



Hominin biomechanics, virtual anatomy and inner structural morphology: From head to toe. A tribute to Laurent Puymeraul



Biomécanique, anatomie virtuelle et morphologie structurale interne des hominines : de la tête aux pieds. Un hommage à Laurent Puymeraul

Foreword

This thematic issue

In the field of paleobiology and paleoanthropology, the last fifteen years, or so, have witnessed some tremendous methodological and conceptual advances in the approach to the structural characterization of the mineralized tissues. This has resulted in a significant broadening of the amount and quality of the information extracted from previously poorly reported meso- and micro-anatomies. Access to such “hidden” archives has fuelled new research strategies and concepts in the assessment of the evolutionary pathways and phylogenetic relationships, adaptive strategies, developmental rates and variation patterns in past human populations and fossil hominin taxa, and is increasingly used to unveil subtle aspects of their life history, including seasonally-related individual–environment fluctuating relationships recorded during growth.

Only seven years after the discovery of X-rays by W.C. Röntgen, in 1895, D. [Gorjanović-Kramberger \(1902, 1906\)](#) performed the radiographic-based anatomical description of several maxillary, mandibular and dental specimens from the Neanderthal assemblage of Krapina, Croatia, the very first application of such a revolutionary investigative technique to the study of fossil specimens (in [Kricun et al., 1999](#)). Such an analytical approach became routine in paleoanthropology (e.g., [Skinner and Sperber, 1982](#)) and, in the early 1980s, would be followed by another major shift in the characterization of the fossil record: the advent of Computed Tomography (CT), a technology allowing the three-dimensional (3D) rendering of hidden morphologies (among others pioneering applications, see [Conroy and Vannier, 1987](#)). Coupled with landmark-based Geometric

Avant-propos

Ce fascicule thématique

Ces quinze dernières années, des avancées méthodologiques et conceptuelles considérables dans le domaine de la paléobiologie et de la paléoanthropologie ont permis la caractérisation structurale des tissus minéralisés. Cela s'est notamment traduit par une explosion en termes de quantité et de qualité des informations extraites de structures méso- et micro-anatomiques peu documentées auparavant. L'accès à ces archives « cachées » a alimenté de nouvelles stratégies de recherche et de nouveaux concepts dans l'estimation des chemins évolutifs et des relations phylogénétiques, des stratégies adaptatives, des taux de développement et patrons de variations des populations passées et des taxons hominines, et il est utilisé de manière croissante pour découvrir des aspects subtils concernant les traits d'histoire de vie, incluant les relations fluctuantes entre individu et environnement liées aux variations saisonnières enregistrées au cours de la croissance.

Seulement sept ans après la découverte des rayons X par W.C. Röntgen, en 1895, D. [Gorjanović-Kramberger \(1902, 1906\)](#) a effectué des descriptions anatomiques basées sur des radiographies de nombreux restes maxillaires, mandibulaires et dentaires de spécimens néandertaliens de l'assemblage de Krapina, en Croatie. Cela représentait la première application de cette technique d'investigation révolutionnaire pour étudier les spécimens fossiles (dans [Kricun et al., 1999](#)). Cette approche analytique est désormais devenue habituelle en paléoanthropologie (e.g., [Skinner et Sperber, 1982](#)) et, au début des années 1980, elle sera complétée par un autre bouleversement majeur

Morphometrics (Bookstein, 1991) and Finite Element Analysis (reviewed in Rayfield, 2007) applied to CT- and 3D surface scanning-based records (Zollikofer and Ponce de León, 2005), the computer-aided visualization and analysis of fossils has quickly evolved into even sharper analytical tools allowing morphology to be quantified at an extremely fine scale: X-ray Microtomography (μ CT) (Ketcham and Carlson, 2001; Mees et al., 2003; Stock, 2009) and neutron microtomography (n- μ CT) (Schwarz et al., 2005; Tremsin et al., 2011) (for a review and some applications, see Braga, 2016; Gross et al., 2014; Le Cabec et al., 2015).

Following the innovative application of Synchrotron Radiation Microtomography (SR- μ CT) to the study of enamel in recent and fossil primate teeth (Tafforeau, 2004) and the first 2–3D virtual analyses of Miocene hominid and Pliocene hominin remains performed by industrial microtomography (Kunimatsu et al., 2004; Macchiarelli et al., 2004; Rossi et al., 2004), the use of such tools has become essential in paleobiological and paleoanthropological research (e.g., Chirchir et al., 2015; Macchiarelli et al., 2006, 2008, 2013; Ryan and Sukhdeo, 2016; Skinner et al., 2013, 2015; Smith et al., 2010, just to cite a few). Interesting examples of such applications have been illustrated in the *Palevol* thematic issue *Imaging & 3D in palaeontology and palaeoanthropology–3D & Imagerie en sciences paléontologiques et paléoanthropologiques*, edited in 2010 by G. Clément and D. Geffard-Kuriyama.

Coupled with the integration of the third dimension in structural visualization and quantitative assessment, the analytical shift from the hard outer (the “container”) to the virtually imaged inner morphology (the “contents”) has not only added a significant amount of new information and fostered new research perspectives, but also affected our traditional research strategies and daily practices, thus requiring new concepts and implying new questions. This is exactly what this thematic issue, entitled *Hominin biomechanics, virtual anatomy and inner structural morphology: From head to toe. A tribute to Laurent Puymerail*, intends to illustrate.

This thematic issue collects 17 original invited articles contributed by 70 researchers from 11 countries. It is devoted to the memory of Dr. Laurent Puymerail, a brilliant, young paleoanthropologist who prematurely passed away shortly after having obtained a permanent position as a researcher in paleobiomechanics and bone biology at the French CNRS, and having been assigned to the UMR 7268 CNRS–Université d’Aix-Marseille–EFS (see his obituary in Marchal et al., 2016, where his complete bibliography can be found). Among other contributions to the field, Laurent participated in the elaboration and first applications to the fossil record of some advanced techniques for imaging and quantifying topographic thickness variation in long bone shafts and tooth roots by means of morphometric maps (Bayle et al., 2011; Bondioli et al., 2010; Puymerail, 2011, 2013; Puymerail et al., 2012a, b). Laurent also launched the study of the inner characteristics of the Early Pleistocene African *Homo erectus* distal humerus from Gombore IB, at Melka Kunture, Ethiopia (Puymerail et al., 2014), and in this volume he appears among the co-authors of a contribution on the distal humerus in fossil

dans la caractérisation du registre fossile : l’émergence de la tomographie calculée par ordinateur (CT), une technologie permettant le rendu tridimensionnel (3D) de traits morphologiques cachés (parmi d’autres applications pionnières, voir Conroy et Vannier, 1987). Couplées à la morphométrie géométrique basée sur des points repères (Bookstein, 1991) et aux analyses par éléments finis (revue dans Rayfield, 2007) appliquées aux registres CT et issues de scans lasers surfaciques 3D (Zollikofer et Ponce de León, 2005), la visualisation assistée par ordinateur et l’analyse de fossiles ont rapidement évolué pour devenir des outils analytiques de pointe permettant de quantifier les variations morphologiques fines : la microtomographie à rayons X (μ CT) (Ketcham et Carlson, 2001; Mees et al., 2003; Stock, 2009) et la microtomographie neutronique (n- μ CT) (Schwarz et al., 2005; Tremsin et al., 2011) – pour une revue de certaines applications, voir Braga (2016), Gross et al. (2014), Le Cabec et al. (2015).

Consécutivement à l’application innovante de la microtomographie par rayonnement synchrotron (SR- μ CT) pour l’étude de l’émail de dents de primates récents et fossiles (Tafforeau, 2004) et aux premières analyses virtuelles 2–3D de restes hominidés du Miocène et d’homininés du Pliocène effectuées par microtomographie industrielle (Kunimatsu et al., 2004; Macchiarelli et al., 2004; Rossi et al., 2004), l’utilisation de ces outils est devenue essentielle à la recherche paléobiologique et paléoanthropologique (e.g., Chirchir et al., 2015; Macchiarelli et al., 2006, 2008, 2013; Ryan et Sukhdeo, 2016; Skinner et al., 2013, 2015; Smith et al., 2010, pour ne citer que quelques travaux).

Des exemples intéressants d’applications sont illustrés dans le volume thématique de *Palevol* intitulé *Imaging & 3D in Palaeontology and Palaeoanthropology - 3D & Imagerie en Sciences Paléontologiques et Paléoanthropologiques*, édité en 2010 par G. Clément et D. Geffard-Kuriyama.

Associé à l’intégration de la troisième dimension dans la visualisation structurale et pour l’estimation quantitative, le passage analytique de la surface externe (le « contenant ») à la caractérisation virtuelle de la morphologie interne (le « contenu ») a non seulement apporté son lot d’informations novatrices et encouragé de nouvelles perspectives de recherche, mais a aussi influencé nos stratégies de recherche traditionnelles et nos pratiques quotidiennes, nécessitant donc l’élaboration de nouveaux concepts et impliquant de nouvelles questions. C’est exactement ce que ce volume thématique, intitulé *Biomécanique, anatomie virtuelle et morphologie structurale interne des hominines : de la tête aux pieds. Un hommage à Laurent Puymerail*, veut illustrer.

Ce numéro thématique comprend 17 articles invités originaux écrits par 70 chercheurs issus de 11 pays. Il est dédié à la mémoire du Dr. Laurent Puymerail, un brillant jeune paléoanthropologue disparu prématurément, peu de temps après avoir obtenu un poste permanent de chercheur CNRS en paléobiomécanique et biologie osseuse dans l’UMR 7268 CNRS–Université d’Aix-Marseille–EFS (voir sa nécrologie dans Marchal et al., 2016, où sa bibliographie complète est détaillée).



Fig. 1. Laurent Puyménil (second from left) refining his intervention to the 3rd Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution (Vienna, Austria, 20–21 September 2013) together with (left to right) P. O'Higgins, R. Macchiarelli and L. Bondioli (photo, J. Bruzek).

Fig. 1. Laurent Puyménil (deuxième en partant de la gauche) peaufinant son intervention pour le 3^e meeting annuel de la European Society for the Study of Human Evolution (Vienne, Autriche, 20–21 septembre 2013) avec (de gauche à droite) P. O'Higgins, R. Macchiarelli et L. Bondioli (photo, J. Bruzek).



Fig. 2. Third Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution (Vienna, 20–21 September 2013). Laurent Puyménil presents his paper *Reading function from long bones: Implications for the reconstruction of early hominin postural and locomotor behaviours*, co-authored with P. O'Higgins (photo: C. Zanolli).

Fig. 2. Troisième meeting annuel de la European Society for the Study of Human Evolution (Vienne, 20–21 septembre 2013). Laurent Puyménil présente son travail « Extraire les aspects fonctionnels des os longs : implications pour la reconstruction des comportements posturaux et locomoteurs des hominins anciens », en collaboration avec P. O'Higgins (photo : C. Zanolli).

hominins (Cazenave et al., this volume). More importantly, as Supporting Information to the present foreword, we provide the uncompleted manuscript of his ongoing study on the locomotor-related characteristics of the *Orrorin's* femur entitled “The structural and mechanical properties of the *Orrorin tugenensis* femoral shaft and the assessment of bipedalism in early hominins” (Puyménil, this volume).

Parmi d'autres contributions à ce domaine, Laurent a participé à l'élaboration et à la première application au registre fossile de techniques avancées d'imagerie et de quantification des variations d'épaisseur topographique des tissus des os longs et des racines dentaires par cartographie morphométrique (Bayle et al., 2011 ; Bondioli et al., 2010 ; Puyménil, 2011, 2013 ; Puyménil et al., 2012a, b). Laurent a aussi initié l'étude des caractéristiques internes de l'humérus distal du Pléistocène inférieur de Gombore IB, à Melka Kunture, en Éthiopie, attribué à *H. erectus* (Puyménil et al., 2014), et apparaît donc dans ce volume parmi les co-auteurs d'une contribution sur l'humérus distal d'hominines fossiles (Cazenave et al., ce volume). Fait important, nous incluons ici, comme matériel supplémentaire à cet avant-propos, le manuscrit inachevé de son étude sur les caractéristiques locomotrices du fémur de *Orrorin* intitulée « Les propriétés structurales et mécaniques de la diaphyse fémorale de *Orrorin tugenensis* et l'évaluation de la bipédie chez les hominines » (Puyménil, ce volume). Sur la base du travail conceptuel et méthodologique présenté en 2013 au 3^e meeting annuel de la European Society for the Study of Human Evolution (Puyménil et O'Higgins, 2013 ; Fig. 1, 2), ce document synthétise une quantité remarquable de nouvelles informations biomécaniques concernant ce membre ancien du clade homininé.

Laurent était encore trop jeune pour suivre formellement des étudiants, mais sa présence dans les laboratoires du MNHN de Paris et des universités de Marseille et de Poitiers fut enrichissante pour chacun d'entre nous, étudiants en paléanthropologie et chercheurs confirmés. Il avait la rare capacité à rendre simples des aspects morphologiques complexes, si bien que ses interlocuteurs pouvaient en apprécier l'importance et la signification par l'imagerie virtuelle et le support statistique qu'il produisait. Ce recueil d'articles est un hommage à un jeune collègue qui, depuis le début de sa courte carrière, a influencé notre discipline. Les nouvelles idées que Laurent aurait pu nous offrir manqueront à notre communauté, et nous souhaiterions qu'il soit toujours parmi nous pour nous orienter dans nos perspectives de recherche.

Remerciements

Nous sommes certains que Manés apprendra beaucoup de ce volume thématique.

Pour avoir accepté notre invitation, nous remercions sincèrement (par ordre alphabétique) Patricia Balaesque (France), Priscilla Bayle (France), Amélie Beaudet (Afrique du Sud, France), Anne Bertin (France), Luca Bondioli (Italie), Priscille Bouvier (France), José Braga (France, Afrique du Sud), Emiliano Bruner (Espagne), Kristian J. Carlson (Afrique du Sud, États-Unis), Marine Cazenave (Afrique du Sud, France), Habiba Chirchir (États-Unis), Marion Cottin (France), David J. Daegling (États-Unis), Guillaume Daver (France), Christopher M. Dean (Royaume-Uni), Frikkie de Beer (Afrique du Sud), Jordan Romeyer Dherbey (France), Mathieu Domalain (France), Mark R. Dowdeswell (Afrique du Sud), Jean Dumoncel (France), Benjamin Duployer (France), Metasebia Endalamaw (Éthiopie),

Based on a conceptual and methodological analytical background presented in 2013 at the 3rd Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution (Puymerail and O'Higgins, 2013; Figs. 1, 2), this document summarizes a remarkable amount of new biomechanical information on this early member of the hominin clade.

Laurent was too young to have formal students, but his presence in the labs at the MNHN of Paris and at the Universities of Marseille and Poitiers was instructive to all us older students of palaeoanthropology. He had the rare ability to reduce complex aspects of morphology so that others could appreciate the meaning and significance through virtual imaging and statistics he produced. This collection of papers is a tribute to a young scholar who in the very early stages of his career was already influencing the field. Most among these authors and, sometimes, collaborators, will miss out on all the new insights Laurent would have offered, and we will always like him to be around to orient our research sights.

Acknowledgements

We are sure Manés will discover a lot from this thematic issue.

For having accepted our invitation, we sincerely thank (in alphabetical order) Patricia Balaresque (France), Priscilla Bayle (France), Amélie Beaudet (South Africa, France), Anne Bertin (France), Luca Bondioli (Italy), Priscille Bouvier (France), José Braga (France, South Africa), Emiliano Bruner (Spain), Kristian J. Carlson (South Africa, USA), Marine Cazenave (South Africa, France), Habiba Chirchir (USA), Marion Cottin (France), David J. Daegling (USA), Guillaume Daver (France), Christopher M. Dean (UK), Frikkie de Beer (South Africa), Jordan Romeyer Dherbey (France), Mathieu Domalain (France), Mark R. Dowdeswell (South Africa), Jean Dumoncel (France), Benjamin Duployer (France), Metasebia Endalamaw (Ethiopia), Florian Fischer (Germany), Laura C. Fitton (UK), Martin Friess (France), Andrew H. Gee (UK), Ricardo M. Godinho (UK), Frederick E. Grine (USA), Jakobus Hoffman (South Africa), Emma Huston (USA), Tea Jashashvili (South Africa, USA), Richard A. Ketcham (USA), Roman H. Khonsari (France), Tracy L. Kivell (UK), Yutaka Kunimatsu (Japan), Renaud Lebrun (France), Mona Le Luyer (France, UK), David Lordkipanidze (Georgia), Jean-Michel Loubes (France), Damiano Marchi (Italy), Arnaud Mazurier (France), Naoki Morimoto (Japan), Wataru Morita (Japan), Masato Nakatsukasa (Japan), Christina L. Nicholas (USA), Anna Oettlé (South Africa), Paul O'Higgins (UK), Biren A. Patel (South Africa, USA), Daniel J. Proctor (USA), Blade E. Redae (Ethiopia), Brian G. Richmond (USA), Laurent Risser (France), Laura L. Shackelford (USA), Matthew M. Skinner (UK), Richard J. Smith (USA), Vitale S. Sparacello (UK, France), Nicholas B. Stephens (Germany), Randall L. Susman (USA), Christophe Tenailleau (France), John F. Thackeray (South Africa), Viviana Toro-Ibacache (Chile), Graham M. Treece (UK), Erik Trinkaus (USA), Zewdi J. Tsegai (Germany), Sébastien Villotte (France), Bernard A. Wood (USA), and Angel Zeininger (USA).

Florian Fischer (Allemagne), Laura C. Fitton (Royaume-Uni), Martin Friess (France), Andrew H. Gee (Royaume-Uni), Ricardo M. Godinho (Royaume-Uni), Frederick E. Grine (États-Unis), Jakobus Hoffman (Afrique du Sud), Emma Huston (États-Unis), Tea Jashashvili (Afrique du Sud, États-Unis), Richard A. Ketcham (États-Unis), Roman H. Khonsari (France), Tracy L. Kivell (Royaume-Uni), Yutaka Kunimatsu (Japon), Renaud Lebrun (France), Mona Le Luyer (France, Royaume-Uni), David Lordkipanidze (Géorgie), Jean-Michel Loubes (France), Damiano Marchi (Italie), Arnaud Mazurier (France), Naoki Morimoto (Japon), Wataru Morita (Japon), Masato Nakatsukasa (Japon), Christina L. Nicholas (États-Unis), Anna Oettlé (Afrique du Sud), Paul O'Higgins (Royaume-Uni), Biren A. Patel (Afrique du Sud, États-Unis), Daniel J. Proctor (États-Unis), Blade E. Redae (Éthiopie), Brian G. Richmond (États-Unis), Laurent Risser (France), Laura L. Shackelford (États-Unis), Matthew M. Skinner (Royaume-Uni), Richard J. Smith (États-Unis), Vitale S. Sparacello (Royaume-Uni, France), Nicholas B. Stephens (Allemagne), Randall L. Susman (États-Unis), Christophe Tenailleau (France), John F. Thackeray (Afrique du Sud), Viviana Toro-Ibacache (Chili), Graham M. Treece (Royaume-Uni), Erik Trinkaus (États-Unis), Zewdi J. Tsegai (Allemagne), Sébastien Villotte (France), Bernard A. Wood (États-Unis) et Angel Zeininger (États-Unis).

Nous sommes également reconnaissants à nos trente-deux collègues qui ont offert leur aide généreuse en assurant la révision anonyme des manuscrits : Philip Anderson (États-Unis), Priscilla Bayle (France), Luca Bondioli (Italie), Jen A. Bright (États-Unis), Kristian J. Carlson (Afrique du Sud, États-Unis), Marine Cazenave (Afrique du Sud, France), Habiba Chirchir (États-Unis), Christopher M. Dean (Royaume-Uni), Florent Détroit (France), David W. Frayer (États-Unis), Frederick E. Grine (États-Unis), Tea Jashashvili (Afrique du Sud, États-Unis), Tracy L. Kivell (Royaume-Uni), Roberto Macchiarelli (France), Damiano Marchi (Italie), Masato Nakatsukasa (Japon), Tyler G. O'Brien (États-Unis), Naomichi Ogihara (Japon), Paul O'Higgins (Royaume-Uni), Rolf Quam (États-Unis), Matthew Ravosa (États-Unis), Lorenzo Rook (Italie), Gary Schwartz (États-Unis), Matthew M. Skinner (Royaume-Uni), Matthew W. Tocheri (Canada), Zewdi J. Tsegai (Allemagne), Nicolas Valdeyron (France), Cynthia A. Wilczak (États-Unis), Xiujie Wu (Chine), Clément Zanolli (France), Angel Zeininger (États-Unis), Bernhard Zipfel (Afrique du Sud).

Des remerciements spéciaux sont également adressés à l'équipe éditoriale de *Palevol*, et notamment à Sandrine Fléché, à la secrétaire scientifique, Hélène Paquet, ainsi qu'au rédacteur en chef, Michel Laurin.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2017.06.001>.

We also acknowledge the generous help provided by the following 32 colleagues having assured the anonymous revision of the manuscripts: Philip Anderson (USA), Priscilla Bayle (France), Luca Bondioli (Italy), Jen A. Bright (USA), Kristian J. Carlson (South Africa, USA), Marine Cazenave (South Africa, France), Habiba Chirchir (USA), Christopher M. Dean (UK), Florent Déroît (France), David W. Frayer (USA), Frederick E. Grine (USA), Tea Jashashvili (South Africa, USA), Tracy L. Kivell (UK), Roberto Macchiarelli (France), Damiano Marchi (Italy), Masato Nakastukasa (Japan), Tyler G. O'Brien (USA), Naomichi Ogihara (Japan), Paul O'Higgins (UK), Rolf Quam (USA), Matthew Ravosa (USA), Lorenzo Rook (Italy), Gary Schwartz (USA), Matthew M. Skinner (UK), Matthew W. Tocheri (Canada), Zewdi J. Tsegai (Germany), Nicolas Valdeyron (France), Cynthia A. Wilczak (USA), Xiujie Wu (China), Clément Zanolli (France), Angel Zeininger (USA), Bernhard Zipfel (South Africa).

Special thanks are also due to the *Palevol* editorial staff, especially to Sandrine Fléché, to the Scientific Secretary, Hélène Paquet, and to the Editor-in-Chief, Michel Laurin.

References

- Bayle, P., Bondioli, L., Macchiarelli, R., Mazurier, A., Puymereuil, L., Volpato, V., Zanolli, C., 2011. Three-dimensional imaging and quantitative characterization of human fossil remains. Examples from the NES-POS database. In: Macchiarelli, R., Weniger, G.-C. (Eds.), *Pleistocene Databases. Acquisition, Storing, Sharing. Wissenschaftliche Schriften des Neanderthal Museums 4*. Mettmann, pp. 29–46.
- Bondioli, L., Bayle, P., Dean, C., Mazurier, A., Puymereuil, L., Ruff, C., Stock, J.T., Volpato, V., Zanolli, C., Macchiarelli, R., 2010. Morphometric maps of long bone shafts and dental roots for imaging topographic thickness variation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 142, 328–334.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Braga, J., 2016. Non-invasive imaging techniques. In: Irish, J.D., Scott, R.G. (Eds.), *A Companion to Dental Anthropology*. J. Wiley & Sons Inc, Chichester, pp. 514–527.
- Cazenave, M., Braga, J., Oettlé, A., Thackeray, J.F., de Beer, F., Hoffman, J., Endalamaw, M., Engda Redae, B., Puymereuil, L., Macchiarelli, R., 2017. Inner structural organization of the distal humerus in *Paranthropus* and *Homo*. *Palevol* (this issue).
- Chirchir, H., Kivell, T.L., Ruff, C.B., Hublin, J.-J., Carlson, K.J., Zipfel, B., Richmond, B.G., 2015. Recent origin of low trabecular bone density in modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112, 366–371.
- Clément, G., Geffard-Kuriyama, D. (Eds.), 2010. *Imaging & 3D in Palaeontology and Palaeoanthropology - 3D & Imagerie en Sciences Paléontologiques et Paléoanthropologiques*, *Palevol* 9, pp. 255–470.
- Conroy, G.C., Vannier, M.H., 1987. Dental development of the Taung skull from computerized tomography. *Nature* 329, 625–627.
- Gorjanović-Kramberger, D., 1902. Der paläolithische Mensch und seine Zeitgenossen aus dem Diluvium von Krapina in Kroatien. II. Mitteil. *Anthropol. Gesellsch. Wien* 31, 189–216.
- Gorjanović-Kramberger, D., 1906. Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien: ein Beitrag zur Paläoanthropologie. Studien über die Entwicklungsmechanik des Primatenskelletes. Krieger, Weisbaden, Germany, pp. 59–277.
- Gross, T., Kivell, T.L., Skinner, M.M., Nguyen, N.H., Pahr, D.H., 2014. A CT-image-based framework for the holistic analysis of cortical and trabecular bone morphology. *Palaeont. Electr.* 17, 1–13.
- Ketcham, K.A., Carlson, W.D., 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: Applications to the geosciences. *Comp. Geosc.* 27, 381–400.
- Kricun, M., Monge, J., Mann, A., Finkel, G., Lampl, M., Radović, J., 1999. *The Krapina Hominids. A Radiographic Atlas of the Skeletal Collection*. Croatian Natural History Museum, Zagreb.
- Kunimatsu, Y., Ratanasthien, B., Nakaya, H., Saegusa, H., Nagaoka, S., 2004. Earliest Miocene hominoid from Southeast Asia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 124, 99–108.
- Le Cabec, A., Tang, N., Tafforeau, P., 2015. Accessing developmental information of fossil hominin teeth using new Synchrotron Microtomography-based visualization techniques of dental surfaces and interfaces. *Plos One* 10, e0123019, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0123019>.
- Macchiarelli, R., Bayle, P., Bondioli, L., Mazurier, A., Zanolli, C., 2013. From outer to inner structural morphology in dental anthropology. The integration of the third dimension in the visualization and quantitative analysis of fossil remains. In: Scott, R.G., Irish, J.D. (Eds.), *Anthropological Perspectives on Tooth Morphology: Genetics, Evolution, Variation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 250–277.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Debénath, A., Mazurier, A., Tournepiche, J.-F., Birch, W., Dean, M.C., 2006. How Neanderthal molar teeth grew. *Nature* 444, 748–751.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Falk, D., Faupl, P., Illerhaus, B., Kullmer, O., Richter, W., Said, H., Sandrock, O., Schäfer, K., Urbanek, C., Viola, B.T., Weber, G.W., Seidler, H., 2004. Early Pliocene hominid tooth from Galili, Somali Region, Ethiopia. *Coll. Anthropol.* 28, 65–76.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Mazurier, A., 2008. Virtual dentitions: Touching the hidden evidence. In: Irish, J.D., Nelson, G.C. (Eds.), *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 426–448.
- Marchal, F., Macchiarelli, R., Adalian, P., Déroît, F., 2016. Nécrologie. Laurent Puymereuil. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris* 28, 233–236 <https://bmsap.revuesonline.com/articles/lvbm sap/pdf/2016/03/lvbm sap2016283p233.pdf>.
- Mees, F., Swennen, R., van Geet, M., Jacobs, P. (Eds.), 2003. *Applications of X-ray Computed Tomography in the Geosciences*. Geological Society, Spec. Publ., 215. Geological Society, London.
- Puymereuil, L., 2011. *Caractérisation de l'endostructure et des propriétés biomécaniques de la diaphyse fémorale : la signature de la bipédie et la reconstruction des paléo-répertoires posturaux et locomoteurs des hominines*. Ph.D. dissertation. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Puymereuil, L., 2013. The functionally-related signatures characterizing the endostructural organisation of the femoral shaft in modern humans and chimpanzee. *C. R. Palevol* 12, 223–231.
- Puymereuil, L., 2017. The structural and mechanical properties of the *Ororin tugenensis* femoral shaft and the assessment of bipedalism in early hominins. Supporting Information. In: Macchiarelli, R., Zanolli, C. (Eds.), *Hominin Biomechanics, Virtual Anatomy and Inner Structural Morphology: From Head to Toe. A Tribute to Laurent Puymereuil*. *Palevol* (Unpublished ms).

- Puymerail, L., Bondioli, L., Engda, B., Mazurier, A., Macchiarelli, R., 2014. The Early Pleistocene human distal humerus from Gombore I, Melka Kunture (Upper Awash basin Ethiopia). Cortical bone topography and structural organization. *Int. Symp. The Afr. Hum. Foss. Rec. Toulouse*: 15–16 (<http://www.tahfr.cnrs.fr>) (abstract).
- Puymerail, L., O'Higgins, P., 2013. Reading function from long bones: Implications for the reconstruction of early hominin postural and locomotor behaviours. 3rd Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution (Vienna, 20–21/9/2013), abstract, p. 156.
- Puymerail, L., Ruff, C.B., Bondioli, L., Widiyanto, H., Trinkaus, E., Macchiarelli, R., 2012a. Structural analysis of the Kresna 11 *Homo erectus* femoral shaft (Sangiran, Java). *J. Hum. Evol.* 63, 741–749.
- Puymerail, L., Volpato, V., Debénath, A., Mazurier, A., Tournepeche, J.F., Macchiarelli, R., 2012b. A Neanderthal partial femoral diaphysis from the "grotte de la Tour", La Chaise-de-Vouthon (Charente, France): Outer morphology and endostructural organization. *C. R. Palevol* 11, 581–593.
- Rayfield, E.J., 2007. Finite element analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 35, 541–576.
- Rossi, M., Casali, F., Romani, D., Bondioli, L., Macchiarelli, R., Rook, L., 2004. MicroCTscan in paleobiology: application to the study of dental tissues. *Nucl. Instr. Meth. Physics Res. B* 213, 747–750.
- Ryan, T.M., Sukhdeo, S., 2016. KSD-VP-1/1: Analysis of the postcranial skeleton using high-resolution computed tomography. In: Haile-Selassie, Y., Su, D.F. (Eds.), *The Postcranial Anatomy of Australopithecus afarensis: New Insights from KSD-VP-1/1*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 39–62.
- Schwarz, D., Vontobel, P., Lehmann, E.H., Meyer, C.A., Bongartz, G., 2005. Neutron Tomography of internal structures of vertebrate remains: A comparison with X-ray Computed Tomography. *Palaeont. Electr.* 8, 1–11.
- Skinner, M.F., Sperber, G.H., 1982. *Atlas of Radiographs of Early Man*. Alan R. Liss Inc, New York.
- Skinner, M.M., Kivell, T.L., Potze, S., Hublin, J.-J., 2013. Microtomographic archive of fossil hominin specimens from Kromdraai B, South Africa. *J. Hum. Evol.* 64, 434–447.
- Skinner, M.M., Stephens, N.B., Tsegai, Z.J., Foote, A.C., Nguyen, N.H., Gross, T., Pahr, D.H., Hublin, J.-J., Kivell, T.L., 2015. Human-like hand use in *Australopithecus africanus*. *Science* 347, 395–399.
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., Pouech, J., Lazzari, V., Zermano, J.P., Guatelli-Steinberg, D., Olejniczak, A.J., Hoffman, A., Radovčić, J., Makaremi, M., Toussaint, M., Stringer, C., Hublin, J.-J., 2010. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, 20923–20928.
- Stock, S.R., 2009. *Microcomputed Tomography. Methodology and Applications*. CRC Press, Boca Raton.
- Tafforeau, P., 2004. *Phylogenetic and Functional Aspects of Tooth Enamel Microstructure and Three-Dimensional Structure of Modern and Fossil Primate Molars*. Ph.D. dissertation. Université Montpellier-2, Montpellier, France.
- Tremsin, A.S., McPhate, J.B., Vallerger, J.V., Siegmund, O.H.W., Feller, W.B., Lehman, E., Butler, L.G., Dawson, M., 2011. High-resolution neutron microtomography with noiseless neutron counting detector. *Nucl. Instr. Meth. Phys. Res. A* 652, 400–403.
- Zollikofer, C.P.E., Ponce de León, M.S., 2005. *Virtual Reconstruction: A Primer in Computer-Assisted Paleontology and Biomedicine*. J. Wiley et Sons, Inc, Hoboken.

Roberto Macchiarelli^{a,b,*}
Clément Zanolli^{c,**}

^a Laboratoire HNHP, UMR 7194 CNRS,
Muséum national d'histoire naturelle, 75116
Paris, France

^b Unité de formation géosciences, université
de Poitiers, 86073 Poitiers, France

^c Laboratoire AMIS, UMR 5288 CNRS,
université Toulouse-3 Paul-Sabatier, 31062
Toulouse, France

* Corresponding author. Unité de formation
géosciences, université de Poitiers, Poitiers,
France.

** Corresponding author. Laboratoire AMIS,
UMR 5288 CNRS, université Toulouse-3
Paul-Sabatier, Toulouse, France.

E-mail addresses:
roberto.macchiarelli@univ-poitiers.fr
(R. Macchiarelli),
clement.zanolli@gmail.com (C. Zanolli)

Available online 31 July 2017