



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

Roberto Macchiarelli, Clément Zanolli

► To cite this version:

Roberto Macchiarelli, Clément Zanolli. Hominin biomechanics, virtual anatomy and inner structural morphology: From head to toe. A tribute to Laurent Puymerail. Comptes Rendus. Palevol, 2017, 16 (5-6), pp.493-498. 10.1016/j.crpv.2017.06.001 . hal-02296680

HAL Id: hal-02296680

<https://hal.science/hal-02296680>

Submitted on 26 Feb 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

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

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.

E-mail address: roberto.macchiarelli@univ-poitiers.fr (R. Macchiarelli)

** Corresponding author.

E-mail address: clement.zanolli@gmail.com (C. Zanolli)

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 homininés, 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. Gorjanovic-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 complémentée par un autre bouleversement majeur 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



Fig. 1. Laurent Puymerail (deuxième en partant de la gauche) peaufinant son intervention pour le 3e 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).

Palevol intitulé *Imaging & 3D in Palaeontology and Palaeoanthropology*, 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 prématûrement, 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). 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 ; Puymerail, 2011, 2013 ; Puymerail 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* (Puymerail 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 » (Puymerail, ce volume en Supplementary data). Sur la base du travail conceptuel et méthodologique présenté en 2013 au 3e meeting annuel de la European Society for the Study of Human Evolution (Puymerail et O'Higgins, 2013 ; Fig. 1, 2), ce document synthétise une quantité remarquable de nouvelles informations biomécaniques concernant ce membre ancien du clade hominidé. 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 paléoanthropologie 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



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

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 Balaresque (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 Dupoyer (France), Metasebia Endalamaw (Ethiopie), 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 trentedeux 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 Detroit (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), Benhard Zipfel (Afrique du Sud). Des remerciements spéciaux sont également adressés à l'équipe éditoriale de Palevol, et notamment à Sandrine Fléchel, à la secrétaire scientifique, Hélène Paquet, ainsi qu'au rédacteur en chef, Michel Laurin.

Appendix A

Supplementary data: <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2017.06.001>.

References

- Bayle, P., Bondioli, L., Macchiarelli, R., Mazurier, A., Puymerail, L., Volpato, V., Zanolli, C., 2011. Three-dimensional imaging and quantitative characterization of human fossil remains. Examples from the NESPOS 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., Puymerail, 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., Oettle, A., Thackeray, J.F., de Beer, F., Hoffman, J., Endalamaw, M., Engda Redae, B., Puymerail, 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.
- Clement, G., Geffard-Kuriyama, D. (Eds.), 2010. Imaging & 3D in Palaeontology and Palaeoanthropology - 3D & Imagerie en Sciences Paleontologiques et Paleoanthropologiques, ,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.
- Gorjanovic-Kramberger, D., 1902. Der palaolitische Mensch und seine Zeitgenossen aus dem Diluvium von Krapina in Kroatien, II. Mitteil. Anthropol. Gesellsch. Wien 31, 189–216.
- Gorjanovic-Kramberger, D., 1906. Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien: ein Beitrag zur Palaoanthropologie. Studien über die Entwicklungsmechanik des Primatenknochens. Kreidel, 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., Radovci Ćć, 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.
- 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., Debenath, 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., Schafer, 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., Detroit, F., 2016. Necrologie. Laurent Puymerail. Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris 28, 233–236
<https://bmsap.revuesonline.com/articles/lvbmsap/pdf/2016/03/lvbmsap2016283p233.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.
- Puymerail, L., 2011. Caractérisation de l'endostructure et des propriétés biomécaniques de la diaphyse fémorale : la signature de la bipédie et la reconstruction des paleo-réertoires posturaux et locomoteurs des hominines. Ph.D. dissertation. Museum national d'histoire naturelle, Paris.
- Puymerail, 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.
- Puymerail, L., 2017. The structural and mechanical properties of the *Orrorin 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 Puymerail. 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., Widianto, 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., Volpatto, V., Debenath, A., Mazurier, A., Tournepiche, 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., Zermenio, J.P., Guatelli-Steinberg, D., Olejniczak, A.J., Hoffman, A., Radovcic, 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. Universite Montpellier-2, Montpellier, France.
- Tremsin, A.S., McPhate, J.B., Vallerga, 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 Leon, M.S., 2005. *Virtual Reconstruction: A Primer in Computer-Assisted Paleontology and Biomedicine*. J. Wiley et Sons, Inc, Hoboken.