo y descripción de los *landmarks*. A la derecha, modelo tridimensional de la epífisis distal del radio en *Homo sapiens* que muestra la ubicación de los puntos de referencia utilizados (Publicado por separado en [113])

<i>Landmark</i>	Tipo	Descripción
1	II	Punto más distocubital del área de inserción del ligamento LRSL
2	II	Punto más proximocubital del área de inserción del ligamento LRSC
3	II	Punto más distorradial del área de inserción del ligamento LRSC
4	II	Punto más proximorradial del área de inserción del ligamento LRSC
5	II	Punto más distocubital del área de inserción de los ligamentos LREG + LRSL
6	II	Punto más proximalcubital del área de inserción de los ligamentos LREG + LRSL
7	II	Punto más proximorradial del área de inserción de los ligamentos LREG + LRSL
8	II	Punto más radial del área de inserción de los ligamentos LREG + LRSL
9	II	Punto más distorradial del área de inserción de los ligamentos LREG + LRSL
10	III	Punto intermedio entre los <i>landmarks</i> L5 y L9

Una vez creado un primer patrón de configuración de los *landmarks*, se comprobó si los puntos seleccionados cumplían con los criterios de idoneidad descritos por O'Higgins [112] para el resto de los primates hominoideos con los que queríamos establecer la comparación. Seleccionado el patrón de configuración de los *landmarks* con

# 1. Introducción

## 1.5. Morfometría geométrica



relación a la anatomía de las especies estudiadas, se procedió a testar la repetibilidad en la colocación de los puntos seleccionados. Para ello, se estableció un protocolo genérico para el cálculo del error inter e intra observador que fue posteriormente adaptado en los diferentes artículos, en relación con las particularidades de la muestra de análisis. El protocolo genérico para el error del cálculo intra-observador consistió en colocar en *Landmark Editor* los *landmarks* en todos los individuos cinco veces al día durante cinco días separados por intervalos de 48 horas. El protocolo genérico para el error del cálculo inter-observador consistió en que cinco observadores diferentes, con formación y experiencia anatómica previa, colocaron cinco veces al día, durante cinco días separados por intervalos de 48 horas, los *landmarks* en todos los individuos también en el software *Landmark Editor*. Posteriormente, los 25 archivos del error intra-observador y los 125 archivos del error inter-observador se introdujeron en el software de GM MorphoJ para realizar un GPA con cada archivo. Una vez realizado el GPA, se extrajeron las coordenadas de Procrustes y se importaron en el programa estadístico PAST, donde se testó si existían diferencias significativas entre los observadores. En el caso de detectar diferencias significativas en alguno de los puntos, se estudió dónde se había producido el problema específico mediante la exploración de las coordenadas cartesianas desglosadas. Si el problema se había producido tanto en los estudios inter-observador como intra-observador, el *landmark* era automáticamente descartado y se proponía uno nuevo. El tiempo total del testeo de fiabilidad que han requerido los protocolos propuestos en esta tesis doctoral correspondió a 1 año. Ninguno de los protocolos finalmente utilizados deparó diferencias intra-observador ni inter-observador, lo que garantizó la repetibilidad de los estudios y la perfecta adecuación del protocolo a otros estudios relacionados.



## 1.6. Aplicaciones clínicas

La inestabilidad carpiana secundaria a rotura, dismorfología o patología de los ligamentos de la muñeca es un tema amplio y complejo que en la actualidad sigue siendo ampliamente estudiado.

La primera clasificación de los diferentes tipos de inestabilidad anatómica de la muñeca fue realizada por Linscheid en 1972 [114], aunque su estudio se remontaba a 1905 [115]. Las primeras clasificaciones de inestabilidad se reducían a debates entorno a la flexión dorsal y la flexión palmar, pero a lo largo de los años se fueron revisando estas clasificaciones al observarse que la inestabilidad de la muñeca implicaba criterios mucho más complejos que los establecidos *a priori*, ya que se determinó que cualquier tipo de problemática de alineación del carpo podía generar problemas de estabilización en la muñeca [116]. Sin embargo, también se documentaban casos en los que existía una mala alineación del carpo no asociada a sintomatología y otros casos en los que muñecas morfológicamente estándar presentaban problemas para soportar cargas mecánicas. Por ello, se estableció de forma consensuada por el Comité Internacional de Sociedades Federadas de Cirugía de la Mano que, una muñeca se consideraba inestable cuando no era capaz de soportar cargas sin cambios bruscos repentinos de presión cartilaginosa o cuando se perturbaba su cinemática, incluyendo cambios bruscos en la alineación de los huesos del carpo [12]. En relación a esta nueva definición se establecieron seis categorías de clasificación: 1) cronicidad (aguda <1 semana, subaguda 1 a 6 semanas, crónica >6 semanas); 2) variabilidad (estática, dinámica, predinámica u oculta); 3) etiología – congénita, traumática, inflamatoria, artrítica, osteonecrótica, neurológica, yatrogénica–; 4) localización (radiocarpiana, intercarpiana, mediocarpiana, carpometacarpiana); 5) dirección de la inestabilidad –volarflexión/VISI, dorsiflexión/DISI, ulnar, radial, volar, dorsal, proximal, distal, rotativa, combinada–; 6) tipos de inestabilidad –intrafila/CID, interfilas/CND, combinada o compleja/CID, adaptativa/CIA–. Estas categorías buscaban ayudar a generar una mayor precisión en la descripción de la inestabilidad [117,118]. Sin embargo, aunque dichas descripciones han sido muy útiles para facilitar la descripción de la inestabilidad, ninguna de ellas representa suficientemente la gran variedad de inestabilidades que se producen en la articulación de la muñeca [12], por lo que su estudio sigue siendo relevante.



## 1. Introducción

### 1.6. Aplicaciones clínicas



En los últimos años, diversas publicaciones clínicas inciden en la preocupación respecto a la inestabilidad carpiana, en relación con la liberación de los ligamentos radiocarpianos extrínsecos de la muñeca durante el tratamiento de las fracturas de radio distal [119-123]. Suazo y su equipo [121] evidenciaron que se producía una traslación ósea relevante a nivel clínico (mayor a 2.7 mm) únicamente cuando se seccionaban de forma conjunta los cuatro ligamentos radiocarpianos extrínsecos. Sin embargo, cuando alguno de los ligamentos radiocarpianos extrínsecos se mantenía intacto, junto con el LRCD, entonces el grado de traslación cubital máxima en los diferentes experimentos realizados era aproximadamente de 1.5 mm. Dicho valor de traslación, aunque no tenga aparentemente relevancia clínica, puede producir cambios subclínicos cuyas consecuencias a largo plazo son desconocidas [121]. En el marco de este contexto, se incrementó el interés clínico por la función específica de los ligamentos radiocarpianos palmares del carpo y estudiar la función evolutiva específica de cada uno de ellos puede ayudar a discernir cuál de los ligamentos radiocarpianos extrínsecos es importante conservar en cada caso.

A lo largo de esta tesis doctoral se ha pretendido explorar las características anatómicas y funcionales de los ligamentos radiocarpianos desde la anatomía comparada de los primates, con la finalidad de que los resultados que se obtengan puedan ser de utilidad para ampliar el conocimiento básico de estas estructuras en los humanos modernos y puedan ser útiles para aumentar el conocimiento sobre la anatomía de la muñeca dentro del contexto clínico, principalmente sobre la etiología, la patomecánica y el tratamiento de las inestabilidades de la muñeca.



**HIPÓTESIS Y  
OBJETIVOS**





## 2. Hipótesis y objetivos de trabajo

### 2.2. Objetivos

## **2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS DE TRABAJO**

### **2.1. Hipótesis**

La morfología de los ligamentos de la muñeca de los humanos y de las otras especies de primates hominoideos guarda una gran similitud anatómica a causa del gran parentesco genético existente entre estos primates. Sin embargo, el uso funcional que se le da a la extremidad superior es distinto y está condicionado por el tipo de locomoción que practican las distintas especies de primates y por su contexto ecológico. Por ello, nuestra hipótesis de trabajo es que existirán diferencias significativas y cuantificables en la morfología de los ligamentos de la muñeca de las diferentes especies de primates hominoideos, incluidos los humanos, y en la morfología tridimensional de sus zonas de inserción en la epífisis distal del radio, que se podrán relacionar con los diferentes tipos de locomoción desarrollados por estas especies.



## 2. Hipótesis y objetivos de trabajo

### 2.2. Objetivos

## 2.2. Objetivos

### Objetivo general

Conocer las características morfológicas y funcionales de los ligamentos de la articulación radiocarpiana y de sus zonas de inserción en la epífisis distal del radio en humanos y en otras especies de primates hominoideos.

### Objetivos específicos

1. Diseccionar los músculos y ligamentos implicados en la movilidad de la muñeca en diferentes primates hominoideos para obtener información sobre su anatomía y biomecánica
2. Recoger y conservar los ligamentos completos de las especies estudiadas para el estudio de sus características anatómicas
3. Escanear en 3D, en diferentes colecciones osteológicas internacionales, la epífisis distal del radio de diferentes especies de primates hominoideos para estudiar las zonas de inserción de los ligamentos analizados
4. Evaluar el protagonismo funcional de los ligamentos de la muñeca en las especies de primates estudiadas y compararlo con el de los grupos musculares afines.
5. Hacer un estudio detallado de las adaptaciones anatómicas y funcionales de los ligamentos de la muñeca en las especies de primates estudiadas y de sus tipos de locomoción
6. Relacionar las variables morfométricas con las variables musculares y ligamentosas
7. Comprobar si las diferencias morfológicas de las zonas de inserción se relacionan con las diferentes formas de locomoción desarrolladas por las diferentes especies de primates
8. Comparar los resultados obtenidos con otros trabajos que han estudiado la anatomía de la muñeca en humanos y en primates hominoideos
9. Explorar la relevancia clínica que pueden tener las características anatómicas propias de la especie humana



# RESULTADOS



Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

### **3. RESULTADOS**

#### **Artículo 1**

**Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint  
in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern  
humans (*Homo sapiens*)**

Josep Maria Potau, Juan Francisco Pastor, Félix Jesús de Paz,

Mercedes Barbosa, Mónica Gómez, Marina de Diego, **Aroa**

**Casado**



Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

## Resumen del artículo 1

**Objetivos:** En el presente estudio, hemos analizado la anatomía de los ligamentos de la articulación radiocarpiana en *Pan troglodytes* y *Homo sapiens* con el fin de identificar similitudes y diferencias entre las dos especies que puedan estar relacionadas con el comportamiento locomotor de *Pan troglodytes*.

**Metodología:** Se realizaron disecciones anatómicas de los ligamentos y músculos estabilizadores de la articulación radiocarpiana en seis *Pan troglodytes* adultos y doce *Homo sapiens*. Se calculó la masa de cada ligamento y de sus grupos topográficos en relación con la masa conjunta de los ligamentos de la muñeca y se compararon estos parámetros entre las dos especies. También se calculó y se comparó entre las dos especies la masa de los grupos topográficos musculares en relación con la masa total de los músculos estabilizadores de la articulación radiocarpiana.

**Resultados principales:** Los ligamentos de la articulación radiocarpiana presentan características anatómicas descriptivas similares en chimpancés y humanos. Los ligamentos palmares están más desarrollados en los humanos, mientras que el ligamento radiocarpiano dorsal está más desarrollado en los chimpancés. En ambas especies, el grado de desarrollo de los grupos musculares palmar y dorsal es inversamente proporcional al grado de desarrollo de los grupos ligamentosos correspondientes.

**Conclusiones principales:** El mayor desarrollo de los ligamentos palmares en los humanos puede estar relacionado con la importancia de la extensión de la muñeca durante las tareas de manipulación. El mayor desarrollo del ligamento radiocarpiano dorsal en chimpancés puede estar relacionado con la necesidad de estabilizar la articulación radiocarpiana en flexión, principalmente durante la locomoción arbórea.

**Palabras clave:** ligamentos de la muñeca, chimpancé común, primates suspensores

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

## 1. INTRODUCTION

Relatively few studies have reported qualitative or quantitative data on soft tissues in hominoid primates, mainly due to the difficulty in conducting detailed anatomical studies in this group of primates. Nonetheless, it is important to increase our knowledge of the anatomical characteristics of hominoid primates (gibbons, orangutans, gorillas, chimpanzees and bonobos), which are closely related phylogenetically to *Homo sapiens* (Richmond *et al.*, 2001). In fact, chimpanzees and bonobos are the hominoid primates most closely related to humans, so their study will allow a better understanding of certain morphological and functional details of modern humans. Although some works provide quantitative information on the muscles of hominoid primates (Carlson, 2006; Oishi *et al.*, 2009; Potau *et al.*, 2009), few provide data on the ligaments (Tuttle, 1969; Sarmiento, 1988).

The main functions of ligaments are to stabilize synovial joints, restrict their movements, maintain correct contact between joint surfaces, transmit loads generated during the use of the joint, and act as mechanoreceptors (Berger, 1997; Nordin and Frankel, 2001). This functional importance of ligaments is especially evident in those joints subjected to high functional loads during use, such as the wrist of the common chimpanzee (Orr, 2017), which must combine the mobility required for the handling of objects with the stability necessary to withstand the compressive forces of knuckle-walking and the tensioning forces of suspensory behavior like vertical climbing or brachiation (Hunt, 1991; Whitehead, 1993). Despite their functional importance, little is known about the anatomical characteristics of the ligaments of the radiocarpal joint in *Pan troglodytes*. Most studies have focused on the thickening of the anterior joint capsule (Tuttle, 1969) or of the palmar ulnocarpal ligament (Sarmiento, 1988), which increase wrist stability in chimpanzees as an adaptation to knuckle-walking.

In humans, in contrast, the anatomical and functional characteristics of the ligaments of the radiocarpal joint are well known (Cardoso and Szabo, 2007; Taljanovic *et al.*, 2011; Apergis, 2013). The palmar region of the joint capsule is reinforced by the palmar radiocarpal (PRC) ligament and by the palmar ulnocarpal (PUC) ligament

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

(Apergis, 2013; Ringler and Murthy, 2015) (Fig. 1). The PRC ligament comprises the radioscaphocapitate (RSC) ligament, which connects the palmar surface of the styloid process of the radius to the scaphoid and capitate (Buijze *et al.*, 2011); the long radiolunate (LRL) ligament, which connects the palmar surface of the radial scaphoid fossa with the lunate; and the short radiolunate (SRL) ligament, which connects the palmar surface of the radial lunate fossa with the lunate bone (Ringler and Murthy, 2015). The PUC ligament comprises the ulnolunate, ulnotriquetral and ulnocapitate ligaments (Taljanovic *et al.*, 2011). These three ligaments originate in the palmar radioulnar ligament and in the fovea of the ulnar head and insert into the lunate, triquetrum and capitate, respectively. The RSC, LRL and SRL ligaments together form the main stabilizing element of the radiocarpal joint in humans (Apergis, 2013). These ligaments restrict the dorsal translation of the carpus and tighten during wrist extension. Also, the RSC stabilizes the scaphoid, while the LRL and SRL stabilize the lunate (Apergis, 2013; Ringler and Murthy, 2015). The PUC ligament, which also stabilizes the radiocarpal joint during wrist extension (Apergis, 2013), is part of the triangular fibrocartilage complex, which separates the distal radioulnar joint from the proximal carpal bones in hominoid primates (Palmer and Werner, 1981), contributing to the stability of the distal radioulnar joint (Apergis, 2013).

The dorsal region of the radiocarpal joint capsule is reinforced by the dorsal radiocarpal (DRC) ligament (Rainbow *et al.*, 2012; Apergis, 2013) (Fig. 2). This ligament originates at the dorsal edge of the distal radial epiphysis, distally and ulnarly to the dorsal tubercle, and inserts into the dorsal surface of the lunate and triquetrum (Apergis, 2013). The DRC ligament tightens during flexion and abduction, or radial deviation, of the wrist (Rainbow *et al.*, 2012), restricting these movements and helping to stabilize the lunate (Rainbow *et al.*, 2012; Ringler and Murthy, 2015). The radial region of the radiocarpal joint capsule is reinforced by the radial collateral (RC) ligament (Figs.1 and 2), which extends between the radial styloid process and the scaphoid (Orlandi *et al.*, 2012; Ringler, 2013) and which tightens during wrist adduction or ulnar deviation. Some authors consider the RC ligament to be a part of the RSC ligament and not a differentiated ligament (Apergis, 2013; Ringler and Murthy, 2015). Finally, the ulnar region of the

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

radiocarpal joint capsule is reinforced by the ulnar collateral (UC) ligament (Figs.1 and 2), which extends between the ulnar styloid process, the pisiform and the triquetrum. Some authors believe that the UC ligament should be considered a thickening of the joint capsule of the triangular fibrocartilage complex and not a differentiated ligament (Brown *et al.*, 1998; Orlandi *et al.*, 2012).

In the present study, we have performed a qualitative and quantitative anatomical study of the ligaments of the radiocarpal joint in *Pan troglodytes* and compared them with the ligaments in *Homo sapiens*. We hypothesized that there would be anatomical differences between the two species that could be related to the different functional loads to which the wrist is subjected in chimpanzees and humans. Specifically, we believe that these differences will be related to the greater compressive and tensioning forces acting on the wrist of chimpanzees due to their knuckle-walking and suspensory locomotion (Richmond and Strait, 2000; Kelly, 2001; Richmond *et al.*, 2001), compared to modern humans, who use the wrist and hand mainly in manipulative tasks (Gebo, 2014). The main objective of our study is to amplify the scant information currently available on the anatomy of the wrist ligaments of chimpanzees, which will allow us to better understand the functional aspects of this important anatomical region in a species closely related to *Homo sapiens*. In addition, since some of these ligaments leave clearly identifiable marks on the distal radial epiphysis (Casado *et al.*, 2019), we believe that this increased knowledge will help improve the interpretation of these bone impressions in fossil primates. This, in turn, will facilitate the assignment of a particular locomotor behavior to fossil primates with a well preserved distal radial epiphysis (Berger *et al.*, 2010; Berger *et al.*, 2015).

## 2. MATERIALS AND METHODS

### 2.1. Muscle and ligament samples and dissection

Six upper limbs of *Pan troglodytes* and 12 of *Homo sapiens* were dissected for this study. The upper limbs of common chimpanzees were dissected at the facilities of

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

the Anatomical Museum of the University of Valladolid and corresponded to an adult male and five adult females. All the chimpanzee specimens came from different Spanish zoos and had died from causes unrelated to this study. The human samples came from the Body Donation Service of the University of Barcelona and corresponded to seven men and five women with an average age of 87.9 years (range 81 to 94 years). All individuals had been cryopreserved without chemical fixation within 24-48 hours after death.

All dissections were performed by the same investigator (JMP). All the muscles of the shoulder, arm, forearm and hand were isolated, and the ligaments of the radiocarpal joint were carefully dissected. All possible data on the anatomical characteristics of the muscles were collected before isolating them and weighing them with a precision scale. Once the muscles had been removed and the radiocarpal ligaments identified, a descriptive anatomical analysis of them was performed and accurate data on their insertion points were collected. A dynamic joint scan was then performed to see how the different ligaments reacted to the flexion, extension, abduction, and adduction of the wrist. Finally, the ligaments were isolated individually and weighed separately with a precision scale. When all the ligaments were disinserted and removed, none of the radiocarpal joints studied were found to have anatomical alterations arising from the presence of fractures or joint degenerative processes.

Once the mass of the ligaments were quantified, the mass of each ligament was calculated relative to the total ligament mass. The ligaments were then classified into four groups: palmar (RSC + LRL + SRL + PUC ligaments); dorsal (DRC ligament); radial (RC ligament); and ulnar (UC ligament). The mass of each group was then calculated relative to the total ligament mass.

Finally, the total mass of the forearm muscles involved in the stabilization of the radiocarpal joint was obtained and these muscles were classified into four groups: palmar (*flexor digitorum superficialis* + *flexor pollicis longus* + *flexor digitorum profundus*); dorsal (*extensor digitorum* + *extensor digiti minimi* + *extensor pollicis longus* + *extensor indicis*); radial (*flexor carpi radialis* + *extensor carpi radialis longus* + *extensor carpi radialis brevis* + *abductor pollicis longus* + *extensor pollicis brevis*); and ulnar (*flexor*

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

*carpi ulnaris* + *extensor carpi ulnaris*). The muscle mass of each group was then calculated relative to the total muscle mass.

## 2.2. Statistical analyses

The relative mass of each ligament, the relative mass of each ligament group, and the relative mass of each muscle group were compared between *Pan troglodytes* and *Homo sapiens* using the nonparametric Mann-Whitney U test. Statistical significance was set at  $P \leq 0.05$ .

## 2.3. Ethical note

The research complied with protocols approved by the Institutional Animal Care and Use Committee of the University of Barcelona and adhered to the legal requirements of Spain.

## 3. RESULTS

### 3.1. Qualitative analysis

In all specimens of *Pan troglodytes*, the anatomical arrangement of the ligaments of the radiocarpal joint was similar to that of the human specimens. In the palmar region (Fig. 3), the PRC ligament (comprising the RSC, LRL and SRL ligaments) and the PUC ligament were identified. In the dorsal region (Fig. 4), the RC ligament was identified as the only stabilizing ligament. In the radial and ulnar regions (Figs. 3 and 4), the RC and UC ligaments, respectively, were identified. As previously described in *Homo sapiens* (Apergis, 2013), the RSC ligament in the chimpanzee specimens extended from the palmar surface of the radial styloid process to the scaphoid and capitate, the LRL ligament extended from the palmar surface of the radial scaphoid fossa to the lunate, and the SRL ligament extended from the palmar surface of the radial lunate fossa to the lunate. In the radial region, the RC ligament extended between the radial styloid process and the scaphoid, while in the ulnar region, the UC ligament connected the ulnar styloid process, the pisiform and the triquetrum (Figs. 3 and 4). In the dorsal region of the chimpanzee wrist (Fig. 4), the DRC ligament was much more developed than in *Homo sapiens* (Fig. 2), as can be seen in the proximal insertion of the DRC ligament. While in humans, it is

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

inserted in the central region of the dorsal edge of the distal radial epiphysis, distally and ulnarly to the dorsal tubercle (Fig. 2), in chimpanzees, the insertion is more pronounced and extends along the entire dorsal edge of the distal radial epiphysis (Fig. 4). Distally, the DRC ligament extends to the lunate and the triquetrum in both *Pan troglodytes* and *Homo sapiens*.

The dynamic joint scan of the chimpanzee specimens performed after the removal of the muscles and the identification of the radiocarpal ligaments revealed that the four palmar ligaments (RSC, LRL, SRL and PUC) are tightened during wrist extension, the RSC and LRL ligaments are tightened during adduction, and the SRL and PUC ligaments are tightened during abduction. The DRC ligament tightens during wrist flexion, the RC ligament tightens during adduction, and the UC ligament tightens during abduction.

### 3.2. Quantitative analysis

The absolute mass of each of the ligaments of the radiocarpal joint was greater in *Pan troglodytes* than in *Homo sapiens*, with the exception of the LRL ligament, which had a slightly greater mass in humans (0.44 g in humans vs. 0.40 g in chimpanzees;  $P=0.68$ ). However, these differences were only significant for the DRC ligament (1.01 g in chimpanzees vs. 0.51 g in humans;  $P=0.002$ ) and the RC ligament (0.34 g in chimpanzees vs. 0.18 g in humans;  $P=0.01$ ).

The relative mass of the palmar group of ligaments was significantly higher in humans than in chimpanzees (0.61 in humans vs. 0.50 in chimpanzees;  $P=0.005$ ), while the relative mass of the dorsal group of ligaments was significantly higher in chimpanzees than in humans (0.25 in chimpanzees vs. 0.18 in humans;  $P=0.007$ ). However, no significant differences were observed between the relative mass of the radial group (0.06 in humans vs. 0.09 in chimpanzees;  $P=0.092$ ) or the ulnar group (0.16 in humans vs. 0.16 in chimpanzees;  $P=1.000$ ). The mass of each of the individual ligaments of the palmar group relative to the total ligament mass was always higher in humans (Table 1), but these differences were only significant for the LRL ligament (15.5% in humans vs. 10.0% in chimpanzees;  $P=0.009$ ). Significant differences between humans and chimpanzees were also observed when comparing the relative mass of the three ligaments of the PRC

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

ligament (RSC, LRL and SRL), which are the main stabilizers of the radiocarpal joint (46.9% in humans vs. 36.8% in chimpanzees;  $P=0.007$ ).

Finally, the analysis of the stabilizing muscles of the radiocarpal joint showed that the relative mass of the palmar group of muscles was significantly higher in chimpanzees than in humans (49.8% in chimpanzees vs. 46.5% in humans;  $P=0.011$ ), while the relative mass of the dorsal group of muscles was significantly higher in humans than in chimpanzees (15.5% in humans vs. 11.9% in chimpanzees;  $P=0.004$ ). No significant differences between humans and chimpanzees were observed in the relative mass of the radial and ulnar groups of muscles (Table 2).

#### 4. DISCUSSION

Comparative studies of the musculoskeletal system of primates have mostly focused on osteological and muscular analyses, while ligaments, especially those of the upper limbs, have received relatively little attention (Tuttle, 1969; Sarmiento, 1988), in spite of the fact that they are basic structures directly involved in the physiology of joints (Taleisnik, 1985; Nordin and Frankel, 2001). Ligaments contain mechanoreceptors that capture mechanical stimuli that act on the joint and influence periarticular muscles through ligament-muscular reflexes (Apergis, 2013). These reflexes have been described in various joints in humans, including the wrist (Hagert *et al.*, 2009). This functional importance of ligaments suggests that by studying them, we can better understand the anatomical and functional characteristics of the large joint complexes of primates that are closely related to modern humans, such as chimpanzees.

There are functional differences between the radiocarpal joint in *Homo sapiens* and in *Pan troglodytes*, mainly due to the greater compressive and tensioning forces arising from the locomotor behavior of *Pan troglodytes* (Sarmiento, 1988). In modern humans, the radiocarpal joint is mainly involved in manipulative functions, while in chimpanzees it participates directly in knuckle-walking, which generates high compressive forces (Tuttle, 1969), and in different forms of suspensory behavior, such as brachiation or vertical climbing, which place tension on the wrist (Hunt, 1991). In the present study, however, we have observed that these functional differences between the



Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

two species in the radiocarpal joint do not translate into large qualitative anatomical differences in their ligaments. We have identified the same ligaments and a similar anatomical arrangement in our specimens of *Pan troglodytes* and *Homo sapiens* (Apergis, 2013). The only marked qualitative difference between the two species was the greater extension of the proximal insertion of the DRC ligament in *Pan troglodytes* (Fig. 4), which is due to the greater development of this ligament, as confirmed in the subsequent quantitative analysis.

The quantitative analysis indicated that the ligaments of the radiocarpal joint had a larger absolute mass in *Pan troglodytes* than in *Homo sapiens*, which was to be expected in a joint subjected to the compressive and tensioning forces arising from the locomotor behavior of chimpanzees (Tuttle, 1969; Hunt, 1991). Surprisingly, however, these differences were only significant for the DRC and RC ligaments, while the other ligaments had similar values in the two species and the absolute mass of the LRL ligament was even slightly larger in humans. This finding may indicate that the greater stability of the wrist of chimpanzees compared to that of humans (Hunt, 1991; Kelly, 2001; Richmond *et al.*, 2001; Orr, 2017) is more due to the anatomy of bone surfaces than to the morphological characteristics of ligaments. Among the bone characteristics that limit wrist extension in chimpanzees are the development of the scaphoid beak on the dorsal aspect of this bone that is in contact with the dorsal aspect of the distal radial epiphysis (Orr, 2017) and the marked distal projection of the dorsal aspect of this distal epiphysis, that is characteristic of all hominoid primates except humans (Tuttle, 1969; Richmond and Strait, 2000; Richmond *et al.*, 2001; Tallman, 2012; Orr, 2017).

When comparing the ligament groups between *Pan troglodytes* and *Homo sapiens*, we observed that the humans had a greater development of the palmar ligaments, while the chimpanzees had a greater development of the dorsal ligaments (Table 1). This feature of the palmar ligaments in *Homo sapiens* may be related to the fact that in humans, wrist extension is necessary for effective manipulative function and maximum strength (Hazelton *et al.*, 1975; Volz *et al.*, 1980). Of the four palmar ligaments of the radiocarpal joint, the three that form the PRC ligament (RSC, LRL and SRL) are the main stabilizing elements of the radiocarpal joint in humans (Apergis, 2013). These three ligaments are

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

tightened during wrist extension, stabilizing the scaphoid (RSC ligament) and the lunate (LRL and SRL ligaments) (Ringler and Murthy, 2015), and their combined relative mass was also significantly higher in humans than in chimpanzees (46.9% vs. 36.8%;  $P=0.007$ ). Of these three ligaments, the one with the most pronounced development in *Homo sapiens* compared to *Pan troglodytes* was the LRL, which was the only ligament with a significantly higher relative mass (Table 1) as well as a greater absolute mass in humans (0.44 g vs. 0.40 g;  $P=0.682$ ), although this difference was not significant. Because the main function of the LRL ligament is the stabilization of the lunate during wrist extension (Apergis, 2013; Ringler and Murthy, 2015), we can speculate that its more pronounced development in humans serves to compensate for the absence of bone characteristics that stabilize the lunate in chimpanzees. These stabilizing characteristics include both the distal projection of the dorsal aspect of the distal radial epiphysis and the dorsopalmar and mediolateral expansion of the lunate, which creates a large surface for the radius that can better absorb the large loads to which the radiolunate joint is subjected during arboreal locomotion (Kivell *et al.*, 2013). In humans, the lack of development of these stabilizing adaptations implies a greater mobility of the wrist that allows a more effective manipulative function (Heinrich *et al.*, 1993).

On the other hand, the increased development of the dorsal ligament group in chimpanzees affected the only ligament included in this group, the DRC ligament, which had a significantly higher absolute and relative mass in chimpanzees than in humans (1.01 g vs. 0.51 g,  $P=0.002$ ; 25.5% vs. 17.7%,  $P=0.007$ ). In humans, the DRC ligament tightens during wrist flexion to stabilize the scaphoid, lunate and triquetrum (Rainbow *et al.*, 2012). The fact that the insertion sites of the DRC ligament are the same in *Pan troglodytes* and in *Homo sapiens* and that it is tightened during wrist flexion in both species may indicate that it is an important stabilizer of the proximal carpal bones during wrist flexion in *Pan troglodytes* and its greater mass may be related to the need for stabilizing the wrist in flexion during locomotion. During the support phase of knuckle-walking, the chimpanzee wrist is slightly in extension (Kivell and Schmitt, 2009; Thompson, 2020), so the stabilizing function of the DRC ligament would be less important, since the stability of the radiocarpal joint in extension is guaranteed in

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

chimpanzees by the stabilizing osteological mechanisms (Tuttle, 1969; Richmond and Strait, 2000; Richmond *et al.*, 2001; Kivell and Schmitt, 2009; Orr, 2017). These mechanisms are highly effective, since cineradiographic studies (Jenkins and Fleagle, 1975) have shown that the proximal carpal remains static during the support phase of knuckle-walking (Richmond and Strait, 2000). Moreover, during this phase, chimpanzees do not recruit the flexor muscles of the wrist and fingers to ensure the stability of the wrist in extension, indicating that this stability is passively obtained (Richmond and Strait, 2000).

In contrast with knuckle-walking, during vertical climbing and other suspensory behavior, the wrist of chimpanzees is in flexion, and the larger the diameter of the support structure, the greater degree of flexion (Sarmiento, 1988). Unlike wrist extension, during wrist flexion, chimpanzees have no osteological mechanisms to stabilize the radiocarpal joint. Therefore, the DRC ligament plays an important stabilizing role during vertical climbing and other suspensory behavior, which would explain the greater mass of this ligament in *Pan troglodytes* observed in the present study. In addition, during vertical climbing and suspensory behavior, large loads are placed on the radiolunate joint of chimpanzees (Kivell *et al.*, 2013), which would also explain the larger mass of the DRC ligament in these primates, since this ligament is the main stabilizing element of the lunate during wrist flexion (Rainbow *et al.*, 2012).

In addition to wrist flexion, wrist adduction also occurs in chimpanzees during vertical climbing and other suspensory behavior (Sarmiento, 1988; Hunt, 1991; Kivell *et al.*, 2013), as well as during the stance phase and weight-bearing touchdown of knuckle-walking (Sarmiento, 1988; Whitehead, 1993; Thompson, 2020). This adduction of the radiocarpal joint during locomotion would explain why the RC ligament was more developed in chimpanzees than in humans (Table 1). Besides the DRC, the RC was the only other ligament with a significantly higher absolute mass in *Pan troglodytes* (0.34 g vs. 0.18 g;  $P=0.01$ ) than in humans. There was also a trend ( $P=0.09$ ) towards a higher relative mass in chimpanzees which did not reach significance, perhaps due to the relatively small sample size (Table 1). In humans, the RC ligament is slightly controversial, as some investigators believe it should be considered the radial part of the

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

RSC ligament rather than a separate ligament (Apergis, 2013; Ringler and Murthy, 2015). However, in our chimpanzees, we were able to identify a RC ligament that was perfectly differentiated from the RSC ligament (Fig.3), which indicates its importance as a stabilizer of the radiocarpal joint during wrist adduction in both knuckle-walking and suspensory locomotion. This stabilizing role is also highlighted by the tightening of the RC ligament during adduction that we observed in our dynamic wrist scan.

Muscles also play an important role in stabilizing synovial joints and can act together with ligaments in the process of stabilization. Ligaments contain mechanoreceptors that capture mechanical stimuli that act on the joint and generate ligament-muscular reflexes that modulate the functions of periarticular muscles (Berger, 1997; Hagert *et al.*, 2009; Apergis, 2013). Interestingly, our analysis of the relative mass of the periarticular muscles of the wrist showed that in both *Pan troglodytes* and *Homo sapiens*, the muscle and ligament patterns had an indirect relationship. In the chimpanzees, the lesser development of the palmar ligaments was counterbalanced by a greater development of the palmar muscles, while in humans, the lesser development of the DRC ligament was counterbalanced by the greater development of the dorsal muscles (Table 2). This finding is pertinent to previous reports that the DRC ligament in humans has a greater innervation than the palmar ligaments, which may be related to the importance of ligament-muscular reflexes in the dorsal stabilization of the wrist (Hagert *et al.*, 2007). We found no differences between humans and chimpanzees in the relative mass of the radial and ulnar muscles (Table 2), which is consistent with the lack of significant differences between the two species in the relative mass of the radial and ulnar ligaments (Table 1).

#### 4.1. Conclusions

Our analyses of the ligaments of the radiocarpal joint in *Pan troglodytes* and *Homo sapiens* have identified differences that may well be related to the different uses of the wrist in the two species. These differences in the anatomy of the ligaments were more evident in the quantitative than the qualitative parameters. In *Homo sapiens*, we observed a greater development of the palmar ligaments, which is related to the importance of wrist extension during manipulative tasks (Hazelton *et al.*, 1975; Volz *et al.*, 1980), while in

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

*Pan troglodytes*, we found a greater development of the DRC ligament, which is related to its role as a stabilizer of the radiocarpal joint in wrist flexion during vertical climbing and suspensory locomotion. Furthermore, our finding of an indirect relationship between muscle and ligament development in both species, with a greater development of the palmar muscles in chimpanzees and the dorsal muscles in humans, highlights the importance of the cooperative role of ligaments and muscles in stabilizing joints (Hagert *et al.*, 2007; Hagert *et al.*, 2009).

Our study provides novel information on wrist ligaments in common chimpanzees – structures that generally receive little attention in comparative anatomy studies. Having been able to access six specimens of *Pan troglodytes* – a relatively large number in soft tissue studies of hominoid primates – we were able to statistically compare our quantitative results. Ideally, however, a further study with a larger number of specimens would allow us to validate our finding of significant differences in the palmar and dorsal ligament groups. It would also be useful to include other species of hominoid primates to see if our findings hold true in primates with different types of locomotion.

Our results will contribute to a better understanding of the anatomical and functional characteristics of the wrist region in hominoid primates and will be useful in diverse disciplines, including comparative anatomy, physical anthropology, evolutionary anatomy and veterinary anatomy. In addition, since some of the ligaments studied leave recognizable marks on the distal radial epiphysis (Casado *et al.*, 2019), whose morphological characteristics can be related to different types of locomotion in primates, our findings can help to assign a specific type of locomotion to fossil hominoid primates based on the study of preserved distal radial epiphyses.

## 5. ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Manuel Martín, Sebastián Mateo, and Pau Rigol (Body Donation Service, University of Barcelona) for their support and collaboration, and Renee Grupp for assistance in drafting the manuscript.

The authors wish to sincerely thank those who donated their bodies to science so that anatomical research could be performed. Results from such research can potentially

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

improve patient care and increase mankind's overall knowledge. Therefore, these donors and their families deserve our highest gratitude.

## 6. FUNDING SOURCES

This work was supported by the Ministerio de Economía y Competitividad of Spain (grant number CGL2014-52611-C2-2-P to JMP), the European Union (FEDER) (grant number CGL2014-52611-C2-2-P to JMP) and by the Ajudes Predoctorals of the University of Barcelona (grant number APIF-UB 2016/2017 to AC).

## 7. CONFLICTS OF INTEREST

The authors declare that they have no conflicts of interest.

## 8. DATA ACCESSIBILITY STATEMENT

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

## 9. AUTHORS' CONTRIBUTIONS

JM Potau, A Casado, M Barbosa, FJ de Paz and JF Pastor participated in the dissection of the chimpanzees and humans. M Gómez and M de Diego performed the quantitative analysis. All the authors participated in the study design, in the collection, analysis and interpretation of data, in the writing and review of the manuscript and in the decision to submit the article for publication.

## 10. REFERENCES

- Apergis, E., 2013. Fracture-dislocations of the wrist. Springer, Milan.
- Berger, L.R., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Carlson, D.J., Dirks, P.H.G.M., Kibii, J.M., 2010. *Australopithecus sediba*: a new species of Homo-like Australopith from South Africa. *Science*. 328, 195-204.
- Berger, L.R., 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife*. DOI:10.7554/eLife.09560.
- Berger, R.A., 1997. The ligaments of the wrist: a current overview of anatomy with considerations of their potential functions. *Hand Clin*. 13, 63-82.

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

- Brown, R.R., Fliszar, E., Cotten, A., Trudell, D., Resnick, D., 1998. Extrinsic and intrinsic ligaments of the wrist: normal and pathologic anatomy al MR arthrography with three-compartment enhancement. *Radiographics*. 18, 667-674.
- Buijze, G.A., Lozano-Calderon, S.A., Strackee, S.D., Blankevoort, L., Jupiter, J.B., 2011. Osseous and ligamentous scaphoid anatomy: part I. A systematic literature review highlighting controversies. *J. Hand Surg*. 36, 1926–1935.
- Cardoso, R., Szabo, R.M., 2007. Wrist anatomy and surgical approaches. *Orthop. Clin. North Am*. 38, 127-148.
- Carlson, K.J., 2006. Muscle architecture of the common chimpanzee (*Pan troglodytes*): perspectives for investigating chimpanzee behavior. *Primates*. 47, 218-229.
- Casado, A., Punsola, V., Gómez, M., de Diego, M., Barbosa, M., de Paz, F.J., Pastor, J.F., Potau, J.M., 2019. Three-dimensional geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates. *Am. J. Phys. Anthropol*. 170, 24-36.
- Gebo, D.L., 2014. *Primate comparative anatomy*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Hagert, E., Garcia-Elias, M., Forsgren, S., Ljung, B.O., 2007. Immunohistochemical analysis of wrist ligament innervation in relation to their structural composition. *J. Hand Surg. Am*. 32, 30-36.
- Hagert, E., Persson, J.K.E., Werner, M., Ljung, B.O., 2009. Evidence of wrist proprioceptive reflexes elicited after stimulation of the scapholunate interosseous ligament. *J. Hand Surg. Am*. 34, 642-651.
- Hazelton, F.T., Smidt, G.L., Flatt, A.E., Stephens, R.I., 1975. The influence of wrist position on the force produced by the finger flexors. *J. Biomech*. 8, 301-306.
- Heinrich, R.E., Rose, M.D., Leakey, R.E., Walker, A.C., 1993. Hominid radius from the Middle Pliocene of Lake Turkana, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol*. 92, 139–148.
- Hunt, K.D., 1991. Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *Am. J. Phys. Anthropol*. 86, 521-536.

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

- Jenkins, F.A.J., Fleagle, J.G., 1975. Knuckle-walking and the functional anatomy of the wrists in living apes. In: Tuttle, R. (Ed.). Primate functional morphology and evolution. Mouton, The Hague, pp. 213-229.
- Kelly, R.E., 2001. Tripedal knuckle-walking: a proposal for the evolution of human locomotion and handedness. *J. Theor. Biol.* 213, 333-358.
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 14241-14246.
- Kivell, T.L., Barros, A.P., Smaers, J.B., 2013. Different evolutionary pathways underlie the morphology of wrist bones in hominoids. *BMC Evol. Biol.* 13,229.
- Nordin, M., Frankel, V.H., 2001. Basic biomechanics of the musculoskeletal system. Lippincott Williams and Wilkins, Baltimore.
- Oishi, M., Ogihara, N., Endo, H., Ichihara, N., Asari, M., 2009. Dimensions of forelimb muscles in orangutans and chimpanzees. *J. Anat.* 215, 373-382.
- Orlandi, D., Fabbro, E., Ferrero, G., Martini, C., Lacelli, F., Serafini, G., Silvestri, E., Sconfienza, L.M., 2012. High resolution ultrasound of the extrinsic carpal ligaments. *J. Ultrasound.* 15, 267-272.
- Orr, C.M., 2017. Locomotor hand postures, carpal kinematics during wrist extension, and associated morphology in anthropoid primates. *Anat. Rec.* 300, 382-401.
- Palmer, A.K., Werner, F.W., 1981. The triangular fibrocartilage complex of the wrist: anatomy and function. *J. Hand Surg. Am.* 6, 153-162.
- Potau, J.M., Bardina, X., Ciurana, N., Camprubi, D., Pastor, J.F., de Paz, F., Barbosa, M. 2009. Quantitative Analysis of the Deltoid and Rotator Cuff muscles in humans and great apes. *Int. J. Primatol.* 30, 697-708.
- Rainbow, M.J., Crisco, J.J., Moore, D.C., Kamal, R.N., Laidlaw, D. H., Akelman, E., Wolfe, S.W., 2012. Elongation of the dorsal carpal ligaments: a computational study of in vivo carpal kinematics. *J. Hand Surg. Am.* 37, 1393-1399.
- Richmond, B.G., Strait, D.S., 2000. Evidence that humans evolved from a



Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

knuckle-walking ancestor. *Nature*. 404, 382–385.

- Richmond, B.G., Begun, D.R., Strait, D.S., 2001. Origin of human bipedalism: the knuckle-walking hypothesis revisited. *Yearb. Phys. Anthropol.* 44, 70–105.
- Ringler, M.D., 2013. MRI of wrist ligaments. *J. Hand Surg.* 38, 2034-2046.
- Ringler, M.D., Murthy, N.S., 2015. MR imaging of wrist ligaments. *Magn. Reson. Imaging Clin. N. Am.* 23, 367-391.
- Sarmiento, E.E., 1988. Anatomy of the hominoid wrist joint: its evolutionary and functional implications. *Int. J. Primatol.* 9, 281-345.
- Taleisnik, J., 1985. *The wrist*. Churchill Livingstone, New York.
- Taljanovic, M.S., Goldberg, M.R., Sheppard, J.E., Rogers, L.F., 2011. US of the intrinsic and extrinsic wrist ligaments and triangular fibrocartilage complex: normal anatomy and imaging technique. *Radiographics*. 31, e44. DOI:10.1148/rg.e44.
- Tallman, M., 2012. Morphology of the distal radius in extant hominoids and fossil hominins: implications for the evolution of bipedalism. *Anat. Rec.* 295, 454-464.
- Thompson, N.E., 2020. The biomechanics of knuckle-walking: 3-D kinematics of the chimpanzee and macaque wrist, hand and fingers. *J. Exp. Biol.* 223, jeb224360. DOI:10.1242/jeb.224360.
- Tuttle, R.H., 1969. Knuckle-walking and the problem of human origins. *Science*, 166, 953-961.
- Volz, R.G., Lieb, M., Benjamin, J., 1980. Biomechanics of the wrist. *Clin. Orthop.* 149, 112-117.
- Whitehead, P.F., 1993. Aspects of the anthropoid wrist and hand. In: Gebo, D.L. (Ed.). *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. Northern Illinois University Press, DeKalb.

## TABLES

**Table 1.** Percentages of the masses of the individual ligaments of the radiocarpal joint relative to the total mass of the ligaments and the relative mass of each of the four groups of ligaments with respect to the total mass of all the ligaments. HS = *Homo*

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

*sapiens*; PT = *Pan troglodytes*; M = Male; F = Female; A = Adult; SD = Standard Deviation; \* = statistical significance.

SAMPLE	AGE	SEX	INDIVIDUAL LIGAMENTS						GROUPS OF LIGAMENTS				
			%RSC	%LRL	%SRL	%PUC	%DRC	%RC	%UC	PALMAR	DORSAL	RADIAL	ULNAR
HS01	83	M	14.0	9.8	13.8	21.6	23.3	6.7	10.7	0.59	0.23	0.07	0.11
HS02	88	M	15.9	15.9	13.8	27.2	12.6	5.4	9.2	0.73	0.13	0.05	0.09
HS03	81	M	19.5	15.2	7.2	12.6	24.2	5.4	15.9	0.55	0.24	0.05	0.16
HS04	91	M	16.5	19.5	22.1	13.4	14.3	7.8	6.5	0.71	0.14	0.08	0.06
HS05	81	M	12.8	13.5	18.9	11.5	14.1	5.1	24.0	0.57	0.14	0.05	0.24
HS06	85	M	7.0	23.3	18.8	14.4	10.6	7.5	18.5	0.63	0.11	0.07	0.19
HS07	91	M	10.6	14.8	25.6	14.5	16.6	4.7	13.1	0.66	0.17	0.05	0.13
HS08	93	F	7.9	9.7	18.3	12.3	21.7	11.5	18.6	0.48	0.22	0.12	0.19
HS09	94	F	17.6	15.5	9.3	8.8	21.6	5.1	22.1	0.51	0.22	0.05	0.22
HS10	85	F	17.2	15.3	21.0	5.7	21.4	3.4	16.0	0.59	0.21	0.03	0.16
HS11	92	F	22.7	14.2	20.0	13.5	11.5	4.2	13.8	0.70	0.12	0.04	0.14
HS12	91	F	18.6	19.3	7.6	8.3	20.7	6.9	18.6	0.54	0.21	0.07	0.19
<i>Mean</i>			<b>15.0</b>	<b>15.5</b>	<b>16.4</b>	<b>13.7</b>	<b>17.7</b>	<b>6.2</b>	<b>15.6</b>	<b>0.61</b>	<b>0.18</b>	<b>0.06</b>	<b>0.16</b>
<i>SD</i>			<b>4.7</b>	<b>3.9</b>	<b>6.0</b>	<b>5.8</b>	<b>4.9</b>	<b>2.1</b>	<b>5.2</b>	<b>0.08</b>	<b>0.05</b>	<b>0.02</b>	<b>0.05</b>
PT01	A	M	14.2	9.9	12.1	11.4	27.2	9.7	15.5	0.48	0.27	0.10	0.16
PT02	A	F	13.6	11.1	14.2	10.7	25.1	6.1	19.2	0.50	0.25	0.06	0.19
PT03	A	F	12.4	7.3	16.7	15.0	21.4	9.1	17.9	0.52	0.21	0.09	0.18
PT04	A	F	11.3	9.5	10.5	15.7	21.6	18.2	13.1	0.47	0.22	0.18	0.13
PT05	A	F	10.2	11.1	19.9	11.7	32.0	6.8	8.4	0.53	0.32	0.07	0.08
PT06	A	F	12.3	11.0	13.6	12.5	25.6	5.2	19.8	0.49	0.26	0.05	0.20
<i>Mean</i>			<b>12.3</b>	<b>10.0</b>	<b>14.5</b>	<b>12.9</b>	<b>25.5</b>	<b>9.2</b>	<b>15.7</b>	<b>0.50</b>	<b>0.25</b>	<b>0.09</b>	<b>0.16</b>
<i>SD</i>			<b>1.5</b>	<b>1.5</b>	<b>3.4</b>	<b>2.1</b>	<b>3.9</b>	<b>4.7</b>	<b>4.3</b>	<b>0.02</b>	<b>0.04</b>	<b>0.05</b>	<b>0.04</b>

P=0.134 P=0.009\* P=0.399 P=0.925 P=0.007\* P=0.092 P=1.000 P=0.005\* P=0.007\* P=0.092 P=1.000

**Table 2.** Percentages of the muscle mass of each group of muscles relative to the total mass of the stabilizing muscles of the radiocarpal joint. HS = *Homo sapiens*; PT = *Pan*

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

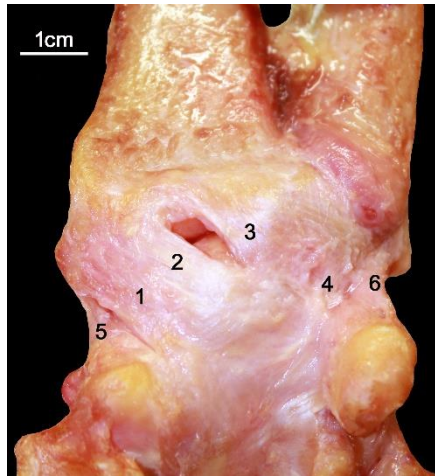
*troglodytes*; M = Male; F = Female; A = Adult; SD = Standard Deviation; \* = Statistical significance.

SAMPLE	AGE	SEX	%PALMAR	%DORSAL	%RADIAL	%ULNAR
HS01	83	M	50.1	13.6	22.9	13.4
HS02	88	M	45.4	15.8	25.4	13.5
HS03	81	M	43.0	19.9	22.3	14.8
HS04	91	M	45.4	14.7	25.3	14.6
HS05	81	M	46.6	15.6	26.2	11.6
HS06	85	M	46.3	16.5	24.1	13.1
HS07	91	M	49.8	11.0	24.3	14.8
HS08	93	F	48.8	14.3	23.2	13.7
HS09	94	F	46.3	14.9	26.7	12.1
HS10	85	F	46.1	16.5	25.8	11.5
HS11	92	F	44.8	17.5	25.3	12.4
HS12	91	F	44.9	16.1	25.7	13.4
<i>Mean</i>			<b>46.5</b>	<b>15.5</b>	<b>24.8</b>	<b>13.3</b>
<i>SD</i>			<b>2.1</b>	<b>2.2</b>	<b>1.4</b>	<b>1.2</b>
PT01	A	M	49.7	11.6	26.6	12.2
PT02	A	F	52.1	11.0	23.0	13.9
PT03	A	F	49.5	11.1	25.8	13.6
PT04	A	F	51.3	11.9	26.6	10.1
PT05	A	F	46.8	12.7	25.9	14.5
PT06	A	F	49.5	12.6	27.8	10.1
<i>Mean</i>			<b>49.8</b>	<b>11.9</b>	<b>25.8</b>	<b>12.5</b>
<i>SD</i>			<b>1.8</b>	<b>0.7</b>	<b>1.6</b>	<b>1.9</b>
			<i>P=0.011*</i>	<i>P=0.004*</i>	<i>P=0.075</i>	<i>P=0.512</i>

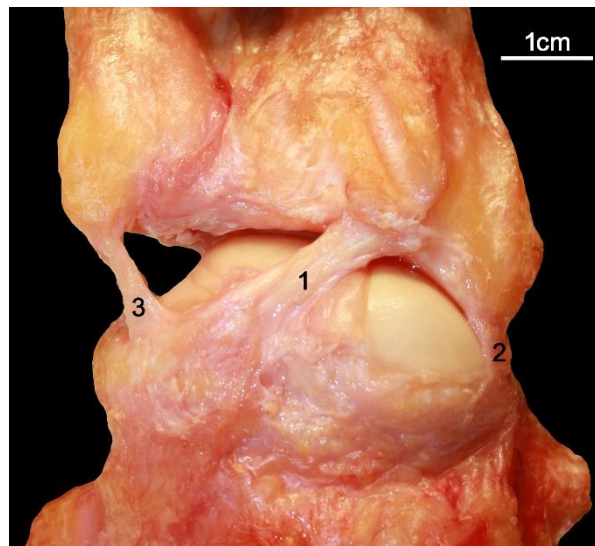
Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

### FIGURE LEGENDS

**Figure 1.** Palmar view of the wrist ligaments in *Homo sapiens*. 1=RSC ligament; 2=LRL ligament; 3=SRL ligament; 4=PUC ligament; 5=RC ligament; 6=UC ligament

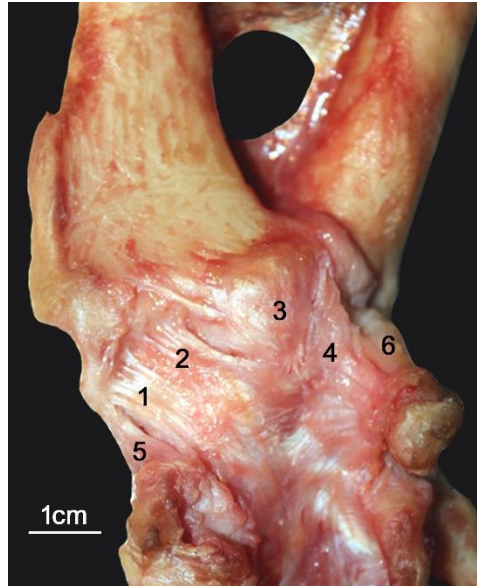


**Figure 2.** Dorsal view of the wrist ligaments in *Homo sapiens*. 1=DRC ligament; 2=RC ligament; 3=UC ligament.

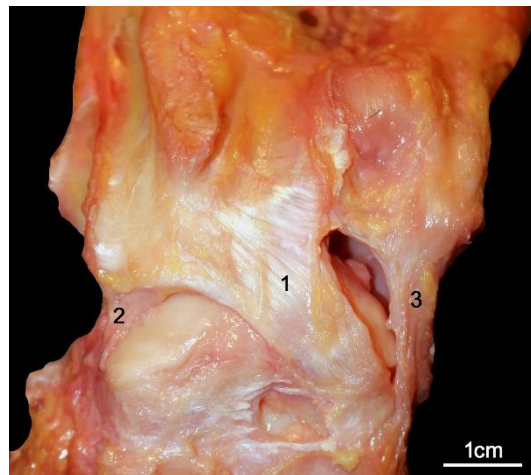


Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

**Figure 3.** Palmar view of the wrist ligaments in *Pan troglodytes*. 1=RSC ligament; 2=LRL ligament; 3=SRL ligament; 4=PUC ligament; 5=RC ligament; 6=UC ligament.



**Figure 4.** Dorsal view of the wrist ligaments in *Pan troglodytes*. 1=DRC ligament; 2=RC ligament; 3=UC ligament.



Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

## Artículo 2

### **Three-dimensional geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates**

**Aroa Casado**, Viçenc Punsola, Mónica Gómez, Marina de Diego, Mercedes Barbosa, Félix Jesús de Paz, Juan Francisco Pastor, Josep Maria Potau

*American Journal of Physical Anthropology* (2019)

Q1 (*Anthropology*) – FI: 2.445

Quantitative analysis of the ligaments of the radiocarpal joint in common chimpanzees (*Pan troglodytes*) and modern humans (*Homo sapiens*)

## Resumen del artículo 2

**Objetivos:** Identificar las diferencias anatómicas en las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares, en diferentes especies de primates hominoideos, que puedan estar relacionadas con sus diferentes tipos de locomoción.

**Materiales y métodos:** Hemos utilizado morfometría geométrica tridimensional (3D GM) para analizar las zonas de inserción de los ligamentos del radio distal en 31 *Homo sapiens*, 25 *Pan troglodytes*, 31 *Gorilla gorilla* y 15 *Pongo pygmaeus*. También hemos diseccionado los ligamentos radioescafo grande (LREG), radiosemilunar largo (LRSL) y radiosemilunar corto (LRSC) en seis *H. sapiens* y cinco *P. troglodytes* para obtener valores cuantitativos que luego se compararon con los resultados del análisis 3D GM.


**Resultados:** *H. sapiens* tiene una zona de inserción relativamente más grande del ligamento conjunto LREG + LRSL que los otros primates hominoideos. *Pongo pygmaeus* y *P. troglodytes* presentan una inserción del LRSC relativamente grande con una orientación palmar. En *G. gorilla*, las dos zonas de inserción de ligamentos son relativamente más pequeñas y la zona de inserción del LRSC tiene una orientación cubitopalmar.

**Discusión:** Las diferencias morfológicas observadas pueden estar relacionadas con los tipos de locomoción utilizados por las diferentes especies. También están relacionadas con datos cuantitativos obtenidos de la disección de ligamentos en *H. sapiens* y *P. troglodytes*. El análisis 3D GM de las zonas de inserción de los ligamentos puede ayudar a interpretar los tipos de locomoción utilizados por los primates hominoideos extintos mediante el análisis de fragmentos fosilizados conservados del radio distal.

**Palabras clave:** radio distal, primates hominoideos, ligamentos radiocarpianos

## RESEARCH ARTICLE

# Three-dimensional geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates

Aroa Casado<sup>1</sup> | Vicenç Punsola<sup>1</sup> | Mónica Gómez<sup>1</sup> | Marina de Diego<sup>1</sup> | Mercedes Barbosa<sup>2</sup> | Félix J. de Paz<sup>2</sup> | Juan F. Pastor<sup>2</sup> | Josep M. Potau<sup>1</sup> 

<sup>1</sup>Unit of Human Anatomy and Embryology, University of Barcelona, Barcelona, Spain

<sup>2</sup>Department of Anatomy and Radiology, University of Valladolid, Valladolid, Spain

## Correspondence

Josep M. Potau, Unit of Human Anatomy and Embryology, University of Barcelona, C/Casanova 143, 08036 Barcelona, Spain.  
Email: jpotau@ub.edu

## Funding information

European Regional Development Fund, Grant/Award Number: CGL2014-52611-C2-2-P; Ministerio de Economía y Competitividad; Universitat de Barcelona, Grant/Award Number: APIF-UB 2016/2017

## Abstract

**Objectives:** To identify anatomic differences in the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in different species of hominoid primates that may be related to their different types of locomotion.

**Materials and methods:** We have used three-dimensional geometric morphometrics (3D GM) to analyze the distal radius ligament insertion sites in 31 *Homo sapiens*, 25 *Pan troglodytes*, 31 *Gorilla gorilla*, and 15 *Pongo pygmaeus*. We have also dissected the radioscapulohumeral (RSC), long radiolunate (LRL) and short radiolunate (SRL) ligaments in six *H. sapiens* and five *P. troglodytes* to obtain quantitative values that were then compared with the results of the 3D GM analysis.

**Results:** *H. sapiens* had a relatively larger insertion site of the RSC + LRL ligament than the other hominoid primates. *P. pygmaeus* and *P. troglodytes* had a relatively large SRL ligament insertion site with a palmar orientation. In *G. gorilla*, the two ligament insertion sites were relatively smaller and the SRL insertion site had an ulnopalmar orientation.

**Discussion:** The morphological differences observed can be related to the types of locomotion used by the different species and to quantitative data obtained from the dissection of ligaments in *H. sapiens* and *P. troglodytes*. 3D GM analysis of ligament insertion sites can help in interpreting the types of locomotion used by extinct hominoid primates through the analysis of preserved fossilized fragments of the distal radius.

## KEYWORDS

distal radius, hominoid primates, radiocarpal ligaments

## 1 | INTRODUCTION

The radiocarpal joint is an important functional element of the wrist, especially in primates, since it combines the flexibility needed for manipulatory functions and the shock-absorbing capacity to compensate for stresses generated during locomotion (Whitehead, 1993). The distal radial epiphysis, a key element in the radiocarpal joint, has different characteristics among primates of the Hominoidea superfamily,

such as gibbons, orangutans, gorillas, chimpanzees, bonobos and humans (Gebo, 2014), which may be related to the different types of locomotion developed by these primates. For example, anatomic adaptations of the distal radial epiphysis in knuckle-walkers, such as chimpanzees and gorillas, include the distal projection of its dorsal edge, which limits the extension of the wrist (Jenkins & Fleagle, 1975; Richmond & Strait, 2000) while increasing its stability and its weight-bearing capacity (Richmond, Begun, & Strait, 2001). These adaptations



are not found in gibbons or orangutans, which use mainly suspensory locomotion, or in human bipeds, who use their upper extremities fundamentally for the manipulation of objects (Gebo, 2014). However, other studies have found that the morphology of the distal radial epiphysis does not reliably explain the types of locomotion developed by the different species of hominoid primates (Tallman, 2012) since the projection of the dorsal ridge is similar in African and Asian apes (Orr, 2017) and is different only in *Homo sapiens*, where it is less marked.

Unlike other bones of the upper extremity, such as the proximal humeral epiphysis (Arias-Martorell, Potau, Bello-Hellegouarch, Pastor, & Pérez-Pérez, 2012), the distal radial epiphysis does not have well-defined muscle insertion sites that could be used to relate morphological differences to different types of locomotion. However, in the distopalmar region of the distal radial epiphysis, there are two insertion sites of three ligaments that stabilize the radiocarpal joint (Figure 1). Together, these three ligaments form the palmar radiocarpal ligament, as it is called in classic anatomical nomenclature (Figure 2). On the palmar side of the styloid process and the palmar edge of the scaphoid fossa, there is an insertion site common to the radioscaphocapitate (RSC) and long radiolunate (LRL) ligaments, while at the palmar edge of the lunate fossa, there is an insertion site for the short radiolunate ligament (SRL) (Apergis, 2013). The RSC ligament is inserted proximally on the palmar side of the styloid process of the radius and distally on the scaphoid and the capitate bone (Buijze, Dvinskikh, Strackee, Streekstra, & Blankevoort, 2011; Buijze, Lozano-Calderon, Strackee, Blankevoort, & Jupiter, 2011); the LRL ligament runs between the palmar edge of the scaphoid fossa of the radius and the lunate (Berger, 2010); the SRL ligament spans the palmar edge of the lunate fossa of the radius and the lunate. These three ligaments are considered the main stabilizing elements of the radiocarpal joint (Apergis, 2013) and in humans they are more developed than the dorsal ligaments (Apergis, 2013; Mayfield et al., 1979; Nordin & Frankel, 2001). Jointly, the three ligaments limit dorsal rotation and translation of the carpus (Katz, Green, Werner, & Loftus,

2003) and tighten during wrist extension. In addition, the RSC and LRL ligaments are an important stabilizing element of the radial region of the wrist (Cardoso & Szabo, 2007). The RSC ligament stabilizes the scaphoid, while the LRL and SRL ligaments stabilize the lunate (Apergis, 2013; Bateni, Bartolotta, Richardson, Mulcahy, & Allan, 2013; Cardoso & Szabo, 2007; Nordin & Frankel, 2001; Ringler & Murthy, 2015; Short, Werner, Green, & Masaoka, 2002; Short, Werner, Green, Sutton, & Brutus, 2007). The stabilizing function of the ligaments RSC, LRL, and SRL is of great importance during extension and ulnar deviation of the wrist because they limit the movements of extension and ulnar deviation affecting the scaphoid and the lunate in these cases (Apergis, 2013; Short et al., 2002; Short et al., 2007).

The anatomic and functional characteristics of the wrist ligaments of hominoid primates have not been extensively explored, since muscles and bones have been given higher priority. The few analyses of the morphology of the wrist ligaments in hominoid primates, performed in the context of studies of anatomic adaptations that stabilize the wrist in primate knuckle-walkers, have found that the palmar region of the wrist joint capsule is extremely thick due to the development of the ligaments attaching the radius to the carpal bones (Tuttle, 1967; Tuttle, 1969). This development can explain the limited extension of the wrist movement in primate knuckle-walkers (Jenkins & Fleagle, 1975; Orr, 2017; Richmond & Strait, 2000) and ensures the stability of the wrist during the support phase of knuckle-walking (Richmond & Strait, 2000).

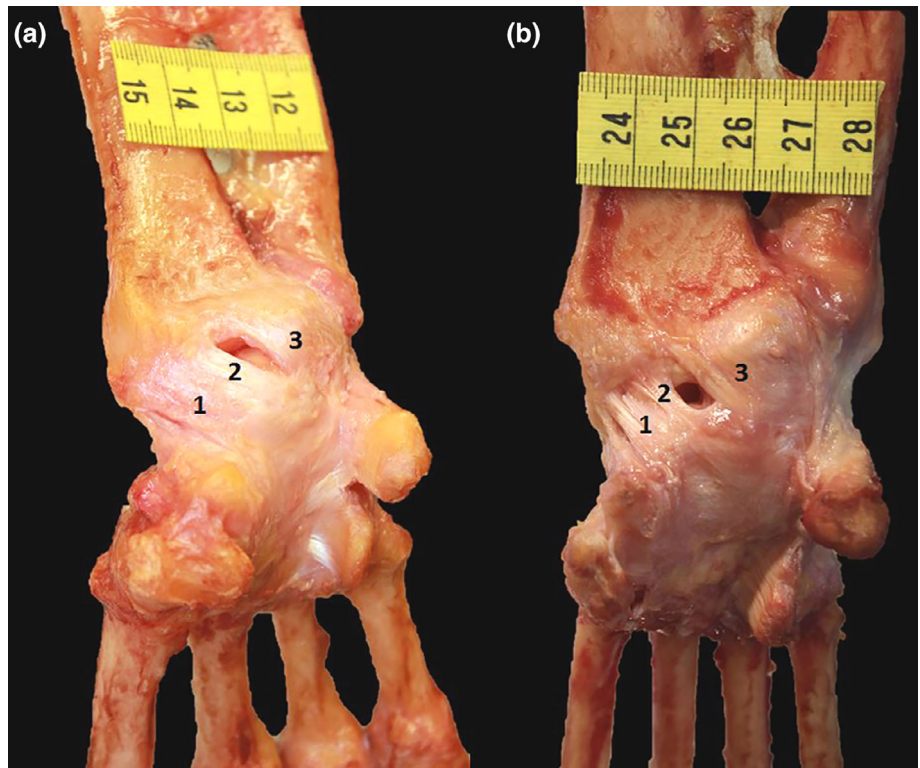
Unlike African great apes, orangutans have a more mobile wrist joint with a greater degree of extension, which allows them to move through the trees using quadrupedal palmigrade locomotion (Orr, 2017; Thorpe & Crompton, 2007). An anatomical feature of the wrist of orangutans, which they share with chimpanzees, is the relatively large articular surface of the lunate (Kivell, Barros, & Smaers, 2013), an adaptation that enables them to bear the loads that are put on the radiolunate joint of the wrist during its ulnar deviation, a characteristic posture in vertical climbing (Heinrich, Rose, Leakey, & Walker, 1993; Sarmiento, 1988).



**FIGURE 1** The distal radial epiphysis in *Homo sapiens*. 1 = insertion site of the radioscaphocapitate and long radiolunate ligaments. 2 = insertion site of the short radiolunate ligament

**FIGURE 2** Dissection of the palmar radiocarpal ligament in (a) *Homo sapiens* and (b) *Pan troglodytes*.

1 = radioscapocapitate ligament, 2 = long radiolunate ligament, 3 = short radiolunate ligament



We have carried out a three-dimensional geometric morphometrics (3D GM) analysis of the two insertion sites of the major ligaments stabilizing the radiocarpal joint in different species of hominoid primates. We hypothesized that the morphology of these insertion sites would be modified as a result of anatomic differences in the ligaments, which would in turn arise from functional differences due to different forms of locomotion. Our main objective was to identify differential morphological patterns in the insertion sites of the RSC + LRL and SRL ligaments in humans (*H. sapiens*), orangutans (*Pongo pygmaeus*), chimpanzees (*Pan troglodytes*), and gorillas (*Gorilla gorilla*) that could be related to their different types of locomotion. We believe that these results will help expand our present knowledge of the wrist anatomy and function of hominoid primates, especially at the level of bones and ligaments. We also believe that our results will be useful in different fields, such as comparative anatomy, evolutionary anatomy, and anthropology, since they can be useful in interpreting the types of locomotion used by extinct hominoid primates through the analysis of preserved fossilized fragments of the distal radial epiphysis.

## 2 | MATERIALS AND METHODS

### 2.1 | Osteological samples

We included a total of 102 left radii in the study: 31 *H. sapiens* (12 males and 19 females); 31 *G. gorilla* (17 males and 14 females); 25 *P. troglodytes* (11 males, 13 females, and one individual of undetermined sex); and 15 *P. pygmaeus* (8 males and 7 females) (Table 1). All nonhuman primate bones came from the University of

**TABLE 1** Bone samples used for the 3D GM analysis

Sample	N	Male	Female	Collection
<i>Homo sapiens</i>	31	12	19	UB
<i>Gorilla gorilla</i>	31	17	14	AIM
<i>Pan troglodytes</i>	25 <sup>a</sup>	11	13	AIM
<i>Pongo pygmaeus</i>	15	8	7	AIM
<b>TOTAL</b>	<b>102</b>	<b>48</b>	<b>53</b>	

Abbreviations: 3D GM, 3D geometric morphometrics; AIM, University of Zurich Anthropological Institute and Museum; UB, University of Barcelona.

<sup>a</sup>One sample of *Pan troglodytes* was from an individual of undetermined sex.

Zurich Anthropological Institute and Museum, Switzerland and were from adult individuals reared in the wild. The human samples came from the Unit of Human Anatomy and Embryology of the University of Barcelona, Spain and were from adults aged between 38 and 97 years (average age of 80.9 years).

### 2.2 | 3D GM analysis

Each distal radial epiphysis, where the two insertion sites of the RSC + LRL and SRL ligaments are located, was scanned with a 3D Next Engine Ultra HD laser surface scanner, at a resolution of 0.1 mm space-point separation with a density of 40 k (2×) points. The different sections of the scans were fused with the Volume Merge option of the Next Engine HD software at a resolution of 0.5 mm and saved as a PLY file. The resulting triangle mesh was edited with the open-

source MeshLab software (Cignoni et al., 2008) and the models were imported into the Landmark Editor software (v. 3.6) (Wiley, 2006) for placing the landmarks.

We used a set of nine Type II and one Type III landmarks (Table 2) to represent the morphology of the two insertion sites of the RSC + LRL and SRL ligaments in the distal epiphysis of the radius. The L1–L4 landmarks defined the insertion site of the SRL ligament, while the L5–L10 landmarks define the insertion site of the RSC + LRL ligaments (Figure 3).

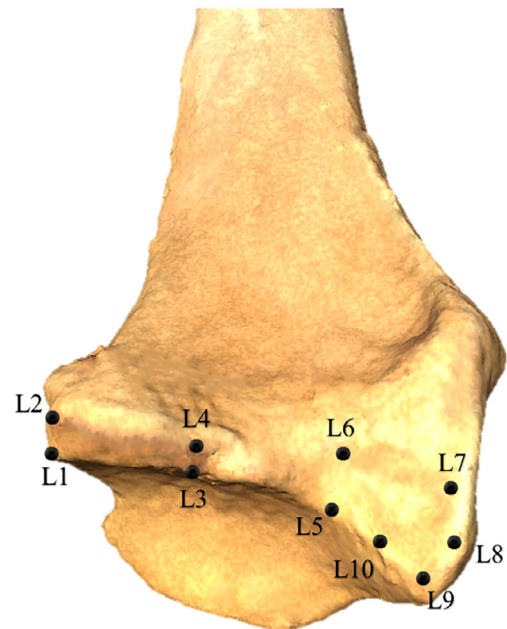
The raw data obtained with the Landmark Editor software based on the landmark coordinates were exported into the MorphoJ statistical package (Klingenberg, 2011). First, a generalized Procrustes analysis (GPA) was used to eliminate variability due to differences of size, placement, or orientation and to minimize the sum of square distances between equivalent landmarks (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Zelditch, Swiderski, Sheets, & Fink, 2004). This procedure allows the resulting data, termed Procrustes residuals, to be used in a multivariate analysis (Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch et al., 2004). A principal components analysis (PCA) was then performed in order to reduce complex multidimensional data to fewer components, or eigenvectors, that could be used to explain the main differences between groups (Klingenberg, 2011; O'Higgins, 2000; Zelditch et al., 2004). Finally, a linear discriminant analysis (LDA) was used to determine the statistical significance of the differences in shape identified by the PCA, with Fisher's classification rule and a leave-one-out, jackknife cross-validation method to obtain the post hoc probabilities of correct classification (Klingenberg, 2011). Parametric T-square tests with permutation were performed to compare group means within the LDA in MorphoJ (Klingenberg, 2011).

In order to determine the influence of size on variation in shape (allometric scaling), a multivariate regression analysis (MRA) was performed, with the main principal component, indicative of shape, as the dependent variable and the centroid size (CS), indicative of size, as the independent variable (Bookstein, 1991; Klingenberg, 2011; O'Higgins, 2000; Zelditch et al., 2004). MorphoJ can carry out multivariate regressions with a permutation test with 1,000 randomizations and pool the regression within defined subgroups (the four species in the present study) as an external variable, which makes it an ideal procedure when a correction for size between groups is necessary.

In order to obtain more robust results, we also used the 3D scans of the distal radial epiphysis to obtain quantitative data on the ligament insertion sites. We used MeshLab to calculate the surface area of the insertion sites of the RSC + LRL and SRL ligaments in mm<sup>2</sup> (RSC + LRLiss and SRLiss), and we normalized these values relative to the surface area of the distal articular surface (DAS) of the radius (RSC + LRLiss/DAS and SRLiss/DAS). The values obtained from the surface areas of the DAS were also used to perform a second MRA using SPSS 22, with the first three principal components obtained from our 3D GM analysis, indicative of shape, as the dependent variable, and the distal articular surface, indicative of size, as the independent variable. Quantitative data for the orientation of the two ligament insertion sites was also obtained by calculating the angle formed by the main axis of each site and the transversal axis of the distal radial epiphysis (RSC + LRLa and SRLa). To

**TABLE 2** Numbering, description and types of landmarks (O'Higgins, 2000)

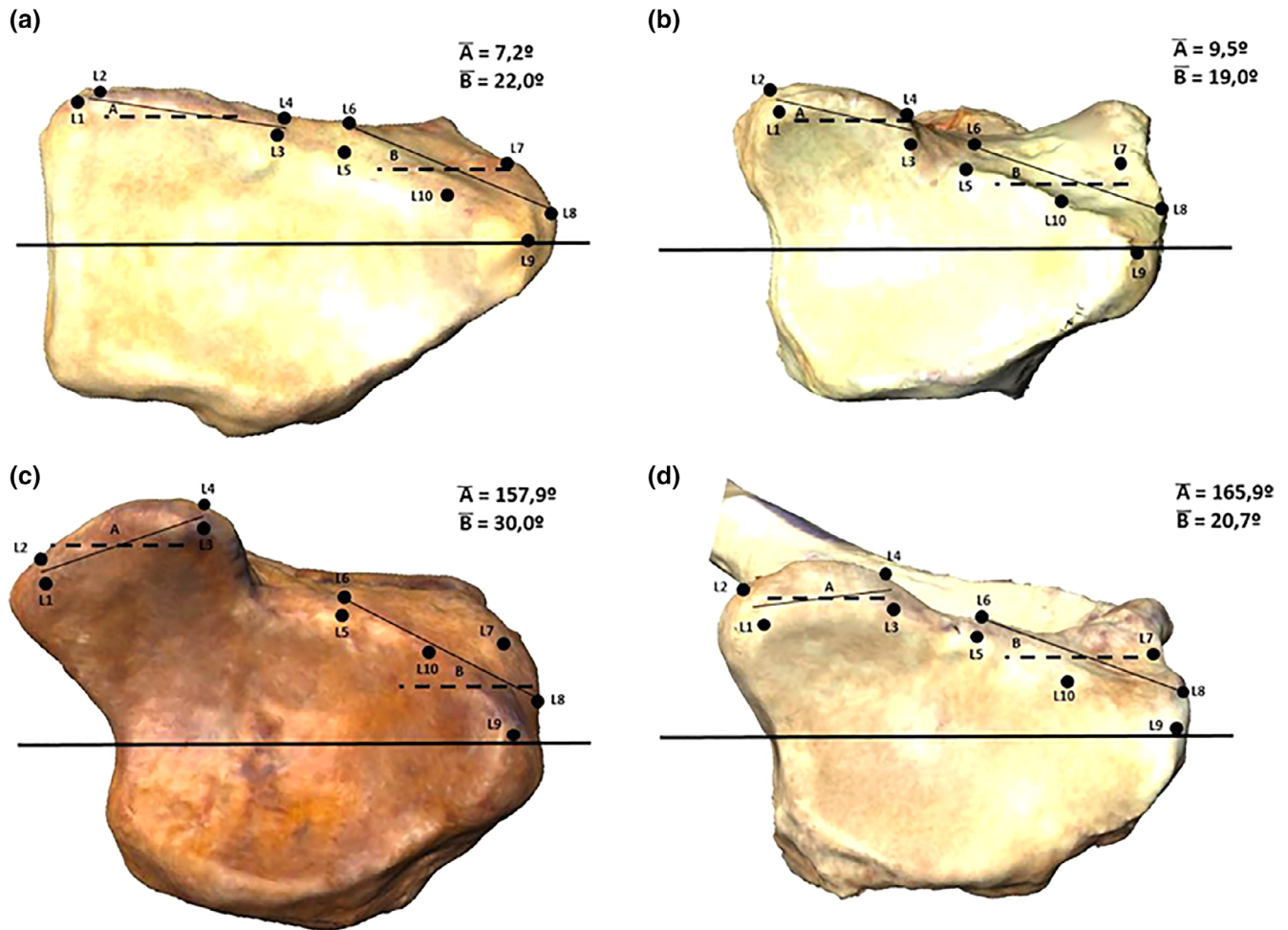
Landmark	Type	Description
1	II	Most distal-ular point of the SRL ligament insertion area
2	II	Most proximal-ular point of the SRL ligament insertion area
3	II	Most distal-radial point of the SRL ligament insertion area
4	II	Most proximal-radial point of the SRL ligament insertion area
5	II	Most distal-ular point of the RSC + LRL ligaments insertion area
6	II	Most proximal-ular point of the RSC + LRL ligaments insertion area
7	II	Most proximal-radial point of the RSC + LRL ligaments insertion area
8	II	Most radial point of the RSC + LRL ligaments insertion area
9	II	Most distal-radial point of the RSC + LRL ligaments insertion area
10	III	Intermediate point between landmarks 5 and 9



**FIGURE 3** Three-dimensional model of the distal epiphysis of the radius in *Homo sapiens* showing the location of the landmarks used

undertake this, distal visions of the 3D scans were used, in which the principal axes of the ligament insertion sites and the transversal axis of the distal radial epiphysis were plotted (Figure 4). The principal axis of the insertion site of the RSC + LRL ligaments was plotted by linking the intermediary points between landmarks L1–L2 and L3–L4; the principal axis of the insertion site of the SRL ligament was plotted by linking the landmarks L6 and L8; the transversal axis of the distal radial epiphysis





**FIGURE 4** Calculation of the orientation angles for the SRL (A) and RSC + LRL (B) ligament insertion sites in *Homo sapiens* (a), *Pongo pygmaeus* (b), *Gorilla gorilla* (c), and *Pan troglodytes* (d).  $\bar{A}$  = average value of the orientation angle of the SRL ligament insertion site.  $\bar{B}$  = average value of the orientation angle of the RSC + LRL ligaments insertion site. The thick continuous line represents the transversal axis of the distal radial epiphysis; the thin continuous lines represent the principal axes of the SRL and RSC + LRL ligaments insertion sites; the dotted lines represent the palmar projections of the transversal axis of the distal radial epiphysis

was plotted by joining the styloid process and the midpoint of the ulnar notch. Following this, the transversal axis was palmarly projected until it bisected the principal axes of the ligament insertion sites and the delimited angle between each principal axis and the transversal axis was calculated using the ImageJ software (Rueden et al., 2017).

Finally, we performed a phylogenetic correction analysis to examine whether the degree of relationship between the four species of great apes influenced the morphological changes in the ligament insertion sites (Almécija & Alba, 2014). The molecular phylogeny of the species considered was derived from the 10kTrees website (Arnold, Matthews, & Nunn, 2010) and analyzed with MorphoJ (Perelman et al., 2011).

### 2.3 | Palmar ligament samples

The palmar ligaments of the radiocarpal joint (RSC, LRL, and SRL) were dissected in six *H. sapiens* and in five *P. troglodytes* (Figure 2). The six human samples came from the Body Donation Service of the University of Barcelona and corresponded to four males and two females

with an average age of 86.5 years (range, 81–94 years). None of the selected individuals showed signs of degeneration, inflammation, or fracture of the bones or joints, or signs of atrophy or muscle injury. The five chimpanzees came from the Anatomy Museum of the University of Valladolid, Spain and corresponded to an adult male and four adult females from different Spanish zoos, all of which had died from causes unrelated to the present study. All samples, both humans and chimpanzees, had been cryopreserved without fixation within 24–48 hr post mortem.

The same researcher (JMP) dissected the upper extremities of each individual, obtaining quantitative information of the ligaments and muscles of the main complex joints of the upper extremity. He dissected and identified the ligaments of the radiocarpal joint and weighed them on a precision scale. Once he had obtained the absolute weights of the RSC + LRL (RSC + LRLw) ligaments and the SRL ligament (SRLw) in grams, these weights were normalized with respect to a representative value of the size of the distal radius (R), obtained by multiplying its transverse and sagittal diameters (RSC + LRLw/R and SRLw/R). He then calculated the

total weight of each individual's radiocarpal joint ligaments and this value was used to obtain the percentage of the total weight represented by the RSC + LRL ligaments (%RSC + LRL) and SRL ligament (%SRL). Finally, he photographed the RSC + LRL and SRL ligaments with a Canon EOS-50 digital camera in order to calculate their surface area (RSC + LRLs and SRLs) with ImageJ.

In addition to this quantitative information on the wrist ligaments, we also obtained information about the relative weight of the flexor carpi radialis (FCR) and abductor pollicis longus (APL) muscles, two important stabilizers of the radial wrist in hominoid primates. Specifically, we used information available from previous dissections carried out by our team on 12 *H. sapiens* (seven males and five females), 8 *P. troglodytes* (three males and five females), 3 *G. gorilla* (two males and one female) and 3 *P. pygmaeus* (three females). The 12 human samples came from the Body Donation Service of the University of Barcelona and had an average age of 87.7 years (range, 81–94 years). All nonhuman primates were adults from the Anatomy Museum of the University of Valladolid. For each sample, we calculated the percentage of the weight of the FCR and APL muscles (%FCR and %APL) with respect to the total weight of the flexor and extensor muscles of the wrist (FCR, palmaris longus, flexor carpi ulnaris, flexor digitorum superficialis, flexor pollicis longus, flexor digitorum profundus, extensor carpi radialis longus, extensor carpi radialis brevis, extensor digitorum, extensor digiti minimi, extensor carpi ulnaris, APS, extensor pollicis brevis, extensor pollicis longus and extensor indicis). In *P. troglodytes*, *G. gorilla*, and *P. pygmaeus*, the flexor pollicis longus and extensor pollicis brevis muscles were not identified.

The non-parametric Mann–Whitney *U* test was used to compare RSC + LRLiss/DAS, SRLiss/DAS, RSC + LRLa, and SRLa among the four species of hominoid primates and to compare RSC + LRLw, SRLw, RSC + LRLw/R, SRLw/R, %RSC + LRL, %SRL, RSC + LRLs, SRLs, %FCR, and %APL between *H. sapiens* and *P. troglodytes*. No statistical comparisons were made of the %FCR and %APL values with *G. gorilla* or *P. pygmaeus* due to the small sample size of these two species. Statistical significance was set at  $p < .05$ . All analyses were performed with SPSS 22.

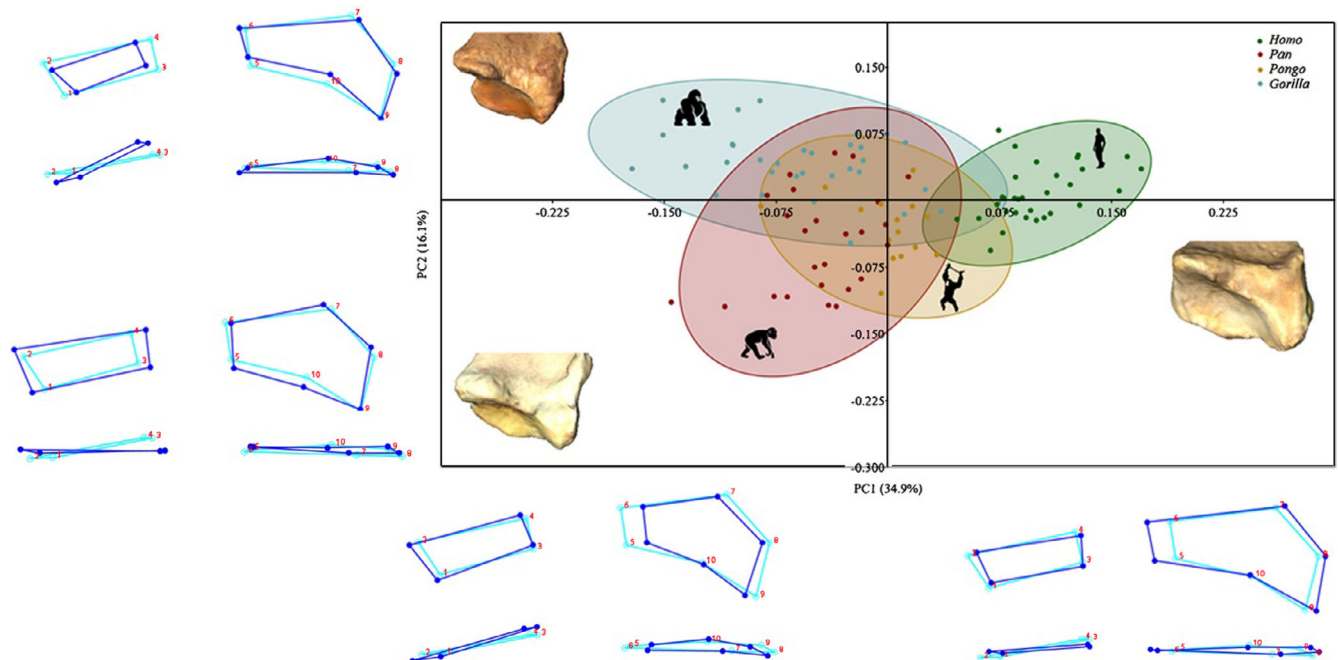
## 2.4 | Ethical note

This research complied with protocols approved by the Institutional Animal Care and Use Committee of the University of Barcelona and adhered to the legal requirements of Spain.

## 3 | RESULTS

### 3.1 | 3D GM analysis

The PCA yielded 23 principal components (PCs), three of which explained 62.8% of the variance in shape of the two ligament insertion sites: PC1, 34.9%; PC2, 16.1%; and PC3, 11.8%. The remaining components accounted for  $\leq 6\%$  each. The scatter plot of PC1 versus PC2 (Figure 5) shows differences among the four species studied, although there is a clear degree of overlapping. *H. sapiens* showed more positive values for PC1, while the knuckle-walkers *P. troglodytes* and *G. gorilla*, showed more negative values and *P. pygmaeus* showed



**FIGURE 5** Scatter plot of PC1 versus PC2 derived from the PCA of the GM analysis. The ellipses include 95% confidence intervals of the group mean. Dark blue wireframes show the extreme shape of each PC in a palmar view (upper panel) and a proximal view (lower panel). Light blue wireframes represent the mean shape (coordinates 0.0). The 3D models of the distal radial epiphysis correspond to the individuals at the positive extreme of the PC1 (*Homo sapiens*), at the positive extreme of the PC2 (*Gorilla gorilla*), and the negative extreme of the PC2 (*Pan troglodytes*)

a PC1 intermediate values. PC2 was able to differentiate between the knuckle-walkers, with *G. gorilla* showing positive and *P. troglodytes* negative values for PC2. PC3 did not identify differences among the four species studied.

Shape changes on PC1 (Figure 5) indicate that the individuals with positive values have a relatively larger insertion site of the RSC + LRL ligaments, mainly due to the elongation of their ulnar region, and a relatively smaller and more palmarly oriented insertion site of the SRL ligament. In contrast, individuals with negative values have a relatively smaller insertion site of the RSC + LRL ligaments and a relatively larger and more ulnopalmarly oriented insertion site of the SRL ligament. Shape changes on PC2 (Figure 5) show that the size of the insertion site of the SRL ligament is relatively smaller and ulnopalmarly oriented in individuals with positive values. In individuals with negative PC2 values, the insertion site of the SRL ligament is relatively larger and more palmarly oriented.

The LDA revealed a significant difference for the Procrustes distance ( $p < .001$ ) and the T-square test ( $p < .001$ ) among all the species studied except between *P. troglodytes* and *P. pygmaeus*, where there were no significant differences for the T-square test ( $p = .057$ ) (Tables 3 and 4). Leave-one-out cross validations showed that the *post hoc* probabilities of correct classification decreased in all the comparisons, except in the comparison between *H. sapiens* and *G. gorilla* (Table 5). The MRA of shape onto CS (Figure 6) was not significant for PC1 ( $p = .34$ ) or for PC3 ( $p = .94$ ), explaining these components the 46.7% of the total variance in shape of the two ligament insertion sites. Although the MRA of shape onto the CS was significant for PC2 ( $p = .0004$ ), only 11.48% of the variance in shape of the two ligament insertion sites can be attributable to size. The MRA of shape onto DAS was significant for PC1 ( $p < .001$ ), for PC2 ( $p < .001$ ), and for PC3 ( $p = .036$ ), but also in this case only a very low percentage of the variation of shape can be attributed to size differences (13.91% for PC1, 12.17% for PC2, and 6.95% for PC3).

**TABLE 3** Mahalanobis and Procrustes (in italics) distances between groups with  $p$  values (in parenthesis) based on 1,000 permutations

Species	<i>Gorilla gorilla</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Pan troglodytes</i>
<i>Homo sapiens</i>	8.54 (<0.0001)		
	0.17 (<0.0001)		
<i>Pan troglodytes</i>	4.91 (<0.0001)	7.07 (<0.0001)	
	0.10 (<0.0001)	0.16 (<0.0001)	
<i>Pongo pygmaeus</i>	6.47 (<0.0001)	7.94 (<0.0001)	3.56 (0.057)
	0.12 (<0.0001)	0.13 (<0.0001)	0.08 (<0.0001)

**TABLE 4** T-square test between Procrustes distances

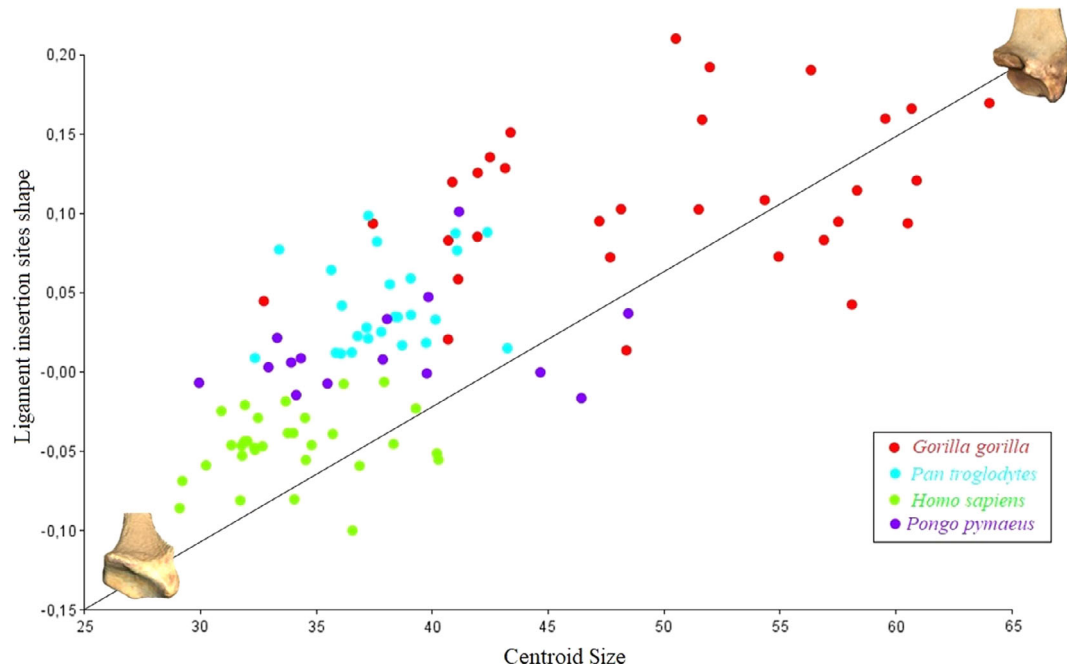
Species	<i>Gorilla gorilla</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Pan troglodytes</i>
<i>Homo sapiens</i>	1,130.23 (<0.0001)		
<i>Pan troglodytes</i>	333.12 (<0.0001)	692.43 (<0.0001)	
<i>Pongo pygmaeus</i>	423.13 (<0.0001)	637.88 (<0.0001)	119.01 (0.057)

The 3D GM results were borne out by the quantitative values of the ligament insertion sites (Figure 7 and Table 6). RSC + LRLiss/DAS was higher in *H. sapiens* than in the other primates (Figure 7a); differences were significant for *P. troglodytes* (0.30 vs. 0.25;  $p = .013$ ) but not for *G. gorilla* (0.30 vs. 0.26;  $p = .098$ ) or *P. pygmaeus* (0.30 vs. 0.27;  $p = .331$ ). SRLiss/DAS was lower in *H. sapiens* than in the other primates (Figure 7b); differences were significant for *P. pygmaeus* (0.16 vs. 0.30;  $p < .001$ ) and *P. troglodytes* (0.16 vs. 0.41;  $p < .001$ ) but not for *G. gorilla* (0.16 vs 0.21;  $p = .082$ ). The ulnopalmarly oriented insertion site of the SRL ligament in individuals with PC1 negative values was reflected in the obtuse angle formed by the main axis of the insertion site with the transversal axis of the distal radial epiphysis in *P. troglodytes* and *G. gorilla* (165.9° and 157.9°), while in *H. sapiens* and *P. pygmaeus*, this insertion site has a radiopalmar orientation and an acute angle (7.2° and 9.5°) (Figures 4 and 7c). According to PC2 values, SRLiss/DAS was much lower in *G. gorilla* than in *P. troglodytes* (0.21 vs. 0.41;  $p < .001$ ) (Figure 7b). *G. gorilla* also had a more ulnopalmarly oriented SRL insertion site, as indicated by the lower value of the SRLa parameter with respect to *P. troglodytes* (157.9° vs. 165.9°;  $p < .001$ ) (Figures 4 and 7c). The orientation of the RSC + LRL insertion site was similar in all four species, as shown by 3D GM (Figure 5) and by RSC + LRLa values, indicating that all the species have a radiopalmar orientation, though with significant differences.

The phylogenetic correction showed that phylogeny is not associated with the shape of the ligament insertion sites based on the permutation test of the Procrustes aligned coordinates (phylogenetic signal, tree

**TABLE 5** Percentages of *post-hoc* correct classification from the discriminant functions and after leave-one out cross-validation

	Discriminant functions	After cross-validation	Decrease in correct classification %
<i>Gorilla gorilla</i> – <i>Homo sapiens</i>	100	100	0
<i>Gorilla gorilla</i> – <i>Pan troglodytes</i>	96.7	89.2	–7.5
<i>Gorilla gorilla</i> – <i>Pongo pygmaeus</i>	100	86.9	–13.1
<i>Homo sapiens</i> – <i>Pan troglodytes</i>	100	96.4	–3.6
<i>Homo sapiens</i> – <i>Pongo pygmaeus</i>	100	95.6	–4.4
<i>Pongo pygmaeus</i> – <i>Pan troglodytes</i>	95	65	–30



**FIGURE 6** Scatter plot for the regression of shape onto the centroid size. The 3D models of the distal radial epiphysis correspond to individuals at the two extreme points of the regression

length = 0.02165067;  $N = 102$ ;  $p = .9613$ ) and the PC scores (phylogenetic signal, tree length = 0.02165067;  $N = 102$ ;  $p = .9606$ ).

### 3.2 | Ligament and muscle dissection

The results of the analyses of ligaments and muscles are summarized in Tables 7 and 8. The absolute weight of the RSC + LRL ligaments was greater in *H. sapiens* than in *P. troglodytes* (RSC + LRLw = 0.97 g vs. 0.88 g), while the absolute weight of the SRL ligament was greater in *P. troglodytes* than in *H. sapiens* (SRLw = 0.6 g vs. 0.4 g). However, these two differences are not statistically significant ( $p = .329$  and  $p = .177$ , respectively). The percentage of absolute weight of the RSC + LRL ligaments with respect to the total weight of the radiocarpal joint ligaments was significantly higher in *H. sapiens* than in *P. troglodytes* (%RSC + LRL = 33.2% vs. 22.1%;  $p = .004$ ), while the percentage of absolute weight of the SRL ligament was slightly but not significantly higher in *P. troglodytes* than in *H. sapiens* (%SRL = 14.7% vs. 13.4%;  $p = .662$ ). When the absolute weights of the ligaments were normalized according to the size of the distal radius, the RSC + LRL ligaments were relatively but not significantly heavier in *H. sapiens* than in *P. troglodytes* (RSC + LRLw/R = 0.00133 vs. 0.00094;  $p = .052$ ) and the SRL ligament was relatively but not significantly heavier in *P. troglodytes* than in *H. sapiens* (SRLw/R = 0.00063 vs. 0.00055;  $p = .662$ ). The surface area of the RSC + LRL ligaments was larger in *H. sapiens* than in *P. troglodytes* (RSC + LRLs = 357.2 mm<sup>2</sup> vs. 332.5mm<sup>2</sup>;  $p = .792$ ) and the surface area of the SRL ligament was significantly higher in *P. troglodytes* than in *H. sapiens* (SRLs = 244.7 mm<sup>2</sup> vs. 113.9mm<sup>2</sup>;  $p = .009$ ).

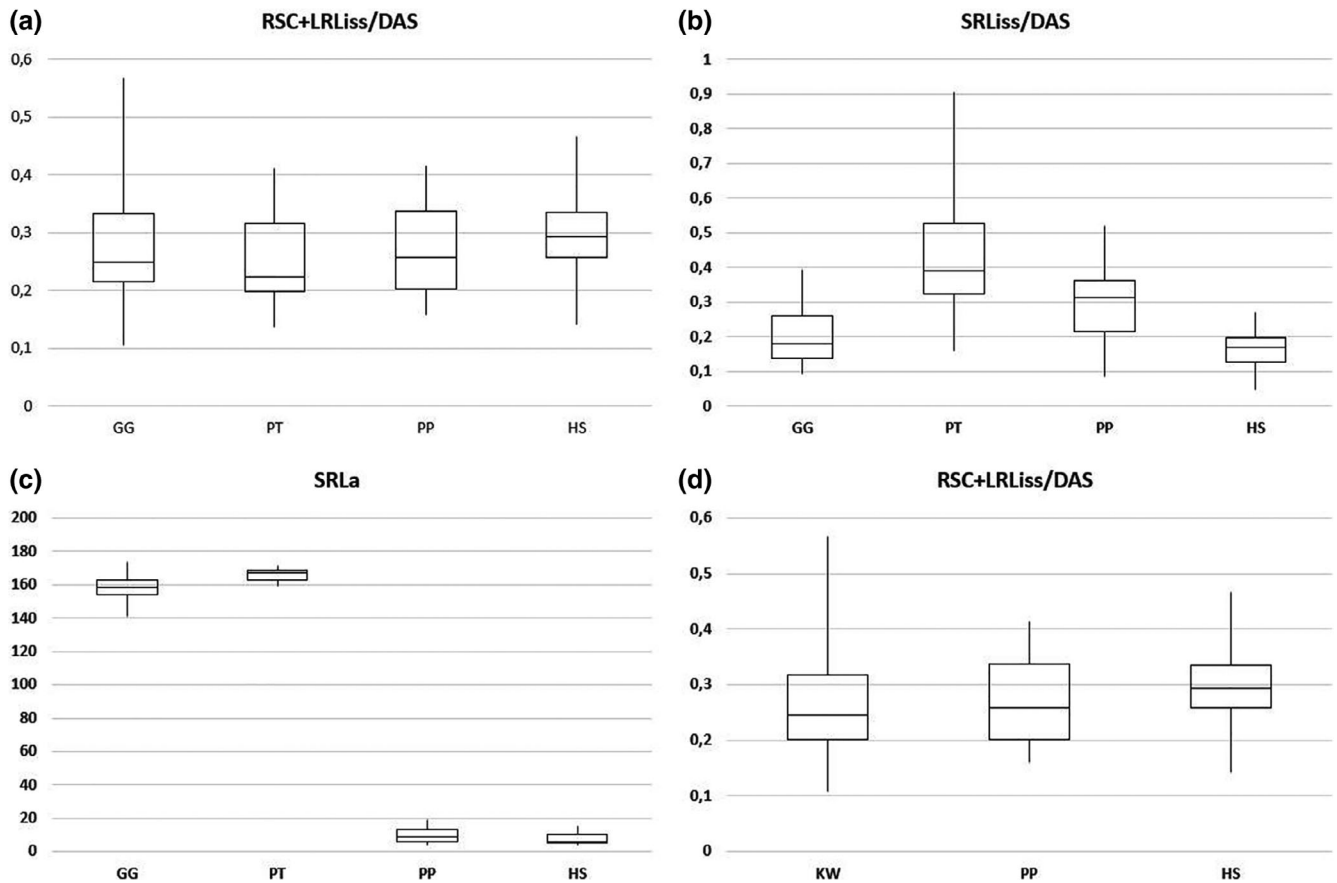
The proportional weight of the FCR and APL muscles with respect to the total weight of the flexor and extensor muscles of the wrist was

significantly lower in *H. sapiens* than in *P. troglodytes* (%FCR = 5.6vs. 9.0%;  $p < .001$ ; %APL = 3.8% vs 5.4%;  $p = 0.012$ ). Proportional weights in *G. gorilla* were slightly higher (%FCR = 9.4%; %APL = 6.9%) than in *P. troglodytes*, while those for *P. pygmaeus* (%FCR = 7.5%; %APL = 4.4%) were midway between *H. sapiens* and the knuckle-walkers.

## 4 | DISCUSSION

The 3D GM analysis of the two ligament insertion sites in the distopalmar region of the distal radial epiphysis identified morphological differences among the different species of hominoid primates studied, which may be related to the types of locomotion developed by these species.

The most striking feature in *H. sapiens* was the relatively large insertion site of the RSC + LRL ligaments (Figure 5). These ligaments play an important role in stabilizing the radiocarpal joint in modern humans (Apergis, 2013; Cardoso & Szabo, 2007), since they limit the extension and ulnar deviation of the scaphoid and lunate during the extension and ulnar deviation of the wrist (Bateni et al., 2013; Nordin & Frankel, 2001; Ringler & Murthy, 2015; Short et al., 2002; Short et al., 2007). This functional importance of the two ligaments in humans reflects their histology, since they are composed of densely packed collagen fibers with little innervation, making them especially adapted to resist the axial loads transmitted through the radial region of the wrist (Hagert, 2010). At the same time, the functional importance of the RSC and LRL ligaments in humans also reflects the fact that they are more highly developed than the other ligaments of the wrist (Nordin & Frankel, 2001). This development of the RSC and LRL ligaments in *H. sapiens* can explain the relatively larger size of their



**FIGURE 7** Box and whisker plots of the relative values of the surface areas of the ligament insertion sites in relation to the distal articular surface (a, b, and d) and the orientation angle of the SRL ligament insertion site (c). a, angle; DAS, distal articular surface; iss, insertion site surface; GG, *Gorilla gorilla*; HS, *Homo sapiens*; KW, knuckle-walker primates; PP, *Pongo pygmaeus*; PT, *Pan troglodytes*

**TABLE 6** Mean and standard deviations (in parenthesis) of the quantitative analysis of the surface area and orientation of the insertion sites of the RSC + LRL and SRL ligaments in the four species of hominoid primates studied

	RSC + LRLiss/DAS	SRLiss/DAS	RSC + LRLa	SRLa
HS versus PP	0.30 (0.08) vs 0.27 (0.08)	0.16 (0.05) vs 0.30 (0.12)	22.0 (4.1) vs 19.0 (5.3)	7.2 (3.1) vs 9.5 (4.7)
	$p = .331$	$p < .001^*$	$p = .122$	$p = .066$
HS versus PT	0.30 (0.08) versus 0.25 (0.08)	0.16 (0.05) versus 0.41 (0.17)	22.0 (4.1) versus 20.7 (5.4)	7.2 (3.1) versus 165.9 (3.5)
	$p = .013^*$	$p < .001^*$	$p < .001^*$	$p = .453$
HS versus GG	0.30 (0.08) versus 0.26 (0.10)	0.16 (0.05) versus 0.21 (0.08)	22.0 (4.1) versus 30.0 (6.0)	7.2 (3.1) versus 157.9 (8.1)
	$p = .098$	$p = .082$	$p < .001^*$	$p < .001^*$
PP versus PT	0.27 (0.08) versus 0.25 (0.08)	0.30 (0.12) versus 0.41 (0.17)	19.0 (5.3) versus 20.7 (5.4)	9.5 (4.7) versus 165.9 (3.5)
	$p = .321$	$p = .018^*$	$p < .001^*$	$p = .305$
PP versus GG	0.27 (0.08) versus 0.26 (0.10)	0.30 (0.12) versus 0.21 (0.08)	19.0 (5.3) versus 30.0 (6.0)	9.5 (4.7) versus 157.9 (8.1)
	$p = .897$	$p = .010^*$	$p < .001^*$	$p < .001^*$
PT versus GG	0.25 (0.08) versus 0.26 (0.10)	0.41 (0.17) versus 0.21 (0.08)	20.7 (5.4) versus 30.0 (6.0)	165.9 (3.5) versus 157.9 (8.1)
	$p = .352$	$p < .001^*$	$p < .001^*$	$p < .001^*$

Abbreviations: a, angle; DAS, distal articular surface; GG, *Gorilla gorilla*; iss, insertion site surface; HS, *Homo sapiens*; PP, *Pongo pygmaeus*; PT, *Pan troglodytes*.

Asterisks indicate statistical significance.

insertion site, due mainly to its ulnar elongation, as seen in the 3D GM analysis (Figure 5) and in their higher RSC + LRLiss/DAS (Figure 7a and Table 6). This greater development of the RSC and LRL

ligaments in humans, which possibly affects the LRL ligament to a greater extent due to the morphological characteristics of its insertion site, as observed in our 3D GM analysis, is also reflected in the higher



**TABLE 7** Results of the quantitative analysis of the palmar ligaments of the radiocarpal joint in *Homo sapiens* (HS) and *Pan troglodytes* (PT)

Sample	Age (years)	Sex	RSC + LRLw	SRLw	%RSC + LRL	%SRL	RSC + LRL/R	SRL/R	RSC + LRLs	SRLs
HS29B	83	M	0.99	0.49	26.8	13.2	0.00127	0.00063	361.4	187.2
HS73B	88	M	0.81	0.33	33.2	13.5	0.00105	0.00043	323.0	101.3
HS91B	81	M	0.99	0.20	35.4	7.1	0.00127	0.00026	353.6	76.4
HS40BF	81	M	0.90	0.59	28.1	18.4	0.00119	0.00078	361.6	142.1
HS132RS	94	F	1.09	0.26	36.8	8.8	0.00157	0.00037	418.7	68.6
HS9RC	92	F	1.04	0.52	38.8	19.4	0.00163	0.00082	324.9	107.7
Mean			0.97	0.40	33.2	13.4	0.00133	0.00055	357.2	113.9
SD			0.10	0.16	4.8	4.9	0.00022	0.00023	34.8	44.3
PT05	A	F	1.18	0.68	24.7	14.2	0.00140	0.00081	386.7	217.6
PT06	A	F	0.81	0.69	19.7	16.7	0.00089	0.00075	333.5	258.2
PT07	A	M	0.85	0.43	24.1	12.1	0.00085	0.00043	276.7	238.4
PT08	A	F	0.59	0.30	20.9	10.5	0.00062	0.00031	237.3	148.8
PT09	A	F	0.96	0.90	21.2	19.9	0.00091	0.00085	428.3	360.4
Mean			0.88	0.60	22.1	14.7	0.00094	0.00063	332.5	244.7
SD			0.22	0.24	2.2	3.7	0.00029	0.00024	77.9	76.7
			$p = .329$	$p = .177$	$p = .004^*$	$p = .662$	$p = .052$	$p = .662$	$p = .792$	$p = .009^*$

Abbreviations: F, female; M, male; SD, standard deviation.

Asterisks indicate statistical significance. Other abbreviations are defined in the text.

values for RSC + LRLw, %RSC + LRL, RSC + LRL/R, and RSC + LRLs in *H. sapiens* compared to *P. troglodytes* that we have observed in our samples.

The morphological analysis of the distal radial epiphysis indicated that *P. pygmaeus* has a smaller insertion site of the RSC + LRL ligaments than *H. sapiens*, as shown by the PC1 of the 3D GM (Figure 5) and by the lower RSC + LRL/DAS (Figure 7a and Table 6). This lesser development of the RSC + LRL ligaments is compensated by the larger SRL insertion site, as shown by 3D GM (Figure 5) and by the higher SRL/DAS in *P. pygmaeus* (Figure 7b and Table 6). The greater development of the SRL ligament in *P. pygmaeus* may be related to its arboreal locomotion, especially vertical climbing, which requires a marked ulnar deviation of the hand (Sarmiento, 1988). This ulnar deviation of the wrist during vertical climbing puts heavy loads on the wrist, particularly on the radiolunate joint (Heinrich et al., 1993; Richmond et al., 2001). This extra load is compensated for by a greater development of its main stabilizing element, the SRL ligament.

The knuckle-walkers had a relatively smaller RSC + LRL insertion site than *H. sapiens*, as shown by the negative PC1 values (Figure 5) and by the lower RSC + LRL/DAS in *P. troglodytes* and *G. gorilla* than in *H. sapiens* (Figure 7a and Table 6). This lesser development of the RSC + LRL ligaments in the knuckle-walkers is reflected in the lower RSC + LRLw, %RSC + LRL, RSC + LRL/R, and RSC + LRLs values observed in *P. troglodytes*. This could be related to the greater stability of the scaphoid and semilunar bones in these primates, which translates in a reduced mobility during wrist extension (Orr, 2017) and a lesser need for a large ligament to ensure stability.

The morphological analysis of the SRL ligament insertion site differentiated between the two species of knuckle-walkers. The morphology

of *P. troglodytes* was closer to *P. pygmaeus* than to *G. gorilla*. This similarity between *P. troglodytes* and *P. pygmaeus* despite their different locomotor behavior, may be due to the fact that *P. troglodytes* is the more arboreal African great ape of the two represented in this study and has developed different types of arboreal locomotion, including vertical climbing, quadrupedal walking in trees, and suspensory locomotion like brachiation (Hunt, 1991; Hunt, 1992). As indicated by the PC2 values (Figure 5), *P. troglodytes* has a larger SRL insertion site and a correspondingly higher SRL/DAS than *G. gorilla* (Figure 7b and Table 6). This development of the SRL ligament in chimpanzees is reflected in the higher SRLw, %SRL, SRLw/R, and SRLs values that we have observed in our *P. troglodytes* compared to our *H. sapiens* specimens. This could be related to vertical climbing, since it would compensate for the extra loads on the radiolunate joint (Heinrich et al., 1993; Richmond et al., 2001), as occurs in *P. pygmaeus*. The smaller SRL insertion site in *G. gorilla* compared to *P. troglodytes* may also be related to possible differences between the two species in their knuckle-walking styles. Kivell and Schmitt (2009) postulated that while *P. troglodytes* extend their wrist during the support phase of knuckle-walking, *G. gorilla* use a columnar posture of the upper extremity with a neutral position of the wrist, which entails less movement of the lunate and, thus, a lesser development of its stabilizing ligaments.

The ulnopalmar orientation of the SRL ligament insertion site in African great apes, as indicated by their position among the negative values of PC1 (Figure 5), could be encompassed within the combination of adaptations of the distal radius that stabilizes the radiocarpal joint of the knuckle-walker primates, thereby facilitating their weight-bearing, slightly extended wrist posture (Kivell, 2016). In our opinion, the reorientation of the SRL ligament could imply a premature tension of the

**TABLE 8** Proportional weight of the flexor carpi radialis (FCR) and abductor pollicis longus (APL) muscles with respect to the other stabilizing muscles of the wrist in *Homo sapiens* (HS) and *Pan troglodytes* (PT)

Sample	Age (years)	Sex	%FCR	%APL
HS01B	85	M	4.6	3.8
HS29B	83	M	6.5	3.7
HS91B	81	M	4.6	3.7
HS4BF	91	M	6.4	3.0
HS40BF	81	M	5.7	4.7
HS38BF	85	M	5.3	3.3
HS60G	93	F	5.5	3.1
HS86BF	91	M	6.4	3.8
HS132RS	94	F	5.5	4.1
HS108G	85	F	6.3	4.1
HS9RC	92	F	5.7	3.5
HS7RC	91	F	4.7	4.9
Mean			5.6	3.8
SD			0.7	0.6
PT02	A	F	8.2	4.6
PT03	A	M	8.9	3.2
PT04	A	M	10.2	5.9
PT05	A	F	8.4	3.8
PT06	A	F	8.9	6.6
PT07	A	M	9.8	5.9
PT08	A	F	8.3	7.1
PT09	A	F	9.3	6.3
Mean			9.0	5.4
SD			0.7	1.4
			$p < .001^*$	$p = .012^*$

Abbreviations: F, female; M, male; SD, standard deviation. Asterisks indicate statistical significance. Other abbreviations are defined in the text.

ligament during wrist extension, which would help to prevent its collapse during knuckle-walking (Richmond & Strait, 2000). However, it is necessary to undertake a precise biomechanical analysis of the wrist ligaments in knuckle-walker primates in order to confirm this view. On the other hand, the greater ulnopalmar orientation of the SRL insertion site in *G. gorilla* compared to *P. troglodytes* (Figures 4 and 5) can be explained by the less frequent use of vertical climbing in gorillas, especially in the adult (Doran, 1993; Remis, 1995). The heavy load on the radiolunate joint during vertical climbing (Heinrich et al., 1993; Richmond et al., 2001) are compensated for in *P. troglodytes* and *P. pygmaeus* by an increase in the dorsopalmar and mediolateral diameters of the lunate in these species (Kivell et al., 2013). Thus, the larger size of the lunate in *P. pygmaeus* and *P. troglodytes* would clearly displace the ulnar edge of the insertion site of the SRL ligament, which would explain the more palmar orientation in these two species compared to *G. gorilla*. The greater palmar orientation of the SRL insertion site in *P. troglodytes* is reflected in a higher SRLA compared to *G. gorilla* (Figure 7c and Table 6).

The differences in size that we have observed in the insertion site of the RSC + LRL ligaments in our four species of primates may also be related to anatomic characteristics of the muscles that stabilize the wrist. The FCR and the APS play an important role in stabilizing the radial and palmar region of the wrist and assist the RSC + LRS ligaments in stabilizing the scaphoid (Esplugas, Garcia-Elias, Lluch, & Llusá, 2016; Whitehead, 1993). Our 3D GM analysis revealed a progression from largest to smallest relative size of the insertion site of the RSC + LRL ligaments among *H. sapiens* > *P. pygmaeus* > knuckle-walker primates. This progression was confirmed by RSC + LRL/DAS values (Figure 7d and Table 6), where *H. sapiens* had the highest values and *P. pygmaeus* had values slightly higher than the knuckle-walkers. This progression mirrors the inverse progression that we observed when analyzing the proportional weight of the FCR and APL muscles with respect to the total weight of the stabilizing muscles of the wrist (knuckle-walker primates > *P. pygmaeus* > *H. sapiens*). The lesser development of the FCR and APL muscles corresponds to a relatively larger size of the insertion site of the RSC + LRL ligaments and, thus, with a greater development of these ligaments, as we have seen when comparing the RSC + LRL ligaments of *H. sapiens* with *P. troglodytes*. This would explain the fact that humans have a relatively larger insertion site of the RSC + LRL ligaments compared to the other hominoid primates (Figure 7a).

In conclusion, our 3D GM analysis has identified morphological differences in the insertion sites of the RSC + LRL and SRL ligaments between *H. sapiens*, *P. pygmaeus*, *P. troglodytes* and *G. gorilla* that reflect their different types of locomotion. However, the differences observed have a greater effect on the relative size and orientation of the ligament insertion sites rather than their intrinsic form, as is demonstrated by the quantitative analysis. The differences observed in the two ligament insertion sites in the distal radius correlate with the absolute and relative size of the corresponding ligaments in *H. sapiens* and *P. troglodytes*, although some of the differences are not statistically significant, possibly due to our small sample size. Therefore, in order to confirm that the results obtained in our 3D GM analysis correspond to the anatomic characteristics of the palmar ligaments of the radiocarpal joint, it would be necessary to expand our data by including more specimens of *P. troglodytes* and *H. sapiens* and to acquire data on *P. pygmaeus* and *G. gorilla*. Nevertheless, our findings can expand our current knowledge on the functional anatomy of the bones, ligaments, and muscles in the wrists of hominoid primates and can provide innovative data that will help assign a particular type of locomotion to extinct primates based on fossilized fragments of the distal epiphysis of the radius.

## ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Manuel Martín, Sebastián Mateo, and Pau Rigol (Body Donation Service, University of Barcelona) and Joshua Martín for their support and collaboration. We thank Renee Grupp for assistance in drafting the manuscript. We would also like to thank Marcia Ponce de León and Christoph P. E. Zollkofer (University of Zurich Anthropological Institute and Museum) for their advice and kindness and for granting us access to the material under their care. This study was funded by the Ministerio de Economía y Competitividad of Spain (project CGL2014-52611-C2-2-P

to JMP), by the European Union (FEDER) and by the Ajudes Predoctorals of the University of Barcelona (APIF-UB 2016/2017 to AC).

## CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that they have no conflict of interest.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

J.M.P., A.C., V.P., M.B., F.J.P., and J.F.P. dissected the human and the chimpanzee samples. A.C., M.G., and M.D. performed the 3D GM analysis. All the authors participated in the study design, in the collection, analysis, and interpretation of data, in the writing and review of the manuscript and in the decision to submit the article for publication.

## ORCID

Josep M. Potau  <https://orcid.org/0000-0003-3387-8760>

## REFERENCES

- Almécija, S., & Alba, D. (2014). On manual proportions and pad-to-pad precision grasping in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 73, 88–92.
- Apergis, E. (2013). *Fracture-dislocations of the wrist*. Milan: Springer.
- Arias-Martorell, J., Potau, J. M., Bello-Hellegouarch, G., Pastor, J. F., & Pérez-Pérez, A. (2012). 3D geometric morphometric analysis of the proximal epiphysis of the hominoid humerus. *Journal of Anatomy*, 221, 394–405.
- Arnold, C., Matthews, L. J., & Nunn, C. L. (2010). The 10kTrees website: A new online resource for primate phylogeny. *Evolutionary Anthropology*, 19, 114–118.
- Batani, C. P., Bartolotta, R. J., Richardson, M. L., Mulcahy, H., & Allan, C. H. (2013). Imaging key wrist ligaments: What the surgeon needs the radiologist to know. *American Journal of Roentgenology*, 200, 1089–1095.
- Berger, R. A. (2010). In W. Cooney (Ed.), *Wrist anatomy*. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Buijze, G. A., Dvinskikh, N. A., Strackee, S. D., Streekstra, G. J., & Blankevoort, L. (2011). Osseous and ligamentous scaphoid anatomy: Part II. Evaluation of ligament morphology using three-dimensional anatomical imaging. *Journal of Hand Surgery*, 36, 1936–1943.
- Buijze, G. A., Lozano-Calderon, S. A., Strackee, S. D., Blankevoort, L., & Jupiter, J. B. (2011). Osseous and ligamentous scaphoid anatomy: Part I. A systematic literature review highlighting controversies. *Journal of Hand Surgery*, 36, 1926–1935.
- Cardoso, R., & Szabo, R. M. (2007). Wrist anatomy and surgical approaches. *Orthopedic Clinics of North America*, 38, 127–148.
- Cignoni, P., Callieri, M., Corsini, M., Dellepiane, M., Ganovelli, F., & Ranzuglia, G. (2008). MeshLab: an open-source mesh processing tool. In V. Scarano, R. De Chiara, & U. Erra (Eds.), *6th Eurographics Italian Chapter Conference* (pp. 129–136).
- Doran, D. M. (1993). Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: The influence of morphology on locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 91, 83–98.
- Espuglas, M., García-Eliás, M., Lluch, A., & Llusá, M. (2016). Role of muscles in the stabilization of ligament-deficient wrists. *Journal of Hand Therapy*, 29(2), 166–174.
- Gebo, D. L. (2014). *Primate comparative anatomy*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Hagert, E. (2010). Proprioception of the wrist joint: A review of current concepts and possible implications on the rehabilitation of the wrist. *Journal of Hand Therapy*, 23, 2–17.
- Heinrich, R. E., Rose, M. D., Leakey, R. E., & Walker, A. C. (1993). Hominid radius from the Middle Pliocene of Lake Turkana, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 92, 139–148.
- Hunt, K. D. (1991). Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 86, 521–536.
- Hunt, K. D. (1992). Positional behavior of *Pan troglodytes* in the Mahale mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *American Journal of Physical Anthropology*, 87, 83–105.
- Jenkins, F. A. J., & Fleagle, J. G. (1975). In R. Tuttle (Ed.), *Knuckle-walking and the functional anatomy of the wrists in living apes*. The Hague: Mouton.
- Katz, D. A., Green, J. K., Werner, F. W., & Loftus, J. B. (2003). Capsuloligamentous restraints to dorsal and palmar carpal translation. *Journal of Hand Surgery*, 28, 610–613.
- Kivell, T. L. (2016). In T. L. Kivell, P. Lemelin, B. G. Richmond, & D. Schmitt (Eds.), *The primate wrist*. New York: Springer.
- Kivell, T. L., Barros, A. P., & Smaers, J. B. (2013). Different evolutionary pathways underlie the morphology of wrist bones in hominoids. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 229.
- 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*, 106, 14241–14246.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353–357.
- Mayfield, J. K., Williams, W. J., Erdman, A. G., Dahlof, W. J., Wallrich, M. A., Kleinhenz, W. A., & Moody, N. R. (1979). Biomechanical properties of human carpal ligaments. *Orthopaedic Transactions*, 3, 143–144.
- Nordin, M., & Frankel, V. H. (2001). *Basic biomechanics of the musculoskeletal system*. Baltimore: Lippincott Williams and Wilkins.
- O'Higgins, P. (2000). The study of morphological variation in the hominid fossil record: Biology, landmarks and geometry. *Journal of Anatomy*, 197, 103–120.
- Orr, C. M. (2017). Locomotor hand postures, carpal kinematics during wrist extension, and associated morphology in anthropoid primates. *Anatomical Record*, 300, 382–401.
- Perelman, P., Johnson, W. E., Roos, C., Seuánez, H. N., Horvath, J. E., Moreira, M. A. M., ... Pecon-Slattey, J. (2011). A molecular phylogeny of living primates. *PLoS Genetics*, 7, e1001342.
- 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. (2000). Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature*, 404, 382–385.
- Ringler, M. D., & Murthy, N. S. (2015). MR imaging of wrist ligaments. *Medical Clinics of North America*, 23, 367–391.
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 129–132.
- Rueden, C. T., Schindelin, J., Hiner, M. C., DeZonia, B. E., Walter, A. E., Arena, E. T., & Eliceiri, K. W. (2017). ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC Bioinformatics*, 18, 529.
- Sarmiento, E. E. (1988). Anatomy of the hominoid wrist joint: Its evolutionary and functional implications. *International Journal of Primatology*, 9, 281–345.
- Short, W. H., Werner, F. W., Green, J. K., & Masaoka, S. (2002). Biomechanical evaluation of ligamentous stabilizers of the scaphoid and lunate. *Journal of Hand Surgery*, 27, 991–1002.

- Short, W. H., Werner, F. W., Green, J. K., Sutton, L. G., & Brutus, J. P. (2007). Biomechanical evaluation of the ligamentous stabilizers of the scaphoid and lunate: Part III. *Journal of Hand Surgery*, 32, 297–309.
- Tallman, M. (2012). Morphology of the distal radius in extant hominoids and fossil hominins: Implications for the evolution of bipedalism. *Anatomical Record*, 295, 454–464.
- Thorpe, S. K. S., & Crompton, R. H. (2007). Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science*, 316, 1328–1331.
- Tuttle, R. H. (1967). Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *American Journal of Physical Anthropology*, 26, 171–206.
- Tuttle, R. H. (1969). Knuckle-walking and the problem of human origins. *Science*, 166, 953–961.
- Whitehead, P. F. (1993). In D. L. Gebo (Ed.), *Aspects of the anthropoid wrist and hand*. Illinois: Northern Illinois University Press.
- Wiley, D. F. (2006). *Landmark editor 3.0*. Davis: IDAV, University of California. <http://graphics.idav.ucdavis.edu/research/EvoMorph>
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L. (2004). *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. New York: Academic Press.

**How to cite this article:** Casado A, Punsola V, Gómez M, et al. Three-dimensional geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates. *Am J Phys Anthropol*. 2019; 1–13. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23885>

**Artículo 3**

**Effects of captivity on the morphology of the insertion sites of  
the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates**

**Aroa Casado, Yasmina Avià, Miquel Llorente, David Riba,  
Juan Francisco Pastor, Josep Maria Potau**

*ANIMALS* (2021)

Q1 (*Veterinary Sciences*) – FI: 2.752

### **Resumen del artículo 3**

Las condiciones ambientales de los primates hominoideos en cautividad pueden provocar modificaciones en varios aspectos de su comportamiento, incluida la locomoción, que a su vez pueden alterar las características morfológicas de ciertas regiones anatómicas, como la rodilla o la muñeca. En este artículo hemos realizado un análisis de morfometría geométrica tridimensional (3D GM) comparativo entre la epífisis distal del radio de gorilas, chimpancés y orangutanes criados en condiciones de libertad y de cautividad. La finalidad del estudio es estudiar la morfología de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares, debido a que las características anatómicas de estas zonas de inserción están directamente relacionadas con los diferentes tipos de locomoción que desarrollan estas especies de primates hominoideos. En nuestro estudio hemos identificado diferencias significativas entre los especímenes salvajes y cautivos que probablemente estén relacionadas con sus diferentes tipos de locomoción. Nuestros resultados indican que las condiciones del hábitat de los primates hominoideos criados en cautividad pueden hacer que modifiquen su comportamiento locomotor, lo que implica que estos primates cautivos desarrollen un mayor uso de ciertos movimientos en comparación con los individuos criados en libertad. Esta diferencia se traduciría en los cambios anatómicos que hemos observado. Como consecuencia de nuestros resultados se sugiere que la creación de entornos más naturales en las instalaciones zoológicas podría reducir el impacto de estas diferencias y también aumentar el bienestar de los primates criados en entornos cautivos.

## Article

# Effects of Captivity on the Morphology of the Insertion Sites of the Palmar Radiocarpal Ligaments in Hominoid Primates

Aroa Casado <sup>1,2</sup>, Yasmina Avia <sup>2,3</sup>, Miquel Llorente <sup>4</sup>, David Riba <sup>5</sup>, Juan Francisco Pastor <sup>6</sup>  
and Josep Maria Potau <sup>1,2,\*</sup>

- <sup>1</sup> Unit of Human Anatomy and Embryology, University of Barcelona, 08036 Barcelona, Spain; aroa.casado@ub.edu
- <sup>2</sup> Faculty of Geography and History, Institut d'Arqueologia de la Universitat de Barcelona, University of Barcelona, 08001 Barcelona, Spain; y.avia@ub.edu
- <sup>3</sup> Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences, University of Barcelona, 08028 Barcelona, Spain
- <sup>4</sup> Department of Psychology, Serra Hünter Fellow, University of Girona, 17004 Girona, Spain; miguel.llorente@udg.edu
- <sup>5</sup> Department of History and History of Art, University of Girona, 17004 Girona, Spain; david.ribacano@udg.edu
- <sup>6</sup> Department of Anatomy and Radiology, University of Valladolid, 47005 Valladolid, Spain; juanpas@med.uva.es
- \* Correspondence: jpotau@ub.edu; Tel.: +34-934-021-906



**Citation:** Casado, A.; Avia, Y.; Llorente, M.; Riba, D.; Pastor, J.F.; Potau, J.M. Effects of Captivity on the Morphology of the Insertion Sites of the Palmar Radiocarpal Ligaments in Hominoid Primates. *Animals* **2021**, *11*, 1856. <https://doi.org/10.3390/ani11071856>

Academic Editor: Sue W. Margulis

Received: 7 May 2021

Accepted: 18 June 2021

Published: 22 June 2021

**Publisher's Note:** MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



**Copyright:** © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

**Simple Summary:** In this manuscript, we report the results of our 3D geometric morphometric analyses of the distal radial epiphysis in wild and captive gorillas, chimpanzees, and orangutans. We have identified significant differences in the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments between the wild and captive specimens of each species that are likely related to the locomotor behaviors developed in captivity. We believe that our study deals with a subject of great social impact in today's world: the well-being of animals living in captivity, especially hominoid primates. Our findings provide novel information on the effect of captivity on the anatomy and locomotor behavior of hominoid primates. We trust that this information can be a basis for improving the artificial spaces where these captive primates live by increasing their available space and providing structures that more closely simulate their natural environment.

**Abstract:** The environmental conditions of captive hominoid primates can lead to modifications in several aspects of their behavior, including locomotion, which can then alter the morphological characteristics of certain anatomical regions, such as the knee or wrist. We have performed tridimensional geometric morphometrics (3D GM) analyses of the distal radial epiphysis in wild and captive gorillas, chimpanzees, and orangutans. Our objective was to study the morphology of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments, since the anatomical characteristics of these insertion sites are closely related to the different types of locomotion of these hominoid primates. We have identified significant differences between the wild and captive specimens that are likely related to their different types of locomotion. Our results indicate that the habitat conditions of captive hominoid primates may cause them to modify their locomotor behavior, leading to a greater use of certain movements in captivity than in the wild and resulting in the anatomical changes we have observed. We suggest that creating more natural environments in zoological facilities could reduce the impact of these differences and also increase the well-being of primates raised in captive environments.

**Keywords:** wrist anatomy; hominoid primates; captivity

## 1. Introduction

Osteological studies of animals are generally carried out with specimens from reference collections, such as research centers and museums. Many of these specimens come



from zoos, which provide animals that have died from different causes. However, some investigators believe that osteological studies are more reliable when conducted using specimens of wild animals, since there may be differences in the anatomical characteristics of bones from wild and captive animals [1,2]. Some groups of animals, such as hominoid primates, are highly susceptible to the development of physical or behavioral alterations under captive conditions [3]. The musculoskeletal system is directly related to locomotion, which is one of the physiological activities with greater differences between wild and captive animals, as can be observed in different species of primates and carnivores [4–7], making it an especially interesting area of study.

In the field of primatology, several studies have explored the differences between some parameters related to the habitats of wild and captive primates [8–10]. For example, the natural habitats of wild hominoid primates are characterized by the presence of trees or geological elements with a great variation in height, inclination, hardness, and, especially, space [11]. In contrast, the habitats of captive hominoid primates are characterized by small enclosures that have virtually non-existent or highly limited substrate complexity compared to the substrate of their natural habitat [12]. Moreover, in captivity the size of the space is less important than its complexity [13–18], which can be increased by providing structures that simulate the natural environment of the primates so that they can use them as they would under natural conditions [12]. However, some studies show naturalistic environments are important but not essential to generate adequate living conditions for their inhabitants [19]. Other authors stressed the importance of developing species-typical and natural behaviors [20], also called ethnological needs [21,22]. To achieve these behaviors, animals require complex environments and stimuli [23]. Physical, social, sensory, and cognitive stimulation through environmental enrichment may increase behavioral opportunities and enhance welfare, becoming a key element in captive animal care and management [24,25].

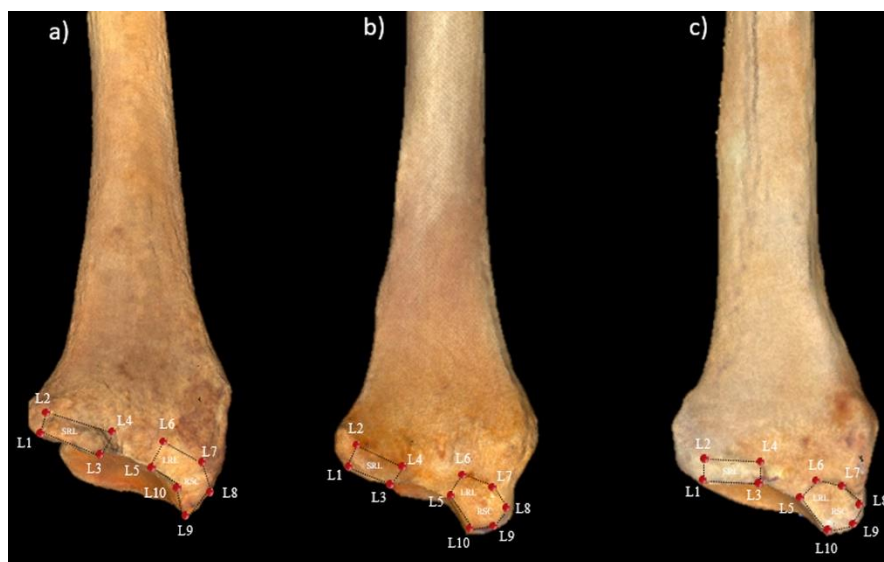
Studies quantifying the time spent by captive hominoid primates in occupying certain spaces have found that, in naturalized environments with trees and elevated structures, orangutans prefer to spend most of their time in elevated structures [16], while gorillas prefer to stay near enclosure buildings or on their upper floors, on large trees, and on rocks [12,17,26] and chimpanzees generally prefer small spaces that are elevated and away from the public [12,15]. Captive gorillas also tend to use vertical structures more frequently than wild gorillas since the structures in captivity are generally made of artificial material that is less likely to break than the structures found in the wild [27]. For the same reason, the suspensory locomotion of captive orangutans is generally faster and less cautious than that of wild orangutans [7]. In addition to the behavioral changes that can occur in captive primates due to the physical characteristics and complexity of their habitats, other modifications of their routines such as changes in the composition of their groups or modifications in their home can also significantly alter their development [12]. Several investigators have argued that the habitats of captive primates generate atypical cognitive [28] and locomotor behaviors [2,7,29] as well as nutrition problems that can lead to obesity [30,31], ultimately impacting their growth, physiology, and behavior [32,33].

In recent years, a number of studies have explored the anatomical differences between wild and captive animals of different species. Many have focused on differences in the cranial region [10,34], while others have examined specific regions of postcranial anatomy [2,35,36]. Although studies on the effects of captivity on the postcranial skeleton are scarce [2,4–6,35,36], most indicate that different regions of the postcranial skeleton respond in different ways to habitat conditions [2,9]; some bone structures show a greater tendency to present anatomical differences between wild and captive primates, while others remain morphologically stable [35,36]. For example, no significant differences in scapula morphology have been identified between wild and captive hominoid primates [35], nor have differences in the length of different anatomical regions (total body, upper arm, lower arm, hand, upper leg, lower leg, tail, foot, head, and canine) been identified in vervet monkeys [36]. However, different species of primates have been shown to respond differently



to captivity [12]. Significant morphological differences have been reported in some long bones between wild and captive gorillas [9] and in the wrist and knee between wild and captive chimpanzees [2].

In the wrist of chimpanzees, for example, the articular surfaces of the distal radius and distal ulna are larger in captive than in wild chimpanzees [2], likely because captive chimpanzees use knuckle-walking more than wild chimpanzees during their youth [2]. This may be due to differences between captive and wild environments, as captive environments generally have less three-dimensional complexity, less variation in heights and slopes, and more hard elements like artificial rocks and cement floors [2]. The palmar radiocarpal ligaments are the main stabilizing elements of the radiocarpal joint [37], and their insertion sites are located in the distal radial epiphysis [38] (Figure 1). The common insertion site of the radioscapohcapitate ligament (RSC) and the long radiolunate ligament (LRL), as well as that of the short radiolunate ligament (SRL), have previously been studied by our group in three species of hominoid primates (*Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes* and *Pongo pygmaeus*). We found that the morphology of these two insertion sites was related to the type of locomotion used by each of the species. The insertion sites in the more arboreal species, like *Pongo pygmaeus*, are larger, with a palmar orientation of the SRL ligament insertion site, while those of the knuckle-walkers (*Gorilla gorilla*) are smaller, with an ulnopalmar orientation of the SRL ligament insertion site, presenting *Pan troglodytes* an intermediate position [38]. This relationship between the morphology of a ligament insertion site and type of locomotion has also been observed in other anatomical regions of hominoid primates, such as the insertion sites of the ligaments holding the flexor digitorum profundus and superficialis muscles in proximal phalanges [39]. In addition to this association between morphological characteristics and type of locomotion, a further reason to analyze the RSC + LRL and the SRL insertion sites is that the landmarks are easily placed, which helps eliminate the possibility of intra- or inter-observer error. Finally, the role of the palmar ligaments as the main stabilizing elements of the wrist [37] makes them crucial to understanding the function of the wrist in primates.



**Figure 1.** Distal radial epiphyses of (a) *Gorilla gorilla*, (b) *Pan troglodytes*, and (c) *Pongo pygmaeus*. In each of the distal radial epiphyses, the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments are shown with the locations of the landmarks.

In the present study, we have analyzed by tridimensional geometric morphometrics (3D GM) the morphology of the insertion site of the palmar radiocarpal ligaments in these three species of hominoid primates (*Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, and *Pongo pygmaeus*), comparing wild and captive individuals. Our main objectives were to quantify the distal radius of hominoid primates to see if morphological differences could be observed between

wild and captive subjects. Since the anatomy of the insertion sites of the RSC, LRL, and SRL is related to type of locomotion, we hypothesized that quantifiable morphological differences would exist in the ligament insertion sites of the distal radial epiphysis between wild and captive individuals of the three species as a result of their different types of locomotion [2,7,16]. Specifically, we expected that the morphology of the ligament insertion sites in captive chimpanzees, which tend to use terrestrial locomotion [2], would be more similar to that of gorillas than that of wild chimpanzees. In contrast, the morphology of the ligament insertion sites in captive orangutans and gorillas, which prefer to stay on elevated structures [12,16,17,26], will translate the greater load in the wrist region. Our findings would increase current knowledge of how captive conditions can influence the locomotor pattern of hominoid primates and modify the anatomical characteristics of upper-limb joint complexes like the wrist. We also believe that follow-up studies are warranted to determine how our results may be applied to improve the enclosures and environments of primates in captivity and make them as similar as possible to the environments found in the wild.

## 2. Materials and Methods

### 2.1. Osteological Samples

A total of 118 left radii were included in the study: 51 from *Pan troglodytes* (25 wild and 26 captive); 43 from *Gorilla gorilla* (31 wild and 12 captive); and 24 from *Pongo pygmaeus* (15 wild and 9 captive) (Table 1). All the radii used in the present analysis belong to primates that died from causes unrelated to the present study. The primates raised in the wild were provided by the Anthropologisches Institut und Museum (University of Zurich, Zürich, Switzerland), and the primates bred in captivity, by the Museu de Ciències Naturals de Barcelona (Barcelona, Spain) and the Museo Anatómico de la Universidad de Valladolid (Valladolid, Spain). All specimens were from adult primates, as defined by the presence of fused epiphyses and the third molar. The captive primates used in this study came from various Spanish zoological parks (Madrid Zoo, Barcelona Zoo, Loro Parque de Tenerife, Bioparc de Valencia, Zoo de Fuengirola, Zoo Valwo de Valladolid, and Zoo de Santillana del Mar). The wild chimpanzees and gorillas analyzed came from Equatorial Guinea, Gabon, Liberia, and Cameroon, while the orangutans came from Borneo and Sumatra.

**Table 1.** Radius specimens used for the 3D GM analysis. M = Male, F = Female, I = Indeterminate.

Species	n	Sex	Origin
<i>Gorilla gorilla</i> (Wild)	31	M = 17/F = 14	Equatorial Guinea, Cameroon, Gabon, French Cameroon
<i>Gorilla gorilla</i> (Captive)	12	M = 6/F = 6	Madrid Zoo, Loro Parque de Tenerife, Fuengirola Zoo, Bioparc de Valencia, Barcelona Zoo
<i>Pan troglodytes</i> (Wild)	25	M = 11/F = 13/I = 1	Equatorial Guinea, Liberia, French Cameroon
<i>Pan troglodytes</i> (Captive)	26	M = 15/F = 11	Valladolid Valwo Zoo, Fuengirola Zoo, Madrid Zoo, Barcelona Zoo
<i>Pongo pygmaeus</i> (Wild)	15	M = 8/F = 7	Sumatra, Borneo
<i>Pongo pygmaeus</i> (Captive)	9	M = 2/F = 7	Santillana del Mar Zoo, Fuengirola Zoo, Madrid Zoo, Barcelona Zoo
TOTAL	118		Wild = 71 Captive = 47

### 2.2. 3D GM Analysis

The distal radial epiphyses were scanned with a 3D Next Engine Ultra HD laser surface scanner at a resolution of 0.1 mm space-point separation, with a density of 40 k (2×) points. The different sections of the scans were merged with the Volume Merge option of Next Engine HD software at a resolution of 0.5 mm and saved as a PLY file. The resulting triangle mesh was edited with the open-source MeshLab software [40], and the models were imported into Landmark Editor software (v. 3.6) [41] for placing the landmarks.

The landmarks previously proposed by Casado et al. [38] were used to represent the morphology of the two insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in the distal

radial epiphysis. Nine Type II and one Type III landmarks were used: the L1–L4 landmarks for the SRL insertion site and the L5–L10 landmarks for the common insertion site of the RSC and LRL (Figure 1). The raw data obtained with Landmark Editor software based on the landmark coordinates were exported into the MorphoJ statistical package [42].

In order to confirm the reliability of the landmarks, we established two protocols to calculate intra-observer error and inter-observer error before beginning the analyses. For intra-observer error, each observer placed all the landmarks in the sample on three separate days, with a 48 h interval between the days. Inter-observer error was calculated at the same time as intra-observer error. Two additional experienced observers placed all the landmarks in the sample on three separate days, with a 48 h interval between the days. The 48 h interval was to rule out the possibility of an observer placing the landmarks through a mechanical repetition of previous placements. Differences were analyzed with a pairwise Mann–Whitney analysis in order to detect any lack of reliability in the landmarks or the data.

A generalized Procrustes analysis (GPA) was used to reduce variability due to differences of size, placement, or orientation and to minimize the sum of square distances between equivalent landmarks [42–45]. This procedure allows the resulting data, termed Procrustes coordinates, to be used in a multivariate analysis [44]. A principal components analysis (PCA) was then performed in order to reduce complex multidimensional data to fewer components, or eigenvectors, which could be used to explain the main differences between the groups [42–45].

After the PCA, sample normality was tested in PAST software using the Shapiro–Wilk and Anderson–Darling tests. Variation in species was tested with a Procrustes ANOVA with permutation, including status (wild–captive). In order to determine the potential effect of sex on the morphological characteristics of the ligament insertion sites, we performed a discriminant function analysis (DFA) for all groups and other DFA for each of the species, controlling for sex and status. The groups were classified using a DFA with Fisher’s classification rule and leave-one-out cross-validation. Subsequently, we performed a MANCOVA with species as group and centroid size as covariate [44] for each of the species, using log-transformed centroid size to increase the accuracy of the model.

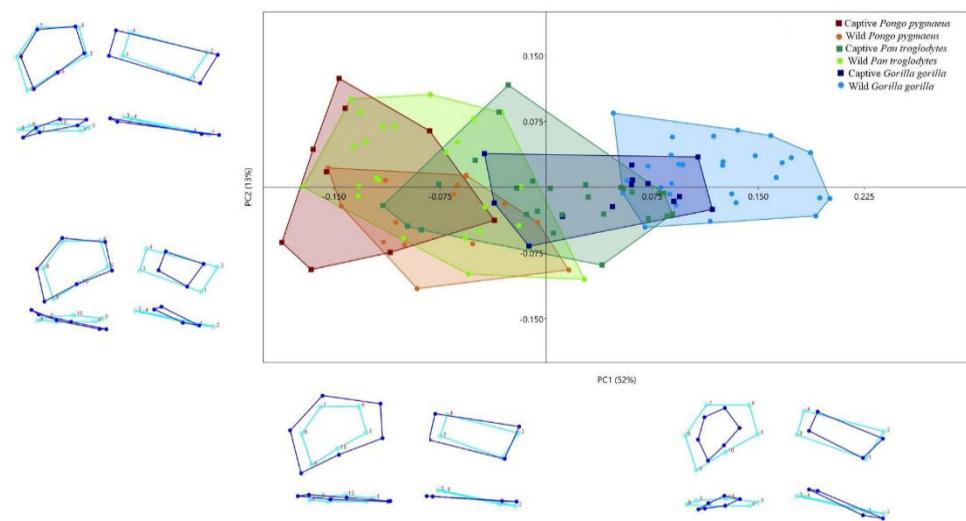
In order to determine the influence of size on variation in shape (allometric scaling), a multivariate regression analysis (MRA) with a permutation test with 1000 randomizations was performed. Procrustes coordinates, indicative of shape, was the dependent variable, and the centroid size (CS), indicative of size, was the independent variable [42–45]. After corroborating the allometric influence of the sample, a second PCA was performed with the regression residuals.

### 3. Results

The analysis of intra-observer error and inter-observer error revealed no significant differences (Supplementary Table S1).

The PCA yielded 23 PCs, the first three of which accounted for 72.4% of the variation in the shape of the two insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments (PC1, 52.5%; PC2, 12.7%; PC3, 7.2%). The remaining PCs accounted for  $\leq 5\%$  each of the variation in shape. The scatterplot of PC1 vs. PC2 (Figure 2) shows differences among the six groups of primates, although there is a clear degree of overlap. The wild and captive *Pongo pygmaeus* and the wild *Pan troglodytes* were mainly located in the negative PC1 values, while the wild and captive *Gorilla gorilla* were mainly located in the positive values, and the captive *Pan troglodytes* were mainly located in an intermediate position between the positive and negative values. More positive PC1 values could be seen in wild than in captive *Gorilla gorilla* and *Pongo pygmaeus*, while more positive PC1 values were seen in captive than in wild *Pan troglodytes*. Specimens with positive PC1 values were characterized by relatively small insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments and by an ulnopalmar orientation of the SRL insertion site in relation to the RSC + LRL insertion site. In contrast, in specimens

with negative PC1 values, the two insertion sites were relatively large, and the SRL insertion site had a palmar orientation in relation to the RSC + LRL insertion site.



**Figure 2.** Convex Hull of PC1 vs. PC2 derived from the PCA of the 3D GM analysis. Dark blue wireframes show the extreme shape of each PC in a palmar view (upper panel) and a proximal view (lower panel). Light blue wireframes show the mean shape (coordinates 0.0).

In contrast, more positive PC2 values were seen in captive *Pongo pygmaeus*, while more negative values were seen in wild *Pongo pygmaeus*. Specimens with positive PC2 values had a relatively large and palmarly oriented insertion site of the SRL in relation to the RSC + LRL insertion site, while specimens with negative PC2 values had a relatively small and ulnopalmarly oriented insertion site of the SRL in relation to the RSC + LRL insertion site (Figure 2).

Procrustes ANOVA showed significant differences between wild and captive specimens in centroid size ( $SS = 5601.35$ ,  $MS = 2800.67$ ,  $df = 2$ ,  $F = 45.56$ ,  $p = 0.005$ ) and in shape ( $SS = 0.74$ ,  $MS = 0.02$ ,  $df = 46$ ,  $F = 4.8$ ,  $p < 0.001$ ). The DFA of the effect of sex showed no significant differences between males and females in the morphology of the ligament insertion sites, either in Procrustes distances ( $Pd = 0.02$ ,  $p = 0.26$ ) or in Mahalanobis distances ( $Md = 0.94$ ,  $p = 0.56$ ). However, when status was included in the analysis, significant differences were observed among captive gorillas in Procrustes distances ( $Pd = 0.08$ ,  $p = 0.03$ ) but not in Mahalanobis distances ( $Md = 3.58$ ,  $p = 0.88$ ). There were no significant differences according to sex among wild gorillas, ( $Pd = 0.02$ ,  $p = 0.71$ ;  $Md = 3.83$ ,  $p = 0.55$ ), captive chimpanzees ( $Pd = 0.03$ ,  $p = 0.48$ ;  $Md = 10.51$ ,  $p = 0.31$ ), wild chimpanzees ( $Pd = 0.03$ ,  $p = 0.91$ ;  $Md = 2.91$ ,  $p = 0.96$ ), captive orangutans ( $Pd = 0.10$ ,  $p = 0.40$ ;  $Md = 1.44$ ,  $p = 0.40$ ), or wild orangutans ( $Pd = 0.04$ ,  $p = 0.84$ ;  $Md = 3.35$ ,  $p = 0.25$ ). The DFA showed significant differences in Procrustes distances between wild and captive specimens of all three species. It also showed significant differences in Mahalanobis distances for wild vs. captive gorillas and chimpanzees but not for orangutans (Table 2). Leave-one-out cross validations showed that the post hoc probabilities of correct classification decreased in all the comparisons (Table 3).

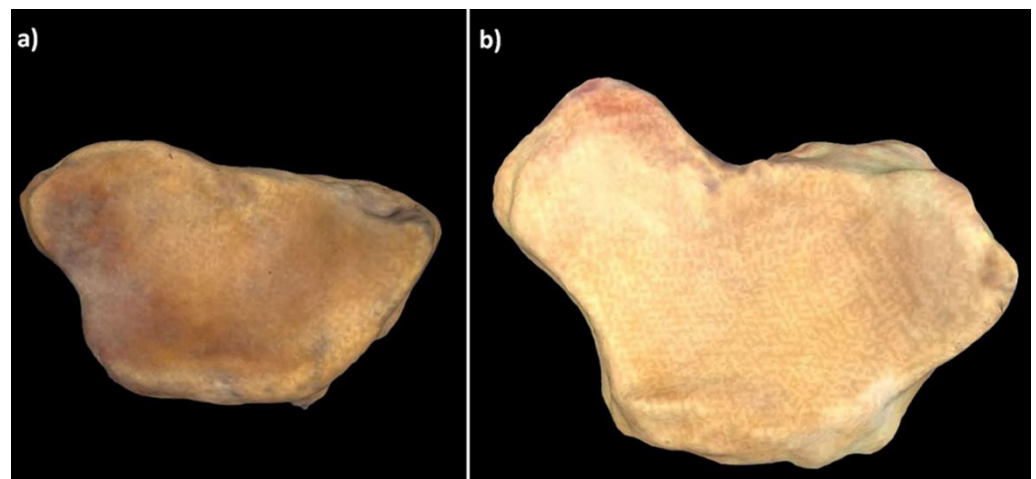
**Table 2.** Procrustes and Mahalanobis distances between wild and captive specimens.

Species	Procrustes Distances	Mahalanobis Distances
Wild vs. Captive <i>Gorilla gorilla</i>	0.09 ( $p < 0.0001$ )	4.03 ( $p = 0.01$ )
Wild vs. Captive <i>Pan troglodytes</i>	0.08 ( $p < 0.0001$ )	2.70 ( $p = 0.01$ )
Wild vs. Captive <i>Pongo pygmaeus</i>	0.08 ( $p = 0.006$ )	33.93 ( $p = 0.07$ )

**Table 3.** Percentages of correct post hoc classification from the discriminant functions and after leave-one-out cross-validation, with the percentage of decrease in correct classification.

	Discriminant Functions	After Cross-Validation	Decrease in Correct Classification
Wild vs. Captive <i>Gorilla gorilla</i>	96.66%	63.58%	33.08%
Wild vs. Captive <i>Pan troglodytes</i>	94.16%	64.69%	29.47%
Wild vs. Captive <i>Pongo pygmaeus</i>	100%	69.99%	30.01%

The MANCOVA showed a predictive value of 16.49% (Tot SS = 0.13, Pred SS = 0.02, Res SS = 0.10,  $p = 0.04$ ) for captive gorillas, 11.68% (Tot SS = 0.20, Pred SS = 0.02, Res SS = 0.18,  $p = 0.002$ ) for wild gorillas, 4.82% (Tot SS = 0.27, Pred SS = 0.01, Res SS = 0.26,  $p = 0.258$ ) for captive chimpanzees, 4.56% (Tot SS = 0.31, Pred SS = 0.01, Res SS = 0.30,  $p = 0.33$ ) for wild chimpanzees, 7.56% (Tot SS = 0.13, Pred SS = 0.01, Res SS = 0.12,  $p = 0.776$ ) for captive orangutans, and 15.75% (Tot SS = 0.17, Pred SS = 0.03, Res SS = 0.14,  $p = 0.009$ ) for wild orangutans. Both wild and captive gorillas with allometric effect showed an axial rotation of the RSC + LRL and SRL insertion sites associated with a displacement of the palmar margin of the lunate fossa (Figure 3). Wild orangutans with significant MANCOVA values had a larger depression in the RSC + LRL insertion site.

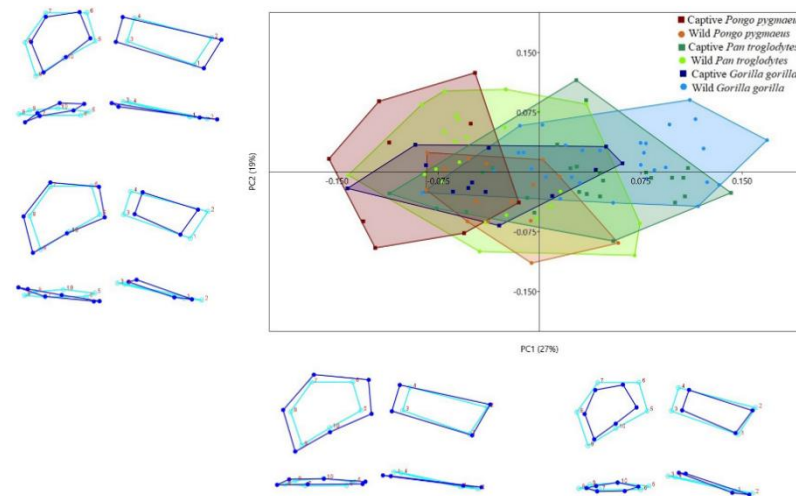


**Figure 3.** Distal view of the carpal articular surface of radius in (a) a gorilla with low allometric effect and (b) a gorilla with great allometric effect. A marked displacement of the palmar margin of the lunate fossa can be observed in (b).

The MRA of shape over CS found that 27.12% of the variation in the shape of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments was attributable to size ( $p < 0.001$ ). The second PCA, performed with the MRA residuals, yielded 23 PCs, the first 6 of which accounted for 76% of the total variation in the shape of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments (PC1, 27.5%; PC2, 19.5%; PC3, 8.9%; PC4, 7.6%; PC5, 6.6%; PC6, 5.9%). The remaining PCs accounted for <5% each of the variation in shape. The scatterplot of PC1 vs. PC2 (Figure 4) shows that wild *Gorilla gorilla* and captive *Pan troglodytes* are mainly located in the positive PC1 values, while the other four types of specimens are mainly located in the negative PC1 values. More positive PC1 values could be seen in wild than in captive *Gorilla gorilla* and *Pongo pygmaeus*, while more positive PC1 values were seen in captive than in wild *Pan troglodytes*. The shape changes observed in PC1 in the second PCA were similar to those observed with the first PCA using the Procrustes coordinates. More positive PC2 values were seen in captive *Pongo pygmaeus*, while more negative values were seen in wild *Pongo pygmaeus*. Among specimens with positive PC2 values, the SRL insertion site was relatively large with a palmar orientation in relation to the RSC + LRL insertion site, while the RSC + LRL insertion site was relatively small. Furthermore, in specimens with negative PC2 values, the SRL insertion site was relatively



small, with an ulnopalmar orientation in relation to the RSC + LRL insertion site, while the RSC + LRL insertion site was relatively large (Figure 4).



**Figure 4.** Convex Hull of PC1 vs. PC2 derived from the PCA post regression of the 3D GM analysis. Dark blue wireframes show the extreme shape of each PC in a palmar view (upper panel) and a proximal view (lower panel). Light blue wireframes represent the mean shape (coordinates 0.0).

#### 4. Discussion

We have analyzed by 3D GM the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in specimens from *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, and *Pongo pygmaeus*. Our findings indicate that there are morphological differences both between species and between wild and captive individuals of the same species that may be a result of differences in locomotor behavior. Moreover, these differences were not affected by the sex of the specimen, except in captive gorillas, where there were differences between males and females in Procrustes but not in Mahalanobis distances. In the first PCA (Figure 2), the distribution of the three species in PC1 was similar to that previously described by our team [38]: positive PC1 values for gorillas, negative values for orangutans, and intermediate values for chimpanzees. Gorillas are the least arboreal of the three species and use knuckle-walking more frequently than the other two [27,45], which can explain their relatively small ligament insertion sites. The increased stability of the scaphoid and lunate bones, an adaptation to knuckle-walking [46], reduces the need for large ligaments to stabilize the radiocarpal joint. In contrast, orangutans are the most arboreal of the three species [47] and have relatively large ligament insertion sites. Their palmar radiocarpal ligaments are more highly developed to compensate for the large traction forces affecting the wrist during vertical climbing [48,49]. Orangutans are also characterized by a relative palmar orientation of the SRL insertion site, which is likely a result of the larger size of the radiolunate joint [50], which allows for the greater loading of the joint that occurs during vertical climbing [48,51]. Finally, chimpanzees, in an intermediate position between gorillas and orangutans, use a more varied locomotion, combining knuckle-walking with arboreal locomotion [52–54]. When the effect of size on shape variation (allometric scaling) (Figure 4) was eliminated, the most significant change was the displacement of captive gorillas toward negative PC1 values and of captive chimpanzees toward positive PC1 values. Nonetheless, there were still significant differences between wild and captive specimens of each of the three species, indicating that conditions of captivity can lead to changes in the development of locomotor behavior of hominoid primates that can modify the anatomical characteristics of large joint complexes like the wrist [2].

Both PCAs showed that wild gorillas had more positive PC1 values than captive gorillas, indicating that the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments are relatively larger in captive than in wild gorillas (Figures 2 and 4). Since a small size of these insertion sites is related to knuckle-walking and a larger size to suspensory behavior or vertical

climbing [38], we can infer that captive gorillas climb from the ground to the elevated places of their habitat more frequently than do wild gorillas. Although few studies have been conducted comparing the locomotion of wild vs. captive gorillas, some have shown that captive gorillas have a greater preference for elevated places in their habitats, such as rocks or trees, than for the flat places of the substrate [26,27]. Furthermore, the locomotor behavior of captive gorillas is more often limited to vertical substrates, because the artificial material of these substrates is less prone to breakage than the branches of natural trees, making them easily usable by large gorillas [27]. Although gorillas are the least arboreal of all hominoid primates [46], they are capable of using different types of arboreal locomotion, especially vertical climbing, to seek food or to build nests [55], and captive gorillas tend to build their nests in elevated places more often than their wild counterparts [56]. Interestingly, the analysis of the cross-section of the humerus diaphysis by Canington et al. [9] revealed significant differences between wild and captive gorillas. In fact, the adult specimens of wild *Gorilla gorilla* were more like adult specimens of *Gorilla beringei*, which is more terrestrial than *Gorilla gorilla*. This is in line with our findings that the morphology of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments is more typical of knuckle-walkers in wild than in captive gorillas (Figures 2 and 4).

Unlike gorillas, the captive chimpanzees had more positive PC1 values than their wild counterparts (Figures 2 and 4). The relatively small size of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in captive chimpanzees could indicate that they rely on knuckle-walking more often than wild chimpanzees. Chimpanzees are known to be less terrestrial than gorillas [46] and are estimated to spend 33.68% of their time in trees when living in the wild [12]. This arboreal behavior is more evident in infantile and juvenile individuals, whose behavior is generally suspensory, dominated by the upper extremity, while adults exhibit more terrestrial locomotion, especially knuckle-walking [53,57,58]. Captive chimpanzees also have a preference for elevated sites in their habitats [13,15,27] and are estimated to spend up to 40% of their time in structures above ground level [59]. Despite this preference of wild and captive chimpanzees for elevated substrates, captive juvenile chimpanzees use knuckle-walking more frequently than do wild chimpanzees [2,60]. The higher frequency of knuckle-walking in captive juvenile chimpanzees could explain the differences in the morphology of the insertion sites of palmar radiocarpal ligaments between our wild and captive chimpanzees. Osteoarticular structures in developing individuals are more susceptible to differences in loading [61], and the captive juveniles use knuckle-walking more frequently, while wild juveniles use arboreal locomotion more than adult specimens [58]. The greater amount of time that captive juveniles spend on the ground, in many cases knuckle-walking on relatively rigid surfaces, also explains other anatomical differences that have been observed in the wrist region between wild and captive chimpanzees, such as the larger relative size of the surface of the distal radial epiphysis in captive specimens [2]. An additional factor may explain the reduced use of arboreal locomotion in captive chimpanzees: wild chimpanzees spend up to 50% of their time searching for food in trees [62], while captive chimpanzees spend less time on this activity [63], even in large naturalistic enclosures [64].

Wild orangutans had more positive PC1 values than captive orangutans, indicating that the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments are relatively large in captive specimens (Figures 2 and 4). The few studies that have analyzed differences in locomotion between wild and captive orangutans have found that both wild and captive individuals prefer elevated places. They avoid moving along the ground and spend up to two-thirds of their time in trees or on elevated platforms [16]. Still, the differences we have observed in the ligament insertion sites can be explained by the mechanical differences in vertical climbing between wild and captive orangutans. Vertical climbing accounts for 22–26% of the total locomotion time of orangutans—in adults and juveniles and in males and females [7,65]. Wild orangutans use a more cautious, slow, short-step vertical climbing because of their complex habitat ecology [66], while captive orangutans are less cautious and faster with longer steps, possibly because, in captivity, the individuals are more familiar

with the fixed and stable structures used for climbing their artificial habitat [7]. This faster vertical climbing with longer steps can put extra load on the wrist, which would explain the larger size of the palmar radiocarpal ligaments in the captive orangutans, necessary to ensure the stability of the radiocarpal joint [38,49,50]. Wild orangutans prefer to climb using vines or narrow tree trunks with flexed-elbow vertical climbing [67], while captive orangutans more frequently use extended-elbow vertical climbing, which involves a longer support phase and is, hence, more mechanically demanding [7]. This increased mechanical requirement entails a greater development of the palmar radiocarpal ligaments, resulting in relatively large insertion sites (Figures 2 and 4), particularly for the SRL, as evidenced by the PC2 values in our study. The SRL is an important stabilizer of the radiolunate joint during vertical climbing [49,52], and the large size and palmar orientation of its insertion site in captive orangutans compared to their wild counterparts helps to compensate for the increased mechanical demands required by extended-elbow vertical climbing.

In addition to these morphological differences between wild and captive individuals, our MANCOVA identified allometric scaling effects in wild and captive gorillas and in wild orangutans. Both the wild and captive gorillas with a greater allometric effect had an axial rotation that affected both the RSC + LRL and the SRL insertion sites. This axial rotation was associated with expansion and concavation of the carpal articular surface of radius, which could be due to the palmar–distal displacement of the palmar margin of the lunate fossa, as shown in the 3D models (Figure 3). The wild orangutans with a greater allometric effect had a depressed RSC + LRL insertion site, which was also seen in the 3D models.

## 5. Conclusions

In conclusion, our 3D GM analysis has identified morphological differences in the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments between wild and captive orangutans, chimpanzees, and gorillas. These differences suggest that conditions of captivity can lead to changes in the locomotor behavior of hominoid primates that can modify the anatomy of some regions of the postcranial skeleton, such as the wrist. Our results support the idea advocated by some authors that bones from captive primates should be used cautiously in osteological studies, as the functional implications of these studies may be highly conditioned by the conditions of captivity [1,3]. This is particularly evident in the distal radial epiphysis, where other anatomical differences between wild and captive hominoid primates [2] have also been identified. We hope that our results can help to improve the habitats of captive hominoid primates by enriching the spaces and creating similar dynamics to their natural wild environment [64,68]. In this way, captive specimens could recreate as closely as possible the locomotor behaviors that they would develop in natural environments. In addition, our findings can be useful in studies of comparative anatomy. For example, the fact that captive conditions can modify the morphology of muscle and ligament insertion sites leads us to suggest that future studies reconstructing the locomotor behavior patterns of fossil primates based on a comparison with bone specimens of present-day primates should, whenever possible, use bones of individuals born and raised in the wild.

## 6. Limitations and Future Directions

The main limitation of our study is the relatively limited number of specimens analyzed, especially *Pongo pygmaeus*. For this reason, we believe that future studies should include more specimens to further explore the morphological differences observed in the present study and determine if they are truly representative. In addition, since we analyzed only one specific anatomical region, in order to determine more precisely how different locomotor behaviors can modify bone morphology in captive primates, we suggest including other regions, such as the elbow, the shoulder, the knee, and the hip. The methods used in the present study could also be used to see if these differences occur equally in the right and left side of these primates. Furthermore, we consider that, in future studies, it



would be interesting to study the body mass of captive primates in situ to corroborate if their body mass is directly related to bone dysmorphologies. Finally, our group is currently exploring the specific locomotor behaviors developed by captive primates with the aim of identifying common patterns related to the morphological changes we have observed in this study.

**Supplementary Materials:** The following are available online at <https://www.mdpi.com/article/10.3390/ani11071856/s1>, Table S1: Results of the pairwise Mann-Whitney analysis of intra- and inter-observer error. The first number in the heading indicates the number of the observer (observer 1, 2, or 3) and the final number indicates the day the analysis was performed (day 1, 2, or 3).

**Author Contributions:** Conceptualization, A.C. and J.M.P.; Data curation, A.C., J.F.P. and J.M.P.; Formal analysis, A.C. and J.M.P.; Funding acquisition, A.C. and J.M.P.; Investigation, A.C., M.L., and J.M.P.; Methodology, A.C. and J.M.P.; Project administration, J.M.P.; Resources, A.C. and J.M.P.; Software, A.C. and J.M.P.; Supervision, J.M.P.; Validation, A.C., Y.A., M.L., D.R., J.F.P. and J.M.P.; Visualization, A.C., Y.A., M.L., D.R., J.F.P. and J.M.P.; Writing—original draft, A.C. and J.M.P.; Writing—review & editing, A.C., Y.A., M.L., D.R., J.F.P. and J.M.P. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

**Funding:** This study was funded by the Ministerio de Economía y Competitividad of Spain (project CGL2014-52611-C2-2-P to JMP), by the European Union (FEDER), by the Generalitat de Catalunya (2017 SGR-1040 to ML and DR), by the Universitat Rovira i Virgili (2019PFR-URV91 to ML and DR), and by the Ajudes Predoctorals of the University of Barcelona (APIF-UB 2016/2017 to AC).

**Institutional Review Board Statement:** The study was conducted according to the guidelines of the Declaration of Helsinki and approved by the Institutional Review Board (or Ethics Committee) of the University of Barcelona (protocol code 00003099, 18 September 2017).

**Informed Consent Statement:** Not applicable.

**Data Availability Statement:** We have included details on the samples used in the study on figshare ([https://figshare.com/projects/Wild\\_vs.\\_Captive/97894](https://figshare.com/projects/Wild_vs._Captive/97894)) Casado Rodríguez, Aroa (22 February 2021): Figure 1. figshare. Figure. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13714141.v5> Casado Rodríguez, Aroa (27 April 2021): LBVS.CV. figshare. Dataset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13713907.v3> Casado Rodríguez, Aroa (27 April 2021): Dataset Wildvs.Captivity. figshare. Dataset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13714099.v4> Casado Rodríguez, Aroa (27 April 2021): Figure 2. figshare. Figure. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13714159.v3> Casado Rodríguez, Aroa (27 April 2021): Figure 3. figshare. Figure <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.14077421.v2> Casado Rodríguez, Aroa (27 April 2021): Figure 4. figshare. Figure. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.14077424.v2> Casado Rodríguez, Aroa (27 April 2021). We are unable to share data on the 3D models, because these data are owned by a third-party organization. For information on these data, please contact Anthropologisches Institut und Museum of the University of Zurich ([aim-collection@ifi.uzh.ch](mailto:aim-collection@ifi.uzh.ch)), Museo Anatómico de la Universidad de Valladolid ([juanpas@med.uva.es](mailto:juanpas@med.uva.es)), and Museo de Ciencias Naturales de Barcelona ([jquesada@bcn.cat](mailto:jquesada@bcn.cat)).

**Acknowledgments:** The authors thank Marcia Ponce de León (UZH), Christoph P.E. Zollikofer (UZH) and Javier Quesada (MCNB) for their advice and kindness in granting us access to the material under their care. They would also like to thank Manuel J. Taboada (UVa) and Renee Grupp for assistance in drafting the manuscript.

**Conflicts of Interest:** The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript; or in the decision to publish the results.

## References

1. Albrecht, G.H. Collections of nonhuman primate skeletal materials in the United States and Canada. *Am. J. Phys. Anthropol.* **1982**, *57*, 77–97. [[CrossRef](#)]
2. Lewton, K.L. The effects of captive versus wild rearing environments on long bone articular surfaces in common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PeerJ* **2017**, *5*, e3668. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
3. Edes, A.N.; Wolfe, B.A.; Crews, D.E. The first multi-zoo application of an allostatic load index to western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **2018**, *266*, 135–149. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

4. Martín-Serra, A.; Figueirido, B.; Palmqvist, P. In the pursuit of the predatory behavior of Borophaginae (Mammalia, Carnivora, Canidae): Inferences from forelimb morphology. *J. Mammal. Evol.* **2016**, *23*, 237–249. [[CrossRef](#)]
5. Fabre, A.C.; Goswami, A.; Peigné, S.; Cornette, R. Morphological integration in the forelimb of musteloid carnivorans. *J. Anat.* **2014**, *225*, 19–30. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
6. Martín-Serra, A.; Figueirido, B.; Palmqvist, P. A three-dimensional analysis of morphological evolution and locomotor performance of the carnivoran forelimb. *BMC Evol. Biol.* **2014**, *14*, 129. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
7. Isler, K.; Thorpe, S.K.S. Gait parameters in vertical climbing of captive, rehabilitant and wild Sumatran orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*). *J. Exp. Biol.* **2003**, *206*, 4081–4096. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
8. Fourie, N.H.; Brown, J.L.; Jolly, C.J.; Phillips-Conroy, J.E.; Rogers, J.; Bernstein, R.M. Sources of variation in hair cortisol in wild and captive non-human primates. *Zoology* **2016**, *119*, 119–125. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
9. Canington, S.L.; Sylvester, A.D.; Burgess, M.L.; Junno, J.A.; Ruff, C.B. Long bone diaphyseal shape follows different ontogenetic trajectories in captive and wild gorillas. *Am. J. Phys. Anthropol.* **2018**, *167*, 366–376. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
10. Cofran, Z. Brain size growth in wild and captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am. J. Primatol.* **2018**, *80*, e22876. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
11. Doran, D.M.; Hunt, K.D. The comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: Species and habitat differences. In *Chimpanzee Cultures*; Wrangham, R.W., McGrew, W.C., De Waal, F., Heltne, P.G., Eds.; Harvard University Press: Cambridge, UK, 1994; pp. 93–108.
12. Hosey, G.R. How does the zoo environment affect the behaviour of captive primates? *Appl. Anim. Behav. Sci.* **2005**, *90*, 107–129. [[CrossRef](#)]
13. Traylor-Holzer, K.; Fritz, P. Utilization of space by adult and juvenile groups of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Zoo. Biol.* **1985**, *4*, 115–127. [[CrossRef](#)]
14. Bettinger, T.; Wallis, J.; Carter, C. Spatial selection in captive adult female chimpanzees. *Zoo. Biol.* **1994**, *13*, 167–176. [[CrossRef](#)]
15. Goff, C.; Howell, S.M.; Fritz, J.; Nankivell, B. Space use and proximity of captive chimpanzee (*Pan troglodytes*) mother/offspring pairs. *Zoo. Biol.* **1994**, *13*, 61–68. [[CrossRef](#)]
16. Hebert, P.L.; Bard, K. Orangutan use of vertical space in an innovative habitat. *Zoo. Biol.* **2000**, *19*, 239–251. [[CrossRef](#)]
17. Stoinski, T.S.; Hoff, M.P.; Maple, T.L. Habitat use and structural preferences of captive western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*): Effects of environmental and social variables. *Int. J. Primatol.* **2001**, *22*, 431–448. [[CrossRef](#)]
18. Stoinski, T.S.; Hoff, M.P.; Lukas, K.E.; Maple, T.L. A preliminary behavioral comparison of two captive all-male gorilla groups. *Zoo. Biol.* **2001**, *20*, 27–40. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
19. Fàbregas, M.C.; Guillén-Salazar, F.; Garcés-Narro, C. Do naturalistic enclosures provide suitable environments for zoo animals? *Zoo. Biol.* **2012**, *31*, 362–373. [[CrossRef](#)]
20. Hensworth, P.H.; Edwards, L.E. Natural behaviours, their drivers and their implications for laying hen welfare. *Anim. Prod. Sci.* **2020**. [[CrossRef](#)]
21. Kiley-Worthington, M. Ecological, ethological, and ethically sound environments for animals: Toward symbiosis. *J. Agric. Ethics.* **1989**, *2*, 323–347. [[CrossRef](#)]
22. Hughes, B.O.; Duncan, I.J.H. The notion of ethological ‘need’, models of motivation and animal welfare. *Anim. Behav.* **1988**, *36*, 1696–1707. [[CrossRef](#)]
23. Young, R.J. *Environmental Enrichment for Captive Animals*; Blackwell Science: Oxford, UK, 2003.
24. Mellen, J.; MacPhee, M.S. Philosophy of environmental enrichment: Past, present, and future. *Zoo. Biol.* **2001**, *20*, 211–226. [[CrossRef](#)]
25. Schapiro, S.J. *Handbook of Primate Behavioral Management*; CRC Press: Boca Raton, FL, USA, 2020.
26. Ogden, J.J.; Lindburg, D.G.; Maple, T.L. Preference for structural environmental features in captive lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Zoo. Biol.* **1993**, *12*, 381–395. [[CrossRef](#)]
27. Ross, S.R.; Lukas, K.E. Use of space in a non-naturalistic environment by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* **2006**, *96*, 143–152. [[CrossRef](#)]
28. Ogden, J.J.; Finlay, T.W.; Maple, T.L. Gorilla adaptation to naturalistic environments. *Zoo. Biol.* **1990**, *9*, 107–121. [[CrossRef](#)]
29. Bloomsmith, M.A.; Marr, M.J.; Maple, T.L. Addressing nonhuman primate behavioral problems through the application of operant conditioning: Is the human treatment approach a useful model? *Appl. Anim. Behav. Sci.* **2007**, *2*, 205–222. [[CrossRef](#)]
30. Videan, E.N.; McGrew, W.C. Body weight and bipedality in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Lab. Prim. News.* **2002**, *41*, 1–3.
31. Videan, E.N.; Fritz, J.; Murphy, J. Development of guidelines for assessing obesity in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Zoo. Biol.* **2007**, *26*, 93–104. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
32. Brüne, M.; Brüne-Cohrs, U.; McGrew, W.; Preuschoft, S. Psychopathology in great apes: Concepts, treatment options and possible homologies to human psychiatric disorders. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **2006**, *30*, 1246–1259. [[CrossRef](#)]
33. Anderson, J.R.; Ang, M.Y.L.; Lock, L.C.; Weiche, I. Nesting, sleeping, and nighttime behaviors in wild and captive great apes. *Primates* **2019**, *60*, 321–332. [[CrossRef](#)]
34. Hartstone-Rose, A.; Selvey, H.; Villari, J.R.; Atwell, M.; Schmidt, T.; Sueur, C. The three-dimensional morphological effects of captivity. *PLoS ONE* **2014**, *9*, e113437. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

35. Bello-Hellegouarch, G.; Potau, J.M.; Arias-Martorell, J.; Pastor, J.F.; Pérez-Pérez, A. Morphological effects of captivity: A geometric morphometric analysis of the dorsal side of the scapula in captive-bred and wild caught hominoidea. *Am. J. Phys. Anthropol.* **2013**, *152*, 306–310. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
36. Turner, T.R.; Cramer, J.D.; Nisbett, A.; Gray, J.P. A comparison of adult body size between captive and wild vervet monkeys (*Chlorocebus aethiops sabaues*) on the island of St. Kitts. *Primates* **2016**, *57*, 211–220. [[CrossRef](#)]
37. Apergis, E. Wrist Anatomy. In *Fracture-Dislocations of the Wrist*; Springer: Milano, Italy, 2013; pp. 7–41. [[CrossRef](#)]
38. Casado, A.; Punsola, V.; Gómez, M.; De Diego, M.; Barbosa, M.; De Paz, F.J.; Pastor, J.F.; Potau, J.M. Three-dimensional geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* **2019**, *170*, 24–36. [[CrossRef](#)]
39. Bucchi, A.; Luengo, J.; Del Bove, A.; Lorenzo, C. Insertion sites in manual proximal phalanges of African apes and modern humans. *Am. J. Phys. Anthropol.* **2020**, *173*, 556–567. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
40. Cignoni, P.; Callieri, M.; Corsini, M.; Dellepiane, M.; Ganovelli, F.; Ranzuglia, G. MeshLab: An open-source mesh processing tool. In Proceedings of the Sixth Eurographics Italian Chapter Conference, Salerno, Italy, 2–4 July 2008; pp. 129–136.
41. Wiley, D.F. *IDAV Landmark Editor*, 3rd ed.; University of California: Davis, CA, USA, 2006.
42. Klingenberg, C.P. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* **2011**, *11*, 353–357. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
43. Bookstein, F.L. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 1991.
44. O’Higgins, P. The study of morphological variation in the hominid fossil record: Biology, landmarks and geometry. *J. Anat.* **2000**, *197*, 103–120. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
45. Zelditch, M.L.; Swiderski, D.L.; Sheets, H.D.; Fink, W.L. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*; Academic Press: Cambridge, UK, 2004.
46. Remis, M.J. The gorilla paradox: The effects of body size and habitat on the positional behavior of lowland and mountain gorillas. In *Primate Locomotion*; Strasser, E., Ed.; Plenum Press: New York, NY, USA, 1998; pp. 95–106.
47. Orr, C.M. Locomotor hand postures, carpal kinematics during wrist extension, and associated morphology in anthropoid primates. *Anat. Rec.* **2017**, *300*, 382–401. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
48. Thorpe, S.K.S.; Crompton, R.H. Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science* **2007**, *316*, 1328–1331. [[CrossRef](#)]
49. Sarmiento, E.E. Anatomy of the hominoid wrist joint: Its evolutionary and functional implications. *Int. J. Primatol.* **1988**, *9*, 281–345. [[CrossRef](#)]
50. Richmond, B.G.; Begun, D.R.; Strait, D.S. Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *Yearb. Phys. Anthropol.* **2001**, *44*, 70–105. [[CrossRef](#)]
51. Kivell, T.L.; Barros, A.P.; Smaers, J.B. Different evolutionary pathways underlie the morphology of wrist bones in hominoids. *BMC Evol. Biol.* **2013**, *13*, 1–12. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
52. Heinrich, R.E.; Rose, M.D.; Leakey, R.E.; Walker, A.C. Hominid radius from the Middle Pliocene of Lake Turkana, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.* **1993**, *92*, 139–148. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
53. Doran, D.M. Comparison of instantaneous and locomotor bout sampling methods: A case study of adult male chimpanzee locomotor behavior and substrate use. *Am. J. Phys. Anthropol.* **1992**, *89*, 85–99. [[CrossRef](#)]
54. Hunt, K.D. Positional behavior of Pan troglodytes in the Mahale mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *Am. J. Phys. Anthropol.* **1992**, *87*, 83–105. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
55. Remis, M.J. Nesting behavior of lowland gorillas in the Dzanga-Sangha Reserve. Central African Republic: Implications for population estimates and understandings of group dynamics. *Tropics* **1993**, *2*, 245–255. [[CrossRef](#)]
56. Lukas, K.E.; Stoinski, T.S.; Snyder, R.; Bexell, S.; Burks, K. Nest building in captive *Gorilla gorilla gorilla*. *Int. J. Primatol.* **2003**, *24*, 103–124. [[CrossRef](#)]
57. Sarringhaus, L.A.; Maclatchy, L.M.; Mitani, J.C. Locomotor and postural development of wild chimpanzees. *J. Hum. Evol.* **2014**, *66*, 29–38. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
58. Sarringhaus, L.A.; MacLatchy, L.M.; Mitani, J.C. Long bone cross-sectional properties reflect changes in locomotor behavior in developing chimpanzees. *Am. J. Phys. Anthropol.* **2016**, *160*, 16–29. [[CrossRef](#)]
59. Nadler, R.; Braggio, J. Sex and species differences in captive-reared juvenile chimpanzees and orangutans. *J. Hum. Evol.* **1974**, *3*, 541–550. [[CrossRef](#)]
60. Schwandt, M.L. The Ontogeny of Positional Behavior in Captive Chimpanzees (*Pan Troglodytes*). Ph.D. Thesis, Arizona State University, Phoenix, AZ, USA, 2002.
61. Lieberman, D.E.; Devlin, M.J.; Pearson, O.M. Articular area responses to mechanical loading: Effects of exercise, age, and skeletal location. *Am. J. Phys. Anthropol.* **2001**, *116*, 266–277. [[CrossRef](#)]
62. Wrangham, R.W. Feeding behaviour of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. In *Primate Ecology: Studies Of Feeding And Ranging Behaviour In Lemurs, Monkeys and Apes*; Clutton-Brock, T.H., Ed.; Academic Press: New York, NY, USA, 2002; pp. 504–538.
63. Pruett, J.D.E.; McGrew, W.C. What does a chimpanzee need? Using natural behavior to guide the care and management of captive populations. In *Special Topics in Primatology*; Brent, L., Ed.; ASP: San Antonio, TX, USA, 2001; pp. 17–37.
64. Llorente, M.; Riba, D.; Ballesta, S.; Feliu, O.; Rostán, C. Rehabilitation and socialization of chimpanzees (*Pan troglodytes*) used for entertainment and as pets: An 8-year study at Fundació Mona. *Int. J. Primatol.* **2015**, *36*, 605–624. [[CrossRef](#)]

- 
65. Cant, J.G.H. Positional behavior of female Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Am. J. Primatol.* **1987**, *12*, 71–90. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
  66. Thorpe, S.K.S.; Crompton, R.H. Locomotor ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) in the Gunung Leuser Ecosystem, Sumatra, Indonesia: A multivariate analysis using log-linear modelling. *Am. J. Phys. Anthropol.* **2005**, *127*, 58–78. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
  67. Cant, J.G.H. Positional behaviour and body size of arboreal primates: A theoretical framework for field studies and an illustration of its application. *Am. J. Phys. Anthropol.* **1992**, *88*, 273–283. [[CrossRef](#)]
  68. Novak, M.A.; Suomi, S.J. Psychological well-being of primates in captivity. *Am. Psychol.* **1988**, *43*, 765–773. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

#### **Artículo 4**

**3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates***

**Aroa Casado, Elisabeth Cuesta-Torralvo, Juan Francisco Pastor, Marina De Diego, Mónica Gómez, Neus Ciurana, Josep Maria Potau**

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

## Resumen del artículo 4

**Objetivos:** Explorar las diferencias anatómicas en las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares entre los representantes del género *Hylobates* y otros primates hominoideos, que puedan estar relacionadas con sus diferentes tipos de locomoción.

**Materiales y métodos:** Se analizó la morfología de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares con morfometría geométrica tridimensional (3D GM) en la epífisis distal del radio de 44 *Hylobates*, 25 *Pan*, 31 *Gorilla* y 15 *Pongo*.

**Resultados:** Las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares eran relativamente más grandes en *Hylobates* que en los otros primates hominoideos y la zona de inserción del ligamento radiosemilunar corto presentó una orientación más palmar en los representantes de este género.

**Discusión:** Las diferencias morfológicas en las zonas de inserción entre *Hylobates* y los otros primates hominoideos pueden estar relacionadas con sus diferentes tipos de locomoción. El tamaño relativamente mayor de las zonas de inserción en *Hylobates* puede complementar la morfología peculiar de la extremidad superior en estos primates y puede estar relacionado con su tamaño corporal más pequeño, lo que les permite practicar un tipo de locomoción que es único dentro de la superfamilia de los primates hominoideos: la braquiación rápida de rebote (*ricochetal brachiation*).

**Palabras clave:** radio distal, ligamentos radiocarpianos, primates hominoideos, *Hylobates*.

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

## 1. INTRODUCTION

The primates of the genus *Hylobates* have marked morphological differences from the other primates in the Hominoid superfamily (Young, 2003). The causes of these differences have been widely studied and debated, as hylobatids were the first to diverge in the evolutionary lineage of hominoid primates (Zehr, 1999). This debate has given rise to different hypotheses on the origin of brachiation. Some investigators suggest that if the common ancestor of the Hominoid superfamily had a hylobatid-like body, brachiation would have been a primitive type of locomotion (Tuttle, 1975; Begun, Ward & Rose, 1997), while others propose that the locomotor behavior of *Hylobates* may have derived secondarily as a consequence of their small body size (Cartmill, 1985; Larson, 1998; Young, 2003). The study of the postcranial skeleton of *Hylobates* can shed light on this issue and help to understand how its phenotype correlates with its locomotor behavior (Young, 2003).

One of the most striking anatomical features of *Hylobates* is its long upper limb relative to its small body size (Pontzer, 2016), which permits a suspensory locomotion that is kinematically different from that of other hominoid and non-hominoid primates (Hunt, 1991; Isler, 2005). The brachiation practiced by *Hylobates* is characterized by a high biomechanical efficacy, short cycles, a high transfer rate between movements, and asymmetrical cycles in the use of the lower limbs (Isler, 2002). Together, these characteristics lead to a concentration in the upper limb of virtually all the work factor generated during brachiation (Thorpe & Crompton, 2006). In turn, this produces a series of traction forces that necessitate morphological changes in the wrist to stabilize the radial and ulnar deviation that takes place (Sarmiento, 1988). The anatomical peculiarities of the upper limb of hylobatids have been explored over the past few years from both an osteological (Richmond, Begun & Strait, 2001; Prime & Ford, 2016; Orr, 2017) and a muscular (van Leeuwen, Vanhoof, Kerkhof, Stevens & Vereecke, 2018; Vanhoof, van Leeuwen & Vereecke, 2020) perspective. However, few studies have quantitatively examined the functional adaptations of the upper limb of hylobatids in relation to their locomotor behavior (Vanhoof *et al.*, 2020).

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

Unlike other osteological regions of the upper limb, the distal radial epiphysis has no well-defined muscle insertion sites to link its morphological differences with the types of locomotion developed by hominoid primates. However, in the distopalmar region of the distal radial epiphysis, both the insertion site of the short radiolunate ligament (SRL) as well as the common insertion site of the radioscapocapitate ligament (RSC) and the long radiolunate ligament (LRL) can be related to the functional characteristics of the wrist of hominoid primates and their locomotor behavior (Casado *et al.*, 2019). Based on these previous findings by our group, we have now analyzed the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments of *Hylobates* by three-dimensional geometric morphometrics (3D GM) with the aim of determining whether their characteristic morphology can be quantitatively differentiated from that of other hominoid primates and whether it is related to their unique type of locomotion. The results obtained from this study can help to increase the currently available knowledge of the anatomy and wrist function of hylobatids, especially at the osteological and ligament level. We believe that our results can be applied in several fields, including comparative anatomy, evolutionary anatomy and biological anthropology, since they can be used to identify the type of locomotion used by fossil hominoid primates by analyzing fragments of the distal radial epiphysis.

## 2. MATERIALS AND METHODS

### 2.1. Osteological samples

A total of 115 left radii (Table 1) belonging to *Pan* (N=25), *Gorilla* (N= 31), *Pongo* (N=15), and *Hylobates* (N=44) specimens were analyzed in this study. All the specimens came from the Anthropologisches Institut und Museum (AIM) of the University of Zurich, Switzerland and correspond to adult individuals who died from reasons unrelated to this study. The adult age of the specimens was estimated by dental eruption patterns and the total fusion of the distal radial epiphysis.

### 2.2. 3D GM analysis

The distal radial epiphysis of each specimen was scanned by a 3D Next Engine Ultra HD laser surface scanner, at a resolution of 0.1 mm space-point separation with a



3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

density of 40k (2x) points. The different sections of the scans were fused with the Volume Merge option of Next Engine HD software at a resolution of 0.5 mm and saved as a PLY file. The resulting triangle mesh was edited with the open-source MeshLab software (Cignoni *et al.*, 2008) and the models were imported into Landmark Editor software (v. 3.6) (Wiley, 2006) for placing the landmarks (Casado *et al.*, 2019).

The sets of landmarks proposed by Casado *et al.* (2019) were used to represent the morphology of the two insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in the distal radial epiphysis (Fig. 1). Ten type III landmarks were used: the L1-L4 landmarks for the SRL insertion site and the L5-L10 landmarks for the common insertion site of the RSC and LRL. The raw data obtained with Landmark Editor software based on the landmark coordinates were exported into the MorphoJ statistical package (Klingenberg, 2011).

In order to confirm the reliability and reproducibility of the landmarks, we calculated intra- and inter-observer error before beginning the 3D GM analysis. Three experienced investigators each placed all the landmarks in the 44 *Hylobates* specimens on three separate days, with a 48-hour interval between the days to decrease the possibility of an investigator mechanically repeating the placement of the landmarks. Observer error in the other specimens had been calculated in a previous study by our group (unpublished results). Differences were analyzed with a pairwise Mann-Whitney analysis to detect any lack of reliability in the landmarks or the data.

A generalized Procrustes analysis (GPA) was used to eliminate variability due to differences of size, placement, or orientation and to minimize the sum of square distances between equivalent landmarks (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Zelditch, Swiderski, Sheets & Fink, 2004). This procedure allows the resulting data, termed Procrustes coordinates, to be used in a multivariate analysis (Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch *et al.*, 2004). A Principal Components Analysis (PCA) was then performed in order to reduce complex multidimensional data to fewer components, or eigenvectors, which could be used to explain the main differences between the groups (O'Higgins, 2000; Zelditch *et al.* 2004; Klingenberg, 2011). Subsequently, the normality of the sample was tested using the Shapiro-Wilk and Anderson-Darling tests in PAST software. Multivariate analyses of the variance (MANOVA and PERMANOVA) were performed to explore the observed

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

differences between all major components and determine their potential statistical significance.

In order to determine the influence of size on variation in shape (allometric scaling), a multivariate regression analysis (MRA) was performed with the Procrustes coordinates (indicative of shape) as the dependent variable and the logarithm of the centroid size (log CS), indicative of size, as the independent variable (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Zelditch *et al.*, 2004, Klingenberg, 2011). Finally, a covariance matrix was generated and a second PCA was performed with the regression residuals.

### 2.3. Ethical note

The research complied with protocols approved by the Institutional Animal Care and Use Committee of the University of Barcelona and adhered to the legal requirements of Spain.

## 3. RESULTS

The analyses of intra- and inter-observer error revealed no significant differences (Supporting Information). The PCA identified 23 Principal Components (PCs), the first six of which explained 74.58% of the variation in shape of the two insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments (PC1, 32%; PC2, 12.6%; PC3, 11.03%; PC4, 7.7%; PC5, 5.83%; PC6, 5.42%). The remaining PCs accounted for <5% each of the variation in shape. The scatterplot of PC1 vs. PC2 (Fig. 2) shows the differences among the four groups studied. *Hylobates* is located in the negative PC1 values, while *Gorilla* is located in the positive PC1 values, and *Pan* and *Pongo* are located near the 0.0 PC1 value. PC2 does not show large differences between the four groups of hominoid primates.

The PC1 findings (Fig. 2) showed that specimens with positive PC1 values were characterized by relatively small insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments and by an ulnopalmar orientation of the SRL insertion site. In contrast, in specimens with negative PC1 values, the two insertion sites were relatively large and the SRL insertion site had a palmar orientation. The MANOVA analysis for PCs with parametric distribution identified significant differences between *Hylobates* and the other hominoid primates (F: 6.1; P<0.001). The PERMANOVA analysis for PCs with non-parametric

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

distribution also identified significant differences between *Hylobates* and the other hominoid primates (F: 8.6;  $P < 0.001$ ), except in the case of the PC2 for *Gorilla* ( $P = 0.20$ ).

The MRA of shape (Procrustes coordinates) over size (log CS) indicated that 22.66% of the variation in the shape of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments was attributable to size ( $P < 0.001$ ). The second PCA performed with the regression residuals also identified 23 PCs, the first seven of which accounted for 74.02% of the variation in shape of the two insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments (PC1, 17.23%; PC2, 16.28%; PC3, 13.74%; PC4, 7.57%; PC5, 7.22%; PC6, 6.43%; PC7, 5.55%). The scatterplot of PC1 vs PC2 (Fig. 3) shows a large overlap among the four hominoid primates studied, indicating that the morphological differences detected in the first PCA (Fig. 2) are attributable to the influence of size on shape.

#### 4. DISCUSSION

Our 3D GM analysis detected significant differences between *Hylobates* and the three other hominoid primates in the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments. The *Hylobates* specimens had negative PC1 values (Fig. 2), indicating a significantly larger RSC + LRL insertion site. These ligaments limit the extension and ulnar deviation of the wrist and are fundamental in the stabilization of the scaphoid (by the RSC) and lunate (by the LRL) (Nordin & Frankel, 2001; Short, Werner, Green & Masaoka, 2002; Cardoso & Szabo, 2007; Short, Werner, Green, Sutton & Brutus, 2007; Apergis, 2013; Bateni, Bartolotta, Richardson, Mulcahy & Allan, 2013; Ringler & Murthy, 2015). In addition, *Hylobates* specimens had a palmar – rather than ulnopalmar – orientation of the SRL insertion site. The SRL is functionally important since it limits the extension and ulnar deviation of the wrist and stabilizes the lunate bone (Apergis, 2013; Short *et al.*, 2002; Short *et al.*, 2007). In contrast, our *Gorilla* specimens had positive PC1 values (Fig. 2), indicating smaller insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments. *Gorilla* is the most terrestrial semi-arboreal primate (Ross & Lukas, 2006), and the smaller insertion site may be the result of an osteological adaptation to knuckle-walking, as the bones of these primates have developed characteristics that guarantee the stability of the scaphoid and lunate (Orr, 2017). *Pan* and *Pongo* specimens were located in the central PC1 values (Fig. 2), indicating larger insertion sites than *Gorilla*. *Pan* and *Pongo* are semi-arboreal primates, and their larger insertion sites and corresponding larger ligaments can

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

compensate for the traction forces generated in the radiocarpal joint during arboreal activities, such as vertical climbing (Sarmiento, 1988; Richmond *et al.*, 2001).

The fact that the different types of locomotion developed by hominoid primates occupy a specific region of PC1, could indicate that the morphological changes observed in *Hylobates* are due to a highly derived locomotion (Cartmill, 1985). *Hylobates* combines safer types of locomotion, such as brachiation and vertical climbing (Chatani, 2003; Thorpe & Crompton, 2005), with rapid ricochetal brachiation, arm swinging, and more dangerous aerial phases (Fan, Scott, Fei & Ma, 2013; Orr, 2017). This characteristic locomotion is made possible by the combination of a small body size (Young, 2003) with a characteristic morphology of hominoid primates: a shortened lumbar region, a dorsoventral flattening and lateral expansion of the thorax (Selby & Lovejoy, 2017), a dorsally repositioned and craniocaudally elongated scapula, and a shortened olecranon that facilitates elbow extension (Byron, Granatosky & Covert, 2017). In addition, *Hylobates* has its own unique anatomical adaptations: thin, hook-shaped hands with extremely long triphalangeal fingers; a unique ball-and-socket wrist joint; particular muscle characteristics, such as powerful elbow flexors; and an extremely long anterior limb (Isler, 2005) that decreases the specific metabolic cost of mass per unit distance traveled (Pontzer, 2007; Pontzer, 2016).

This differentiated morphology makes it possible for *Hylobates* to rely on suspensory behaviors, with a significant proportion of aerial phases during arboreal locomotion (Cant, Youlatos & Rose, 2001; Cant, Youlatos & Rose, 2003). The use of brachiation in *Hylobates* ranges from 48% to 84% of total locomotion time, with quadrupedal locomotion being virtually non-existent, unlike other members of the Hominoid superfamily (Gebo, 1996, Cant *et al.*, 2001). Furthermore, several studies have found that the type of suspension used by *Hylobates* in the aerial phases is kinematically different from that of other primates (Usherwood, Larson & Bertram, 2003; Fan, Jiang & Tian, 2009), as *Hylobates* uses a rapid ricochetal brachiation (or bouncing brachiation) that includes a phase of true flight between contacts with the support elements (Chang, Bertram & Lee, 2000; Reichard *et al.*, 2016; Prime & Ford, 2016). This type of brachiation involves a rapid rotation of the trunk and the complete extension of the supporting limb before the flight phase (Bertram & Chang, 2001). In addition, *Hylobates*

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

is the only hominoid primate with suspensory behavior where the load falls exclusively on the upper limb, while other primates have either clambering-type suspensory locomotion, where all four limbs are called into play, or transfer locomotion, where the load is on the upper limb only 10-15% of the time (Cant, 1987; Thorpe & Crompton, 2006; Rein, Harvati & Harrison 2015). The characteristic brachiation of *Hylobates*, with the greater involvement of the upper limb, means that large traction loads affect the radiocarpal joint over an extended period of time (Rein *et al.*, 2015). This could explain the larger size of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments that we have observed in our PCA (Fig. 2).

Nevertheless, allometric scaling indicated that the different shape of the insertion sites in *Hylobates* compared to the other hominoid primates was to a large degree attributable to the relatively smaller body size of *Hylobates*. This morphological variance could thus be explained by the fact that rapid brachiation is unworkable in large-bodied primates, since a large body would produce greater tension in the supporting limb during swinging, which would increase the risk of rupture (Fan *et al.*, 2013). It is therefore likely that the larger size of the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in *Hylobates* is due to their unique body morphology, which can support a type of locomotion that is impossible for other hominoid primates with larger bodies. The smaller body of *Hylobates* has allowed them to develop the use of rapid ricochet brachiation, which involves a considerable radial and ulnar deviation of the wrist (Sarmiento, 1988). This deviation would then be compensated by a greater development of the palmar radiocarpal ligaments to stabilize the radiocarpal joint in a neutral position (Byron *et al.*, 2017). In addition, the smaller body of *Hylobates* permits them to use extended-elbow vertical climbing, which is characterized by a longer duration of the support phase and is mechanically more demanding than other types of vertical climbing (Isler & Thorpe, 2003). This use of extended-elbow vertical climbing could well explain the larger size of the insertion sites of the wrist ligaments in *Hylobates*, which would compensate for the traction forces generated in the wrist (Tamagawa *et al.*, 2020).

In conclusion, our 3D GM analysis has identified significant differences in the RSC+LRL and SRL insertion sites in *Hylobates* compared to other hominoid primates. We have seen that the morphology of these insertion sites in *Hylobates* is more similar to

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

that of semi-arboreal primates like *Pan* and *Pongo* than to that of more terrestrial primates like *Gorilla*. We have also observed that the particular shape of these insertion sites in *Hylobates* may well be related to their unique locomotor behavior and to their smaller body size. Our results expand the currently available information on the functional anatomy of the wrist in hominoid primates and will also help investigators assign a particular type of locomotion to fossil hominoid primates based on fragments of the distal radial epiphysis.

## 5. ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Marcia Poncé de León and Christoph P. E. Zollikofer (UZH) for their advice and their kindness in granting us access to the material under their care. This study was funded by the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (project CGL2014-52611-C2-2-P to JMP), by the European Union (FEDER), and by the Ajudes Predoctorals of the University of Barcelona (APIF-UB 2016/2017 to AC). We also thank Renee Grupp for assistance in drafting the manuscript.

## 6. DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

## 7. REFERENCES

- Apergis, E. (2013) Wrist Anatomy. In: *Fracture-Dislocations of the Wrist*. Milano: Springer (pp. 7–41). [https://doi.org/10.1007/978-88-470-5328-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-88-470-5328-1_2)
- Bateni, C. P., Bartolotta, R. J., Richardson, M. L., Mulcahy, H., & Allan, C. H. (2013). Imaging key wrist ligaments: What the surgeon needs the radiologist to know. *American Journal of Roentgenology*, 200, 1089–1095. <https://doi.org/10.2214/ajr.12.9738>
- Begun, D. R., Ward, C. V., & Rose, M. D. (1997). Events in hominoid evolution. In: Begun, D., Ward, C., Rose, M. (Eds.). *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. New York: Plenum Press (pp. 389–416).

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

- Bertram, J. E. A., & Chang, Y. H. (2001). Mechanical energy oscillations of two brachiation gaits: measurement and simulation. *American Journal of Physical Anthropology*, *113*, 319–326. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1088>
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Byron, C. D., Granatosky, M. C., & Covert, H. H. (2017). An anatomical and mechanical analysis of the douc monkey (*genus Pygathrix*), and its role in understanding the evolution of brachiation. *American Journal of Physical Anthropology*, *164*, 801–820. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23320>
- Cant, J. G. H. (1987). Positional behavior of female Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *American Journal of Primatology*, *12*, 71–90. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350120104>
- Cant, J. G. H., Youlatos, D., & Rose, M. D. (2001). Locomotor behavior of *Lagothrix lagothrica* and *Ateles belzebuth* in Yasuní National Park, Ecuador: general patterns and nonsuspensory modes. *Journal of Human Evolution*, *41*, 141–166. <https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0485>
- Cant, J. G. H., Youlatos, D., & Rose, M. D. (2003). Suspensory locomotion of *Lagothrix lagothrica* and *Ateles belzebuth* in Yasuní National Park, Ecuador: general patterns and nonsuspensory modes. *Journal of Human Evolution*, *44*, 685–700. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(03\)00060-5](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(03)00060-5)
- Cardoso, R., & Szabo, R. M. (2007). Wrist anatomy and surgical approaches. *Orthopedic Clinics of North America*, *38*, 127–148. <https://doi.org/10.1016/j.ocl.2007.02.010>
- Cartmill, M. (1985). Functional Vertebrate Morphology. In: M. Hildebrand, D. M., Bramble, K. F., & Liem, D. B. Wake (Eds.). Cambridge, MA: Belknap Press (pp. 73–88).
- Casado, A., Punsola, V., Gómez, M., de Diego, M., Barbosa, M., de Paz, F. J., Pastor, J. F., & Potau, J. M. (2019). Three-dimensional geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, *170*, 24–36. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23885>

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

- Chang, Y. H., Bertram, J. E. A., & Lee, D. V. (2000). External forces and torques generated by the brachiating white-handed gibbon (*Hylobates lar*). *American Journal of Physical Anthropology*, *113*, 201–216. [https://doi.org/10.1002/1096-8644\(200010\)113:2%3C201::AID-AJPA5%3E3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/1096-8644(200010)113:2%3C201::AID-AJPA5%3E3.0.CO;2-S)
- Chatani, K. (2003). Positional behavior of free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, *44*, 13–23. <https://doi.org/10.1007/s10329-002-0002-z>
- Cignoni, P., Callieri, M., Corsini, M., Dellepiane, M., Ganovelli, F., & Ranzuglia, G. (2008). MeshLab: an open-source mesh processing tool. In: V. Scarano, R. de Chiara, & U. Erra (Eds.). *6th Eurographics Italian Chapter Conference* (pp. 129–136).
- Fan, P., Jiang X., & Tian C. (2009). The critically endangered black crested gibbon *Nomascus concolor* on Wuliang Mountain, Yunnan: the function of different forest types for the gibbon's conservation. *Oryx*, *43*, 203–208. <https://doi.org/10.1017/S0030605308001907>
- Fan, P., Scott, M. B., Fei, H., & Ma, C. (2013). Locomotion behavior of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) living in karst forest in Bangliang Nature Reserve, Guangxi, China. *Integrative Zoology*, *8*, 356–364. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00300.x>
- Gebo, D. L. (1996). Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, *101*, 55–92. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-8644\(199609\)101:1%3C55::aid-ajpa5%3E3.0.co;2-c](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-8644(199609)101:1%3C55::aid-ajpa5%3E3.0.co;2-c)
- Hunt, K. (1991). Positional behavior in the Hominoidea. *International Journal of Primatology*, *12*, 95–118.
- Isler, K. (2002). Characteristics of vertical climbing in gibbons. *Evolutionary Anthropology*, *11*, 49–52. <https://doi.org/10.1002/evan.10055>
- Isler, K. (2005). 3D-kinematics of vertical climbing in hominoids. *American Journal of Physical Anthropology*, *126*, 66–81. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10419>



3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in Hylobates

- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Larson, S. G. (1998). Parallel evolution in the hominoid trunk and forelimb. *Evolutionary Anthropology*, 6, 87–99. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1998\)6:3%3C87::AID-EVAN3%3E3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:3%3C87::AID-EVAN3%3E3.0.CO;2-T)
- Nordin, M., & Frankel, V. H. (2001). *Basic biomechanics of the musculoskeletal system*. Baltimore: Lippincott Williams and Wilkins.
- O'Higgins, P. (2000). The study of morphological variation in the hominid fossil record: Biology, landmarks and geometry. *Journal of Anatomy*, 197, 103–120.
- Orr, C. M. (2017). Locomotor hand postures, carpal kinematics during wrist extension, and associated morphology in anthropoid primates. *Anatomical Record*, 300, 382–401. <https://doi.org/10.1002/ar.23507>
- Pontzer, H. (2007). Effective limb length and the scaling of locomotor cost in terrestrial animals. *Journal of Experimental Biology*, 210, 1752–1761. <https://doi.org/10.1242/jeb.002246>
- Pontzer, H. (2016). A unified theory for the energy cost of legged locomotion. *Biological Letters*, 12, 20150935. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0935>
- Prime, J. M. & Ford, S. M. (2016). Hand manipulation skills in hylobatids. In: Reichard, U. H., Barelli, C., Hirohisa, H. & Nowak, M. G. (Eds.). *Evolution of Gibbons and Siamang*. Berlin, Germany: Springer Science & Business Media (pp. 269–289).
- Rein, T. R., Harvati, K., & Harrison, T. (2015). Inferring the use of forelimb suspensory locomotion by extinct primate species via shape exploration of the ulna. *Journal of Human Evolution*, 78, 70–79. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.08.010>
- 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. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10019>

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

- Ringler, M. D., & Murthy, N. S. (2015). MR imaging of wrist ligaments. *Medical Clinics of North America*, 23, 367–391. <https://doi.org/10.1016/j.mric.2015.04.007>
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 129–132.
- Ross, S. R., & Lukas, K. E. (2006). Use of space in a non-naturalistic environment by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Applied Animal Behaviour Science*, 96, 143–152. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2005.06.005>
- Sarmiento, E. E. (1988). Anatomy of the hominoid wrist joint: Its evolutionary and functional implications. *International Journal of Primatology*, 9, 281–345.
- Selby, M. S., & Lovejoy, C. O. (2017). Evolution of the hominoid scapula and its implications for earliest hominid locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 162, 682–700. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23158>
- Short, W. H., Werner, F. W., Green, J. K., & Masaoka, S. (2002). Biomechanical evaluation of ligamentous stabilizers of the scaphoid and lunate. *Journal of Hand Surgery*, 27, 991–1002. <https://doi.org/10.1053/jhsu.2002.35878>
- Short, W. H., Werner, F. W., Green, J. K., Sutton, L. G., & Brutus, J. P. (2007). Biomechanical evaluation of the ligamentous stabilizers of the scaphoid and lunate: Part III. *Journal of Hand Surgery*, 32, 297–309. <https://doi.org/10.1016/j.jhsa.2006.10.024>
- Tamagawa, T., Lundh, T., Shigetoshi, K., Nitta, N., Ushio, N., Inubushi, T., Shiino, A., Karlsson, A., Inoue, T., Mera, Y., Hino, K., Komori, M., Morikawa, S., Sawajiri, S., Naka, S., Honma, S., Kimura, T., Uchimura, Y., Imai, S., Egi, N., Otani, H., Udagawa, J., & Zhang, X. (2020). Correlation between musculoskeletal structure of the hand and primate locomotion: Morphometric and mechanical analysis in prehension using the crossand triple-ratios. *PLoS ONE*, 15, e0232397. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232397>
- Thorpe, S. K. S., & Crompton, R. H. (2005). Locomotor ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) in the Gunung Leuser Ecosystem, Sumatra,

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

Indonesia: A multivariate analysis using log-linear modelling. *American Journal of Physical Anthropology*, 127, 58–78. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20151>

- Thorpe, S. K. S., & Crompton, R. H. (2006). Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in Hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 384–401. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20422>
- Tuttle, R. H. (1975). Parallelism, brachiation, and hominoid phylogeny. In: Lockett, S. (Eds.). *Phylogeny of the Primates: A Multidisciplinary Approach*. New York: Plenum Press (pp. 447–480).
- Usherwood, J. R., Larson, S. G., & Bertram, J. E. A. (2003). Mechanisms of force and power production in unsteady ricochetal brachiation. *American Journal of Physical Anthropology*, 120, 364–372. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10133>
- Vanhoof, J. M., van Leeuwen, T., & Vereecke, E. E. (2020). The forearm and hand musculature of semiterrestrial rhesus macaques (*Macaca mulatta*) and arboreal gibbons (*Fam. Hylobatidae*). Part I. Description and comparison of the muscle configuration. *Journal of Anatomy*, 237, 774–790. <https://doi.org/10.1111/joa.13222>
- Van Leeuwen, T., Vanhoof, M. J. M., Kerkhof, F. D., Stevens, J. M. G., & Vereecke, E. E. (2018). Insights into the musculature of the bonobo hand. *Journal of Anatomy*, 233, 328–340. <https://doi.org/10.1111/joa.12841>
- Wiley, D. F. (2006). *Landmark editor 3.0*. Davis: IDAV, University of California. <http://graphics.idav.ucdavis.edu/research/EvoMorph>
- Young, N. M. (2003). A reassessment of living hominoid postcranial variability: implications for ape evolution. *Journal of Human Evolution*, 45, 441–464. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2003.09.001>
- Zehr, S. M. (1999). A Nuclear and Mitochondrial Phylogeny of the Lesser Apes (*Primates, genus Hylobates*). Ph.D. thesis, Harvard University, Cambridge, MA (pp. 221).
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L. (2004). *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. New York: Academic Press.

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

## TABLES

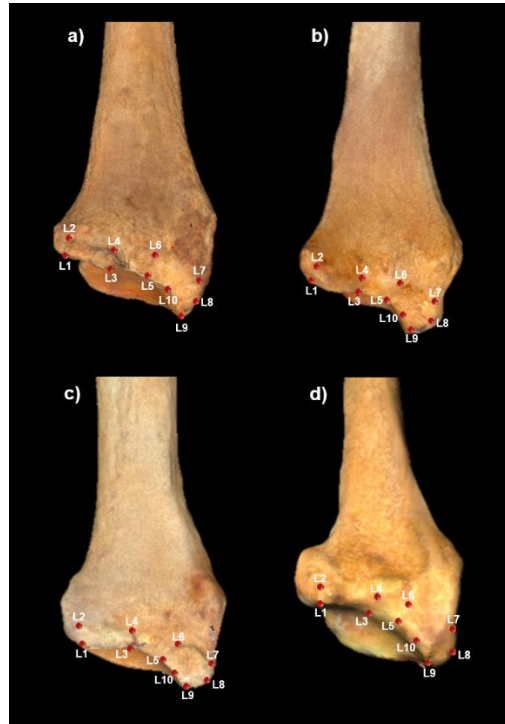
**Table 1.** Osteological samples used in the 3D GM analysis. UZH = University of Zurich.

\**Pan* represents an individual of unknown sex.

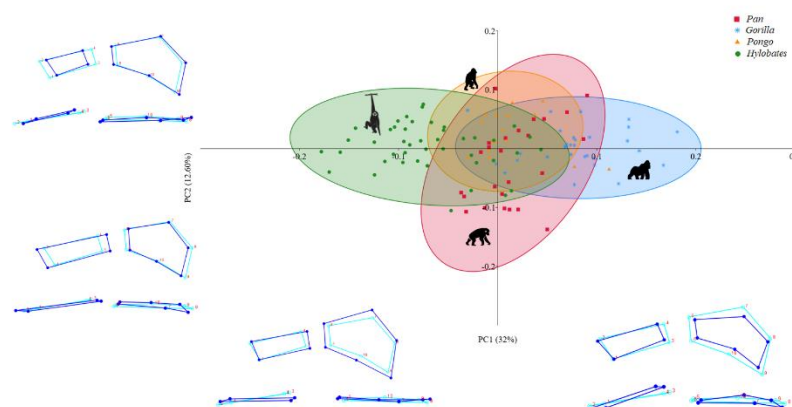
<b>Sample</b>	<b>N</b>	<b>Male</b>	<b>Female</b>	<b>Collection</b>
<i>Homo sapiens</i>	31	12	19	UB
<i>Gorilla gorilla</i>	31	17	14	UZH
<i>Pan troglodytes</i>	25*	11	13	UZH
<i>Pongo pygmaeus</i>	15	8	7	UZH
<i>Hylobates</i>	44	24	20	UZH
<b>TOTAL</b>	<b>146</b>	<b>72</b>	<b>73</b>	

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*

## FIGURES

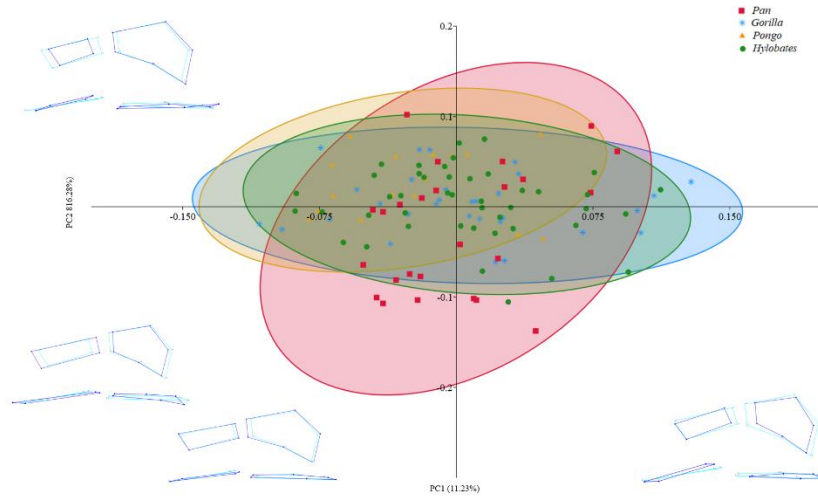


**Figure 1.** Distal radial epiphyses of (a) *Gorilla*, (b) *Pan*, (c) *Pongo* and (d) *Hylobates*. In each of the distal radial epiphyses, the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments are shown with the locations of the landmarks.



**Figure 2.** Scatter plot of PC1 vs PC2 derived from the PCA of the 3D GM analysis. Dark blue wireframes show the extreme shape of each PC in a palmar view (upper panel) and a proximal view (lower panel). Light blue wireframes show the mean shape (coordinates 0.0).

3D geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments indicates a relationship between wrist anatomy and unique locomotor behavior in *Hylobates*



**Figure 3.** Scatter plot of PC1 vs PC2 derived from the PCA with the regression residuals of the 3D GM analysis. Dark blue wireframes show the extreme shape of each PC in a palmar view (upper panel) and a proximal view (lower panel). Light blue wireframes show the mean shape (coordinates 0.0).

### SUPPORTING INFORMATION

Results of the pairwise Mann-Whitney (ANEXOS) analysis of intra- and inter-observer error. The first number in the heading indicates the number of the observer (observer 1, 2, or 3) and the final number indicates the day the analysis was performed (day 1, 2, or 3).

## OTROS RESULTADOS NO PUBLICADOS

**Proyecto en fase de realización: Estudio de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares en restos fósiles del linaje humano.**

### Muestra osteológica

Para la realización del presente estudio se han utilizado los radios izquierdos pertenecientes a las especies *Homo sapiens* (N=31), *Pan troglodytes* (N=25), *Gorilla gorilla* (N=31), *Pongo pygmaeus* (N=15) y ocho restos fósiles: *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V), *Australopithecus sediba* (MH2 88-142), *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419), *Homo neanderthalensis* (Tabun C4, N=2), *Paranthropus robustus* (SK 3602), *Proconsul heseloni* (KNM-RU 2036 AI) y *Homo sapiens* (Skhul 1).

Los individuos humanos proceden de la Unidad de Anatomía y Embriología Humanas de la Universidad de Barcelona (UB, España) y pertenecen a individuos adultos con edades comprendidas entre los 38 y 97 años de edad (media de 80.9 años). Los primates no humanos proceden del *Anthropologisches Institut und Museum* de la Universidad de Zurich (UZH, Switzerland). Las réplicas de primera generación de los restos fósiles pertenecen al *Center for the Study of Human Origins* (CSHO) que se encuentra en el Departamento de Antropología de la Universidad de Nueva York.

### Protocolo de trabajo

En el presente estudio se utilizó el mismo protocolo de trabajo detallado en Casado *et al.* (2019).

### Análisis estadísticos

Se utilizó un análisis generalizado de Procrustes (GPA) para eliminar la variabilidad debida a diferencias de tamaño, ubicación u orientación y para minimizar la suma de distancias cuadradas entre *landmarks* de referencia equivalentes (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Zelditch *et al.*, 2004). Este procedimiento permite que los datos

resultantes, denominados coordenadas de Procrustes, se utilicen en un análisis multivariado (Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch *et al.*, 2004). A continuación, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) con el fin de reducir los datos multidimensionales complejos a menos componentes, o vectores propios, que podrían usarse para explicar las principales diferencias entre los grupos (O'Higgins, 2000; Zelditch *et al.*, 2004; Klingenberg, 2011).

Las diferencias máximas entre grupos se analizaron mediante un análisis canónico de la varianza (CVA). Las variantes canónicas derivadas del análisis maximizan las diferencias de forma entre grupos (Zelditch *et al.*, 2004), representando el desplazamiento de los *landmarks* respecto a la forma media de la varianza. Se comprobó la fiabilidad de las diferencias grupales encontradas en el CVA utilizando un análisis discriminante lineal (LDA), con la regla de clasificación de Fisher y el método de validación cruzada *jackknife*, que consiste en dejar un individuo fuera de la muestra a comparar para obtener las probabilidades *post hoc* de clasificación correcta (Klingenberg, 2011).

Finalmente, se realizó un análisis multivariado de la regresión (MRA) con las coordenadas de Procrustes (con una prueba de permutación con 1000 aleatorizaciones), indicativo de la forma, como variable dependiente y el tamaño del centroide (CS), indicativo del tamaño del radio distal, como variable independiente (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Zelditch *et al.*, 2004, Klingenberg, 2011) para comprobar si la muestra presenta afectación alométrica.

### **Resultados provisionales**

El PCA deparó 23 componentes principales (PC), de los cuales los cinco primeros explicaron el 73.8% de la diferencia de la forma de las dos áreas de inserción ligamentosa: PC1, 34.07%; PC2, 17.11%; PC3, 11.38%; PC4, 6.13%; PC5, 5.17%. El resto de componentes principales son poco representativos de la diferencia total ( $\leq 5\%$  cada uno). El *scatter plot* del PC1 vs. PC2 (Figura 1) muestra diferencias entre las cuatro especies estudiadas, aunque existe un evidente grado de solapamiento entre ellas. *Homo sapiens* se desplaza hacia los valores positivos del PC1 junto con *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) y *Homo sapiens* (Skhul 1) y los primates *knuckle-walkers* (*Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*) junto con *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V), *Paranthropus robustus* (SK 3602), *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) y *Australopithecus*



*sediba* (MH2 88-142) se desplazan hacia los valores negativos del PC1, mientras que *Pongo pygmaeus* se halla situado en el valor 0.0 del PC1. El PC2 permite diferenciar entre sí a los primates *knuckle-walkers*, con *Gorilla gorilla* ocupando los valores positivos del PC2 y *Pan troglodytes* ocupando los valores negativos. El PC3 no permite identificar diferencias entre las cuatro especies estudiadas.

Los cambios de forma a lo largo del PC1 (Figura 1) muestran que los individuos situados en los valores positivos se caracterizan por presentar un mayor tamaño relativo del área de inserción de los ligamentos LREG + LRSL y un menor tamaño relativo y una orientación más palmar del área de inserción del LRSC. En cambio, los individuos situados en los valores negativos del PC1 presentan un menor tamaño relativo del área de inserción de los ligamentos LREG + LRSL y un mayor tamaño relativo y una orientación más ulnopalmar del área de inserción del LRSC. Por otro lado, los cambios de forma a lo largo del PC2 (Figura 1) muestran que los individuos situados en los valores positivos se caracterizan por presentar un menor tamaño relativo de las dos áreas de inserción y una orientación ulnopalmar del área de inserción del LRSC, mientras que los individuos situados en los valores negativos presentan un mayor tamaño relativo de las dos áreas de inserción y una orientación palmar del área de inserción del LRSC.

El CVA deparó 9 variables canónicas (CV) de los cuales las tres primeras explicaron el 89.79% de la diferencia total de la forma de las áreas de inserción ligamentosas. La CV1 explicó el 51.45% de la diferencia total de la forma, la CV2 el 26.98%, la CV3 el 11.36%. El resto de variables canónicas son poco representativas de la diferencia total de la forma ( $\leq 5\%$  cada una).

Las pruebas de permutación realizadas sobre distancias de Mahalanobis mostraron diferencias significativas entre *Homo sapiens* moderno y *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p=0.001$ ), *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) ( $p=0.001$ ), *Australopithecus sediba* (MH2 88-142) ( $p=0.007$ ), *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p=0.002$ ) y *Homo sapiens* (Skhul 1) ( $p=0.001$ ). También encontramos diferencias entre *Pan troglodytes* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p<0.001$ ), *Pan troglodytes* y *Homo sapiens* (Skhul 1) ( $p=0.03$ ), *Pan troglodytes* y *Paranthropus robustus* (SK 3602) ( $p=0.03$ ), *Gorilla gorilla* y *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p=0.005$ ), *Gorilla gorilla* y *Australopithecus sediba* (MH2 88-142) ( $p=0.03$ ),

*Gorilla gorilla* y *Paranthropus robustus* (SK 3602) ( $p=0.03$ ), *Gorilla gorilla* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p=0.002$ ), *Gorilla gorilla* y *Homo sapiens* (Skhul 1) ( $p=0.03$ ), *Pongo pygmaeus* y *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p=0.005$ ), *Pongo pygmaeus* y *Paranthropus robustus* (SK 3602) ( $p=0.018$ ), *Pongo pygmaeus* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p=0.006$ ).

Las pruebas de permutación realizadas sobre distancias de Procrustes mostraron diferencias significativas entre *Homo sapiens* moderno y: *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p=0.001$ ), *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) ( $p=0.007$ ), *Australopithecus sediba* (MH2 88-142) ( $p=0.0009$ ), *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p=0.001$ ), *Homo sapiens* (Skhul 1) ( $p=0.004$ ). También encontramos diferencias entre: *Pan troglodytes* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p<0.001$ ), *Gorilla gorilla* y *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p=0.018$ ), *Gorilla gorilla* y *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) ( $p=0.04$ ), *Gorilla gorilla* y *Paranthropus robustus* (SK 3602) ( $p=0.02$ ), *Gorilla gorilla* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p=0.006$ ). *Pongo pygmaeus* y *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p=0.018$ ), *Pongo pygmaeus* y *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) ( $p=0.04$ ), *Pongo pygmaeus* y *Paranthropus robustus* (SK 3602) ( $p=0.02$ ), *Pongo pygmaeus* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p=0.006$ ).

El *scatter plot* de CV1 vs. CV2 (Figura 2) muestra una clara separación entre *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) y *Homo sapiens* (Skhul 1), desplazados hacia los valores positivos del CV1, y los primates hominoideos no humanos, *Paranthropus robustus* (SK 3602), *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V), *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) y *Australopithecus sediba* (MH2 88-142), desplazados hacia los valores negativos del CV1. Por su parte, el CV2 permite distinguir *Gorilla gorilla* y *Paranthropus robustus* (SK 3602), desplazados hacia los valores negativos, de los primates hominoideos no humanos más arbóreos (*Pan troglodytes* y *Pongo pygmaeus*), junto con *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V), *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) y *Australopithecus sediba* (MH2 88-142), desplazados hacia los valores positivos.

En el LDA, la comparación de la forma de las áreas de inserción ligamentosas fue significativa para la distancia de Procrustes para: *Homo sapiens* moderno y

*Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p < 0.001$ ), *Homo sapiens* moderno y *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) ( $p = 0.003$ ), *Homo sapiens* moderno y *Australopithecus sediba* (MH2 88-142) ( $p = 0.001$ ), *Homo sapiens* moderno y *Paranthropus robustus* (SK 3602) ( $p = 0.02$ ), *Homo sapiens* moderno y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p < 0.0001$ ), *Homo sapiens* moderno y *Homo sapiens* (Skhul 1) ( $p = 0.005$ ), *Pan troglodytes* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p = 0.04$ ), *Gorilla gorilla* y *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p = 0.05$ ), *Gorilla gorilla* y *Australopithecus anamensis* (KNM-ER-20419) ( $p = 0.02$ ), *Gorilla gorilla* y *Australopithecus sediba* (MH2 88-142) ( $p = 0.01$ ), *Gorilla gorilla* y *Paranthropus robustus* (SK 3602) ( $p = 0.02$ ), *Gorilla gorilla* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p < 0.0001$ ), *Gorilla gorilla* y *Homo sapiens* (Skhul 1) ( $p = 0.03$ ), *Pongo pygmaeus* y *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p = 0.02$ ) y *Pongo pygmaeus* y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p = 0.007$ ). En el T-square test se observaron diferencias significativas entre *Homo sapiens* moderno y *Australopithecus afarensis* (AL 288-1Q, AL 288-1V) ( $p = 0.03$ ), *Homo sapiens* moderno y *Australopithecus sediba* (MH2 88-142) ( $p = 0.002$ ), *Homo sapiens* moderno y *Paranthropus robustus* (SK 3602) ( $p = 0.03$ ), *Homo sapiens* moderno y *Homo neanderthalensis* (Tabun C4) ( $p = 0.003$ ) y *Homo sapiens* moderno y *Homo sapiens* (Skhul 1) ( $p = 0.005$ ).

El MRA de la forma sobre el CS fue significativo ( $p = 0.01$ ), pero sólo el 2.11% de la variación de la forma de las áreas de inserción ligamentosas era atribuible al tamaño.

**Table 1.** CVA Mahalanobis and Procrustes (in italics) distances between groups with P-values (in parenthesis) based on 1000 permutations.

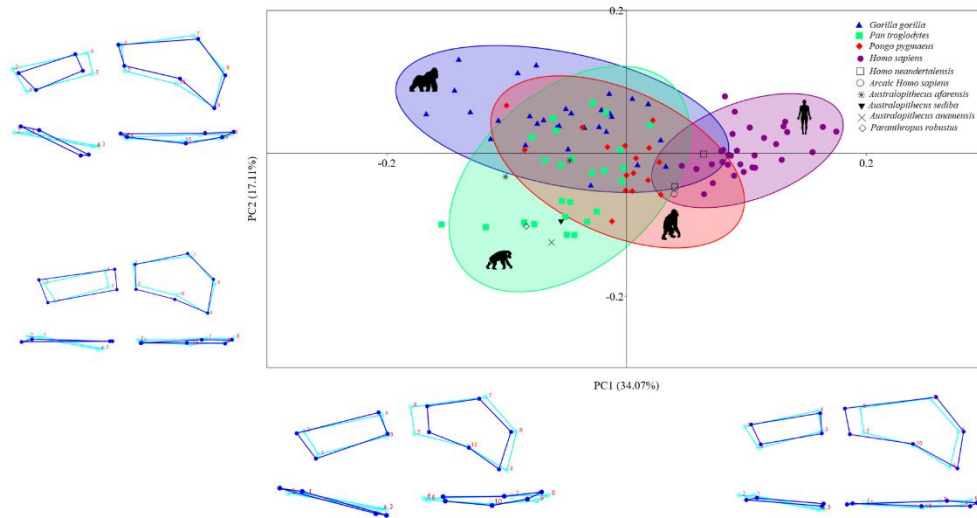
	<i>H. sapiens</i>	<i>P. troglodytes</i>	<i>G. gorilla</i>	<i>P. pygmaeus</i>
<i>A. afarensis</i> (AL 288-1Q, AL 288-1V)	<b>7.33 (p=0.001)</b> <b>0.19 (p=0.001)</b>	4.42 (p=0.09) <i>0.07 (p=0.69)</i>	<b>5.10 (p=0.005)</b> <b>0.11 (p=0.05)</b>	<b>5.75 (p=0.005)</b> <b>0.11 (p=0.018)</b>
<i>A. anamensis</i> (KNM-ER-20419)	<b>6.94 (p=0.01)</b> <b>0.22 (p=0.007)</b>	5.01 (p=0.64) <i>0.13 (p=0.29)</i>	6.25 (p=0.09) <b>0.18 (p=0.01)</b>	6.04 (p=0.29) <b>0.17 (p=0.04)</b>
<i>A. sediba</i> (MH2 88-142)	<b>8.07 (p=0.007)</b> <b>0.19 (p=0.0009)</b>	5.65 (p=0.34) <i>0.09 (p=0.82)</i>	<b>7.73 (p=0.03)</b> <b>0.16 (p=0.01)</b>	7.32 (p=0.10) <i>0.14 (p=0.22)</i>
<i>P. robustus</i> (SK 3602)	<b>8.99 (p=0.003)</b> <b>0.23 (p=0.006)</b>	<b>7.92 (p=0.03)</b> <i>0.13 (p=0.21)</i>	<b>7.98 (p=0.03)</b> <b>0.18 (p=0.01)</b>	<b>9.6704 (p=0.018)</b> <b>0.08 (p=0.02)</b>
<i>H. neanderthalensis</i> (Tabun C4)	<b>5.42 (p=0.002)</b> <b>0.11 (p=0.001)</b>	<b>6.72 (p&lt;0.001)</b> <b>0.13 (p=0.03)</b>	<b>7.69 (p=0.002)</b> <b>0.17 (p=0.002)</b>	<b>7.74 (p=0.004)</b> <b>0.13 (p=0.006)</b>
<i>H. sapiens</i> (Skhul 1)	<b>6.70 (p=0.001)</b> <b>0.14 (p=0.004)</b>	<b>7.30 (p=0.03)</b> <i>0.14 (p=0.21)</i>	<b>8.84 (p=0.03)</b> <b>0.19 (p=0.01)</b>	8.15 (p=0.06) <i>0.14 (p=0.25)</i>

**Table 2.** Mahalanobis and Procrustes (in italics) distances between groups with P-values (in parenthesis) based on 1000 permutations.

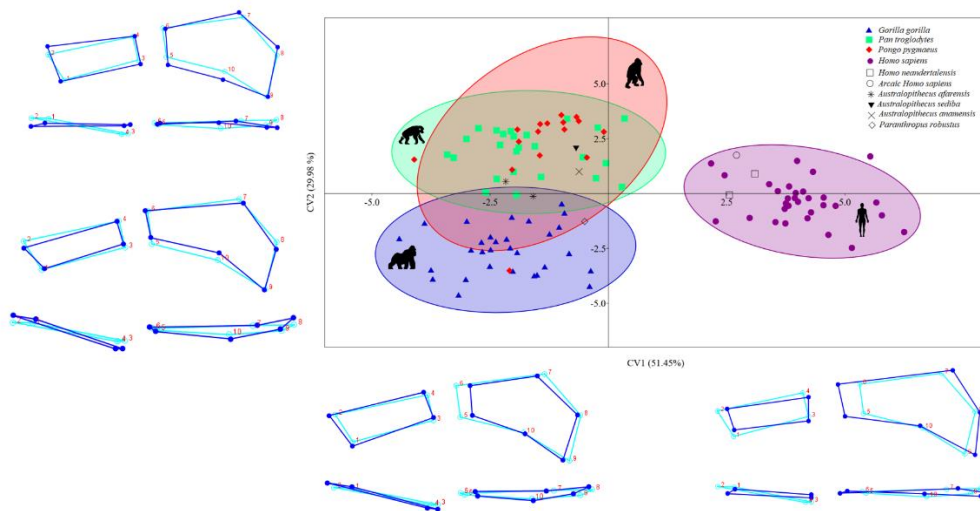
	<i>H. sapiens</i>	<i>P. troglodytes</i>	<i>G. gorilla</i>	<i>P. pygmaeus</i>
<i>A. afarensis</i> (AL 288-1Q, AL 288-1V)	<b>12.37 (0.03)</b> <b>0.18 (&lt;0.001)</b>	20.34 (0.11) <i>0.07 (0.68)</i>	8.89 (0.19) <b>0.11 (0.05)</b>	<b>7.80 (0.04)</b> <b>0.11 (0.02)</b>
<i>A. anamensis</i> (KNM-ER-20419)	14.78 (0.09) <b>0.21 (0.003)</b>	14.02 (0.71) <i>0.13 (0.29)</i>	11.91 (0.27) <b>0.18 (0.02)</b>	6.09 (0.31) <i>0.16 (0.06)</i>
<i>A. sediba</i> (MH2 88-142)	<b>19.19 (0.002)</b> <b>0.19 (0.001)</b>	22.26 (0.4) <i>0.09 (0.8)</i>	12.11 (0.20) <b>0.16 (0.01)</b>	6.90 (0.35) <i>0.22 (0.22)</i>
<i>P. robustus</i> (SK 3602)	<b>24.50 (0.03)</b> <b>0.23 (0.001)</b>	31.12 (0.20) <i>0.14 (0.24)</i>	14.81 (0.07) <b>0.17 (0.02)</b>	7.78 (0.9) <i>0.19 (0.07)</i>
<i>H. neanderthalensis</i> (Tabun C4)	<b>18.53 (0.001)</b> <b>0.10 (0.003)</b>	16.62 (0.20) <b>0.13 (0.04)</b>	10.49 (0.06) <b>0.17 (&lt;0.0001)</b>	7.74 (0.07) <b>0.12 (0.007)</b>
<i>H. sapiens</i> (Skhul 1)	<b>25.38 (0.001)</b> <b>0.14 (0.005)</b>	20.29 (0.49) <i>0.14 (0.22)</i>	13.81 (0.14) <b>0.19 (0.03)</b>	9.42 (0.18) <i>0.14 (0.23)</i>

**Table 3.** Percentages of *post-hoc* correct classification from the discriminant functions and after leave-one out cross-validation.

	<b>Discriminant functions</b>	<b>After cross-validation</b>	<b>Decrease in correct classification %</b>
<i>A.afarensis- H.sapiens</i>	100	71.77	28.23
<i>A.anamensis- H.sapiens</i>	100	75	25
<i>A.sedibas- H.sapiens</i>	100	75	25
<i>A.neandertal- H.sapiens</i>	100	71.77	28.23
<i>P.robustus - H.sapiens</i>	100	100	0
<i>A.H.sapiens- H.sapiens</i>	100	96.87	3.13
<i>A.neandertal- P. troglodytes</i>	100	65	35
<i>A.afarensis- G. gorilla</i>	100	93.55	6.45
<i>A.anamensis- G. gorilla</i>	100	75	25
<i>A.sedibas- G. gorilla</i>	100	75	25
<i>A.neandertal- G. gorilla</i>	100	68.55	31.45
<i>A.H.sapiens- G. gorilla</i>	100	75	25
<i>P.robustus – G.gorilla</i>	100	90.32	9.6
<i>A.neandertal- P.pygmaeus</i>	100	71.66	28.34
<i>A.afarensis- P.pygmaeus</i>	100	68.33	31.67



**Figura 1.** Gráfico de dispersión de PC1 frente a PC2 derivado del PCA del análisis de GM. Las elipses incluyen intervalos de confianza del 95% de la media del grupo. Los *wireframes* de color azul oscuro muestran la forma extrema de cada PC en una vista palmar (panel superior) y una vista proximal (panel inferior). Los *wireframes* de color azul claro representan la forma media (coordenadas 0.0).



**Figura 2.** Gráfico de dispersión de CV1 frente a CV2 derivado del CVA del análisis de GM. Las elipses incluyen intervalos de confianza del 95% de la media del grupo. Los *wireframes* de color azul oscuro muestran la forma extrema de cada CV en una vista palmar (panel superior) y una vista proximal (panel inferior). Los *wireframes* de color azul claro representan la forma media (coordenadas 0.0).





# DISCUSIÓN







## 4. DISCUSIÓN

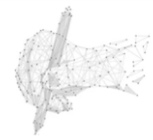
La función específica de los ligamentos de la muñeca es un tema de gran importancia y de gran interés a nivel clínico en la actualidad [119-123], debido a su papel relevante en la estabilización de la articulación de la muñeca. Existen diferentes debates en la literatura científica sobre la idoneidad de las diversas vías de abordaje de las fracturas del radio distal que implican la lesión de la cápsula articular y de las luxaciones de la articulación radiocarpiana, así como, sobre la forma óptima de tratar la cápsula articular en las diferentes técnicas quirúrgicas [12]. Un gran número de estudios actuales [17,119-123] coinciden en la importancia de conocer la función específica de cada uno de los ligamentos de la muñeca, comprendiendo sus particularidades, en vez de tratarlos como un conjunto funcional. De este modo, se podrá determinar a nivel quirúrgico la adecuación de los distintos tipos de intervención en relación con el tipo de lesión o fractura existente. En el marco de este contexto teórico, nos planteamos abordar el estudio sobre las particularidades morfológicas y funcionales de los ligamentos de la muñeca desde la perspectiva de la anatomía comparada, ya que pensamos que el estudio de esta región anatómica en los humanos y otros primates hominoideos desde una perspectiva evolucionista [45] nos puede ayudar a comprender holísticamente la función de dichas estructuras dentro de un contexto tanto biológico como cultural.

En el primer artículo de esta tesis doctoral se analizó de forma cualitativa y cuantitativa la morfología de los ligamentos de la articulación radiocarpiana en humanos y chimpancés, para establecer las diferencias principales entre ambas especies, altamente emparentadas desde un punto de vista filogenético. Esto nos permitiría identificar la relación existente entre las diferencias anatómicas observadas y los diferentes tipos de locomoción desarrollados por los humanos modernos y los chimpancés comunes, lo que permitiría entender mejor las características anatómicas y funcionales de estos ligamentos en los humanos. Los resultados obtenidos en este primer estudio demostraron que la principal diferencia que presentan los ligamentos de la articulación radiocarpiana entre *Pan troglodytes* y *Homo sapiens* es de carácter cuantitativo. Probablemente debido a este hecho, las diferencias anatómicas que presentan los ligamentos radiocarpianos entre ambas especies han sido escasamente estudiadas en la literatura científica o han pasado desapercibidas de forma significativa hasta la actualidad. Entre las diferencias anatómicas



principales que hemos observado, se puede destacar que los ligamentos radiocarpianos palmares (LREG, LRSL y LRSC) de los humanos modernos son funcionalmente relevantes durante la extensión de la muñeca [124,125], debido a su mayor grado de desarrollo en *Homo sapiens*, mientras que en los chimpancés existe un mayor desarrollo de LRCD para incrementar la estabilidad de la articulación radiocarpiana durante la flexión de la muñeca. La importancia de la estabilización de la articulación radiocarpiana durante la flexión de la muñeca en *Pan troglodytes* está relacionada con la necesidad de controlar la inestabilidad articular durante las formas de locomoción arbórea desarrolladas por esta especie, como la escalada vertical y la suspensión. En los humanos, por su parte, el mayor desarrollo de los tres ligamentos que forman el ligamento radiocarpiano palmar se puede relacionar con el control de la extensión de la muñeca realizada durante las diferentes actividades manipulativas. Además, gracias al estudio de los músculos del antebrazo, hemos podido corroborar que los chimpancés poseen un mayor desarrollo de los músculos ventrales, mientras que los humanos mientras que los humanos lo presentan en los músculos dorsales. Este hecho demuestra, por un lado, que en la estabilización de la articulación radiocarpiana juega un papel fundamental la relación cooperativa entre los músculos y los ligamentos [126,127] y, por otro lado, que en la articulación de la muñeca humana son los ligamentos los principales agentes encargados de la estabilidad durante la extensión de la muñeca. Al estar más desarrollados los músculos dorsales que los ventrales, son los ligamentos palmares los que tienen que estabilizar el movimiento del carpo durante la realización de pinzas manuales en extensión cuando se ejercen fuerzas extremas de tracción o de compresión.

Una vez establecidas las principales diferencias globales entre los ligamentos radiocarpianos de los humanos y los chimpancés, y después de observar la gran importancia anatómica que presentan los ligamentos LREG, LRSL y LRSC en los humanos, en el segundo artículo de esta tesis doctoral se procedió a analizar de forma específica la morfología de las zonas de inserción de estos ligamentos en la epífisis distal del radio en diferentes especies de primates hominoideos. Esto nos permitiría corroborar si existen diferencias en la morfología de estas zonas de inserción que puedan relacionarse con los diferentes tipos de locomoción desarrollados por estas especies, lo que nos permitiría entender mejor las características anatómicas y funcionales de estos ligamentos en los humanos. Para realizar un estudio lo más exhaustivo posible de una región de tan



pequeño tamaño se utilizó la morfometría geométrica en tres dimensiones, una de las disciplinas pioneras por lo que al estudio de superficies se refiere [102]. Esta técnica, según nuestro conocimiento, no había sido utilizada previamente para el estudio de las zonas de inserción de ligamentos, pero ha sido ampliamente utilizada para el estudio de zonas de inserción de diferentes músculos [128-130] y para otros análisis morfológicos [102,104]. Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que la morfología de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares está claramente relacionada con las características anatómicas de los diferentes ligamentos que en ellas se insertan, y también demuestran que las diferencias morfológicas observadas entre las especies estudiadas se puede correlacionar con el tipo de locomoción desarrollado por cada una de ellas y con los diferentes requerimientos funcionales a los que se ven sometidos los ligamentos de la muñeca. Esto implica, por un lado, que el estudio mediante morfometría geométrica de estas zonas de inserción es un buen modelo para comprender la función que tienen los ligamentos en diferentes especies emparentadas, sobre todo en aquellos casos en los que no se disponga de tejido blando para su estudio. Por otro lado, nuestros resultados también corroboran que la técnica de análisis utilizada (3DGM) es una buena metodología para el estudio de dichas regiones anatómicas. Además, gracias al estudio específico de las zonas de inserción de los principales ligamentos radiocarpianos palmares, hemos podido observar que los humanos presentan unas zonas de inserción de mayor tamaño relativo por lo que respecta a los ligamentos LREG y LRSL, que son los principales ligamentos estabilizadores del escafoides y del semilunar durante la extensión y la desviación cubital de la muñeca [33,36,131]. En cambio, los primates hominoideos con un tipo de locomoción principalmente arbórea (como los orangutanes) o con gran influencia arbórea (como los chimpancés), que someten a la articulación radiocarpiana a grandes fuerzas de tracción durante formas locomotoras como la suspensión o la escalada vertical [66], presentan la zona de inserción del ligamento LRSC de mayor tamaño relativo y con una orientación palmar [66]. Finalmente, los primates hominoideos con un comportamiento locomotor principalmente terrestre (como el gorila) presentan un tamaño relativamente pequeño de las zonas de inserción de los tres ligamentos analizados, con una mayor orientación ulnopalmar de la zona de inserción del LRSC. Este hecho se podría explicar porque, al presentar un patrón anatómico columnar de la mano durante la locomoción KW [71] y al potenciar la estabilidad de la articulación radiocarpiana a nivel osteológico, no necesitarían aumentar la estabilidad de esta articulación a nivel de



ligamentos. Nuestros resultados también evidenciaron que en la estabilización de la muñeca de los primates hominoideos juegan un papel fundamental tanto las estructuras óseas, como los músculos y los ligamentos. Las especies de primates que tienen un mayor desarrollo anatómico de estructuras óseas estabilizadoras, como los gorilas, no necesitarían un gran tamaño de los ligamentos radiocarpianos palmares para estabilizar una articulación que es de por sí rígida. Sin embargo, en el caso de los humanos, que requieren de una articulación con amplios rangos de movilidad, la estructura ósea juega un papel secundario con relación a los ligamentos como estructuras que garantizan la estabilidad de la articulación.

Tras la delimitación de las funciones específicas de los ligamentos LREG, LRSL y LRSC por lo que respecta a la locomoción, se determinó testar el nivel de discriminación que tenía la metodología utilizada para el segundo estudio. Para ello, se diseñó un tercer artículo en el que se corroborase si la 3DGM servía para discriminar entre la morfología de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares en primates que habían sido criados en hábitats radicalmente distintos. Para ello, se utilizó un grupo de estudio de radios distales que pertenecían a individuos que habían sido criados en condiciones de cautividad y un grupo control de radios distales de primates que habían nacido y sido criados en condiciones de libertad. Se determinó la utilización de ambos grupos en base a los diversos datos existentes en la literatura científica, donde se evidencia que en algunas regiones corporales, entre ellas la muñeca, existen diferencias entre especies que se han criado en libertad y especies que se han criado en condiciones de cautividad [132]. Nuestro estudio pudo corroborar que existen diferencias significativas de la morfología de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares entre diferentes especies de primates hominoideos criados en condiciones de libertad y de cautividad. Estas diferencias estaban claramente relacionadas con la adaptación que los primates hominoideos, criados en cautividad, tienen que hacer a los sustratos artificiales. Un buen ejemplo de ello es el mayor uso de locomociones como la escalada vertical o la suspensión que hacen los gorilas [133], que produce un aumento relativo del tamaño de la zona de inserción del ligamento LRSC. Otro ejemplo sería la escalada vertical rápida que realizan los orangutanes a causa de un mayor dominio del entorno [66,99], que se traduce en un aumento relativo del tamaño de las zonas de inserción de los ligamentos LREG y LRSL en esta especie. Además, es altamente



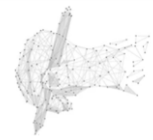
probable que el cambio ecológico genere un cambio conductual no sólo durante la edad adulta sino también durante el desarrollo del individuo [132,134], ya que hemos observado que los chimpancés en cautividad presentan una morfología de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares que se corresponde con un patrón locomotor KW típico de su etapa de desarrollo juvenil, por lo que probablemente, o este tipo de conducta se produce durante un mayor número de años. o las condiciones metabólicas de los primates en cautividad tienen una correspondencia en los cambios morfológicos óseos. Nuestros hallazgos invitan a pensar que teniendo en cuenta que en condiciones de cautividad se producen modificaciones osteológicas de la condición morfológica natural, sería necesario naturalizar y dinamizar el hábitat de los primates cautivos para que se asemeje lo máximo posible al entorno natural salvaje [135,136]. Esto no significa que la cautividad sea una condición nociva *per se*, pero teniendo en cuenta que se desconoce la implicación mecánica específica de los cambios observados en las regiones articulares, es necesario estudiar el tema en profundidad y ser prudentes hasta que se pueda corroborar si estos cambios son simples adaptaciones, sin repercusión clínica, o si son cambios que pueden generar a largo plazo una mayor incidencia de patologías del aparato locomotor en los primates cautivos. Además, tras haber encontrado diferencias significativas entre las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares entre primates libres y cautivos, podemos afirmar que nuestro protocolo de 3DGM es lo suficientemente fino como para identificar diferencias significativas sutiles en regiones específicas y de pequeño tamaño, que no habían podido ser identificadas con facilidad por otro tipo de técnicas metodológicas. Los resultados de nuestro estudio, también, son de utilidad para apoyar la idea de que los huesos de primates en cautiverio deben utilizarse con cautela en los estudios osteológicos, ya que las implicaciones funcionales de estos estudios pueden estar muy condicionadas por las condiciones de cautividad [137,138].

Después de la obtención de estos resultados, se determinó establecer un cuarto estudio en el que se utilizase el mismo protocolo de análisis para explorar si era posible detectar diferencias morfológicas en las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares en los hilobátidos, el grupo de primates de la superfamilia Hominoidea más alejado filogénicamente de los humanos. Estos primates presentan unas características muy particulares, ya que a nivel genético muestran una tasa acelerada de



reordenamiento cromosómico que produce una plasticidad del genoma atípica en el resto de los primates hominoideos [139]. Este hecho hacía probable que nuestra metodología de análisis no discriminase el tipo de locomoción de los hilobátidos de la del resto de primates hominoideos, sobre todo si se daba el caso de que la influencia genética sobre su fenotipo óseo fuera mayor que la influencia funcional. Sin embargo, algunos estudios [139] invitaban a pensar que, ya que algunos de los genes importantes que se han seleccionado de forma constante en el rápido reordenamiento genético de los hilobátidos –como TBX5 (miembro de los factores de transcripción T-box) y COL1A1 (relacionados con el colágeno)– son genes relevantes para el desarrollo de las extremidades anteriores y el tejido conjuntivo, era probable que encontrásemos diferencias morfológicas en las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares de los hilobátidos que reflejasen su tipo de locomoción. Tras la realización de nuestro cuarto artículo, pudimos corroborar que las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares eran relativamente más grandes en los hilobátidos que en los otros primates hominoideos y que la zona de inserción del LRSC presentaba una orientación más palmar. Estos resultados evidenciaron que existen diferencias anatómicas significativas entre las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares de los hilobátidos y el resto de primates hominoideos, que se pudieron relacionar con un comportamiento locomotor único y una morfología anatómica característica de este grupo de primates.

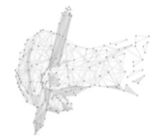
Una vez obtenidos los resultados que se han descrito en los cuatro artículos mencionados anteriormente, existían evidencias suficientes que demostraban que el protocolo de análisis propuesto no generaba un error inter-intra observador significativo y que era adecuado para representar el tipo de locomoción realizado por las distintas especies de primates hominoideos estudiadas. Por todo esto, en un quinto estudio, que se encuentra actualmente en periodo de revisión pre-publicación, se decidió aplicar el protocolo diseñado a lo largo de esta tesis doctoral para clasificar fragmentos pertenecientes a epífisis distales del radio de homínidos fósiles. La finalidad de este estudio era obtener más información sobre el tipo de locomoción que practicaban nuestros ancestros evolutivos a través del análisis de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares de la muñeca. Los resultados previos de nuestro análisis muestran una precisa clasificación de las especies fósiles ya conocidas y aportan información novedosa sobre el patrón locomotor de la extremidad superior en especies



fósiles cuyo conocimiento es muy limitado por la mala conservación de sus restos esqueléticos.

Después de analizar de forma conjunta todos los resultados obtenidos, creemos que los hallazgos realizados a lo largo de esta tesis doctoral pueden colaborar en el aumento del conocimiento de la anatomía funcional básica de la muñeca de las diferentes especies de primates hominoideos. Además, también pensamos que nuestros resultados pueden apoyar el argumento de que la lesión de los ligamentos en fracturas o luxaciones radiocarpianas es un factor predictivo para un grado de recuperación inferior de la movilidad articular total [119], ya que hemos observado desde un punto de vista evolutivo que *Homo sapiens* es la especie de primate hominoideo que presenta un mayor desarrollo del ligamento radiocarpiano palmar, representando el principal elemento estabilizador de la articulación radiocarpiana. Finalmente, tal y como hemos observado tras explorar las funciones específicas con relación a la locomoción de los ligamentos LREG, LRSL y LRSC, existen evidencias suficientes como para defender la necesidad de conservar en las intervenciones quirúrgicas la integridad de la cápsula articular en la medida de lo posible, seccionando los ligamentos de forma aislada y no de forma conjunta [121], teniendo en cuenta la relevancia particular y conjunta que tienen cada uno de los ligamentos en la estabilización de la articulación radiocarpiana.





## 4.1. Limitaciones del estudio

Las principales limitaciones de esta tesis doctoral han sido las fuentes de financiación de la misma. Si bien hemos formado parte de un proyecto financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad de España, la limitación del presupuesto no nos ha permitido realizar un mayor número de estancias predoctorales a colecciones internacionales para aumentar la muestra de estudio. La *N* reducida de algunas especies, especialmente de orangutanes, ha sido una crítica recurrente en la gran mayoría de revisiones de los artículos de esta tesis doctoral. Otra de las limitaciones de esta tesis es la ausencia de datos sobre la historia de vida de los primates estudiados. Dicha información sería muy útil para poder interpretar los comportamientos etológicos de los primates con la finalidad de poder comprender de un modo más profundo los cambios en su conducta locomotora. De igual forma, la llegada de la pandemia de COVID- 19 ha limitado notablemente la finalización de los estudios activos. Algunos de los trabajos que se encontraban en vías de realización con colaboración nacional e internacional tuvieron que ser bruscamente suspendidos, por lo que algunos de ellos no han podido ser finalizados. Además, la llegada de la pandemia ha supuesto un retraso notorio en los plazos de revisión de los artículos enviados a revistas de prestigio internacional, presentándose en algunos casos una demora prolongada antes de iniciarse el proceso de revisión.

## 4.2. Direcciones futuras

El campo de estudio que se ha comenzado a explorar a lo largo de esta tesis doctoral es extremadamente novedoso, por lo que son muchos los estudios que se pueden realizar a través de las zonas de inserción de los ligamentos de las distintas articulaciones anatómicas.

El primer estudio que se tiene previsto realizar con relación a la metodología propuesta en esta tesis doctoral consiste en analizar las mismas regiones aquí estudiadas en primates en libertad que han sido criados en diversos ambientes ecológicos. Para ello, se realizó una estancia predoctoral autofinanciada al *Royal Museum for Central Africa* y se escanearon en 3D diferentes huesos de la extremidad superior de gorilas y chimpancés que viven en entornos ecológicos muy diferenciados, por ejemplo, los gorilas de costa y los de montaña. Los resultados obtenidos mediante nuestro protocolo serán ampliados por nuevos análisis de elementos finitos que se pretende realizar en colaboración con investigadores de Oxford.

El segundo estudio que se está realizando actualmente, gracias a la colaboración con el *Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà* de la Universidad de Barcelona y el Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), consiste en el análisis mediante *micro-CT scans* de las principales diferencias existentes entre la disposición cortical y trabecular de diferentes huesos de la extremidad superior entre humanos y chimpancés, poniendo especial atención en las zonas de inserción ligamentosas y musculares.

El tercer estudio, que se encuentra actualmente en vías de diseño, consiste en colaborar con especialistas en etología y comportamiento de los primates para poder realizar estudios observacionales *in vivo* sobre los tipos de locomoción que practican los primates cautivos en diferentes entornos zoológicos. La finalidad de este estudio es determinar si existe “un patrón locomotor propio de la cautividad” o si cada recinto condiciona las variaciones locomotoras específicas de cada grupo de primates. También tenemos previsto explorar de una forma más específica las estereotipias que condicionan el aparato locomotor de las diferentes especies de primates que viven en los parques zoológicos.

Finalmente, además de los estudios anteriormente mencionados, tenemos previsto iniciar una línea de investigación que explore histológicamente los ligamentos de la muñeca tanto de primates como de humanos y que ayude a profundizar con una mayor precisión en el conocimiento de los mecanorreceptores descritos en la literatura en el caso de los humanos. También tenemos previsto aumentar los estudios traslacionales con aplicación directa en clínica, estableciendo colaboraciones con cirujanos y fisioterapeutas especialistas en intervenciones o rehabilitación de muñeca. Para ello se ha comenzado a trabajar de forma activa con *Hand Therapy* Barcelona, un centro asistencial especializado en terapia de mano, donde estamos diseñando protocolos de valoración (pre y postquirúrgicos) específica de la movilidad en pacientes con diversas lesiones y patologías de la muñeca.



# CONCLUSIONES





## 5. CONCLUSIONES

- 1) La morfometría geométrica en 3D es una buena metodología para estudiar la morfología de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares en diferentes especies de primates hominoideos
- 2) Existen diferencias significativas, sobre todo de tipo cuantitativo, en la anatomía de los ligamentos de la muñeca entre *Homo sapiens* y *Pan troglodytes*
- 3) Los humanos actuales se caracterizan por presentar un mayor desarrollo de los ligamentos palmares de la articulación radiocarpiana que los chimpancés comunes y de los músculos que estabilizan dorsalmente la articulación radiocarpiana
- 4) Los chimpancés comunes se caracterizan por presentar un mayor desarrollo del ligamento radiocarpiano dorsal que los humanos actuales y un mayor desarrollo de los músculos que estabilizan la articulación radiocarpiana palmarmente
- 5) Existen diferencias significativas de la morfología tridimensional de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares entre las distintas especies de primates hominoideos que se pueden relacionar con los diferentes tipos de locomoción desarrollados por cada una de estas especies
- 6) Los humanos modernos presentan un mayor tamaño relativo de las zonas de inserción de los ligamentos LREG y LRSL, dos importantes ligamentos estabilizadores del escafoides y del semilunar, como una adaptación anatómica para estabilizar la articulación radiocarpiana en extensión durante la realización de pinzas manuales de fuerza y de precisión
- 7) Los primates hominoideos arbóreos presentan un mayor tamaño relativo de la zona de inserción del LRSC para compensar las grandes fuerzas de tracción a las que se ve sometida la articulación radiocarpiana, y el hueso semilunar en particular, durante las locomociones arbóreas tipo escalada vertical y suspensión
- 8) Los primates hominoideos principalmente terrestres y *knuckle-walkers* presentan un tamaño relativamente pequeño de las zonas de inserción de los ligamentos LREG, LRSL y LRSC, debido a que presentan adaptaciones óseas que garantizan la estabilidad de la articulación radiocarpiana en compresión y a que esta articulación no se ve sometida a grandes fuerzas de tracción

## 5. Conclusiones



- 9) Existe influencia ecológica en las diferencias significativas existentes en la morfología tridimensional de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares entre primates hominoideos criados en libertad y en cautividad
- 10) La morfología de la epífisis distal del radio de especies de primates hominoideos criadas en contextos de cautividad debe de ser analizada con precaución en estudios taxonómicos ya que no es completamente representativa de la condición morfológica natural de la articulación radiocarpiana
- 11) Los primates hominoideos representantes de la familia *Hylobatidae* se caracterizan por presentar una morfología propia de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares, que se puede relacionar con su patrón locomotor altamente especializado y su patrón anatómico corporal característico
- 12) El estudio de las características morfológicas de las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares mediante el uso de la morfometría geométrica en 3D es útil para realizar inferencias sobre el patrón locomotor de especies de primates fósiles, entre las que se encuentran diversas especies de homínidos
- 13) La relación anatómica entre los tejidos blandos de la muñeca y sus elementos óseos es fundamental para garantizar la estabilidad de la articulación radiocarpiana, pudiéndose ver comprometida esta estabilidad si se da algún tipo de descompensación en alguno de ellos



# BIBLIOGRAFÍA







## 6. BIBLIOGRAFÍA

- 1) Carlson BM. Human embryology and developmental biology e-book: With student consult online access, 6<sup>th</sup> ed. Elsevier Health Sciences; 2018.
- 2) Dollé P & Cormier-Daire V. Malformaciones congénitas de las extremidades: embriología, etiología. EMC-Pediatría. 2003; 38(2): 1–7. DOI: 10.1016/S1245-1789(03)72046-0
- 3) Gómez FS. El desarrollo de las extremidades: una nueva visión genómica del desarrollo. Gac Med Mex. 2010; 146(1): 77–78.
- 4) Zakany J & Duboule D. The role of Hox genes during vertebrate limb development. Curr Opin Genet Dev. 2007; 17(4): 359–366. DOI: 10.1016/j.gde.2007.05.011
- 5) Guéro S. Developmental biology of the upper limb. Hand Surg Rehabil. 2018; 37(5): 265–274. DOI: 10.1016/j.hansur.2018.03.007
- 6) Sadler TW. Langman's medical embryology, 14<sup>th</sup> ed. Lippincott Williams & Wilkins; 2018.
- 7) Thompson JC. Netter's Concise Orthopaedic Anatomy, 2<sup>nd</sup> ed. Elsevier Health Sciences; 2015. ISBN: 9780323429702
- 8) Drake R, Vogl AW, Mitchell AW. Gray's anatomy for students: With student consult online access, 4<sup>th</sup> ed. Elsevier Health Sciences; 2019.
- 9) García-Porrero JA, Hurlé JM. Anatomía humana. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid; 2005.
- 10) Medina CE, Benet M, Marco F. El complejo articular de la muñeca: aspectos anatófisiológicos y biomecánicos, características, clasificación y tratamiento de la fractura distal del radio. MediSur. 2016; 14(4): 430–446.
- 11) Berger RA. The ligaments of the wrist: A current overview of anatomy with considerations of their potential functions. Hand Clin. 1997; 13: 63–82. DOI: 10.1016/S0749-0712(21)00081-0
- 12) Camus EJ & Van Overstraeten L. Carpal ligament surgery. Before arthritis. Paris: Springer; 2013. DOI:10.1007/978-2-8178-0379-1
- 13) Martini FH, Timmons MJ, Tallitsch RB. Anatomía Humana. 6<sup>a</sup> ed. Madrid: Pearson Educación S.A.; 2009.



- 14) Tan RES, Lahiri A. Vascular Anatomy of the Hand in Relation to Flaps. *Hand Clin.* 2020; 36(1): 1–8. DOI: 10.1016/j.hcl.2019.08.001
- 15) Panagis JS, Gelberman RH, Taleisnik J, Baumgaertner M. The arterial anatomy of the human carpus. Part II: the intraosseous vascularity. *J Hand Surg Am.* 1983; 8(4): 375–382. DOI: 10.1016/s0363-5023(83)80195-6
- 16) Gelberman RH, Gross MS. The vascularity of the wrist. Identification of arterial patterns at risk. *Clin Orthop.* 1986; 202: 40–49.
- 17) Apergis E. *Fracture-Dislocations of the Wrist.* Milan: Springer; 2013. DOI: 10.1007/978-88-470-5328-1
- 18) Cooney WP. Vascular and neurologic anatomy of the wrist. In: Cooney WP, Linscheid RL, Dobyns JH. (Eds.). *The wrist. Diagnosis and operative treatment.* Missouri: Mosby; 1998: 106–123.
- 19) Singh RP. *Gray’s Surgical Anatomy, 1<sup>st</sup> ed.* Brennan P, Standring S, Wiseman S. (Eds.). Elsevier; 2020. ISBN: 978-0-7020-7386-1.
- 20) Van de Pol GJ, Koudstaal MJ, Schuurman AH, Bleys RL. Innervation of the wrist joint and surgical perspectives of denervation. *J Hand Surg Am.* 2006; 31(1): 28–34. DOI: 10.1016/j.jhsa.2005.06.021
- 21) Hagert E, Ferreres A, Garcia-Elias M. Nerve-sparing dorsal and volar approaches to the radiocarpal joint. *J Hand Surg.* 2010; 35: 1070–1074. DOI: 10.1016/j.jhsa.2010.03.032
- 22) Werner FW, Short WH, Green JK, Evans PJ, Walker JA. Severity of scapholunate instability is related to joint anatomy and congruency. *J Hand Surg Am.* 2007; 32(1): 55–60. DOI: 10.1016/j.jhsa.2006.10.018
- 23) Moojen TM, Snel JG, Ritt MJ, Kauer JM, Venema HW, Bos KE. Three-dimensional carpal kinematics in vivo. *Clin Biomech.* 2002; 17: 506–514. DOI: 10.1016/s0268-0033(02)00038-4
- 24) Dufour M, Pillu M. *Biomécanique fonctionnelle: Membres-tête-tronc.* Issy-les-Moulineaux/Elsevier, Masson; 2007: 371.
- 25) Netter FH. *Atlas de Anatomía Humana, 6<sup>a</sup> ed.* Elsevier-Masson; 2015. ISBN 9788445826072

## 6. Bibliografía



- 26) Camus EJ, Millot F, Larivière J, Rtaimate M, Raoult S. Kinematics of the wrist using 2D and 3D analysis. Biomechanical and clinical deductions. *Surg Radiol Anat.* 2004; 26: 399–410. DOI: 10.1007/s00276-004-0260-0
- 27) Camus EJ, Millot F, Larivière J, Rtaimate M, Raoult S. The double-cup carpus: a demonstration of the variable geometry of the carpus. *Chir Main.* 2008; 27(1): 12–19. DOI: 10.1016/j.main.2007.10.005
- 28) Garcia-Elias M, Ribe M, Rodriguez J, Cots M, Casas J. Influence of joint laxity on scaphoid kinematics. *J Hand Surg.* 1995; 20B: 379–382. DOI: 10.1016/S0266-7681(05)80097-X
- 29) Craigen MA & Stanley JK. Wrist kinematics. Row, column or both? *J Hand Surg.* 1995; 20B: 165–170. DOI: 10.1016/s0266-7681(05)80044-0
- 30) Nuttall D, Trail IA, Stanley JK. Movement of the scaphoid in the normal wrist. *J Hand Surg Br.* 1998; 23(6): 762–764. DOI: 10.1016/s0266-7681(98)80092-2
- 31) Salvà G & Terrades X. Valoración de la discapacidad en las lesiones de muñeca. *Med Balear.* 2013; 28(3): 15–23. DOI: 10.3306/MEDICINABALEAR.28.02.11
- 32) Onishi T, Omokawa S, Iida A, Nakanishi Y, Kira T, Moritomo H, *et al.* Biomechanical study of distal radioulnar joint ballottement test. *J Orthop Res.* 2017; 35(5): 1123–1127. DOI: 10.1002/jor.23355
- 33) Nordin M & Frankel VH. *Basic biomechanics of the musculoskeletal system*, 3<sup>th</sup> ed. Lippincott Williams and Wilkins, Baltimore; 2001. ISBN 9780683302479
- 34) Berger RA. The anatomy of the ligaments of the wrist and distal radioulnar joints. *Clin Orthop Relat Res.* 2001; 383: 32–40. DOI: 10.1097/00003086-200102000-00006
- 35) Burkett JL & Geissler WB. (2015) *Anatomy of the Triangular Fibrocartilage Complex*. In: Geissler W. (Eds.). *Wrist and Elbow Arthroscopy*. New York: Springer; 2015. DOI: 10.1007/978-1-4614-1596-1\_4
- 36) Ringler MD & Murthy NS. MR Imaging of Wrist Ligaments. *Magn Reson Imaging Clin N Am.* 2015; 23(3): 367–391. DOI: 10.1016/j.mric.2015.04.007
- 37) Buijze GA, Lozano-Calderon SA, Strackee SD, Blankevoort L, Jupiter JB. Osseous and ligamentous scaphoid anatomy: Part I. A systematic literature review highlighting controversies. *J Hand Surg.* 2011; 36, 1926–1935. DOI: 10.1016/j.jhsa.2011.09.012



- 38) Taljanovic MS, Goldberg MR, Sheppard JE, Rogers LF. US of the intrinsic and extrinsic wrist ligaments and triangular fibrocartilage complex--normal anatomy and imaging technique. *Radiographics*. 2011; 31(1): e44. DOI: 10.1148/rg.e44
- 39) Rainbow MJ, Crisco JJ, Moore DC, Kamal RN, Laidlaw DH, Akelman E, *et al.* Elongation of the dorsal carpal ligaments: a computational study of in vivo carpal kinematics. *J Hand Surg Am*. 2012; 37(7): 1393–1399. DOI: 10.1016/j.jhsa.2012.04.025
- 40) Orlandi D, Fabbro E, Ferrero G, Martini C, Lacelli F, Serafini G, *et al.* High-resolution ultrasound of the extrinsic carpal ligaments. *J Ultrasound*. 2012; 15(4): 267–272. DOI: 10.1016/j.jus.2012.09.004
- 41) Ringler MD. MRI of wrist ligaments. *J Hand Surg Am*. 2013; 38(10): 2034–2046. DOI: 10.1016/j.jhsa.2013.02.042
- 42) Brown RR, Fliszar E, Cotten A, Trudell D, Resnick D. Extrinsic and intrinsic ligaments of the wrist: normal and pathologic anatomy at MR arthrography with three-compartment enhancement. *Radiographics*. 1998; 18: 667–674. DOI: 10.1148/radiographics.18.3.9599390
- 43) von Staden H. The discovery of the body: human dissection and its cultural contexts in ancient Greece. *Yale J Biol Med*. 1992; 65(3): 223–241.
- 44) Coleman W. La biología en el siglo XIX: Problemas de forma, función y transformación. México D. F., Fondo de Cultura Económica; 2002.
- 45) Duque JE, Barco JA, Sánchez, JD. Historia de la Anatomía Comparada de los Elementos Fonatorios y Articulatorios. *Int J Morphol*. 2014; 32(4): 1337–1340. DOI: 10.4067/S0717-95022014000400034
- 46) Arráez-Aybar LA, Navia-Álvarez P; Fuentes-Redondo T, Bueno-López JL. (2015). Thomas Willis, a pioneer in translational research in anatomy (on the 350th anniversary of *Cerebri anatome*). *J Anat*. 2015; 226(3): 289–300. DOI: 10.1111/joa.12273
- 47) Rylands AB & Mittermeier RA. Primate taxonomy: species and conservation. *Evol. Anthropol*. 2014; 23(1): 8–10. DOI: 10.1002/evan.21387
- 48) Fleagle JG. Primate adaptation and evolution, 3<sup>th</sup> ed. New York, Academic Press; 2013.



- 49) Springer MS, Meredith RW, Gatesy J, Emerling CA, Park J, Rabosky DL, *et al.* Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLoS One.* 2012; 7(11): e49521. DOI: 10.1371/journal.pone.0049521
- 50) Fleagle JG, Seiffert ER. Chapter 20 - The phylogeny of primates. *Evolutionary Neuroscience*, 2<sup>nd</sup> ed. Academic Press; 2020: 483–518. DOI: 10.1016/B978-0-12-820584-6.00020-9
- 51) Seiffert ER. Early primate evolution in Afro-Arabia. *Evol Anthropol.* 2012; 21(6): 239–253. DOI: 10.1002/evan.21335
- 52) Rowe MH. Trichromatic color vision in primates. *News Physiol Sci.* 2002; 17: 93–98. DOI: 10.1152/nips.01376.2001
- 53) Stevens NJ, Seiffert ER, O'Connor PM, Roberts EM, Schmitz MD, Krause C, *et al.* Palaeontological evidence for an Oligocene divergence between Old World monkeys and apes. *Nature.* 2013; 497(7451): 611–614. DOI: 10.1038/nature12161
- 54) Finstermeier K, Zinner D, Brameier M, Meyer M, Kreuz E, Hofreiter M, *et al.* A mitogenomic phylogeny of living primates. *PLoS One.* 2013; 8(7): e69504. DOI: 10.1371/journal.pone.0069504
- 55) Hu XD & Gao LZ. The complete mitochondrial genome of eastern lowland gorilla, *Gorilla beringei graueri*, and comparative mitochondrial genomics of *Gorilla* species. *Mitochondrial DNA A DNA Mapp Seq Anal.* 2016; 27(2): 1484–1485. DOI: 10.3109/19401736.2014.953103
- 56) Thalmann O, Fischer A, Lankester F, Pääbo S, Vigilant L. The complex evolutionary history of gorillas: insights from genomic data. *Mol Biol Evol.* 2007; 24(1): 146–58. DOI: 10.1093/molbev/msl160
- 57) Hofreiter M, Siedel H, Van Neer W, Vigilant L. Mitochondrial DNA sequence from an enigmatic gorilla population (*Gorilla gorilla uellensis*). *Am J Phys Anthropol.* 2003; 121(4): 361–368. DOI: 10.1002/ajpa.10186
- 58) Banes GL, Fountain ED, Karklus A, Huang HM, Jang-Liaw NH, Burgess DL, *et al.* Genomic targets for high-resolution inference of kinship, ancestry and disease susceptibility in orang-utans (genus: *Pongo*). *BMC Genomics.* 2020; 21(873). DOI: 10.1186/s12864-020-07278-3



- 59) Han S, Andrés AM, Marques-Bonet T, Kuhlwilm M. Genetic variation in pan species is shaped by demographic history and harbors lineage-specific functions. *Genome Biol Evol.* 2019; 11(4): 1178–1191. DOI: 10.1093/gbe/evz047
- 60) Fünfstück T, Arandjelovic M, Morgan DB, Sanz C, Reed P, Olson SH, *et al.* The sampling scheme matters: *Pan troglodytes troglodytes* and *P. t. schweinfurthii* are characterized by clinal genetic variation rather than a strong subspecies break. *Am J Phys Anthropol.* 2015; 156(2): 181–191. DOI: 10.1002/ajpa.22638
- 61) Gonder MK, Locatelli S, Ghobrial L, Mitchell MW, Kujawski JT, Lankester FJ, *et al.* Evidence from Cameroon reveals differences in the genetic structure and histories of chimpanzee populations. *PNAS.* 2011; 108(12): 4766–4771. DOI: 10.1073/pnas.1015422108
- 62) Almécija S, Hammond AS, Thompson NE, Pugh KD, Moyà-Solà S, Alba DM. Fossil apes and human evolution. *Science*, 2021; 372(6542). DOI: 10.1126/science.abb4363
- 63) Schmitt D. Primate locomotor evolution: Biomechanical studies of primate locomotion and their implications for understanding primate neuroethology. In: Platt ML & Ghazanfar A. (Eds.). *Primate neuroethology*. New York, Oxford University Press; 2010: 10–30.
- 64) Granatosky MC & Schmitt D. The mechanical origins of arm-swinging. *J Hum Evol.* 2019; 130: 61–71. DOI: 10.1016/j.jhevol.2019.02.001
- 65) Garber PA. Primate locomotor positional behavior and ecology. In: Campbell C, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R. (Eds.). *Primates in Perspective*. New York, Oxford University Press; 2011: 548–563.
- 66) Richmond BG, Begun DR, Strait DS. Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *Am J Phys Anthropol.* 2001; Suppl 33: 70–105. DOI: 10.1002/ajpa.10019.abs
- 67) Larsen CS. Locomotor function across primates (Including humans). In: Spencer C. (Eds.). *A Companion to biological anthropology*. 2010; 530-544. DOI: 10.1002/9781444320039.ch30
- 68) Schmitt D, Zeininger A, Granatosky MC. Patterns, variability, and flexibility of hand posture during locomotion in primates. In: Kivell TL. (Eds.). *The evolution*

## 6. Bibliografía



- of the primate hand. New York, Springer; 2016: 345–369. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780195326598.003.0003
- 69) Straw WL. The posture of the great ape hand in locomotion and its phylogenetic implications. *Am J Phys Anthropol.* 1940; 27: 199–207. Tuttle RH. Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *Am J Phys Anthropol.* 1967; 26: 171–206. DOI: 10.1002/ajpa.1330260207
- 70) Kivell TL & Schmitt D. Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *PNAS.* 2009; 106(34): 14241–14246. DOI: 10.1073/pnas.0901280106
- 71) Thompson NE. Correction: The biomechanics of knuckle-walking: 3-D kinematics of the chimpanzee and macaque wrist, hand and fingers. *J Exp Biol.* 2021 24; 224(Pt 4). DOI: 10.1242/jeb.242409. Erratum for: *J Exp Biol.* 2020 Jul 28; 223(Pt 14)
- 72) Fujiwara SI, Hideki E, Hutchinson JR. Topsy-turvy locomotion: biomechanical specializations of the elbow in suspended quadrupeds reflect inverted gravitational constraints. *J Anat.* 2011; 219(2), 176–191. DOI: 10.1111/j.1469-7580.2011.01379.x
- 73) Jones AL. The evolution of brachiation in ateline primates, ancestral character states and history. *Am J Phys Anthropol.* 2008; 137(2): 123–144. DOI: 10.1002/ajpa.20766
- 74) Cheyne, S.M. Behavioural ecology of Gibbons (*Hylobates albibarbis*) in a degraded peat-swamp forest. Springer New York. 2010; 410. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-1560-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-1560-3_8)
- 75) Bertram JEA & Chang YH. Mechanical energy oscillations of two brachiation gaits: measurement and simulation. *Am J Phys Anthropol.* 2001; 113: 319–326. DOI: 10.1002/ajpa.1088
- 76) Granatosky MC. Primate Locomotion. In: Vonk J & Shackelford T. (Eds.). *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior.* Springer, Cham; 2020. DOI: 10.1007/978-3-319-47829-6\_1833-1
- 77) Thorpe SKS & Crompton RH. Locomotor ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) in the Gunung Leuser Ecosystem, Sumatra, Indonesia: A



## 6. Bibliografía



- multivariate analysis using log-linear modelling. *Am J Phys Anthropol.* 2005; 127: 58–78. DOI: 10.1002/ajpa.20151
- 78) Nowak RM. *Walker's Mammals of the World (Vol 1)*, 6<sup>th</sup> ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore; 1999: 1166–1170.
- 79) Granatosky MC, Schmitt D, Hanna J. Comparison of spatiotemporal gait characteristics between vertical climbing and horizontal walking in primates. *J Exp Biol.* 2019; 18: 222(Pt 2): jeb185702. DOI: 10.1242/jeb.185702
- 80) Carvalho S, Biro D, Cunha E, Hockings K, McGrew WC, Richmond BG, *et al.* Chimpanzee carrying behaviour and the origins of human bipedality. *Curr Biol.* 2012; 22: R180–R181. DOI: 10.1016/j.cub.2012.01.052
- 81) Granatosky MC. A review of locomotor diversity in mammals with analyses exploring the influence of substrate-use, body mass, and intermembral index in primates. *J Zool.* 2018; 306(4): 207–216. DOI: 10.1111/jzo.12608
- 82) Winter DA, Quanbury AO, Hobson DA, Sidwall HG, Reimer G, Trenholm BG, *et al.* Kinetics of normal locomotion – a statistical study based on T.V. data. *J. Biomechan.* 1974; 7(6): 479–486. DOI: 10.1016/0021-9290(74)90082-7
- 83) D'Août K, Aerts P, De Clercq D, De Meester K, Van Elsacker L. Segment and joint angles of hind limb during bipedal and quadrupedal walking of the bonobo (*Pan paniscus*) *Am J Phys Anthropol.* 2002; 119: 37–51. DOI: 10.1002/ajpa.10112
- 84) Alexander RM. Bipedal animals, and their differences from humans. *J Anat.* 2004; 204(5): 321–330. DOI: 10.1111/j.0021-8782.2004.00289.x
- 85) Daver G, Berillon G, Grimaud-Hervé D. Carpal kinematics in quadrupedal monkeys: towards a better understanding of wrist morphology and function. *J Anat.* 2012; 220: 42–56. DOI: 10.1111/j.1469-7580.2011.01448.x
- 86) Aiello L & Dean C. *An introduction to human evolutionary anatomy.* Academic Press; 1990.
- 87) Kivell TL. The primate wrist. In: Kivell TL, Lemelin P, Richmond B, Schmitt D. (Eds.). *The evolution of the primate hand. Developments in primatology: Progress and prospects.* New York, Springer; 2016. DOI: 10.1007/978-1-4939-3646-5\_3



- 88) Hamrick MW. Functional osteology of the primate carpus with special reference to strepsirhini. *Am J Phys Anthropol.* 1997; 104: 105–116. DOI: 10.1002/(SICI)1096-8644(199709)104:1<105::AID-AJPA7>3.0.CO;2-Q
- 89) Lewis OJ. Functional morphology of the evolving hand and foot. Clarendon Press, Oxford; 1989.
- 90) Jenkins FA. Wrist rotation in primates: A critical adaptation for brachiators. *Symp Zool Soc Lond.* 1981; 48: 429–451.
- 91) Orr CM, Leventhal EL, Chivers SF, Marzke MW, Wolfe SW, Crisco JJ. Studying primate carpal kinematics in three dimensions using a computed-tomography-based markerless registration method. *Anat Rec (Hoboken).* 2010; 293(4): 692–709. DOI: 10.1002/ar.21137
- 92) Martin RB, Burr DB, Sharkey N. Skeletal tissue mechanics. New York: Springer; 1998.
- 93) Moojen TM, Snel JG, Ritt MJ, Venema HW, Kauer JM, Bos KE. In vivo analysis of carpal kinematics and comparative review of the literature. *J Hand Surg.* 2003; 28A: 81–87. DOI: 10.1053/jhsu.2003.50009
- 94) Jouffroy FK, Medina MF. Radio-ulnar deviation of the primate carpus: an x-ray study. *Z Morphol Anthropol.* 2002; 83: 275–289.
- 95) Orr CM. Locomotor hand postures, carpal kinematics during wrist extension, and associated morphology in anthropoid primates. *Anat Rec (Hoboken).* 2017; 300(2): 382–401. DOI: 10.1002/ar.23507
- 96) Hunt KD. Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1991; 86: 521–536. DOI: 10.1002/ajpa.1330860408
- 97) Tuttle RH. Knuckle-walking and the problem of human origins. *Science.* 1969; 166(3908): 953–961. DOI: 10.1126/science.166.3908.953
- 98) Sarmiento EE. Anatomy of the hominoid wrist joint: its evolutionary and functional implications. *Int J Primatol.* 1988; 9: 281–345. DOI: 10.1007/BF02737381
- 99) Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘revolution’. *Ital J Zool.* 2004; 71(1): 5–16. DOI: 10.1080/11250000409356545

## 6. Bibliografía



- 100) Steyn M. (2013). Sexing. *Encyclopedia of Forensic Sciences*. 2013; 1(1): 34–41. DOI: 10.1016/b978-0-12-382165-2.00008-8
- 101) Landi F & O’Higgins P. Applying geometric morphometrics to digital reconstruction and anatomical investigation. In: Rea P. (Eds.). *Biomedical Visualisation. Advances in Experimental Medicine and Biology*. 2019; vol. 1171. Springer, Cham. DOI: 10.1007/978-3-030-24281-7\_6
- 102) Bruner E. & Manzi G. Digital Tools for the Preservation of the Human Fossil Heritage: Ceprano, Saccopastore, and Other Case Studies. *Human Evolution* 21: 33–44. DOI: 10.1007/s11598-006-9002-0
- 103) Zelditch ML, Swiderski DL. Sheets HD. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*, 2<sup>nd</sup> ed. Academic Press; 2012.
- 104) Oxnard CE & O’Higgins P. Biology clearly needs morphometrics. Does morphometrics need biology? *Biol Theory*. 2009; 4(1): 1–14. DOI: 10.1162/biot.2009.4.1.84
- 105) Rohlf FJ. On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix, Ital J Mammal*. 2000; 11(1). DOI: 10.4404/hystrix-11.1-4134
- 106) Antesberger G, Knoth S, Laske F, Rudolf J, Cotte E, Alles B, *et al.* Analysis of the Vistec LMS IPRO3 performance and accuracy enhancement techniques. *Proc. SPIE*. 2006; 6349, *Photomask Technology 2006*, 63491M. DOI: 10.1117/12.686089
- 107) Richtsmeier JT, Burke V, Lele SR. The promise of Geometric Morphometrics. *Am J Phys Anthropol*. 2002; Suppl 35: 63–91. DOI: 10.1002/ajpa.10174
- 108) Klingenberg CP. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix, Ital J Mammal*. 2013; 24: 15–24. DOI: 10.4404/hystrix-24.1-7691
- 109) Bookstein FL. *Morphometric tools for landmarks data*. Cambridge University Press, Cambridge; 1991: 512.
- 110) Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE. (Eds.). *Advances in morphometrics, NATO ASI Series*. New York, Plenum Press; 1996: 131–151. DOI: 10.1007/978-1-4757-9083-2

## 6. Bibliografía



- 111) O'Higgins P. The study of morphological variation in the hominid fossil record: Biology, landmarks and geometry. *J Anat.* 2000; 197 (Pt 1), 103–120. DOI: 10.1046%2Fj.1469-7580.2000.19710103.x
- 112) Casado , A., Punsola, V., Gómez, M., de Diego, M., Barbosa, M., de Paz, F.J., Pastor, J.F., Potau, J.M., 2019. Three-dimensional geometric morphometric analysis of the distal radius insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 170: 24-36. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajpa.23885>
- 113) Linscheid R, Dobyns JH, Beabout JW, Bryan RS. Traumatic instability of the wrist: diagnosis, classification, and pathomechanics. *J Bone Joint Surg.* 2002; 84(1): 142. DOI: 10.2106/00004623-200201000-00020
- 114) Destot E. *Lésions du poignet et accidents du travail.* Vigot, Paris; 1905.
- 115) Ruby LK. Carpal instability. *J Bone Joint Surg.* 1995; 77A: 476–487.
- 116) Larsen CF, Amadio PC, Gilula LA, Hodge JC. Analysis of carpal instability: I. Description of the scheme. *J Hand Surg Am.* 1995; 20(5): 757-764. DOI: 10.1016/S0363-5023(05)80426-5
- 117) Hodge JC, Gilula LA, Larsen CF, Amadio PC. Analysis of carpal instability: II. Clinical applications. *J Hand Surg Am.* 1995; 20(5): 765–776. DOI: 10.1016/S0363-5023(05)80427-7
- 118) Ilyas AM, Mudgal CS. Radiocarpal fracture-dislocations. *J Am Acad Orthop Surg.* 2008; 16(11): 647–55. DOI: 10.5435/00124635-200811000-00005
- 119) Kamal RN, Bariteau JT, Beutel BG, DaSilva MF. Arthroscopic reduction and percutaneous pinning of a radiocarpal dislocation: a case report. *J Bone Joint Surg Am.* 2011; 93(15): e84. DOI: 10.2106/JBJS.J.01306
- 120) Suazo LA, Douglass N, Behn AW, Thio T, Ruch DS, Kamal RN. Safety of releasing the volar capsule during open treatment of distal radius fractures: An analysis of the extrinsic radiocarpal ligaments' contribution to radiocarpal stability. *J Hand Surg Am.* 2020; 45(11): 1089.e1–1089.e16. DOI: 10.1016/j.jhsa.2020.05.022
- 121) Bui CNH, Rafijah GH, Lin CC, Kahn T, Peterson A, Lee TQ. Dorsal wrist extrinsic carpal ligament injury exacerbates volar radiocarpal instability after



- intra-articular distal radius fracture. *Hand*. 2021; 16(2): 193–200. DOI: 10.1177/1558944719851210
- 122) Bohm KC, Geissler J, Ward CM. Volar radiocarpal ligament repair with suture anchors for radiocarpal fracture dislocations: Case series. *J Wrist Surg*. 2021; 10(2): 169–175. DOI: 10.1055/s-0040-1718915
- 123) Hazelton FT, Smidt GL, Flatt AE, Stephens RI. The influence of wrist position on the force produced by the finger flexors. *J Biomech*. 1975 Sep;8(5):301-6. doi: 10.1016/0021-9290(75)90082-2
- 124) Volz RG, Lieb M, Benjamin J. Biomechanics of the wrist. *Clinical Orthopaedics and Related Research*. 1980 Jun(149):112-117.
- 125) Hagert E, Garcia-Elias M, Forsgren S, Ljung BO. Immunohistochemical analysis of wrist ligament innervation in relation to their structural composition. *J Hand Surg Am*. 2007 Jan;32(1):30-6. DOI: 10.1016/j.jhsa.2006.10.005
- 126) Hagert E. Proprioception of the wrist joint: a review of current concepts and possible implications on the rehabilitation of the wrist. *J Hand Ther*. 2010 Jan-Mar;23(1):2-17. DOI: 10.1016/j.jht.2009.09.008.
- 127) Arias-Martorell J, Potau JM, Bello-Hellegouarch G, Pastor JF, Pérez-Pérez A. 3D geometric morphometric analysis of the proximal epiphysis of the hominoid humerus. *J Anat*. 2012; 221: 394–405. DOI: 10.1111/j.1469-7580.2012.01560.x
- 128) de Diego M, Casado A, Gómez M, Martín J, Pastor JF, Potau JM. Structural and molecular analysis of elbow flexor muscles in modern humans and common chimpanzees. *Zoomorphology*. 2020; 139, 277–290. DOI: 10.1007/s00435-020-00482-5
- 129) Gómez M, Casado Aroa, de Diego M, Arias-Martorell J, Pastor JF, Potau, JM. Quantitative shape analysis of the deltoid tuberosity of modern humans (*Homo sapiens*) and common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Ann Anat*. 2020; 230: 151505. DOI: 10.1016/j.aanat.2020.151505
- 130) Bateni CP, Bartolotta RJ, Richardson ML, Mulcahy H, Allan CH. Imaging key wrist ligaments: what the surgeon needs the radiologist to know. *AJR Am J Roentgenol*. 2013 May;200(5):1089-95. DOI: 10.2214/AJR.12.9738.

## 6. Bibliografía



- 131) Lewton KL. The effects of captive versus wild rearing environments on long bonearticular surfaces in common chimpanzees (*Pan troglodytes*). PeerJ. 2017; 5: e3668. DOI: 10.7717/peerj.3668
- 132) Ross SR & Lukas KE. Use of space in a non-naturalistic environment by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*).
- 133) Schwandt ML. The ontogeny of positional behavior in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). PhD Dissertation, Arizona State University; 2002.
- 134) Novak MA, Suomi SJ. Psychological well-being of primates in captivity. Am Psychol. 1988; 43(10): 765–773. DOI: 10.1037//0003-066x.43.10.765
- 135) Llorente M, Riba D, Ballesta S, Feliu O, Rostán C. Rehabilitation and socialization of chimpanzees (*Pan troglodytes*) used for entertainment and as pets: An 8-year study at Fundació Mona. Int J Primatol. 2015; 36: 605–624. DOI: 10.1007/s10764-015-9842-4
- 136) Albrecht GH. Collections of nonhuman primate skeletal materials in the United States and Canada. Am J Phys Anthropol. 1982; 57: 77–97. DOI: 10.1002/ajpa.1330570109
- 137) Edes AN, Wolfe BA, Crews DE. The first multi-zoo application of an allostatic load index to western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). Gen Comp Endocrinol. 2018; 266: 135–149. DOI: 10.1016/j.ygcen.2018.05.006
- 138) Carbone L, Alan Harris R, Gnerre S, Veeramah KR, Lorente-Galdos B, Huddleston J, *et al.* Gibbon genome and the fast karyotype evolution of small apes. Nature. 2014; 513: 195–201. DOI: 10.1038/nature13679





# A N E X O S





## Anexos

### CONGRESOS INTERNACIONALES

- **Casado, A.**; Jiménez, J.; Potau, J.M. (2020). *Análisis del dimorfismo sexual en las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares*. III Congreso Internacional en Ciencia Sanitaria. Comunicación Oral
- **Casado, A.**, Pastor, JF., De Paz, FJ. & Potau, J.M. (2020). *The insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in Australopithecus afarensis (AL 288)* at European Society for the Study of Human Evolution (ESHE). Poster
- **Casado, A.**; Potau, J.M. (2020). *Aplicación del 3GM análisis al estudio de las áreas de inserción ligamentosa en la región de la muñeca*. I Congreso Iberoamericano de Morfometría Geométrica Online. Oral Communication
- **Casado A.**; Potau J.M.; Pastor J.F; Llorente, M.; Ribas, D.; de Paz F. (2020). *Sexual dimorphism in the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates* (CERTIFICATE OF BEST PRESENTATION AWARD). International Conference on Vertebrate Functional Morphology 2020. Berlín, Germany. Poster
- Pastor, F.; Potau, J.M.; **Casado A.**; Cabo, R. (2019). *Anterolateral ligament of the knee in chimpanzee*. European Federation of Primatologist. International Conference. Oxford. Poster

**Casado, A.;** Jiménez, J.; Potau, J.M. (2020). *Análisis del dimorfismo sexual en las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares*. III Congreso en Ciencia Sanitaria. Murcia, Spain. Comunicación Oral

## Comunicación Oral

**Casado, A.;** Jiménez, J.; Potau, J.M. (2020). *Análisis del dimorfismo sexual en las zonas de inserción de los ligamentos radiocarpianos palmares*. III Congreso en Ciencia Sanitaria. Murcia, Spain



### CERTIFICADO DE AUTORÍA

D. Antonio José Fernández López, en calidad de Presidente de la Sociedad Científica Española de Formación Sanitaria, inscrita en el Registro de Asociaciones (Número 611948 y CIF G-73987315). Como responsable y compilador del libro electrónico titulado "I Lecciones Actualizadas Científicas" con ISBN: 978-84-18126-10-9 publicado en Julio de 2020

CERTIFICA A:

D/Dña AROA CASADO RODRÍGUEZ con DNI 53650884A

D/Dña JOSEP MARIA POTAU GINÉS con DNI 39694082S

D/Dña JAVIER JIMÉNEZ FLORES con DNI 41002581K

es coautor/a del libro "I LECCIONES ACTUALIZADAS CIENTÍFICAS" CON ISBN: 978-84-18126-10-9 y autor/a del capítulo número: 1478, titulado:

**ANÁLISIS DEL DIMORFISMO SEXUAL EN LAS ZONAS DE INSERCIÓN DE LOS LIGAMENTOS RADIOCARPIANOS PALMARES**

Esta publicación científica cuenta con carácter científico acreditado sobre la materia a la que se refiere. Se ha realizado una revisión y corrección del contenido publicado por profesionales sanitarios con amplia experiencia en el campo de conocimiento sobre el que versa el capítulo correspondiente. La publicación científica ha quedado inscrita en el registro interno de la Sociedad Científica con la clave número: LE-1907. Este certificado está asociado a una clave de trazabilidad exclusiva que refleja su veracidad, podrá consultarlo directamente en la web del congreso escaneando el código QR o con el siguiente número de referencia: COM-1911-6171.

Y para que así conste a efectos oportunos, allí donde proceda, se expende la presente certificación, con el VºBº del Presidente de la Sociedad Científica de Formación Sanitaria Española, Antonio José Fernández López.

Murcia, 3 de julio de 2020.



**Casado, A.**, Pastor, JF., De Paz, FJ. & Potau, J.M. (2020). *The insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in Australopithecus afarensis (AL 288)* at European Society for the Study of Human Evolution (ESHE). Poster

## Póster

**Casado, A.**, Pastor, JF., De Paz, FJ. & Potau, J.M. (2020). *The insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in Australopithecus afarensis (AL 288)* at European Society for the Study of Human Evolution (ESHE)



European Society for the study of Human Evolution  
Europäische Gesellschaft zur Erforschung der menschlichen Evolution e.V.

### ESHE 2020

Confirmation of Participation

Name: Aroa Casado

Dates of the conference: September 24-25, 2020

Conference location: Virtual ESHE

The European Society for the Study of Human Evolution confirms the participation of Aroa Casado at our annual meetings in Virtual ESHE. You were the first author on the presentation entitled 'The insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in Australopithecus afarensis'.

Should you have further questions, please contact us ([eshe@eshe.eu](mailto:eshe@eshe.eu)).

Leipzig,

Justin Honeyford

Administrative Assistant

European Society for the study of Human Evolution / Europäische Gesellschaft zur Erforschung der menschlichen Evolution e.V.

President of the society: Prof. Dr. Jean-Jacques Hublin

**Casado, A.;** Potau, J.M. (2020). *Aplicación del 3GM análisis al estudio de las áreas de inserción ligamentosa en la región de la muñeca.* I Congreso Iberoamericano de Morfometría Geométrica Online. Oral Communication

## Comunicación oral

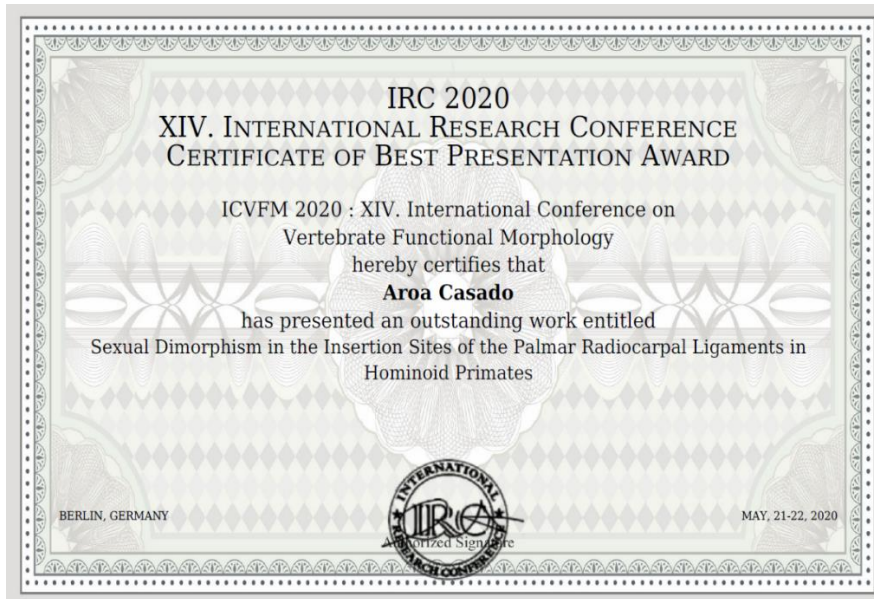
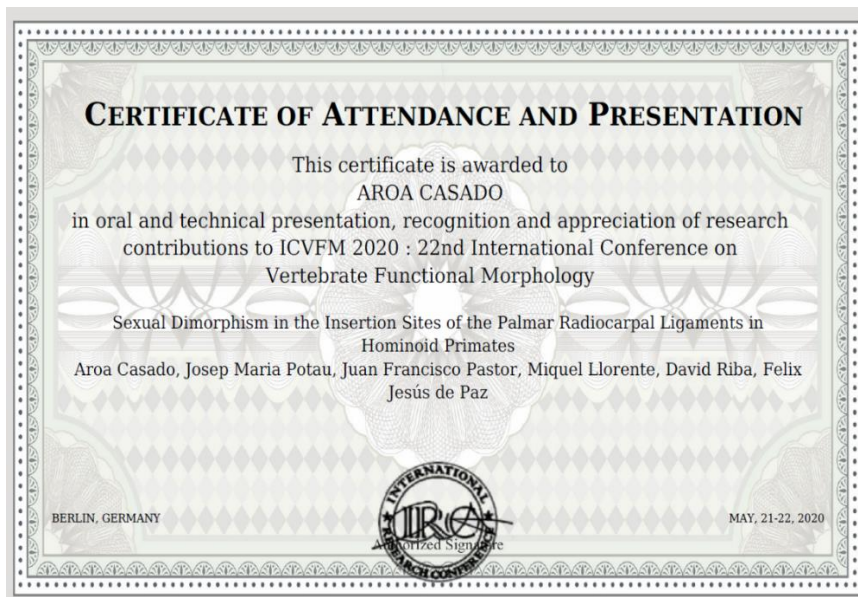
**Casado, A.;** Potau, J.M. (2020). *Aplicación del 3GM análisis al estudio de las áreas de inserción ligamentosa en la región de la muñeca.* I Congreso Iberoamericano de Morfometría Geométrica Online



**Casado A.;** Potau J.M.; Pastor J.F; Llorente, M.; Ribas, D.; de Paz F. (2020). *Sexual dimorphism in the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates* (CERTIFICATE OF BEST PRESENTATION AWARD). International Conference on Vertebrate Functional Morphology 2020. Berlín, Germany. Poster

## Póster

**Casado A.;** Potau J.M.; Pastor J.F; Llorente, M.; Ribas, D.; de Paz F. (2020). *Sexual dimorphism in the insertion sites of the palmar radiocarpal ligaments in hominoid primates*. International Conference on Vertebrate Functional Morphology 2020. Berlín, Germany



Pastor, F.; Potau, J.M.; **Casado A.**; Cabo, R. (2019). *Anterolateral ligament of the knee in chimpanzee*. European Federation of Primatologist. International Conference. Oxford. Poster

## Póster

Pastor, F.; Potau, J.M.; **Casado A.**; Cabo, R. (2019). *Anterolateral ligament of the knee in chimpanzee*. European Federation of Primatologist. International Conference. Oxford



To Whom it May Concern,

This is to confirm that Aroa Casado participated in the European Federation of Primatology and Primatological Society of Great Britain's Joint International Conference (EFP-PSGB 2019) on Monday, 9th of September, 2019, by presenting the poster entitled "Anterolateral Ligament of the Knee in Chimpanzees (*Pan troglodytes*)". We would like to thank him very much for his participation and for sharing his work at this event.

Yours,

Lynn Lewis-Bevan

On behalf of the EFP-PSGB 2019 Organising Committee

EFP-PSGB2019.com

info@efp-psgb2019.com

**E.F.P.**

OXFORD  
BROOKES  
UNIVERSITY



St Hugh's College  
UNIVERSITY OF OXFORD

[Info@efp-psgb2019.com](mailto:Info@efp-psgb2019.com) | @efppsgb2019 | #efpoxford2019 | efp-psgb2019.com



## CONGRESOS NACIONALES

- Potau J.M.; **Casado A.**; Gómez M.; Arias-Martorell J.; Bello-Hellegouarch G.; Barbosa M.; de Paz F.; Pastor J.F. (2017). *Anatomical variations of the pectoralis minor muscle in hominoid primates*. VI Iberian Primatological Conference. Burgos, Spain. Poster
- **Casado A.**; Potau J.M.; Gómez M.; de Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *Modularity analysis of the scaphoid and lunate articular surfaces of the distal radius in hominoid primates*. VI Iberian Primatological Conference. Burgos, Spain. Poster
- De Diego M.; Potau J.M.; **Casado A.**; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *3D Geometric morphometric analysis of the proximal ulna in chimpanzees and humans*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster.
- Gómez M.; Potau J.M.; Arias-Martorell J.; Bello-Hellegouarch G.; **Casado A.**; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *The deltoid muscle in vertical clinger primate*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster
- **Casado A.**; Potau J.M.; Gómez M.; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *Morphological differences between the facies articularis carpalis of distal radius in humans and chimpanzees*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster
- Potau J.M.; **Casado A.**; Gómez M.; Arias-Martorell J.; Bello-Hellegouarch G.; Barbosa M.; De Paz F.; Pastor J.F. (2017). *The pectoralis abdominis muscle in hominoid primates*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster.
- Potau, J.M.; Illa, M.; Arias, J.; Bello, G.; **Casado, A.**; de Paz, F.; Pastor, J.F (2017). *The subacromial space in man and knuckle-walker primates*. III Iberian Symposium on Geometric Morphometrics. Girona, Spain. Poster
- **Casado, A.**; Potau, J.M.; Gómez, M.; Barbosa, M.; de Paz, F.; Pastor, J.F. (2017). *Anatomical differences between the distal radius articular surface in humans and chimpanzees*. III Iberian Symposium on Geometric Morphometrics. Girona, Spain. Oral Communication



Potau J.M.; **Casado A.**; Gómez M.; Arias-Martorell J.; Bello-Hellegouarch G.; Barbosa M.; de Paz F.; Pastor J.F. (2017). *Anatomical variations of the pectoralis minor muscle in hominoid primates*. VI Iberian Primatological Conference. Burgos, Spain. Poster

## Póster

Potau J.M.; **Casado A.**; Gómez M.; Arias-Martorell J.; Bello-Hellegouarch G.; Barbosa M.; de Paz F.; Pastor J.F. (2017). *Anatomical variations of the pectoralis minor muscle in hominoid primates*. VI Iberian Primatological Conference. Burgos, Spain



## Poster Communication Certificate

The Scientific Committee certifies that the oral communication titled «**Anatomical variations of the pectoralis minor muscle in hominoid primates**» by authors **Josep Maria Potau, Aroa Casado, Mónica Gómez, Júlia Arias-Martorell, Gaëlle Bello-Hellegouarch, Mercedes Barbosa, Félix de Paz, Juan Francisco Pastor** was presented at the VI Iberian Primatological Conference which took place in Burgos (Spain) from the 4th to the 7th of October 2017.

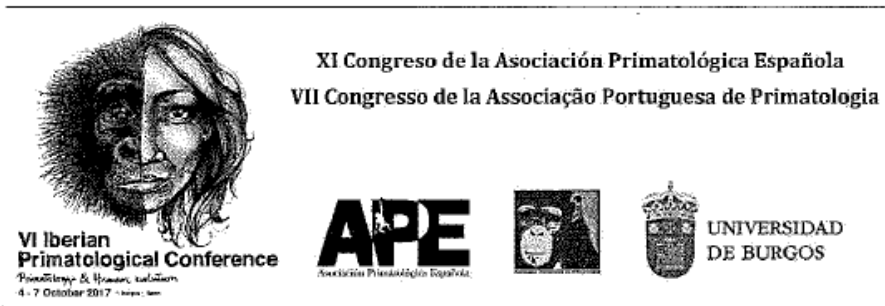
ASOCIACIÓN PRIMATOLOGICA ESPAÑOLA  
Fundació Maria  
"Cancionero de Catal. Ant."  
17617 - Ayuntamiento de la Sierra  
Osuna - Spain  
NIF: G-00706900

Dr. Miquel Llorente  
President of the Scientific Committee  
Burgos (Spain), 7th October 2017

**Casado A.**; Potau J.M.; Gómez M.; de Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *Modularity analysis of the scaphoid and lunate articular surfaces of the distal radius in hominoid primates*. VI Iberian Primatological Conference. Burgos, Spain. Poster

## Póster

**Casado A.**; Potau J.M.; Gómez M.; de Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *Modularity analysis of the scaphoid and lunate articular surfaces of the distal radius in hominoid primates*. VI Iberian Primatological Conference. Burgos, Spain



## Poster Communication Certificate

The Scientific Committee certifies that the oral communication titled «**Modularity analysis of the scaphoid and lunate articular surfaces of the distal radius in hominoid primates**» by authors **A. Casado, JM. Potau, M.Gómez, F. de Paz, M. Barbosa, JF. Pastor** was presented at the VI Iberian Primatological Conference which took place in Burgos (Spain) from the 4th to the 7th of October 2017.



Dr. Miquel Llorente  
President of the Scientific Committee  
Burgos (Spain), 7th October 2017

De Diego M.; Potau J.M.; **Casado A.**; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *3D Geometric morphometric analysis of the proximal ulna in chimpanzees and humans*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster

## Póster

De Diego M.; Potau J.M.; **Casado A.**; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *3D Geometric morphometric analysis of the proximal ulna in chimpanzees and humans*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain



**Casado A.**; Potau J.M.; Gómez M.; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *Morphological differences between the facies articularis carpalis of distal radius in humans and chimpanzees*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster

## Póster

Gómez M.; Potau J.M.; **Casado A.**; Arias-Martorell J.; Bello-Hellegouarch G.; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *The deltoid muscle in vertical clinger primate*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain



**Casado A.**; Potau J.M.; Gómez M.; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *Morphological differences between the facies articularis carpalis of distal radius in humans and chimpanzees*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster

## Póster

**Casado A.**; Potau J.M.; Gómez M.; De Paz F.; Barbosa M.; Pastor J.F. (2017). *Morphological differences between the facies articularis carpalis of distal radius in humans and chimpanzees*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster



Potau J.M.; **Casado A.**; Gómez M.; Arias-Martorell J.; Bello-Hellegouarch G.; Barbosa M.; De Paz F.; Pastor J.F. (2017). *The pectoralis abdominis muscle in hominoid primates*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster

## Póster

Potau J.M.; **Casado A.**; Gómez M.; Arias-Martorell J.; Bello-Hellegouarch G.; Barbosa M.; De Paz F.; Pastor J.F. (2017). *The pectoralis abdominis muscle in hominoid primates*. XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona, Spain. Poster



Potau, J.M.; Illa, M.; Arias, J.; Bello, G.; **Casado, A.**; de Paz, F.; Pastor, J.F (2017). *The subacromial space in man and knuckle-walker primates*. III Iberian Symposium on Geometric Morphometrics. Girona, Spain. Poster

## Póster

Potau, J.M.; Illa, M.; Arias, J.; Bello, G.; **Casado, A.**; de Paz, F.; Pastor, J.F (2017). *The subacromial space in man and knuckle-walker primates*. III Iberian Symposium on Geometric Morphometrics. Girona, Spain. Poster



Universitat de Girona  
Facultat de Medicina  
Departament de Ciències Mèdiques



III IBERIAN SYMPOSIUM ON GEOMETRIC  
MORPHOMETRICS  
Girona (Catalonia, Spain)  
9-10th June, 2017

The organizing committee of the III Iberian Symposium on Geometric Morphometrics held in Girona (Girona, Spain) the 9th and 10th of June 2017, hereby certify that:

Potau JM, Illa M, Arias J, Bello G, Casado A, de Paz F, Pastor JF

contributed to the symposium with the poster presentation on geometric-morphometrics entitled:  
THE SUBACROMIAL SPACE IN MAN AND KUCKLE-WALKER PRIMATES

Girona, 10<sup>th</sup> June, 2017

Carme Rissech

Pere Boadas

Co-presidents of the Organizing Committee





**Casado, A.**; Potau, J.M.; Gómez, M.; Barbosa, M.; de Paz, F.; Pastor, J.F. (2017). *Anatomical differences between the distal radius articular surface in humans and chimpanzees*. III Iberian Symposium on Geometric Morphometrics. Girona, Spain. Comunicación Oral

## Comunicación Oral

**Casado, A.**; Potau, J.M.; Gómez, M.; Barbosa, M.; de Paz, F.; Pastor, J.F. (2017). *Anatomical differences between the distal radius articular surface in humans and chimpanzees*. III Iberian Symposium on Geometric Morphometrics. Girona, Spain



Universitat de Girona  
Facultat de Medicina  
Departament de Ciències Mèdiques



### III IBERIAN SYMPOSIUM ON GEOMETRIC MORPHOMETRICS

Girona (Catalonia, Spain)

9-10th June, 2017

The organizing committee of the III Iberian Symposium on Geometric Morphometrics held in Girona (Girona, Spain) the 9th and 10th of June 2017, hereby certify that:

**Casado A, Potau JM, Gómez M, Barbosa M, de Paz F, Pastor JF**

contributed to the symposium with the presentation of a lecture-abstract entitled:  
ANATOMICAL DIFFERENCES BETWEEN THE DISTAL RADIUS ARTICULAR SURFACE IN  
HUMANS AND CHIMPANZEES

Girona, 10<sup>th</sup> June, 2017

Carme Rissech

Pere Boadas

Co-presidents of the Organizing Committee





## OTRAS PUBLICACIONES CIENTÍFICAS REALIZADAS DURANTE LA TESIS DOCTORAL

- Gómez, M., **Casado, A.**, De Diego, M., Arias-Martorell, J., Pastor, J.F., Potau, J.M. (2020). *Quantitative shape analysis of the deltoid tuberosity of modern humans (Homo sapiens) and common chimpanzees (Pan troglodytes)*. *Annals of Anatomy - Anatomischer Anzeiger* 230, 151505
- De Diego, M., **Casado, A.**, Gómez, M., Martín, J., Pastor, J.F., Potau, J.M. (2020). *Structural and molecular analysis of elbow flexor muscles in modern humans and common chimpanzees*. *Zoomorphology* 139, 277–290
- Potau, J. M., **Casado, A.**, de Diego, M., Ciurana, N., Arias-Martorell, J., Bello-Hellegouarch, G., & Pérez-Pérez, A. (2018). *Structural and molecular study of the supraspinatus muscle of modern humans (Homo sapiens) and common chimpanzees (Pan troglodytes)*. *American journal of physical anthropology* 166:934–940
- Potau, J. M., Arias-Martorell, J., Bello-Hellogouarch, G., **Casado, A.**, Pastor, J.F., de Paz, F., Diogo, R. (2018). *Inter- and Intraspecific Variations in the Pectoral Muscles of Common Chimpanzees (Pan troglodytes), Bonobos (Pan paniscus), and Humans (Homo sapiens)*. *BioMed Research International*, Article ID 9404508, 12, 2018.
- Ciurana, N., Artells, R., Muñoz, C., Arias-Martorell, J., Bello-Hellegouarch, G., **Casado, A.**, Cuesta, E., Pérez-Pérez, A., Pastor, J.F., Potau J. M., (2017). *Expression of myosin heavy chain isoforms mRNA transcripts in the temporalis muscle of common chimpanzees (Pan troglodytes)*. *Annals of Anatomy* 214, 80

