► LhpFusionBox est un logiciel développé pour des études biomécaniques et cliniques relatives au système musculosquelettique des hommes anatomiquement modernes (HAM). Il a été récemment adapté aux problématiques paléoanthropologiques et utilisé pour l'étude biomécanique de la locomotion des hominidés fossiles. Il n'existe aucun squelette de Néandertalien complet. Le but de notre étude a consisté à réaliser un modèle virtuel en trois dimensions (3D) du squelette relativement complet du Néandertalien Spy II et à tester la faisabilité d'une analyse biomécanique de la locomotion du genou et des bras de levier des muscles ischio-jambiers. Des ossements appartenant à d'autres individus néandertaliens ont été mis à l'échelle de ceux de Spy II afin de remplacer les ossements incomplets ou manquants. Ces études biomécaniques préliminaires semblent montrer que les Néandertaliens et les HAM ont une locomotion comparable. Les Néandertaliens semblent avoir des bras de levier plus grands au niveau des muscles de la cuisse, ce qui pourrait leur procurer un avantage biomécanique. Le squelette obtenu a été imprimé en 3D et a servi de base à la reconstruction artistique de Spyrou qui est hébergée en l'espace de l'homme de Spy (EHoS). ◀

Historique

En 1856, le squelette du site éponyme de Néandertal, découvert par des ouvriers-carriers à la grotte Feldhofer près de Düsseldorf en Allemagne [1], fut bien considéré comme différent des hommes actuels, mais il fut loin de susciter l'unanimité. Il a en effet été notamment interprété comme un cas pathologique, ou un cosaque mort à la guerre [2]. En 1886, la mise au jour de deux squelettes néandertaliens (Figure 1) dans les sédiments de la terrasse de la grotte de Spy, en Belgique, constitue

Application du logiciel de modélisation musculo-squelettique LhpFusionBox à une problématique paléo-anthropologique

Spyrou le Néandertalien marche !

Tara Chapman^{1,2}, Patrick Semal²,
Fedor Moiseev¹, Stéphane Louryan^{1,3}, Marcel Rooze¹,
Serge Van Sint Jan¹

¹ Laboratoire d'Anatomie, de Biomécanique et d'Organogénèse (LABO), Faculté de Médecine, Université Libre de Bruxelles (ULB), Lennik Street 808, 1070 Bruxelles, Belgique ;

² Laboratoire d'Anthropologie et de Préhistoire, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB), Bruxelles, Belgique ;

³ Département de Radiologie, Hôpital Erasme, ULB, Bruxelles, Belgique.

tchapman@ulb.ac.be

une découverte majeure [3]. Pour les découvreurs, rapidement suivis par la majorité de la communauté scientifique, ces individus trouvés dans un contexte stratigraphique sûr et associés à du matériel lithique « moustérien »¹ [4] apportent la démonstration définitive de l'existence d'un homme plus archaïque que l'homme actuel, l'Homme de Néandertal.

La locomotion des Néandertaliens

Les premières reconstitutions graphiques de l'Homme de Néandertal montrent une démarche aux genoux pliés (Figure 1) [5]. Cette vision simiesque du Néandertalien a perduré jusqu'à la moitié du xx^e siècle. Il fut alors établi que la morphologie du squelette néandertalien devait

¹ Le matériel lithique désigne les objets en pierre transformés intentionnellement par les humains. La culture moustérienne, qui s'est développée au cours du Paléolithique moyen (~300 000 à ~33 000 ans), se distingue par l'utilisation d'une gamme très diversifiée d'outils sur éclats.

Figure 1. L'homme de Spy. À gauche : ossements fossiles de Spy découverts en 1886. À droite : première représentation de l'homme de Spy par M. Lohest, avec les genoux pliés et en position simiesque (publiée avec l'aimable autorisation de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique).

être parfaitement compatible avec une posture bipède, comparable à celle de l'homme anatomiquement moderne (HAM) [3, 6].

Pourtant, peu de données quantifiables permettent d'étayer cette hypothèse. En effet, l'analyse dynamique de la locomotion des Néandertaliens est difficile, puisque cette population est éteinte depuis plus de 30 000 ans, et que l'observation directe de la façon dont ces derniers marchaient n'est évidemment plus possible. Les hypothèses concernant la locomotion des hominidés fossiles résulte donc de l'interprétation des os du squelette [3, 6-9] qui sont plus robustes que ceux de l'HAM. Une étude biomécanique a utilisé un modèle d'HAM dont les sites d'insertions musculaires ont été modifiés afin de correspondre à ceux observés chez les Néandertaliens [10]. Il existe d'autres études sur la locomotion des hominidés fossiles, dont plusieurs consacrées au squelette de l'Australopithèque AL-288-1². L'une combine les données de locomotion d'un HAM avec les données anatomiques du fossile [11]. Une autre analyse la force musculaire et la production de chaleur de l'AL-288-1 lors de la locomotion en utilisant les données d'un HAM mis à l'échelle de l'AL-288-1 [12]. Enfin, une autre étude a étudié le passage de la locomotion quadrupède à la bipédie en se fondant sur le modèle 3D musculosquelettique d'un macaque japonais combiné aux données de mouvement d'un macaque vivant [13]. L'une des raisons de l'absence d'études de modélisation du Néandertalien est qu'il n'existe pas de squelette complet. Une collaboration entre le LABO (laboratoire d'anatomie, de biomécanique et d'organogenèse) et l'IRSNB (Institut royal des sciences naturelles de Belgique) a été établie afin d'étudier la locomotion d'un individu néandertalien en utilisant les fossiles de Spy comme modèle expérimental. Le premier objectif de notre étude a consisté en la réalisation d'un modèle virtuel complet du squelette de Spy II. Le second objectif fut d'analyser la faisabilité d'une analyse biomécanique de la locomotion en testant, d'une part, l'articulation du genou et, d'autre part, les bras de levier des muscles ischio-jambiers.

Reconstruction du squelette virtuel de Spy II

Le premier objectif de notre étude a consisté en la réalisation d'un modèle virtuel 3D du squelette de Spy II qui est l'un des rares fossiles néandertaliens à posséder un fémur, un tibia, un talus, et un calcaneum. Les fossiles de Spy ont été numérisés à l'aide de la *computerized tomography* (CT, Siemens Sensation 64) dans le cadre du projet européen TNT. Les données de la CT sont accessibles à partir de NESPOS (www.nespos.org) [14]. Une réévaluation pluridisciplinaire des fossiles a permis la découverte de nouveaux ossements dans les collections de faune et la réalisation d'un inventaire raisonné de la collection anthropologique [15]. Comme le squelette de Spy II est incomplet, des modèles virtuels appartenant à d'autres fossiles néandertaliens ont également été utilisés pour les os manquants et/ou incomplets. Des moulages d'ossements appartenant à Kebara 2 (Israël) et à Feldhofer 1 (Allemagne) ont également été numérisés par CT (Siemens Volume Zoom et Siemens Sensation 64).

Les données CT ont été ensuite importées dans AMIRA® (logiciel de reconstitution 3D multifacettes). Le modèle de surface de chaque os a été reconstruit en trois dimensions (3D) par une opération de segmentation automatique avec corrections manuelles. Les modèles 3D ainsi obtenus sont composés de plusieurs centaines de milliers de facettes triangulaires qui fournissent un niveau élevé de détail et de précision. Toutefois, cette résolution est inutilisable pour des simulations en temps réel même avec des stations graphiques. Les modèles ont donc été simplifiés selon la taille de l'os original : thorax = 300 000 facettes, os longs et bassin = 80 000 à 150 000 facettes, ossements plus petits = 50 000 facettes. Cette décimation permet l'importation des modèles 3D dans l'environnement de modélisation en temps réel [16].

LhpFusionBox

Le LhpFusionBox permet l'importation, la fusion et la sauvegarde de nombreux types de données biomédicales (imagerie médicale, modélisation 3D, analyse de mouvements, etc.). Il s'agit d'une application informatique développée au LABO dans le cadre de recherches et de financements européens et belges (voir l'article de Van Sint Jan *et al.* [17]). Le LABO a récemment adapté le LhpFusionBox pour permettre la réalisation, en paléanthropologie, d'une étude biomécanique de l'ensemble du spécimen fossile de Spy II [18]. Les études biomécaniques antérieures ont comparé généralement un os particulier avec des os

² AL 288-1 ou « Lucy » est un squelette partiel âgé de 3,2 millions d'années, trouvé en novembre 1974 à Hadar.

Figure 2. Combinaison de l'information disponible sur le modèle virtuel et volontaire. A. Palpation virtuelle : modèle tridimensionnel d'un os de Spy II avec affichage d'une sélection de repère anatomiques virtuellement palpés (ALS) [19]. En rouge, les insertions et origines musculaires [22]. En vert, les points de repères anatomiques osseux qui seront aussi palpés sur le volontaire [19]. FLG : surface antérolatérale de gouttière rotulienne ; FMG : surface antéromédiale de la gouttière rotulienne ; FLE, FUE, FBE : épicondyle latéral ; FPS : sulcus poplité [19]. **B.** Palpation manuelle sur le volontaire : capture par stéréophotogrammétrie de la position des mêmes repères anatomiques que ceux palpés en A et de mouvements [30]. La juxtaposition des repères palpés en A et B permet de combiner la morphologie 3D du squelette de Spy avec les mouvements effectués par le volontaire.

de même type [8], ou ont utilisé des ossements modernes mis aux proportions d'un homme fossile [10]. Le lhpFusionBox intègre maintenant une méthode indirecte de remise à l'échelle d'os de types différents (voir ci-après).

Positionnement des repères anatomiques

Après importation dans le lhpFusionBox, les repères anatomiques (ALS) ont été placés virtuellement sur chaque modèle osseux en utilisant une méthode dite de « palpation virtuelle » intégrée dans le logiciel (Figure 2) [19]. Ce sont notamment des repères osseux qui sont reconnaissables à la surface des modèles 3D et qui caractérisent la morphologie de chaque os. Des définitions strictes [19] garantissent la reproductibilité du placement des marqueurs (Figure 2) [20]. Ces repères anatomiques [19] incluent également les points de référence nécessaires à l'analyse de mouvements [21]. Des repères supplémentaires arbitraires (*semi-landmarks*) ont été ajoutés pour tenir compte d'une morphologie particulière [18]. Les origines et les insertions musculaires nécessaires pour reproduire les muscles ont également été enregistrées selon l'*Atlas of human anatomy* [22]. De façon similaire à d'autres études consacrées aux fossiles humains [23, 24], nous avons considéré que les Néandertaliens avaient des attaches osseuses musculaires et ligamentaires similaires à celles de l'HAM.

Mise à l'échelle

Le positionnement des repères anatomiques permet également des opérations plus complexes comme la mise à l'échelle des ossements en provenance de différents spécimens. Le lhpFusionBox permet différents types de transformations.

- Transformation rigide où la conformation et la taille de l'os à transformer restent inchangées ; il s'agit juste d'un alignement des repères anatomiques par rotations et translations.

- Transformation par similitude où la taille de l'os est adaptée au modèle cible, mais la conformation de l'os reste inchangée.

- Transformation affine où la taille et la conformation de l'os sont modifiées.

Dans cette étude, une transformation par similitude a été adoptée afin de préserver la morphologie particulière des ossements néandertaliens. En effet, une transformation affine aurait déformé les proportions 3D de l'os original. La différence entre le modèle obtenu et le modèle cible est mesurée par la somme des écarts-moyens obtenus pour les différents repères anatomiques utilisés pour la transformation [25]. Le degré de dispersion est fourni par la méthode de l'erreur de la valeur quadratique moyenne (RMS) des différents repères anatomiques selon l'algorithme de Challis [25]. Par exemple, comme le grand trochanter est absent du fémur de Spy II, nous avons utilisé et mis à l'échelle le fémur de Feldhofer. Cette mise à l'échelle du fémur de Feldhofer sur Spy II produit une erreur RMS de 6 mm. À titre de comparaison, Kepple *et al.* [26] rapporte une erreur RMS moyenne de 6,6 mm pour un échantillon mixte de 52 fémurs anatomiquement modernes.

Une adaptation de lhpFusionBox a été également apportée afin de permettre la mise en miroir des modèles de surface et de leurs repères anatomiques associés. Il a été ainsi possible de reconstruire deux jambes symétriques aux dimensions de Spy II (Figure 3). Toutefois, le bassin est également nécessaire pour l'analyse de la locomotion et il n'existe qu'un bassin néandertalien complet : Kebara 2. Il ne diffère pas beaucoup en taille

Figure 3. Mise à l'échelle de l'os iliaque de Kebara 2 vers les dimensions du fémur de Spy II par l'utilisation de l'os iliaque et du fémur de Feldhofer 1. La mise à l'échelle directe du pelvis de Kebara 2 vers Spy II n'est pas possible. La première étape (A) recalcule l'os iliaque de Kebara 2 vers le même os de Feldhofer 1. La seconde étape (B) utilise la transformation spatiale nécessaire à la mise à l'échelle du fémur de Feldhofer 1 vers celui de Spy II, ce qui permet la mise à l'échelle indirecte de l'os iliaque de Kebara 2 vers les dimensions de Spy II. Les têtes de flèche arrondies indiquent les opérations de mise en miroir ; les flèches normales indiquent les opérations de mise à l'échelle. Toutes les opérations ont été effectuées dans lhpFusionBox.

d'un bassin moderne, mais montre plusieurs différences morphologiques. Comme d'autres bassins néandertaliens fragmentaires, il présente un angle sous-pubien très élevé (110°), une orientation particulière de l'acétabulum et une symphyse pubienne allongée [27]. À Spy, il n'existe qu'un fragment de vertèbre sacrée, ce qui est insuffisant pour une mise à l'échelle directe. Les méthodes décrites dans la littérature permettent la mise à l'échelle d'objets de même nature comme le fémur d'un individu par rapport au fémur d'un second individu [21]. Toutefois, il n'existe pas de méthode décrite pour mettre à l'échelle des objets de nature différente comme un fémur avec un bassin. De plus, il n'est pas possible de mettre le bassin de Kebara 2 aux dimensions de Spy II sur la base des dimensions du fémur, car cet os n'est pas représenté sur Kebara 2. Le LABO a dès lors développé un outil spécifique permettant une double mise à l'échelle indirecte [18]. En l'absence d'ossements communs relatifs aux membres inférieurs de Spy II et de Kebara 2, le fossile de Feldhofer, qui possède une aile iliaque et un fémur, a été utilisé pour effectuer la mise à l'échelle indirecte (Figure 3). L'enregistrement de l'aile iliaque de Feldhofer sur le bassin de Kebara 2 fournit une erreur des moindres carrés de 10,8 mm. Cela est légèrement supérieur aux 7,3-8,6 mm observés au sein d'un échantillon d'HAM [26], mais reste acceptable. Après la mise à l'échelle, nous avons comparé la taille du bassin reconstruit de Spy II avec le petit fragment du sacrum de Spy II. Nous avons observé une adéquation de taille.

Analyse biomécanique des mouvements

Le second objectif de cette étude fut de tester la faisabilité d'une analyse biomécanique de la locomotion, sur la base du squelette virtuel obtenu, en réalisant, d'une part, une étude cinématique de l'articulation du genou et, d'autre part, celle des moments musculaires des muscles de la cuisse.

Cette étude a été réalisée en reconstruisant le squelette des membres inférieurs. Le modèle 3D a été fusionné par l'enregistrement conjoint des repères anatomiques communs et confronté aux données de mouvements effectués par des sujets anatomiquement modernes (Figure 2). La fusion des données utilise les points de repères anatomiques selon la procédure décrite par [19] (Figure 2). L'objectif fut de comparer la compatibilité du modèle néandertalien à la marche moderne en prenant l'homme anatomiquement moderne comme référence. Le mouvement d'accroupissement est intéressant, car il implique des mouvements de larges amplitudes au niveau de toutes les articulations du membre inférieur (hanche, genou et cheville) (Figure 4).

Figure 4. Analyse biomécanique des mouvements. **A.** Modèle virtuel de Néandertalien fusionné à un mouvement d'accroupissement effectué par un humain moderne (méthode expliquée dans la Figure 2). Les os affichés en gris sont obtenus à partir de fossiles néandertaliens. Les os affichés en rose sont des os humains modernes. La ligne d'action du muscle semi-tendineux et des deux chefs du biceps crural est visible. **B.** Graphes biomécaniques de la représentation du mouvement de rotation interne/externe, flexion/extension et abduction/adduction pendant l'accroupissement d'un homme anatomiquement moderne, du modèle de Spy II et d'un Bonobo, utilisé comme étude contrôle.

Les études de modélisation classiques se basent sur la morphologie de la surface osseuse sans tenir compte, par exemple, du rôle des ligaments. Une telle approche va souvent de pair avec un nombre réduit de degrés de liberté pour la modélisation du mouvement. Elle est acceptable pour une étude générale des mouvements articulaires, mais ne permet pas une étude détaillée du comportement articulaire, nécessaire à cette étude. Une étude antérieure réalisée au LABO a permis le développement d'une méthode avancée d'enregistrement, basée sur l'étude d'un cadavre pour lequel la mécanique cinématique du genou et de la cheville a été définie par électrogoniométrie, et la morphologie osseuse par imagerie médicale [28]. Les données ont ensuite été fusionnées avec les données de mouvements d'un volontaire correspon-

dant à différents mouvements liés à la locomotion (Figure 2). Cette approche autorise six degrés de liberté pour chaque articulation ce qui permet la rotation et la translation dans les trois axes (x, y, z). Elle permet, de ce fait, l'étude détaillée des mouvements complexes des articulations du genou comme le roulé-glissé des condyles fémoraux durant la flexion du genou [21]. Nous avons dès lors utilisé la même approche pour l'étude du genou néandertalien. La simulation des mouvements représentés sous forme de graphiques indique que le modèle néandertalien possède une amplitude articulaire proche de la nôtre (les quelques différences observées sur les graphes d'abduction/adduction et de rotation interne/externe sont provoquées par les légères différences morphologiques des os). De plus, les surfaces articulaires ne présentent pas de comportements non physiologiques au cours des simulations³ (Figure 4). Ceci montre une compatibilité mécanique avec la locomotion humaine moderne et un profil de mouvement comparable à l'homme anatomiquement moderne [18] (Figure 4). À l'inverse, l'étude reproduite avec un Bonobo (*Pan paniscus*), qui possède une locomotion bipède occasionnelle très dif-

férente de celle de l'homme, montre une incompatibilité totale entre les deux modèles et l'impossibilité biomécanique pour le Bonobo d'adopter une bipédie de type moderne (Figure 4).

Bras de levier musculaires

La seconde étude a consisté en l'analyse des bras de levier musculaires. Ces derniers représentent la distance

³ Une vidéo est disponible à http://homepages.ulb.ac.be/~labo/biomechanics/neanderal_locomotion.html.

entre la ligne d'action principale d'un muscle et le centre d'une articulation traversée et déplacée par ce muscle (Figure 5). Un grand bras de levier procure un avantage mécanique par rapport à un bras de levier plus petit. Le positionnement des repères musculaires sur le modèle néandertalien a été réalisé par palpation virtuelle comme décrit ci-dessus. Les origines et insertions musculaires ont ainsi été placées sur les os afin d'obtenir la ligne d'action des muscles. LhpFusionBox permet ensuite de visualiser l'excursion et le bras de levier musculaires pendant le mouvement, et d'obtenir les graphiques.

Comparé à la référence HAM et à taille égale, les résultats montrent que l'architecture du squelette néandertalien procure aux muscles un avantage mécanique estimé à 24 % pour le biceps femoris, à 21 % pour le semi-tendineux, à 12 % pour le long biceps et à 5 % pour le semi-membraneux. Notons que ceci n'implique pas automatiquement une plus grande force musculaire car cette dernière dépend aussi de l'architecture musculaire [29] pour laquelle nous n'avons pas de données relatives aux néandertaliens. Ces premiers résultats sont en accord avec les études antérieures réalisées sur des fossiles [3, 8] et ceux de Miller et Gross [10] qui proposent que les Néandertaliens possédaient de plus grands moments musculaires pouvant leur conférer un avantage mécanique.

Spyrou

Enfin, le squelette de néandertalien virtuel, ainsi obtenu, a servi de base à une reconstruction artistique. Chaque ossement a été imprimé en résine de polyamide par une succession de fines couches de 120 µm d'épaisseur (Figure 5). Ce squelette a servi de base à la reconstitution de Spyrou réalisée par les artistes néerlandais Adrie et Alfons Kennis, et exposé en l'Espace de l'Homme de Spy (EhoS), situé à Onoz (province de Namur, Belgique) (Figure 5).

Perspectives

Nous avons pu démontrer dans cette étude que LhpFusionBox est un outil performant pour la reconstruction de squelettes fossiles incomplets et/ou endommagés, ainsi que pour la réalisation d'études biomécaniques sur les modèles obtenus. Compte tenu du succès des études préliminaires, le LABO et l'IRSNB ont décidé de développer cette approche en débutant la reconstruction virtuelle d'un modèle musculosquelettique de Néandertalien complet afin de poursuivre l'étude biomécanique, mais aussi de permettre une valorisation muséologique. Pour l'étude scientifique du musculosquelette néandertalien, une vérification de chaque modèle 3D est en cours avec la collaboration de spécialistes de l'anatomie néandertalienne. Ce contrôle anatomique portera sur la morphologie des ossements, mais également sur les insertions musculaires et ligamentaires. Ceci nous permettra de produire une nouvelle version du squelette virtuel qui servira de base aux futures analyses biomécaniques. Les données du squelette néandertalien seront alors fusionnées aux données de mouvements d'HAM et comparées à d'autres squelettes virtuels d'HAM et au Bonobo. L'étude permettra de mieux comprendre la biomécanique néandertalienne au niveau de chaque ossement, mais aussi dans son ensemble.

Figure 5. Reconstruction du néandertalien virtuel. À gauche : le modèle obtenu avec LhpFusionBox. Au centre : le squelette de Spy II imprimée en résine de polyamide. À droite : la reconstitution artistique Spyrou réalisée par les artistes néerlandais Adrie et Alfons Kennis.

SUMMARY

Application of the musculo-skeletal modelling software LhpFusionBox to a paleoanthropological problem: the Spyrou Neandertal moves!

LhpFusionBox is a program originally designed for biomechanical and clinical studies relating to the musculoskeletal system of anatomically modern humans (AMH). The program has recently been adapted for paleontological purposes and used to reconstruct and biomechanically analyse a fossil hominid. There is no complete Neandertal skeleton in the fossil record. The aim of the study was to reconstruct a complete three-dimensional (3D) model of a Neandertal using the relatively complete Spy II Neandertal and to conduct biomechanical feasibility studies on the knee and hamstring moment arms of the skeleton. Different Neandertal specimens were scaled to the size of Spy II to replace incomplete or missing bones. Biomechanical feasibility studies performed on the knee seem to show that Neandertal and AMHh gait is similar and Neandertals were shown to have larger moment arms in the hamstring muscles, which would have given them a mechanical advantage. The complete Neandertal was printed in 3D and used as the base to create the artistic model of "Spyrou" housed at l'Espace de l'Homme de Spy (EhoS) museum. ♦

LIENS D'INTÉRÊT

Les auteurs déclarent n'avoir aucun lien d'intérêt concernant les données publiées dans cet article.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Hakim Bajou et Jean-Louis Lufimpadio (LABO) pour leur assistance technique et l'équipe du service de radiologie de l'hôpital Erasme pour la numérisation du matériel. Ils remercient également Antoine Balzeau du MNHN (Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France) pour les modèles 3D des os des pieds et des mains de La Ferassie et pour son travail dans la reconstitution virtuelle du crâne de Spy II. Les auteurs remercient également Hélène Rougier et Isabelle Crevecœur pour leur aide dans la réalisation de cette étude préliminaire. La recherche future, effectuée dans le cadre d'une thèse de doctorat réalisée en cotutelle entre l'IRSNB et le LABO, est financée par la politique scientifique fédérale belge (BELSPO, Action 2), et les nouveaux développements de lhpFusionBox le seront par la Région Bruxelles-Capitale via le projet ICT4Rehab (Innovlris).

RÉFÉRENCES

- Fuhlrott C. Menschliche ueberreste aus einer felsengrotte des düsselthals. Ein beitrag zur frage über die existenz fossiler menschen. *Verh Naturhist Ver preuß Rheinl Westf* 1859 ; 16 : 131-53.
- Mayer F. Über die fossilen ueberreste eines menschlichen schädels und skeletes in einer felsenhöhle des düssel — oder Neander — Thales. *Arch Anat Physiol wiss Med* 1864 ; 1-26.
- Trinkaus E. *The Shanidar Neanderthals*. New York : Academic Press, 1983 : 502 p.
- De Puydt M, Lohest M. L'homme contemporain du Mammouth à Spy (Namur). *Ann Fédé Archéol Hist Belg* 1887 ; 2 : 207-40.
- Boule M. L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Ann Paleontol* 1911-1913 ; 6 : 111-172 ; 7 : 21-56, 85-192 ; 8 : 1-70.
- Trinkaus E. Pathology and the posture of the La Chapelle-aux-Saints Neandertal. *Am J Phys Anthropol* 1985 ; 67 : 19-41.
- 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.
- Ruff CB. Relative limb strength and locomotion in *Homo habilis*. *Am J Phys Anthropol* 2009 ; 138 : 90-100.
- Studel-Numbers KL, Tilkens MJ. The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins. *J Hum Evol* 1985 ; 47 : 95-109.
- Miller JA, Gross MM. Locomotor advantages of Neandertal skeletal morphology at the knee and ankle. *J Biomech* 1998 ; 31 : 355-61.
- Nicolas G, Multon F, Berillon G. From bone to plausible bipedal locomotion. Part II: Complete motion synthesis for bipedal primates. *J Biomech* 2009 ; 42 : 1127-33.
- Nagano A, Umberger BR, Marzke MW, Gerritsen KGM. Neuromusculoskeletal computer modeling and simulation of upright, straightlegged, bipedal locomotion of *Australopithecus afarensis* (A.L. 288-1). *Am J Phys Anthropol* 2005 ; 126 : 2-13.
- Ogihara N, Makishima H, Aoi S, et al. Development of an anatomically based whole-body musculoskeletal model of the Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Am J Phys Anthropol* 2009 ; 139 : 323-38.
- Weniger WC, Döllner J, Macchirelli R, et al. TNT: The Neandertal TOOLS and NESPOS. In: Figueiredo A, Velho G, eds. *The world is in your eyes:CAA2005: Computer applications and quantitative methods in archaeology: Proceedings of the 33rd conference, Tomar, March 2005*. Tomar : CAAPortugal, 2007 : 267-269.
- Rougier H, Crevecœur I, Balzeau A, et al. Reassessment of the late Neandertals from Spy (Belgium). 79th AAPA, Albuquerque, USA. *Am J Phys Anthropol* 2011 ; 141 : S50 : 202.
- Van Sint Jan S. Introducing anatomical and physiological accuracy in computerized anthropometry for increasing the clinical usefulness of modeling systems. *Crit Rev Phys Rehabil Med* 2005 ; 17 : 249-274.
- Van Sint Jan S, Wermenbol V, Van Bogaert P, et al. Une plate-forme technologique liée à la paralysie cérébrale : le projet ICT4Rehab. *Med Sci (Paris)* 2013 ; 29 : 529-36.
- Chapman T, Moiseev F, Sholukha V, et al. Virtual reconstruction of the Neandertal lower limbs with an estimation of hamstring muscle moment arms. *CR Palevol* 2010 ; 9 : 445-54.
- Van Sint Jan S. *Color atlas of skeletal landmark definitions; Guidelines for reproducible manual and virtual palpations*. Edinburgh : Churchill Livingstone Elsevier, 2007 : 208 p.
- Van Sint Jan S, Della Croce U. Accurate palpation of skeletal landmark locations: why standardized definitions are necessary. A proposal. *Clin Biomech* 2005 ; 20 : 659-60.
- Van Sint Jan S, Salvia P, Hilal I, et al. Registration of 6-DOFs electrogoniometry and CT medical imaging for 3D joint modeling. *J Biomech* 2002 ; 35 : 1475-84.
- Netter FH. *Atlas of Human Anatomy*. Summit, New Jersey : Ciba-Geigy Corporation, 1989 : 514 p.
- Sellers WL, Cain GM, Wang W, Crompton RH. Stride lengths, speed and energy costs in walking of *Australopithecus afarensis*: using evolutionary robotics to predict locomotion of early human ancestors. *J R Soc Interface* 2005 ; 2 : 431-41.
- Wang W, Crompton RH, Carey TS, et al. Comparison of inverse-dynamics musculo-skeletal models of AL 288-1 *Australopithecus afarensis* and KNM-WT 15000 *Homo ergaster* to modern humans, with implications for the evolution of bipedalism. *J Hum Evol* 2004 ; 47 : 453-78.
- Challis JH. A procedure for determining rigid body transformation parameters. *J Biomech* 1995 ; 26 : 733-7.
- Kepple TM, Sommer III HJ, Siegel KL, Stanhope SJ. A three-dimensional musculoskeletal database for the lower extremities. *J Biomech* 1997 ; 31 : 77-80.
- Rak Y. The pelvis. In: Bar-Yosef O, Vandermeersch B, eds. *Le Squelette Moustérien de Kébara 2 Mt. Carmel Israel*. Paris : CNRS, 1991 : 147-56.
- Sholukha V, Leardini A, Salvia P, et al. Double-step registration of *in vivo* stereophotogrammetry with both *in vitro* electrogoniometry and CT medical imaging. *J Biomech* 2006 ; 39 : 2087-95.
- Lieber, R. *Skeletal muscle structure, function & plasticity*. Philadelphia : Lippincott Williams and Wilkins, 2009 : 304 p.
- Salvia P, Van Sint Jan S, Crouan A, et al. Precision of shoulder anatomical landmark calibration by two approaches: a CAST-like protocol and a new anatomical palpator method. *Gait Posture* 2009 ; 29 : 587-91.

TIRÉS À PART

T. Chapman

Tarifs d'abonnement m/s - 2013

Abonnez-vous

à médecine/sciences

> Grâce à m/s, vivez en direct les progrès des sciences biologiques et médicales

Bulletin d'abonnement

page 590 dans ce numéro de m/s