

# Ihmisen liikuntaelimistön evoluutiohistoria – kävelystä kestävyysjuoksuun

Pystyasento kehittyi hominideille jo yli neljä miljoonaa vuotta sitten. Kaksijalkaiset apinaihmiset olivat monimuotoinen ryhmä, jonka joukosta kehittyi ihmiseen johtava tehokkaaseen kävelyyne erikoistunut linja. Tärkeitä anatomisia muutoksia olivat selkärangan lordoosin korostuminen, suoliluun lyheneminen ja alaraajan lihasten siirtymisen parasagittaalista liikettä tukeviksi. Kestävyysjuoksu kehittyi myöhemmin, ja siihen liittyivät korostuneet jalkaholvit, hyvin kehittynyt akillesjänne, vartalon pystyasentoa tukevien lihasten vahvistuminen sekä hartiakaaren liikkeiden irtoaminen pään liikkeistä. Anatomisten sopeutumien lisäksi ihmisellä on fysiologisia erityispiirteitä, jotka selittyvät sopeutumina kestävyysjuoksuun. Tämä viittaa siihen, että kyky juosta pitkiä matkoja on ollut lajimme säilymiselle tärkeää evoluutiohistorian aikana.

**Kahdella raajalla** liikkuminen on ihmisyyden perusta ja evolutiivinen alku. Se mahdollisti pinsettioitteeseen pystyvän peukalon ja isojen aivojen kehityksen, jotka ovat ihmisyyden ja kulttuurin anatominen perusta. Kahdelle jalalle siirtyminen johti moniin muutoksiin tuki- ja liikuntaelimistössä. Paleontologisten tutkimusten mukaan jääkauden lopun ihmisten elimistö sopeutui erityisesti kestävyysjuoksuun.

## Etelänapinat olivat ensimmäiset kaksijalkaiset

Ihmisen pystyasento on vanhaa perua. Esivanhempamme alkoivat kävellä kahdella jalalla Afrikassa jo yli neljä miljoonaa vuotta sitten (1). Ominaisuus oli ilmeisen hyödyllinen, sillä

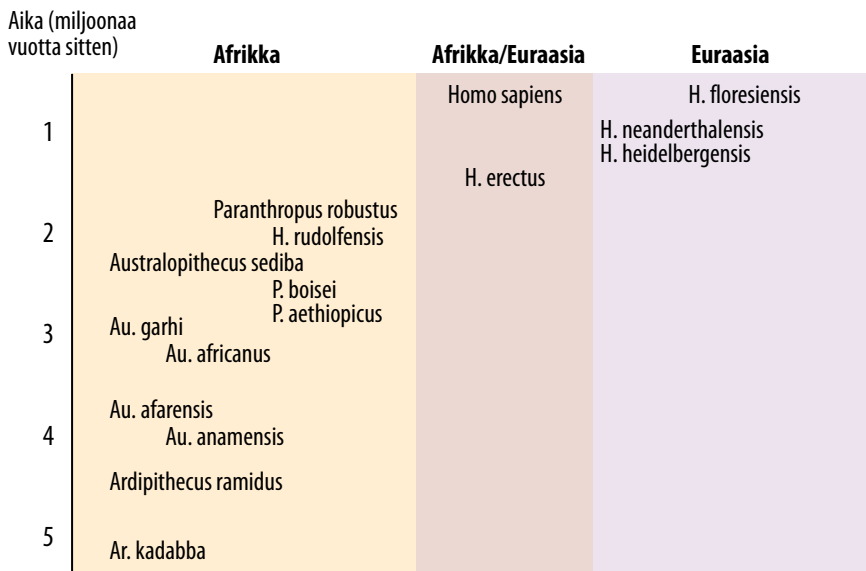
kaksijalkaiset menestyivät ja lajiutuivat. Jääkauden alun ympäristöissä kahdella jalalla käveleviä etelänapinalajeja (*Australopithecinae*) oli jo Afrikassa useita. Ne olivat monimuotoinen ryhmä (KUVA 1). Monet olivat edelleen hyviä kiipeilijöitä, sillä niiden ravintoa olivat pääasiassa hedelmät ja turvallinen kiipeily puissa oli elintärkeää. Kaikilla etelänapinoilla oli vielä suhteellisen pienet aivot (2).

Etelänapinoiden kaksijalkaisuus muutti niiden selän ja lantion asentoa sekä alaraajojen niveliä. Kaikki etelänapinat kävelivät selät kohtisuorina maan pintaa vasten tasapainottaen itsensä alaraajojensa päälle. Selkärangan mutkat toimivat iskunvaimentimina ja auttoivat säilyttämään tasapainon. Etelänapinoilla oli pitkä alaselkä, jossa oli selkeä lordoosi yhdistettynä matalaan lantioon. Lanteen nikamansolmujen (*corpus vertebrae*) rakenteessa oli jo tuolloin eroja sukupuolten välillä. Naaraiden kiilamaiset, posteriorisesti enemmän madaltuvat solmut mahdollistivat korostuneen lordoosin raskauden aikana (3).

Etelänapinoiden vartalon painopiste siirtyi lyhyen suoliluun ansiosta alemmaksi, ja kahdella jalalla tasapainottelu oli helpompaa. Samoin kallon niska-aukko (*foramen magnum*) siirtyi suoraan kallon alle, jolloin painava pää tasapainottui kaularangan päälle. Polvet puolestaan asettuivat valgusasentoon. Vartalon painoa kannattelevien alaraajojen luiden nivelpinnat kasvoivat (4).

## Asentoa ylläpitävät lihakset vahvistuivat

Vaikka selkärankaisissa ja nisäkkäissäkin on monia kahdella jalalla liikkuvia muotoja, oli tällainen pystysuoran vartalon tasapainotta-



**KUVA 1.** Afrikassa esiintyi 2–5 miljoonaa vuotta sitten useita eri ihmisapinalajeja. Euraasiaan levittyivät vasta *Homo*-suvun edustajat noin kaksi miljoonaa vuotta sitten (12, 23, 24).

### **Ihmisistä kehittyi ylivoimaisia kestävyysjuoksussa erityisesti hikoiluun perustuvan jäähdytys- järjestelmämme ansiosta**

minen alaraajojen päälle ainutkertaista (poikkeuksena ehkä sukupuuttoon kuollut jättiläiskenguru) (5). Alaraajaa liikuttava lihaksisto joutui nyt myös ylläpitämään pystyasentoa. Samalla liikkeen biomekaniikka muuttui.

Erona kaksi- ja nelijalkaisten kävelyssä on maahan kohdistuva ponnistusvoima. Nelijalkaisilla ponnistus on eteen ja ylöspäin, kun taas ihmisenkaltaisten kaksijalkaisten kävelyssä ponnistusvoima kohdistuu ylöspäin ja heilauttaa painopisteen eteenpäin. Seurauksena on ylösalaisin käännettyyn heiluriin verrattava liike. Painopiste siirtyy vuoron perään kummankin maahan ankkuroidun jalan yli. Tällöin selän puolen lihakset joutuvat tekemään työtä estääkseen vartalon kaatumisen eteenpäin liikkeen mukana. Maasta ponnistavat ja painovoimaa vastaan työskentelevät lähinnä nelipäiset reisilihakset (m. quadriceps femoris) ja kolmipäinen pohjelihäs (m. triceps surae) sekä isovarpaan ja varpaiden koukistajalihakset. Nelijalkaisten ponnistukselle tärkeiden reiden takaosan lihasten merkitys on kaksi-

jalkaisten kävelyssä erilainen. Ponnistamisen sijaan niiden tehtävä on säädellä eksentrisesti ojennettuna eteenpäin heilahtavan alaraajan liikettä (4).

Myös pakaralihasten (mm. glutea) tehtävä muuttui lonkkaa ojentavasta lihasryhmästä vartalon asentoa tukevaksi ryhmäksi. Iso pakaralihas (m. gluteus maximus) (KUVA 2) on nelijalkaisilla pieni lihas, vain kaksijalkaisilla se on nimensä veroinen. Keskimmäinen (m. gluteus medius) ja pieni pakaralihas (m. gluteus minimus) siirtyivät kaksijalkaisuuden myötä lateraalisiksi, ja niiden merkitys lonkan ojennuksessa väheni. Sen sijaan ne siirtyivät tukemaan lonkkaa parasagittaalisuunnassa tapahtuvan heiluriliikkeen aikana. Keskimmäisen ja pienen pakaralihaksen lihasvoimaa lisäsi se, että reisiluun kaula piteni ja siirsi lihasten kiinnittymiskohdan lateraalisemmaksi (4).

Fossiiliaineistosta löydettyjen jalan, säären ja reisiluiden anatomia osoittaa, että etelänapinoiden joukossa oli monia kävelytekniikoita. Kaksijalkaisuus kehittyi eri suuntiin. Ratkaisevaa lienee ollut, millainen liikkuminen kävelymisen lisäksi oli kullekin lajille tärkeää.

Puissa yhä kiipeilevien etelänapinoiden jaloissa säilyi tarttumista mahdollistavia piirteitä. Kävellessään ne ojensivat polvensa mutta



**KUVA 2.** Ihmisen (A), gorillan (B) ja makakin (C) alaraajat. Pakaralihaksista keskimäinen on suurin muilla kädellisillä, ihmisillä iso pakaralihas on suurin. Nelijalkaisten makakien iso pakaralihas kiinnittyy häntänikamiin ja keskimäistä pakaralihasta peittävään paksuun lihaskalvoon. Takareiden lihakset ovat suuret suhteessa etureiden lihaksiin sekä rystykävelevällä gorillalla että nelijalkaisilla makakeilla. Ne kiinnittyvät sääreen distaalisemmin kuin ihmisellä, jolla ne kiinnittyvät heti polven alapuolelle. Ihmisellä etusäären lihaksisto on pieni ja takasäären lihaksista pohjelihäs kiinnittyy pitkällä akillesjänteellä kantaluuhun. Lihasmassa sijaitsee säären proksimaalisessa päässä. Makakilla on lyhyt akillesjänne, mutta gorillalta se puuttuu kokonaan (12, 23, 24).

laskeutuivat kantapään kautta jalan supinoitu-  
neelle lateraalisyrjälle, mistä seurasi voimakas  
pronaatiovääntö jalkaterään. Etuna tällaisessa  
jalkaterässä oli se, että sillä saattoi vielä tarttua  
puunrunkoon. Myös abduktiossa oleva isovar-  
vas ja pitkät varpaat helpottivat kiipeämistä.  
Kävelysyklissä jalka väsyi helposti, ja vääntö-  
voima kohdistui koko raajaan. Etelänapinoi-  
den takareiden lihasten proksimaalisessa kiin-  
nitysmiskohdassa (istuinkyhmy, tuber ischia-  
dicum) on osteofyyttimuodostumia merkinä  
rasituksesta (6).

### Ihmisen linjan evoluutio johti energiatehokkaaseen kävelyyn

Ihmiseen johtava linja kehittyi energiatehok-  
kaaseen kävelyyn muun toiminnallisuuden

kustannuksella. Isovarvas siirtyi samansuun-  
taiseksi muiden varpaiden kanssa, ja jalkaan  
kehittyi jalkaholvi. Jousen tavoin toimivan  
jalkaholvin ansiosta maasta tulevan iskun  
voima jakautui kantapäältä päkiöille. Joillakin  
etelänapinoilla oli jalkaholvi, mutta nykyisen  
kaltainen hyvin kehittynyt mediaalikaari ke-  
hittyi vain *Homo*- eli ihmissuvulle (7, 8, 9).  
Tiivis jalkapöydän poikittaisnivel (Chopartin  
nivel), erityisesti kanta-kuutioluunivel, esti  
jalan kiertymisen. Samalla jalkaholvien tukevat  
nivelsiteet ja jänteet varastoivat liike-energiaa  
ja vapautti sitä jalan kääntyessä pronaatiosta  
supinaatioon ja ponnistaessa päkiältä ja iso-  
varpaalta seuraavaan askeleeseen. Oikein toi-  
miva jalkapohja minimoi polveen ja selkään  
kohdistuvan rasituksen sekä kävelyyn kuluva  
energia.

**TAULUKKO.** Alaraajan pystyasentoon ja kävelyyn liittyvät sekä alaraajan ja lantiokaaren juoksemiseen liittyviä luuston piirteitä.

Alaraajan pystyasentoon ja kävelyyn liittyvät piirteet	
Anatominen piirre	Sopeutuma
Ojennetut nivelet, laajat nivelpinnat	Painon kannattelu
Lyhyt reisiluun kaula	Loitontajalihaksiin kohdistuvan rasituksen vähentäminen
Reisiluun lateraalisen nivelnastan laaja nivelpinta ja lateraalisen nivelkierukan liikkuvuus	Ojennetun polven rustoihin kohdistuvan rasituksen vähentyminen
Reisiluun molempien nivelnastojen laajeneminen anteriorisesti	Polvilumpion muodostaman vipuvarren piteneminen
Tiivis ylempi nilkkanivel	Sagittaalisuuntaisen liikkeen rajoittuminen
Tiiviisti nivelyvät nilkan luut	Jalkaholvit
Lyhyt ensimmäinen jalkapöytäluu	Supinoituneelta jalkapohjalta ponnistaminen mahdollista
Lyhyet varpaat	Ponnistaessa stabiilimpi plantaarifleksio

Alaraajan ja lantiokaaren juoksemiseen liittyvät piirteet	
Anatominen piirre	Sopeuma
Stabiili risti-suoliluunivel	Vartalon tasapainotus
Suoliluun harjussa ja ristiluussa laajat kiinnittymispinnat selän ojentajalihaksille	Vartalon tasapainotus
Suoliluussa laaja kiinnittymispinta isolle pakaralihakselle	Vartalon tasapainotus
Lyhyt kantakyyhmy	Suurempi energiansäästö akillesjänteen venymisen ansiosta
Tiivis kanta-kuutioluunivel	Energiansäästö

Koko raaja muuttui pidemmäksi, mutta erityisesti sääri piteni. Kanta-astunta ja siro jalka vähensivät nekin energiankulutusta (10). Vartalossa ja raajoissa tapahtuneiden muutosten lisäksi kaksijalkaisuus näkyy myös sisäkorvan tasapainoelimessä. Koronaali- ja sagittaalisuissa horisontaalista liikettä mittaavat kaarikäytävät korostuivat ihmisen suvussa, koska pystyasento vaatii suurempaa tasapainon hallintaa (11).

### Juokseminen ei ole energiatehokasta

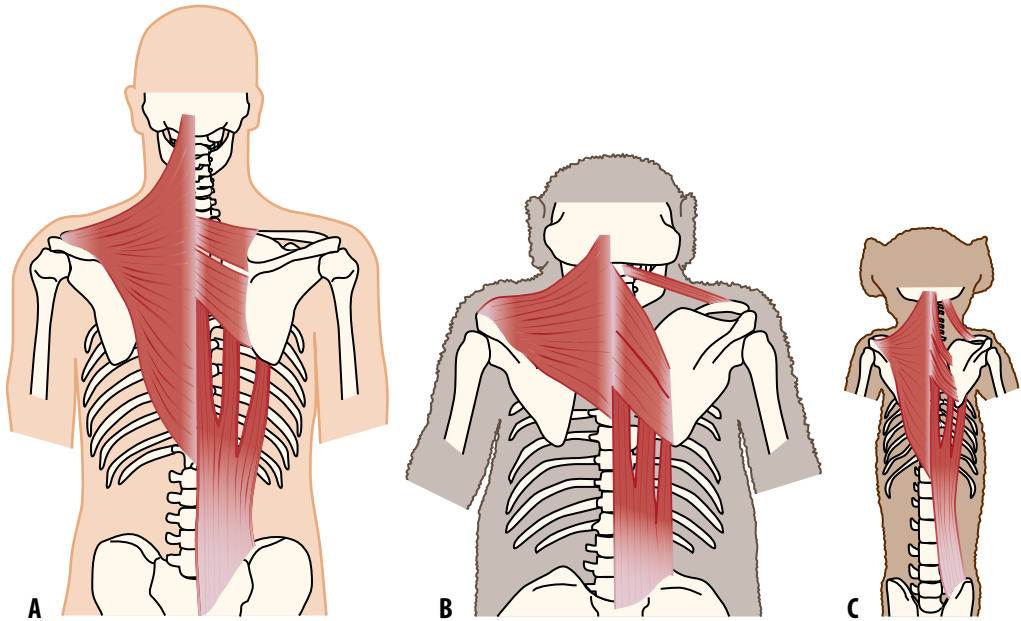
Nousemisesta kahdelle jalalle oli monia etuja. Se vapautti yläraajat muihin toimintoihin, kuten ravinnon tai jälkeläisten kantamiseen. Pystyasennossa apinaihminen oli pidempi ja saattoi havaita pedot nopeammin. Pystyasennossa jäähdytyskin toimii paremmin, kun keho on

1998 laajemmin alttiina ilmapirtauksille. Kuumassa

ilmastossa tämä voi olla merkittävää päivisin liikkuvalla eläimelle. Kävely oli pystyasentoiselle ihmisapinalle energiatehokas liikuntamuoto.

Juokseminen kahdella raajalla sen sijaan kuluttaa paljon energiaa ja on nelijalkaisten laukkaan nähden hidasta, joten sen kehittymistä kaksijalkaiselle on ollut evolutiivisesti vaikeampi selittää. Juoksu ei ole silti ollut vain kävelyn sivutuote, vaan sopeutumukset kehosamme osoittavat, että juokseminen on ollut luonnonvalinnan tulosta (TAULUKKO). Kaksijalkaisesta ei tullut nopeaa lyhyen matkan juoksijaa vaan sitkeä pitkämatkanjuoksija (12).

Vallitsevien teorioiden mukaan juokseminen kehittyi yhdessä lihansyönnin kanssa. Erään hypoteesin mukaan juokseminen liittyi saalistamiseen. Ihminen kehittyi juoksemaan riistaeläimiä kiinni kuumalla savannilla. Koska ihminen on hidas ja heikko, saalis saatiin kiinni väsyttämällä se juoksussa. Maapallolla elää



**KUVA 3.** Ihmisen (A), gorillan (B) ja makakin (C) hartiakaaret. Vasemmalla puolella epäkäslihakset ja oikealla niiden alta paljastuvat lihakset, jotka kiinnittävät lapaluun takaraivoon. Ihmisellä vain epäkäslihakset kiinnittyy sekä lapaluuhun että päähän. Gorillan ja makakin epäkäslihakseen kraniaalinen ja servikaalinen osa on voimakkaammin kehittynyt kuin ihmisellä (12, 23, 24).

yhä kansoja, jotka metsästävät juoksemalla saalinsa kiinni. Heitä on Amerikan mantereen alkuperäisväestössä, Australiassa ja Afrikassa (13).

Toisaalta ihminen ehkä oli aluksi raadon-syöjä. Muiden petojen kaatojen etsiminen saattoi olla tehokkaampaa juosten, ja saaliin ryövääminenkin onnistui juosten paremmin kuin kävellen. Muista nisäkkäistä tehokkaita kestävyysjuoksijoita ovat laidunten perässä pitkiä matkoja vaeltavat kasvinsyöjät sekä laumana saalistavat pedot.

Ihmisistä kehittyi kuumassa ilmassa suorite-tussa kestävyysjuoksussa ylivoimaisia muuhun eläinkuntaan nähden. Tämä on enemmän hikoiluun perustuvan jäähdytysjärjestelmämme kuin tuki- ja liikuntaelimistön piirteittemme ansiota. Ihmisen kehon jäähdytysjärjestelmä on hyvä, sillä koko kehon runsas hikoilu ehkäisee ylikuumenemista tehokkaasti. Muista nisäkkäistä ainoastaan hevoseläimet hikoilevat voimakkaasti koko vartalollaan ja jäähdyttävät sen avulla kehoaan. Ihmisen tuki- ja liikunta-elimistö kehittyi kuitenkin säästämään energiaa ja tukemaan juoksuliikettä.

### Elastiset rakenteet vähentävät energiankulutusta ja rasitusta

Juostaessa siirrytään heilurimaisesta vieterimäiseen liikkeeseen. Heilurissa liike-energiaa tuotetaan heilurin avulla, juoksussa taas liike-energiaa varastoidaan joustaviin jänteisiin ja nivelsiteisiin, joista energia taas vapautuu seuraavan ponnistuksen työhön. Nivelet koukistuvat juoksussa enemmän kuin kävelyssä. Alaraajan elastiset rakenteet vähentävät huomattavasti juoksun vaatimaa energiaa ja lisäävät nopeutta (14).

Tärkein elastisen energian varasto kaikilla ihmisapinoilla on akillesjänne (14). Nykyisin elävistä ihmisapinoista puiden oksilta toisille hyppäävien gibbonien akillesjänne on erityisen pitkä ja hyvin kehittynyt varastoimaan energiaa. Juoksemaan sopeutuneella nykyihmisellä on myös pitkä akillesjänne (15).

Kävelyn askelsykliin kehittynyt jalkaholvi varastoi samalla lailla tehokkaasti energiaa myös juoksussa. Juostaessa energiaa menee raajan nostamiseen, joten kevyt jalka on silloin erityisen taloudellinen. Juoksuun sopeu-

## YDINASIAT

- ▶ Anatomiaa voidaan ymmärtää evoluutiobiologian avulla.
- ▶ Ihmisen tuki- ja liikuntaelimestön evoluutiossa on kolme tärkeää vaihetta: kahdelle jalalle nouseminen, energiatehokas kävely ja kestävyysjuoksu.
- ▶ Eri vaiheet näkyvät kehossamme liikettä tukevinä ja energialla säästävinä rakenteina.

tuneina ihmisen jalkaterä ja sen lihakset ovat pienemmät. Säären lihassmassa on akillesjänteen pitenemisen myötä siirtynyt proksimaalisemmaksi, jolloin raajan distaaliosa on edelleen keventynyt.

### Vapaa hartiakaari tasapainotti juoksun

Käveltäessä heiluriliike siirtää tuen vuoron perään kummallekin raajalle, mutta juostaessa liike on välillä ilman tukipistettä. Lentovaiheen aikana vartaloa tasapainottaakin hartiakaaren ja yläraajan vääntövoima. Tämä ei onnistu muilta ihmisapinoilta, joiden m. atlantoclavicularis yhdistää niskan ja hartiakaaren. Samoin niiden suunnikaslihaksilla (m. rhomboideus) on kraniaalinen pää, joka kiinnittää lapaluun tiukasti kallonpohjaan (KUVA 3). Ihmisapinoiden pää ja hartiakaari kiertyvät yhdessä. Fossiiliaineistosta on ollut vaikeaa päätellä, milloin ihmisen evoluutiossa tämä hartiakaaren vapaa liike kehittyi, mutta ilmeisesti vasta ihmisluvulle (12). Hartiakaaren kiertoon juoksun aikana liittyi myös yläraajan lyheneminen ja kyynärvarren keveneminen (12).

Juostaessa vartalo on etukenossa, koska ponnistus tapahtuu eteenpäin. Jotta vartalo ei kaatuisi kokonaan, liikettä vastustamaan tarvitaan vahvat vartalon ojentajalihakset (mm. erector spinae) ja iso pakaralihas (m. gluteus maximus) (KUVA 2). Näiden lihasryhmien kiinnityskohdat ovat ihmis sukuun kuuluvilla

2000

velside, okahaarakkeiden päällyssiteen (ligamentum supraspinale) paksuntuma, niskaside (l. nuchae), joka estää passiivisesti päätä heilahtamasta eteenpäin.

Anatomian lisäksi monia ihmiselle ominaisia fysiologisia piirteitä on liitetty juuri kestävyysjuoksuun. Tällaisia ovat esimerkiksi hiilihydraattien tehokas hyödyntäminen, suuri kilpirauhanen ja suun kautta hengitys (16).

### Tropiikista pohjoiseen – kengät jalkaan

Samaan aikaan kun nykyihminen kehittyi Afrikan kuumilla savanneilla pitkän matkan juoksukoneeksi, lähisukulainen neanderthalinihminen sopeutui elämään kylmässä ja vuoristoisessa Euraasiassa. Neanderthalinihminen oli kylmään sopeutuneena raskarakenteisempi. Myös raajat olivat lyhyemmät ja paksummat (15, 17). Alaraajan liikkeet eivät olleet yhtä energiatehokkaat ja nopeat kuin nykyihmisellä, mutta toisaalta ne saattoivat olla edullisemmat vuoristossa kiipeilyyn ja kylmyydessä elämiseen (18).

Trooppinen nykyihminen onnistui myös sopeutumaan kylmään levitessään pohjoiseen. Jääkauden lopun ympäristö oli aromainen, ja metsästäminen juoksemalla ja heittoaseita käyttäen sopi sinne hyvin.

Kylmyyttä vastaan kehitettiin teknologiaa, kuten jalkineet. Kenkien yleistymisen näkyy fossiiliaineistossa jalan morfologiassa. Kovapohjaiset kengät rajoittivat iskun välittymistä jalkaholveissa, ja lateraaliin varpaisiin kohdistui vähemmän rasitusta. Varpaan tyviluut (phalanx proximalis) kehittyivät kengissä askeltaneissa jaloissa sirommiksi, mutta vastaavaa muutosta ei tapahtunut isovarpaassa (19). Myös erilaiset rasitusvammat, kuten jalkapöytäluiden rasitusmurtumat, lisääntyivät kengitettyillä kansoilla (20).

### Lopuksi

Syyt ihmisen anatomian erityispiirteisiin selittyvät evoluutiohistorialla. Sitä tutkitaan paleoantropologian, paleopatologian ja vertailevan anatomian avulla. Tutkimukset antavat taustaa

myös nykyihmisen sairauksille ja kehityshäiriöille. Uutena tieteenalana evoluutiivinen lääketiede pyrkii vastaamaan sairauksien syihin (21). Evoluutio ja luonnonvalinta saattavat vaikuttaa ihmisen anatomiaan edelleenkin,

sillä ihmispopulaatioiden juoksu kyvyissä ja -tyyleissä on havaittu eroja: esimerkiksi keniaalaisten kestävyysjuoksijoiden ylivoimaisuus saattaa selittyä osin jalkaterän ja akillesjänteen mittasuhteiden sopeutumisella (22). ■

**SUVI VIRANTA-KOVANEN, paleobiologian dosentti, anatomian yliopisto-opettaja**  
Helsingin yliopiston lääketieteellinen tiedekunta, anatomian osasto

**SIDONNAISUDET**  
Ei sidonnaisuuksia

#### KIRJALLISUUTTA

1. White TD, Asfaw B, Beyene Y, ym. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 2009; 326:75–86.
2. Potts R. Hominin evolution in settings of strong environmental variability. *Quat Sci Rev* 2013;73:1–13.
3. Whitcome KK, Shapiro LJ, Lieberman DE. Fetal load and the evolution of lumbar lordosis in bipedal hominins. *Nature* 2007; 450:1075–8.
4. Lovejoy CO. Evolution of human walking. *Sci Am* 1988;259:118–25.
5. Janis CM, Buttrill K, Figueirido B. Locomotion in extinct giant kangaroos: were sthenurines hop-less monsters? *PLoS One* 2014;9:e109888.
6. DeSilva JM, Holt KG, Churchill SE, ym. The lower limb and mechanics of walking in *Australopithecus sediba*. *Science* 2013; 340:1232999.
7. Zipfel B, DeSilva JM, Kidd RS, Carlson KJ, Churchill SE, Berger LR. The foot and ankle of *Australopithecus sediba*. *Science* 2011;333:1417–20.
8. Berillon G. Assessing the longitudinal structure of the early hominid foot: a two-dimensional architecture analysis. *Hum Evol* 2003;18:113–22.
9. Susman RL. Evolution of the human foot: evidence from Plio-Pleistocene hominids. *Foot Ankle* 1983;3:365–76.
10. Cunningham CB, Schilling N, Anders C, Carrier DR. The influence of foot posture on the cost of transport in humans. *J Exp Biol* 2010;213:790–7.
11. Spoor F, Wood B, Zonneveld F. Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature* 1994;369:645–8.
12. Bramble DM, Lieberman DE. Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature* 2004;432:345–52.
13. Liebenberg L. Persistence hunting by modern hunter-gatherers. *Curr Anthropol* 2006;47:1017–25.
14. Sellers WI, Pataky TC, Caravaggi P, Crompton RW. Evolutionary robotic approaches in primate gait analysis. *Int J Primatol* 2010;31:321–38.
15. Raichlen DA, Armstrong H, Lieberman DE. Calcaneus length determines running economy: implications for endurance running performance in modern humans and Neandertals. *J Hum Evol* 2011;60:299–308.
16. Carrier DR. The energetic paradox of human running and hominid evolution. *Curr Anthropol* 1984;25:483–95.
17. Lu Z, Meldrum DJ, Huang Y, He J, Sarmiento EE. The Jinniushan hominin pedal skeleton from the late Middle Pleistocene of China. *Homo* 2011;62:389–401.
18. Higgins RW, Ruff CB. The effects of distal limb segment shortening on locomotor efficiency in sloped terrain: implications for Neandertal locomotor behavior. *Am J Phys Anthropol* 2011;146:336–45.
19. Trinkaus E. Anatomical evidence for the antiquity of human footwear use. *J Archaeol Sci* 2005;32:1515–26.
20. Zipfel B, Berger LR. Shod versus unshod: the emergence of forefoot pathology in modern humans? *Foot* 2007; 17:205–13.
21. Lieberman DE. What we can learn about running from barefoot running: an evolutionary medical perspective. *Exerc Sport Sci Rev* 2012;40:63–72.
22. Kunimasa Y, Sano K, Oda T, ym. Specific muscle–tendon architecture in elite Kenyan distance runners. *Scand J Med Sci Sports* 2014;24:e269–74.
23. Aiello L, Dean C. An introduction to human evolutionary anatomy. Lontoo: Elsevier 2006.
24. Hartman CG, Straus WL Jr, toim. The anatomy of the rhesus monkey: *Macaca mulatta*. Lontoo: Hafner Publishing Co 1933.

## Summary

### **Evolutionary history of human locomotor system – from walking to long-distance running**

Bipedality evolved in hominids more than 4 million years ago. Bipedals were a diverse group including the lineage of obligatory walkers that finally lead to humans. Important anatomical changes in this group were: enhanced lumbar lordosis, shortening of the ilium, and emphasize on the parasagittal movements. Long-distance running evolved much later and it was associated with well-developed plantar arches, strengthening of muscles supporting the erect trunk, and decoupling of the pectoral girdle and head. In addition to anatomical changes, humans have many physiological adaptations to long-distance running. It is likely that the ability to run long-distance has been important for the survival of our species.