

# THÈSE



Pour l'obtention du grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS UFR des sciences fondamentales et appliquées Institut de paléoprimatologie, paléontologie humaine : évolution et paléoenvironnements - IPHEP (Poitiers) (Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

> École doctorale : Sciences pour l'environnement - Gay Lussac (La Rochelle) Secteur de recherche : Paléontologie

> > Présentée par : Anne Le Maître

## Locomotion et morphologie du labyrinthe osseux chez les hominoïdes actuels. Application à Sahelanthropus tchadensis (Hominidae, 7 Ma, Tchad)

Directeur(s) de Thèse : Patrick Vignaud, Michel Brunet

Soutenue le 14 décembre 2015 devant le jury

#### <u>Jury :</u>

Président	David Lordkipanidze	Professeur, Georgian National Museum, Tbilissi
Rapporteur	David Lordkipanidze	Professeur, Georgian National Museum, Tbilissi
Rapporteur	Markus Bastir	Investigador, Museo nacional de ciencias naturales, Madrid
Membre	Patrick Vignaud	Professeur, PALEVOPRIM, Université de Poitiers
Membre	Michel Brunet	Professeur émérite, Collège de France, Paris
Membre	Franck Guy	Chargé de recherche, PALEVOPRIM, CNRS, Poitiers

#### Pour citer cette thèse :

Anne Le Maître. Locomotion et morphologie du labyrinthe osseux chez les hominoïdes actuels. Application à Sahelanthropus tchadensis (Hominidae, 7 Ma, Tchad) [En ligne]. Thèse Paléontologie. Poitiers : Université de Poitiers, 2015. Disponible sur l'Intranet de l'Université de Poitiers <a href="http://theses.univ-poitiers.fr">http://theses.univ-poitiers.fr</a>







THÈSE

## pour l'obtention du grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS Unité de Formation et de Recherche : Sciences Fondamentales et Appliquées Diplôme National – Arrêté du 7 août 2006

École doctorale n°523 : Gay-Lussac - Sciences pour l'environnement

Secteur de Recherche : Paléoprimatologie et Paléontologie Humaine

présentée par :

Anne Le Maître

# LOCOMOTION ET MORPHOLOGIE DU LABYRINTHE OSSEUX CHEZ LES HOMINOÏDES ACTUELS

# Application à *Sahelanthropus tchadensis* dit "Toumaï" (Hominidae, 7 Ma, Tchad).

Directeurs de thèse : Michel Brunet et Patrick Vignaud

Soutenue le 14 décembre 2015 devant la Commission d'examen

## <u>JURY</u>

M. David Lordkipanidze	Professeur, Georgian National Museum, Tbilissi	Rapporteur
M. Markus Bastir	Senior Research Scientist, MNCN, Madrid	Rapporteur
M. Franck Guy	Chargé de Recherche, CNRS	Examinateur
M. Patrick Vignaud	Professeur, Université de Poitiers	Examinateur
M. Michel Brunet	Professeur émérite, Collège de France, Paris	Examinateur

# Remerciements

Je tiens à remercier les personnes qui m'ont accompagnée et encouragée tout au long de ces trois années de recherche éprouvantes et passionnantes.

Mes directeurs, Michel Brunet, Professeur émérite au Collège de France (Paris), et Patrick Vignaud, directeur du laboratoire IPHEP de l'Université de Poitiers, furent l'alpha et l'oméga de ce travail. Ils m'ont accordé leur confiance alors que je n'étais encore qu'étudiante en licence et me l'ont toujours renouvelée par la suite. Je les remercie sincèrement de m'avoir assuré des conditions matérielles nécessaires à la réalisation de ce projet tout en m'offrant l'opportunité de travailler sur ce fossile exceptionnel qu'est Toumaï, et que bien peu ont eu la chance d'approcher.

David Lordkipanidze, Directeur du Georgian National Museum (Tbilissi, Géorgie), et Markus Bastir, Senior Research Scientist au MNCN et au CSIC (Madrid, Espagne), m'ont fait l'honneur d'accepter de rapporter cette thèse, en dépit de leurs obligations. Je leur en suis particulièrement reconnaissante, ainsi qu'aux autres membres du jury.

Renaud Boistel, de l'IPHEP, m'a initiée (presque sans blaguer!) aux arcanes de cette machine infernale qu'est le microtomographe. Philipp Schütz, du Center for X-ray Analytics de l'EMPA (Dübendorf, Suisse) a acquis la plupart des CT-scans de grands singes. A l'Université de Poitiers, Arnaud Mazurier, de l'IC2MP, et Franck Guy, de l'IPHEP, ont fait de même pour les CT-scans d'humains. J'aimerais leur exprimer toute ma gratitude, ainsi qu'aux personnes qui m'ont apporté leur concours pour l'accès, le référencement et le transport des spécimens : Géraldine Garcia, Olivier Chavasseau et Jérôme Surault, de l'IPHEP, Jean-Claude Bertrand et Nathalie Louis, de la Ville de Poitiers, Marcía Ponce de León, Christoph P.E. Zollikofer et Thibaut Bienvenu, de l'AIM (Zürich, Suisse) et Alexander Flisch, de l'EMPA. J'imaginais mal me déplacer dans les transports en commun avec une caisse remplie de crânes humains! J'ai aussi apprécié l'aide de Stéphane Semelier, de la Ville de Poitiers, pour retrouver des informations sur les vieilles collections, ainsi que celle d'Antoine Messien, de l'IC2MP, pour m'installer tous les logiciels qui m'ont été indispensables.

Je remercie vivement les autorités tchadiennes, le CNAR et la MPFT, qui m'ont permis de travailler sur le fossile de Toumaï, de même que José Braga, du laboratoire AMIS (Directeur : Éric Crubezy) de l'Université de Toulouse, qui m'a fourni les données surfaciques ou les CT-scans de quatre hominines fossiles sud-africains.

Sans Ghislaine Florent, Karine Lombard, Carine Noël et Guylaine Reynaud, de l'IPHEP, et Sabrina Biais, de l'école doctorale Gay-Lussac, je me serais perdue dans les méandres de l'administration universitaire. Et grâce à Sabine Riffaut, de l'IPHEP, j'ai pu présenter un magnifique poster à une rencontre de jeunes chercheurs. Votre concours m'a été des plus précieux.

Que serait la paléontologie sans le terrain ? Jean-Jacques Jaeger, Yaowalak Chaimanee, Vincent Lazzari et Olivier Chavasseau, de l'IPHEP, m'ont emmenée jusqu'au Myanmar, où nous avons pu réaliser des fouilles en collaboration avec Aung Naing Soe et Chit Sein, dans le cadre de la Myanmar-French Fossil Primates expedition. Avec Xavier Valentin, de l'IPHEP, nous avons voyagé moins loin mais fouillé tout aussi intensément. J'ai pris beaucoup de plaisir à travailler à leurs côtés.

Un grand merci à tous les membres du laboratoire, tour à tour conseillers techniques et scientifiques officieux, responsables café, critiques culinaires impartiaux (?), pâtissiers accomplis et fins observateurs de l'actualité politique ou filmistique : Mouloud Bennami, Emilie Berlioz, Cécile Blondel, Jean-Renaud Boisserie, Louis de Bonis, Tiphaine Coillot, Guillaume Daver, Clarisse Djétounako Nékoulnang, Stéphane Ducrocq, Adélaïde Euriat, Camille Grohé, Florian Lapalus, Alexis Licht, Giselle Machado, Salamet Mahboubi, Gildas Merceron, Dimitri Neaux, Jacqueline Ntsama Atangana, Olga Otero, Aurélie Pinton, Anusha Ramdarshan, Antoine Souron, Kantapon Suraprasit, Ghislain Thiery.

J'ai aussi une pensée pour ma famille et pour tous les amis que je n'ai pas déjà cités et qui m'ont suivie et encouragée, dans les bons ou les mauvais moments. Enfin, *last but not least*, le tournant de cette thèse a été ce matin de fouilles où un marin juriste est venu participer, juste pour voir. Merci d'être curieux de tout, Fabien! J'espère que tu me pardonneras ces moments où j'étais tant absorbée par le travail. Tous les jours, jusqu'à aujourd'hui où je mets un point final à mon manuscrit, ton soutien m'aura été précieux. Avec toi, la vie est tellement plus belle...

# Table des matières

R	emer	ciemer	nts	i	
In	trod	uction		1	
1	Des	Description de l'oreille			
	1.1	Introd	uction	6	
	1.2	Anato	mie	7	
		1.2.1	Oreille externe	7	
		1.2.2	Oreille moyenne	8	
		1.2.3	Oreille interne	10	
		1.2.4	Conclusion	20	
	1.3	Foncti	onnement	22	
		1.3.1	Audition	22	
		1.3.2	Perception de la pesanteur et équilibre	31	
		1.3.3	Conclusion	37	
	1.4	Dévelo	oppement et plasticité	38	
		1.4.1	Oreille externe	39	
		1.4.2	Oreille moyenne	39	
		1.4.3	Oreille interne	40	
		1.4.4	Conclusion	47	
	1.5	Evolut	tion morphologique	48	
		1.5.1	Des premiers Vertébrés aux Mammifères	48	
		1.5.2	Evolution chez les Primates	52	
		1.5.3	Conclusion	59	
	1.6	Conclu	usion	61	
<b>2</b>	Lab	yrinth	ine morphology and locomotion in modern hominoids	62	
	2.1	Introd	uction	64	
	2.2	Mater	ial and Methods	66	
		2.2.1	Material	66	
		2.2.2	Data processing	67	
		2.2.3	Data analysis	67	
	2.3	Result	β	69	
		2.3.1	Labyrinth size	69	
		2.3.2	Labyrinth shape	69	
		2.3.3	Static allometry	72	
	2.4	Discus	sion	74	
		2.4.1	Cranial integration	74	
		2.4.2	Audition	76	

		2.4.3	Locomotion	. 77
		2.4.4	Evolution	. 83
	2.5	Conclu	usion	. 85
3	Cov	variatio	on entre le labyrinthe et le crâne chez $Homo \ sapiens$ : un	ne
	étu	de prél	liminaire	86
	3.1	Introd	luction	. 89
	3.2	Matér	iel et méthodes	. 91
		3.2.1	Conventions et abréviations	. 91
		3.2.2	Considérations éthiques	. 91
		3.2.3	Composition de l'échantillon	. 91
		3.2.4	Acquisition des spécimens	. 91
		3.2.5	Acquisition des données	. 92
		3.2.6	Analyse des données	. 93
	3.3	Résult	tats	. 99
		3.3.1	Allométrie	. 99
		3.3.2	Covariation entre blocs de variables au sein d'une même configuration	on 99
	9.4	3.3.3 D	Covariations entre blocs de variables independantes	. 103
	3.4	Discus	SSION	. 100
		3.4.1	Effete de l'erientation	. 100
		3.4.2	Effets combinés de la forme et de l'orientation	. 100
		3.4.3	Effets allométriques	. 107
		3.4.4 3.4.5	Intégration du pétreux dans le crâne	108
	35	Conch	usion	110
	0.0	Conor		. 110
4	Lel	labyrin	the osseux de Sahelanthropus tchadensis	111
	4.1	Introd	luction	. 115
	4.2	Mater		. 117
		4.2.1	Crane fossile de Sahelanthropus tchadensis	. 117
		4.2.2	Echantillon comparatif actuel	. 122
	4.9	4.2.3	Echantinon comparatii iossile	. 122
	4.5		Odes	. 127
		4.5.1	Acquisition des données	. 127
		4.3.2	Traitement des dennées	. 127
		4.0.0	Morphométrie géométrique 3D	. 120
		4.3.4	Morphométrie traditionnelle	. 120
		4.0.0	Estimation de la masse corporelle de Sabelanthronus tchadensis	120
		4.0.0 4 3 7	Estimation de l'agilité relative	131
	4.4	Résult	tats	132
	1.1	4.4.1	Anatomie comparée	. 132
		4.4.2	Morphométrie traditionelle	. 133
		4.4.3	Morphométrie géométrique 3D	120
		1.1.0		. 159
	4.5	Discus	ssion	. 139
	4.5	Discus 4.5.1	Sion	. 139 . 144 . 144
	4.5	Discus 4.5.1 4.5.2	ssion	. 139 . 144 . 144
	4.5	Discus 4.5.1 4.5.2	ssion	. 139 . 144 . 144 . 144

4.6	4.5.4 Intégration du labyrinthe dans le crâne chez les Hominines 1 Conclusion	l45 l47
Conclu	ision 1	48
Bibliog	graphie 1	.50
Annex	es	Ι
A1	Détail de l'échantillon comparatif actuel	Ι
A2	Échantillon comparatif utilisé pour les mesures de distances et d'angles	III
A3	Reconstruction du la byrin the d'Hominines fossiles $\ . \ . \ . \ . \ . \ . \ .$	VI

# Introduction

Dès 1952, dans *Les animaux dénaturés* [166], Vercors imagine la découverte, par une équipe de paléontologues, de représentants vivants d'une espèce pré-humaine sur une île indonésienne. Alors que des entrepreneurs peu scrupuleux cherchent à utiliser ces "fossiles vivants" comme des animaux pour exécuter des tâches ingrates, leurs découvreurs s'insurgent et cherchent à prouver leur humanité. Il s'ensuit un débat scientifique, philosophique, religieux, moral et juridique sur ce qui fonde l'espèce humaine, au-delà de sa diversité. Plusieurs critères sont successivement examinés selon diverses approches, mais aucun n'est réellement satisfaisant pour trancher : le langage, l'intelligence, le mode de locomotion, les rites et croyances...

Parmi l'ensemble de ces critères, un des plus aisés à observer sur les espèces fossiles est le mode de locomotion. En effet, l'espèce humaine emploie de manière habituelle une forme de bipédie unique chez les Primates, efficace pour courir sur de longues distances et porter des charges [40]. Ce mode de locomotion s'accompagne d'adaptations particulières à la marche dressée au niveau du squelette post-crânien, telles qu'une colonne vertébrale à deux courbures, un pelvis court et large, des fémurs inclinés, des membres postérieurs plus longs que les membres antérieurs, une voûte plantaire et un gros orteil aligné avec les autres orteils [137]. Le crâne possède aussi des adaptations à ce mode de locomotion, comme un plan nucal peu incliné par rapport au plan de Francfort et l'orthogonalité entre le plan du *foramen magnum* et celui des orbites [82]. Ces caractères peuvent néanmoins être liés à l'accroissement du volume cérébral, qui serait accommodé par une flexion de l'ensemble du basicrâne [97, 157]. En l'absence de caractères liés au mode de locomotion, ce sont principalement des caractères dentaires qui sont utilisés pour déterminer l'appartenance d'une espèce fossile au rameau humain.

L'espèce Sahelanthropus tchadensis possède des caractères indiquant clairement son appartenance au rameau humain [25, 70], ce qui en fait le plus ancien Hominine connu à ce jour (7 millions d'années) [167, 92, 91]. Par rapport aux grands singes, Toumaï représentant de l'espèce S. tchadensis - possède un basicrâne fléchi, un foramen magnum quasiment perpendiculaire au plan des orbites et un plan nucal peu incliné par rapport au plan de Francfort, tout en étant moins dérivé qu'un crâne d'australopithèque ou d'Homo [70, 177]. Comme son endocrâne est de volume similaire à celui d'un chimpanzé, cette flexion est très probablement liée à un mode de locomotion plus bipède que les grands singes plutôt qu'à une accommodation du volume cérébral [15, 177]. Cependant, une interrogation demeure au sujet de la gamme de locomotions utilisées par S. tchadensis : dans quelle mesure était-il bipède? Zollikofer et al. [177] suggèrent que S. tchadensis était déjà un bipède dressé, ce qui signifierait que la bipédie est apparue très précocement suite à la divergence du rameau humain vis-à-vis de celui des chimpanzés. Mais il n'était probablement pas bipède de manière permanente, ni particulièrement adapté à la course d'endurance, comme *Homo erectus* et les espèces suivantes. Il devait aussi employer d'autres formes de locomotion, comme grimper aux arbres et peut-être marcher

en utilisant les quatre membres.

L'absence de caractères post-crâniens pour Sahelanthropus tchadensis impose d'avoir recours à une manière indirecte afin de vérifier cette assertion : l'étude du labyrinthe osseux. En effet, cet ensemble de cavités situé dans le rocher de l'os temporal contient l'oreille interne, ou labyrinthe membraneux [66]. Cet organe sensoriel intervient à la fois dans l'audition et l'équilibrioception [64]. Il est par conséquent nécessaire au maintien de la posture et à la coordination des mouvements lors de la locomotion. Dans l'oreille interne, les mouvements de la tête entraînent la circulation d'un fluide dans des conduits, détectée par des cellules ciliées qui envoient alors un message nerveux au cerveau. La géométrie et les dimensions des conduits conditionnement les propriétés de l'écoulement du fluide, c'est-à-dire l'acuité de la perception. Il existe donc une relation entre la morphologie du labyrinthe membraneux et ses propriétés fonctionnelles. Le principe de la méthode indirecte évoquée plus haut est de déduire le mode de locomotion d'une espèce à partir de la morphologie de son labyrinthe osseux, similaire à celle du labyrinthe membraneux qu'il contient. Il a été montré qu'il existe une corrélation positive entre l'agilité d'une espèce et la taille relative de ses canaux semi-circulaires (c'est-à-dire rapportée à sa masse corporelle) [144]. L'agilité des mouvements de la tête semble aussi liée à l'orthogonalité des canaux, qui permettrait une sensibilité équivalente dans toutes les directions de l'espace [102]. Enfin, des études ont permis de faire le lien entre la locomotion bipède et des canaux verticaux de grande taille relative [149, 150].

L'objectif de cette thèse est de reconstruire le mode de locomotion de l'espèce Sahelanthropus tchadensis, à partir de comparaisons de la morphologie du labyrinthe osseux avec les Hominoidea actuels et fossiles. Ceci permettra de confirmer si, comme le proposent Zollikofer *et al.* [177], la bipédie est apparue très précocement dans le rameau humain. Que cette hypothèse soit confirmée ou infirmée, cela aurait des conséquences sur la capacité des premiers pré-humains à coloniser certains types d'habitats, donc sur l'évolution de leur répartition géographique. Un objectif secondaire de ce travail est d'établir un cadre de référence pour les relations morpho-fonctionnelles du labyrinthe osseux chez les Hominoïdes directement applicable à des fossiles dont le mode de locomotion serait sujet à caution par manque de caractères crâniens ou post-crâniens discriminants.

Pour cela, après avoir décrit l'oreille et explicité son fonctionnement, on recherchera les liens entre la morphologie du labyrinthe osseux et la locomotion chez les hominoïdes modernes. La locomotion sera décrite non pas comme un type de déplacement unique, mais comme un ensemble de modes de locomotions nécessitant la prise en compte de contraintes fonctionnelles parfois contradictoires. On recherchera ensuite d'autres facteurs pouvant influencer la morphologie du labyrinthe, en particulier des caractères hérités phylogénétiquement ainsi que des contraintes stériques associées à son emplacement dans le crâne. On appliquera enfin ces éléments à l'étude du labyrinthe osseux de *Sahelanthropus tchadensis*. Ceci permettra d'alimenter la réflexion autour de l'évolution de la locomotion dans le rameau humain.

# Chapitre 1

# Description de l'oreille

# Résumé

Anatomie Chez les Primates, chaque oreille est constituée de trois parties :

- l'oreille externe, formée du pavillon et d'un anneau ou d'un tube osseux à l'extrémité duquel se trouve la membrane du tympan;
- l'oreille moyenne, cavité contenant une chaîne de trois osselets;
- l'oreille interne ou labyrinthe, ensemble de deux vésicules (les organes otolithiques) desquelles partent d'une part trois conduits semi-circulaires grossièrement orthogonaux et d'autre part un conduit enroulé (la cochlée).

La partie membraneuse du labyrinthe a une forme similaire aux cavités osseuses qui l'entourent, creusées dans la partie pétreuse de l'os temporal du crâne. L'extérieur et l'intérieur du labyrinthe membraneux sont remplis de fluides de compositions ioniques légèrement différentes. Dans chacune des subdivisions du labyrinthe membraneux se trouve un épithélium sensoriel.

**Fonctionnement** Les ondes sonores sont captées par toute l'étendue du pavillon et focalisées sur la membrane tympanique, qui vibre. Ces vibrations sont amplifiées par le levier exercé par la chaîne d'osselets jusqu'à la membrane recouvrant la fenêtre ovale du vestibule de l'oreille interne. Une onde de pression est alors crée à la base de la cochlée où elle se propage jusqu'à l'apex par la rampe vestibulaire puis revient vers la base par la rampe tympanique jusqu'à la fenêtre ronde, où elle se dissipe. Cette onde fait vibrer la membrane basilaire de la cochlée.

Les mouvements de la tête causent le déplacement du fluide contenu dans les conduits semi-circulaires et les organes otolithiques. Ceci entraîne le cisaillement de cupules gélatineuses localisées dans les ampoules des canaux et au niveau des macules des organes otolithiques.

L'ensemble de ces mouvements sont détectés par les cellules ciliées des épithéliums sensoriels et transduits en messages nerveux. L'intégration par le système nerveux central permet le décryptage des signaux sonores et des mouvements du corps dans l'espace, suivi d'une réponse adaptée de l'organisme.

**Développement** Les différents tissus constituant l'oreille ont une origine embryonnaire composite. L'oreille externe et l'oreille moyenne sont principalement dérivées des deux premiers arcs branchiaux (ou pharyngés). L'oreille interne est issue de la vésicule otique. Le développement embryonnaire de l'oreille fait intervenir une cascade de gènes qui interviennent aussi dans la formation d'autres organes.

**Évolution** La structure actuelle de l'oreille interne apparaît rapidement au cours de l'histoire évolutive des Vertébrés : dès le Dévonien, les Gnathostomes ont trois canaux semi-circulaires orthogonaux et plusieurs organes otolithiques. Les structures auditives sont plus longues à se mettre en place, avec deux grands sauts évolutifs, d'abord chez les Tétrapodes, puis chez les Mammifères.

Chez les Primates, aucune innovation évolutive majeure n'apparaît dans la structure de l'oreille interne. La taille des canaux semi-circulaires relativement à la masse évolue avec l'agilité locomotrice. La morphologie du labyrinthe porte un signal phylogénétique fort auquel pourrait se superposer un signal fonctionnel, le tout dans un environnement spatial contraint dans le crâne.

# Abstract

Anatomy In Primates, each ear is subdivided in three parts :

- the external ear, composed by the pinna and a bony tube or ring, with the eardrum at the edge;
- the middle ear, a hole in which a chain of three bony ossicles can be found;
- the inner ear or labyrinth, constituted by two vesicles (the otolith organs), three roughly orthogonal semicircular canals and a coiled duct, the cochlea.

The membranous labyrinth has a shape similar to the surrounding bony labyrinth, in the petrous part of the temporal bone of the skull. The outside and the inside of the membranous labyrinth are filled by fluids with slightly different ionic concentrations. In each part of the membranous labyrinth, a sensory epithelium can be found.

**Functioning** Sound waves are received on the whole pinna area and focused towards the eardrum, which vibrates. The vibrations are amplified by the lever arm of the bony ossicles and reach the membrane of the oval window of the inner ear. Consequently, a pressure wave is created at the cochlear basis and propagates to the apex in the vestibular scala, then comes back in the tympanic scala to the round window at the base, where it dissipates. This wave makes the basilar membrane of the cochlea vibrate.

Head movements lead to fluide displacement in the semicircular canals and in the olotith organs. This causes shearing of the gelatinous cupulae located in the canal ampullae and in the maculae of the otholith organs.

The whole movements are detected by the hair cells of the sensory epithelia and transduced into a nervous message. The sound signals and the body movements are interpreted by the central nervous system, allowing the organism to react accordingly.

**Development** The embryonic origin of the ear is composite. The external and middle ear are mainly derived form the two first branchial (or pharyngeal) arches. The inner ear comes from the otic vesicle. Many genes are involved in the inner ear development, but they also take part in the development of other organs.

**Evolution** The modern structure of the inner ear appeared early in the evolutionary history of Vertebrates. As soon as in Devonian times, Gnathostomes had three orthogonal semicircular canals and several otolith organs. The setting up of the auditory structures was slower, with two major evolutionary breakthroughs : firstly in Tetrapods, later in Mammals.

In Primates, no major breakthrough occured about the inner ear structure. The semicircular canal size, relative to the body mass, evolved with locomotor agility. The phylogenetic signal is strong in the labyrinth morphology, and a functional signal could be superimposed, in a constrained space in the head.

# 1.1 Introduction

Dans *L'étoile mystérieuse*, un jeune reporter belge, Tintin accompagne une expédition scientifique à la recherche d'un mystérieux "aérolithe" tombé dans l'océan Arctique [71]. Parmi les péripéties du trajet, une violente tempête se déclare et la plupart des passagers du navire souffrent d'un terrible mal de mer.

Cette affection n'est pas une véritable maladie, mais plutôt la conséquence d'un décalage entre les mouvements de roulis et de tangage détectés par le système vestibulaire et leur absence perçue par le système visuel de passagers restant cloîtrés dans leur cabine [107]. On voit donc l'importance du système vestibulaire dans l'équilibre non seulement par son fonctionnement propre, mais aussi par son intégration avec d'autres afférences sensorielles. Afin de bien comprendre ce fonctionnement, il est donc nécessaire d'avoir une connaissance approfondie de ce système dans son environnement anatomique, qui est celui de l'oreille.

Dans ce chapitre, on s'attachera à montrer :

- 1. que le fonctionnement du système vestibulaire est hautement dépendant de sa structure;
- 2. que le maintien de la posture et l'équilibre requièrent une intégration à la fois structurale et fonctionnelle de ce système dans l'organisme, héritée de son histoire évolutive.

Pour cela, on commencera par une description anatomique de l'ensemble de l'oreille, en prenant l'exemple de l'espèce humaine. Ceci permettra d'expliquer le rôle de cette structure dans l'audition d'une part et dans l'équilibrioception d'autre part. On s'intéressera ensuite au développement de cet organe sensoriel et aux processus impliqués. Enfin, on évoquera les grandes étapes de l'évolution de l'oreille. Dans chaque section, on se focalisera plus particulièrement sur la partie de l'oreille interne correspondant au système vestibulaire.

# 1.2 Anatomie

Dans cette section, on décrit exclusivement l'oreille humaine, en se basant sur les observations de Gray [66]. Chaque individu possède deux oreilles situées de chaque côté du crâne, au niveau de l'os temporal. Une oreille peut être divisée en trois parties : l'oreille externe (ou auricule), l'oreille moyenne (ou cavité tympanique) et l'oreille interne (ou labyrinthe) (Fig. 1.1). Le labyrinthe est inclus dans la partie pétreuse de l'os temporal.



FIGURE 1.1 – Structure de l'oreille humaine en vue frontale (section transversale, côté droit). Extrait de [26].

## 1.2.1 Oreille externe

### Description

L'oreille externe est constituée d'un pavillon auditif très développé, l'auricule, ainsi que d'un conduit auditif, le méat acoustique externe (Fig. 1.1). Le pavillon collecte les vibrations de l'air à l'origine des sons et le méat acoustique externe les conduit à la cavité tympanique.

Le pavillon est une fine plaque de fibrocartilage recouverte de tégument. Il comporte des ligaments et des muscles intrinsèques (qui connectent ses différentes parties entre elles) et extrinsèques (connectés au crâne). Il est percé d'une cavité, la conche. Le méat acoustique externe est un canal en forme de S qui s'étend de la base de la conche à la membrane tympanique, sur environ 2,5 cm. Il comporte une portion cartilagineuse en continuité avec le pavillon et une portion osseuse plus étroite, recouvertes de peau riche en glandes cérumineuses.

#### Vascularisation

Le pavillon auditif est irrigué par l'artère auriculaire postérieure, la branche auriculaire antérieure de l'artère temporale superficielle et une branche de l'artère occipitale. Le méat acoustique externe est irrigué par des branches des artères auriculaire postérieure, temporale et maxillaire. L'ensemble de ces artères prend naissance dans l'artère carotide externe. Les veines correspondantes les accompagnent.

#### Innervation

Les muscles du pavillon auditif sont innervés par les branches temporale et auriculaire postérieure du nerf facial. Les nerfs sensoriels innervant le pavillon sont le petit occipital et le grand auriculaire (issus du plexus cervical), ainsi que la branche auriculaire du nerf vague et la branche auriculo-temporale du nerf mandibulaire qui innervent aussi le méat acoustique externe.

### 1.2.2 Oreille moyenne

#### Description

L'oreille moyenne, ou caisse du tympan, consiste en un espace rempli d'air situé au sein de l'os tympanique, et qui communique avec la portion nasale du pharynx via la trompe d'Eustache, ou tube auditif (Fig. 1.1). Une chaîne de 3 osselets (marteau, enclume et étrier) relie les parois latérale et médiale de la cavité (Fig. 1.2). La trompe d'Eustache forme un canal intermédiaire entre la cavité tympanique et le pharynx. Elle équilibre la pression de l'air entre l'oreille moyenne et l'atmosphère. Les osselets transmettent les vibrations à travers la cavité tympanique, de la membrane tympanique jusqu'à la fenêtre vestibulaire de l'oreille interne.

La caisse du tympan est délimitée dans l'espace par différentes parois :

- le plafond, formé d'une fine plaque osseuse qui constitue une séparation avec la cavité crânienne;
- le plancher, formé d'une fine plaque osseuse qui constitue une séparation avec la fosse jugulaire;
- la paroi latérale ou membraneuse, formée d'un anneau osseux percé de 3 petites apertures et où s'insère la membrane tympanique;
- la paroi médiale ou labyrinthique, verticale et percée de deux ouvertures séparées par un promontoire : la fenêtre vestibulaire (ou ovale), occupée par la base de l'étrier, et la fenêtre tympanique (ou ronde), fermée par la membrane tympanique secondaire;
- la paroi postérieure ou mastoïde, qui comporte l'éminence pyramidale (une structure creuse qui contient le muscle de l'étrier) et où s'ouvre une cavité annexe de l'oreille : l'antre mastoïdien;
- la paroi antérieure ou carotide, où s'ouvrent les orifices de la trompe d'Eustache et du canal contenant le muscle du marteau.



FIGURE 1.2 – Chaîne d'osselets et leurs ligaments en vue frontale (section transversale du tympan, côté droit). Extrait de [26].

La trompe d'Eustache est un tube permettant la communication entre la cavité tympanique et la portion nasale du pharynx. Ce canal, long de 36 mm en moyenne, est incliné vers le bas, l'avant et le plan médian; il forme un angle de 45 ° avec le plan sagittal et est incliné de 30 ° à 40 ° par rapport au plan horizontal. Il comporte une portion osseuse courte (1/3 de la longueur) s'ouvrant sur la cavité tympanique, et une portion cartilagineuse longue (2/3 de la longueur) s'ouvrant sur le pharynx. Les deux portions ne sont pas exactement dans le même plan, et se rétrécissent au niveau de leur jonction (l'isthme).

La cavité tympanique contient trois osselets, dont le nom rappelle leur forme : le marteau (*malleus*), l'étrier (*stapes*) et l'enclume (*incus*). Le marteau est attaché à la membrane tympanique, l'étrier au pourtour de la fenêtre ovale et l'enclume s'articule entre les deux (Fig. 1.2).

Des ligaments relient les osselets aux parois de la cavité tympanique : trois pour le marteau et un pour chacun des deux autres osselets. Le marteau et l'étrier sont actionnés chacun par un muscle.

#### Vascularisation

La membrane tympanique est irriguée par des artères dérivant de la branche auriculaire profonde de l'artère maxillaire et de la branche stylomastoïde de l'artère auriculaire postérieure. Le sang est drainé par des veines superficielles aboutissant à la veine jugulaire externe, ainsi que par des veines profondes reliées d'une part au sinus transverse et aux veines de la dure-mère, d'autre part à un plexus veineux situé au-dessus du tube auditif.

Six artères alimentent l'oreille moyenne. Les deux plus larges sont la branche tympa-

nique de l'artère maxillaire, qui irrigue la membrane tympanique, et la branche stylomastoïde de l'artère auriculaire postérieure, qui irrigue l'arrière de la cavité tympanique et les cellules mastoïdes de l'antre. Celles qui sont plus fines sont la branche pétreuse de l'artère méningée moyenne, une branche de l'artère pharyngienne ascendante, une branche de l'artère du canal ptérygoïde (qui accompagne le tube auditif) et la branche tympanique de l'artère carotide interne. Les veines drainent le sang vers le plexus ptérygoïde et le sinus pétreux supérieur.

#### Innervation

La membrane tympanique est innervée principalement par la branche auriculotemporale du nerf mandibulaire. Elle reçoit aussi des afférences de la branche auriculaire du nerf vague et la branche tympanique du nerf glossopharyngien. La cavité tympanique est innervée par la branche tympanique du nerf glossopharyngien, les nerfs caroticotympaniques, le petit nerf pétreux superficiel et une branche du grand nerf pétreux superficiel. Le muscle du marteau et celui de l'étrier sont innervés par une branche du nerf mandibulaire et du nerf facial, respectivement.

### 1.2.3 Oreille interne

L'oreille interne est une structure du crâne essentielle à l'audition (elle reçoit les prolongements terminaux du nerf auditif) et au maintien de l'équilibre. A cause de la complexité de sa forme, on l'appelle aussi le labyrinthe. Il comporte une partie osseuse constituée d'une série de cavités creusées dans la partie pétreuse de l'os temporal, et une partie membraneuse incluse dans la précédente et formée de conduits et de sacs qui communiquent entre eux.

#### Labyrinthe osseux (Fig. 1.3)

Le labyrinthe osseux est formé de trois cavités creusées dans l'os : le vestibule, les canaux semi-circulaires et la cochlée. Elles sont délimitées par le périoste et remplies d'un fluide clair, la périlymphe, qui baigne le labyrinthe membraneux.

Le vestibule Le vestibule est situé en position médiale par rapport à la cavité tympanique, entre la cochlée à l'avant et les canaux semi-circulaires à l'arrière. Il a une forme ovoïde avec un diamètre de 5 mm environ sauf dans le plan transversal où il est aplati et ne mesure que 3 mm de large.

La paroi latérale (ou tympanique) est percée par la fenêtre ovale (ou vestibulaire), que ferment la base de l'étrier et le ligament annulaire.

La paroi médiale comporte deux dépressions : la fossette hémisphérique en haut et la fossette semi-ovoïde en bas, séparées par une ride dont la partie antérieure correspond à la pyramide du vestibule. En bas de cette ride se trouve la fossette cochléaire. De nombreux petits trous perforent les parois du vestibule, permettant le passage à des fibres nerveuses qui aboutissent au nerf acoustique. Les fibres du saccule, de l'utricule, des ampoules des conduits semi-circulaires antérieur et latéral et de l'extrémité vestibulaire du conduit cochléaire traversent la paroi respectivement au niveau de la fossette hémisphérique, de la pyramide du vestibule, de la fossette semi-ovoïde et de la fosse cochléaire.

La portion arrière de la paroi médiale comporte aussi l'orifice de l'aqueduc du vestibule, qui s'étend jusqu'à la partie postérieure de la portion pétreuse de l'os temporal.



FIGURE 1.3 – Labyrinthe osseux en vue latérale (côté droit). (A) Vue externe. (B) Vue interne. amp., ampoule; ASC, canal semi-circulaire antérieur; LSC, canal semi-circulaire latéral; PSC, canal semi-circulaire postérieur; CC, crus commune. Modifié d'après [66].

Celui-ci laisse passer une petite veine ainsi qu'un prolongement tubulaire du labyrinthe membraneux, le conduit endolymphatique, qui se termine en cul-de-sac entre les couches de la dure-mère au sien de la cavité crânienne.

Les cinq orifices des canaux semi-circulaires se trouvent à l'arrière, tandis qu'à l'avant s'ouvre une ouverture elliptique communicant avec la rampe vestibulaire de la cochlée.

Les canaux semi-circulaires Le labyrinthe comporte trois canaux semi-circulaires de longueurs différentes, situés au-dessus et à l'arrière du vestibule. Chaque canal est un peu aplati et fait environ 0,8 mm de diamètre, sauf au niveau d'une de ses extrémités nommée ampoule où son diamètre double. Les canaux aboutissent dans le vestibule au niveau de cinq ouvertures, l'une d'elles étant commune à deux canaux.

Les canaux semi-circulaires antérieur (ou supérieur) et postérieur sont verticaux. Le premier est orienté transversalement par rapport à l'axe long de l'os pétreux et le deuxième parallèlement à sa surface postérieure (Fig. 1.4). Ils mesurent respectivement 15 à 20 mm et 18 à 22 mm de long. L'extrémité latérale du canal antérieur (respectivement l'extrémité inférieure du canal postérieur) est dilatée et forme une ampoule s'ouvrant en haut (respectivement en bas à l'arrière) du vestibule. Les extrémités opposées des deux canaux se rejoignent et forment la crus commune, s'ouvrant dans la partie haute et médiale du vestibule. Le canal semi-circulaire latéral est horizontal et orienté latéralement et postérieurement. Il mesure 12 à 15 mm de long. Son extrémité en ampoule et son extrémité non dilatée s'ouvrent en haut du vestibule, respectivement du côté latéral (près de la fenêtre ovale) et à l'arrière.

Du fait de leur orientation, les trois canaux d'une oreille sont quasiment orthogonaux. De plus en première approximation, les canaux latéraux des deux oreilles se trouvent dans le même plan, tandis que le canal antérieur d'une oreille est parallèle au canal postérieur de l'autre oreille.

La cochlée La cochlée est située en l'avant du vestibule. Elle ressemble à une coquille d'escargot de forme conique, large de 9 mm à la base et haute de 5mm. L'apex pointe vers l'avant et le côté et est légèrement incliné vers le bas. La base correspond avec la base du méat acoustique interne et est perforée de nombreuses petites ouvertures permettant le passage des fibres du nerf acoustique reliées à la cochlée. La cochlée est formée d'un canal qui s'enroule autour d'un axe central (la columelle) sur deux tours trois-quarts. Le canal est incomplètement séparé en deux rampes par une lame osseuse, la lame spirale, dont une extrémité est libre et l'autre reliée à la columelle. La membrane basilaire, qui s'insère sur le bord libre de la lame spirale, complète la séparation des deux rampes à part au niveau de l'apex de la cochlée, où une petite ouverture (l'hélicotrème) permet leur communication.

La columelle, de forme conique, forme l'axe central de la cochlée. Sa base est large et s'ouvre en bas du méat acoustique interne. Elle comporte de nombreuses perforations permettant la traversée des fibres reliant la cochlée au nerf acoustique. Celles du tour basal de la cochlée passent par le foramen du tractus spiral tandis que celles du tour apical empruntent le foramen central. Les canaux du tractus spiralis traversent la columelle en se projetant successivement vers la portion de la lame basale qui lui est rattachée et où ils s'élargissent. Leur association forme le canal spiral de la columelle, qui suit le bord de la lame osseuse et contient le ganglion spiral (ou de Corti). Le foramen central se poursuit par un canal traversant la columelle jusqu'à son apex, en passant par le milieu.



FIGURE 1.4 – Emplacement du labyrinthe osseux dans le crâne en vue supérieure (côté droit). Modifié d'après [66].

Le canal osseux de la cochlée s'enroule de deux tours trois-quarts autour de la columelle, sur une longueur de 30 mm. Son diamètre, de 3 mm à la base, diminue progressivement jusqu'à l'apex. La base du canal comporte trois ouvertures : la fenêtre ronde (ou cochléaire) qui communique avec la cavité tympanique et est fermée par la membrane tympanique secondaire, une fenêtre elliptique qui s'ouvre dans le vestibule, ainsi que l'ouverture de l'aqueduc de la cochlée. Cette dernière mène à un minuscule canal en forme d'entonnoir s'ouvrant sur la face interne de l'os pétreux, qui permet le passage d'une petite veine et la communication entre la rampe tympanique et la cavité subarachnoïde.

La lame spirale osseuse divise partiellement le tube de la cochlée en deux parties : la rampe vestibulaire en haut, la rampe tympanique en bas. Près de l'apex de la cochlée, la lame spirale se termine en un crochet qui délimite le bord de l'hélicotrème, par lequel les deux rampes communiquent. Dans la portion inférieure du premier tour de la cochlée se trouve une autre lame osseuse, la lame spirale secondaire, qui se projette vers l'intérieur en partant de la paroi externe du tube osseux, mais sans atteindre la lame primaire, ce qui laisse une fissure étroite entre les deux (la fissure vestibulaire).

Le labyrinthe est délimité par une fine membrane fibro-séreuse fortement adhérente à l'os d'un côté et libre de l'autre. La face libre est lisse et couverte d'un épithélium sécrétant un fluide limpide : la périlymphe. La membrane comporte une expansion tubulaire qui se prolonge le long de l'aqueduc de la cochlée jusqu'à la surface interne de la dure-mère.

### Labyrinthe membraneux (Fig. 1.5)



FIGURE 1.5 – Labyrinthe membraneux en vue latérale (côté droit). ASC, conduit semicirculaire antérieur; LSC, conduit semi-circulaire latéral; PSC, conduit semi-circulaire postérieur; CC, canal commun. Modifié d'après [66].

Le labyrinthe membraneux se trouve dans le labyrinthe osseux et a la même forme générale, sauf au niveau du vestibule où il consiste en deux sacs membraneux : le saccule et l'utricule. Il est plus petit que celui-ci et en est partiellement séparé par la périlymphe, mais reste fixé à la paroi osseuse par de nombreuses bandes fibreuses. Un autre fluide emplit le labyrinthe membraneux : l'endolymphe. Des ramifications du nerf acoustique innervent la paroi du labyrinthe.

#### L'utricule, le saccule et les conduits semi-circulaires

L'utricule De forme oblongue et écrasé transversalement, c'est le plus grand des deux sacs membraneux. Il est logé dans la fossette semi-ovoïde et la portion du vestibule située à l'arrière de celui-ci. Il communique à l'arrière avec les conduits semi-circulaires au niveau de cinq orifices. Il s'ouvre à l'avant sur le conduit utriculo-sacculaire, qui communique avec le saccule via le conduit endolymphatique. Il reçoit des fibres du nerf vestibulo-cochléaire dans une zone épaissie, la macule utriculaire, située à l'avant du sac au contact du renfoncement de la fossette semi-ovoïde.

Le saccule De forme globulaire, c'est plus petit des deux sacs membraneux. Il se loge dans la fossette hémisphérique. A l'arrière se trouve l'ouverture du conduit endolymphatique, qui est rejoint par le conduit utriculo-sacculaire, passe le long de l'aqueduc du vestibule et se termine en cul-de-sac dans le sac endolymphatique, au niveau de la surface postérieure de l'os pétreux où il vient en contact avec la dure-mère. Un tube court, le canal de Hensen, part du bas du sac et s'ouvre dans la cochlée membraneuse. Dans sa partie antérieure, le saccule reçoit des fibres du nerf vestibulo-cochléaire au niveau d'une zone épaissie, la macule sacculaire.

Les conduits semi-circulaires Ils ont la même forme générale que les canaux osseux correspondant. La seule différence réside dans leur diamètre qui est quatre fois plus faible (Fig. 1.6). Ils s'ouvrent dans l'utricule par cinq orifices, l'un d'eux étant commun aux conduits antérieur et postérieur. Des ramifications du nerf acoustique aboutissent à chaque ampoule, au niveau d'un épaississement de la paroi : la crista.





**Histologie** La paroi des sacs et canaux membraneux est formée de trois couches. La couche externe est un tissu fibreux lâche contenant quelques cellules pigmentaires et traversé par des vaisseaux sanguins. La couche médiane, plus épaisse, forme une lamina propria homogène. De nombreuses fibres longitudinales couvrent sa surface interne, notamment dans les conduits. La couche interne est formée d'une couche de cellules épithéliales polygonales. Dans les portions où parviennent des fibres nerveuses, la couche médiane est épaissie et l'épithélium devient cylindrique, avec des cellules ciliées et des cellules de soutien. Les cellules de soutien, fusiformes, sont rattachées à une lamina propria par une extrémité et associées entre elles en une fine cuticule par l'autre extrémité. Les cellules ciliées, en forme de poire, ne sont pas rattachées à la lamina propria. Elles s'insèrent entre les cellules de soutien et sont surmontées de cils dont l'un se projette dans la cavité. Les fibres du nerf acoustique traversent les trois couches de la paroi, se ramifient et innervent les cellules ciliées. Elles n'ont pas de gaine dans la couche interne.

Dans le saccule, l'utricule et les ampoules des conduits semi-circulaires, les cils des cellules ciliées baignent dans une substance gélatineuse. Cette substance correspond à la cupula des ampoules et à la membrane otoconiale des organes otolithiques (saccule et utricule). Cette dernière contient de minuscules cristaux de carbonate de calcium : les otoconies, ou otolithes.



#### La cochlée membraneuse

FIGURE 1.7 – Section longitudinale de la cochlée. m.b., membrane basilaire; m.R., membrane de Reissner. Modifié d'après [66].

**Organisation générale (Fig. 1.7)** La cochlée membraneuse, ou conduit cochléaire, est un tube de section triangulaire enroulé en spirale le long de la paroi externe de la cochlée osseuse. Les deux extrémités du conduit sont fermées. L'extrémité supérieure, ou lagena, est rattachée à la cupule. L'extrémité inférieure est logée dans la fossette cochléaire du vestibule; elle est reliée au saccule par le canal de Hensen.

La lame spirale osseuse, qui s'étend à partir de la columelle, est prolongée par la membrane basilaire d'une part et par la membrane de Reissner (ou membrane vestibulaire) d'autre part. Ces deux membranes rejoignent la paroi externe de la cochlée et constituent respectivement le plancher et le plafond du conduit, le séparant de la rampe tympanique pour le premier et vestibulaire pour le second (Fig. 1.8).

La paroi externe du conduit est formée par le ligament spiral, une portion très épaissie du périoste du tube osseux et traversée par de nombreux vaisseaux sanguins dans sa partie supérieure, d'où son nom de *stria vascularis*. Le ligament spiral se projette vers l'intérieur,



FIGURE 1.8 – Section transversale d'un tube de la cochlée. Extrait de [26].

formant la crête basilaire sur laquelle s'attache la membrane basilaire. Le creux situé audessus de cette crête est nommé le sillon spiral externe. La membrane vestibulaire est fine et homogène. Une couche d'épithélium recouvre ses surfaces supérieure et inférieure.

La lame spirale est formée par deux plaques osseuses entre lesquelles passent les filaments du nerf vestibulo-cochléaire. Le périoste de la plaque supérieure (du côté de la membrane vestibulaire) est épaissi vers l'intérieur du conduit et forme le limbe de la lame spirale. Celui-ci se termine en une gouttière, le sillon spiral interne, donc les bords supérieur et inférieur sont nommés respectivement les lèvres vestibulaire et tympanique. La face supérieure de la lèvre vestibulaire est creusée d'un quadrillage de gouttières orthogonales qui séparent des élévations nommées dents auditives de Huschke. Les gouttières sont comblées par la partie profonde (où se trouve le noyau) des cellules constituant l'épithélium supérieur du limbe, qui se prolonge ensuite en sillon spiral interne. La lèvre tympanique est percée de nombreuses ouvertures permettant le passage de fibres nerveuses.

La membrane basilaire relie la lèvre tympanique de la lame spirale osseuse à la crête basilaire. Sa partie interne est fine; elle est surmontée par l'organe spiral de Corti. Sa partie externe est plus épaisse et striée. Un tissu connectif vascularisé recouvre la surface inférieure de la membrane. Un vaisseau plus large que les autres, le vaisseau spiral, passe sous le tunnel de Corti.

L'organe spiral de Corti (Fig. 1.9) Sa portion centrale comporte deux lignes de structures en forme de baguette : les piliers de Corti, dont la base repose sur la membrane basilaire. Il y a environ 6000 piliers internes et 4000 piliers externes, plus longs. Les deux rangées de piliers sont inclinées l'une vers l'autre, formant respectivement des angles de 60 ° et 40 ° avec la membrane basilaire, ce qui délimite un tunnel triangulaire : le tunnel de Corti. A l'extérieur de ce tunnel, juste au contact des piliers, se trouvent des cellules ciliées alignées en une rangée interne et trois à quatre rangées externes. L'espace compris entre les piliers de Corti externes et les cellules ciliées adjacentes est nommé l'espace de Nuel.

Les cellules ciliées sont de petites cellules dont la partie supérieure est située au même niveau que celle des piliers de Corti. Chaque cellule est couronnée d'une touffe de cils disposés en croissant, avec la partie concave tournée vers l'intérieur (Fig. 1.10). La partie



FIGURE 1.9 – Schéma d'une section de l'organe de Corti. Modifié d'après [66].

basale des cellules, qui contient leur noyau, est innervée par les fibres du nerf vestibulocochléaire. Les cellules ciliées internes sont disposées en une rangée située médialement par rapport aux piliers internes. Une membrane cuticulaire entoure l'extrémité libre des cellules ciliées internes et est fixée en haut des piliers adjacents. Des cellules de soutien organisées en une ou deux rangées accompagnent les cellules ciliées ; elles sont en continuité avec les cellules épithéliales cubiques du sillon spiral interne. Il y a environ 12000 cellules ciliées externes, qui sont environ deux fois plus longues que les cellules internes. Elles sont réparties sur trois rangées à la base de la cochlée et sur quatre rangées à l'apex.

Trois types de cellules de soutien, organisées en rangées, accompagnent les cellules ciliées : les cellules de Deiters, de Hensen et de Claudius. Les premières, à base large, se trouvent entre les rangées de cellules ciliées externes. Les deuxièmes, à base étroite, forment cinq ou six rangées situées juste à l'extérieur des premières. Les dernières, de forme cylindrique, se situent au-delà. La base des cellules de soutien est au contact avec la membrane basilaire, contrairement à celle des cellules ciliées. La partie supérieure des cellules de Hensen est élargie et forme une éminence arrondie sur le plancher du conduit cochléaire. Les extrémités supérieures des piliers de Corti interne et des cellules de Deiters forment des plaques aplaties, les processus phalangés, dont la jonction constitue la membrane réticulaire, qui comporte des ouvertures circulaires traversées par l'extrémité libre des cellules ciliées externes.

L'ensemble est surmonté par la membrane tectoriale, rattachée au limbe de la lame spirale près de l'extrémité interne de la membrane vestibulaire. La partie interne de la membrane est fine et recouvre les dents auditives de Huschke tandis que la partie externe est épaisse et forme une bande claire, la rayure de Hensen, qui fait face aux cellules ciliée internes. L'extrémité latérale est fortement amincie. La membrane tectoriale est très sensible et extrêmement flexible dans la direction transversale, mais beaucoup moins dans la direction longitudinale. D'origine ectodermique, la membrane est constituée de fines fibres incolores incluses dans une matrice transparente de kératine molle, ainsi que de



FIGURE 1.10 – Vue au MEB des cellules ciliées externes (en haut) et internes (en bas) montrant la disposition des touffes de cils, chez une souris adulte. Extrait de [122].

collagène mou, semi-rigide et fortement adhérent. Les fibres ont une orientation générale transversale, qui s'incline en direction de l'apex de la cochlée.

## Composition des fluides

Deux sortes de fluides remplissent l'oreille interne [161] :

- la périlymphe, entre le labyrinthe osseux et le labyrinthe membraneux;
- l'endolymphe, à l'intérieur du labyrin the membraneux, qui baigne les cellules sensorielles du vestibule et de la cochlée.

Comme le liquide céphalorachidien, la périlymphe est riche en ions sodium Na<sup>+</sup> (vestibule : 141 mM; cochlée : 148 mM) et pauvre en ions potassium K<sup>+</sup> (vestibule : 6,0 mM; cochlée : 4,2 mM). C'est l'inverse pour l'endolymphe (respectivement : 1,3 mM et 157 mM). Les deux fluides sont riches en ions chlorure Cl<sup>-</sup> (121 et 119 mM pour la périlymphe vestibulaire et cochléaire respectivement, 132 mM pour l'endolymphe).

Des échanges d'ions par transport actif ont lieu entre l'endolymphe et des capillaires sanguins par l'intermédiaire des cellules sombres, situées dans l'épithélium du labyrinthe membraneux près des cellules sensorielles ciliées [161]. Les cellules sombres permettent aussi des échanges avec d'autres cellules dont des fibroblastes, qui recyclent le potassium. Ceci permet une régulation du volume et de la composition ionique de l'endolymphe, d'où le maintien d'une différence de composition ionique et donc de pression osmotique entre les deux fluides de l'oreille interne, essentielle au bon fonctionnement des cellules ciliées.

#### Vascularisation

Le labyrinthe est alimenté par la branche stylomastoïde de l'artère stylomastoïde et par l'artère auditive interne (ou labyrinthine), une branche issue de l'artère cérébelleuse antéro-inférieure ou de l'artère basilaire. L'artère auditive interne se subdivise en une branche cochléaire et une branche vestibulaire. La branche cochléaire se divise encore en 12 à 14 petites branches qui traversent les canaux de la columelle et viennent irriguer la lame spirale et la membrane basilaire en formant un réseau de capillaires. La branche vestibulaire alimente l'utricule, le saccule et les canaux semi-circulaires.

On retrouve la même organisation pour les veines. Une branche reçoit le sang du vestibule et des canaux semi-circulaires puis rejoint la branche cochléaire à la base de la columelle pour former les veines auditives internes, rejoignant ensuite la portion postérieure du sinus pétreux supérieur ou le sinus transverse.

#### Innervation

L'oreille interne est innervée par le nerf vestibulo-cochléaire (ou nerf auditif) qui correspond à la VIII<sup>ème</sup> paire de nerfs crâniens. Près de la base du méat acoustique interne, il se divise en une branche cochléaire à l'avant et une branche vestibulaire à l'arrière.

Le nerf vestibulaire innerve le saccule, l'utricule et les ampoules des conduits semicirculaires. Les fibres nerveuses sont issues du ganglion vestibulaire (ou ganglion de Scarpa) situé dans le méat acoustique interne, et se divisent en trois branches :

- une branche supérieure, qui innerve l'utricule et les ampoules des conduits semicirculaires antérieur et latéral;
- une branche inférieure, qui innerve le saccule;
- une branche postérieure, qui innerve l'ampoule du conduit semi-circulaire postérieur.

Le nerf cochléaire innerve la cochlée. A la base de la columelle, il se divise en de nombreuses fibres qui passent ensuite dans le foramen du tractus spiral ou dans le canal central, selon qu'elles innervent les spires basales et médianes ou les spires apicales, respectivement. Les neurones impliqués sont bipolaires et les corps cellulaires sont regroupés dans le ganglion spiral de la cochlée (ou ganglion de Corti), situé dans le canal spiral de la columelle. Les fibres nerveuses passent ensuite à travers les lamelles de la lame spirale puis dans les ouvertures de la lèvre tympanique et atteignent la base des cellules ciliées internes et externes. Par ailleurs, une branche du nerf cochléaire rejoint l'extrémité vestibulaire du conduit cochléaire en passant par les petites ouvertures de la fossette cochléaire.

### 1.2.4 Conclusion

L'oreille est constituée d'une succession de cavités osseuses et de tubes, remplis d'air ou de liquide et séparés par des membranes. Des osselets et concrétions calcifiées se trouvent respectivement dans la cavité de l'oreille moyenne et le vestibule. Des épithéliums sensoriels sont localisés en des endroits spécifiques de l'oreille interne. La continuité de cet ensemble de cavités et la faible viscosité des fluides qu'elles contiennent permettent un déplacement rapide et unidirectionnel de fluide, pouvant être amplifié par l'effet des osselets et concrétions et détecté au niveau des épithéliums sensoriels. La position et les mouvements du corps créent des mouvements des fluides internes à l'organisme. De même, le son

est une onde de pression qui peut se propager dans un fluide. L'oreille a donc la structure idéale pour percevoir à la fois les accélérations du corps et les sons. Dans la prochaine section, nous verrons les mécanismes assurant ces deux fonctions.

## **1.3** Fonctionnement

L'oreille est l'organe de l'audition et de l'équilibre. Au sein du labyrinthe, la cochlée intervient dans la détection des sons tandis que le vestibule permet la perception des accélérations de la tête, dont celles liées à la gravité.

## 1.3.1 Audition

#### Généralités sur les sons

Un son correspond à une onde de pression produite par la vibration mécanique d'un corps fluide ou solide, se propageant grâce à l'élasticité du milieu environnant sous forme d'ondes longitudinales [118]. Par extension, un son est la sensation auditive susceptible de naître à partir de cette vibration.

Toute onde sonore peut être caractérisée par sa durée, son amplitude a et sa longueur d'onde  $\lambda$  [118, 140].

- La durée est l'intervalle de temps durant lequel le milieu de propagation de l'onde est perturbé.
- L'amplitude a est l'ampleur maximale des variations de la pression acoustique p par rapport à la pression de repos.
- La longueur d'onde est la distance entre deux points successifs de même pression acoustique

La vitesse de propagation d'une onde sonore dépend de l'élasticité et de la masse volumique du milieu qu'elle traverse : plus le milieu est élastique et peu dense, plus la vitesse est élevée [118]. Ces deux paramètres dépendent des paramètres physiques : température, pression. Le son se propage à 343 m/s dans une atmosphère à 20 ° C sous une pression de 1013 hPa. Dans les mêmes conditions de pression et de température, le son se propage à 1482 m/s dans l'eau et 3500 m/s dans l'os. En effet, même si ces matériaux sont plus denses que l'air, leur élasticité est plus importante. Dans le vide, le son ne se propage pas car un support matériel est nécessaire. Une augmentation de température ou une diminution de pression entraînent une dilatation des gaz donc une baisse de la masse volumique, d'où une réduction de la vitesse.

Pour décrire un son, on utilise généralement sa hauteur, principalement caractérisée par la fréquence, et son niveau de pression acoustique [118, 140].

 La période T (en s) est l'intervalle de temps séparant deux états vibratoires identiques successifs d'un point du milieu dans lequel l'onde se propage. La fréquence f (en Hz) est le nombre de périodes par unité de temps, soit :

$$f = \frac{1}{T} \tag{1.3.1}$$

La fréquence dépend de la longueur d'onde  $\lambda$  (en m) et de la vitesse de propagation du son dans le milieu c (en m/s) selon la relation :

$$f = \frac{c}{\lambda} \tag{1.3.2}$$

— L'intensité acoustique I (en  $W/m^2$ ) est l'énergie sonore qui traverse une unité de surface par unité de temps. Elle est liée à la pression acoustique p (en Pa), à la célérité de l'onde dans le milieu c (en m/s) et à la masse volumique du milieu

traversé  $\rho$  (en kg/m<sup>3</sup>) par la relation :

$$I = \frac{p^2}{\rho c} \tag{1.3.3}$$

Le niveau d'intensité acoustique  $L_I$  (ou SPL sound pressure level), exprimé en décibels (dB), est défini par :

$$L_I = 10 \log \frac{I}{I_0}$$
(1.3.4)

avec $I_0$  une intensité acoustique de référence fixée à 10^{-12} \rm W/m^2.

#### Psychoacoustique

La perception acoustique est en partie subjective. La psychoacoustique est la discipline qui étudie les liens entre les caractéristiques d'un son et la sensation auditive qu'il provoque. Elle s'intéresse notamment à la localisation des sons, la sonie, la tonie et le timbre.

**Champ auditif** Chez l'homme, les sons audibles ont une fréquence comprise entre 16 Hz et 20 kHz [118, 140]. En-deçà ils sont qualifiés d'infrasons et au-delà d'ultrasons. A une fréquence donnée, le seuil d'audition (ou de perception) correspond au niveau d'intensité acoustique minimal pour qu'une sensation auditive soit perçue dans un environnement silencieux et le seuil d'inconfort (ou de tolérance) au niveau d'intensité acoustique au-delà duquel la sensation auditive devient inconfortable. Ces seuils sont spécifiques à l'espèce considérée. Il existe des variations entre individus au sein d'une même espèce.

Le champ auditif correspond à l'aire délimitée par le seuil de perception et le seuil d'inconfort, aux fréquences audibles (Fig. 1.11). La dynamique du champ auditif correspond à l'écart entre ces deux seuils. Chez l'homme, l'aire auditive s'étend de 0 à 120 dB pour les fréquences comprises entre 0,5 et 8 kHz, pour lesquelles la sensibilité auditive est la meilleure. Le seuil de perception est plus élevé pour les fréquences inférieures et supérieures à cette gamme. La zone conversationnelle correspond à l'aire de confort pour une conversation, soit 20 à 60 dB et 1 kHz en moyenne.



FIGURE 1.11 – Champ auditif humain. Modifié d'après [118].

**Sonie** Selon la fréquence, l'intensité sonore perçue n'est pas la même que le niveau de pression acoustique [118, 140, 160]. Ainsi, l'intensité sonore aux basses fréquences est inférieure au niveau de pression acoustique (Fig. 1.12). On exprime cette sensation d'intensité en phones. A 1000 Hz, l'échelle des phones est la même que celle des niveaux d'intensité acoustique exprimés en dB.



FIGURE 1.12 – Courbes isophones pour l'espèce humaine. Modifié d'après [160].

La sensation d'intensité, ou sonie, est la composante de perception auditive liée au niveau d'intensité acoustique, à fréquence constante. Elle augmente avec le niveau d'intensité d'un son. Aux faibles fréquences, la sonie augmente plus vite qu'aux fréquences moyennes et hautes (Fig. 1.12).

La sonie peut être influencée par différents facteurs [118, 140] :

- l'éffet lié aux bandes critiques de l'oreille : deux sons purs ayant des fréquences dont l'écart est inférieur à la largeur de la bande critique (qui dépend de la composition en fréquence du son) ont la même sonie [178];
- l'effet de masque : la perception de certaines fréquences empêche celle d'autres composantes du son;
- la durée : la sensation d'intensité augmente avec la durée du son jusqu'à une valeur critique (50 à 400 ms chez l'homme) puis diminue;
- la prévisibilité du signal : la sonie est plus faible quand l'individu s'attend à l'émission d'un son fort;
- le réflexe stapédien : pour des sons brefs à des niveaux supérieurs à 80 dB et de fréquences moyennes, il amoindrit la vibration sonore par une rigidification de la chaîne tympano-ossiculaire, ce qui diminue la sonie;
- la fatigue auditive : le seuil d'audition augmente suite à une exposition à un son trop intense, par une fatigue des fibres nerveuses.

**Tonie** La tonie, ou sensation de hauteur tonale, est la composante de perception auditive liée à la fréquence, à niveau d'intensité acoustique constant [118]. La discrimination fréquentielle est la faculté à percevoir la différence entre deux sons purs de même niveau sonore mais de fréquences différentes émis successivement. Chez l'homme, la sensibilité aux variations de hauteur tonale est meilleure pour des fréquences médianes (200 à 5000 Hz pour des intensités de 40 à 70 dB). La sélectivité fréquentielle est la faculté à distinguer deux sons émis simultanément. Chez l'homme, les fréquences graves masquent plus facilement d'autres sons que les fréquences aigües. La tonie augmente avec la fréquence. Chez l'homme, cette augmentation est linéaire jusqu'à 500 Hz : la différence de hauteur perçue augmente au même rythme que la différence de hauteur effective. Au-delà de 500 Hz, elle devient logarithmique : la différence de hauteur perçue augmente plus lentement que la différence de fréquence réelle.

La tonie peut être influencée par différents facteurs [118] :

- le niveau d'intensité : les sons graves (respectivement aigus) tendent à être plus graves (respectivement plus aigus) lorsque le niveau d'intensité augmente, tandis que la tonie des fréquences médium ne change pas;
- la durée : plus un son est bref, plus il perd sa pureté spectrale donc plus sa tonie diminue;
- la diplacousie binaurale : un son pur n'a pas la même hauteur selon qu'on l'écoute de l'oreille droite ou de l'oreille gauche (différence estimée à 3 % chez l'homme)
- le masquage : la tonie peut être altérée si certaines composantes d'un son sont masquées par un bruit.

**Timbre** Le timbre est lié à la composition spectrale du son et à son évolution temporelle [118, 140]. Il permet de distinguer deux sources émettant le même signal sonore (même sonie et même tonie). Un son pur possède une fréquence unique alors qu'un son musical est décomposable en fréquences simples (ou harmoniques) multiples d'une fréquence fondamentale (harmonique d'ordre 1). Le timbre d'un son dépend de l'intensité relative de la fréquence fondamentale, de ses harmoniques (multiples entiers) et de ses partiels (multiples autres). Plus les fréquences d'un son restent proches des multiples entiers de la fréquence fondamentale, plus le son est pur ou harmonique; plus elles s'en éloignent, plus le son est inharmonique.

**Localisation** L'audition fait appel à un organe pair. L'écoute monaurale concerne une seule oreille, par opposition à l'écoute binaurale qui concerne les deux. Dans l'audition binaurale, c'est la différence de perception des sensations entre les deux oreilles qui permet de localiser une source sonore ou de se focaliser sur celle-ci dans un environnement bruyant [118, 140]. La localisation se fait surtout pour les sources primaires dont le niveau domine celui de l'environnement sonore. Elle est plus confuse pour les sources secondaires liées à la réflexion ou quand plusieurs sources se superposent.

Dans le plan horizontal, la localisation est réalisée grâce à des différences entre les signaux parvenant aux deux oreilles (indices binauraux) [118, 140].

- La différence de temps interaudale (ITD) est la différence de temps d'arrivée d'une onde sonore à chaque oreille. Elle est nulle pour une source située dans le plan sagittal et maximale pour une source située sur la droite orthogonale à ce plan passant par les deux oreilles (0,7 ms en moyenne pour un être humain). L'ITD est effective pour des fréquences inférieures à 1500 Hz mais devient ambigüe au-delà (cependant, l'ITD de l'enveloppe des hautes fréquences des sons complexes peut être perçue).
- La différence d'intensité interaudale (IID) est la différence d'intensité d'une onde parvenant à chaque oreille. Elle est due à l'effet d'ombre de la tête, qui s'oppose au passage de l'onde sonore. L'IID est quasi inexistante pour des fréquences inférieures à 1500 Hz mais devient effective au-delà.
L'association de l'IDT et de l'IID permet une localisation précise de la source dans le plan horizontal, à part dans une zone de confusion, au niveau du plan sagittal, où les deux indices sont nuls. Généralement, l'être humain réalise instinctivement des petits mouvements de la tête permettant de lever ce type d'ambigüités et de préciser la position de la source.

Dans le plan vertical, la localisation est réalisée principalement grâce aux indices monauraux [118, 140]. En effet, les ondes sonores arrivant à l'oreille sont réfléchies par les structures anatomiques (oreille externe, tête, épaule) et interfèrent avec les ondes entrant dans le conduit auditif. Ces interférences causent un renforcement ou une dégradation du spectre acoustique pour certaines fréquences, permettant la localisation verticale de la source. Cependant, la localisation est moins précise que dans le plan horizontal.

L'appréciation de la distance d'une source sonore est réalisée grâce aux variations du niveau d'intensité et au rapport entre les énergies du champ direct et du champ réverbéré [118, 140]. A proximité de la source, le champ direct est dominant. Il existe alors une relation directe entre le niveau d'intensité et la distance de la source : il est plus élevé pour une source proche. En revanche, plus la source est éloignée, plus le champ réverbéré (lié à la réflexion des ondes sur les éléments matériels du milieu) prédomine. Le niveau d'intensité n'est alors plus utilisable directement ; par contre le rapport entre champ direct et champ réverbéré permet d'estimer la distance de la source.

#### Conduction d'un son jusqu'à l'oreille interne

Deux voies sont possibles pour la conduction du son jusqu'à l'oreille interne (Fig. 1.13) : la voie aérienne et la voie osseuse [124, 140, 169].



FIGURE 1.13 – Principales voies impliquées dans la conduction du son. CSF, fluide cérébro-spinal. Modifié d'après [124].

Dans la voie de conduction par l'air, les ondes de pression liées aux sons sont collectées au niveau du pavillon et conduites via le méat acoustique externe jusqu'à la membrane tympanique [26, 118, 140, 169]. Celle-ci se met alors à vibrer à la même fréquence que le son. Les vibrations sont ensuite transmises à la fenêtre ovale par les trois osselets de la cavité tympanique. La membrane du tympan ayant une surface 17 fois supérieure à celle de la fenêtre du vestibule, les vibrations sont fortement amplifiées au cours de cette étape.

Quand l'étrier déforme la fenêtre du vestibule, des ondes de pression apparaissent dans le liquide (périlymphe) de la rampe vestibulaire, se propagent jusqu'à l'extrémité de la cochlée (l'hélicotrème) puis reviennent vers sa base via la rampe tympanique [26, 140, 161, 169]. Elles se dissipent lorsqu'elles atteignent la fenêtre de la cochlée (Fig. 1.14). Lors de leur propagation, les ondes exercent une pression sur le conduit cochléaire. La lame basilaire se met à alors à vibrer.



FIGURE 1.14 – **Propagation des ondes de pression dans la cochlée.** La cochlée est déroulée sur ce schéma afin de mieux montrer la propagation (mais cette morphologie n'existe pas chez les humains). Extrait de [26].

Les voies de conduction possible par l'os sont les suivantes [124, 168] :

- la voie de l'os du labyrinthe, dans laquelle le son se propage directement à l'oreille interne à travers la capsule osseuse qui englobe la cochlée;
- la voie du crâne, dans laquelle les vibrations sonores transmises par l'os du crâne amplifient le mouvement des osselets de l'oreille moyenne et celui du labyrinthe;
- la voie clinique, dans laquelle les sons provoquent une vibration entre la mandibule et la paroi du méat acoustique externe, qui est transmise à l'oreille interne par les deux autres voies osseuses.

L'ensemble des vibrations transmises par l'os fait vibrer la membrane basilaire à l'intérieur de la cochlée, mouvement qui s'ajoute à la vibration liée à la propagation du son dans l'air.

#### Détection d'un son au niveau de l'oreille interne

La vibration de la lame basilaire entraîne un glissement relatif de la membrane tectoriale vers l'extérieur et des stéréocils qui y sont enchâssés (les cils les plus longs des cellules ciliées externes) [140, 161]. Ceci cause la dépolarisation des cellules concernées par entrée d'ions K<sup>+</sup> (en provenance de l'endolymphe) et leur contraction rapide, en phase avec la fréquence de stimulation. Ce mécanisme actif amplifie localement la vibration dans la rampe cochléaire grâce au couplage entre cellules ciliées externes et membrane basilaire. Quelques cellules ciliées internes sont alors excitées (dépolarisation par entrée d'ions K<sup>+</sup>) avec une sensibilité maximale. Il se produit alors une entrée d'ions Ca<sup>2+</sup> qui augmente la quantité de neurotransmetteurs libérés dans les synapses avec les neurones sensitifs reliés aux cellules concernées, où apparaissent de nouveaux potentiels d'action (Fig. 1.15). Le signal excitateur remonte alors jusqu'au système nerveux central via le nerf cochléaire, constitué par les axones des différents neurones sensitifs.



FIGURE 1.15 – Naissance d'un potentiel d'action lors de la polarisation d'une cellule ciliée interne. Extrait de [161]

#### Détermination de la qualité d'un son

La cochlée peut non seulement détecter les sons, mais aussi les discriminer selon leur fréquence et leur intensité [26, 118, 140, 169]. Ainsi chez l'homme, elle permet de percevoir des sons entre 20 et 20000 Hz (soit 10 octaves environ) et de distinguer des sons séparés de 1/230 octave (3 à 1000 Hz). S'agissant des intensités perçues, elles peuvent aller de 0 à 120 dB SPL ( $2.10^{-5}$  à 20 Pa) pour un son de fréquence égale à 1000 Hz. Ceci est la conséquence de certaines propriétés de la membrane basilaire de la cochlée et des cellules ciliées.

Le codage en fréquence dépend principalement des caractéristiques de la membrane basilaire [26, 169]. Celle-ci n'est pas uniforme : elle est étroite et rigide à la base de la cochlée mais large et flexible à l'apex. Par conséquent, selon la fréquence, les différentes portions de la membrane ne vibrent pas toutes avec la même amplitude. La vibration de la membrane est maximale dans la région basale pour les hautes fréquences et dans la région apicale pour les basses fréquences (Fig. 1.16). C'est ce qu'on appelle la tonotopie cochléaire.

Lors d'une stimulation de la cochlée par une onde sonore, la membrane basilaire subit un mouvement ondulatoire qui se propage à partir de la base de la cochlée [140, 169]. L'amplitude de l'onde augmente progressivement jusqu'à atteindre un maximum, puis décroît rapidement. Plus la fréquence est élevée, plus ce maximum d'amplitude est proche de la base.

Ce mécanisme passif de filtrage des fréquences par la cochlée est néanmoins insuffisant pour expliquer l'excellente capacité de discrimination constatée au niveau du nerf auditif. En réalité, la membrane basilaire vibre avec une amplitude plus importante et sur



FIGURE 1.16 – **Fréquences détectées selon la localisation sur la membrane basilaire.** La cochlée est déroulée sur ce schéma afin de mieux montrer la propagation (mais cette morphologie n'existe pas chez les humains). Extrait de [26].

une portion beaucoup plus réduite que ce qui est prévu par le modèle de Békésy [169], autorisant une sélectivité en fréquence bien meilleure [78]. Ceci est réalisé grâce à un mécanisme actif biologiquement faisant intervenir une propriété des cellules ciliées externes : leur électromotilité [118, 140]. Elle consiste en leur capacité à se contracter en réponse à une dépolarisation membranaire causée par les mouvements des cils lors du passage de l'onde sonore, ce qui amplifie fortement mais très localement la vibration de la membrane basilaire. La faculté de la cochlée à discriminer des fréquences proches est alors accrue et sa sensibilité est augmentée de 60 dB environ.

#### Centres et voies nerveuses impliqués

L'audition fait intervenir des voies et des centres nerveux uniquement liés à cette fonction (primaires) mais aussi des voies et des centres intégrant d'autres informations (non primaires) [118, 140]. La perception consciente d'un son n'est possible que si ces deux types de voies fonctionnent correctement et dans leur intégralité.

**Voies auditives primaires** La voie auditive primaire aboutit au cortex auditif primaire, situé dans l'aire temporale de l'encéphale au fond du sillon latéral (sillon de Sylvius). La transmission de l'information à partir de la cochlée est rapide : elle passe par de grosses fibres myélinisées et ne fait intervenir que trois à quatre relais (Fig. 1.17A).

Les deux premiers relais se trouvent dans le tronc cérébral : les noyaux cochléaires reçoivent les axones des neurones de type I du ganglion spiral (qui forment le nerf auditif), puis la plupart des fibres auditives font synapse dans l'olive supérieure après avoir traversé la ligne médiane. Le signal est ensuite relayé jusqu'au mésencéphale, au niveau du colliculus inférieur, puis jusqu'au thalamus (corps grenouillé médian), avant de parvenir au cortex.

Chaque relai est le lieu d'une opération de décodage et d'interprétation du signal qui lui est spécifique. Un important travail de décodage du message (durée, intensité, fréquence) est effectué dès le premier relai. Les deux relais suivants jouent un rôle essentiel pour la localisation de la source sonore. Le dernier relai est le lieu d'un travail d'intégration et de préparation d'une réponse motrice (par exemple vocale). Dans le cortex, suite aux



FIGURE 1.17 – Voies auditives primaires (A) et non primaires (B). Extrait de [118].

opérations déjà effectuées en amont, le message est reconnu, mémorisé et peut être intégré dans une réponse volontaire.

Voies auditives non primaires Dans les voies auditives non primaires (Fig. 1.17B), les noyaux cochléaires forment un premier relai commun à toutes les voies auditives. Le signal peut ensuite passer par une voie regroupant différentes modalités sensorielles : la voie réticulaire ascendante. Il est alors relayé par une succession de neurones de la formation réticulée jusqu'au thalamus non spécifique. La voie aboutit enfin au cortex polysensoriel. Des connexions sont aussi réalisées avec l'hypothalamus et les centres végétatifs.

C'est dans la formation réticulée que le message sensoriel est intégré à d'autres afférences sensorielles. Il se fait alors une sélection du type d'information que le cerveau traitera en priorité à un moment donné, en lien avec les systèmes de l'éveil et des motivations.

# 1.3.2 Perception de la pesanteur et équilibre

#### Nature des accélérations détectées

L'accélération est définie comme la variation instantanée de la vitesse, soit :

$$a = \frac{dv}{dt} \tag{1.3.5}$$

Elle s'exprime en  $m/s^2$ . On peut décrire les mouvements de la tête comme une combinaison de trajectoires rectilignes et de rotations. Le système vestibulaire permet de détecter ces deux types de mouvements. Plus exactement, il détecte les accélérations linéaires et les accélérations angulaires, dans chacune des trois directions de l'espace [6, 140].

#### Détection des accélérations

Accélérations angulaires Les accélérations angulaires de la tête sont détectées grâce aux canaux semi-circulaires [26, 140, 161]. Les trois canaux de chaque labyrinthe sont orthogonaux et permettent donc de percevoir les accélérations dans les trois directions de l'espace [64]. Les canaux antérieur, postérieur et latéral détectent respectivement les mouvements de tangage (bascule vers l'avant ou l'arrière), de roulis (bascule sur le côté) et de rotation de la tête [45].

La réception du signal a lieu au niveau de la crête ampullaire, ou crista, située dans l'ampoule à la base de chaque canal (Fig. 1.18). L'épithélium de cette crête est constitué par des cellules sensorielles dont les cils sont insérés dans une substance gélatineuse de composition glycoprotéique, la cupule, qui forme une membrane s'étendant de part et d'autre de l'ampoule [140, 161].



# FIGURE 1.18 – Emplacement des épithéliums sensoriels intervenant dans l'audition et l'équilibre. Modifié d'après [46].

Lors d'un mouvement de la tête, l'endolymphe présente dans le canal se déplace dans la direction opposée [26, 161]. Le gradient de pression ainsi créé induit la déformation de la cupule et donc une inclinaison des cils des cellules sensorielles, qui sont alors excitées (Fig. 1.19).



FIGURE 1.19 – Cisaillement de la cupule lors d'un mouvement de la tête. Extrait de [26].

Accélérations linéaires Les accélérations linéaires de la tête sont détectées grâce aux macules otolithiques présentes au niveau du saccule et de l'utricule [26, 46, 140, 161]. Les macules sont disposées dans deux plans orthogonaux (Fig. 1.18), ce qui permet la perception des accélérations lors de mouvements verticaux et horizontaux de la tête, respectivement par le saccule et l'utricule. Les macules sont aussi sensibles à la gravité, ce qui permet de déterminer l'orientation absolue de la tête par rapport à la verticale.

La réception du signal est réalisée grâce aux cellules sensorielles constituant l'épithélium au niveau de la macula [26, 140, 161]. Les cils des cellules sensorielles sont insérés dans une substance gélatineuse, la membrane otolithique (Fig.1.20). Des cristaux de carbonate de calcium de quelques microns de longueur, les otoconies ou otolithes, reposent sur la trame de cette membrane.



FIGURE 1.20 – Structure d'une macule vestibulaire. Modifié d'après [46].

Les otolithes, de densité élevée par rapport au liquide (rapport 3 :1 environ), sont sensibles à la gravité [26, 64, 140, 161]. Lors d'un mouvement de la tête, ils se déplacent sous les effets combinés de l'inertie et du changement d'orientation relative de l'accélération de la gravité, entraînant avec eux la membrane otolithique. Les cils des cellules sensorielles subissent alors un mouvement de cisaillement (Fig. 1.21).



FIGURE 1.21 – Fonctionnement d'une macule otolithique. Extrait de [161].

Naissance du message nerveux Les cellules sensorielles des crêtes ampullaires et des macules sont surmontées d'un long kinocil auquel sont associés environ 80 stéréocils plus courts [140]. Au repos, les cellules libèrent du glutamate, un neurotransmetteur dont l'effet est de générer des potentiels d'action dans les fibres nerveuses afférentes du ganglion vestibulaire. Lors d'un mouvement de la tête, le cisaillement des cils induit des modification de courants ioniques. Lorsque le cisaillement se fait en direction du kinocil, le mouvement de l'ensemble des stéréocils est lié. Un courant entrant de cations (Ca<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>) se crée alors vers les cellules, induisant leur dépolarisation qui cause l'ouverture de canaux calciques. L'entrée accrue de Ca<sup>2+</sup> entraîne l'augmentation de la libération de glutamate, d'où un accroissement de la fréquence des potentiels d'action. Un cisaillement en direction inverse cause au contraire une diminution de la fréquence des potentiels d'action.

#### Centres et voies nerveuses impliqués

Lors d'un mouvement de la tête, chaque crête ampullaire et chaque macule va transmettre des informations correspondant au déplacement des cils qui s'est produit à son niveau. La difficulté qui se pose alors pour l'organisme est d'intégrer l'ensemble de ces signaux afin d'en déduire les changements d'orientation et de position du corps et ainsi y réagir de la manière la plus pertinente (Fig. 1.22).

Pour cela, le maintien de l'équilibre fait intervenir à la fois des voies et des centres primaires (uniquement liés à l'équilibrioception) et des voies et des centres non primaires (intégrant d'autres modalités sensorielles). Ainsi, la perception de l'orientation du corps et le contrôle de ses mouvements sont réalisés grâce aux informations en provenance du vestibule de l'oreille interne, mais aussi des yeux, des muscles et de la peau, qui sont intégrées à différents niveaux du système nerveux central.

**Voies vestibulaires** De chaque côté de la tête, les fibres des nerfs sacculaire, utriculaire et ampullaire relient les récepteurs de l'équilibre aux deux ganglions de Scarpa (ganglions



FIGURE 1.22 – Problèmes posés par la détection du mouvement. (a) Problème de la rotation : calcul de la vélocité angulaire  $\omega$  de la tête par rapport au monde (défini par la gravité  $g_S$ ). (b) Problème de l'accélération linéaire : séparer l'accélération gravito-inertielle  $\alpha$  en accélération gravitationnelle g et en accélération translationnelle t. (c) Schéma de la solution calculatoire : combiner l'information gravitationnelle  $g_S$  à la vélocité angulaire  $\omega$  pour séparer cette dernière en une composante parallèle à la gravité  $\omega_V$  et une composante perpendiculaire  $\omega_H$ . En parallèle, l'accélération gravito-inertielle  $\alpha$  doit être combinée à une intégration temporelle de  $\omega_H$  pour être séparée en accélération translationnelle t et en accélération gravitationnelle g. Modifié d'après [6]

vestibulaires), où sont regroupés les corps cellulaires des neurones bipolaires (environ 12000 chez le rat). Chaque neurone est relié à plusieurs cellules ciliées : une quinzaine pour les plus gros. Les faisceaux inférieur et postérieur, constitués par les fibres issues respectivement de la partie postérieure du saccule et du conduit semi-circulaire postérieur, innervent le ganglion inférieur [2, 135]. Les afférences en provenance du reste du système vestibulaire (utricule, partie antérieure du saccule, conduits semicirculaires antérieur et latéral) arrivent au ganglion supérieur par l'intermédiaire du faisceau supérieur.

Le message est ensuite relayé vers le tronc cérébral par le nerf vestibulaire, qui rejoint le nerf cochléaire issu du ganglion spiral pour former le nerf vestibulocochléaire (VIII<sup>ème</sup> paire des nerfs crâniens). Les axones issus des ganglions vestibulaires traversent l'angle pontocérébelleux jusqu'au bulbe rachidien, où ils aboutissent dans les noyaux vestibulaires.

De chaque côté du tronc cérébral, il existe quatre noyaux vestibulaires : supérieur (de Betcherev), médial (de Schawlbe), inférieur (de Roller) et latéral (de Deiters) [2, 135]. Les trois premiers communiquent entre eux par des commissures. Tous reçoivent des afférences en provenance du ganglion de Scarpa (donc du vestibule) ainsi que du cervelet, voire de

la moelle épinière pour le noyau vestibulaire latéral.

Les fibres issues des ampoules des conduits semi-circulaires se projettent vers les noyaux vestibulaires supérieur, médial et inférieur (ou descendant) [2, 135]. Celles issues du saccule et de l'utricule aboutissent surtout au niveau des noyaux latéral et inférieur.

Quatre voies nerveuses sont issues des noyaux vestibulaires [2, 135].

- La voie vestibulo-oculaire correspond à des projections des noyaux vestibulaires supérieur et médian vers les noyaux oculomoteur (III), trochléaire (IV) et abducens (VI). Elle participe aux réflexes oculomoteurs (Fig. 1.23).
- La voie vestibulo-spinale médiale correspond à des projections du noyau vestibulaire médial et d'une partie des fibres du noyau vestibulaire inférieur (du côté opposé) vers la moelle épinière jusqu'aux motoneurones des muscles cervicaux. Elle participe au maintien de la position de la tête et du cou.
- La voie vestibulo-spinale latérale correspond à des projections du noyau vestibulaire latéral vers la moelle épinière jusqu'aux motoneurones des muscles extenseurs axiaux et appendiculaires, sur lesquels il a un effet tonique. Elle contribue au maintien de la posture, sous le contrôle du cervelet.
- La voie vestibulo-cérébelleuse correspond à des projections de quelques fibres directement issues du ganglion vestibulaire, ainsi que des noyaux vestibulaires supérieur, médial et inférieur vers le corps juxta-restiforme du cervelet.

Par ces quatre voies, les signaux vestibulaires interviennent dans le contrôle de la posture ou des mouvements réflexes : perception de l'orientation et des mouvements de la tête, régulation des mouvements oculaires, coordination de la locomotion et réflexes posturaux.

**Rôle du cervelet** Le cervelet communique avec la moelle épinière de manière indirecte [2, 135] :

- par la voie cérébello-vestibulaire. Un faisceau de fibres, dont le segment initial constitue le faisceau en crochet, se projette vers les noyaux vestibulaires supérieur, médial et inférieur situés du côté opposé. Un autre faisceau, passant par le complexe juxta-restiforme, aboutit au noyau vestibulaire latéral situé du même côté.
- par la voie cérébello-réticulo-spinale. Une partie des fibres formant le faisceau en crochet aboutit à la substance réticulée du tronc cérébral (au lieu des noyaux vestibulaires). Là, elles sont relayées dans le tractus réticulo-pontin ou le tractus réticulo-bulbaire par un nouveau neurone qui aboutit dans les tractus réticulospinaux de la moelle épinière.

Grâce à ces connexions, le cervelet intervient dans le contrôle de la posture : maintien de la posture dressée en situation normale (tonus de base de tous les muscles), rétablissement de l'équilibre (stimulation unilatérale des réflexes antigravitaires) et mouvements de la tête durant les activités instables (contrôle bilatéral du tonus des muscles du cou en réponse aux stimuli vestibulaires).

Cas du réflexe vestibulo-oculaire Un déplacement de la tête dans une direction donnée entraîne un mouvement des globes oculaires de même amplitude dans la direction opposée [2, 64, 135, 140]. Ce réflexe vestibulo-oculaire permet de stabiliser le regard. Le mécanisme à l'origine de ce réflexe fait intervenir la voie vestibulo-oculaire, qui relie les noyaux vestibulaires aux noyaux oculomoteurs. Ces derniers contrôlent le mouvement de chaque globe oculaire grâce à trois paires de muscles oculomoteurs : les droits médial et latéral, les droits supérieur et inférieur et les obliques supérieur et inférieur (Fig. 1.24).



FIGURE 1.23 – Organisation des canaux semi-circulaires et des muscles extraoculaires dans le réflexe vestibulo-oculaire. Muscles : SO, oblique supérieur ; IO, oblique inférieur ; SR, droit supérieur ; IR, droit inférieur ; MR, droit médial ; LR, droit latéral. Canaux semi-circulaires : ASC, antérieur ; PSC, postérieur ; LSC, latéral. Orientations : MSP, plan médio-sagittal ; L, gauche ; R, droite. Centres et voies nerveuses : VIII, branche vestibulaire du nerf vestibulocochléaire ; VN, noyau vestibulaire (supérieur, médial, supérolatéral, inférolateral) ; MLF, faisceau médial longitudinal ; III, noyau oculomoteur ; IV, noyau trochléaire ; VI, noyau abducens. Extrait de [36].

Chaque conduit semi-circulaire communique avec le noyau vestibulaire impliqué dans les rotations selon la direction qui lui correspond.

Prenons l'exemple d'une rotation de la tête vers la gauche (Fig. 1.24C). Cette rotation cause un mouvement relatif de l'endolymphe vers la droite dans les deux conduits semi-circulaires latéraux. Au niveau de l'ampoule, l'ébranlement de la cupule active les cellules ciliées du canal gauche et inhibe celles du canal droit [2]. De chaque côté, les influx nerveux arrivent au noyau vestibulaire médial, via des neurones primaires. Un message activateur remonte alors jusqu'au noyau oculomoteur (III) du côté gauche et au noyau abducens (VI) du côté droit, via des neurones secondaires. Ces noyaux contrôlent respectivement le muscle droit médial de l'œil gauche et le muscle droit latéral de l'œil droit, via



FIGURE 1.24 – Coordination des mouvements des yeux lors du réflexe vestibulooculaire. Cas des canaux semi-circulaires antérieur (A), postérieur (B) et latéral (C). Dans chaque cas, les flèches indiquent les mouvements des globes oculaires liés au mouvement du canal en rouge. Les voies nerveuses en rouges activent la contraction du muscle extra-oculaire correspondant; les voies nerveuses en bleu l'inhibent. Chacune des voies fait d'abord intervenir un neurone primaire dont le corps est dans le ganglion vestibulaire, puis un neurone secondaire dont le corps est dans un noyau vestibulaire et enfin un neurone oculo-moteur (MN) dont le corps est dans les noyaux trochléaire, abductens ou oculo-moteur. Le système lié au canal semicirculaire latéral fait aussi intervenir la voie internucléaire de l'abductans (NIA) et le tractus ascendant de Deiters (TAD). Extrait de [64].

des neurones oculo-moteurs. Le message activateur entraîne la contraction de ces muscles. Simultanément, des messages inhibiteurs parviennent aux muscles antagonistes par l'intermédiaire du noyau oculomoteur droit et du noyau abducens gauche. Le résultat est une rotation des globes oculaires vers la droite. Grâce à ce réflexe, le champ visuel est alors maintenu sur l'objet visé.

# 1.3.3 Conclusion

L'oreille est donc un organe extrêmement spécialisé qui assure deux fonctions essentielles à la survie des Mammifères : percevoir son environnement sonore et garder son équilibre lors des déplacements. Ces fonctions sont permises par une intégration spatiale des structures entre elles, mais aussi avec le reste du crâne, notamment via les nerfs et les vaisseaux. Ainsi, certaines branches du nerf facial et du nerf mandibulaire sont communes à l'oreille externe et à l'oreille moyenne. Il est aussi intéressant de noter la similitude entre les cellules ciliées de la cochlée, impliquées dans l'audition, et celles des macules des organes otolitiques et des crêtes des ampoules, qui servent à l'équilibrioception. Ces recoupements et similitudes sont généralement explicables par une origine embryonnaire commune.

# 1.4 Développement et plasticité

Au cours du développement du fœtus, plusieurs paires d'arcs pharyngés se mettent en place à la base de ce qui deviendra le crâne. Ces arcs pharyngés, ou branchiaux, sont au nombre de cinq chez les Mammifères. Dans l'espèce humaine, les deux premières paires d'arcs pharyngés apparaissent le 21<sup>e</sup> jour du développement embryonnaire. Chaque arc pharyngé est recouvert extérieurement par une couche d'ectoderme, qui s'invagine entre les arcs et forme des fissures ectodermiques, et intérieurement par une couche d'endoderme, qui forme des gouttières pharyngées entre les arcs par invagination [58]. Entre les couches d'ectoderme et d'endoderme se développe un cœur de mésoderme (Fig. 1.25). Des cellules migrent ensuite à partir des crêtes neurales correspondant au rhombencéphale et au mésencéphale et viennent entourer ce noyau de mésoderme.



FIGURE 1.25 – **Développement de l'oreille chez les Mammifères.** (A) Migration des cellules des crêtes neurales vers les arcs pharyngés. (B) Structure des arcs pharyngés. (C) Origine embryonnaire des différentes parties de l'oreille. BS, migration branchiale; HS, migration hyoïde; MS, migration mandibulaire; MB, mésencéphale; r, rhombomère; OV, vésicule otique; PA, arc branchial; PP, gouttière pharyngée; EC, fissure ectotympanique; EAM, méat acoustique externe; AB, bulle auditive; MEC, cavité de l'oreille moyenne; I, incus; M, malleus; S, stapes; ET, trompe d'Eustache; CO, cochlée; OC, capsule otique; OW, fenêtre ovale. Modifié d'après [58].

Trois flux de cellules migrent à partir des crêtes neurales [58] :

- dans la migration mandibulaire, des cellules en provenance de la partie dorsale du mésencéphale et des rhombomères 1 et 2 migrent dans l'arc pharyngé 1 (ou arc mandibulaire). Ces cellules sont à l'origine de l'enclume, du corps du marteau, de l'anneau tympanique et d'une partie des mâchoires supérieure et inférieure.
- dans la migration hyoïde, des cellules en provenance du rhombomère 4 migrent dans l'arc pharyngé 2 (ou arc hyoïde). Ces cellules sont à l'origine du processus ventral du marteau, du corps de l'étrier, du pavillon, de l'os hyoïde et de la partie proximale de la mâchoire inférieure.
- dans la migration branchiale, des cellules en provenance des rhombomères 6 et 7 migrent dans les arcs pharyngés 3 et 4. Ces cellules sont à l'origine de divers

cartilages associés à la tête.

L'endoderme recouvrant les arcs pharyngés est à l'origine de l'épithélium du pharynx et de glandes endocrines. L'ectoderme est à l'origine de l'épiderme, de la placode otique, du méat acoustique externe et des tissus neuronaux des ganglions associés aux arcs pharyngés [58].

## 1.4.1 Oreille externe

Le pavillon de l'oreille se développe par différenciation graduelle de tubercules apparaissant le long du bord de la première fissure ectodermique [66]. De même, le méat acoustique externe est d'origine ectodermique [58]. Pendant longtemps, on pensait que les cellules provenaient de la première fissure ectodermique (entre le premier et le deuxième arc), mais de récents travaux [106] semblent montrer qu'elles sont plutôt issues de la partie dorsale de l'arc pharyngé, à proximité de la fissure. L'ectoderme s'invagine et vient former un tube cylindrique, le méat primaire (Fig. 1.26), à partir duquel se développent la portion cartilagineuse et une fraction du plafond de la portion osseuse du méat acoustique primaire [66]. A partir de la partie inférieure du tube, une couche épithéliale s'étend le long de la paroi inférieure de la cavité tympanique primitive. Elle est à l'origine de la partie interne du méat, ou méat secondaire, ainsi que de la strate cutanée de la membrane tympanique. L'invagination du méat acoustique externe est sous le contrôle de signaux en provenance d'un bloc de mésenchyme précurseur de l'anneau tympanique [58].



FIGURE 1.26 – Étapes du développement de l'oreille chez la souris, montrant l'intégration entre l'oreille externe et l'oreille moyenne. EAM, méat acoustique externe; EL, contour épithélial; ET, trompe d'Eustache; I, incus; MEC, cavité de l'oreille moyenne; M, malleus; MEC, cavité de l'oreille moyenne; MM, manubrium du malleus; MP, primordium du manubrium; OA, apophyse orbiculaire; S, stapes; TR, anneau tympanique. Extrait de [58].

## 1.4.2 Oreille moyenne

L'oreille moyenne et le tube auditif (ou trompe d'Eustache) se développent à partir des deux premiers arcs pharyngés [58, 66].

L'endoderme de l'extrémité dorsale du premier arc est au contact de l'ectoderme de la gouttière pharyngée correspondante. Entre ces deux couches se forme du mésoderme qui est à l'origine de la membrane tympanique. Au cours du développement embryonnaire, la première gouttière pharyngée s'allonge en direction de l'anneau tympanique présomptif et forme le récessus tubo-tympanique. L'endoderme se rompt ensuite, permettant l'entrée du mésenchyme. Enfin, une constriction de la partie ventrale du récessus donne naissance au tube auditif. Le reste du récessus constitue l'épithélium de la cavité de l'oreille moyenne.

Les trois osselets ont pour origine les cellules des arcs pharyngés 1 et 2 issues des crêtes neurales (Fig. 1.27). Lors de l'invagination de la première gouttière pharyngée, le mésenchyme issu de ces cellules forme deux amas à l'arrière de la gouttière, à proximité de la future oreille interne. Ces amas se différencient en cartilage. Un amas de cartilage finit par se diviser en deux, formant le marteau et l'enclume. L'autre devient le corps de l'étrier. Quand l'endoderme formant le récessus tubo-tympanique se rompt, les osselets en formation entrent dans celui-ci avec le reste du mésenchyme (Fig. 1.26). Parallèlement, des signaux en provenance de l'anneau tympanique en formation induisent la formation du manubrium du marteau. Chez les souris, le mésenchyme continue à entourer les osselets jusqu'à la naissance, à la suite de laquelle il est remplacé par de l'air par un processus de cavitation.



FIGURE 1.27 – Chaîne ossiculaire d'une souris adulte montrant l'origine de chaque osselet. Orange : dérivés du mésoderme; Vert : dérivés du mésenchyme de l'arc branchial 1; Bleu : dérivés du mésenchyme de l'arc branchial 2. Modifié d'après [58].

# 1.4.3 Oreille interne

#### Morphogenèse

Dans l'espèce humaine, les premiers rudiments de l'oreille interne apparaissent au 21<sup>ème</sup> jour de la vie embryonnaire au-dessus du rhombencéphale [66, 135]. Dans les premiers stades, il s'agit d'un ensemble d'ectoderme épaissi : la placode otique. Une dépression se creuse dans cette plaque, qui prend la forme d'une cupule dont l'ouverture se bouche ensuite, formant la vésicule otique (ou auditive) [66, 101, 121]. Celle-ci est à l'origine de l'épithélium du labyrinthe membraneux. L'invagination de la vésicule est sous le contrôle de signaux en provenance du mésenchyme du pharynx et du rhombencéphale [58].



FIGURE 1.28 – **Premières étapes du développement de l'oreille interne.** Une partie de l'ectoderme (en bleu) s'épaissit et s'invagine, formant successivement la placode, la cupule et la vésicule otiques. Des précurseurs neuronaux (en jaune), issus de la région ventrale de la cupule otique, migrent et se différencient en neurones otiques post-mitotiques (en rouge) à l'origine du ganglion stato-acoustique. Modifié d'après [101].

La partie centrale de la vésicule otique donne le vestibule membraneux, séparé en une petite partie ventrale, le saccule, et une grande partie dorsale et postérieure, l'utricule [9, 66, 135]. Des diverticules se développent à la surface de la vésicule (Fig. 1.29).



FIGURE 1.29 – Évolution du labyrinthe membraneux d'une souris au cours du développement embryonnaire. A gauche, les signaux dorsalisant et ventralisant impliqués dans la morphogenèse sont représentés. hb, rhombencéphale; nc, notochorde; cd, conduit cochléaire; ed, conduit endolymphatique; lp, plan du canal latéral; vp, plan des canaux verticaux; sac, saccule; utr, utricule. Modifié d'après [67].

- Le diverticule antérieur s'évagine à partir de la partie sacculaire de la vésicule. Il s'allonge et s'enroule en spirale au cours de la 6<sup>ème</sup> semaine de développement, formant le conduit cochléaire. Saccule et conduit cochléaire communiquent au niveau d'une zone plus étroite de ce dernier, le *canalis reuniens*.
- Deux diverticules postérieurs se développent à partir de la partie utriculaire de la vésicule [174]. Le diverticule horizontal donne naissance au canal semi-circulaire latéral et le diverticule vertical aux canaux semi-circulaires antérieur et postérieur.

— Le diverticule médian est à l'origine du conduit endolymphatique et du sac endolymphatique situé à son extrémité distale. La partie proximale du conduit endolymphatique constitue le pied d'un canal en forme de Y qui relie le saccule et l'utricule.

Au cours de la croissance d'un diverticule postérieur, les épithéliums situés de chaque côté fusionnent et forment une plaque qui est ensuite résorbée par apoptose [66]. La structure résultante est un tube semi-circulaire, dont une extrémité dilatée forme l'ampoule. Des études sur le poulet semblent indiquer que la croissance du diverticule est induite par la crista présomptive du conduit [27]. Dans ce modèle, la crista induit une zone de genèse du canal qui promeut le développement des cellules formant le futur canal. La formation de la crus commune serait la conséquence d'une double induction dans le diverticule vertical (Fig. 1.30).



FIGURE 1.30 – Formation des canaux semi-circulaires antérieur et postérieur. Les cristae présomptives (cercles noirs) induisent la zone de genèse des canaux (en bleu foncé). Celleci promeut la croissance de la plupart des cellules des canaux (en bleu) et certaines cellules de la crus commune (points bleus). La région centrale de chaque canal présomptif forme une plaque de fusion (en rose) qui se résorbe, ce qui laisse deux canaux reliés par une crus commune. Modifié d'après [174].

Le mésenchyme entourant la partie épithéliale du labyrinthe devient une capsule cartilagineuse qui s'ossifie ensuite et forme le labyrinthe osseux [66, 58]. Entre l'épithélium et la capsule cartilagineuse, le mésenchyme se différencie en trois couches :

- la couche externe, qui constitue le périoste du labyrinthe osseux;
- la couche médiane, un tissu gélatineux qui se résorbe ensuite et forme l'espace périlymphatique;
- la couche interne, au contact direct des structures épithéliales.

Pour la cochlée, il se forme deux espaces périlymphatiques : les rampes vestibulaire et tympanique. La columelle et la lame spirale osseuse de la cochlée sont directement ossifiées à partir du tissu conjonctif, sans passer par un stade cartilagineux.

La morphogénèse des conduits est achevée à la fin de la 7<sup>ème</sup> semaine de gestation [66]. Par la suite, le labyrinthe continue de grandir jusqu'à atteindre une taille adulte. Cette taille est d'abord atteinte par la cochlée et la fenêtre ovale la 23<sup>ème</sup> semaine, puis par le canal semi-circulaire antérieur la 24<sup>ème</sup> semaine et enfin par les canaux semi-circulaires postérieur et latéral la 25<sup>ème</sup> semaine [128]. La croissance du vestibule ne s'arrête qu'après la naissance, sauf pour la fenêtre ovale pour laquelle elle s'achève la 35<sup>ème</sup> semaine. La croissance du labyrinthe s'accompagne de changements de forme qui s'arrêtent à la 39<sup>ème</sup> semaine. Dans chaque cas, l'arrêt de la croissance correspond au début de l'ossification de la capsule otique. Une étude similaire [77] indique la même chronologie, mais un début d'ossification plus précoce (deux semaines plus tôt), de même que l'arrêt de la croissance (de la 17<sup>ème</sup> à la 19<sup>ème</sup> semaines). Ce décalage pourrait être dû à la moins bonne résolution employée pour cette étude, qui rend plus difficile la distinction entre l'os et le cartilage.

Parallèlement à la morphogenèse du labyrinthe, le ganglion stato-acoustique se forme à partir de cellules issues de la paroi ventrale de la vésicule otique [66, 135]. L'ectoderme de la placode et la crête neurale sont respectivement à l'origine des neurones et des cellules gliales. De récents travaux [55] montrent que les cellules de la crête neurale peuvent aussi être à l'origine de neurones de la vésicule otique et du ganglion stato-acoustique. Le ganglion stato-acoustique se divise ensuite en deux parties d'où sont issus le ganglion cochléaire (ou spiral) pour la partie supérieure et le ganglion vestibulaire pour la partie inférieure. Les fibres proximales de ces ganglions donnent les deux nerfs éponymes de la huitième paire crânienne. Le ganglion vestibulaire contient les corps cellulaires des neurones assurant l'innervation du vestibule. Les fibres périphériques correspondantes se divisent en une branche supérieure reliée aux ampoules des conduits semicirculaires antérieur et latéral ainsi qu'à l'utricule et une branche inférieure reliée à l'ampoule du conduit semicriculaire postérieur et au saccule. Ainsi, le message nerveux qui naît dans les cellules neuroépithéliales des crêtes ampullaires et des macules utriculaire et sacculaire est propagé jusqu'à l'encéphale.

# Maturation et différenciation cellulaire

Maturation de la cochlée Chez le fœtus humain, l'organe de Corti commence son développement à 9 semaines de gestation. On distingue 5 stades de maturation de la cochlée chez les Mammifères [123].

- 1. Premiers signes de différenciation (9-10 semaines) : l'enroulement spiral de la cochlée est achevé, mais l'épithélium sensoriel n'est pas différencié. La partie de l'otocyste qui donnera l'organe de Corti est épaissie et recouverte par une fine membrane tectoriale. Un faisceau de fibres nerveuses relie le ganglion spiral au futur organe de Corti.
- 2. Début de la différenciation morphologique des cellules ciliées (11-12 semaines) : des touffes circulaires de stéréocils des cellules ciliées apparaissent et se distinguent des microvillosités tapissant les cellules de soutien (Fig. 1.31).
- 3. Organe de Corti immature (14-15 semaines) : les stéréocils commencent à s'organiser comme chez l'adulte (Fig. 1.31); les cellules ciliées internes et externes se distinguent clairement, de part et d'autre des piliers du futur tunnel de Corti. L'or-

gane de Kölliker est très épais; il joue un rôle dans la formation de la membrane tectoriale.

- 4. Entrée en fonction de la cochlée (18-20 semaines) : le tunnel de Corti est ouvert, les espaces de Nuel se forment à côté de la cochlée et l'espace de Kölliker régresse, libérant le sillon spiral interne et la membrane tectoriale. Des cellules ciliées surnuméraires sont fréquemment observées, mais elles disparaissent ensuite. C'est à ce moment qu'apparaissent les premiers potentiels cochléaires. La cochlée atteint sa taille adulte.
- 5. Fin de la maturation cochléaire (30 semaines) : les microvillosités ont pratiquement disparu de la surface des cellules annexes (piliers...) ; le tunnel de Corti est élargi. Les premières réactions auditives ont lieu. Les fréquences peuvent être discriminées.



FIGURE 1.31 – **Développement de la touffe de cils sur une cellule.** Une partie des microvillosités (en vert) grandit et forme les stéréocils; le reste disparaît. Ce processus s'accompagne de déplacements du kinocil (en rouge). Extrait de [174].

La maturation du cerveau auditif ne s'achève qu'après la naissance, entre 4 et 8 ans chez l'homme [123]. Celle-ci consiste notamment en un développement des neurones et de leurs prolongements dendritiques. Chez l'adulte, la plasticité du cerveau persiste dans le cas d'apprentissages ou de réparations survenant après des lésions. Ceci nécessite un fonctionnement normal de la cochlée.

**Maturation du vestibule** Avant la naissance, on distingue en général cinq grandes étapes dans le développement du sens de l'équilibre, des premiers signes d'activité du nerf vestibulaire à la fin de la maturation du vestibule [9]. Les premiers nerfs intervenant dans l'équilibre apparaissent chez l'embryon dès la 4<sup>ème</sup> semaine. La différenciation de la vésicule otique commence lors de la 7<sup>ème</sup> semaine. Chez le fœtus (plus de 8 semaines de grossesse), les cellules ciliées se développement entre les 8<sup>ème</sup> et 11<sup>ème</sup> semaines.

Le développement des récepteurs périphériques est achevé à la naissance. En revanche, celui des voies et centres vestibulaires se produit plus lentement du tronc cérébral au cortex. Il se termine à un âge compris entre 4 et 8 ans selon le critère considéré.

#### Mécanismes de contrôle du développement

La morphogenèse et la différenciation de l'oreille interne font intervenir de nombreux gènes et protéines [7, 52, 64, 101, 122, 127]. Ces molécules agissent selon une séquence bien précise [101]. D'abord, des signaux extra-cellulaires (facteurs de croissance, molécules morphogénétiques) activent un réseau de signaux intra-cellulaires. Ceux-ci provoquent

l'expression de facteurs de transcription, qui génèrent des patrons d'expression spatiotemporelle de gènes.

**Induction de la vésicule otique** L'induction de la vésicule otique à partir de la placode (Fig. 1.32) fait intervenir plusieurs types de signaux extrinsèques [67].

- D'abord, des facteurs de croissance de type FGF (*fibroblast growth factors*) induisent, au niveau de l'ectoderme pré-placodial, des marqueurs précoces de la placode otique tels que le facteur de transcription *Pax 2*. Les facteurs de croissance proviennent du tissu neural, du mésenchyme et de l'endoderme pharyngé.
- Par la suite, le devenir de la placode otique épibranchiale est affiné par un des signaux en provenance de tissus situés à proximité du plan sagittal de l'embryon, probablement la plaque neurale. Le signal correspond à un gradient de protéine Wnt (*Wingless integration site*) décroissant en s'éloignant de la crête neurale. Dans les zones où la concentration est la plus élevée, la voie de signalisation Notch est activée, ce qui amplifie le signal Wnt et crée donc une boucle de rétroaction positive. A l'inverse, la concentration en FGF est réduite dans les zones de forte concentration de Wnt par une boucle de rétroaction négative. Le domaine de forte concentration en Wnt et Notch et de faible concentration en FGF devient la placode otique. L'autre domaine, qui montre les caractéristiques inverses en terme de concentrations, est à l'origine de la région épibranchiale.
- Enfin, la placode otique reçoit des signaux Wnt et Bmp (Bone morphogenetic protein) qui forment un gradient décroissant en provenance du rhombencéphale adjacent. C'est ce gradient qui est à l'origine du patron morphogénétique selon les axes dorso-ventral et médio-latéral.



FIGURE 1.32 – Signaux externes intervenant dans l'induction de la vésicule otique à partir de la pré-placode. mes, mésenchyme; endo, endoderme; Otic, placode otique; E, ectoderme; EP, placode épibranchiale; PPD, domaine pré-placodal; OEPD, domaine de la placode otique épibranchiale. Modifié d'après [67].

**Spécification axiale** La vésicule otique reçoit des signaux Shh (Sonic hedgehog) en provenance de la notochorde, située en position ventrale (Fig. 1.29). Il se crée donc un gradient décroissant du côté ventral vers le côté dorsal. En fonction de ce gradient, la réponse des cellules de la vésicule otique se modifie. Ainsi, dorsalement la concentration en Shh en faible, ce qui entraîne le clivage du facteur de transcription Gli3. La molécule

résultante réprime les cibles de Shh, qui ne peut donc pas agir sur les cellules. Au contraire ventralement, Gli3 n'est pas clivé. Il active alors les cibles de Shh, de même que les autres facteurs de transcription de la famille Gli. Le gradient de Shh, signal extrinsèque, induit donc une réponse intrinsèque : des gradients opposés de facteurs de transcription Gli et de répresseurs issus de Gli3. L'effet ventralisant du Shh est donc plus prononcé là où sa concentration est la plus élevée, dans la partie ventrale de la vésicule otique. Inversement, le rhombencéphale situé dorsalement à la vésicule otique envoie des signaux Bmp et Wnt à effet dorsalisant, selon un gradient opposé à celui de Shh.

D'autres signaux extrinsèques permettent d'établir la polarité antéro-postérieure de la vésicule otique, en particulier le gradient d'acide rétinoïque décroissant à partir du mésoderme somitique [67, 174]. Dans ce cas, le mésoderme somitique situé dorsalement produit l'enzyme Raldh2 qui synthétise l'acide rétinoïque, tandis que l'ectoderme situé antérieurement produit l'enzyme Cyp26c1 qui le dégrade.



FIGURE 1.33 – Etablissement de l'axe antéro-postérieur de la vésicule otique chez les Amniotes, par un gradient d'acide rétinoïque (RA). nc, notochorde; r, rhombomère. Extrait de [67].

La maturation postérieure de chacune des parties du labyrinthe est sous le contrôle de nombreux facteurs qui peuvent être spécifiques à la structure considérée ou beaucoup plus généralistes dans leur zone d'expression [174]. Ainsi, au cours de la croissance des diverticules à l'origine des conduit semi-circulaires (Fig. 1.30), c'est le FGF produit par la crista qui active ou augmente l'expression de Bmp 2 dans la zone de genèse du canal [27].

**Spécification du devenir des cellules** La différenciation cellulaire de la vésicule otique débute lors de la 7<sup>ème</sup> semaine de gestation [66]. Trois lignées de cellules (Fig.

(1.34) en sont issues [101] :

- les neuroblastes, à l'origine des neurones vestibulaires (du ganglion vestibulaire) et des neurones auditifs (du ganglion spiral);
- les cellules pro-sensorielles, à l'origine des cellules ciliées et des cellules-support;
- les cellules non-sensorielles.



FIGURE 1.34 – Lignées cellulaires issues de la vésicule otique et principaux facteurs impliqués dans la spécification et la différenciation des cellules de chaque lignée. HC, cellule ciliée; SC, cellule-support; AN, neurone auditif; VN, neurone vestibulaire. Extrait de [101].

Chacune des voies de différenciation fait intervenir un ensemble de signaux extrinsèques et intrinsèques détaillés dans [101, 174].

## 1.4.4 Conclusion

L'étude du développement de l'oreille confirme que celle-ci est intégrée à de nombreux niveaux. A l'échelle moléculaire, de nombreuses interactions existent entre les différentes parties de l'oreille, mais aussi avec le reste du crâne. Plus particulièrement, les différentes parties de l'oreille ont une origine embryonnaire composite, mais ces origines se recoupent souvent entre oreille externe, oreille moyenne et oreille interne. En retrouve la même chose à l'échelle de la cellule ou du tissu, dont le développement modifie l'environnement notamment via des molécules-signaux. Cette intégration entre les structures de l'oreille est largement répandue chez les Mammifères. Ces observations soulèvent l'interrogation suivante : comment expliquer l'intrication si complexe entre les différentes parties de l'oreille, alors qu'il serait plus "parcimonieux" que chaque structure ait une origine unique et exclusive? Comme souvent, une partie de la réponse réside dans l'histoire évolutive de cette structure.

# 1.5 Évolution morphologique

Au sein des Vertébrés, l'oreille des Mammifères présente plusieurs particularités. Leur oreille moyenne est caractérisée par la présence de trois osselets. La plupart des Mammifères possèdent une oreille externe avec un pavillon. Au contraire, seule la membrane du tympan est présente dans les autres groupes de Tétrapodes. Par ailleurs, leur oreille interne compte trois canaux semi-circulaires, dont deux en position verticale qui partagent un segment, caractère propre à tous les Ostéichthyens. Dans cette partie, nous chercherons à montrer comment l'histoire évolutive des différentes parties de l'oreille permet d'expliquer leur intégration anatomique et développementale. Nous évoquerons aussi leurs conséquences fonctionnelles.

# 1.5.1 Des premiers Vertébrés aux Mammifères

#### Évolution de l'oreille moyenne

L'oreille moyenne des Mammifères est formée de trois osselets : le marteau (ou *mal-leus*), l'enclume (ou *incus*) et l'étrier (ou *stapes*) [95]. Chez les autres Tétrapodes, seul le stapes (ou columelle) est présent. Il n'y a aucun osselet chez les non-Tétrapodes. Par ailleurs, l'os ectotympanique, qui entoure la membrane du tympan, n'existe que chez les Mammifères. Chez les Mammifères, l'audition est donc assurée par un système très par-ticulier par rapport aux autres Vertébrés. Quelle est l'origine des os constituant l'oreille moyenne et ses alentours?

**Des Gnathostomes aux Tétrapodes : apparition de l'étrier** La plus ancienne espèce fossile possédant un stapes est *Acanthostega gunnari*, un Tétrapode basal daté du Dévonien supérieur [28]. Parmi les Gnathostomes fossiles, on considère que *Panderichthys* (du Dévonien supérieur) est à l'extérieur du groupe des Tétrapodes mais très proche de ceux-ci, car la partie postérieure de son os carré est identique à celle des Tétrapodes [20]. Or l'os hyomandibulaire de *Panderichthys* n'a pas de partie distale, ce qui le fait fortement ressembler à l'étrier des Tétrapodes.

Par ailleurs, des études embryologiques montrent que chez les Tétrapodes, l'étrier est issu du 2<sup>e</sup> arc branchial (ou arc hyoïde) [58]. Or chez les autres Gnathostomes, cet arc est à l'origine de l'os hyomandibulaire. Le stapes des Tétrapodes est donc l'homologue de l'os hyomandibulaire des non-Tétrapodes [95].

Des Tétrapodes aux Mammifères : apparition du marteau et de l'enclume Chez les Tétrapodes non-mammaliens, l'articulation de la mâchoire se fait entre l'os carré et l'os articulaire [95]. Chez les Mammifères, il n'existe ni os carré, ni os articulaire. A la place, l'articulation de la mâchoire se fait au niveau des os dentaire et squamosal. Chez *Thrinaxodon*, un Tétrapode triassique proche des Mammifères, l'articulation de la mâchoire implique non seulement le carré et l'articulaire, mais aussi le squamosal et le dentaire [3, 39].

Des études embryologiques montrent que chez les Mammifères, le marteau et l'étrier sont issus du premier arc branchial [58]. Or chez les autres Tétrapodes, l'articulaire et le carré ont le même arc pour origine. Ceci, combiné à d'autres évidences comparatives montre l'homologie du malleus et de l'articulaire d'une part, de l'incus et du carré d'autre part [3, 8, 95]. Par ailleurs, l'os angulaire des Tétrapodes non-mammaliens est homologue de l'os tympanique des Mammifères (Fig. 1.35).



FIGURE 1.35 – Organisation de la partie postérieure de la mâchoire au cours du développement embryonnaire tardif du poulet (à gauche) et de la souris (à droite). Les structures homologues sont représentées dans la même couleur. Modifié d'après [8].

Ainsi, on a d'abord une évolution de l'os hyomandibulaire des Gnathostomes basaux vers la columelle des Tétrapodes non-mammaliens, à l'origine de l'étrier des Mammifères. Par la suite, l'articulaire et le carré des Tétrapodes, déjà présents chez les Gnathostomes, évoluent respectivement en marteau et en enclume chez les Mammifères. Les osselets de l'oreille moyenne des Mammifères sont donc issus des os de l'articulation de la mâchoire. De même, l'os ectotympanique qui entoure la membrane du tympan est hérité de l'os angulaire de la mâchoire. Grâce à ces innovations évolutives, les Mammifères disposent donc d'un système d'osselets dont le mouvement coordonné peut amplifier les vibrations sonores, améliorant ainsi leurs capacités auditives [95].

# Évolution de l'oreille interne

L'oreille interne des Mammifères a une structure complexe. Elle est formée d'un ensemble de trois conduits semi-circulaires (antérieur, postérieur et latéral), de deux organes otolithiques (saccule et utricule) et d'un conduit cochléaire organisé en organe de Corti, tous reliés entre eux (Fig. 1.36). A l'opposé, le labyrinthe des myxines n'est qu'un tore comportant des cellules ciliées similaires à celles des Mammifères et organisées en épithéliums sensoriels. Avec leur système vestibulaire très simple, les myxines parviennent à se mouvoir aisément dans leur milieu. Quelles sont les étapes de l'évolution ayant permis la complexification de la structure du labyrinthe? Quelles ont été les conséquences de ces innovations évolutives?

**Des cellules ciliées à l'origine de l'oreille interne des Vertébrés** On ne connaît pas l'origine phylogénétique du labyrinthe des Vertébrés. Des études moléculaires et des similarités morphologiques et fonctionnelles laissent supposer que les cellules ciliées (les mécanorécepteurs) ont la même origine pour les Vertébrés et d'autres animaux comme la mouche *Drosophila* et le nématode *C. elegans* [64]. Chez l'amphioxus, le seul Céphalochordé actuel (Chordés basaux), la vésicule cérébrale contient un œil médian, le bulbe



FIGURE 1.36 – Diversité du labyrinthe membraneux chez les Vertébrés et emplacement des épithéliums sensoriels. CA, crête ampullaire; CC, canal cochléaire; CEL, canal endolymphatique; Ch, chambre ciliée; CH, canal semi-circulaire latéral; CVA, canal semi-circulaire antérieur; CVP, canal semi-circulaire postérieur; E, épiderme; L, lagena; ML, macule lagénaire; MS, macule sacculaire; MU, macule utriculaire; OC, organe de Corti; PA, papille basilaire; S, saccule; U, utricule. Extrait de [13].

cilié, qui est probablement impliqué dans l'équilibrioception [89].

Les premiers canaux semi-circulaires chez les agnathes Au sein de l'embranchement des Chordés, les Crâniates regroupent les Gnathostomes (Vertébrés à mâchoires), les lamproies (Vertébrés agnathes) et les myxines (agnathes, parfois placées au sein des Vertébrés). Chez les agnates, une capsule otique est présente probablement dès le Cambrien chez Haikouichthys ercaicunensis [139] et certainement au Dévonien chez Priscomyzon riniensis, attribué au groupe des lamproies [59]. Le plus ancien Crâniate connu possédant des canaux semi-circulaires est Kiaeraspis auchenaspidoides [156], un représentant des Ostracodermes (groupe fossile agnathe du Dévonien et du Silurien, probablement paraphylétique, considéré comme étant proche de l'origine des Gnathostomes). Comme les lamproies, K. auchenaspidoides possède des canaux semi-circulaires verticaux mais pas de canal horizontal. Les canaux semi-circulaires verticaux sont orientés de façon similaire à celle des Vertébrés Gnathostomes.

Dans le labyrinthe, les cellules ciliées se regroupent et s'organisent en épithéliums sen-

soriels. Elles forment d'une part un organe otolithique, la macule commune, d'autre part les crêtes ampullaires (cristae) des canaux semi-circulaires. Chez les myxines, le labyrinthe ne compte qu'un seul canal semi-circulaire mais deux ampoules avec une crête dans chacune [49, 13]. Les lamproies ont deux canaux semi-circulaires avec chacun une crête (Fig. 1.36A). Comme les myxines, elles n'ont qu'un seul organe otolithique. Cependant, celui-ci comporte trois macules qui préfigurent les trois organes otolithiques des Gnathostomes [13].

L'apparition du canal semi-circulaire latéral chez les Gnathostomes Les Gnathostomes actuels possèdent un canal supplémentaire par rapport aux agnathes : le canal horizontal (ou latéral). Celui-ci correspond à l'expression du gène Otx1, spécifique aux Vertébrés. Les Gnathostomes sont apparus au Dévonien, comme les Agnathes, mais les données fossiles sont absentes sur l'existence d'un labyrinthe à cette période. L'apparition d'un troisième canal pour chaque oreille interne a constitué un avantage important qui pourrait en partie expliquer leur succès évolutif. En effet, il permet de détecter les mouvements de la tête dans les trois directions de l'espace de manière économique et plus efficace (bon rapport signal / bruit).

Un autre caractère des Gnathostomes est la présence de trois macules otolithiques différenciées en utricule, en saccule et en lagena [119, 136]. Chez les non-Tétrapodes, la lagena supplée aux fonctions du saccule : elle perçoit l'accélération de la pesanteur et les mouvements dans le plan vertical [81]. Par ailleurs, en l'absence d'un organe spécifiquement dédié à l'audition chez ces organismes, elle participe à la perception des sons.

**Deux évolutions différentes entre les Chondrichthyens et les Ostéichthyens** Les premiers poissons osseux (Ostéichthyens) et cartilagineux (Chondrichthyens) sont déjà apparus au Dévonien mais les fossiles manquent à cette période pour montrer la structure de leur labyrinthe. Il en est de même pour les lignées éteintes de Gnathostomes (comme les Acanthodiens ou les Placodermes). Chez les Chondrichthyens et les Ostéichthyens actuels, on observe un labyrinthe classique pour des Gnathostomes : trois canaux semicirculaires (antérieur, postérieur et latéral). Les orientations des canaux dans le crâne sont similaires dans les deux lignées. Deux des canaux semi-circulaires ont un segment en commun, la *crus commune*. Cependant, selon la lignée, ce ne sont pas les deux mêmes canaux qui partagent un segment :

- antérieur et postérieur chez les Ostéichthyens;
- antérieur et latéral chez les Chondrichthyens. Le canal postérieur communique alors directement avec le saccule.

Cette distinction majeure amène à se demander si le canal horizontal est apparu avant la séparation de ces deux lignées ou de manière indépendante chez les Chondrichthyens et chez les Ostéichthyens.

Chez les Chondrichthyens (Fig. 1.36B), la lagena n'est pas séparée du saccule [81]. Au contraire chez les Téléostéens (Fig. 1.36C), seuls représentants actuels des Ostéichtyens, la lagena évolue en un organe otolithique indépendant du saccule.

**Développement de l'organe auditif chez les Tétrapodes** Entre les macules du saccule et de la lagena, une partie des cellules ciliées vient former la papille basilaire chez les Tétrapodes (Fig. 1.36D) et les cœlacanthes [13, 49, 56]. Chez les Amphibiens, la papille basilaire perçoit les sons, mais la lagena continue à intervenir dans l'audition en sus de sa fonction vestibulaire [81].

La papille basilaire s'allonge chez les Amniotes (Fig. 1.36E) et forme le conduit cochléaire, à l'apex duquel se trouve la macule de la lagena [13, 81]. Chez les oiseaux, la lagena pourrait jouer un rôle dans la navigation en vol, en lien avec le champ magnétique. Chez les Mammifères, la papille basilaire allongée se différencie en organe de Corti [57]. Le conduit cochléaire s'enroule et la lagena disparaît (Fig. 1.36F), sauf chez les Monotrèmes [49, 81].

# 1.5.2 Évolution chez les Primates

#### Évolution des structures auditives

Au sein des Primates, la structure de l'oreille est peu modifiée, sauf au niveau de la bulle auditive et de l'os ectotympanique. En revanche, les dimensions et la morphologie des différentes structures sont variables et ont une influence sur leurs capacités auditives (Fig. 1.37).



FIGURE 1.37 – Évolution des caractères morphologiques de l'appareil auditif ayant une importance fonctionnelle chez les Primates. (1) Bulle auditive osseuse, Anneau tympanique libre, Oreille moyenne de grande taille à cavité unique. (2) Bulle auditive formée uniquement de l'os pétreux. (3) Fusion de l'os tympanique à la paroi de la bulle auditive, Oreille moyenne de petite taille à plusieurs cavités. (4) Cavité accessoire antérieure trabéculée, Pavillon court et large, Petit bras de levier du marteau par rapport à celui de l'étrier. (5) Ectotympanique en tube (méat acoustique externe). Modifié d'après [32].

**Pavillon de l'oreille** Tous les Primates ont une oreille externe, mais ses caractéristiques diffèrent selon l'espèce [54]. Les Primates nocturnes comme le galago, qui utilisent beaucoup l'audition pour repérer des proies, ont une grande oreille externe membraneuse et très mobile. Les autres Primates ont des oreilles externes de taille plus réduite et généralement peu mobiles, comme chez les humains.

Les Primates anthropoïdes ont, à hauteur constante, un pavillon plus large que les Strepsirrhiniens (lémurs, loris et galagos) et les tarsiers [33]. L'hypothèse la plus parcimonieuse est de considérer qu'un pavillon étroit est l'état primitif chez les Primates, et qu'un pavillon large est un caractère dérivé propre aux Anthropoïdes (Fig. 1.37,1.38). Les tarsiers ont un pavillon particulièrement étroit même par rapport à certains Strepsirrhiniens, ce qui pourrait être lié à une évolution propre à ce groupe au sein des Haplorrhiniens.



FIGURE 1.38 – Rapport hauteur / largeur du pavillon de l'oreille chez les grands groupes de Primates, avec leur barre d'erreur. Carrés blancs, Strepsirrhiniens actuels; Carrés noirs, Haplorrhiniens actuels. Modifié d'après [33].

La forme du pavillon de l'oreille est corrélée aux capacités auditives [33]. Les Primates ayant les pavillons les plus larges perçoivent une gamme de sons étendue vers les basses fréquences. Ils peuvent percevoir les sons de basses et moyennes fréquences à des intensités minimales plus faibles. Les différences de forme du pavillon, et donc de capacités auditives, entre les Anthropoïdes et les autres Primates, pourraient s'expliquer par diverses pressions de sélection. On peut citer par exemple les interactions proie-prédateur, les communications intra-groupe ou le cycle d'activité (les Anthropoïdes étudiés étant quasiment tous diurnes, les autres Primates nocturnes).

**Bulle auditive** Le plancher de l'oreille moyenne est formé d'une fine épaisseur d'os : la bulle auditive, ou bulle tympanique. Chez les non-Primates, elle est constituée de quatre os dont le pétreux [95]. Chez les Pirmates sensu lato (c'est-à-dire en incluant les Scandentiens), seule la partie pétreuse de l'os temporal délimite la bulle (Fig. 1.37). Alors que le fonctionnement de l'oreille est similaire chez tous les Primates, la structure de la bulle auditive est fortement variable dans ce groupe [54]. Chez certaines espèces, généralement des petits Primates nocturnes, elle est très développée et compartimentée. Selon certains auteurs, cela pourrait permettre une meilleure perception des basses fréquences, utile par



exemple pour la prédation d'insectes volants. Chez d'autres espèces, la bulle auditive est beaucoup plus aplatie (Fig.1.39).

FIGURE 1.39 – Structure de l'os ectotympanique entourant le tympan et position par rapport aux os entourant la cavité de l'oreille moyenne, chez les groupes de Primates actuels. Vue inférieure (au-dessus) et vue en coupe de l'oreille moyenne (en dessous). Modifié d'après [54].

**Os ectotympanique** La structure de l'os ectotympanique (qui entoure la membrane tympanique) et ses relations spatiales avec la bulle auditive (Fig. 1.37,1.39) sont variables selon les groupes de Primates [95, 54].

 chez les lémurs et les adapoïdes, l'os tympanique est un anneau suspendu dans la cavité formée par la bulle auditive;

- chez les loris, l'os tympanique est un anneau attaché à la paroi interne de la bulle auditive (dont la cavité est compartimentée);
- chez les platyrrhiniens (singes du nouveau monde), l'os tympanique est un anneau fusionné à la paroi latérale de la bulle auditive;
- chez les tarsiers et chez les catarrhiniens (singes et grands singes de l'ancien monde, humains), l'os tympanique est un tube, le méat acoustique externe, attaché à la paroi interne de la bulle auditive;
- chez les omomyidés, l'os tympanique est un tube partiellement contenu dans la bulle auditive.

**Osselets de l'oreille moyenne** Pour des espèces de tailles similaires, le manubrium du marteau est plus court chez les Haplorrhiniens que chez les Strepsirrhiniens (Fig. 1.40), tandis que la taille du corps de l'enclume est similaire chez tous les Primates [33]. Le rapport entre le bras de levier du marteau et celui de l'enclume est donc plus faible chez les Haplorrhiniens (Fig. 1.37).



FIGURE 1.40 – Paires malleus-incus du Strepsirrhinien *Varecia* (à gauche) et de l'Anthropoïde *Cebus* (à droite). Alors que les osselets sont de tailles similaires, le manubrium du malleus est plus allongé chez *Varecia*. Extrait de [33].

Le rapport entre le bras de levier du marteau et celui de l'enclume est corrélé à la capacité à percevoir les basses fréquences : plus il est élevé, plus le seuil d'audition est abaissé pour les basses fréquences [33, 32]. Chez les Haplorrhiniens, la capacité accrue à percevoir les basses fréquences en serait la conséquence.

**Cochlée** Les plésiadapiformes ont une cochlée courte (Fig. 1.41) et une fenêtre ovale de taille réduite, ainsi qu'une lamina osseuse secondaire bien développée [31]. Chez les Euprimates, au moins à partir de 50 millions d'années (Ma), la longueur de la cochlée augmente alors que la lamina osseuse secondaire se réduit. Ces deux tendances se poursuivent chez les Anthropoïdes jusqu'à disparition de la lamina secondaire. Chez les Tarsiers, la longueur de la cochlée augmente aussi, sans réduction de la lamina secondaire. Les dimensions propres aux taxons modernes sont atteintes dès l'Oligocène, vers - 30 Ma, sauf pour quelques taxons où l'évolution se poursuit encore au début du Miocène. Il est

possible que l'augmentation de la longueur de la cochlée ait lieu de manière indépendante chez les Strepsirrhiniens et les Haplorrhiniens [31].



FIGURE 1.41 – Évolution de la longueur de la cochlée chez les Euarchontes. Les valeurs indiquées aux niveaux des noms ont été calculées à partir des valeurs des Primates actuels et fossiles. (1) Primates basaux; (2) Strepsirrhiniens basaux; (3) Haplorrhiniens basaux; (4) Anthropoïdes basaux. Les astérisques indiquent le développement de la lamina osseuse secondaire de la cochlée dans le clade. (\*) Absente; (\*\*) Peu développée; (\*\*\*) Moyennement à très développée. Modifié d'après [31].

Chez les Primates, la capacité à percevoir les basses fréquences augmente avec la longueur de la cochlée et la taille de la fenêtre ovale, sur laquelle vient frapper l'étrier [32]. De plus chez les Mammifères, la sensibilité aux hautes fréquences augmente avec la longueur et l'enroulement de la cochlée [50]. Les Primates les plus basaux ont donc une bonne sensibilité aux hautes fréquences mais une sensibilité plus médiocre aux basses fréquences. La capacité à percevoir les basses fréquences augmente chez les Euprimates alors que la sensibilité aux hautes fréquences diminue légèrement. Cette tendance se poursuit au cours de l'évolution des Haplorrhiniens, avec la particularité des Tarsiers qui ont une bonne sensibilité à la fois pour les hautes et les basses fréquences [31].

#### Système vestibulaire

**Dimensions des canaux semi-circulaires** Chez les Mammifères, les espèces les plus agiles ont les plus grands diamètres de canaux semi-circulaires, relativement à la masse corporelle [146]. Grâce à cette relation, on peut reconstruire l'agilité relative des différents groupes de Primates.

Chez les plésiadapiformes, groupe paraphylétique situé à la base des Euprimates, les canaux semi-circulaires sont petits relativement à leur masse corporelle, ce qui est synonyme d'une locomotion moyenne à relativement lente [141]. Il en est de même pour la plupart des adapidés [141], considérés comme des Strepsirrhiniens basaux. Au cours de l'évolution des Strepsirrhiniens, la taille relative des canaux tend à augmenter jusqu'à des valeurs compatibles avec leur locomotion rapide dans tous les groupes sauf pour les Lorisidae [146], pour lesquels la taille des canaux se réduit à des valeurs compatibles avec leur locomotion rapide dans tous les groupes sauf pour les not aussi des petits canaux semi-circulaires [146, 170].

Les tarsiers ont de grands canaux semi-circulaires, ce qui est cohérent avec leur locomotion relativement rapide [146]. Les Omomyoïdes, qui pourraient être à la base du groupe des Tarsiiformes, ont les mêmes caractères [141].

Les Anthropoïdes fossiles les plus basaux possèdent des canaux de tailles similaires à celles des plésiadapiformes et des adapidés, ce qui signifierait que les premiers Anthropoïdes étaient assez lents (Fig. 1.42). La taille des canaux est un peu plus élevée chez les Platyrrhiniens miocènes d'Amérique du Sud et le reste chez la majorité des Cebidae, qui sont moyennement agiles [134].

Comme les Anthropoïdes basaux, les Catarrhiniens les plus basaux sont assez lents [134]. Ils évoluent vers une locomotion moyennement agile voire rapide chez les Cercopithécoïdes. Chez les Hominoïdes, la taille des canaux suit deux trajectoires différentes : elle augmente fortement chez tous les Hylobatidés (brachiateurs agiles) sauf les siamangs, mais se réduit fortement chez les Hominidés avant d'augmenter à nouveau dans les genres *Pan* et *Homo* jusqu'à des valeurs moyennes.

Morphologie des canaux semi-circulaires Une bonne part de la morphologie du labyrinthe chez les Primates dépend de la phylogénie [94, 93]. En se basant sur les caractères partagés par les adapiformes et les omomyiformes, on peut supposer que dans la morphologie primitive du labyrinthe osseux des Primates, les trois canaux semi-circulaires sont ronds et de rayons similaires [93]. Par ailleurs, la position haute du canal semi-circulaire postérieur vis-à-vis du canal semi-circulaire latéral entraîne la fusion partielle de ces deux canaux, entraînant la formation d'une seconde crus commune [94, 93]. Cette fusion ne toucherait que les canaux osseux et non les conduits membraneux qu'ils contiennent.

Au sein des Primates, les principales différences affectent les Anthropoïdes par rapport aux Strepsirrhinines et aux Tarsiiformes [93]. En effet, alors que les premiers sont caractérisés par un allongement général du labyrinthe dans la direction antéromédiale postérolatérale, notamment au niveau du canal semi-circulaire latéral, les seconds sont



FIGURE 1.42 – Agilité relative des Haplorrhiniens actuels et fossiles, calculée à partir

du rayon (relatif à la masse corporelle) des canaux semi-circulaires. Modifié d'après [134].

affectés par une compression selon cette direction (Fig. 1.43).

Chez l'ensemble des Strepsirrhiniens, la morphologie du labyrinthe ne semble pas affectée par le comportement locomoteur, mais plutôt par la phylogénie [94]. En effet, la distance génétique entre espèces est bien corrélée avec la distance phénétique pour le labyrinthe. Elle l'est beaucoup moins avec la distance phénétique pour le crâne.

Quand on prend en compte les Anthropoïdes en plus des Strepsirrhiniens, c'est avec la distance phénétique du crâne que la distance génétique est la mieux corrélée, tandis que la distance phénétique du labyrinthe atteint une limite [94]. On peut interpréter cette observation soit comme une limitation de l'espace morphologique dans lequel le labyrinthe évolue par des contraintes fonctionnelles et / ou développementales, soit comme une convergence évolutive entre Strepsirrhiniens et Anthropoïdes, liée à des contraintes fonctionnelles. Les deux hypothèses ne sont pas incompatibles.

Une des contraintes principales pouvant influencer la morphologie du labyrinthe est l'encéphalisation croissante des Primates au cours de leur évolution au Cénozoïque [93]. En effet, il existe chez les Primates une corrélation entre la taille du cerveau (relative à la longueur du basicrâne) et l'orientation des pyramides pétreuses par rapport au plan



FIGURE 1.43 – Représentation sur un arbre phénétique (neighbour joining) basé sur la morphologie moyenne du labyrinthe osseux de différents groupes de Primates. Les valeurs de Bootstrap pour 1000 itérations sont données à chaque nœud. Extrait de [93].

sagittal [153]. Or chaque labyrinthe osseux est inclus dans une pyramide pétreuse. Une des conséquences de l'augmentation du volume cérébral pourrait être le décalage vers le bas du canal semi-circulaire postérieur par rapport au canal latéral [93].

# 1.5.3 Conclusion

Chez les Vertébrés, un système de perception de la gravité et des mouvements se développe très précocement par le regroupement organisé de cellules ciliées en un épithélium sensoriel. Cet épithélium vient se localiser dans une vésicule otique séparée en deux parties : une vésicule pour la perception des accélérations linéaires, notamment la gravité, et un canal semi-circulaire pour la perception des accélérations circulaires. Ce système se perfectionne avec l'apparition de trois zones dédiées à la perception des accélérations linéaires ainsi que deux puis trois canaux orthogonaux chez les Gnathostomes, ce qui permet une meilleure discrimination des mouvements dans les trois directions de l'espace. Une fois que ces structures sont mises en place, le système de perception des mouvements et de la position dans l'espace évolue ensuite assez peu, sauf au niveau de la morphologie.

Dans l'évolution des structures liées à l'audition, on peut identifier trois étapes. Chez les Vertébrés non Tétrapodes, il n'y a pas d'oreille moyenne ni de structure spécifiquement dédiée à la perception des sons dans l'oreille moyenne. Cette fonction est assurée par la macule de la lagena en sus de ses fonctions dans l'équilibrioception. Chez les Tétrapodes, on observe l'apparition d'une papille basilaire dédiée à la perception des sons dans l'oreille interne et la transformation de l'os hyomandibulaire de la mâchoire en un osselet de l'oreille moyenne, l'étrier. Ces modifications sont probablement à mettre en lien avec la sortie des eaux, qui implique la nécessité de percevoir des sons à une gamme de fréquences supérieures. Enfin chez les Mammifères, l'épithélium dédié à la perception des sons s'allonge, s'enroule et se différencie en organe de Corti. Parallèlement, deux autres os de l'articulation de la mâchoire viennent former deux osselets supplémentaires, le marteau et l'enclume.

Au sein des Mammifères, l'organisation de l'oreille évolue au niveau de l'oreille interne et des osselets de l'oreille moyenne. En revanche, les tailles et les morphologies sont très variables. La taille des canaux augmente de façon linéaire avec la masse corporelle mais, à masse corporelle constante, les tailles sont plus élevées pour les espèces ayant les comportements locomoteurs les plus agiles et rapides. Chez les Primates, le signal phylogénétique est très important dans la morphologie du labyrinthe, alors que le signal locomoteur est faible voire absent. La morphologie du labyrinthe pourrait être contrainte par celle du reste du crâne, en particulier par les modifications de l'orientation des pyramides pétreuses lors de l'augmentation du volume cérébral.

# 1.6 Conclusion

L'oreille est une succession de cavités et de tubes remplis de fluides, ce qui permet la propagation unidirectionnelle d'ondes de pression. En particulier, les ondes sonores se propagent de l'oreille externe à l'oreille moyenne puis à la cochlée de l'oreille interne. Au cours de ce trajet, elles sont amplifiées grâce à des membranes vibratiles et une chaîne d'osselets. Les mouvements de fluide liés aux accélérations de la tête se propagent dans la partie vestibulaire de l'oreille interne. Ces mouvements sont perçus au niveau d'épithéliums sensoriels situés dans des zones spécifiques dont les propriétés structurales et anatomiques optimisent la détection du signal informatif par rapport au bruit. L'ensemble des informations perçues au niveau des épithéliums sensoriels est intégrée à différents niveaux du système nerveux avec d'autres afférences sensorielles.

Grâce au système auditif, l'individu peut décoder et localiser de manière efficace les signaux sonores de son environnement : détection d'un danger ou d'une proie potentielle, communication avec les autres membres de son espèce... Parallèlement, le système vestibulaire permet le repérage dans l'espace et la stabilité de la posture lors des déplacements. Un fonctionnement efficace de ces deux systèmes apporte donc des avantages adaptatifs considérables, ce qui explique leur amélioration progressive au cours de l'évolution. On retrouve des traces des sauts adaptatifs dans l'intégration morphologique des nerfs, muscles, os et vaisseaux impliqués dans ces deux fonctions, mais aussi dans le déroulement de leur développement lors de l'embryogenèse.

Le labyrinthe osseux des Primates est donc le résultat de fortes contraintes fonctionnelles appliquées à une structure héritée des millions d'années d'évolution des Vertébrés, dans un contexte anatomique lui aussi soumis à des contraintes fonctionnelles et phylogénétiques. La morphologie du labyrinthe peut donc refléter trois types de contraintes : des contraintes fonctionnelles (locomotion et audition), des contraintes ontogénétiques et des contraintes phylogénétiques.
# Chapitre 2

# Labyrinthine morphology and locomotion in modern hominoids

# Résumé

**Contexte** L'oreille interne, ou labyrinthe, intervient dans deux types de perceptions sensorielles : l'audition et l'équilibrioception. Alors que la cochlée perçoit les sons, le système vestibulaire est sensible aux mouvements de la tête. Les accélérations rotationelles et linéaires sont détectées respectivement par les conduits semicirculaires et les organes otolithiques. La morphologie du labyrinthe influence la netteté de la perception, donc l'adaptation à un comportement locomoteur particulier.

**Objectifs** Déterminer, chez les hominoïdes actuels :

- 1. si la morphométrie géométrique met en évidence un lien entre la morphologie du labyrinthe osseux et la locomotion;
- 2. si les modèles fonctionnels permettent d'expliquer l'adaptation d'une morphologie à un comportement locomoteur;
- 3. si la morphologie du labyrinthe dépend uniquement de contraintes fonctionnelles.

**Matériel et méthodes** Le labyrinthe osseux gauche de 65 spécimens est virtuellement extrait. Un échantillonnage de cinq espèces actuelles aux locomotions variées est réalisé. Un ensemble de 22 points-repères est placé. Après superposition Procuste, leurs coordonnées spatiales sont analysées à l'aide d'une analyse en composantes principales.

**Résultats** La morphologie du labyrinthe est significativement distincte entre les espèces. En particulier, les différences portent sur la projection postéro-latérale du canal semicirculaire latéral et sur la rotation de ce canal et de la cochlée. Les rotations se produisent respectivement dans le plan sagittal (ce qui est cohérent avec des études précédentes basées sur de la morphométrie géométrique) et dans les plans coronal et transversal.

**Interprétation** Parmi les hominoïdes, la forme des canaux semicirculaires discrimine les espèces ayant des modes de locomotion différents : généralistes ou spécialistes, bipèdes ou quadrupèdes, brachiateurs agiles ou grimpeurs lents. Cependant, comme pour d'autres groupes de Primates, des signaux allométriques, ontogéniques et phylogénétiques sont superposés au signal locomoteur.

# Abstract

**Background** The labyrinth (inner ear) has two functional parts : the cochlea for audition and the vestibular system for equilibrioception. In the latter, the rotational and linear accelerations of the head are detected by the semicircular ducts and the otolithic organs respectively. The labyrinthine morphology influences the perception accuracy, hence the adaptation to a specific locomotor pattern.

**Objectives** The aim of this study is to determine the relationship between locomotion and the bony labyrinth morphology by geometric morphometrics and to explain these links with existing functional models. The influence on the labyrinthine morphology of factors other than functional constraints is discussed.

**Materials and methods** The left bony labyrinth of 65 specimens was virtually extracted. Five extant hominoid species with various locomotions were sampled. A set of 22 landmarks was placed. After a Procrustes fit, their coordinates were analysed using a principal component analysis.

**Results** We found that the labyrinthine morphology is significantly distinct among species. In particular, the differences involve a posterolateral projection of the lateral semicircular canal and rotations of this canal and of the cochlea. The rotations occur respectively in the sagittal plane (which is coherent with previous studies based on traditional morphometrics) and in the coronal and transverse planes.

**Discussion** Among hominoids, the shape of the canals discriminates species with different locomotor behaviours : generalists *versus* specialists, bipedalists *versus* quadrupedalists, agile brachiators *versus* cautious arboreal climbers. This result could be used to reconstruct the locomotor pattern of fossil species. However, as in other Primate groups, ontogenetic and phylogenetic signals are superimposed.

## 2.1 Introduction

Among all the extant Primates, *Homo sapiens* is the only species using exclusively a bipedal locomotion. Many Primates use terrestrial bipedalism, but the form practiced by humans is specific : they walk with straight hips and knees [137]. This specificity is allowed by morphological adaptations which are major criteria in palaeoanthropology to determine if a fossil species belongs to the human branch.

Primates show a large range of locomotor behaviours in both arboreal and terrestrial environment. They can be classified in five categories : bipedalism, quadrupedalism, quadrumanous climbing and scrambling, leaping and diving, suspension [137, 158, 54]. The locomotor behaviour of a species depends on its activity : travel, foraging or escape [137]. Among Primates, Hylobatidae (especially the smaller ones) are the most specialised brachiators [137, 54, 163]. Their morphology is adapted to this locomotor mode : long arms compared to their bodies and joint wrist allowing 180° of rotation. They also use vertical climbing and bipedal arboreal walking. The predominant locomotor modes of the great apes are climbing, quadrupedal walking and arm swinging [137, 54, 163]. They have very mobile limbs and long arms. Orang-utans are the most arboreal and gorillas the less ones. In trees, orang-utans use cautious climbing and clambering (a form of suspension with the contribution of the hindlimbs to support body mass), gorillas only climb and chimpanzees prefer quadrumanous walking and climbing. On the ground, the great apes use quadrupedalism : fist walking for orang-utans and two different forms of knuckle-walking for gorillas and chimpanzees [84]. Bipedalism is occasionally used by apes [137]. Gibbons walk bipedally on the trees and on the ground, often with their arms raised above their head. Chimpanzees and bonobos walk bipedally on the ground, with bent hips and knees.

Reconstructing the locomotor behaviour of fossil species is difficult because postcranial remains and footprints are rare. That is why it has been suggested to use the bony labyrinth as an indirect way to infer the locomotion of fossil species [149, 144]. Indeed, the labyrinth (or inner ear) takes part in two sensory functionalities : audition and equilibrioception. More precisely, the cochlea detects sounds whereas the otolithic organs and the semicircular ducts are sensitive to the linear and circular head accelerations respectively [135, 64].

The semicircular canals morphology is related to the locomotor behaviour [149, 150, 153]. It was proved that the semicircular canals radii (relative to body mass) increase with agility [146]. This relationship was used to infer the locomotor behaviour of fossil species in diverse groups : early Primates [141], early strepsirrhines Primates [170] and Anthropoids [134].

The bony labyrinth morphology reflects not only the locomotor behaviour, but also a phylogenetic heritage. Therefore, linear and angular measurements were also used to specify the phylogenetic position of species with unclear affinities such as *Oreopithecus bambolii* [131] or to attribute isolated temporal bones to a species [142, 19].

However, traditional morphometrics [152] only offer a partial description of the labyrinthine shape, especially the canals torsion and lengthening direction. Geometric morphometrics, which takes into account these parameters, allows the detection of significant differences even among very close species [69]. Therefore, this method was used to precise the phylogeny of early Strepsirrhini [93].

Those observations lead to the following questions. (1) Do geometric morphometrics show a clear link between the bony labyrinth morphology and locomotion in Hominoidea? (2) If this link exists, what functional processes induced by the morphology allow a better adaptation to the locomotor behaviour? (3) Does the labyrinthine morphology only depend on functional constraints in hominoids?

Here, we compare the labyrinthine shape among five extant hominoid species by a geometric morphometric method. As the species are closely related, we can make the hypothesis that inside this group, morphology does not depend on phylogeny. The aim is to determine the labyrinthine morphology corresponding to each locomotor behaviour (generalist *versus* more specialised in one locomotor mode). This study on extant species would provide a framework to infer the locomotor behaviour of extinct hominoid species, especially the evolution of bipedalism in the human branch.

In this article, the term of Hominidae corresponds to the great apes and the humans (extant genus *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* and *Homo*) and it is sister family of Hylobatidae (lesser apes) in the superfamily Hominoidea [47].

# 2.2 Material and Methods

### 2.2.1 Material

#### Ethics statement

Our human and non-human samples (Table A1) were composed exclusively of dry skulls donated and curated in institutions from which we obtained permissions to access the specimens. Data reported here involved only processing of micro-CT scans, without any experimentation on subjects. That is why no permits were required for the described study. The human skeletal sample is curated by the Université de Poitiers (France) and housed in the Musée Sainte-Croix (Poitiers, France). The ape skeletal sample is curated by the Anthropologisches Institut und Museum (Zurich, Switzerland) and the Université de Poitiers (France). The collections were made in the late nineteenth - early twentieth centuries and donated to these institutions, where they are publicly accessible.

#### Sample composition

The sample consisted in 65 extant hominoid skulls (Table 2.1, details in Table A1), including 10 Carpenter's lar gibbons (*Hylobates lar carpenteri*), 10 orangutans (*Pongo pygmaeus*), 15 gorillas (*Gorilla gorilla*), 12 chimpanzees (*Pan troglodytes*) and 18 humans (*Homo sapiens*). Among orangutans, at least two specimens belong to the subspecies *P. p. abelii* and two specimens to *P. p. pygmaeus* (the subspecies is undetermined for the other specimens). All specimens are adult (M3 fully erupted) except one chimpanzee, three gorillas and one orang-utan. Males and females are roughly in equal number for each species. Humans are European (France, Germany) and African (Benin, Gabon, Algeria).

Species	Males	Females	Uncertain	Total
Homo sapiens	7	9	2	18
Pan troglodytes	6	5	1	12
Gorilla gorilla	7	7	1	15
Pongo pygmaeus	5	5	-	10
Hylobates lar carpenteri	5	5	-	10
Total	28	29	4	65

TABLE 2.1 – Extant sample.

#### Specimen acquisition

The temporal area of the specimens from the IPHEP collections was scanned there using a microtomograph Xcom, with isometric voxel sizes between  $45\mu m$  and  $65\mu m$  (Table A1). For the specimens from the AIM collections, the scan of the whole basic ranium was performed by one of us (P.S.) on the micro-CT system built at the Eidgenössische Materialprüfungs- und Forschungsanstalt, Dübendorf, Switzerland, with isometric voxel sizes between  $69\mu m$  for bonobos and  $156\mu m$  for gorillas (Table A1).

#### 2.2.2 Data processing

The left bony labyrinth of each specimen was virtually extracted from the CT-scans using AvizoFire v7.0 software (Visualization Sciences Group). The centreline of the 3D volume was calculated using the AutoSkeleton module (coefficients : Smooth = 0.5; Attach to the data = 0.25; number of iterations = 10) and the computation errors (duplicated edges, extra edges between two lines) corrected using the LineSet editor module.

#### 2.2.3 Data analysis

As the cranial anatomical planes can not be defined on the CT-scans of the temporal bone, approximations of theses planes are locally defined. In this study, the planar orientation of the lateral semicircular canal (LSC) corresponds to the transverse plane. The sagittal plane is defined as the plane bisecting the anteroposteriorly opening angle between the planar orientations of the two vertical semicircular canals (ASC and PSC). The coronal plane corresponds to the plane orthogonal to both the sagittal and the transverse planes. Three axes approximatively corresponding to the cranial anatomical directions are defined in this frame : superior-to-inferior, anteromedial-to-posterolateral and anterolateral-to-posteromedial lines (see Fig. 2.1).

For the analysis of the bony labyrinth morphology, 22 landmarks (Table 2.2, Fig. 2.1) were positioned using AvizoFire v7.0 software (Visualization Sciences Group)[93]. Even though they are not involved in equilibrioception, eight landmarks were positioned on the cochlea, the oval window and the round window to quantify the orientation of the semicircular canals relative to the rest of the labyrinth. The locations of landmark 3-6 and 11-22 are in accordance with the three axes defined above. Landmark 10 corresponds to the bifurcation of the common crus. Other landmarks are the centres of anatomical structures (the basis and apex of the cochlear helix, the round and oval windows and the ampullae of the semicircular canals).

The 3D landmark configurations were superimposed by a Procrustes [86, 130] superimposition using MorphoJ v1.0e software [86]. It included scaling, translation and rotation. During this process, the centroid size of each configuration is computed. The centroid size of a set of landmarks is defined as the mean squared distance of the landmarks from their common centroid [17].

A principal component analysis (PCA) of the landmark Procrustes coordinates was realised to study shape variation [120, 176]. A multivariate regression was also performed between the landmark Procrustes coordinates (dependent variables) and the centroid size (independent variable) to detect the allometric effects. Both analyses were conducted using MorphoJ v1.0e software [86]. The 3D shape changes associated to the principal components and to the regression score [48] were visualized using R v3.0.2 software [125].

Using R v3.0.2 software [125], diverse analyses of variance (ANOVA) were performed to study the interspecific and intraspecific variabilities. The size differences between sexes and among species were tested by ANOVAs of the labyrinth centroid size. The shape variability was tested by multivariate analyses of variance (MANOVAs) of the significant principal components (PC). These analyses were followed by Tukey's honest significant difference (HSD) post-hoc tests, which are very conservative, to assess the pairwise differences among species and the sexual dimorphism in one species. The specimens with uncertain sex determination are excluded from the analyses of variance when the sexual dimorphism is tested.

N°	Name	Definition
1	Helix basis	Centre of the first turn of the cochlea
2	Helix apex	Centre of the last turn of the cochlea
3	Helix anteromedial	Anteromedial-most point of the first turn of the cochlea
4	Helix posterolateral	Posterolateral-most point of the first turn of the cochlea
5	Helix inferior	Inferior-most point of the first turn of the cochlea
6	Helix superior	Superior-most point of the first turn of the cochlea
7	Fenestra cochlea	Centre of the round window
8	Fenestra vestibuli	Centre of the oval window
9	Aquaeductus vestibuli	Opening of the vestibular aqueduct in the vestibular wall
10	Crus commune apex	Bifurcation point of the common crus
11	Canalis lateralis ampulla	Centre of the ampulla of the lateral semicircular canal
12	Canalis lateralis posteromedial	Posteromedial-most point of the lateral semicircular canal
13	Canalis lateralis posterolateral	Posterolateral-most point of the lateral semicircular canal
14	Canalis lateralis anterolateral	Anterolateral-most point of the lateral semicircular canal
15	Canalis anterior ampulla	Centre of the ampulla of the anterior semicircular canal
16	Canalis anterior anterolateral	Anterolateral-most point of the anterior semicircular canal
17	Canalis anterior superior	Superior-most point of the anterior semicircular canal
18	Canalis anterior inferior	Inferior-most point of the anterior semicircular canal
19	Canalis posterior ampulla	Centre of the ampulla of the posterior semicircular canal
20	Canalis posterior inferior	Inferior-most point of the posterior semicircular canal
21	Canalis posterior superior	Superior-most point of the posterior semicircular canal
22	Canalis posterior posterolateral	Posterolateral-most point of the posterior semicircular canal

TABLE 2.2 – Landmarks definitions (adapted from [93]).



FIGURE 2.1 – Landmarks used for the geometric morphometric analysis of the left bony labyrinth. Specimen : *Pongo pygmaeus* PONGO 1988, lateral (left) and superior (right) views. Landmarks 1-2 were located within the planes defined by the first and the last turns of the cochlea respectively, whereas landmarks 7-9 and 18 were located on the surface of the bony labyrinth. Landmarks 3-6 and 10-22 (excepted landmark 18) were located on the centre of the lumen of cochlea and semicircular canals respectively, defined by skeletonization (red line). See Table 2.2 for landmark definitions.

# 2.3 Results

#### 2.3.1 Labyrinth size

The labyrinth is smaller for *Hylobates lar* compared to the other species, and for *Pan* troglodytes relative to *Homo sapiens* and *Gorilla gorilla* (Table 2.3). The differences in centroid size are statistically very significant among species ( $F_{[4,47]} = 74.009$ , P < 0.0001), between sexes ( $F_{[1,47]} = 21.312$ , P < 0.0001) and for species-sex interactions ( $F_{[4,47]} = 8.104$ , P < 0.0001). The Tukey HSD test shows significant differences (P < 0.0001) between gibbons and each other species. The differences are also significant between chimpanzees and humans (P < 0.001) and gorillas (P < 0.005). The differences between males and females are significant only in gorillas (P < 0.0001) and orang-utans (P < 0.01). In these species, the size is greater for males.

TABLE 2.3 – Mean and standard deviation of the bony labyrinth centroid size  $(\mu m)$ , for each species and species – sex group.

Sex	H. sapiens	P. troglodytes	G. gorilla	P. pygmaeus	H. lar
Both	$25005 \pm 914$	$23417 \pm 768$	$24791 \pm 1478$	$24024 \pm 1500$	$19683 \pm 859$
Males	$25044 \pm 494$	$23814 \pm 779$	$25892 \pm 854$	$25155 \pm 505$	$19246 \pm 820$
Females	$24740 \ \pm 1064$	$22838 \pm 376$	$23461 \pm 680$	$22894 \pm 1270$	$20119 \pm 719$

#### 2.3.2 Labyrinth shape

The principal component analysis was conducted on the landmarks coordinates computed after the Procrustes superimposition. The significant principal components are PC1, PC2 and PC3. They represent 50.2% of the total variance. PC4 is not significant but provides additional information for comparisons.

The first principal component (PC1) accounts for 22.1% of total variance. It quantifies the shape changes that describe the rotation of the whole labyrinth relative to the LSC and the vestibule in the sagittal plane, together with the rotation in the coronal and transverse planes of the cochlea (Fig. 2.2A). For the specimens with higher scores, the sagittal rotation of the left bony labyrinth is anti-clockwise in lateral view. The rotation in the coronal plane is clockwise in front view, whereas the rotation in the transverse plane is anti-clockwise in superior view. PC1 also describes the LSC posterolateral projection, which is very developed for higher scores.

The second principal component (PC2) accounts for 17.4% of total variance. It quantifies the shape changes that describe the anteroposterior lengthening and torsion of the semicircular canals and the cochlea coiling (Fig. 2.2A). The specimens with higher scores show a posterolaterally projected PSC and a less coiled cochlea. The anterosuperior part of their ASC is neither projected, nor medially twisted, and the posterior part of their LSC is neither projected, nor inferiorly twisted.

The third principal component (PC3) accounts for 10.7% of total variance. It quantifies the shape changes that describe the common crus length, the PSC and LSC torsion, the LSC relative size and the shape of the first turn of the cochlea (Fig. 2.2B). The specimens with higher scores have a longer common crus, a larger LSC and less twisted LSC and PSC. The inferior part of the basal turn of their cochlea is less anteromedially positioned.



FIGURE 2.2 – Comparative hominid morphology. (A) PC2 (17.4% of total variance) vs. PC1 (22.1%). (B) PC4 (6.9%) vs. PC3 (10.7%). Frames represent extreme morphologies in superior (top), anterior (left) and lateral (right) views. Black squares : *H. sapiens*; orange triangles pointing upwards : *P. troglodytes*; green circles : *G. gorilla*; blue diamonds : *P. pygmaeus*; purple triangles pointing downwards : *H. lar.* Dark filled, empty and light filled symbols represent respectively males, females and specimens with uncertain sex determination.

The forth principal component (PC4) accounts for 6.9% of total variance. It quantifies the shape changes that describe the PSC torsion and posteroinferior projection, the LSC torsion and posterior projection and the cochlea anteroposterior lengthening (Fig. 2.2B). The specimens with higher scores have a more twisted and less posteroinferiorly projected PSC, a less twisted and more posteriorly projected LSC and a less inferiorly projected basal cochlear turn.

In the shape space of the significant principal components (PC1-3), the differences in the labyrinthine shape are statistically very significant among species ( $Wilk's\lambda_{species} = 0.0064, F_{[4,60]} = 73.551, P < 0.0001$ ). However, there are no significant differences between males and females ( $Wilk's\lambda_{sex} = 0.9625, F_{[1,46]} = 0.584, P = 0.6287$ ) and sex-species interactions are significant with a lower P-value ( $Wilk's\lambda_{species*sex} = 0.6205, F_{[4,46]} = 1.966, P = 0.0332$ ).

In PC1-2 shape space, all species are discriminated. PC1 separates humans (lower scores) from apes (higher scores). Great apes are also segregated along PC1, with chimpanzees, orang-utans and gorillas in order of increasing scores. Gibbons are separated from all species except chimpanzees. PC2 discriminates gibbons (lower scores) from Hominidae (higher scores). PC3 and PC4 add supplementary information. PC3 discriminates orang-utans (lower scores) from other species (higher scores). PC4 discriminates chimpanzees (higher scores) from all species (lower scores) except orang-utans. It also separates orang-utans from humans and gorillas. According to the Tukey's HSD test, all these differences are very significant (p < 0.001). However, the sexual dimorphism in labyrinth shape is not significant within species.

TABLE 2.4 – Features of the bony labyrinth of hominoid species. All angle values (in degrees) are estimated from PC shape changes (Fig. 2.2). The angles between semicircular canal planes open superolaterally. The angles between cochlear axis and ASC or LSC planes open inferolaterally. The PSC/LSC index (estimated) corresponds to the superoinferior position of LSC compared to PSC (0 : inferior; 1 : superior). CA : cochlear axis; CB : cochlear basal turn. A : anterior; I : inferior; L : lateral; M : medial; P : posterior; S : superior.

Sex	H. sapiens	P. troglodytes	G. gorilla	P. pygmaeus	H. lar
PSC/LSC index	: 0,6	$0,\!3$	0,3	$0,\!35$	0,4
LSC shape	- projected PL	+ projected PL	+ projected PL	- projected PL +	- projected P
LSC torsion	flat	flat	flat	twisted	flat
ASC shape	A projection - L	- projected S	A projection $+1$	L+ projected AS+	projected A
	+ projected S		- projected S	- projected PS	
ASC torsion	flat	twisted	very twisted	twisted	twisted
PSC shape	round	- projected P	round	+ projected PS	round
		P projection + S	5	- projected I	
PSC torsion	twisted	very twisted	twisted	very twisted	twisted
CC length	short	mean	long	short	mean
ASC-LSC angle	95	90	80	85	85
ASC-PSC angle	100	100	100	105	110
PSC-LSC angle	85	80	80	80	90
CB lengthening	mean	$\operatorname{considerable}$	mean	low	low
CB height	low	low	high	mean	mean
CA length	short	mean	long	short	mean
CA-LSC angle	30	45	60	40	35
CA-ASC angle	-10	20	20	5	20

The features of all species are reported in Table 2.4. The most marked differences in labyrinth shape are between humans and other species. They are associated with PC1 and affect the anterior and lateral semicircular canals. In humans, the ASC is superiorly projected (hence rounder) and its anterior part is medially projected (hence not much twisted and roughly orthogonal to LSC), the LSC is not posterolaterally projected and the insertion of the LSC edge opposite to the ampulla is very high and lateral on the vestibule (hence a short common crus and an inferiorly located PSC). The cochlear axis is not much tilted compared to the LSC plane. All these features correspond to a clockwise bony labyrinth rotation in the sagittal plane, relative to the LSC and the vestibule (left side in lateral view), along with rotations of the cochlea anti-clockwise in the coronal plane (in front view) and clockwise in the transverse plane (in superior view). Gorillas have the opposite morphology: the ASC is not superiorly projected and it is twisted (hence an acute angle with LSC), the LSC is very posterolaterally projected and inserted less laterally and less high on the vestibule, the cochlear axis is very tilted. Gibbons are characterised by very anteroposteriorly lengthened ASC and LSC and a large angle between ASC and PSC (due to the ASC anterior projection and torsion). For orang-utans, the main differences affect the PSC and the LSC : they are more twisted (concavity respectively backwards and upwards) and their posteroinferior parts are flattened. They also have a shortened common crus. Chimpanzees have the same features as orang-utans for the PSC, but their LSC is flat and posteriorly projected and their cochlear basal turn is flat and horizontally lengthened.

The features that most discriminate species are highlighted in Figure 2.3.



FIGURE 2.3 – Major features discriminating species. Anterior (top), lateral (middle) and superior (bottom) views of the left bony labyrinth. White arrows indicate changes in labyrinth orientations and blue arrows indicate shape and size changes of individual parts of the labyrinth.

### 2.3.3 Static allometry

The first regression score explains 8.7% of total variance. The shape changes quantified are essentially the same as PC2. The correlations between regression score and log centroid size are significant for Hominoidea taken together ( $R^2 = 0.55$ , P < 0.0001). Hylobates lar

is clearly separated from Hominidae (Fig. 2.4). Hence, as we already saw, they have lower centroid sizes and lower PC2 values (hence lower regression scores) compared to other species. However, there is no correlation between size and shape for all Hominidae taken together.



Log\_Centroid\_size

FIGURE 2.4 – Logarithm of centroid size ( $\mu m$ ) versus Regression score 1. Black squares : *H. sapiens*; orange triangles pointing upwards : *P. troglodytes*; green circles : *G. gorilla*; blue diamonds : *P. pygmaeus*; purple triangles pointing downwards : *H. lar.* Dark filled, empty and light filled symbols represent respectively males, females and specimens with uncertain sex determination. The line corresponds to the gibbon major axis regression.

Intraspecific correlation between regression score and log centroid size are not significant except for Hylobates lar ( $R^2 = 0.49$ , P < 0.05). Gibbons with larger labyrinth size have lower regression scores; that is, they show rounder (less posterolaterally projected) PSC, more anteroposteriorly lengthened ASC and LSC and larger angle between ASC and PSC. Among species, there is no correlation between shape and size for males or females taken separately.

# 2.4 Discussion

The labyrinth is involved in two senses : audition and equilibrioception. The species fitness depends on their good functioning. Therefore, it can be hypothesised that the natural selection keeps the most adapted morphologies. In other words, the labyrinthine morphology is driven by functional constraints for both audition and locomotion.

However, each species is the result of successive evolutionary innovations which determine the primitive morphology of the labyrinth. As the natural selection acts on an already roughly defined morphology, the functional adaptations are limited. That is why it is important to evaluate the weight of this phylogenetic heritage, which controls the development of the labyrinth but also its spatial environment and its temporality.

### 2.4.1 Cranial integration

#### Cranial base

Compared to great apes, humans are characterised by a basicranial flexure (hence a more inclined posterior petrosal surface) and a more coronal posterior petrosal surface [153, 1, 97]. The rotation in the transverse plane of the LSC axis of symmetry (both relative to the vertical canals and the middle sagittal plane) and the labyrinth rotation in the sagittal plane (relative to LSC) correspond to the petrous pyramid orientations in the cranial base [153]. This suggests a relationship between the labyrinth shape and the cranial base structure.

During the human foetal development, the labyrinth grows and changes shape until the adult size is reached at 17 to 19 weeks [77]. This moment roughly corresponds to the end of the otic capsule ossification. The LSC growth is longer than the rest of the labyrinth, but slower, so it is smaller when the ossification ends.

From 9 to 29 weeks of development, the following associations between the labyrinth and the basic ranium are found [77]:

- the whole labyrinth follows the orientation of the posterior cranial base in the sagittal plane, independently from the cranial base angle;
- the lateral semicircular canal tilts anteroinferiorly relative to the cranial base in the sagittal plane, in association with the coronal rotation of the petrous pyramids in the transverse plane;
- the cochlea follows the petrous bone coronal rotation in the transverse plane. No significant correlation was found between the petrous pyramid coronal rotation and the LSC axis of symmetry orientation in the transverse plane [77]. We think that it is due to the shape variability of this canal among humans. In our opinion, it would be pertinent to investigate the link the between petrous pyramid orientation and the LSC posterolateral projection, rather than the LSC rotation in the transverse plane.

To our knowledge, the prenatal rotation of the labyrinth relative to the petrous pyramids have been investigated in neither the coronal, nor the sagittal planes. However, anatomical comparisons of the specimens figured in [77], show that the cochlear axis becomes more horizontal relative to the LSC. These correlations are to be confirmed by quantitative studies.

If this hypothesis is true, it can explain the correlation between the coronal rotation of the petrous pyramids and the anteroinferior pitching of the LSC, but also the inversion of the torsion for both the ASC and the PSC observed in [77]. Indeed, if the LSC, the PSC and the superior part of ASC are fixed during the rotation of the petrous pyramids, they rotate in a direction opposite relatively to the rest of the labyrinth.

The morphological unit constituted by the cochlea and the vestibule is conserved for all species in this study. The rotations of this unit in humans, relative to chimpanzees, are similar to the rotations observed during the human foetal development. Therefore, the ontogenetic and phylogenetic trends are similar for the labyrinth morphology, except for the LSC axis of symmetry orientation.

For the basicranial integration, the phylogenetic and ontogenetic trends are also coherent regarding the sagittal and temporal rotations [77]. However, comparative studies show that relative to its apex, the petrous pyramid base is situated inferiorly for humans relative to the great apes [16]. According to our hypothesis, it leads to a rotation in the direction inverse compared to what is observed for the labyrinth. An explanation could be the fact that the rotation in the sagittal plane has more influence on the petrous pyramids than the rotation in the coronal plane, obliterating the signal in the coronal plane. However, comparisons show that gorillas, relative to chimpanzees, have the petrous pyramid and the labyrinth rotated in the coronal plane in a direction reversed from humans, without significant differences of the petrous pyramid orientation in the transverse and sagittal planes [153, 16]. Therefore, a link seems to exist between the cochlea and petrous bone rotations in the coronal plane, but it has to be investigated by further studies.

To conclude, three morphologically integrated units can be defined :

- the entire labyrinth with the posterior cranial base;
- the cochlea, the common crus and the vertical semicircular canals for the rotations in the sagittal plane;
- the cochlea with the petrous pyramids.

We can make the hypothesis that, for each kind of rotation, the parts of the labyrinth that are not integrated with the cranial base are functionally important. In this case, the functionally important features are the following :

- the LSC and vestibule orientations in the sagittal plane;
- the vestibular system orientation in the coronal and transverse planes.

The link between the morphology of each part of the labyrinth (for example, the LSC posterolateral projection) and the cranial base have not been investigated. Some of them, such as the PSC torsion in humans, are probably linked to the rotations affecting the labyrinth and the surrounding petrous pyramid. On the contrary, the absolute and relative canal size has functional implications.

#### Orbit orientation

The vestibulo-ocular reflex stabilise gaze during locomotion using the extraocular muscles. For each eye, three pairs of muscles are coordinated by neural inputs coming from the semicircular canals [36]. It was proposed that this reflex induces a constraint on the semicircular canal orientation relative to the orbits [97]. In mammals, the semicircular canals have orientations similar to the corresponding extraocular muscle, but this alignment is not perfect [37]. The same observation in true for the foetal development of humans [36]. The extraocular muscle orientation relative to the lateral and vertical semicircular canals follow respectively the orbital frontation and convergence, independently from the petrous bone orientation and from agility [75]. This means that the extraocular muscles follow the orbit orientation changes, but not necessarily the semicircular canals.

Even if the vestibulo-ocular reflex do not plays any role, there is evidence for a link between the semicircular canal orientation and the orbital axis. Indeed, when the occipital clivus flexes relative to the orbital axis, the LSC rotates in the opposite direction relative to the basion – sella orientation [97]. If the clivus and basion – sella orientation to not differ significantly, this result means that the LSC roughly keeps its orientation relative to the orbital axis.

Therefore, both the cochlea and semicircular canal orientation are controlled by geometric constraints : the petrous pyramid and orbital orientation, respectively. Our hypothesis is that the orientation of the semicircular canal is constant relative to the orbital axis. In this case, the semicircular canal orientations relative to the cochlea are correlated to the angles between the orbital axis and the petrous pyramid, respectively in and relative to the sagittal plane for the lateral and vertical canals.

Humans have the highest orbital frontation among hominoids, which means that their orbit are more orthogonal relative to the horizontal plane [75]. This angle does not exactly reflects the angle between orbital the axis and the petrous pyramids, but if they are similar, the consequence is the sagittal rotation of the LSC relative to the rest of the labyrinth in the direction observed in this study.

All the hominoids used in this study have similar orbital convergence [75] except gorillas and gibbons that have more convergent and more divergent orbits, respectively. Compared to chimpanzees and gorillas, the petrous pyramid orientation relative to the sagittal plane is more coronal in humans and less coronal in orang-utans and gibbons [153]. These rotations can be accommodated by two morphological solutions : a rotation of the semicircular canals relative to the cochlea or a change is the angle between the ASC and the PSC. The first solution is used in humans and gorillas, whose semicircular canals rotate relative to the cochlea in direction opposite from one to the other. In gibbons, an increase in the angle between the ASC and the PSC is observed, which corresponds to the second solution.

The potential correlations between the orbit orientation and the petrous pyramids must not be neglected. Indeed, in mammals, when the orbital axis becomes more coronal, the petrous pyramid becomes more sagittal, which corresponds to a rotation in the same direction [75]. In the same time, the orbital plane becomes less orthogonal relative to the horizontal plane. These correlations are significant, but disappear when a phylogenetic correction is effected. More generally, they are numerous evidence of correlations between the face and both the midsagittal and lateral basicranium [133, 11, 116].

Contrary to their orientation, the morphology of each semicircular canal and of the cochlea could be driven by finest functional constraints, respectively locomotor patterns or auditive abilities.

#### 2.4.2 Audition

The auditive abilities partly depends on the cochlear labyrinth morphology (coiling, volume) and the basilar membrane dimensions (the basilar membrane separates the cochlea in two tubes, or scala, filled by fluids). In mammals, the basilar membrane length increases with the body size [80]. The terrestrial mammals with a longer basilar membrane have an auditory range shifted to low frequencies [171, 32]. In all mammals, the basilar membrane width increases from the base to the apex whereas the thickness decreases, so that the thickness to width ratio decreases [80]. The species with a narrower basal turn membrane and a higher thickness to width ratio detect higher maximum frequencies [80, 171]. A higher cochlear volume is correlated to a longer basilar membrane and it has the same effect : in Primates, it reduces the high frequencies limits of hearing, independently from the body mass [83].

In the ground dwelling mammals, when the number of cochlear turns increases, the low frequency limit decreases, leading to a widening in octave range [171]. Theoretical models show that the cochlear coiling does not affect the macromechanical response to a sound (amplitude and phase of the basilar membrane vibration), but changes the pressure in the scala [154]. An other model shows that mammals detect lower minimum frequencies when the ratio of the base curvature radius to the apex curvature radius increases. Indeed, this ratio influences the focusing of the acoustic energy on the outer cochlear wall when the wave moves from the base to the apex [103].

The landmark set used in this study provides very little information on these parameters, except for the cochlear coiling : the basal turn of *Hylobates lar* in more coiled than the one of hominid species, especially compared to *Pan troglodytes*. According to the models, gibbons should detect low frequencies better than other species and chimpanzees worse. This is true for chimpanzees, whose auditory range is shifted to higher frequencies compared to humans [30].

#### 2.4.3 Locomotion

In the vestibular system, the otolith receptor organs (utricle and saccule) detect the linear accelerations (including gravity) whereas the semicircular ducts detect the circular accelerations.

The otolith organs are attached to the temporal bone. However, if the saccular maculae closely follow the bony surface, the utricular maculae are fixed only at their anterior area [164]. That is why the bony vestibule morphology is not very informative about functional aspects. Histological sections of the saccule and the utricle do not show differences among humans, chimpanzees and orang-utans linked to functioning [5].

The semicircular canals, unlike the bony vestibule, have a shape very similar to the one of their membranous equivalents, the semicircular ducts. Consequently, the bony canals can provide useful information about functional aspects.

The vestibular system has many roles [135] : the reflex gaze stabilization during the body movements (through the vestibulo-ocular reflex), the head angular stabilization (through the vestibulo-collic reflex), the coordination of the body movements during locomotion (through the vestibulo-spinal reflex) and maintaining posture. However, the control of posture and locomotion does not depend only from vestibular inputs, but also from visual and proprioceptive signals [85, 4].

#### Comparative morphology

In vertebrates, there are linear relationships among the cross-sectional radii of the ASC, the PSC, the CC and the utricle endolymphatic tubes and among their arc sizes [109, 111]. The ASC and PSC arc sizes are very close. The semicircular duct arc size and cross-sectional radius are also positively correlated. A membranous duct is generally very close to the outer wall of the osseous canal which encloses it, so their arc sizes are similar. However, the cross-sectional areas of the membranous duct and of the osseous canal are different, especially in humans where the ratio of duct to canal cross-sectional area is lower than 10% [42, 43].

There is a negative allometric increase of the canal dimensions (duct arc sizes and cross-sectional areas) with the body mass [79]. Primates follow a trend parallel to the other mammals for the canal arc size : a similar slope, but shifted to higher values [153].

In mammals, none of the semicircular canals is significantly twisted or non-circular and there is no correlation between the body mass and the deviation from circularity or planarity [38].

In the mammal species, the canal orientation is homogeneous [64, 153]. The osseous and membranous semicircular canals have similar orientations and can therefore be used indifferently to study the labyrinth geometry [73]. The labyrinths in both sides are symmetrical relative to the midsagittal plane. The three canals of each labyrinth are roughly orthogonal, which allows detection of head rotations in all directions. The semicircular canal are nearly coplanar to the extraocular muscles, which maintain the gaze during locomotion [51]. The lateral semicircular canal is tilted 20-25 ° back relative to the Frankfurt horizontal plane, which is roughly parallel to the Earth horizontal when the head is in rest position [63]. The vertical canals form angles of about 45° relative to the midsagittal plane of the head and every ASC is roughly coplanar with the controlateral PSC, allowing them to operate as a push-pull pair : during a rotation, one canal is excited while the other in inhibited [153]. These orientations are maintained in all the mammal species with very little variability even for species with radically different basic and architectures, labyrinth morphologies and optic axis orientations, suggesting a strong functional significance, hence a strong selective pressure [153]. Besides this homogeneity, the LSC orientation relative to the foramen magnum is very low in humans compared to other Primates, which could be linked to their basic anial flexure [153].

#### **Biophysical models**

The inner ear is filled with a fluid called endolymph. In the semicircular duct ampullae and the otolith maculae, the hair cells are attached to a gelatinous mass (the cupula). In the saccule and the utricle, small calcified elements are included (the otoconies) in the cupula [74]. When the head moves, so do the endolymph in the membranous labyrinth. This movement is detected by the hair cells.

The models used to understand the dynamics of the otolith organs [65] and the semicircular ducts [155, 165] are similar. Each model consists in a second-order mechanical system with three terms : inertia (otoconies / endolymph mass), viscous damping (viscous shear between the fluid endolymph and the cupula) and elasticity (shear deformation of the cupula).

In this model, two time constants can be defined. The short time constant corresponds to the response time for a maximum endolymph displacement whereas the long time constant corresponds to the duration of the cupular passive return to the initial state. Estimated values for long and short time constants in mammals are in the order of milliseconds and in seconds respectively [43].

Wilson and Melvill Jones [172] found that the inverse of the long and short time constants correspond to cut-off frequencies over which the canal system transduces angular velocity. They proposed that the range limited by these frequencies is correlated to normal frequencies of head movements, with a larger range for small, rapid animals. Because very slow movements (below natural head frequencies) are rare, the long time constant, hence the mechanical properties of the cupula, are not important [109].

According to the model, an increase in the semicircular duct cross-sectional area increases the canal sensitivity [79]. The canal dimensions are a compromise among three parameters : the short time constant  $T_2$ , the maximum cupular displacement after a stimulus  $x_{max}$  and the Reynolds number Re [111]. Indeed, an efficient rotation sensor needs a high response speed (low  $T_2$ ), a high sensitivity (high  $x_{max}$ ) and an undisturbed laminar endolymph flow (Re < 50). The equations show the proportionality between  $T_2$ and  $r^2$ ,  $x_{max}$  and  $R \times r^2$ , Re and  $R \times r$ . As  $R \ge r$ , an increase in r value implies an increased sensitivity, but a lower response speed and a less regular endolymph flow. On the contrary, a decrease in r value leads to a faster response and a more regular flow, but a lower sensitivity. However in this case, the sensitivity reduction can be counterbalanced by an increase in R value, as long as Re remains lower than 50.

For a constant perimeter, sensitivity decreases when the canal is not circular [105]. However, this decrease is insignificant compared to the role of the cross-sectional area, except for a very high eccentricity.

The rotation directions of the maximum response depend on canal orientations much more than cross-sectional area and shape [73].

Muller and Verhagen [112] investigated the effect of interconnection among the three semicircular ducts, the common crus and the utricle. When the three canals are orthogonal, for a rotation in the plane of one duct, the endolymph flow is not null in the two other ducts. When the ducts are not orthogonal, the labyrinth performances can be improved through the amplification or the compensation of the impulses in the different ducts.

In a simplified model with two ducts only, Muller and Verhagen [113, 114] found that when the common crus is wide, a decoupling happens between the two ducts. The optimal length for the common crus is obtained when the ASC and the PSC have elliptic shapes. The range of optimal lengths for the common crus is large and independent from the coupling between the two ducts. The short time constant of a duct in the two-duct system is similar to the one in a one-duct system. When the cross-sectional areas and lengths are equal between the ASC and the PSC, the consequences on the endolymph flow are the following : in pitch, the flow does not pass in the common crus and is stronger in both ducts (compared to a one-duct system), whereas in roll, the flow is parallel and symmetrical in the two ducts. On the contrary, when one of the two ducts is larger, a flow exists in the common crus during pitch and the momentum increases in the duct, hence the sensitivity of the whole system. Therefore, the functional interest of the interconnection is that a signal exists is the two ducts for any rotation, which is useful if a set of hair cells is silent.

Still using their model of two interconnected ducts, Muller and Verhagen [115] determined the optimal orientation of the vertical ducts in the head : they have to be symmetrical relative to the medial plane. When the two vertical canals in one size are orthogonal, the sensitivity is the same for pitch and roll. When the angle is obtuse, the sensitivity is better for pitch than for roll. For an acute angle, the sensitivity is better for roll. The optimal orientations are independent from the common crus length and radius and from the ducts interconnection. These results suggest that the ducts interconnection is the result of phylogeny (hence ontogeny and physiology) more than functional constraints.

Muller [110] further investigated the role of the ampulla, where the cross-sectional area of the canal increases. Theoretically, this would lead to an attenuation of the endolymph flow, hence a reduced sensitivity. However, the ampullar volume is filled with the cupula, so that the endolymph flow passes through a very narrow subcupular space. The consequence is that sensitivity, instead of being reduced, is maximised. As this narrow space is very short, the friction induced by the cross-sectional area reduction is insignificant compared to the flow amplification, so that the response speed is increased.

#### Combining theoretical models and observations

Some author proposed that the smaller animals make faster head movements [79]. Therefore, they need a fast response, but a low sensitivity to avoid overstimulation [153]. According to Muller and Verhagen model [112], a decrease in the duct cross-sectional area reduces both the short response time and sensitivity, which is coherent with the observations. On the contrary, the large animals need a high sensitivity to detect slow head movements, but the response time can be longer. The observed increase in the canal duct cross-section and arc size is coherent with these two requirements, according to theoretical calculations. However, it leads to a larger Reynolds number [112]. To avoid that the flow becomes turbulent, one of the two dimension increases must be limited. An increase in the duct cross-sectional radius increases sensitivity faster than the Reynolds number, whereas the increase rates are the same for an increase in the arc size. Therefore, a good compromise between sensitivity and the flow regularity is obtained by limiting the increase in arc size in the larger species.

There is an allometric increase in the cochlea radius with the body mass, with the same slope as the increase in the CSC radius [144]. It follows that the allometric increase of the CSC is not adaptive : it is a consequence of the allometric increase in size of the whole labyrinth, or even of the otic area in the cranial base. Therefore, the observed change in sensitivity is not driven by functional constraints. It is a by-product of shape changes.

In mammals and birds, large canal arc sizes relative to the body mass are linked to more agility, especially when fast head rotations are used for the gaze stabilization [153, 146, 102]. This is the case for Primates, which are very agile and use a lot of visual signals compared to other mammals [153]. Sensitivity is increased for large arc sizes [112], so that more agile species have an increased sensitivity. This result seems in contradiction with the previous assertions : how to avoid overstimulation in this case? Two explanations can be found : either the sensitivity is limited by other mechanisms, or the sensitivity is really increased in the agile species in order to get a better signal, hence a more precise reflex answer to a movement [144]. Mechanism limiting sensitivity can be a reduction of the duct cross-sectional area, changes in duct shape and torsion, changes in ducts planar orientation in the head and compared to each other, size and shape differences among canals, changes in subcupular width and length, changes in mechano-electrical transduction by the hair cells and changes in neural integration.

Till now, the link between the duct cross-sectional area and agility has not been investigated, to our knowledge. Theoretical models show that only a very strong eccentricity leads to a decrease in sensitivity [105] and observations suggest that torsion plays a small role [38].

The correlation between the canal dimensions and agility is lower for the PSC, which could be explained with a less accurate alignment of the PSC with the main head rotation direction, compared to the ASC [38]. The correlation is the best for the LSC [38], which could be explained with the fact that the lateral semicircular canals primarily commands navigation whereas the vertical ones command the reflex adjustment [38, 53]. The semicircular ducts would control movements and agility more than the precise vertical alignment (which could be realised by otolithic organs). Consequently, the LSC could be used to discriminate the species evolving in a 2D environment (terrestrial) from those moving in a 3D environment (arboreal, aquatic, aerial).

The species with the higher head speed have more orthogonal semicircular canals [102], hence a similar sensitivity in all directions, according to Muller and Verhagen model [115]. On the contrary, there is much more variability around orthogonality for the species with

low head rotations. This correlation between the canal orthogonality and the head speed is independent from the body mass and phylogeny.

#### Locomotion and labyrinthine shape in hominoids

Among hominoids, chimpanzees and orang-utans use a large range of locomotions (Table 2.5). Pongo pygmaeus has preference for the arboreal locomotion by quadrumanous climbing and clambering, except the large adult males which frequently go on the ground and use the fist walking, a form of quadrupedalism. Pan troglodytes feeds in trees where it uses the quadrupedal walking and climbing and travels on the ground using the knuckle walking [137, 54]. On the contrary, humans, gorillas and gibbons are each specialized in one method of locomotion (Table 2.5) : the terrestrial bipedalism for Homo sapiens, the terrestrial quadrupedalism (knuckle-walking) for Gorilla gorilla and the arm swinging for Hylobates lar [137, 54]. We can hypothesise that the semicircular canal morphology discriminates (1) generalist vs specialist species and (2) the specialization to one particular locomotion.

TABLE 2.5 -Use of locomotor behaviour in hominoid species [137, 54]. Adult males are more terrestrial than females and juveniles in gorillas and orang-utans. No sign "+", never used; (+), used only occasionally; "+" to "++++" used rarely to nearly always.

Locomotion	Homo	Pan tro-	Gorilla	Pongo	Hylobates
	sapiens	gly odytes	gorilla	pygmaeus	lar
Quadrupedalism		+++	+++	++	
Climbing		++	+	++	+
Suspension		+	(+)	++	+++
Bipedalism	++++	(+)		(+)	(+)
Leaping		(+)			

We have seen that the bony labyrinth is highly integrated in the skull. All the changes observed in the orientations inside the labyrinth are the consequences of the basic ranial flexure, the petrous pyramid rotation and the orbital axis orientation. One can think that this is independent of locomotion. However, the cranial morphology does reflect the locomotion.

Indeed, the orbital axis orientation relative to the posterior cranial base is correlated to the head and neck posture [157]. Humans, which are the only extant Primates to be specialised in an exclusive terrestrial bipedalism, have the most orthogonal orbits relative to the horizontal plane. The sagittal rotation of the LSC relative to the rest of the labyrinth is the consequence of this locomotion.

On top of that, the orbital convergence and the petrous pyramid orientation are correlated to agility : more agile species have more divergent orbits and less coronal pyramids [75]. The obtuse angle between the ASC and the PSC in gibbons corresponds to these features. On the contrary, the coronal rotation of the semicircular canals relative to the cochlea in humans and gorillas corresponds to more coronal pyramids and more convergent orbits, respectively, which are the features of less agile species.

Hominidae are more sluggish than most Primates. Therefore, even if their semicircular arc size is higher than the one of other Primates in absolute value, it is lower when weighted by the body mass : the great apes follow the non-primate mammals trend [153]. On the

contrary, gibbons are agile compared to great apes and follow the Primates trend : they have large semicircular canal radii relative to the body mass [153]. Our study shows that the ASC and the LSC are especially large, whereas the PSC has a similar relative size than Hominidae (Fig. 2.3). This result is coherent with the fact that the correlation between the arc size and agility is lower for the PSC [38]. The larger size of the ASC compared to the PSC and the obtuse angle between these two canals implies that in this species, sensitivity is better for pitch than for roll [115]. This asymmetry is in disagreement with Malinzak et al. [102] result that sensitivity is similar in all directions for species with faster head rotations. The size asymmetry between the anterior and posterior semicircular canals is also a feature of siamangs [153], which have a locomotion similar as gibbons [54], and orang-utans. Therefore, it could be the sign of a suspensory behaviour, but not necessarily exclusive.

Chimpanzees and orang-utans have slightly anteroposteriorly lengthened ASC and PSC, but the theoretical model shows that a low eccentricity has no effect on sensitivity [105]. The angle between the anterior and posterior semicircular canals is obtuse, hence a better sensitivity for the pitch head movements [115]. However, the deviation from orthogonality is not very high, so the sensitivity is not too much asymmetrical. Therefore, this morphology seems typical of the semi-terrestrial species, using at least vertical climbing and quadrupedalism.

Even if gorillas climb trees, especially juveniles and females, they are the most specialised in the terrestrial quadrupedalism. On the contrary, humans are specialised in the terrestrial bipedalism. Therefore, both species evolve mostly in a 2D environment, unlike the other Hominoidae. It is interesting to notice that they have opposite morphological features (Fig. 2.3). Whereas the LSC is very posterolaterally projected in gorillas, it is not projected in humans. Baboons have the same feature as gorillas [153] and they are terrestrial quadrupedalists. Therefore, the posterolateral projection of the lateral semicircular canal is probably a sign of a quadrupedal locomotion on the ground.

On top of that, the whole labyrinth of humans is, compared to apes, rotated clockwise relative to the LSC in the sagittal plane (left side, in lateral view). A consequence is that the vertical semicircular canals are more superiorly projected in humans, hence less anteroposteriorly eccentric and relatively larger. The result is that for the canal arc size relative to the body mass, humans follow the Primate trend for the vertical canals and the great apes trend for the LSC [153]. Therefore, the LSC arc size (relative to the body mass) can not be used to discriminate the mostly terrestrial species from the species evolving in 3D space (contra [38]). The eccentricity of the semicircular canals does not seem to play a role, since there is no link between the height to width ratio and locomotion in these species [153]. However, the large arc size of the ASC and the PSC compared to the LSC in humans could be related to locomotion. Indeed, it was suggested that the LSC commandw navigation whereas the vertical semicircular canals control the reflex adjustment [53]. The results suggest that in the bipedal locomotion, the navigation control is similar as for other forms of terrestrial or arboreal locomotions in the great apes, since there are not especially fast and agile. On the contrary, the reflex adjustment should be more efficient than for the great apes, at the level of agile Primates. This need for a better reflex adjustment could be explained with the fact that the human bipedal locomotion is less stable than the terrestrial and arboreal quadrupedalism.

Humans and gorillas also have a rotated cochlea relative to the semicircular canal system in the coronal and transverse planes, in directions opposite between the two species. Whereas the rotation relative to humans is similar for all apes in the sagittal plane, it is greater for gorillas than for the other apes in the coronal plane. The rotation in the coronal plane has consequences on the vertical semicircular canal orientations relative to the LSC plane : more acute angles for gorillas and more orthogonal for humans. Consequently, humans have a similar sensitivity in all rotational directions whereas sensitivity is reduced in the roll direction for gorillas, which is logical considering that the terrestrial quadrupedalism is a stable locomotor behaviour.

Homo erectus, which is thought to be biped, has the same features as humans regarding the rotation of the labyrinth relative to the LSC in the sagittal plane, the LSC posterolateral projection and the semicircular arc sizes relative to the body mass [149]. On the contrary, Australopithecus africanus and Paranthropus robustus, which are thought to be more arboreal, keep great ape features. The transitional fossils between them have a mosaic of human, great ape and intermediate features. These observations reinforce the hypothesis that these characters are signs of bipedalism. Homo neandertalensis has a labyrinth rotated in the sagittal plane even more than modern humans, but great ape dimensions for all semicircular canals, suggesting a different form of bipedalism [147]. Compared to the modern humans, their post-cranial skeleton seem adapted to the endurance running instead of rapidity, hence a lower need for a reflex adjustment control, which could explain the relative small arc size of the vertical canals compared to Homo sapiens [147]. The morphology of H. neandertalensis would be derived compared to H. sapiens and H. erectus [72].

## 2.4.4 Evolution

The evolution of the posture and locomotion among Hominoidea is subject to several hypotheses. There is a general consensus about the fact that the last common ancestor of the crown hominoids used the arboreal orthogrady with the ability to abduct the arms above the shoulders [40]. The origin of bipedalism, however, is less clear and several hypotheses have been proposed (for a complete review, see [40]) :

- In the first hypothesis, the terrestrial bipedalism evolved from a semi-terrestrial ancestor using knuckle-walking and climbing, as gorillas and chimpanzees. However, this hypothesis is not very well supported because it implies a transition from orthogrady to pronogrady, then to orthogrady again, which is not parsimonious. On top of that, the forms of knuckle-walking are different between gorillas and chimpanzees, and no fossil species of the human branch exhibits knuckle-walking features in their hands.
- In the second hypothesis, the terrestrial bipedalism directly evolved from the arboreal orthogrady, which corresponds to the crown hominoid locomotion. This hypothesis is supported by the fact that the orthograde posture is found not only in suspension (used by all apes), but also in the vertical climbing (used by great apes), clambering (used by orang-utans) and the arboreal bipedalism. Knuckle-walking evolved independently in gorillas and chimpanzees [162] as a compromise between vertical climbing constraints and the body flexion to grasp fallen food on the ground.
- A third hypothesis was proposed after *Ardipithecus ramidus* discovery. In this hypothesis, the terrestrial bipedalism evolved from a generalist palmigrade ancestor, which corresponds to the stem hominoid locomotion [100]. It is supported by the hand shape of *A. ramidus* [100] and the fact that *Australopithecus afarensis* the hamate has general affinities with the one of quadrupedal Primates [44]. However,

other authors proposed that, given its large body mass, A. ramidus rather used the compressive orthogrady, as the crown hominoids [41].

We saw that the bony labyrinth morphology depends on locomotion. More precisely, the size and shape of individual semicircular canals reflect specific locomotor patterns, but not their orientation. The evolution of this morphology can be used to confirm or infirm the hypothesis on the locomotion evolution in hominoids.

Among the catarrhine species observed in this study and in [153], the PSC is not posteroinferiorly projected only for chimpanzees and orang-utans. Therefore, we think that this feature appeared independently in both species. All catarrhines have slightly a anterosuperiorly projected ASC, except Hylobatidae in which the very pronounced projection is a derived feature. The LSC shape is variable among catarrhines, but it is roughly round except in the terrestrial quadrupedalists (gorillas, baboons) and bipedalists (modern humans). Therefore, the primitive morphology of hominoids is the following : a slightly anterosuperiorly projected ASC and round LSC and PSC. This corresponds to *Macaca fascicularis* morphology [153], a mainly arboreal quadrupedalist sometimes using leaping, but never suspension [54]. This is coherent with the locomotion proposed for stem hominoids.

Among catarrhines, the ASC is very anterosuperiorly projected in Hylobatidae only. Therefore, this feature is probably an apomorphy of this family, linked to their suspensory (and less frequently climber) behaviour. Hominidae do not have this feature, which is against the hypothesis of an ancestral arboreal orthogrady for bipedalists.

Gorillas and chimpanzees both use knuckle-walking, but they have different labyrinth shapes : whereas the LSC in very posterolaterally projected in gorillas (as in baboons), it is rounder in chimpanzees. On the contrary, the PSC is round in gorillas while it is twisted and not posteroinferiorly projected in chimpanzees (as in orang-utans). This is a supplementary argument for the hypothesis of a convergent use of knuckle-walking and against the hypothesis of a semi-terrestrial origin for the terrestrial bipedalism.

In summary, the labyrinthine morphologies found for each extant hominoid species appear to be autapomorphic features, derived from a primitive morphology adapted to an arboreal or semi-terrestrial quadrupedalism similar to the locomotion practised by macaques. This would be coherent with the third hypothesis for terrestrial bipedalism origin.

# 2.5 Conclusion

This geometric morphometrics study confirms the relationships between the labyrinthine morphology and locomotion. Whereas the semicircular canal orientations are consequences of the cranial integration, their size and shape are related to locomotion.

The semicircular canal orientation is driven by the functional constraint for a constant orientation relative to the orbital axis, independently from the cranial morphology. The rotation of the lateral semicircular canal in the sagittal plane, observed in humans, is linked to the posterior cranial base orientation relative to the orbital frontation. The rotation of the labyrinth relative to the cochlea, observed in humans and gorillas in opposite directions, is linked to petrous pyramid orientation relative to orbital convergence. The opening of the angle between the anterior and posterior semicircular canals, observed in Asian apes, in linked to the same parameter.

In Hominoidea, the generalist species evolving both in trees and on the ground are characterised by slightly anteroposteriorly lengthened vertical semicircular canals and round lateral semicircular canals. Deviations from this shape mark species more specialised in one locomotor behaviour :

- ASC more lengthened than PSC for arm swinger;
- posterolateral projection of the LSC for terrestrial quadrupedalists;
- posterolateral reduction of the LSC for terrestrial bipedalists.

The cochlear orientation is entirely driven by the orientation of the surrounding petrous pyramid, which seems logical since it has no consequence on auditive capacities. However, other aspects of the cochlear morphology can be linked to functional constraints, for example its coiling.

To further investigate the relationship between the bony labyrinth and the cranium, it could be interesting to study the ontogeny of the gorilla, since it has the morphology opposite to humans. A comparative study of the human and chimpanzee developments after birth could also bring precisions on the relationship between the cranial base and the labyrinth, since the basicranium flexes for the former while it retroflexes for the latter [96].

Another interesting issue is the evolution of the labyrinth of Hominidae relative to other Anthropoids. It could be addressed by a combination of anatomical, genetic and ontogenetic comparisons.

# Chapitre 3

# Covariation entre le labyrinthe et le crâne chez *Homo sapiens* : une étude préliminaire

# Résumé

**Contexte** La morphologie du labyrinthe osseux permet de discriminer les espèces actuelles chez les hominoïdes. Plusieurs types de contraintes peuvent expliquer ces différences :

- fonctionnelles (comportement locomoteur et / ou aux capacités auditives)
- ontogénétiques (schéma spatio-temporel de développement)
- phylogénétiques (morphologie héritée)
- stériques (intégration du labyrinthe dans la pyramide pétreuse, elle-même intégrée dans le crâne)

**Objectifs** On teste l'hypothèse d'un contrôle stérique de la morphologie du labyrinthe. En particulier, on cherche à déterminer si l'orientation des canaux semi-circulaires du labyrinthe reste constante par rapport à celle des orbites, indépendamment de celle des pyramides pétreuses.

**Matériel et méthodes** Le labyrinthe osseux gauche est virtuellement extrait chez 10 humains modernes. Des points-repères sont placés sur le labyrinthe (n = 26) et sur la face et de la base du crâne (n = 31). Après superposition Procruste et régression multivariée, des analyses aux moindres carrés partiels sont réalisées entre les coordonnées des points-repères correspondant d'une part au labyrinthe, d'autre part au crâne ou à ses subdivisions. Les ensembles de coordonnées sont comparés au sein d'une même configuration et indépendamment.

**Résultats** La forme du crâne prise isolément n'est pas corrélée de façon significative avec le labyrinthe. En revanche, des covariations bien supportées statistiquement existent quand l'orientation du labyrinthe par rapport au crâne est prise en compte en plus de la forme. Les meilleures corrélations concernent la base du crâne, particulièrement l'os temporal. Les mouvements du labyrinthe pris dans sa globalité sont solidaires de ceux de la pyramide pétreuse dans le crâne. Au sein du labyrinthe, le système de canaux semi-

circulaires subit des mouvements opposés. Des covariations sont aussi observées avec les autres parties du crâne, notamment la fosse crânienne postérieure.

**Interprétation** L'ensemble de la forme du labyrinthe humain dépend de l'orientation les pyramides pétreuses dans le crâne. Les covariations décrites entre le crâne et le labyrinthe chez les humains sont compatibles avec les morphologies propres aux grands singes. Le comportement locomoteur ne peut donc pas être déduit directement de la morphologie du labyrinthe, du moins chez les hominidés.

# Abstract

**Background** The morphology of the bony labyrinth discriminates species among modern hominoids. The differences can be explained with several constraints :

- functional (locomotor behaviour and / or auditive abilities)
- ontogenetic (spatio-temporal pattern of development)
- phylogenetic (inherited morphology)
- spatial (integration of the labyrinth in the petrous pyramid, which is integrated in the skull)

**Objectives** The hypothesis of a spatial control of the labyrinthine morpholgy is tested. In particular, the hypothesis of a constant semicircular canal orientation relative to the orbits, regardless of the orientation of the petrous pyramids, is tested.

Material and methods The left bony labyrinth is virtually extracted in 10 modern humans. Landmarks are positioned on the labyrinth (n = 26) and on the face and the base of the skull (n = 31). After a Procrustes superimposition and multivariate regression, partial least squares analyses are realized between the landmark coordinates of the labyrinth and the ones of the skull or its subdivisions. The coordinate sets are compared within a configuration and independently.

**Results** The skull shape is not significantly correlated with the labyrinth. However, when the labyrinth orientation relative to the skull is taken into account on top of shape, significant covariations are observed. The best correlations are for the cranial base and, more specifically, the temporal bone. The movement of the labyrinth as a whole corresponds to those of the petrous pyramid in the skull. Within the labyrinth, opposite movements of the semicircular canal system are observed. Correlations are also observed with other parts of the skull, in particular the posterior cranial fossa.

**Discussion** In humans, the shape of the bony labyrinth depends on the petrous pyramid orientation in the skull. The covariations described between the skull and the labyrinth in H. sapiens are coherent with the morphologies specific to the great apes. Therefore, the locomotor behaviour can not directly be infered from the morphology of the labyrinth, at least in hominids.

# 3.1 Introduction

Dans le chapitre précédent, on a décrit les caractères du labyrinthe propres à chacune des cinq espèces étudiées. Comparé aux autres Hominoïdes, *Homo sapiens* est caractérisé par une rotation de la cochlée par rapport au plan sagittal, une rotation du canal semicirculaire latéral dans le plan sagittal et une réduction de la projection postéro-latérale de ce canal à cause de sa rotation dans le plan transversal. Ces rotations pourraient être liées à une spécialisation à la bipédie.

Cependant, elles pourraient aussi être la conséquence de l'intégration du labyrinthe dans le crâne. En effet, chez les humains, les rotations du canal semi-circulaire latéral dans le plan sagittal et dans le plan transversal correspondent à des rotations similaires respectivement de la face postérieure et de la marge supérieure de la pyramide pétreuse, dans laquelle le labyrinthe est inclus [153]. Une corrélation statistiquement significative existe effectivement chez l'ensemble des Primates (humains compris ou non) au niveau de l'orientation dans le plan sagittal du canal semi-circulaire latéral par rapport au reste du labyrinthe (canal antérieur exclus) d'une part et à la face postérieure de la pyramide pétreuse d'autre part. En revanche, l'orientation dans le plan transversal du canal semicirculaire latéral par rapport à celle des pyramides pétreuses n'est pas corrélée à son orientation par rapport aux canaux verticaux, chez les Primates non-humains.

Au cours du développement embryonnaire chez l'humain, on observe des rotations des différentes parties du labyrinthe dans le plan sagittal similaires à la tendance phylogénétique [77]. Le labyrinthe suit la rotation de la partie postérieure de la ligne médiane de la base dans le plan sagittal, mais les données ne sont pas disponibles pour faire le lien avec la rotation de la face postérieure des pyramides pétreuses. Dans le plan transversal, la cochlée subit une rotation coronale qui est corrélée à celle des pyramides pétreuses. En revanche, la rotation dans ce plan du canal semi-circulaire latéral est en sens inverse par rapport à la tendance phylogénétique et non corrélée à celle des pyramides pétreuses dans le crâne.

Ces observations suggèrent que la morphologie du labyrinthe est au moins en partie contrôlée par l'intégration du labyrinthe dans le basicrâne. On peut émettre l'hypothèse que tous les caractères du labyrinthe dont l'orientation n'a pas d'importance fonctionnelle suivent l'orientation dans le crâne de la pyramide pétreuse. Ce serait le cas de l'orientation de la cochlée, de la position de la fenêtre ovale et de la fenêtre ronde du vestibule et des positions relatives des trois canaux semi-circulaires. Les caractères importants pour le maintien de la posture et l'équilibre seraient par contre contrôlés par des contraintes fonctionnelles, qui s'appliqueraient dans le contexte anatomique contraint de la pyramide pétreuse.

L'orientation du labyrinthe par rapport aux orbites pourrait être une contrainte fonctionnelle importante [97]. En effet lors du mouvement, c'est le système vestibulaire qui contrôle la bonne orientation de chaque globe oculaire, grâce à trois paires de muscles extraoculaires dont chacune est contrôlée par un canal semi-circulaire. Chez les mammifères, l'orientation des canaux semi-circulaires est proche de celle des muscles extraoculaires correspondant [37]. Cette tendance est vérifiée chez les humains, même lors de leur développement embryonnaire [36]. Comme les muscles extra-oculaires se déplacement avec les orbites, il semblerait logique que l'orientation des canaux semi-circulaires suive les changements d'orientation des orbites. Cependant, cette supposition est à nuancer car l'orientation des orbites est corrélée à l'orientation des muscles extra-oculaires *par rapport au canal semi-circulaire correspondant*, indépendamment de l'orientation des pyramides pétreuses dans le crâne et de l'agilité des espèces [75]. La corrélation est en faveur d'un déplacement des muscles dans le sens de celui des orbites mais par rapport aux canaux, ce qui signifierait que ces derniers changent peu ou pas d'orientation par rapport aux orbites.

Il est probable qu'il y ait quand même une corrélation entre l'orientation des canaux semi-circulaires et celle des orbites. En effet chez les Primates, la flexion du clivus occipital par rapport à l'axe des orbites est corrélée à une rotation en sens inverse du canal semicirculaire latéral par rapport à la ligne basion-selle turcique [97]. Si les orientations de cette ligne et du clivus ne diffèrent pas significativement, cela signifie que le canal garde la même orientation par rapport à l'axe des orbites.

Le but de ce chapitre est de tester l'hypothèse selon laquelle l'orientation du système vestibulaire reste constante par rapport à l'axe des orbites, quelle que soit l'orientation des pyramides pétreuses dans lesquelles le labyrinthe est inclus.

Toutes les études évoquées plus haut ont testé de diverses manières les relations entre le labyrinthe, la ligne médiane du crâne, les pyramides pétreuses et les orbites, mais jamais en intégrant tous ces facteurs à la fois. Dans cette étude exploratoire, on étudie les covariations entre l'ensemble de ces éléments dans l'espèce humaine. A partir des tendances observées, on cherche à déterminer si la nature des relations du labyrinthe avec le reste du crâne permet d'expliquer sa morphologie, indépendamment du comportement locomoteur.

# 3.2 Matériel et méthodes

#### 3.2.1 Conventions et abréviations

Dans les descriptions, les abréviations suivantes seront employées : ASC, PSC et LSC pour les canaux semi-circulaires antérieur, postérieur et latéral respectivement ; CC pour la crus commune et CO pour la cochlée.

Les orientations seront données pour le côté gauche du crâne, selon les conventions suivantes :

- dans le plan sagittal : vue latérale; axe antéro-postérieur horizontal avec l'avant à gauche; axe dorso-ventral vertical avec la face ventrale en bas;
- dans le plan transversal : vue dorsale; axe antéro-postérieur horizontal avec l'avant à gauche; axe médio-latéral vertical avec la ligne sagittale en haut;
- dans le plan coronal : vue frontale; axe médio-latéral horizontal avec la ligne sagittale à gauche; axe dorso-ventral vertical avec la face ventrale en bas.

#### 3.2.2 Considérations éthiques

Le matériel humain est exclusivement constitué de tissus osseux d'individus non identifiables. Les pièces squelettiques ont été rassemblées à la fin du 19<sup>e</sup> siècle par G. Vacher de Lapouge. Elles appartiennent aux collections de l'Université de Poitiers (France) et sont déposées dans les réserves du Musée sainte Croix (Poitiers, France). Elles sont disponibles aux chercheurs après avis du directeur du laboratoire IPHEP (Université de Poitiers). Une autorisation d'emprunt a été obtenue pour réaliser les CT-scans. L'acquisition des données n'implique pas d'expérimentation sur des sujets vivants, c'est pourquoi aucune autorisation n'est requise pour l'étude décrite.

#### 3.2.3 Composition de l'échantillon

L'échantillon est constitué de 10 *Homo sapiens* modernes (Tab. 3.1). Tous les individus sont adultes (M3 entièrement sortie), sauf le spécimen Karlsruhe 8 qui l'est quasiment (M3 en cours de sortie). Il y a autant d'hommes que de femmes.

#### 3.2.4 Acquisition des spécimens

Les crânes ont été scannés au microtomographe de l'Université de Poitiers (France) par A. Mazurier et F. Guy, avec une source de 150 kV (Tab. 3.1). Les tailles de voxel isométriques s'étendent de 74,  $52\mu m$  à 74,  $55\mu m$  pour 8 spécimens, 92,  $26\mu m$  et 181,  $86\mu m$  pour les 2 autres. Pour les 8 spécimens avec la plus faible taille de voxel, un décalage latéral (*shift*) est réalisé afin de scanner un volume deux fois plus important à haute résolution.

La surface du crâne entier est réalisée avec le module "Isosurface" du logiciel AvizoFire v7.0 (Visualization Sciences Group), selon des seuils optimisés pour chaque individu. Au préalable, la séquence d'images est allégée grâce au logiciel Image J 1.49g [138] afin de limiter le volume de données. L'allègement des données correspond à une division par 2 (pour le spécimen Karlsruhe 10) ou par 3 (pour tous les autres spécimens sauf Karlsruhe 4) du nombre d'images de la séquence et de leur nombre de pixels en largeur et en hauteur, soit une multiplication respectivement par 2 ou par 3 de la taille de voxel isométrique (étape de *binning*).

TABLE 3.1 – Composition de l'échantillon humain *Homo sapiens* (n = 10) employé pour les analyses de covariation. Les tailles de voxel isométrique sont en microns. Les CTscans ont été acquis par Arnaud Mazurier (AM) et Franck Guy (FG). Les spécimens font partie de la collection de l'Université de Poitiers (UP), en France. M, masculin; F, féminin; A, adulte; SA, sub-adulte

Spécimen	Sexe	Age	Collection	Acquisition	Taille de voxel $(\mu m)$
Karlsruhe 2	М	А	UP	AM	74,53
Karlsruhe 4	Μ	А	UP	$\mathbf{FG}$	181,86
Karlsruhe 8	$\mathbf{F}$	SA	UP	AM	$74,\!52$
Karlsruhe 10	F	А	UP	AM	92,26
Karlsruhe 12	М	А	UP	AM	$74,\!55$
Karlsruhe 13	Μ	А	UP	AM	$74,\!53$
Karlsruhe 16	$\mathbf{F}$	А	UP	AM	$74,\!52$
Karlsruhe 17	М	А	UP	AM	$74,\!53$
Karlsruhe 34	F	А	UP	AM	$74,\!55$
Karlsruhe 41	F	А	UP	AM	74,53

La surface du labyrinthe est grossièrement extraite grâce au module "Isosurface" du logiciel AvizoFire v7.0, selon des seuils optimisés pour chaque individu. Cette extraction est réalisée à partir de la séquence d'images incluant uniquement le labyrinthe, afin de limiter le volume de données à traiter. Le logiciel Geomagic Studio v13 (Geomagic, Inc.) est ensuite utilisé pour ne garder que les surfaces osseuses correspondant au labyrinthe et corriger les éventuelles erreurs d'extraction. Les ouvertures correspondant aux fenêtres ronde et ovale ainsi qu'aux nerfs sont fermées. La surface obtenue est ensuite alignée dans le crâne correspondant grâce au "Transform Editor" du logiciel AvizoFire v7.0.

Pour la pose de point-repères, la ligne centrale passant dans chaque partie du labyrinthe est ensuite extraite grâce au logiciel AvizoFire v7.0. Pour cela, la surface du labyrinthe est d'abord transformée en volume grâce à la fonction "Scan Surface to Volume" (afin d'éviter un bug du logiciel, il est nécessaire de travailler en mm et non en  $\mu m$ pour cette étape). Le volume est ensuite squelettisé grâce à la fonction "Auto Skeleton". Le squelette est enfin transformé en un ensemble de lignes par la fonction "Spatial Graph to Line Set", à partir duquel les artéfacts de squelettisation peuvent être corrigés.

## 3.2.5 Acquisition des données

Afin d'étudier les relations morphologiques entre le labyrin the et les différentes parties du crâne, plusieurs ensembles de points-repères homologues sont posés grâce au logiciel Avizo Fire v<br/>7.0 :

- 26 points-repères homologues sur le labyrinthe, dont 7 sur la cochlée (CO), 5 sur le vestibule et la crus commune (VE) et 14 sur les canaux semi-circulaires (5 LSC, 4 ASC, 5 PSC) (Table 3.2, Fig. 3.1);
- 31 points-repères homologues sur le crâne [116], dont 4 sur la ligne médiane de la face (MF), 7 sur la ligne médiane de la base (MB), 5 sur le côté de la face (LF), 8 sur les foramens latéraux de la base (LB) et 7 sur l'os temporal (TB) (Table 3.3, Fig. 3.2, Fig. 3.3);

Les points-repères latéraux sont posés uniquement sur le côté gauche.

TABLE 3.2 – **Définition des points-repères posés sur le labyrinthe osseux gauche** (n=26). Ils sont positionnés au centre du lumen de chaque canal et de la cochlée, sauf les points 1, 2, 8, 9 et 10 (adaptés de [94]). ASC, canal semi-circulaire antérieur; LSC, canal semi-circulaire latéral; PSC, canal semi-circulaire postérieur.

Numéros	Définition des points-repères
1	Axe de la columelle dans le plan défini par le premier tour de la cochlée
2	Axe de la columelle dans le plan défini par le dernier tour de la cochlée
$^{3,5}$	Axe d'élongation maximale du 1 <sup>er</sup> tour de la cochlée
	(3,  extrémité postérieure; 5,  extrémité antérieure)
$4,\!6$	Axe perpendiculaire à l'axe d'élongation maximale du 1 <sup>er</sup> tour de la cochlée
	(4, extrémité inférieure; 6, extrémité supérieure)
7	Départ du 2 <sup>e</sup> tour de la cochlée, sur l'axe d'élongation maximale de la cochlée
8	Centre de la fenêtre cochléaire
9	Centre de la fenêtre vestibulaire
10	Ouverture de l'aqueduc vestibulaire dans la paroi du vestibule
11	Base de la crus commune
12	Apex de la crus commune
13	Base de l'ampoule du LSC
14	Apex de l'ampoule du LSC
15	Point du LSC le plus projeté par rapport à la base de l'ampoule
16	Point du LSC le plus projeté par rapport à l'apex de l'ampoule
17	Insertion du LSC sur le vestibule, du côté opposé à l'ampoule
18	Base de l'ampoule du ASC
19	Apex de l'ampoule du ASC
20	Point du ASC le plus projeté par rapport à la base de la crus commune
21	Point du ASC le plus projeté par rapport à l'apex de l'ampoule
22	Base de l'ampoule du PSC
23	Apex de l'ampoule du PSC
25	Point du PSC le plus projeté par rapport à la base de l'ampoule
	les points 22 et 25 formant l'axe d'élongation maximale
24,26	Axe perpendiculaire à l'axe d'élongation maximale du PSC
	(24, extrémité inférieure; 26, extrémité supérieure)

### 3.2.6 Analyse des données

Afin de décrire et quantifier les relations entre le labyrinthe, la base du crâne et la face, une méthode de morphométrie géométrique est appliquée à la configuration des points-repères homologues [130, 17]. Deux possibilités existent pour étudier les relations entre le labyrinthe et le crâne [86] :

— soit on considère qu'ils font partie d'un ensemble morphologique unique;

— soit on considère que chacun fait partie de deux ensembles indépendants.

Dans le premier cas, l'analyse prendra en compte non seulement la forme, mais aussi la taille et l'orientation relative d'un bloc de variables par rapport à l'autre. Dans le deuxième cas, seule la forme sera prise en compte pour décrire les différences.

Dans cette étude, on teste les deux possibilités à l'aide du logiciel MorphoJ v1.0e [86]. Dans le premier cas, l'analyse se déroule en trois étapes :

1. Une superposition Procruste pour l'ensemble des points-repères homologues. Cette

TABLE 3.3 – Définition des points-repères posés sur le crâne (adaptées de [116]). Les points de la base du crâne sont placés sur la face interne, à part pour le méat acoustique externe et le canal carotidien où ils sont placés sur la face externe. Pour les foramens, le point est positionné au centre, sauf mention contraire.

Numéros	Définition des points-repères
$\mathbf{MF}$	Ligne médiane de la face (n=4)
27	Nasion (point médian de la suture naso-frontale)
28	Rhinion (extrémité inférieure de la suture internasale)
29	Nasospinale (point le plus antérieur de l'épine nasale)
30	Prosthion (point le plus antérieur du processus alvéolaire du maxillaire)
MB	Ligne médiane de la base du crâne (n=7)
31	Opisthion (point le plus postérieur du foramen magnum)
32	Basion (point le plus antérieur du foramen magnum)
33	Dos de la selle (point le plus postérieur)
34	Fosse hypophysaire (point le plus inférieur)
35	Tubercule de la selle (point le plus postérieur)
36	Lame criblée (point le plus postérieur)
37	Foramen caecum
$\mathbf{LF}$	Face, côté gauche $(n=5)$
38	Dacryon (intersection entre l'os frontal et la suture lacrymo-maxillaire)
39	Echancrure supra-orbitaire
40	Intersection entre la suture fronto-zygomatique et la marge de l'orbite
41	Intersection entre la suture zygomatico-maxillaire et la marge de l'orbite
42	Foramen infra-orbitaire
LB	Base du crâne, côté gauche (n=8)
43	Foramen hypoglosse
44	Foramen jugulaire (point le plus antéro-médial)
45	Foramen déchiré antérieur
46	Foramen épineux
47	Foramen ovale
48	Foramen rond
49	Fissure orbitaire supérieure (point le plus antéro-supéro-latéral)
50	Foramen du canal optique
TB	Os temporal gauche (n=7)
51	Apex de la pyramide pétreuse
52	Base de la pyramide pétreuse
53	Méat acoustique interne
54	Ouverture de l'aqueduc du vestibule
55	Foramen mastoïdien
56	Méat acoustique externe
57	Foramen du canal carotidien



FIGURE 3.1 – Points-repères utilisés pour l'analyse morphométrique du labyrinthe gauche. Spécimen : *Homo sapiens* Karlsruhe 17, vues latérale (à gauche) et dorsale (à droite). Les points-repères 1 et 2 sont situés dans les plans définis par le premier et le dernier tour de la cochlée, respectivement. Les points-repères 8, 9 et 10 sont positionnés sur la surface. Les autres points-repères sont localisés sur la ligne centrale de la cochlée et des canaux semi-circulaires. Voir la Table 3.2 pour la définition des points-repères.

étape consiste en un centrage des configurations de points par translation, suivi de leur mise à l'échelle et de leur rotation, afin de superposer l'ensemble des spécimens.

- 2. Une régression multivariée des coordonnées Procruste (variables dépendantes) par rapport au logarithme de la taille centroïde (variable indépendante). L'utilisation des résidus de régression ainsi obtenus permet d'éliminer l'effet allométrique.
- 3. Une analyse des moindres carrés partiels (PLS : partial least squares) sur les résidus de régression, au sein de la configuration, en séparant le bloc des variables correspondant au labyrinthe de celui correspondant au crâne, afin de décrire les relations entre ces deux blocs.

Dans le deuxième cas, le déroulement de l'analyse est similaire, à deux différences près :

- les deux premières étapes sont réalisées sur chacun des deux blocs de variables (préalablement définis);
- la troisième étape se fait entre les deux blocs, sur les résidus de régression obtenus pour chacun.

Des analyses sont aussi réalisées directement sur les coordonnées Procruste, sans faire de régression multivariée. Les effets allométriques entrent alors en compte.

Le but de l'analyse PLS est de maximiser les patrons de covariation entre les deux blocs de variables, plutôt qu'au sein de chaque bloc. Pour chaque bloc, les variables sont regroupées en composantes similaires à celles calculées lors d'une analyse en composantes principales. Par conséquent, la configuration des points-repères pour chaque spécimen est décrite comme une valeur le long de deux axes (un pour chaque bloc de variables), et ceci pour chaque composante. De même, un coefficient RV quantifie l'intégration globale entre les deux blocs. Pour chaque paire d'axes, la covariation maximale est quantifiée par un coefficient de corrélation. Chaque coefficient est supporté par un test de permutation pour l'hypothèse zéro selon laquelle les deux blocs sont totalement indépendants [129].


FIGURE 3.2 – Points-repères utilisés pour l'analyse morphométrique de la face et de la base du crâne. Spécimen : *Homo sapiens* Karlsruhe 12, vue extérieure frontale (en haut) et vue intérieure de derrière (en bas). Points rouges : ligne médiane de la face (MF); jaunes : ligne médiane de la base (MB); oranges : côté gauche de la face (LF); verts : foramens du côté gauche de la base (LB); bleus : os temporal gauche (TB). Voir la Table 3.3 pour la définition des points-repères.



FIGURE 3.3 – **Points-repères utilisés pour l'analyse morphométrique de la base du crâne.** Spécimen : *Homo sapiens* Karlsruhe 12, vue extérieure ventrale (en haut) et vue intérieure dorsale (en bas). Points jaunes : ligne médiane de la base (MB) ; verts : foramens du côté gauche de la base (LB) ; bleus : os temporal gauche (TB). Voir la Table 3.3 pour la définition des points-repères.

Les permutations réalisées pour le test sont au nombre de 250 pour les analyses au sein d'une configuration et de 10000 pour les analyses entre deux blocs. Ces tests statistiques sont réalisés à l'aide du logiciel MorphoJ v1.0e [86].

Les analyses de covariation portent sur le labyrinthe d'une part, et d'autre part sur : — le crâne dans son ensemble;

- la ligne médiane (ensemble de MF et MB) ou la partie latérale du crâne (ensemble de LF, LB et TB);
- la face (ensemble de MF et LF) ou la base du crâne (ensemble de MB, LB et TB;
   chacune des cinq sous-parties du crâne (MF, MB, LF, LB, TB).

Dans chaque cas, les analyses sont réalisées en considérant que les deux blocs de variables sont situés soit dans une seule configuration, soit dans deux configurations indépendantes.

### 3.3 Résultats

#### 3.3.1 Allométrie

Sur l'échantillon considéré, on observe d'assez bonnes corrélations entre la taille et la forme pour le crâne dans son ensemble, pour sa base et pour sa partie latérale, que le labyrinthe soit inclus ou non (Tab. 3.4). La corrélation est bonne pour le labyrinthe pris isolément. Cependant, seule la corrélation observée pour l'ensemble formé par le crâne et le labyrinthe est statistiquement significative. L'effet de la taille sur la forme pour l'ensemble formé par la ligne médiane du crâne et le labyrinthe est aussi significatif, mais la corrélation est moins bonne.

TABLE 3.4 – Résultat de la régression linéaire entre les coordonnées Procruste et le logarithme de la taille centroïde. A gauche, valeurs sans le labyrinthe; à droite, valeurs avec le labyrinthe. Les lignes grisées correspondent aux blocs pour lesquelles la corrélation est statistiquement significative à  $P \leq 0.05$  (valeurs en gras) dans au moins un des cas.

Partie du crâne	$R^2$	Valeur-P	% prédit
Crâne	0.640 / <b>0.697</b>	0.169 / 0.048	14.0 / <b>17.1</b>
Médiane	$0.498 \ / \ 0.444$	$0.331 \ / \ 0.023$	12.6 / 21.5
Latéral	$0.696 \ / \ 0.605$	$0.691 \ / \ 0.400$	$9.5 \ / \ 11.6$
Face	$0.534\ /\ 0.489$	$0.363\ /\ 0.242$	$12.1\ /\ 13.8$
Base	$0.641\ /\ 0.706$	$0.830\ /\ 0.497$	$8.4 \ / \ 10.9$
$\mathrm{MF}$	$0.594\ /\ 0.243$	$0.591\ /\ 0.256$	$7.6\ /\ 14.3$
MB	$0.332\ /\ 0.201$	$0.634\ /\ 0.243$	$8.3 \ / \ 14.2$
m LF	$0.322\ /\ 0.184$	$0.439\ /\ 0.519$	$11.1\ /\ 10.4$
LB	$0.400 \;/\; 0.267$	$0.434\ /\ 0.153$	$11.4 \ / \ 14.9$
TB	$0.575\ /\ 0.624$	$0.585\ /\ 0.414$	$9.5\ /\ 11.7$
Labyrinthe	0.859 $/$ -	0.272 $/$ -	12.7 / -

Les spécimens les plus grands ont la base du crâne plus fléchie et le crâne plus étroit par une rotation vers l'arrière de sa partie latérale (Fig. 3.4,3.5, Table 3.5).

# 3.3.2 Covariation entre blocs de variables au sein d'une même configuration

Les études de covariation au sein d'une configuration permettent de prendre en compte les tailles et orientations relatives des deux blocs de variables (Tab. 3.6). Quand les effets de l'allométrie sont exclus, on observe des corrélations significatives ( $P \leq 0.05$ ) du labyrinthe avec la base du crâne (RV = 0.808, P < 0.001) et avec tous les sous-ensembles qui en font partie, mais aussi avec la ligne médiane du crâne (RV = 0.709, P = 0.044) et avec la partie latérale du crâne (RV = 0.793, P = 0.004). Des corrélations moins bonnes et moins significatives ( $P \simeq 0.10$ ) sont observées avec le crâne pris dans son ensemble, la face et la ligne médiane de la face. En revanche, la partie latérale de la face n'est pas significativement corrélée au labyrinthe. Quand les effets allométriques sont inclus, les mêmes covariations sont observées mais avec de moins bons coefficients de corélation (sauf pour la ligne médiane de la base) et une significativité plus faible. Ainsi, seules les



FIGURE 3.4 – Corrélation entre le logarithme de la taille centroïde (en  $\mu$ m) et la forme pour le crâne, labyrinthe inclus. Les changements de forme associés sont représentés sur la Figure 3.5 et résumés dans la Table 3.5.



FIGURE 3.5 - Changements de forme associés aux variations de la taille centroïde du crâne, labyrinthe inclus. En rouge, valeur de régression de - 0,1; en bleu, valeur de + 0,1. Dans chaque cas : à gauche, ensemble du crâne; à droite, grossissement du labyrinthe.

corrélations avec la base du crâne et ses différentes parties gardent une P-valeur inférieure à 5% (ou très proche).

TABLE 3.5 – Changements de forme observés chez les spécimens ayant les tailles centroïdes les plus élevées (crâne et labyrinthe inclus).

Crâne	Labyrinthe
Changements de taille et translations	
<ul> <li>Augmentation de la hauteur de la face</li> <li>Augmentation de la hauteur de la par- tie postérieure de la base</li> </ul>	<ul> <li>Translation vers le bas du labyrinthe</li> <li>Translation vers le bas du LSC</li> <li>Diminution du diamètre du LSC</li> <li>Augmentation du diamètre du PSC</li> </ul>
Dans le plan sagittal (Vue latérale, avant à	gauche et base en bas)
<ul> <li>Rotation O des orbites, de la face an- térieure de la fosse crânienne posté- rieure, de la face postérieure des py- ramides pétreuses</li> <li>Rotation O de la face</li> </ul>	<ul> <li>— Rotation ♂ de la CC et du PSC</li> <li>— Rotation ♂ de la cochlée, du ASC</li> </ul>
Dans le plan transversal (Vue dorsale, ava	nt à gauche et côté en bas)
<ul> <li>Rotation () des orbites et de leur axe, des foramens de la base et des pyra- mides pétreuses</li> </ul>	<ul> <li>— Rotation ♂ du labyrinthe</li> <li>— Rotation ♂ de la cochlée</li> <li>— Rotation ♂ du LSC</li> </ul>
Dans le plan coronal (Vue frontale, côté à	droite et base en bas)
— Rotation $\circlearrowright$ de l'os temporal	<ul> <li>— Rotation č) du labyrinthe</li> <li>— Rotation č) du vestibule, de la cochlée, du ASC et du PSC</li> </ul>

TABLE 3.6 – **Résultat des analyses PLS au sein d'une configuration unique.** La colonne "% Cov. tot." correspond au pourcentage de la covariation totale expliqué par la PLS 1. Dans chaque colonne, la valeur indiquée à gauche prend en compte les effets de taille et celle à droite ne les prend pas en compte. Les lignes grisées correspondent aux blocs pour lesquelles la covariation est statistiquement significative à  $P \leq 0.05$  (valeurs en gras) dans au moins un des cas.

Bloc 1	Bloc 2	Coefficient RV	Valeur-P	% Cov. tot.
LABY	Crâne	$0.669 \ / \ 0.686$	$0.176 \ / \ 0.100$	$50.6 \ / \ 54.3$
LABY	Médiane	$0.662 \ / \ 0.709$	$0.136 \ / \ 0.044$	$47.2 \ / \ 49.4$
LABY	Latéral	$0.742 \ / \ 0.793$	$0.140 \ / \ 0.004$	$46.9 \ / \ 49.8$
LABY	Face	$0.632\ /\ 0.668$	$0.216 \ / \ 0.100$	$52.8 \ / \ 48.5$
LABY	Base	$0.785 \ / \ 0.808$	$0.004 \ / < 0.001$	$50.0\ /\ 56.3$
LABY	$\mathrm{MF}$	$0.484\ /\ 0.514$	$0.192\ /\ 0.104$	$47.3\ /\ 51.7$
LABY	MB	$0.738 \ / \ 0.712$	$0.032 \ / \ 0.016$	$53.2\ /\ 62.9$
LABY	m LF	$0.499\ /\ 0.527$	$0.656 \ / \ 0.396$	$46.8 \ / \ 53.6$
LABY	LB	$0.662 \ / \ 0.668$	$0.052 \ / \ 0.008$	$59.8 \ / \ 69.3$
LABY	TB	$0.760 \ / \ 0.776$	$0.048 \ / \ 0.012$	$47.6 \ / \ 48.9$

La corrélation entre le labyrinthe et le crâne est représentée sur la Figure 3.6. Les covariations associées sont représentées dans le Figure 3.7 et résumées dans la Table 3.7.



FIGURE 3.6 – Corrélation entre le crâne et le labyrinthe pour le premier axe de la **PLS sur les résidus de régression.** Le bloc 1 correspond au labyrinthe et le bloc 2 au crâne. Les changements de forme associés sont représentés sur la Figure 3.7 et résumés dans la Table 3.7.



FIGURE 3.7 -Covariation entre le crâne et le labyrinthe pour la forme et l'orientation. En rouge, valeur de l'axe de - 0,1 ; en bleu, valeur de + 0,1. Dans chaque cas : à gauche, ensemble du crâne ; à droite, grossissement du labyrinthe.

TABLE 3.7 – Changements de forme observés chez les spécimens ayant les plus faibles valeurs pour les axes correspondant au crâne d'une part et au labyrinthe d'autre part, pour une PLS au sein d'une même configuration sur les résidus de régression.

Crâne	Labyrinthe
Changements de taille et translations	
<ul> <li>Translation postéro-médiale de la py- ramide pétreuse</li> <li>Face plus plate</li> </ul>	<ul> <li>Translation postéro-médiale du laby- rinthe</li> <li>Translation vers le bas et raccourcis- sement de la crus commune</li> </ul>
Dans le plan sagittal (Vue latérale, avant à	gauche et base en bas)
<ul> <li>Rotation O de l'orbite et de son axe, de la partie postérieure de la ligne mé- diane de la base, de la face postérieure des pyramides pétreuses</li> <li>Rotation O de la partie antérieure de la base</li> </ul>	<ul> <li>Rotation O du labyrinthe</li> <li>Rotation O de l'axe de la cochlée</li> <li>Rotation O de la base de la cochlée, de la partie postérieure du vestibule, de la crus commune et du PSC</li> </ul>
Dans le plan transversal (Vue dorsale, ava	nt à gauche et côté en bas)
<ul> <li>— Rotation ♂ de l'axe de l'orbite et des foramens de la base du crâne</li> </ul>	<ul> <li>— Rotation ♂ de la base de la cochlée</li> <li>— Rotation č) de l'axe de la cochlée et du LSC (+ rond)</li> </ul>
Dans le plan coronal (Vue frontale, côté à	droite et base en bas)
<ul> <li>— Rotation ♂ de l'orbite et de la pyra- mide pétreuse</li> <li>— Rotation ♂ du fond de l'orbite</li> </ul>	<ul> <li>Rotation O du labyrinthe</li> <li>Rotation O de la crus commune, de la base et de l'axe de la cochlée</li> </ul>

#### 3.3.3 Covariations entre blocs de variables indépendantes

Au niveau de la forme, le labyrinthe est plutôt bien corrélé au crâne, à sa base et à sa partie latérale (Tab. 3.8). Cependant, aucune de ces corrélations n'est statistiquement significative ( $P \leq 0.05$ ). Quand les effets allométriques sont exclus, la significativité est la moins mauvaise pour les covariations du labyrinthe avec le crâne (RV = 0.698, P = 0.228), la face (RV = 0.604, P = 0.218), la ligne médiane de la face (RV = 0.432, P = 0.241) et la partie latérale de la face (RV = 0.544, P = 0.211). Cependant, le coefficient de corrélation est plus faible concernant la face. Quand les effets allométriques sont inclus, on retrouve des valeurs-P similaires pour ces covariations sauf avec le côté de la face. La significativité des covariations avec la ligne médiale du crâne (RV = 0.624, P = 0.213) et la ligne médiane de la base (RV = 0.608, P = 0.203) est moins mauvaise. Par ailleurs, les coefficients de corrélation sont plus élevés, sauf pour la partie latérale de la face et les foramens de la base.

Les covariations de forme entre le labyrinthe et le crâne sont représentées sur la Figure 3.8 et résumées dans la Table 3.9.

TABLE 3.8 – Résultat des analyses PLS entre deux blocs de variables indépendantes.
La colonne " $\%$ Cov. tot." correspond au pour centage de la covariation totale expliqué par la PLS
1. Dans chaque colonne, la valeur indiquée à gauche prend en compte les effets de taille et celle
à droite ne les prend pas en compte.

Bloc 1	Bloc 2	Coefficient RV	Valeur-P	% Cov. tot.
LABY	Crâne	$0.746\ /\ 0.698$	$0.183 \ / \ 0.228$	$33.3 \ / \ 38.5$
LABY	Médiane	$0.624\ /\ 0.497$	$0.213\ /\ 0.664$	$39.9 \;/\; 43.6$
LABY	Latéral	$0.730\ /\ 0.670$	$0.460 \ / \ 0.393$	$28.1 \ / \ 33.7$
LABY	Face	$0.647\ /\ 0.604$	$0.221\ /\ 0.218$	$36.7 \;/\; 34.1$
LABY	Base	$0.753\ /\ 0.698$	$0.371\ /\ 0.300$	$37.0 \ / \ 38.6$
LABY	$\mathrm{MF}$	$0.489\ /\ 0.432$	$0.174\ /\ 0.241$	$56.3\ /\ 57.9$
LABY	MB	$0.608\ /\ 0.496$	$0.203\ /\ 0.625$	$50.8 \ / \ 49.8$
LABY	$\mathrm{LF}$	$0.507\ /\ 0.544$	$0.544\ /\ 0.211$	$57.8\ /\ 58.9$
LABY	LB	$0.522\ /\ 0.555$	$0.800\ /\ 0.387$	$35.3 \;/\; 45.4$
LABY	TB	$0.578\ /\ 0.530$	$0.640\ /\ 0.527$	$36.8 \ / \ 37.1$



FIGURE 3.8 – Corrélation entre le crâne et le labyrinthe pour le premier axe de la **PLS sur les résidus de régression.** Le bloc 1 correspond au labyrinthe et le bloc 2 au crâne. En rouge, valeur de l'axe de - 0,1; en bleu, valeur de + 0,1. A gauche, vue frontale; en haut à droite, vue latérale; en bas à droite, vue dorsale. Les changements de forme associés sont résumés dans la Table 3.9.

TABLE 3.9 – Changements de forme observés chez les spécimens ayant les plus faibles valeurs pour les axes correspondant au crâne d'une part et au labyrinthe d'autre part, pour une PLS entre deux blocs indépendants sur les résidus de régression.

Crâne	Labyrinthe
Changements de taille et translations	
<ul> <li>Cavité nasale + haute</li> <li>Distance basion-selle + longue</li> <li>Face postérieure des pyramides pé- treuses + haute</li> </ul>	<ul> <li>Raccourcissement de la crus commune</li> <li>Translation vers le bas de la crus commune</li> </ul>
Dans le plan sagittal (Vue latérale, avant à	gauche et base en bas)
<ul> <li>Rotation O de la partie antérieure de la ligne médiane de la base</li> <li>Rotation O et de la ligne basion-selle, de la face postérieure des pyramides pétreuses et des orbites</li> </ul>	<ul> <li>Rotation O de l'axe de la cochlée</li> <li>Rotation O de la base de la cochlée, de la fenêtre ronde, de la partie médiale du LSC, de la CC, du ASC, du PSC</li> </ul>
Dans le plan transversal (Vue dorsale, ava	nt à gauche et côté en bas)
<ul> <li>Rotation I de la partie latérale de la base et de la partie médiale de l'orbite (sans changement de son axe)</li> </ul>	<ul> <li>— Rotation ♂ de l'axe de la cochlée et du LSC</li> <li>— Rotation ♂ de la base de la cochlée</li> </ul>
Dans le plan coronal (Vue frontale, côté à	droite et base en bas)
— Rotation $\circlearrowleft$ de l'orbite	$-$ Rotation $\circlearrowleft$ de la crus commune et de la base et de l'axe de la cochlée

#### 3.4 Discussion

#### 3.4.1 Significativité statistique

Dans cette étude préliminaire, la taille de l'échantillon est très réduite (5 hommes, 5 femmes) non seulement en valeur absolue, mais aussi comparée à la quantité de pointsrepères utilisée. Par conséquent, même lorsque les valeurs-P des tests de permutation indiquent une bonne significativité statistique, les résultats doivent être considérés avec beaucoup de précautions. En effet, la petite taille de l'échantillon empêche toute certitude en ce domaine : certaines corrélations qui sont significatives sur l'échantillon considéré pourraient ne pas l'être sur un plus large échantillon, et inversement. La discussion qui suit propose des pistes de réflexion autour de l'intégration morphologique du labyrinthe dans le crâne, sous réserve que les tendances observées dans cette étude puissent être vérifiées sur un échantillon beaucoup plus important.

Alors que les coefficients de corrélation sont plutôt bons, aucune corrélation n'est significative entre la forme du crâne et celle du labyrinthe quand l'orientation n'est pas prise en compte. La forme du crâne n'a donc par elle-même aucune conséquence sur la forme du labyrinthe, quelle que soit la partie du crâne considérée. En revanche, l'effet combiné de la forme et de l'orientation donne des covariations bien supportées statistiquement et significatives. Les meilleurs coefficients de corrélation correspondent à la base du crâne, notamment l'os temporal, ce qui est assez logique puisque c'est là que se trouve le labyrinthe. En revanche, les liens avec les orbites sont mal corrélés et non significatifs.

#### 3.4.2 Effets de l'orientation

Les différences observées entre les deux types d'analyses aux moindres carrés partiels (avec et sans l'effet de l'orientation) permettent de distinguer les changements de forme du labyrinthe uniquement liés à son orientation par rapport au reste du crâne.

Par comparaison avec ce qu'on observe quand on considère la forme uniquement, des caractères crâniens supplémentaires covarient avec le labyrinthe lorsqu'on prend en compte les effets de l'orientation :

- l'axe base-apex de la pyramide pétreuse subit une rotation horaire dans le plan coronal et une translation postéro-médiale, au lieu d'une rotation anti-horaire dans le plan transversal;
- la flexion de la base est moins prononcée mais le foramen magnum est concerné par la rotation de la partie postérieure de la base;
- la partie latérale de la marge de l'orbite est plus basse alors que la fissure orbitaire supérieure est plus haute et moins latérale, ce qui fait que l'axe des orbites subit une rotation anti-horaire et est légèrement plus divergent par rapport au plan sagittal.

L'orientation du labyrinthe dans le crâne suit celle des pyramides pétreuses :

- la rotation horaire du labyrinthe dans le plan sagittal correspond à celle de la face postérieure de la pyramide pétreuse
- la rotation horaire du labyrinthe dans le plan coronal correspond à celle de la pyramide pétreuse
- la translation postéro-médiale correspond à celle de la ligne apex-base de la pyramide pétreuse

L'effet des orientations relatives est peu visible sur la forme du labyrinthe : la seule différence porte sur la torsion du canal semi-circulaire latéral, qui est plus prononcée pour les spécimens ayant de faibles valeurs sur l'axe 1 à cause d'un relèvement de sa partie postérieure. La conséquence est une rotation anti-horaire de ce canal dans le plan sagittal. Cette rotation pourrait être liée à la rotation de l'axe optique et / ou à celle de la partie postérieure de la base dans la plan sagittal. Ces deux rotations se font dans le même sens, mais celle de l'axe optique est légèrement plus prononcée. La rotation résultante se fait donc dans le sens anti-horaire, ce qui est cohérent avec celle du canal semi-circulaire latéral. En revanche, la rotation de l'axe optique par rapport au plan sagittal ne semble pas avoir de conséquence sur la forme des canaux semi-circulaires. L'explication la plus probable est que cette rotation est compensée par les changements d'orientation du labyrinthe liés à ceux des pyramides pétreuses.

#### 3.4.3 Effets combinés de la forme et de l'orientation

L'ensemble des caractères morphologiques du labyrin the qui distinguent les humains des grands singes (décrits dans le chapitre 2 et dans [153]) se retrouve dans les covariations :

- la moindre projection postéro-latérale du LSC par sa rotation dans le plan sagittal
- une insertion plus haute sur le vestibule de l'extrémité opposée à l'ampoule du LSC, d'où sa position plus haute par rapport au PSC et ses changements d'angle par rapport à la cochlée, la crus commune et la ligne reliant les ampoules des canaux verticaux
- un PSC plus rond suite à sa rotation dans le plan sagittal
- les rotations de l'axe de la cochlée selon le plan transversal et le plan coronal
- une inversion de la torsion du PSC par une rotation de la crus commune dans le plan sagittal et le plan coronal

Il est intéressant de noter que, dans le plan sagittal et le plan coronal, la base de la cochlée tourne en sens opposé à son axe.

Dans le plan sagittal, l'axe de la cochlée tourne dans le même sens que la face postérieure des pyramides pétreuses et que la partie postérieure de la ligne médiane de la base, alors que l'ensemble du système vestibulaire tourne en sens opposé. Les orbites tournent dans le même sens que la fosse postérieure du crâne, ce qui peut sembler contradictoire avec l'hypothèse d'une orientation constante des canaux par rapport à cet axe. Cependant, la rotation absolue des orbites est moins prononcée que celle de la partie postérieure de la base. Par conséquent, la rotation *relative* des orbites est en sens inverse, c'est-à-dire dans le même sens que celle du système vestibulaire par rapport à la cochlée, ce qui est cohérent avec l'hypothèse.

Dans le plan transversal, la base de la cochlée tourne dans le même sens que les foramens latéraux de la base du crâne. L'axe de la cochlée et le LSC subissent une rotation opposée, cohérente avec l'orientation de l'axe des orbites qui n'est pas modifiée.

Dans le plan coronal, la rotation du fond des orbites provoque une rotation de l'axe optique dans le même sens que la rotation observée pour la cochlée et la crus commune. La rotation de la crus commune, couplée à son raccourcissement et sa translation vers le bas, crée une rotation du plan des canaux semi-circulaires verticaux cohérente avec l'orientation des orbites.

Ainsi, l'ensemble des modifications morphologiques du labyrinthe humain est la conséquence de son intégration dans le crâne. Plus particulièrement, le labyrinthe pris dans sa globalité se déplace dans le crâne selon les mouvements des pyramides pétreuses, mais ses canaux semi-circulaires gardent une orientation constante par rapport à l'axe des orbites. Les rotations opposées de l'axe et de la base de la cochlée sont plus complexes à interpréter. L'orientation de la cochlée dans le crâne n'a aucune importance dans le fonctionnement de l'audition. En revanche, sa position par rapport à celle de la fenêtre ovale a probablement de l'importance car c'est à cet endroit que s'insère un osselet de l'oreille moyenne, l'étrier, qui transmet le son. En revanche, la position du méat acoustique interne par rapport à l'axe et à la base de la cochlée est variable.

#### 3.4.4 Effets allométriques

Une augmentation de la taille correspond à une rotation selon le plan du ASC de la partie antérieure du labyrinthe (ASC, vestibule, cochlée) en sens opposé à ce qui caractérise les humains par rapport aux grands singes. Parallèlement, le LSC et le PSC connaissent des changements de diamètre et des rotations dans le plan sagittal et le plan transversal qui sont cohérentes avec les caractères des humains.

La corrélation entre la taille et la forme est très bonne pour le labyrinthe. Cependant, elle n'est pas significative. En revanche, la corrélation entre taille et forme est à la fois bonne et significative pour le crâne, mais uniquement lorsque le labyrinthe est inclus. On peut supposer que l'effet allométrique au niveau du labyrinthe n'est qu'un effet indirect de l'allométrie du crâne : la taille agit sur la forme du labyrinthe *via* des modifications de la forme du crâne, elles-mêmes corrélées à la forme du labyrinthe.

#### 3.4.5 Intégration du pétreux dans le crâne

Les covariations les mieux supportées statistiquement se font avec l'os temporal : le labyrinthe suit son orientation. Cependant, on observe aussi de bonnes corrélations avec l'ensemble de la base du crâne et, dans une moindre mesure, la ligne médiane de la face. On peut émettre l'hypothèse que ces corrélations se font de manière indirecte avec le labyrinthe.

Chez les Primates haplorrhiniens, la flexion de la ligne médiane du basicrâne est corrélée à l'angle formé par l'axe des orbites et le clivus occipital [133]. Les humains se positionnent sur le droite de régression de ces Primates [132]. Les variations intraspécifiques observées dans l'étude présente sont cohérentes avec cette tendance.

Chez les humains, la forme de la face est significativement corrélée à la partie latérale de la base [116]. Ainsi, une rotation coronale des pyramides pétreuses et de la bordure antérieure de la fosse crânienne moyenne est corrélée à une rotation des orbites dans le même sens, ce qui correspond aux covariations observées dans cette étude.

Chez les hominines, ni la forme ni la hauteur de la face ne sont corrélées à la flexion de la ligne médiane du basicrâne [11, 116, 117]. En revanche, l'orientation de la ligne médiane de la face lui est corrélée : lors de la rotation de la partie postérieure de la base, elle tourne en sens inverse [12, 117]. Ceci est en contradiction avec la tendance observée pour les analyses de covariation entre le labyrinthe et le crâne, mais est cohérent avec l'effet allométrique.

La ligne médiane de la base du crâne et la fosse crânienne moyenne ne sont pas corrélées chez *Homo sapiens* [10]. Ceci tendrait à montrer que les parties médiane et latérale de la base sont découplées. Or les observations de cette étude montrent que chez les humains, l'ensemble de la fosse crânienne postérieure (face postérieure des pyramides pétreuses, foramens latéraux de la base, partie postérieure de la ligne médiane de la base) tournent dans le même sens. A notre connaissance, le lien entre le côté et la ligne médiane de la fosse postérieure n'a pas été démontré. Une étude montre que les rotations dans le plan sagittal de la face postérieure des pyramides pétreuses et de la partie postérieure de la ligne médiane de la base par rapport à la partie antérieure de la ligne médiane de la base même sens chez tous les Primates [143]. L'angle de flexion de la ligne médiane de la base est corrélé négativement à la taille relative du cerveau, mais pas l'orientation de la face postérieure des pyramides pétreuses dans le plan sagittal. En revanche, l'orientation des pyramides pétreuses par rapport au plan sagittal est corrélée négativement à la taille du cerveau. Il existe donc au moins une corrélation indirecte entre la flexion de la ligne médiane du basicrâne et l'orientation des pyramides pétreuses dans le plan sagittal : quand la base se fléchit, les pyramides pétreuses deviennent plus coronales. La tendance intraspécifique chez des humains modernes est légèrement différente de cette tendance interspécifique : la flexion de la base survient avec la translation postéro-médiale des pyramides plutôt qu'une rotation. Par contre, cette tendance intraspécifique est en accord avec les corrélations observées au cours du développement embryonnaire humain de 9 à 29 semaines [76].

## 3.5 Conclusion

Chez les humains, la forme du crâne n'est pas corrélée de manière significative avec celle du labyrinthe. En revanche, l'effet combiné de la forme du crâne et de l'orientation du labyrinthe par rapport à celui-ci conditionne la morphologie du labyrinthe. Alors que le labyrinthe suit l'orientation des pyramides pétreuses dans le crâne, les canaux semi-circulaires gardent une orientation constante par rapport à l'axe des orbites. Plus particulièrement, les caractères suivants sont corrélés :

- dans le plan sagittal, la rotation de la partie postérieure du vestibule en sens opposé à celle de la face postérieure de la pyramide pétreuse;
- dans le plan transversal, la rotation vers l'avant de la partie arrière du canal semicirculaire latéral avec la translation postéro-médiale de la pyramide pétreuse;
- dans le plan coronal, la rotation de la crus commune et de la partie médiale des canaux semi-circulaires verticaux en sens opposé à celle de la pyramide pétreuse.

Les covariations entre la morphologie du crâne et celle de la cochlée sont plus difficiles à interpréter. En effet, l'orientation de son axe et celle de son tour basal ne varient pas de la même façon et il n'y a pas de lien clair avec l'os temporal. Cependant, la tendance intraspécifique dans la morphologie de la cochlée par rapport au reste du labyrinthe correspond à la tendance interspécifique entre humains et grands singes.

Des covariations sont observées non seulement entre le labyrinthe et la pyramide pétreuse, mais aussi avec la ligne médiane et la partie latérale du basicrâne, considérées ensemble ou séparément. Des corrélations moins significatives existent aussi avec le ligne médiane de la face. Comme l'orientation des pyramides pétreuses est corrélée de diverses manières avec l'une ou l'autre de ces parties du crâne, l'interprétation la plus vraisemblable est que les corrélations observées sont des corrélations indirectes. En clair, la morphologie du crâne est corrélée à celle des pyramides pétreuses, elle-même corrélée à celle du labyrinthe.

Ainsi, tous les caractères morphologiques du labyrinthe qui différencient les humains des grands singes sont expliqués par son intégration dans le crâne. La morphologie du labyrinthe est donc le reflet de contraintes stériques et non de contraintes fonctionnelles. Par conséquent, on ne peut pas l'interpréter en termes de comportement locomoteur, du moins pour les espèces appartenant au rameau humain.

Tous les caractères identifiés dans le chapitre 2 comme discriminants pour chaque espèce de grand singe correspondent à l'un des caractères qui covarient avec la morphologie du crâne chez les humains. Cependant, le schéma d'intégration de la face et du basicrâne des humains est différent de celui des grands singes (voir par exemple [116, 117, 132]). Il est donc possible que les covariations entre le crâne et le labyrinthe soient différentes de celles observées chez les humains. Il serait intéressant de les examiner pour chacune de ces espèces, afin de déterminer si des tendances communes se dégagent et si elles suffisent à expliquer la morphologie.

Les caractères morphologiques du labyrinthe propres aux gibbons ne correspondent à aucune des covariations observées dans l'espèce humaine. Par ailleurs, les tailles des canaux semi-circulaires relatives à la masse corporelle sont en-dehors de la tendance des grands singes [153]. Les covariations entre le labyrinthe et le crâne sont probablement différentes de celles des grands singes, avec des effets allométriques importants.

## Chapitre 4

## Le labyrinthe osseux de *Sahelanthropus tchadensis*

## Résumé

**Contexte** La découverte au Tchad de *Sahelanthropus tchadensis*, une nouvelle espèce d'Hominine datée de 7 millions d'années, a repoussé spatialement et temporellement les limites de la connaissance sur les origines du rameau humain. Cette espèce est caractérisée par une mosaïque de caractères ancestraux et dérivés, dont certains lui sont propres. La morphologie de la base du crâne indique une adaptation à l'usage de la bipédie mais, en l'absence de restes post-crâniens, cette assertion est difficile à vérifier. Des éléments pourraient être apportés par le labyrinthe osseux, dont certains caractères sont liés à la locomotion.

**Objectifs** A partir de l'étude du labyrinthe de *S. tchadensis* comparé à d'autres Hominoïdes actuels et fossiles :

- Déterminer le comportement locomoteur de S. tchadensis
- Dégager les tendances évolutives dans la morphologie du labyrinthe osseux au cours de l'évolution du rameau humain
- Étudier les tendances évolutives dans les covariations entre le labyrinthe et le basicrâne au sein du rameau humain

**Matériel et méthodes** Les labyrinthes osseux de *S. tchadensis* (TM 266-01-060-1), 5 autres Hominines fossiles (OH 5, SK 879, StW 98, StW 255, StW 329) et de 65 Hominoïdes actuels (représentant 5 genres) sont reconstruits virtuellement. 22 points-repères sont placés. Après superposition Procruste, leurs coordonnées spatiales sont comparées par une analyse en composantes principales.

En parallèle, des mesures de distances et d'angles sont effectuées sur les labyrinthes osseux de TM 266-01-060-1 et OH 5. La masse corporelle de *S. tchadensis* est estimée à partir de l'aire des molaires. Les mesures et la masse sont comparées avec des données sur d'autres Hominoïdes actuels et fossiles, extraites de diverses sources bibliographiques. Un coefficient d'agilité relative est calculé pour chaque espèce actuelle et fossile à partir de la masse corporelle et du rayon des canaux semi-circulaires.

**Résultats** La morphologie du labyrinthe osseux de *S. tchadensis* est très semblable à celle des chimpanzés, à part le canal semi-circulaire postérieur qui est rond et tordu comme chez les Hominines et le canal semi-circulaire latéral qui est plus projeté comme chez les gorilles. Le canal semi-circulaire postérieur est plus grand que les autres canaux. Le coefficient d'agilité relative calculé pour la moyenne des canaux semi-circulaires indique une agilité dans la gamme de celle des humains, des chimpanzés et de la plupart des Hominines fossiles, voire un peu plus élevée.

**Interprétations** Le dernier ancêtre commun à l'homme et au chimpanzé avait probablement un labyrinthe de morphologie similaire à celle de *S. tchadensis*, qui partage de nombreux caractères ancestraux avec les grands singes. Seules la forme arrondie et la torsion du canal semi-circulaire postérieur seraient des caractères dérivés, apparus très tôt au cours de l'évolution humaine. L'évolution du rameau humain est marquée par une tendance à la rotation vers le bas et l'avant de la partie postérieure et la partie inférieure du labyrinthe. Chez *H. erectus* la rotation vers l'avant du canal semi-circulaire latéral donne au labyrinthe osseux son aspect moderne.

Si la morphologie est le reflet du comportement locomoteur, alors *S. tchadensis* avait une locomotion semi-terrestre proche de celle de chimpanzé, avec une composante quadrupède plus prononcée. En clair, dans les arbres il se déplaçait en grimpant sur les troncs et un peu en se suspendant aux branches, alors qu'il utilisait surtout la quadrupédie au sol et assez peu la bipédie. Cette interprétation est peu cohérente avec la morphologie du basicrâne.

Il est probable que la morphologie du labyrinthe de S. tchadensis soit le reflet de covariations avec le basicrâne observée chez les Primates plutôt que de sa locomotion. En effet, on observe chez les Hominines d'une part que la rotation dans le plan sagittal de la face postérieure des pyramides pétreuses est liée à celle des parties postérieure et inférieure du labyrinthe, d'autre part que la rotation dans le plan transversal des pyramides pétreuses est liée à celle du canal semi-circulaire latéral. Ces deux modifications de la forme du basicrâne pourraient être liées à l'encéphalisation croissante dans le rameau humain, surtout à partir de l'espèce H. erectus.

## Abstract

**Background** When *Sahelanhtropus tchadensis* was found in Chad, this new hominin species dated from 7 million years ago spatially and temporally lengthened the limits of the knowledge about the origins of the human branch. This species is characterized by a mosaic of ancestral and derived features, some of them being its specificity. The cranial base morphology implies an adaptation to a bipedal locomotion but, without post-cranial remains, this statement can not be confirmed. New elements can be brought by the study of the labyrinth, since some of its features are linked to the locomotor behaviour.

**Objectives** Based on the study of the bony labyrinth of S. tchadensis compared to other modern and fossil hominoids :

- Determine the locomotor behaviour of S. tchadensis
- Bring out the evolutionary trends in the morphology of the bony labyrinth in the course of the human evolution
- Study the evolutionary trends in the covariations between the labyrinth and the basic ranium within the human branch

**Material and methods** The bony labyrinths of *S. tchadensis* (TM 266-01-060-1), 5 other fossil hominins (OH 5, SK 879, StW 98, StW 255, StW 329) and 65 modern hominoids (from 5 genus) are virtually reconstructed. 22 landmarks are positioned. After a Procrustes superimposition, their spatial coordinates are compared through a principal component analysis.

Simultaneously, distance and angle measurements are realized on the bony labyrinths of TM 266-01-060-1 and OH 5. The body mass of *S. tchadensis* is estimated from the surface of its molars. The measurements and the body mass are compared with data for other modern and fossil hominoids extracted from diverse publications. For every species, a relative agility value is estimated from the body mass and the arc size of the semicircular canals.

**Results** The morphology of the bony labyrinth of *S. tchadensis* is very close to the one of chimpanzees, except the round and twisted posterior semicircular canal, as in hominins, and the more posterolaterally projected lateral semicircular canal, as in gorillas. The posterior semicircular canal is larger than the two other ones. The relative agility value for the mean size of the semicircular canals indicates a locomotor agility within (and even slighly above) the range of humans, chimpanzees and most fossil hominins.

**Discussion** The morphology of the labyrinth of the last common ancestor of humans and chimpanzees was probably close to the one of *S. tchadensis*, which shares many anscestral features with great apes. Only the round and twisted shape of the posterior semicircular canal would be derived features, precoceously appeared in the course of the human evolution. This evolution is marked by a trend to a rotation of the posterior and inferior parts of the labyrinth towards the bottom and the front, respectively. In *H. erectus* the rotation of the lateral semicircular canal towards the front gives a modern-like shape of the labyrinth.

If the morphology of the labyrinth reflects the locomotor behaviour, then S. tchadensis had a semi-terrestrial locomotion, as chimpanzees, with a more frequent use of quadrupe-dalism. That is, he used vertical climbing and sometimes suspension in trees, whereas on

the ground he mostly used quadrupedalism and rarely bipedalism. This is not coherent with the basic anial morphology.

The morphology of the labyrinth of S. tchadensis is likely to reflect the covariations with the basic anium observed in Primates, more than locomotion. Indeed, in hominins, the rotation in the sagittal plane of the posterior face of the petrous pyramids is linked to the rotation of the posterior and inferior parts of the labyrinth, while the rotation in the transverse plane of the petrous pyramid is related to the rotation of the lateral semicircular canal. These changes in the shape of the cranial base could be linked to the increasing encephalization in the human branch, mainly with H. erectus and later species.

#### 4.1 Introduction

Dans les premières scènes du film 2001, l'Odyssée de l'espace de Stanley Kubrick [87], des pré-humains quadrupèdes découvrent un monolithe noir apparu mystérieusement au cours de la nuit. D'abord effrayés et intrigués par l'objet, ils finissent par s'en approcher. A la suite de cela, ils comprennent l'usage des outils et commencent à se tenir debout.

Cette scène, bien que complètement imaginaire et peu réaliste, est cependant une allégorie de l'évolution et de l'acquisition de caractères propres à l'homme : des capacités cognitives développées et la faculté à se déplacer sur deux jambes de manière permanente et efficace. Ainsi, lorsqu'on trouve une espèce fossile inconnue ressemblant à *Homo sapiens*, une des nombreuses interrogations qui naît est la suivante : ce Primate utilisait-il la locomotion bipède de manière usuelle? Et dans ce cas, quelle forme du locomotion bipède utilisait-il? Si une réponse positive est assez évidente pour les espèces les plus récentes, du genre *Homo*, elle l'est beaucoup moins pour des espèces plus anciennes, pour lesquelles les caractères du squelette peuvent être contradictoires. C'est pourquoi les paléoanthropologues sont toujours à la recherche de nouveau critères fiables pour déterminer le comportement locomoteur d'individus fossiles.

Au cours des vingt dernières années, certains auteurs se sont penchés sur le labyrinthe osseux. En effet, cet ensemble de cavités contient le vestibule, organe de l'équilibre. La taille du labyrinthe osseux est liée à la locomotion. Ainsi, le diamètre des canaux semicirculaires du vestibule est, à masses corporelles égales, plus élevé chez les espèces les plus agiles [144, 146]. Des liens entre la taille des canaux des humains et leur comportement bipède ont été suggérés [149, 150]. En particulier, rapporté à la masse corporelle, le rayon des canaux semi-circulaires antérieurs et postérieurs est élevé chez Homo sapiens par rapport aux grands singes [152]. Or le cerveau utilise les rotations dans le plan horizontal pour naviguer dans l'espace et celles dans les plans verticaux pour garder l'équilibre [53]. Dans la démarche bipède employée par l'espèce humaine, l'appui au sol est assuré alternativement par chacune des jambes au lieu des deux à la fois, ce qui implique des oscillations de part et d'autre du centre de gravité [40]. L'équilibre est donc plus précaire que dans la marche quadrupède, d'où l'importance des afférences en provenance des canaux semi-circulaires verticaux, ce qui expliquerait leur grande taille chez Homo sapiens. Un autre argument en faveur de cette hypothèse est le fait qu'on retrouve cette grande taille des canaux semi-circulaires antérieurs et postérieurs chez Homo erectus, mais pas chez les australopithèques sud-africains [151, 149]. En effet, Homo erectus, contrairement aux espèces plus anciennes du rameau humain, possède des caractères osseux compatibles avec une démarche bipède similaire à celles des humains modernes [40]. En revanche, Homo neandertalensis a des petits canaux verticaux par rapport aux humains modernes et à *H. erectus*, malgré sa locomotion bipède [147]. Ceci pourrait être lié à leurs membres plus courts et plus robustes, ce qui abaisse leur centre de gravité et donc stabilise leur démarche. Une autre possibilité est le rôle de leur cou, court et large, d'où une meilleure transmission des mouvements du corps à la tête, ce qui aurait un effet stabilisateur sur la tête.

Les modèles montrent que l'orientation des canaux dans le crâne et entre eux a un effet sur la sensibilité aux mouvements selon qu'ils soient horizontaux ou verticaux [115]. Chez les Mammifères, l'orthogonalité des canaux semi-circulaires est corrélée à l'agilité des mouvements de la tête lors de la locomotion [102]. En revanche, les modèles indiquent que la torsion et l'excentricité des canaux semi-circulaires n'ont de conséquences sur la sensibilité du système que lorsqu'elles sont très prononcées [38, 109]. La morphologie du labyrinthe semble donc peu liée à la locomotion. Chez les Strepsirrhiniens, la morphologie est beaucoup plus différente entre des familles dont les membres ont des locomotions similaires qu'au sein de familles dans lesquelles la locomotion est variable [94]. Le signal phylogénétique est donc beaucoup plus marqué que le signal locomoteur dans ce groupe.

Par ailleurs, des données d'anatomie comparée montrent que chez les Primates actuels, la morphologie du labyrinthe osseux est corrélée à celle du basicrâne, notamment aux pyramides pétreuses de l'os temporal [153]. On retrouve des covariations similaires chez les Hominines fossiles [142]. Dans le chapitre 3, on a prouvé qu'il existe des corrélations intraspécifiques entre les mêmes éléments chez les humains adultes. Les mêmes covariations sont observées au cours de leur développement embryonnaire [77]. On peut noter que par rapport aux grands singes, la flexion de la ligne médiane de la base chez les humains va de pair avec une rotation coronale des pyramides pétreuses. Les mêmes corrélations sont observées au sein de l'espèce *Pan troglodytes* [116], mais au sein de l'espèce humaine, la flexion de la base est corrélée avec une translation postéro-médiale des pyramides. Une tendance différente de celle des grands singes pour la morphologie du basicrâne se serait donc mise en place au cours de l'évolution du rameau humain.

A partir de ces observations, on peut se demander :

- 1. si la morphologie du plus ancien membre du rameau humain, *Sahelanthropus tchadensis*, permet de reconstruire son mode de locomotion;
- 2. quelle était la morphologie du labyrinthe du dernier ancêtre commun à l'homme et au chimpanzé et comment elle a évolué dans le rameau humain;
- 3. si les tendances intégratives entre le labyrinthe et la base du crâne sont apparues précocement ou tardivement dans le rameau humain par rapport à la divergence vis-à-vis des chimpanzés

Pour répondre à ces interrogations, on commence par reconstruire et décrire le labyrinthe osseux de Toumaï, l'holotype de l'espèce *Sahelanthropus tchadensis*. On le compare ensuite à d'autre Hominoïdes actuels et fossiles à travers d'une part des mesures de distances et d'angles, d'autre part les coordonnées spatiales de points-repères 3D. Enfin, on discute cette morphologie en termes comportementaux (locomotion), phylogénétiques (évolution chez les Hominines) et spatiaux (intégration dans le basicrâne).

## 4.2 Matériel

#### 4.2.1 Crâne fossile de Sahelanthropus tchadensis

Le crâne fossile TM 266-01-060-1 (Fig. 4.1), surnommé Toumaï, est l'holotype de l'espèce *Sahelanthropus tchadensis* [25]. L'épaisseur importante de son torus supraorbital suggère qu'il s'agit d'un mâle [25]. Il est quasiment complet mais montre des distorsions taphonomiques : fracturation, déplacement de fragments et déformation plastique. Il a été découvert par la Mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne (MPFT).



FIGURE 4.1 – **Crâne holotype de** *Sahelanthropus tchadensis* (TM 266-01-060-1). (a) Vue faciale. (b) Vue latérale. (c) Vue dorsale. (d) Vue ventrale. Extrait de [25].

**Localisation de la découverte** L'holotype et les paratypes de l'espèce *Sahelanthropus tchadensis* proviennent du site 266 de l'aire fossilifère de Toros-Menalla (localité TM 266),



située à l'ouest du désert du Djourab dans le nord du Tchad [25]. Elle s'étend sur environ 5000 m<sup>2</sup>, aux coordonnées  $16^{\circ}14'30'' - 16^{\circ}15'30'' N$ ,  $17^{\circ}28'30'' - 17^{\circ}30'00'' E$  (Fig. 4.2).

FIGURE 4.2 – Carte du bassin du Tchad montrant la localisation de la zone de Toros-Menalla. La ligne en croix représente la frontière du Tchad. La ligne en pointillés indique les contours de l'ancien bassin du lac Tchad (avec la séparation entre les sous-bassins nord et sud en tireté). L'extension maximale supposée du "Méga Lac Tchad" Holocène est hachée en noir; la petite surface bleue à l'intérieur correspond au Lac Tchad actuel. Cercle rouge, site à Hominidés de Toros-Menalla (TM 266); cercle blanc, zone de Kossom-Bougoudi; cercle rose, zone de Kollé; cercle bleu, zone de Koro-Toro. Les couleurs représentent l'altitude : vert, 280 à 430 m; jaune à gris, 430 à 850 m; marron, 850 à 2000 m; taches gris-bleu dans le Tibesti, environ 2000 à 3400 m. Extrait de [167]. **Contexte géologique** La localité TM 266 (Fig. 4.3) se décompose en trois unités [167]. Celle de la base est constituée de grès éoliens formant des dunes. Ils sont le plus ancien témoin d'un épisode désertique dans la partie sud du Sahara. Au-dessus d'une surface d'érosion se trouve l'unité à anthracothères (Anthracotheriid Unit = AU) contenant le crâne d'Hominine et plus des trois quarts de l'ensemble des restes de Vertébrés. Épaisse de 2 m environ, elle est composée de grès et de petits bancs d'argile formant des figures sédimentaires. Les faciès sont caractéristiques d'un environnement périlacustre fréquemment inondé, avec quelques épisodes beaucoup plus secs en limite de désert. Une surface d'érosion marque le passage à l'unité sommitale, formée de pélite verte bien stratifiée. Elle est interprétée comme un environnement purement lacustre.



FIGURE 4.3 – Section idéalisée et évolution verticale du paléoenvironment dans le site à Hominidés TM 266. Noter la distribution unimodale de la direction des courants mesurés dans les faciès éoliens (partie inférieure de la section) qui contraste avec la variété de directions des courants dans les faciès périlacustres (partie médiane de la section, Unité à Anthracothères). La base du T barré indique la localisation précise des restes d'Hominines. Extrait de [167].

**Contexte paléontologique** La localité TM 266 (Fig. 4.3) comprend de nombreux fossiles de Vertébrés sauf au niveau des faciès désertiques [167]. Ceux-ci contiennent uniquement des rhizolithes (racines fossiles), en quantité croissante vers le sommet. L'unité à anthracothères tire son nom de l'abondance des fossiles de ce groupe. On y trouve aussi un grand nombre de racines, des pelotes fossiles de bousiers, quelques rares termitières ainsi qu'une faune abondante et variée de Vertébrés dont des espèces terrestres. Les faciès lacustres ne contiennent que des restes de Vertébrés aquatiques : poissons et crocodiliens.

**Reconstitution paléoenvironnementale** Dans l'AU, une part significative des Vertébrés est associée au milieu aquatique : poissons, crocodiles et mammifères amphibies. D'autres sont liés à un environnement terrestre allant de la savane à la forêt-galerie : équidés, bovidés, éléphants, rongeurs et primates [167]. Toumaï vivait donc probablement dans un environnement en mosaïque dont l'actuel delta de l'Okavango, au Botswana, pourrait fournir un bon analogue [22].

**Datation** Les spécimens d'Hominines ont été trouvés dans l'unité à anthracothères de Toros-Menalla. L'âge biochronologique est évalué entre 6 et 7 millions d'années (Ma), sur la base de l'assemblage mammalien fossile [167]. La méthode de datation par <sup>10</sup>Be/<sup>9</sup>Be authigénique donne pour l'unité sédimentaire un âge compris entre 7, 10 ± 0, 14 Ma et 7, 34 ± 0, 12 Ma [92, 91].

**Spécimens de l'hypodigme** Au total, l'hypodigme de l'espèce *Sahelanthropus tchadensis* est constitué de neuf spécimens (Tab. 4.1) provenant de trois localités du secteur fossilifère de Toros-Menalla [25, 24]. Elle comporte le crâne de Toumaï (l'holotype), des fragments de mandibules et des dents isolées.

Numéro du spécimen	Description	Référence
TM 266-01-060-1 (holotype)	Crâne	[25]
TM 266-01-060-2	Fragment de symphyse avec alvéole de I et C	[25]
TM 266-01-447	$M^3$ droite	[25]
TM 266-01-448	$I^1$ droite	[25]
TM 266-02-154-1	Mandibule droite, $(P_3)P_4$ - $M_3$	[25]
TM 266-02-154-2	c droite	[25]
TM 266-01-462	$\mathbf{P}^3$ droite	[24]
TM 292-02-01	Fragment de mandibule	[24]
TM 247-01-02	Fragment de corpus mandibulaire droit	[24]

TABLE $4.1 -$	Spécimens	de	Sahelanthropus	tchadensis
INDDD 1.1	specimens	au	Sanotantinopao	1011000010010

**Principaux caractères de l'espèce** Les distorsions taphonomiques du crâne TM 266-01-060-1 ont été corrigées par reconstitution virtuelle [177]. Les observations réalisées sur les fossiles et la reconstruction virtuelle du crâne montrent que *Sahelanthropus tchadensis* présente une mosaïque de caractères ancestraux et dérivés [25, 70].

Il partage des caractères primitifs avec les chimpanzés et les gorilles, notamment au niveau du palais et de la voûte crânienne (sauf le plan nucal) [70]. Son volume endocrânien est réduit : 360 à 390  $cm^3$  selon les estimations [177, 15], soit du même ordre que celui un chimpanzé actuel.

Sahelanthropus tchadensis présente de nombreuses synapomorphies des Hominines. L'arcade dentaire forme un U étroit, il n'y a pas de complexe aiguisoir et l'émail des dents jugales a une épaisseur intermédiaire entre celle des chimpanzés et celle des australopithèques [25, 24]. Le plan nucal est long et plus horizontal que chez les grands singes africains; le basioccipital est plus court et le foramen magnum est en position plus antérieure; le pétreux forme un angle plus élevé avec le plan sagittal [25, 70].

Certains caractères de Toumaï sont même dérivés par rapport à des Hominines plus récents comme *Australopithecus*, particulièrement la face qui est orthognathe avec un faible prognathisme subnasal [25, 70].

Indications sur le mode de locomotion Le crâne donne peu d'informations sur le mode de locomotion. Cependant, certains caractères du basicrâne seraient en faveur d'une posture dressée. Ainsi le plan nucal et l'Horizontale de Francfort forment un angle de  $36^{\circ}$  comparable à celui des humains et d'Hominines bipèdes comme *Australopithecus afarensis* et *Au. africanus*, de même que l'angle de  $95^{\circ}$  entre le plan des orbites et le plan du foramen magnum [177]. Ceci correspond à une rotation horizontale de la base du crâne. Chez certaines espèces, cette rotation peut être liée à une augmentation du volume cérébral par rapport à la longueur de la base du crâne, mais cette explication est peu réaliste pour *Sahelanthropus tchadensis* étant donné son volume endocranial réduit [177, 15]. L'étude de l'endocrâne apporte des arguments supplémentaires en faveur de la bipédie, en particulier l'importante flexion du basicrâne et la projection postérieure des lobes occipitaux [15].

**Implications sur l'origine des Hominines** La découverte de *Sahelanthropus tchadensis* a remis en cause deux hypothèses sur l'origine des Hominines :

- la datation de la divergence entre le clade des humains et celui des chimpanzés. Les Hominines de Toros-Menalla sont antérieurs à la datation fournie par les horloges moléculaires [88], qui doit donc être réexaminée;
- la théorie de l'East Side Story [35]. Selon cette théorie, c'est l'apparition d'un paysage de savane à l'est du rift est-africain qui aurait permis l'émergence des premiers ancêtres bipèdes de l'homme, alors que l'ouest boisé serait resté peuplé par des singes arboricoles. La découverte de Toumaï 2500 km à l'ouest du rift n'est pas compatible avec cette théorie, qui avait déjà été mise à mal par la découverte d'Australopithecus bahrelghazali dans le même pays [23].

**Débat autour des fossiles** Wolpoff *et al.* [173] mettent en doute le fait que *Sahelan-thropus tchadensis* soit un Hominine. Pour eux, il s'agirait plutôt d'un grand singe africain qui n'était pas un bipède obligatoire. Leurs arguments ont été réfutés point par point par Brunet *et al.* [21]. Arguments et contre-arguments sont résumés dans le tableau 4.2.

La plupart des arguments développés par Wolpoff *et al.* concernent la similitude entre *Sa-helanthropus tchadensis* et les grands singes africains. Brunet *et al.* soulignent qu'il n'est pas surprenant qu'il possède des caractères primitifs puisqu'il s'agit du plus vieil Hominine connu. Par ailleurs, ils font remarquer que seuls les caractères dérivés permettent d'établir des relations phylogénétiques. Par conséquent, se baser sur un partage de caractères ancestraux comme le font Wolpoff *et al.* n'est pas pertinent.

Par la suite, de nombreuses autres études sont venues renforcer les arguments de Brunet *et al.* [24, 177, 70, 159, 15]

Arguments de Wolpoff $et al.$ [173]	Réponse de Brunet <i>et al.</i> [21]
La canine est petite comme celle des gorilles	La taille seule est peu informative; c'est la
femelles et des chimpanzés	structure de la dent qui est importante
L'usure de la dentine correspond à un com-	La canine est usée mais pas aiguisée
plexe aiguisoir	
La face est similaire à celle d' <i>Homo</i> du Pléis-	Les comparaisons avec <i>Homo</i> sont descrip-
tocène mais pas à celle d'Hominines plus an-	tives, il n'a jamais été dit qu'il avait cet âge
ciens; cela ne signifie pas qu'Homo erectus	
existait il y a 6-7 Ma	
L'épaisseur du torus supraorbital est une ré-	Les modèles biomécaniques montrent que le
ponse aux contraintes liées à la mastication,	lien entre épaisseur du torus et mastication
sans lien avec le dimorphisme sexuel	est très ténu
Le plan nucal est incliné de 55° par rapport	Après correction de la distorsion taphono-
à l'horizontale de Francfort, comme chez les	mique, l'inclinaison rentre dans la gamme des
grands singes africains	autres Hominines fossiles
La position du foramen magnum est similaire	Après correction de la distorsion taphono-
à celle des grands singes africains	mique, il est plus antérieur
Un émail épaissi est une plésiomorphie	L'émail est moins épais que chez les chim-
	panzés
Conclusion : paléo-gorille femelle	Conclusion : Hominine mâle

|--|

#### 4.2.2 Échantillon comparatif actuel

Pour l'étude de morphométrie traditionnelles (distances et angles), l'échantillon comparatif actuel correspond à celui utilisé dans [153].

Pour l'étude de morphométrie géométrique 3D, l'échantillon comparatif actuel est le même que celui utilisé dans le chapitre 2 (Table 2.1, détails dans la Table A1). 65 spécimens issus de 5 espèces représentant chacun des genres actuels d'Hominoïdes (*Homo sapiens, Pan troglodytes, Gorilla gorilla, Pongo pygmaeus, Hylobates lar carpenteri*) sont inclus dans l'échantillon.

#### 4.2.3 Échantillon comparatif fossile

**Mesures de distances et d'angles** L'échantillon comparatif fossile est une compilation de spécimens déjà décrits dans la littérature, d'où sont extraites les mesures d'angles et de distance (Table A2).

**Données 3D** Les données 3D sont utilisées pour cinq spécimens : l'holotype de *Pa-ranthropus boisei* (OH 5), un spécimen attribué à *Paranthropus robustus* (SK 879) et trois spécimens d'australopithèques d'affinités incertaines (StW 98, StW 255 et StW 329). Les données 3D relative à OH 5 ont été achetées à partir du site http://www.virtual-anthropology.com/3d\_data/3d-archive. Les données pour les quatre autres spécimens, des hominines sud-africains, ont été fournies par José Braga [19] : un spécimen sous forme de CT-scans avec une taille de voxel isométrique de 9,2  $\mu m$  (SK 879) et trois spécimens sous forme de surface 3D (StW 98, StW 255 et StW 329).

**OH 5** Il s'agit des fragments d'un crâne (Fig. 4.4) découverts en Tanzanie, dans la gorge d'Olduvai, et datés approximativement de 1,85 Ma [90]. Il correspond à l'holotype de l'espèce *Zinjanthropus boisei*, maintenant attribuée au genre *Paranthropus* [14].



FIGURE 4.4 – **Reconstruction initiale de la face de OH 5.** Vue faciale. La ligne blanche montre le décalage entre les deux orbites lié à une la dislocation du crâne. Modifié d'après [14].

**SK 879** Il s'agit d'un fragment d'os pétreux gauche (Fig. 4.5) sur lequel on peut observer les structures de la paroi médiale de l'oreille moyenne [126]. Il est assigné à l'espèce *Paranthropus robustus* [142].

**StW 98** Il s'agit d'un fragment d'os temporal droit (Fig. 4.6), avec la plus grande partie du pétreux et du mastoïde et un morceau de tympanique. Sa morphologie est clairement distincte de celle de *P. robustus* et *P. boisei*. En revanche elle se rapproche de celle d'*Au. africanus, Au. afarensis* et d'*Homo* anciens [99, 142].

**StW 255** Il s'agit d'un ensemble de fragments de l'os temporal droit (précédemment StW 254, 255, 259 et 263) et de l'os temporal gauche (précédemment StW 256, 260 et 266) issus d'un seul individu (Fig. 4.7). Il est possible qu'ils soient liés à d'autres spécimens trouvés sur le même site : soit à un crâne partiel StW 252 attribué à un adolescent [29],



FIGURE 4.5 – **SK 879.** Os pétreux gauche. p, promontoire; tt, tensor tympani; pc, processus cochléariforme; tn, nerf tympanique; b, proéminence du canal semicirculaire latéral; f, canal facial; y, processus pyramidal; o, fenêtre ovale; ic, canal carotide interne; r, fenêtre ronde. Extrait de [126].

soit à un fragment d'os frontal StW 265 attribué à Au. africanus ou P. robustus [99, 98]. Il est difficile d'attribuer ces fragments à une espèce connue. Des similarités ont été notées avec le spécimen KNM-WT 17000 de l'espèce Au. aethiopicus. En revanche, les caractères ne correspondent pas suffisamment à ceux d'Au. africanus, de P. robustus ou d'Homo primitifs [142]. Il pourrait s'agir d'une nouvelle espèce [99].

**StW 329** Il s'agit de l'os temporal droit, très bien préservé, d'un individu juvénile (Fig. 4.8). Il est difficile de l'assigner à une espèce. Il est différent des spécimens adultes du membre 4 de Sterkfontein. La seule certitude est qu'il n'appartient pas à l'espèce Au. afarensis [99].



FIGURE 4.6 – **StW 98.** Os temporal droit. Taille réelle. Vues inférieure (en haut à gauche), postéromédiale (en haut à droite), latérale droite (en bas). Extrait de [99].



FIGURE 4.7 – StW 255. Os temporaux droit et gauche. Taille réelle. En haut : vue postéromédiale de l'os temporal droit (à gauche) et vue inférieure de la région glénoïde gauche (à droite). En bas : vues latérale (à gauche) et inférieure (à droite) de l'os temporal gauche. Extrait de [99].



FIGURE 4.8 – **StW 329.** Os temporal droit. Taille réelle. Vues latérale droite (en haut à gauche), postéromédiale (en haut à droite), inférieure (en bas). Extrait de [99].

## 4.3 Méthodes

#### 4.3.1 Conventions et abréviations

Dans les descriptions, les abréviations suivantes seront employées : ASC, PSC et LSC pour les canaux semi-circulaires antérieur, postérieur et latéral respectivement ; CC pour la crus commune et CO pour la cochlée.

Les orientations seront données pour le côté gauche du crâne, selon les conventions suivantes :

- dans le plan sagittal : vue latérale; axe antéro-postérieur horizontal avec l'avant à gauche; axe dorso-ventral vertical avec la face ventrale en bas;
- dans le plan transversal : vue dorsale ; axe antéro-postérieur horizontal avec l'avant à gauche ; axe médio-latéral vertical avec la ligne sagittale en haut ;
- dans le plan coronal : vue frontale; axe médio-latéral horizontal avec la ligne sagittale à gauche; axe dorso-ventral vertical avec la face ventrale en bas.

### 4.3.2 Acquisition des données

La structure interne du crâne est visualisée par micro-tomodensitométrie (computed tomography = CT). Selon l'appareil utilisé, la partie scannée correspond soit à l'ensemble du crâne, soit à sa base, soit uniquement à la région pétreuse de l'os temporal qui contient le labyrinthe osseux. Les scans globaux permettent d'étudier la position et la géométrie du labyrinthe par rapport au reste du crâne. Les scans focalisés sur le labyrinthe autorisent une meilleure résolution donc une étude plus précise de la morphologie de l'objet.

Sahelanthropus tchadensis Le crâne de Sahelanthropus tchadensis a été intégralement scanné par Paul Tafforeau, Franck Guy et Patrick Vignaud à l'European Synchrotron Radiation Facility (ESRF) de Grenoble [15]. La taille de voxel isométrique (= cubique), initialement de 45,71  $\mu m$ , a été réduite à 91,42  $\mu m$  par Paul Tafforeau afin de faciliter le traitement des données.

**Hominines sud-africains** Les spécimens fossiles sud-africains ont été scannés par Braga *et al.* [19]. Les micro-CT de SK 879 ont été réalisés avec le X-Tek (Metris) XT H225L industrial CT system de la South African Nuclear Energy Corporation (NECSA, www.necsa.co.za) (taille de voxel isométrique de 9,2  $\mu$ m). Les micro-CT de StW 98, StW 329 et StW 255 ont été réalisés avec le Nikon Metrology XTH 225/320 LC dual source industrial CT system au Centre de Paléosciences de l'Université de Witwatersrand, à Johannesburg (www.wits.ac.za/microct) (taille de voxel isométrique de 33,1  $\mu$ m pour les trois spécimens).

**Spécimen OH 5** Le neurocrâne de OH 5 a été scanné par Banazzi et al. [14] au Département de Radiologie 2 de la Medizinische Universität d'Innsbruck (Autriche). La machine utilisée est un CT-scanner Siemens Somatom Plus 40. Chaque pixel a une taille de 480  $\mu m$  de côté et l'épaisseur des coupes est de 1 mm.

**Collection de l'Université de Poitiers** Les spécimens de la collection de l'Université de Poitiers ont été scannés avec le microtomographe Xcom de l'Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine : Évolution et Paléoenvironnements (IPHEP). Afin d'obtenir

la meilleure résolution possible, le scan est restreint à la région du labyrinthe osseux. La taille de voxel isométrique est comprise entre 32 et 66  $\mu m$  (Table A1).

Collection de l'AIM Zürich Les spécimens de la collection de l'AIM de Zürich ont été scannés à l'Eidgenössische Materialprüfungs- und Forschungsanstalt (EMPA) de Dübendorf, en Suisse (http://www.empa.ch/). Tous ont été réalisés par Philipp Schütz avec un microtomographe (sauf le le gorille 6504 pour lequel un tomographe moins précis a été utilisé). La région scannée correspond au moins à la base du crâne voire au crâne entier pour les gibbons (*Hylobates lar carpenteri*) qui sont de plus petite taille. La résolution est comprise entre 70  $\mu m$  pour les gibbons et 156  $\mu m$  pour les gorilles (Table A1).

#### 4.3.3 Traitement des données

Pour les spécimens sous forme de CT-scans (spécimens actuels, SK 879, OH 5 et Toumaï), le labyrinthe osseux a été extrait à l'aide du logiciel AvizoFire v7.0 (Visualization Sciences Group) sous forme de volume et de surface 3D. Seul le labyrinthe gauche a été extrait sur les spécimens actuels. L'extrémité supérieure du canal semi-circulaire antérieur et de la crus commune est incomplète pour le spécimen SK 879.

Pour les spécimens sous forme de surface 3D (StW 98, StW 255, StW 329), les arrivées des nerfs et vaisseaux sur le labyrinthe ont été coupées et bouchées à l'aide du logiciel GeomagicStudio v13 (Geomagic, Inc.). Les surfaces ainsi obtenues ont été converties en volume à l'aide du module "ScanSurfaceToVolume" d'AvizoFire v7.0.

Pour chaque spécimen, la ligne centrale de chacune des parties du volume a été calculée à l'aide du module "AutoSkeleton" (paramètres : Smooth = 0.5; Attach to the data = 0.25; number of iterations = 10). Les artéfacts de calcul de cette ligne (sommets dupliqués, sommets supplémentaires entre deux lignes) ont été corrigés grâce au module "LineSet editor".

#### 4.3.4 Morphométrie géométrique 3D

De même que dans le chapitre 2, les 22 points-repères définis par Lebrun *et al.* [94] sont placés sur la surface du labyrinthe et sa ligne centrale (Table 2.2, Fig. 2.1), à l'aide du logiciel AvizoFire v7.0.

A l'aide du logiciel MorphoJ v1.0e software [86], les configurations de points-repères en 3D sont ensuite alignées et mises à la même échelle par une superposition Procruste. Au cours de cette phase la taille centroïde de chaque configuration de points-repères est calculée. Elle est définie comme le carré de la moyenne des distances des points-repères à leur centroïde commun [86]. Afin de détecter les effets allométriques, une régression multivariée est réalisée entre les coordonnées Procruste des points-repères (variables dépendantes) et le logarithme de la taille centroïde (variable indépendante). Toujours avec MorphoJ, une analyse en composantes principales (ACP) est réalisée sur les coordonnées Procruste. Les changements de forme associés aux composantes principales et aux valeurs de régression [48] sont visualisés à l'aide du logiciel R v3.0.2 [125].

#### 4.3.5 Morphométrie traditionnelle

Les mesures définies dans [152] sont largement utilisées dans les études traitant du labyrinthe. Afin de faciliter les comparaisons, on reprend leurs définitions dans ce travail (Table 4.3, Fig. 4.9). Il est à noter que les mesures et orientations sont définies soit dans le plan sagittal, soit dans le plan transversal. Les hauteurs et largeurs sont mesurées à partir des centres des canaux et de la cochlée. Le rayon de courbure R d'un canal ou du tour basal de la cochlée est défini comme la moyenne arithmétique de sa hauteur et de sa largeur. Seules les mesures sur Toumaï et OH 5 sont réalisées, grâce au logiciel AvizoFire v7.0. A cause de leur distorsion, le plan sagittal et le plan transversal sont impossibles à déterminer chez ces deux fossiles. A la place, on utilise le plan bissecteur de l'angle formé par les deux canaux semi-circulaires verticaux selon l'axe antéro-postérieur, qui en est une bonne approximation du plan sagittal [177]. Le plan du canal semi-circulaire latéral est utilisé comme plan transversal. Les autres mesures sont extraites de la littérature.



FIGURE 4.9 – Définition des mesures effectuées et des orientations utilisées pour les mesures d'angles. (a-f) Vues dans le plan transversal. (g-l) Vues dans le plan sagittal. Voir la Table 4.3 pour les définitions. Extrait de [152].

#### 4.3.6 Estimation de la masse corporelle de Sahelanthropus tchadensis

La masse corporelle de *Sahelanthropus tchadensis* n'a jamais été déterminée. En l'absence de matériel post-crânien, on peut obtenir chez les Primates une estimation de la masse corporelle à partir des dimensions des dents, selon l'équation suivante [60] :

$$ln(BM) = a \times ln(S) + b \tag{4.3.1}$$

TABLE 4.3 – Définition des mesures et orientations utilisées, par projection dans le plan transversal ou le plan sagittal. Les lettres entre parenthèses indiquent le schéma auquel se référer sur la figure 4.9. (d'après [152, 153]).

#### Mesures de distance

Dans le plan transversal

- ASCw Largeur du canal semi-circulaire antérieur (b)
- COw Largeur du tour basal de la cochlée (f)
- LSCh Hauteur du canal semi-circulaire latéral (d)
- LSCw Largeur du canal semi-circulaire latéral (d)
- PSCh Hauteur du canal semi-circulaire postérieur (c)
- TLI Indice transversal du labyrinthe (e)
  - $100^{*}\mathrm{TLIp} \ / \ \mathrm{(TLIp+TLIa)}$

Dans le plan sagittal

- ASCh Hauteur du canal semi-circulaire antérieur perpendiculaire au plan transversal (i)
- COh Hauteur du tour basal de la cochlée (l)
- PSCw Largeur du canal semi-circulaire postérieur perpendiculaire au plan transversal (i) SLI Indice sagittal du labyrinthe (i)

100\*SLIi / (SLIi+SLIs)

#### Orientations

Dans le plan transversal

- ASCi Point le plus inférieur du canal semi-circulaire antérieur (c) (entre les ouvertures de l'ampoule antérieure et de la crus commune)
- ASCm Direction du canal semi-circulaire antérieur en sa plus grande largeur (b)
- ASCs Membre supérieur du canal semi-circulaire antérieur (a)
- COt Tour basal de la cochlée (f)
- LSCt Axe de symétrie du canal semi-circulaire latéral (d)
- PSCi Membre inférieur du canal semi-circulaire postérieur (f)
- PSCm Direction du canal semi-circulaire postérieur en sa plus grande largeur (c)
- PSCs Membre supérieur du canal semi-circulaire postérieur (b)
- VSC Bissectrice de l'angle formé par ASCm et PSCm (b,c) (selon la direction antéro-postérieure)

Dans le plan sagittal

- APA Ligne reliant les centres des ampoules antérieure et postérieure (h,j)
- CCR Crus commune (j)
- COs Tour basal de la cochlée (l)
- LSCl Point le plus latéral du canal semi-circulaire latéral (g)
- LSCm Direction du canal semi-circulaire latéral en sa plus grande largeur (h,i)
  - VC Ligne reliant le centre du canal semi-circulaire latéral
    - au point le plus latéral du second tour de la cochlée  $({\rm h},{\rm k})$
avec BM la masse corporelle (en g) et S la surface de la dent (en  $mm^2$ ).

Les coefficients a et b dépendent de la dent utilisée [60] et du groupe de Primates considéré [34]. L'aire de la dent est extimée en multipliant sa longueur médio-distale par sa largeur bucco-linguale. Sur le spécimen de Toumaï (TM 266-01-060-1), holotype de *Sahelanthropus tchadensis*, l'aire de la dent peut être déterminée pour la M<sup>2</sup> et la M<sup>3</sup> [25], ce qui permet d'estimer la masse corporelle à partir d'équations déterminées pour l'ensemble des Primates [60]. Les équations qui prennent en compte le groupe au sein des Primates ont été établies sur la M<sub>1</sub> et ne sont donc pas applicables à Toumaï. Cependant l'aire de la M<sub>1</sub> est disponible pour le spécimen TM 266-02-154-1 appartenant à la même espèce, pour lequel on peut donc employer les coefficients applicables aux sous-groupes de Primates [34] en plus de ceux valables pour tous les Primates [60].

#### 4.3.7 Estimation de l'agilité relative

Le diamètre des canaux semi-circulaires est corrélé positivement à la masse corporelle et à l'agilité [146]. On peut attribuer à chaque espèce une valeur d'agilité sur une échelle allant de 1 (extrêmement lent) à 6 (rapide). Cette valeur se calcule alors à partir du rayon des canaux semi-circulaires et de la masse corporelle selon l'équation suivante [141] :

$$log_{10}(AGIL) = a + b \times log_{10}(BM) + c \times log_{10}(R)$$
(4.3.2)

Avec AGIL, la valeur d'agilité relative, BM la masse corporelle (en g) et R le rayon du canal semi-circulaire (en mm).

Les coefficients dépendent du taxon et du canal considérés. Pour reconstruire l'agilité relative des espèces étudiées, on utilise les coefficients valables pour les Primates (Table 4.4).

TABLE 4.4 – **Coefficients de l'équation utilisée pour reconstruire l'agilité relative des Hominoïdes fossiles.** Une ligne correspond au canal semi-circulaire antérieur (ASC), postérieur (PSC), latéral (LSC) ou à la moyenne des trois (CSC). D'après [141].

Canal	а	b	с
ASC	1,089	- 0,260	0,985
PSC	$1,\!131$	- 0,284	$1,\!282$
LSC	1,069	- 0,261	$1,\!453$
$\operatorname{CSC}$	$1,\!114$	- 0,302	1,522

## 4.4 Résultats

## 4.4.1 Anatomie comparée

Malgré les distorsions du crâne de Toumaï, les labyrinthes gauche et droit sont quasiment identiques (Fig. 4.10). Très vraisemblablement, le labyrinthe a été protégé des déformations par l'épaisseur du rocher de l'os temporal. C'est pourquoi dans la suite de la description, on considère que la reconstruction du labyrinthe osseux correspond effectivement à sa morphologie avant fossilisation.



FIGURE 4.10 – Labyrinthe osseux de Toumaï. Le labyrinthe droit est symétrisé pour faciliter la comparaison avec le labyrinthe gauche. En haut, vue frontale; au milieu, vue latérale; en bas, vue dorsale.

Le labyrinthe de *Sahelanthropus tchadensis* est comparé avec celui d'Hominoïdes actuels décrits dans le chapitre 2 (Fig. 2.3) et dans [142], d'Hominines fossiles issus de la bibliographie [19, 142, 147] ou extraits virtuellement pour cette étude (Fig. A1). La forme générale du labyrinthe de *Sahelanthropus tchadensis* ressemble fortement à celle de chimpanzés, d'orang-outans, de *P. boisei* et *A. africanus* en ce qui concerne la position des canaux semi-circulaires verticaux et de la cochlée par rapport au canal semi-circulaire latéral.

Le canal semi-circulaire postérieur (PSC) est rond, comme chez les humains, les gorilles et les gibbons lar mais contrairement aux chimpanzés et orang-outans. Comme les humains et les autres Hominines fossiles et contrairement aux grands singes, le PSC présente une torsion négative, c'est-à-dire que sa portion supérieure est orientée de manière plus coronale que sa portion inférieure.

Le canal semi-circulaire latéral (LSC) est plutôt plat, comme chez les humains, les gorilles et les gibbons lar. Contrairement au genre *Homo* mais comme chez les grands singes, *Paranthropus* et *Australopithecus*, le LSC est plutôt projeté postéro-latéralement.

Le canal semi-circulaire antérieur (ASC) est plus plat que chez les humains et les grands singes. Comme chez les humains et les grands singes, ASC est légèrement excentrique. La crus commune est de taille moyenne, comme chez les chimpanzés et les gorilles.

Comme chez tous les Hominidés et contrairement aux Hylobatidés, la lumière de chaque canal osseux de *S. tchadensis* est elliptique, avec le grand axe grossièrement selon le plan du canal considéré. La taille du grand axe de l'ellipse par rapport au petit axe est moins élevée que chez les humains et les gorilles, mais plus que chez les chimpanzés.

### 4.4.2 Morphométrie traditionelle

#### Estimation de la masse corporelle de Sahelanthropus tchadensis

L'estimation de la masse corporelle à partir des dents donne des résultats très variables en fonction de la droite de régression utilisée : entre 36,2 et 75,8 kg (Table 4.5). Les paramètres issus de [60] donnent des masses corporelles très inférieures à celles obtenues avec les paramètres de [34]. La masse corporelle obtenue est plus faible pour les équations établies dans [34] sur les Anthropoïdes et sur les grands singes que celle établie pour tous les Primates. Le spécimen TM 266-01-060-1 (Toumaï) semble plus léger que TM 266-02-154-1, mais ceci est probablement lié à l'équation employée.

TABLE 4.5 – Estimation de la masse corporelle de Sahelanthropus tchadensis à partir des dents. L'équation utilisée est de la forme  $ln(BM) = a \times ln(BL \times MD) + b$ . Les mesures sur les dents sont extraites de [25]. Les coefficients a et b sont extraits de [60] et [34] en fonction du groupe et de la dent utilisés. BL, longueur bucco-linguale; MD, largeur médio-distale. La masse est en kg.

Spécimen	Dent	Régression	a	b	BL	MD	Masse (kg)	Référence
TM 266-01-060-1	$M^2$	Primate	$1,\!37$	$3,\!49$	12,8	13	36,2	[60]
TM 266-01-060-1	$M^3$	Primate	1,20	$4,\!40$	$14,\!9$	10,8	36,2	[60]
TM 266-02-154-1	$M_1$	Primate	$1,\!49$	$3,\!55$	11,9	11	49,7	[60]
TM 266-02-154-1	$M_1$	Primate	1,784	$2,\!54$	$11,\!9$	11	$75,\!8$	[34]
TM 266-02-154-1	$M_1$	Anthropoïde	$1,\!570$	$3,\!38$	11,9	11	61,9	[34]
TM 266-02-154-1	$M_1$	Grand singe	$1,\!572$	$3,\!39$	$11,\!9$	11	63,1	[34]

On peut noter que ces équations ont tendance à donner des estimations de la masse corporelle pour les fossiles plus faibles que des méthodes basées sur le squelette post-crânien. Par exemple, cette méthode donne des valeurs autour de 20 et 17 kg respectivement pour *Hispanopithecus laietanus* et *Oreopithecus bambolii* [34], alors que des estimations basées sur le squelette post-crânien donnent plutôt 34 et 32 kg [108]. Par ailleurs, l'ensemble de ces équations ont été établies en excluant les humains. Or leur inclusion modifie peut-être la pente des droites de régression, ce qui pourrait modifier les estimations pour Sahelan-thropus tchadensis.

Etant donné les dimensions des différentes parties du crâne de Toumaï [25, 15, 70], il semble plus probable que sa masse corporelle se rapproche de celles des chimpanzés, australopithèques et orang-outans plutôt que de celle des gorilles. L'équation de [34] pour l'ensemble des Primates surestime donc probablement le masse corporelle, c'est pourquoi on n'utilisera pas la valeur de masse obtenue pour l'estimation de l'agilité. La masse de Sahelanthropus tchadensis serait donc comprise entre 36,2 et 63,1 kg.

#### Rayon des canaux semi-circulaires

Sahelanthropus tchadensis se distingue de l'ensemble des espèces étudiées par les proportions relatives de ses canaux semi-circulaires : PSC est plus grand que les deux autres canaux et ces derniers ont des tailles similaires (Table 4.6). Seul *Paranthropus boisei* s'en rapproche, mais PSC est encore plus grand par rapport à ASC et LSC chez ce dernier.

Bien que PSC soit beaucoup plus grand que les deux autres canaux chez S. tchadensis, en valeur absolue il se situe dans la gamme de taille des Hominidés actuels (sauf les bonobos), de P. boisei et de toutes les espèces du genre Homo.

Pour ASC, S. tchadensis se situe dans la gamme de taille des genres Pan, Pongo et Hylobates, d'Oreopithecus bambolii et de Paranthropus robustus. Il est plus petit que les spécimens actuels et fossiles du genre Homo, les gorilles et Symphalangus syndactylus. Les autres fossiles sont plus petits.

Pour LSC, *S. tchadensis* est plus petit que les gorilles, mais plus grand que toutes les autres espèces à l'exception de *Symphalangus syndactylus* et *H. neandertalensis*. Les spécimens modernes d'*H. sapiens* sont plus petits, mais les spécimens anciens ont des tailles comparables à celle de Toumaï.

#### Estimation de l'agilité

L'agilité relative des espèces est exprimée sur une échelle allant de 1 (très lent) à 6 (rapide) [146]. Les valeurs d'agilité calculées (Table 4.7) à partir des coefficients extraits de [141] ont tendance à être légèrement sous-estimées par rapport à celles indiquées dans [134] et [146]. Ainsi pour *H. sapiens*, on trouve une valeur comprise entre 2,2 et 2,6 (locomotion plutôt lente à lente), alors qu'elle correspond plutôt à une valeur de 4 (moyenne). C'est pourquoi nous parlerons ici en termes d'agilité relative des espèces les unes par rapport aux autres, plutôt qu'en termes de locomotion "rapide" ou "lente".

L'estimation de l'agilité de S. tchadensis donne des valeurs comprises entre 2,3 et 2,7 pour la moyenne des canaux, c'est-à-dire inférieure à celle de tous les Hylobatidés mais équivalente voire supérieure à celle des H. sapiens et P. troglodytes (Table 4.7). Ces valeurs sont compatibles avec celles des Hominines fossiles sauf H. neandertalensis et A. africanus, pour lesquelles elles sont plus faibles. Elles sont plus élevées que pour Hispanopithecus laietanus mais plus faibles que pour Proconsul heseloni.

Les estimations basées sur le LSC sont plus élevées, avec des valeurs comprises entre 2,8 et 3,2 (Table 4.7). Elles restent inférieures à celles des Hylobatidés et de *Proconsul* heseloni, mais sont alors plus élevées que pour toutes les autres espèces sauf G. gorilla

TABLE 4.6 – Mesures du rayon des canaux semi-circulaires et pourcentages de taille relatifs. Pour Toumaï, les valeurs indiquées correspondent à la moyenne entre le côté droit et le côté gauche. R-CSC, rayon des canaux semi-circulaires (en mm). ASC, canal semi-circulaire antérieur; PSC, canal semi-circulaire postérieur; LSC, canal semi-circulaire latéral.

		R-CSC	%	% R-CSC			
	ASC	PSC	$\mathbf{LSC}$	ASC	$\mathbf{PSC}$	$\mathbf{LSC}$	
$Sahelanthropus \ tchadensis$	$2,7{\pm}0,00$	$3,1{\pm}0,10$	$2,7{\pm}0,00$	32	37	32	
Hominoïdes modernes							
Homo sapiens (n=53)	$3,2{\pm}0,24$	$3,2{\pm}0,30$	$2,3{\pm}0,21$	37	37	26	
Pan troglodytes (n=7)	$2,7{\pm}0,20$	$2,8\pm0,24$	$2,4{\pm}0,24$	34	35	31	
Pan paniscus(n=6)	$2,6\pm0,19$	$2,5\pm0,16$	$2,4{\pm}0,18$	34	34	32	
Gorilla gorilla (n=6)	$2,9{\pm}0,16$	$3,1{\pm}0,27$	$3,1\pm 1,23$	32	34	34	
Pongo pygmaeus (n=7)	$2,7\pm0,23$	$2,6{\pm}0,27$	$2,4{\pm}0,10$	35	33	31	
$Symphalangus\ syndactylus\ (n{=}2)$	$3,0{\pm}0,04$	$2,8{\pm}0,07$	$2,6{\pm}0,11$	36	33	31	
Hylobates lar	2,7	$^{2,5}$	$^{2,2}$	36	34	30	
Hylobates moloch	2,7	$^{2,5}$	$^{2,5}$	35	32	32	
Hylobates pileatus	2,7	$^{2,6}$	$^{2,5}$	35	33	32	
Hylobates klossii	$^{2,6}$	$^{2,4}$	$^{2,5}$	35	33	32	
Hylobates hoolock	2,8	$^{2,5}$	$^{2,4}$	35	33	32	
Hominines tossiles	0.010.07	0.0.1.0.07		07		20	
Homo sapiens (n=12)	$3,2\pm0,27$	$2,9\pm0,27$	$2,6\pm0,22$	37	34	29	
Homo neandertalensis (n=23)	$3,0\pm0,19$	$2,8\pm0,24$	$2,6\pm0,17$	36	34	30	
Homo erectus (n=3)	$3,2\pm0,06$	$3,1\pm0,09$	$2,1\pm0,25$	38	37	25	
Homo aff. habilis	2,9	2,8	2,8	34	33	33	
Paranthropus boisei	2,4	3,1	2,4	30	39	31	
Paranthropus robustus (n=5)	$2,6\pm0,10$	$2,6\pm0,26$	$2,5\pm0,13$	34	34	32	
Australopithecus africanus $(n=4)$	$2,4\pm0,29$	$2,6\pm0,19$	$2,2\pm0,16$	34	36	30	
MLD 31	2.7	2.5	2.2	36	34	29	
SK 847	3.1	2,9	2.3	37	35	28	
Stw 98	2.8	2.7	2.4	35	34	30	
Stw 158	2,6	2,6	2,2	36	35	30	
Stw 255	3,0	3,0	$2,\!5$	36	35	29	
Stw 266A	3,0	3,0	2,5	35	36	29	
Stw 329	2,3	2,4	2.1	34	36	31	
KB 6067	2,9	2,8	$2,\!6$	35	34	31	
Hominoïdes fossiles							
Hispanopithecus laietanus	2,5	$^{2,5}$	$^{2,1}$	35	35	30	
Dryopithecus brancoi (n=2)	$2,4{\pm}0,00$	$2,55\pm0,05$	$2,0{\pm}0,10$	35	37	29	
Oreopithecus bambolii	2,7	2,9	$^{2,3}$	34	37	29	
$Proconsul \ hese loni \ (n=2)$	$2,6{\pm}0,00$	$2,25\pm0,05$	$2,3{\pm}0,00$	36	32	32	

TABLE 4.7 – Estimation de l'agilité sur une échelle de 1 (très lent) à 6 (rapide) à partir du rayon des canaux semi-circulaires. L'équation utilisée correspond à l'équation pour les Primates de [141] pour le canal semi-circulaire antérieur (ASC), postérieur (PSC), latéral (LSC) ou à la moyenne des trois (CSC). Les coefficients utilisés sont indiqués dans la table 4.4. Les masses corporelles (BM) sont extraites de diverses sources bibliographiques, indiquées dans le tableau. Bien que des estimations de l'agilité soient indiquées dans [146] et [134], elles ne sont pas reprises car le calcul est réalisé avec une équation différente. Pour *Sahelanthropus tchadensis*, les deux masses indiquées correspondent aux valeurs extrêmes des estimations.

	BM (g)	AGIL Primates				
		ASC	$\mathbf{PSC}$	$\mathbf{LSC}$	$\mathbf{CSC}$	
$Sahelanthropus\ tchadensis$	36200	$^{2,1}$	$2,\!9$	$^{3,2}$	$^{2,7}$	
	63100	$1,\!8$	$^{2,5}$	$2,\!8$	$^{2,3}$	
Hominoïdes modernes [146]						
Homo sapiens	58313	$^{2,2}$	$2,\!6$	$^{2,2}$	$^{2,4}$	
Pan troglodytes	44967	$2,\!1$	$2,\!4$	$2,\!6$	$2,\!3$	
Pan paniscus	39100	$2,\!0$	$^{2,2}$	$2,\!6$	$^{2,1}$	
Gorilla gorilla	120950	1,7	$2,\!0$	$2,\!8$	$2,\!0$	
Pongo pygmaeus	56950	1,9	$2,\!0$	2,4	$2,\!0$	
Hylobates lar	5620	$3,\!5$	$3,\!8$	$3,\!9$	$3,\!8$	
Hylobates moloch	6580	$_{3,3}$	$^{3,6}$	$^{4,5}$	$^{3,8}$	
Hylobates pileatus	5440	$^{3,5}$	$^{4,0}$	$^{4,7}$	$^{4,1}$	
Hylobates klossii	5670	$_{3,3}$	$^{3,6}$	$^{4,7}$	$_{3,9}$	
Hylobates hoolock	6880	$^{3,4}$	$^{3,6}$	$^{4,2}$	$_{3,8}$	
Symphalangus syndactylus	11300	$^{3,2}$	$^{3,6}$	$^{4,1}$	$^{3,7}$	
Hominines fossiles						
Homo sapiens [147]	66500	2,2	2,3	2,5	2,3	
Homo neandertalensis [147]	78000	1,9	2,1	2,4	2,1	
Homo erectus [104]	49000	$2,\!3$	$2,\!6$	$2,\!1$	$^{2,4}$	
Homo aff. habilis [104]	42000	2,2	$2,\!5$	3,3	$2,\!5$	
Paranthropus boisei [104]	41000	1,8	2,9	2,7	$2,\!3$	
Paranthropus robustus [104]	36000	2,1	$2,\!4$	$2,\!8$	$^{2,3}$	
Australopithecus africanus [104]	36000	1,9	2,3	$2,\!4$	$^{2,1}$	
Hominoïdes fossiles [134]						
Hispanopithecus laietanus	34000	2,0	2,3	2,3	2,1	
Dryopithecus brancoi	25350	2,3	2,6	2,7	2,5	
Oreopithecus bambolii	32000	2,2	2,8	2,6	$2,\!5$	
Proconsul heseloni	10900	2,8	2,7	$3,\!5$	$2,\!8$	

et P. robustus, qui sont situés dans sa gamme inférieure, et H. aff. habilis, qui serait plus agile.

S. tchadensis serait donc moins agile que tous les Hylobatidés, y compris Symphalangus syndactylus et que Proconsul heseloni. En revanche, il est plus agile que A. africanus, H. neandertalensis, les gorilles et les Hominidés basaux. Par ailleurs, il est autant voire plus

agile que H. sapiens, P. troglodytes, Paranthropus, H. habilis et H. erectus.

#### Autres mesures de distances et d'angles

Les mesures réalisées sur Toumaï et OH5 (Table 4.8) sont comparées avec celles extraites de la bibliographie (Tables A2 et A3).

TABLE 4.8 – Mesures de distances et d'angles effectuées sur Toumaï et OH5. L, côté gauche; R, côté droit. Les angles sont définis comme dans [142].

M	esure	Toumaï (L)	Toumaï (R)	OH 5				
Mesu	res de di	stances et ind	ices					
	ASC	2,7	2,7	$^{2,4}$				
$\mathbf{R}$	PSC	$^{3,2}$	$_{3,0}$	$^{3,1}$				
	LSC	2,7	$^{2,7}$	$^{2,4}$				
	ASC	68	74	75				
h/w	PSC	117	112	112				
	LSC	91	95	90				
	ASC	4	6	$^{3,5}$				
tor	PSC	-22	-13	-24				
	LSC	7	0	4				
R	CO	2,3	2,3	2,2				
h/w	CO	173	176	172				
	SLI	24	36	48				
r	ΓLI	29	30	34				
Mesu	res d'orie	entations dans	s le plan sagitt	al				
ASCm	n - PSCm	89	96	99				
LSCr	n - CCR	110	107	110				
LSCr	n - APA	24	34	38				
LSCi	n - COs	36	34	38				
LSC	m - VC	143	144	130				
			_	_				
Mesu	res d'orie	entations dans	s le plan trans	versal				
LSCt	- PSCm	- 3	8	- 5,5				
LSC	t - VSC	137	130	145				
LSC	t - COt	5,1	0	13				
VSC	C - COt	132	130	132				

Chez Sahelanthropus tchadensis, l'ensemble des caractères du labyrinthe osseux sont à l'état primitif par rapport à *H. sapiens*, sauf la torsion du canal semi-circulaire postérieur qui est encore plus prononcée que celle des humains (Table 4.9). Par ailleurs, la taille relative de ses canaux semi-circulaires est légèrement dérivée, mais c'est uniquement le canal semi-circulaire postérieur qui est agrandi et pas le canal semi-circulaire antérieur. La torsion du PSC est partagée par tous les Hominines actuels et fossiles sauf *P. robustus*. L'agrandissement du PSC uniquement par rapport aux autres canaux est partagé avec

*P. boisei. Sahelanthropus tchadensis* est donc plus dérivé que *A. africanus*, qui n'a pas ce caractère, mais moins que *P. boisei* qui possède deux autres caractères légèrement dérivés.

TABLE 4.9 – Principaux caractères discriminant le labyrinthe osseux humains de celui des grands singes et état de caractère pour chacun des Hominines fossiles. Les caractères du labyrinthe humain (Hs) sont extraits de [142], de même que les données sur *Homo erectus* (He), *Homo aff. habilis* (Hh), *Australopithecus africanus* (Aa) et *Paranthropus boisei* (Pb). Les données sur *Homo neadertalensis* (Hn) sont extraites de [18, 61, 68, 72, 147, 148]. Les données pour *Sahelanthropus tchadensis* (St) et *Paranthropus boisei* (Pb) sont issus de cette étude. Pour les abbréviations, se reporter à la Table 4.3. L'astérisque (\*) indique une modification par rapport à ce qui est indiquée dans [142], qui semble plus pertinente. 0, caractère de grand singe; 1, caractère humain; 2, caractère humain très dérivé.

Caractère	État chez Hs	Hn	He	Hh	Pb	$\mathbf{Pr}$	Aa	St
Dimensions								
R-CSC/BM	VSC + grands, LSC + petit	1	1	0	0/1	0	0	0/1
ASC h/w	$\mathrm{h} > \mathrm{w}$	1	0	0	0	0	0	0
Orientation	s dans le plan transversal							
LSCt	$+  ext{ coronal}$	1	1	0	0	0	0	0
PSCtor	partie supérieure $+$ coronale	2	1	1	1	0/1*	1	2
Orientation	s dans le plan sagittal par	rappo	ort à	LSC	n			
CCR	incliné postérieurement	1	1	1	0	0/1	0	0
APA	+ vertical	2	1	0	0/1	0	0	0
COs	apex + antérieur	1	1	0/1	0	0	0	0
VC	+ supérieur	1	1	1	0	0	0	0
SLI	PSC + inférieur	2	1	0	0/1	0	0	0

## 4.4.3 Morphométrie géométrique 3D

#### Taille centroïde

L'échantillon de spécimens actuels est identique au chapitre 2, donc les moyennes et les écarts-types pour la taille centroïde du labyrinthe des hominoïdes actuels restent les mêmes (Table 2.3). Le labyrinthe osseux de *Sahelanthropus tchadensis* est de grande taille par rapport à tous les fossiles (Fig. 4.11). En effet, sa taille centroïde se trouve dans la gamme de taille des humains, des gorilles mâles et des orang-outans mâles, qui sont les plus grands. A l'inverse, les australopithèques (sauf StW 329) ont des tailles plus petites, dans la gamme de celles des gorilles femelles, des orang-outans femelles et des chimpanzés (mâles pour les spécimens OH 5 et SK 879, femelles pour StW 98, les deux pour StW 255). Le spécimen StW 329 a une taille située dans la gamme de variation des gibbons, plus petits que l'ensemble des grands singes. Cette taille réduite est probablement liée au fait que c'est un spécimen juvénile, dont le labyrinthe n'a pas atteint la taille adulte.



FIGURE 4.11 – Taille centroïde du labyrinthe chez les Hominoïdes actuels et fossiles. Pour chaque sexe de chaque espèce, la boîte à moustaches représente dans la boîte la médiane, le 1<sup>er</sup> et le 3<sup>e</sup> quartiles. Les moustaches correspondent au minimum et au maximum, sauf pour les valeurs situées à plus de 1,5 fois la distance interquartile. F, femelles; M, mâles.

Taille centroïde

#### Forme du labyrinthe

+

+

+

\_

4

L'analyse en composantes principales réalisée sur les coordonnées Procruste donne trois composantes principales (PC) significatives, qui représentent ensemble 46% de la variance totale. La quatrième composante n'est pas significative mais elle sera évoquée car elle donne des informations intéressantes.

Les changements de forme quantifiés pour chaque composante sont identiques à ceux décrits aux chapitre 2, à part pour les composantes principales 2 et 4 où ils sont en sens opposés (Table 4.10, Fig. 4.12).

,	,	
$\mathbf{PC}$	Sens $(+)$	Caractère
1	Ŏ	Rotation dans le plan sagittal du LSC
	Ś	Rotation dans le plan coronal de la cochlée et de la crus commune
	Q	Rotation dans le plan transversal de la cochlée par rapport aux canaux
	+	Projection postéro-latérale du LSC
2	+	Étirement du ASC selon l'axe antérosupérieur - postéroinférieur
	+	Projection postérieure du LSC
3	+	Allongement de la crus commune

Projection inférieure du PSC

Projection postérieure du LSC Projection antérieure de la cochlée

Projection médiale de la base de la cochlée

Projection postéro-inférieure du PSC

Projection latérale du LSC

Torsion du LSC

TABLE 4.1	$0 - \mathbf{Principa}$	ux changeme	nts de forme	décrits par	les compos	santes princi-
pales (PC	) et sens du	changement <sup>·</sup>	pour les vale	urs positive	s (Fig. 4.12).	

Dans l'espace des composantes principales, les genres actuels sont discriminés de la même manière que dans le chapitre 2 (Fig. 4.12) :

- la PC1 (20,2% de la variance totale) sépare, dans l'ordre des valeurs croissantes : Homo sapiens, le groupe { Pan troglodytes + Hylobates lar }, Pongo pygmaeus, Gorilla gorilla.
- la PC2 (15,8% de la variance totale) sépare les Hominidés (valeurs les plus faibles) des gibbons (valeurs les plus élevées);
- la PC3 (10,0% de la variance totale) sépare les orang-outans (valeurs les plus faibles) des autres Hominoïdes (valeurs les plus élevées);
- la PC4 (6,5% de la variance totale) sépare les chimpanzés (valeurs les plus faibles) des autres Hominoïdes (valeurs les plus élevées). Les orang-outans sont situés à la limite entre les deux groupes, sauf un spécimen très éloigné des chimpanzés.

Pour la PC2, l'ensemble des fossiles inclus dans l'étude se situe parmi les Hominidés actuels. Pour les autres composantes principales, on observe des différences entre les fossiles. Comme prévu, les labyrinthes gauche et droit de Toumaï sont toujours situés à proximité l'un de l'autre. Selon PC1, Toumaï se situe au cœur du groupe des chimpanzés, avec StW 255 et OH 5. Les spécimens StW 98 et StW 329 sont en position intermédiaire entre les chimpanzés et les humains. Le spécimen SK 879 est en position intermédiaire entre les chimpanzés et les gorilles, dans le groupe des orang-outans. Selon PC3, seul OH 5 se situe dans le groupe des orang-outans, à proximité de la limite avec les autres Hominoïdes.



FIGURE 4.12 – Morphologie comparée des Hominoïdes actuels et fossiles. (A) PC2 (15.8% de la variance totale) vs. PC1 (20.2%). (B) PC4 (6.5%) vs. PC3 (10.0%). Les morphologies pour des valeurs de + 0.1 et - 0.1 sont représentées à l'extrémité de chaque axe en vue supérieure (en haut), antérieure (à gauche) et latéral (à droite). Les fossiles sont en rouge. L et R : labyrinthes gauche et droite, respectivement, de Toumaï ; Pb : *Paranthropus boisei* (OH 5) ; Pr : *Paranthropus robustus* (SK 879) ; 98, 255, 239 : spécimens StW de numéro correspondant. Les symboles pleins de couleur sombre, vides et pleins de couleur claire représentent respectivement les mâles, les femelles et les spécimens pour lesquels la détermination du sexe est incertaine.

Tous les autres fossiles se trouvent dans le second groupe, Toumaï étant assez situé dans la zone-limite commune avec les orang-outans. Selon PC4, aucun fossile ne fait partie du groupe des chimpanzés, mais c'est Toumaï que en est le plus proche, ce qui le place au milieu des orang-outans. Les spécimens StW 255 et StW 98 en sont les plus éloignés, StW 98 étant même au-delà de la gamme de variation de tous les autres spécimens.

### Allométrie statique

Le premier score de régression prédit 7,5% de la variance totale. Le coefficient de corrélation entre taille et forme n'est pas très bon pour les spécimens pris en totalité ( $r^2 = 0,54363$ ), mais la significativité statistique est excellente, avec une valeur-p inférieure de 0,0001 pour un test de permutation réalisé 10000 fois sur l'hypothèse nulle d'indépendance entre la forme et la taille (Table 4.11). Les changements de forme liés à la taille sont exactement les mêmes que ceux décrits par la PC2, en moins prononcés et en sens opposé. En clair, chez les spécimens ayant la plus petite taille centroïde, ASC est très étiré selon l'axe antérosupérieur - postéroinférieur et LSC est projeté postérieurement.

TABLE 4.11 – Coefficients associés aux droites de régression linéaire. L'équation est sous la forme : log10 (taille centroïde) =  $a \times \text{RegScore1} + b$ . En gras, corrélations significatives à P inférieur à 5%.

Groupe	Pente a	Intersection b	$r^2$	valeur-p
Hominoïdes actuels et fossiles	0.707	4.372	0.5436	0.0001
Homo sapiens	- 0.412	4.411	0.1421	0.1223
Pan troglodytes	- 0.211	4.37	0.0919	0.3404
Gorilla gorilla	0.237	4.390	0.0180	0.6529
Pongo pygmaeus	- 0.492	4.381	0.0748	0.4408
Hylobates lar carpenteri	- 0.6552	4.235	0.4489	0.0289

Les gibbons lar se différencient très bien des Hominidés actuels et fossiles par leur petite taille et les caractères qui y sont associés (Fig. 4.13). Les corrélations intraspécifiques ne sont significatives que pour les gibbons ( $r^2 = 0, 44892$ , P = 0,0295), au sein desquels la forme évolue avec la taille de manière inversée par rapport à la tendance observée pour l'ensemble des Hominoïdes (Table 4.11). Tous les hominines fossiles sont situés à proximité de la droite de régression des Hominoïdes, sauf StW 329 qui est situé en dessous à cause de sa petite taille.



FIGURE 4.13 – Logarithme de la taille centroïde du labyrinthe en fonction du premier score de régression chez les Hominoïdes actuels et fossiles. Carrés noirs : *H. sapiens*; triangles orange pointant vers le haut : *P. troglodytes*; cercles verts : *G. gorilla*; losanges bleus : *P. pygmaeus*; triangles violet pointant vers le bas : *H. lar.* Les fossiles sont en rouge. L et R : labyrinthes gauche et droite, respectivement, de Toumaï; Pb : *Paranthropus boisei* (OH 5); Pr : *Paranthropus robustus* (SK 879); 98, 255, 239 : spécimens StW de numéro correspondant. Les symboles pleins de couleur sombre, vides et pleins de couleur claire représentent respectivement les mâles, les femelles et les spécimens pour lesquels la détermination du sexe est incertaine. La ligne en rouge correspond à la droite de régression linéaire pour l'ensemble des spécimens.

## 4.5 Discussion

## 4.5.1 Locomotion des premiers Hominines

Les dimensions des canaux semi-circulaire *S. tchadensis* indiquent qu'il avait une agilité locomotrice assez similaire voire à celle rencontrée pour les chimpanzés et les genres *Paranthropus* et *Homo* (sauf *H. neandertalensis*), et supérieure à celle d'*A. africanus*, des bonobos et des gorilles. *S. tchadensis* aurait même eu une agilité légèrement meilleure que celle des humains et chimpanzés, si l'on se fie aux valeurs d'agilité calculées pour les canaux latéral et postérieur. L'agilité de la locomotion aurait peu évolué dans le rameau humain, sauf ponctuellement chez *A. africanus* et *H. neandertalensis*.

Si la morphologie du labyrinthe reflète le comportement locomoteur, alors *S. tchadensis*, dont le labyrinthe est très similaire à celui des chimpanzés, avait probablement un comportement locomoteur similaire : semi-terrestre avec un usage possible de plusieurs types de locomotions [54, 137]. Celle-ci comprendrait l'usage au sol de la quadrupédie et, dans une moindre mesure, de la bipédie. La projection postéro-latérale du canal latéral fait penser à une composante quadrupède plus forte, car on trouve ce caractère très développé chez les gorilles et les macaques (voir le chapitre 2). Dans les arbres, c'est le grimper vertical qui serait utilisé majoritairement, avec un peu de suspension.

La reconstruction du crâne de S. tchadensis montre que le relation angulaire existant entre le plan des orbites et celui du foramen magnum est plus proche de celle des humains modernes que de celle des chimpanzés, mais aussi d'Australopithecus africanus [177]. Or ce caractère peut être lié à deux contraintes : soit celle exercée par l'augmentation du volume cérébral, soit la nécessité pour d'avoir un plan des orbites orienté orthogonalement par rapport au sol lors de la locomotion, donc par rapport au foramen magnum chez un individu en position orthograde. L'encéphale de S. tchadensis ayant un volume similaire à celui des chimpanzés, cet angle ne peut être que la conséquence d'une adaptation à la bipédie [15]. Par ailleurs, son plan nuchal est moins incliné que celui des chimpanzés par rapport à l'horizontale de Francfort, ce qui le rapproche des genres Australopithecus et Homo [177]. Ce caractère est lié à l'insertion des muscles qui soutiennent la tête, dont l'orientation est très différente entre un quadrupède et un bipède. Si la morphologie du labyrinthe est le reflet du comportement locomoteur, alors ces deux caractères crâniens sont partiellement en contradiction avec les caractères du labyrinthe qui indiquent une locomotion similaire à celle des chimpanzés voire un peu plus tournée vers la quadrupédie.

Cependant, il est fort probable que la locomotion ait peu d'influence sur la morphologie du labyrinthe. En effet, *P. robustus*, qui serait plus bipède et moins arboricole que *A. afarensis* [54], est plus proche des gorilles (quadrupèdes) et des orang-outans (plutôt arboricoles) que des humains au niveau de la forme générale du labyrinthe (Fig. 4.12). Ce décalage entre morphologie du labyrinthe et locomotion pourrait s'expliquer par la force du signal phylogénétique [94] qui gomme le signal fonctionnel ou, plus probablement, par l'intégration morphologique du labyrinthe dans le crâne [77, 153].

## 4.5.2 Caratères du labyrinthe osseux chez le dernier ancêtre commun à l'homme et au chimpanzé

Comme Australopithecus africanus, Sahelanthropus tchadensis partage la plupart de ses caractères avec les chimpanzés et les orang-outans. Ce sont donc probablement des symplésiomorphies. La morphologie du labyrinthe du dernier ancêtre commun entre l'homme et le chimpanzé est donc probablement très proche de celle de S. tchadensis :

- --des canaux semi-circulaires relativement orthogonaux
- pas de rotation de la partie inférieure du labyrinthe observée chez les humains
- un canal semi-circulaire antérieur légèrement projeté vers l'avant
- un canal semi-circulaire latéral légèrement projeté postéro-latéralement
- --un canal semi-circulaire postérieur légèrement aplati<br/> postéro-inférieurement

## 4.5.3 Évolution du labyrinthe chez les Hominines

Au cours de l'évolution des Hominines, les caractères dérivés propres à l'espèce humaine sont apparus progressivement :

- très précocement, chez *Sahelanthropus tchadensis*, l'arrondissement du canal semicirculaire postérieur et l'inversion de sa torsion.
- chez *P. robustus*, une rotation de la crus commune dans le plan sagittal entraîne une légère diminution de la torsion du canal semi-circulaire postérieur
- chez *Homo habilis*, la rotation de la crus commune s'accentue et s'accompagne d'un début de rotation de la cochlée, avec une reformation de la torsion du canal semi-circulaire postérieur
- chez Homo erectus, la rotation du labyrinthe se poursuit et entraîne la rotation vers le bas du canal semi-circulaire postérieur et l'augmentation de son rayon, mais aussi de celui du canal semi-circulaire antérieur
- parallèlement, la rotation coronale du canal semi-circulaire latéral s'accompagne de la réduction de son rayon
- chez *Homo sapiens* et les spécimens les plus primitifs d'*Homo neandertalensis*, la rotation dans le plan sagittal se poursuit et s'accompagne de l'augmentation de la hauteur du canal semi-circulaire antérieur
- cette rotation se poursuit chez *Homo neandertalensis* et continue à accentuer la rotation et la torsion du canal semi-circulaire postérieur.
- On remarque donc trois tendances au cours de l'évolution des Hominines :
- une tendance très précoce (dès S. tchadensis) à la projection de la partie postéroinférieure du canal semi-circulaire postérieur;
- une tendance plus tardive (dès *P. robustus*), mais qui se poursuit tout au long de l'évolution, à la rotation dans le plan sagittal de la partie postéro-inférieure du labyrinthe avec d'abord le canal semi-circularie postérieur, puis la crus commune, ensuite la cochlée et enfin le canal semi-circulaire antérieur;
- un saut évolutif chez H. erectus avec la rotation dans le plan transversal du canal semi-circulaire latéral.

## 4.5.4 Intégration du labyrinthe dans le crâne chez les Hominines

Chez les australopithèques sud-africains et dans le genre Homo, les tendances observées dans la morphologie du labyrinthe semblent être liées à des changements d'orientation des pyramides pétreuses dans le crâne [142] :

- dans le plan sagittal, la rotation de la partie postéro-inférieure du labyrinthe avec celle de la face postérieure des pyramides pétreuses, corrélée avec la flexion du basicrâne;
- dans le plan transversal, la rotation du canal semi-circulaire latéral avec celle des pyramides pétreuses.

Ces corrélations entre le labyrinthe et le basicrâne se retrouvent plus généralement chez l'ensemble des Primates [153].

Au cours du développement embryonnaire des humains [77] et chez les humains adultes (chapitre 3), on observe aussi ces tendances. Cependant on remarque alors que la rotation dans le plan transversal des pyramides pétreuses entraîne celle du canal semi-circulaire latéral en sens inverse (contrairement à la tendance phylogénétique où les rotations se font dans le même sens). Par ailleurs, toujours à l'opposé de la tendance phylogénétique, la rotation coronale des pyramides pétreuses est accompagnée, non par la flexion, mais par la rétroflexion du basicrâne, ce qui suggère un découplage des tendances évolutives entre la flexion de la partie médiane du basicrâne et la rotation de sa partie latérale.

Le crâne correspondant à l'holotype de *S. tchadensis* est déformé et fragmenté [25]. Par rétrodéformation, la forme initiale probable du crâne a été reconstruite [177]. L'algorithme employé pour la reconstruction utilise une des propriétés géométriques du labyrinthe : leur symétrie par rapport au plan sagittal du crâne. L'étude de l'intégration du labyrinthe dans le crâne chez Toumaï par une méthode similaire à celle employée dans le chapitre 3 risquerait donc de mettre en valeur les relations géométriques utilisées pour la reconstruction, et non les véritables relations existant dans l'espèce. On ne peut donc pas faire de morphométrie sur ces liens chez *S. tchadensis*, à moins d'avoir un raisonnement circulaire. Il en est de même pour la reconstruction de l'endocrâne, en partie basée sur la reconstruction du crâne externe [15].

On peut cependant raisonner sur les tendances observées dans le basicrâne. Chez S. tchadensis, la base du crâne est moins fléchie que chez les humains modernes, mais plus que chez les chimpanzés et les bonobos [15]. Elle est légèrement moins fléchie que celle de P. boisei, mais plus que celle d'A. africanus. Les pyramides pétreuses sont difficiles à observer, mais leur face postérieure semble orientée plutôt comme celles des chimpanzés, ce qui est cohérent avec la morphologie du labyrinthe.

Dans le plan transversal, les pyramides pétreuses de *S. tchadensis* ont tendance à se rapprocher du plan sagittal, à l'inverse de ce qui est observé chez les humains par rapport au chimpanzé [15]. Elles vont même au-delà de ce qui est observé chez les chimpanzés. Ceci est cohérent avec la tendance phylogénétique dans les covariations entre le canal semicirculaire latéral et la pyramide pétreuse dans le plan transversal, mais va à l'encontre de la tendance intraspécifique chez les humains modernes. Ceci suggère une tendance évolutive spécifique à ces derniers, qui serait probablement apparue chez *Homo erectus*, le premier à avoir une morphologie moderne du labyrinthe. Cette tendance pourrait être liée à des contraintes stériques dues à l'encéphalisation. En effet, c'est chez *H. erectus* que le coefficient d'encéphalisation passe à 2, au lieu de 1 chez les grands singes et les australopithèques [15].

## 4.6 Conclusion

Le labyrinthe osseux de Sahelanthropus tchadensis est caractérisé par sa grande taille par rapport à sa masse corporelle, ce qui laisse supposer qu'il était autant voire légèrement plus agile que les humains et les chimpanzés. La morphologie du labyrinthe est très similaire à celle des grands singes, notamment du chimpanzé, sauf le canal semi-circulaire latéral dont l'étirement postéro-latéral se rapproche de ce qui est observé chez les gorilles. Si la morphologie du labyrinthe est purement le reflet du comportement locomoteur, alors S. tchadensis avait une locomotion semi-terrestre semblable à celle du chimpanzé, avec un usage de la quadrupédie légèrement plus développé. Ceci est contradictoire avec la flexion du basicrâne qui tend à indiquer un usage accru de la bipédie.

S. tchadensis étant très proche de la divergence homme / chimpanzé, leur dernier ancêtre commun possède probablement des caractères similaires : des canaux semi-circulaires dont la lumière est étirée selon le plan du canal, orthogonaux, sans rotation de la partie postéro-inférieure du labyrinthe, avec des canaux semi-circulaires légèrement excentriques dans le sens d'un aplatissement dorso-ventral pour les canaux verticaux et d'une projection postéro-latérale pour le canal horizontal.

Malgré sa morphologie très primitive par rapport aux humains, le labyrinthe osseux de S. tchadensis possède deux caractères dérivés propres au rameau humain : un canal semi-circulaire postérieur arrondi (par projection de sa partie postéro-inférieure) et dont la branche supérieure est plus coronale que la branche inférieure. A. africanus possède des caractères similaires. A partir de P. robustus, les parties postérieure et inférieure du labyrinthe subissent une rotation qui touche successivement les différentes parties du labyrinthe : canal semi-circulaire postérieur, crus commune, cochlée et enfin canal semi-circulaire antérieur. Chez H. erectus se produit une deuxième rotation, cette fois dans le plan transversal, du canal semi-circulaire latéral.

La première rotation des éléments du labyrinthe qui survient au cours de l'évolution du rameau humain est en lien avec la rotation de la face postérieure des pyramides pétreuses, qui est probablement en relation avec la flexion du basicrâne. La deuxième rotation se produit dans le même sens et simultanément à celle des pyramides pétreuses, qui deviennent plus coronales, probablement à cause de contrainte stériques liées à l'encéphalisation. Chez *S. tchadensis*, l'augmentation du volume de l'encéphale n'a pas encore eu lieu, mais la flexion de la ligne médiane de la base du crâne est en cours. Il est donc probable que la morphologie observée pour le labyrinthe soit la conséquence de ce type de contraintes stériques et non directement du comportement locomoteur (même si, indirectement, le comportement locomoteur joue un rôle car la base du crâne a une morphologie qui y est adaptée).

# Conclusion

L'oreille des Mammifères est un organe à symétrie bilatérale ayant une partie externe, une partie moyenne dans la bulle tympanique de l'os temporal et une partie interne dans la partie pétreuse de ce même os. L'oreille interne intervient dans deux types de perceptions : l'audition et l'équilibrioception. Chez les Primates, on observe une grande diversité de morphologies et de tailles de l'oreille, sans que sa structure en soit modifiée.

Chez les Hominoïdes, la morphologie du labyrinthe permet de faire la distinction entre tous les genres actuels. Les principaux caractères discriminants au sein des Hominidés sont la rotation des différents éléments des parties postérieure et inférieure du labyrinthe, la torsion du canal semi-circulaire postérieur et la rotation du canal semi-circulaire latéral dans le plan transversal. Les Hylobatidés se distinguent par la projection très importante du canal semi-circulaire antérieur vers l'avant.

Tous les caractères du labyrinthe permettant de discriminer les humains par rapport aux grands singes covarient de manière significative avec la morphologie de la base du crâne, plus particulièrement avec celle des pyramides pétreuses. Des covariations indirectes sont aussi observées avec la face. Dans ces covariations, c'est la combinaison de la forme et de l'orientation du basicrâne relativement au labyrinthe qui est importante.

La morphologie du labyrinthe osseux de Sahelanthropus tchadensis est similaire à celle des chimpanzés, à part deux caractères dérivés propres au rameau humain : la torsion du canal semi-circulaire postérieur telle que sa branche supérieure soit plus coronale et la projection de sa partie postéro-inférieure, ce qui le rend rond. Au cours de l'évolution humaine, les caractères propres à H. sapiens apparaissent progressivement. D'une part, des caractères liés à la rotation dans le plan sagittal des parties postérieure et inférieure du labyrinthe se mettent en place à partir de P. robustus et évoluent progressivement par la suite. D'autre part des caractères liés à la rotation dans le plan transversal du canal semi-circulaire latéral apparaissent chez H. erectus. La morphologie actuelle du labyrinthe chez l'homme est donc en place dès H. erectus. Chez S. tchadensis et P. boisei, l'arrondissement du canal semi-circulaire postérieur se fait simultanément avec son agrandissement, mais sans agrandissement du canal antérieur comme c'est le cas à partir d'H. erectus. Ce caractère n'est pas observé chez les australopithèques sud-africains.

Au cours de la mise en place de la morphologie moderne du labyrinthe chez les Hominines, les modifications observées sont corrélées à des rotations des pyramides pétreuses dans la base du crâne. Ces corrélations se retrouvent chez l'ensemble des Primates. L'étude des corrélations intraspécifiques indique que les mêmes structures sont corrélées entre le crâne et le labyrinthe chez l'homme adulte et au cours de sont développement embryonnaire, mais les sens des covariations diffèrent. Des études sur le basicrâne montrent que les patrons d'intégration diffèrent entre l'espèce humaine et les chimpanzés. Il serait intéressant de vérifier si cette différence existe aussi pour les patrons d'intégration entre le labyrinthe et le basicrâne.

On sait que de nombreuses différences entre les crânes du chimpanzé et de l'homme

sont liées à des hétérochronies du développement : H. sapiens est paedomorphique par rapport à P. troglodytes. L'étude comparée de l'ontogénie du labyrinthe chez le chimpanzé et chez l'homme pourrait apporter des informations supplémentaires à ce sujet.

L'ontogénie pourrait aussi permettre de répondre à une question fondamentale : estce la morphologie du labyrinthe qui contrôle celle des pyramides pétreuses, ou l'inverse ? Dans les deux cas, on peut observer les mêmes corrélations. Mais dans le premier cas, ce sont plutôt des contraintes fonctionnelles qui contrôlent la morphologie, alors que dans le deuxième cas ce sont plutôt des contraintes stériques. Si c'est la morphologie du labyrinthe qui contrôle la morphologie des pyramides pétreuses, alors il doit être possible de prévoir cette morphologie par des modèles physiques à partir du comportement locomoteur de l'espèce considéré. Si c'est la morphologie de la pyramide qui contrôle celle du labyrinthe, alors cette dernière est liée à la forme du basicrâne en entier. Elle peut donc être contrôlée par des contraintes dues au volume du cerveau, à la puissance masticatrice requise par l'alimentation... mais aussi à la posture (orthograde ou pronograde). Dans les deux cas, il pourrait donc exister un lien au moins indirect entre morphologie du labyrinthe et locomotion.

# Bibliographie

- L. Aiello and C. Dean. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy. Academic Press, 1990. 596 p.
- [2] T. H. Alami. Le Système Vestibulaire. http://www.dralami.edu/anatomie/ Vestibulor/Vestibulo.htm/. [Consultation le 30 juin 2014].
- [3] E. F. Allin. Evolution of the mammalian middle ear. Journal of Morphology, 147(4):403–437, 1975.
- [4] J. Allum, F. Honegger, and H. Acuna. Differential control of leg and trunk muscle activity by vestibulo-spinal and proprioceptive signals during human balance corrections. Acta Oto-Laryngologica, 115(2):124–129, 1995.
- [5] F. Altmann and E. Vermes. Zur Kenntnis des feineren Baues des Schläfenbeines der Menschaffen. Mschr. Ohrenheilk, 67 :1199–1246, 1933.
- [6] D. E. Angelaki and K. E. Cullen. Vestibular system : the many facets of a multimodal sense. Annual Review of Neuroscience, 31 :125–150, 2008.
- [7] S. Angeli, X. Lin, and X. Z. Liu. Genetics of hearing and deafness. The Anatomical Record, 295(11) :1812–1829, 2012.
- [8] N. Anthwal, L. Joshi, and A. S. Tucker. Evolution of the mammalian middle ear and jaw : adaptations and novel structures. *Journal of Anatomy*, 222(1) :147–160, 2013.
- [9] W. H. Arnold and T. Lang. Development of the membranous labyrinth of human embryos and fetuses using computer aided 3D-reconstruction. Annals of Anatomy - Anatomischer Anzeiger, 183(1):61 - 66, 2001.
- [10] M. Bastir and A. Rosas. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(1):26–34, 2005.
- [11] M. Bastir and A. Rosas. Correlated variation between the lateral basicranium and the face : a geometric morphometric study in different human groups. Archives of Oral Biology, 51(9) :814–824, 2006.
- [12] M. Bastir, A. Rosas, C. Stringer, J. Manuel Cuétara, R. Kruszynski, G. W. Weber, C. F. Ross, and M. J. Ravosa. Effects of brain and facial size on basicranial form in human and primate evolution. *Journal of Human Evolution*, 58(5):424–431, 2010.
- [13] A. Beaumont, P. Cassier, and D. Richard. Biologie animale Les Cordés : Anatomie Comparée des Vertébrés, 9e edition. Dunod, 2009.
- [14] S. Benazzi, F. L. Bookstein, D. S. Strait, and G. W. Weber. A new OH5 reconstruction with an assessment of its uncertainty. *Journal of Human Evolution*, 61(1):75–88, 2011.

- [15] T. Bienvenu. L'endocrâne de Sahelanthropus tchadensis (Hominidae, Miocène supérieur du Tchad) : Reconstruction 3D et morphologie. Comparaison avec les Hominoïdes actuels et fossiles. PhD thesis, Université de Poitiers, 2010.
- [16] T. Bienvenu, F. Guy, W. Coudyzer, E. Gilissen, G. Roualdès, P. Vignaud, and M. Brunet. Assessing endocranial variations in great apes and humans using 3D data from virtual endocasts. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(5):231– 246, 2011.
- [17] F. L. Bookstein. Morphometric tools for landmark data : geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge, 1991. 435 p.
- [18] L. Bouchneb and I. Crevecoeur. The inner ear of Nazlet Khater 2 (Upper Paleolithic, Egypt). Journal of Human Evolution, 56(3) :257–262, 2009.
- [19] J. Braga, J. F. Thackeray, J. Dumoncel, D. Descouens, L. Bruxelles, J.-M. Loubes, J.-L. Kahn, M. Stampanoni, L. Bam, J. Hoffman, F. de Beer, and F. Spoor. A new partial temporal bone of a juvenile hominin from the site of Kromdraai B (South Africa). Journal of Human Evolution, 65(4) :447–456, 2013.
- [20] M. D. Brazeau and P. E. Ahlberg. Tetrapod-like middle ear architecture in a Devonian fish. *Nature*, 439(7074) :318–321, 2006.
- [21] M. Brunet. Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'? Reply. Nature, 419(6907):581–582, 2002.
- [22] M. Brunet. Origine et évolution des hominidés : Toumaï, une confirmation éclatante de la prédiction de Darwin. Comptes Rendus Palevol, 8(2-3) :311–319, 2009.
- [23] M. Brunet, A. Beauvilain, Y. Coppens, E. Heintz, A. H. E. Moutaye, and D. Pilbeam. The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature*, 378(6554) :273–275, 1995.
- [24] M. Brunet, F. Guy, D. Pilbeam, D. E. Lieberman, A. Likius, H. T. Mackaye, M. S. P. De León, C. P. Zollikofer, and P. Vignaud. New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature*, 434(7034) :752–755, 2005.
- [25] M. Brunet, F. Guy, D. Pilbeam, H. T. Mackaye, A. Likius, D. Ahounta, A. Beauvilain, C. Blondel, H. Bocherens, J.-R. Boisserie, L. de Bonis, Y. Coppens, J. Dejax, C. Denys, P. Duringer, V. Eisenmann, G. Fanone, P. Fronty, D. Geraads, T. Lehmann, F. Lihoreau, A. Louchart, A. Mahamat, G. Merceron, G. Mouchelin, O. Otero, P. Pelaez Campomanes, M. S. Ponce de León, J.-C. Rage, M. Sapanet, M. Schuster, J. Sudre, P. Tassy, X. Valentin, P. Vignaud, L. Viriot, A. Zazzo, and C. P. E. Zollikofer. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418(6894) :145–151, 2002.
- [26] N. A. Campbell and J. B. Reece. Biologie, 3e édition. Éditions du Renouveau Pédagogique, 2007.
- [27] W. Chang, J. V. Brigande, D. M. Fekete, and D. K. Wu. The development of semicircular canals in the inner ear : role of FGFs in sensory cristae. *Development*, 131(17) :4201–4211, 2004.
- [28] J. A. Clack. Discovery of the earliest-known tetrapod stapes. *Nature*, 1989.
- [29] R. J. Clarke. Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines, chapter A new Australopithecus cranium from Sterkfontein and its bearing on the ancestry of Paranthropus, pages 285–292. New York : Aldine de Gruyter, 1988.

- [30] M. N. Coleman. What do primates hear? A meta-analysis of all known nonhuman primate behavioral audiograms. *International Journal of Primatology*, 30(1):55–91, 2009.
- [31] M. N. Coleman and D. M. Boyer. Inner ear evolution in primates through the Cenozoic : implications for the evolution of hearing. *The Anatomical Record*, 295(4) :615– 631, 2012.
- [32] M. N. Coleman and M. W. Colbert. Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *Journal of Morphology*, 271(5):511–532, 2010.
- [33] M. N. Coleman and C. F. Ross. Primate auditory diversity and its influence on hearing performance. The Anatomical Record Part A : Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology, 281(1):1123–1137, 2004.
- [34] G. Conroy. Problems of body-weight estimation in fossil primates. International Journal of Primatology, 8(2) :115–137, 1987.
- [35] Y. Coppens. Le singe, l'Afrique et l'Homme. Fayard, Paris, 1983. 156 p.
- [36] P. G. Cox and N. Jeffery. Morphology of the mammalian vestibulo-ocular reflex : The spatial arrangement of the human fetal semicircular canals and extraocular muscles. *Journal of Morphology*, 268(10) :878–890, 2007.
- [37] P. G. Cox and N. Jeffery. Geometry of the semicircular canals and extraocular muscles in rodents, lagomorphs, felids and modern humans. *Journal of Anatomy*, 213(5):583–596, 2008.
- [38] P. G. Cox and N. Jeffery. Semicircular canals and agility : the influence of size and shape measures. *Journal of Anatomy*, 216(1) :37–47, 2010.
- [39] A. Crompton and P. Parker. Evolution of the Mammalian Masticatory Apparatus : The fossil record shows how mammals evolved both complex chewing mechanisms and an effective middle ear, two structures that distinguish them from reptiles. *American Scientist*, pages 192–201, 1978.
- [40] R. Crompton, E. Vereecke, and S. Thorpe. Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. *Journal of Anatomy*, 212(4) :501–543, 2008.
- [41] R. H. Crompton, W. I. Sellers, and S. K. S. Thorpe. Arboreality, terrestriality and bipedalism. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 365(1556):3301–3314, 2010.
- [42] I. S. Curthoys, R. H. I. Blanks, and C. H. Markham. Semicircular canal radii of curvature (R) in cat, guinea pig and man. *Journal of Morphology*, 151(1) :1–15, 1977.
- [43] I. S. Curthoys, C. H. Markham, and E. J. Curthoys. Semicircular duct and ampulla dimensions in cat, guinea pig and man. *Journal of Morphology*, 151(1):17–34, 1977.
- [44] G. Daver, F. Détroit, G. Berillon, S. Prat, and D. Grimaud-Hervé. Fossil hominins, quadrupedal primates and the origin of human bipedalism : a 3D geometric morphometric analysis of the Primate hamate. BMSAP, 26(3-4) :121–128, 2014.
- [45] R. David, J. Droulez, R. Allain, A. Berthoz, P. Janvier, and D. Bennequin. Motion from the past. A new method to infer vestibular capacities of extinct species. *Comptes Rendus Palevol*, 9(6):397–410, 2010.

- [46] M. R. Deans. A balance of form and function : planar polarity and development of the vestibular maculae. In Seminars in Cell & Developmental Biology, volume 24, pages 490–498. Elsevier, 2013.
- [47] E. Delson, I. Tattersall, J. Van Couvering, and A. S. Brooks, editors. *Encyclopedia of human evolution and prehistory, second edition*. New York : Garland Publishing, 2nd edition edition, 2000. 1558 p.
- [48] A. G. Drake and C. P. Klingenberg. The pace of morphological change : historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society* B : Biological Sciences, 275(1630) :71–76, 2008.
- [49] J. S. Duncan and B. Fritzsch. Evolution of sound and balance perception : innovations that aggregate single hair cells into the ear and transform a gravistatic sensor into the organ of Corti. *The Anatomical Record*, 295(11) :1760–1774, 2012.
- [50] S. M. Echteler, R. R. Fay, and A. N. Popper. Structure of the mammalian cochlea. In *Comparative hearing : mammals*, pages 134–171. Springer, 1994.
- [51] K. Ezure and W. Graf. A quantitative analysis of the spatial organization of the vestibulo-ocular reflexes in lateral-and frontal-eyed animals - I. Orientation of semicircular canals and extraocular muscles. *Neuroscience*, 12(1):85–93, 1984.
- [52] D. M. Fekete. Development of the vertebrate ear : insights from knockouts and mutants. Trends in Neurosciences, 22(6) :263 – 269, 1999.
- [53] R. C. Fitzpatrick, J. E. Butler, and B. L. Day. Resolving head rotation for human bipedalism. *Current Biology*, 16(15) :1509–1514, 2006.
- [54] J. G. Fleagle. Primate Adaptation and Evolution. 1999. 596 p.
- [55] L. Freyer, V. Aggarwal, and B. E. Morrow. Dual embryonic origin of the mammalian otic vesicle forming the inner ear. *Development*, 138(24):5403–5414, 2011.
- [56] B. Fritzsch. Inner ear of the coelacanth fish *Latimeria* has tetrapod affinities. *Nature*, 324(6118) :153–154, 1987.
- [57] B. Fritzsch, N. Pan, I. Jahan, J. S. Duncan, B. J. Kopecky, K. L. Elliott, J. Kersigo, and T. Yang. Evolution and development of the tetrapod auditory system : an organ of Corti-centric perspective. *Evolution & Development*, 15(1):63–79, 2013.
- [58] J. C. Fuchs and A. S. Tucker. Development and Integration of the Ear. In Craniofacial Development, volume 115 of Current Topics in Developmental Biology, chapter 9, pages 213–232. Academic Press, 2015.
- [59] R. W. Gess, M. I. Coates, and B. S. Rubidge. A lamprey from the Devonian period of South Africa. *Nature*, 443(7114) :981–984, 2006.
- [60] P. D. Gingerich, B. H. Smith, and K. Rosenberg. Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology*, 58(1):81–100, 1982.
- [61] M. Glantz, B. Viola, P. Wrinn, T. Chikisheva, A. Derevianko, A. Krivoshapkin, U. Islamov, R. Suleimanov, and T. Ritzman. New hominin remains from Uzbekistan. *Journal of Human Evolution*, 55(2) :223 – 237, 2008.
- [62] A. Gómez-Olivencia, I. Crevecoeur, and A. Balzeau. La Ferrassie 8 Neandertal child reloaded : New remains and re-assessment of the original collection. *Journal* of Human Evolution, 82 :107–126, 2015.

- [63] W. Graf, C. De Waele, and P. P. Vidal. Functional anatomy of the head-neck movement system of quadrupedal and bipedal mammals. *Journal of Anatomy*, 186(1):55–74, 1995.
- [64] W. Graf and F. Klam. Le système vestibulaire : anatomie fonctionnelle et comparée, évolution et développement. Comptes Rendus Palevol, 5(3) :637–655, 2006.
- [65] J. W. Grant and W. A. Best. Mechanics of the otolith organ-dynamic response. Annals of Biomedical Engineering, 14(3):241–256, 1986.
- [66] H. Gray. Anatomy of the human body. Philadelphia : Lea & Febiger, 1918; Bartleby.com, 2000.
- [67] A. K. Groves and D. M. Fekete. Shaping sound in space : the regulation of inner ear patterning. *Development*, 139(2) :245–257, 2012.
- [68] G. Guipert, M.-A. de Lumley, A. Tuffreau, and B. Mafart. A late Middle Pleistocene hominid : Biache-Saint-Vaast 2, North France. *Comptes Rendus Palevol*, 10(1) :21 – 33, 2011.
- [69] P. Gunz, M. Ramsier, M. Kuhrig, J. J. Hublin, and F. Spoor. The mammalian bony labyrinth reconsidered, introducing a comprehensive geometric morphometric approach. *Journal of Anatomy*, 220(6) :529–543, 2012.
- [70] F. Guy, D. E. Lieberman, D. Pilbeam, M. Ponce de León, A. Likius, H. T. Mackaye, P. Vignaud, C. P. E. Zollikofer, and M. Brunet. Morphological affinities of the Sahelanthropus tchadensis (Late Miocene hominid from Chad) cranium. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102(52) :18836– 18841, 2005.
- [71] Hergé. L'étoile mystérieuse. Casterman, 1974.
- [72] J.-J. Hublin, F. Spoor, M. Braun, F. Zonneveld, and S. Condemi. A late Neanderthal associated with Upper Palaeolithic artefacts. *Nature*, 381(6579) :224–226, 1996.
- [73] M. A. Ifediba, S. M. Rajguru, T. E. Hullar, and R. D. Rabbitt. The role of 3-canal biomechanics in angular motion transduction by the human vestibular labyrinth. *Annals of Biomedical Engineering*, 35(7):1247–1263, 2007.
- [74] M. Igarashi. Dimensional study of the vestibular end organ apparatus. In Second Symposium on the Role of the Vestibular Organs in Space Exploration, NASA Ames Research Center, Moffett Field, CA, pages 47–54, 1966.
- [75] N. Jeffery and P. G. Cox. Do agility and skull architecture influence the geometry of the mammalian vestibulo-ocular reflex? *Journal of Anatomy*, 216(4) :496–509, 2010.
- [76] N. Jeffery and F. Spoor. Brain size and the human cranial base : A prenatal perspective. American Journal of Physical Anthropology, 118 :324–340, 2002.
- [77] N. Jeffery and F. Spoor. Prenatal growth and development of the modern human labyrinth. *Journal of Anatomy*, 204(2):71–92, 2004.
- [78] B. Johnstone, K. Taylor, and A. Boyle. Mechanics of the guinea pig cochlea. The Journal of the Acoustical Society of America, 47(2B) :504–509, 1970.
- [79] G. M. Jones and K. Spells. A theoretical and comparative study of the functional dependence of the semicircular canal upon its physical dimensions. *Proceedings of* the Royal Society of London B : Biological Sciences, 157(968) :403–419, 1963.

- [80] D. R. Ketten. The cetacean ear : form, frequency, and evolution. In J. Thomas, R. Kastelein, and A. Supin, editors, *Marine mammal sensory systems*, pages 53–75. New York : Plenum Press, 1992.
- [81] V. Khorevin. The lagena (the third otolith endorgan in vertebrates). Neurophysiology, 40(2) :142–159, 2008.
- [82] W. H. Kimbel, T. D. White, and D. C. Johanson. Cranial morphology of Australopithecus afarensis : a comparative study based on a composite reconstruction of the adult skull. American Journal of Physical Anthropology, 64(4):337–388, 1984.
- [83] E. C. Kirk and A. D. Gosselin-Ildari. Cochlear labyrinth volume and hearing abilities in primates. *The Anatomical Record*, 292(6):765–776, 2009.
- [84] T. L. Kivell and D. Schmitt. Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106(34) :14241-14246, 2009.
- [85] M. Kleiber, G. Horstmann, and V. Dietz. Body sway stabilization in human posture. Acta Oto-Laryngologica, 110(3-4) :168–174, 1990.
- [86] C. P. Klingenberg. MorphoJ : an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2):353–357, 2011.
- [87] S. Kubrick (Dir.). 2001 : A Space Odyssey, 1968.
- [88] S. Kumar and S. B. Hedges. A molecular timescale for vertebrate evolution. Nature, 392(6679) :917–920, 1998.
- [89] T. C. Lacalli and S. J. Kelly. The infundibular balance organ in amphioxus larvae and related aspects of cerebral vesicle organization. Acta Zoologica, 81(1):37–47, 2000.
- [90] L. S. B. Leakey. A new fossil skull from Olduvai. Nature, 184(4685):491–493, 1959.
- [91] A. Lebatard, D. Bourles, R. Braucher, M. Arnold, P. Duringer, M. Jolivet, A. Moussa, P. Deschamps, C. Roquin, J. Carcaillet, M. Schuster, F. Lihoreau, A. Likius, H. T. Mackaye, P. Vignaud, and M. Brunet. Application of the authigenic <sup>10</sup>Be/<sup>9</sup>Be dating method to continental sediments : Reconstruction of the Mio-Pleistocene sedimentary sequence in the early hominid fossiliferous areas of the northern Chad Basin. Earth and Planetary Science Letters, 297(1-2) :57–70, 2010.
- [92] A. E. Lebatard, D. L. Bourlès, P. Duringer, M. Jolivet, R. Braucher, J. Carcaillet, M. Schuster, N. Arnaud, P. Monié, F. Lihoreau, A. Likius, H. T. Mackaye, P. Vignaud, and M. Brunet. Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali* : Mio-Pliocene hominids from Chad. *Proceedings* of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105(9) :3226– 3231, 2008.
- [93] R. Lebrun, M. Godinot, S. Couette, P. Tafforeau, and C. Zollikofer. The labyrinthine morphology of *Pronycticebus gaudryi* (Primates, Adapiformes). *Palaeobiodiversity* and *Palaeoenvironments*, 92(4) :527–537, 2012.
- [94] R. Lebrun, M. S. Ponce de León, P. Tafforeau, and C. P. E. Zollikofer. Deep evolutionary roots of strepsirrhine primate labyrinthine morphology. *Journal of Anatomy*, 216(3):368–380, 2010.
- [95] G. Lecointre and H. Le Guyader. Classification phylogénétique du vivant. Belin, 2001. 559 p.

- [96] D. E. Lieberman and R. C. McCarthy. The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *Journal of Human Evolution*, 36 :487–517, 1999.
- [97] D. E. Lieberman, C. F. Ross, and M. J. Ravosa. The primate cranial base : ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology*, 119(S35) :117–169, 2000.
- [98] C. A. Lockwood. Variation in the face of Australopithecus africanus and other African hominoids. PhD thesis, University of the Witwatersrand, Johannesburg, 1997.
- [99] C. A. Lockwood and P. V. Tobias. Morphology and affinities of new hominin cranial remains from Member 4 of the Sterkfontein Formation, Gauteng Province, South Africa. *Journal of Human Evolution*, 42(4) :389–450, 2002.
- [100] C. O. Lovejoy, S. W. Simpson, T. D. White, B. Asfaw, and G. Suwa. Careful climbing in the Miocene : the forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and humans are primitive. *Science*, 326(5949) :70–70e8, 2009.
- [101] M. Magariños, J. Contreras, M. R. Aburto, and I. Varela-Nieto. Early development of the vertebrate inner ear. *The Anatomical Record*, 295(11) :1775–1790, 2012.
- [102] M. D. Malinzak, R. F. Kay, and T. E. Hullar. Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(44) :17914–17919, 2012.
- [103] D. Manoussaki, R. S. Chadwick, D. R. Ketten, J. Arruda, E. K. Dimitriadis, and J. T. O'Malley. The influence of cochlear shape on low-frequency hearing. *Procee*dings of the National Academy of Sciences, 105(16) :6162–6166, 2008.
- [104] H. M. McHenry. Body size and proportions in early hominids. American Journal of Physical Anthropology, 87(4):407–431, 1992.
- [105] A. McVean. Are the semicircular canals of the European mole, Talpa europaea, adapted to a subterranean habitat? Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Molecular & Integrative Physiology, 123(2):173–178, 1999.
- [106] M. Minoux, C. F. Kratochwil, S. Ducret, S. Amin, T. Kitazawa, H. Kurihara, N. Bobola, N. Vilain, and F. M. Rijli. Mouse Hoxa2 mutations provide a model for microtia and auricle duplication. *Development*, 140(21) :4386–4397, 2013.
- [107] K. E. Money. Motion sickness. *Physiological Reviews*, 50(1) :1–30, January 1969.
- [108] S. Moyà-Solà and M. Köhler. A Dryopithecus skeleton and the origins of great-ape locomotion. Nature, 379(6561) :156–159, 1996.
- [109] M. Muller. Relationships between semicircular duct radii with some implications for time constants. Netherlands Journal of Zoology, 40(1):173–202, 1990.
- [110] M. Muller. Semicircular duct dimensions and sensitivity of the vertebrate vestibular system. Journal of Theoretical Biology, 167(3):239–256, 1994.
- [111] M. Muller. Size limitations in semicircular duct systems. Journal of Theoretical Biology, 198(3) :405–437, 1999.
- [112] M. Muller and J. Verhagen. A new quantitative model of total endolymph flow in the system of semicircular ducts. *Journal of Theoretical Biology*, 134(4):473 – 501, 1988.

- [113] M. Muller and J. H. G. Verhagen. Optimization of the Mechanical Performance of a Two-duct Semicircular Duct System - Part 1 : Dynamics and Duct Dimensions. *Journal of Theoretical Biology*, 216(4) :409 – 424, 2002.
- [114] M. Muller and J. H. G. Verhagen. Optimization of the Mechanical Performance of a Two-duct Semicircular Duct System - Part 2 : Excitation of Endolymph Movements. *Journal of Theoretical Biology*, 216(4) :425 – 442, 2002.
- [115] M. Muller and J. H. G. Verhagen. Optimization of the Mechanical Performance of a Two-duct Semicircular Duct System - Part 3 : The Positioning of the Ducts in the Head. *Journal of Theoretical Biology*, 216(4) :443 – 459, 2002.
- [116] D. Neaux, F. Guy, E. Gilissen, W. Coudyzer, and S. Ducrocq. Covariation between midline cranial base, lateral basicranium, and face in modern humans and chimpanzees : a 3D geometric morphometric analysis. *The Anatomical Record*, 296(4):568-579, 2013.
- [117] D. Neaux, F. Guy, E. Gilissen, W. Coudyzer, P. Vignaud, and S. Ducrocq. Facial orientation and facial shape in extant great apes : a geometric morphometric analysis of covariation. *PLoS ONE*, 8(2), 2013.
- [118] NeurOreille. Voyage au centre de l'audition, Disponible sur http://www.cochlea.eu/ [Consultation le 30 juin 2014].
- [119] R. G. Northcutt. The brain and sense organs of the earliest vertebrates : Reconstruction of a morphotype. In R. E. Foreman, A. Gorbman, J. Dodd, and R. Olsson, editors, *Evolutionary biology of primitive fishes*, volume 103 of NATO ASI Series A : Life Sciences, pages 81–112. New York : Plenum Press, 1985.
- [120] P. O'Higgins and N. Jones. Tools for statistical shape analysis, volume 2. Hull York Medical School., York, 2006.
- [121] R. O'Rahilly. The early development of the otic vesicle in staged human embryos. Journal of Embryology and Experimental Morphology, 11(4):741-755, 1963.
- [122] C. Petit and G. P. Richardson. Linking genes underlying deafness to hair-bundle development and function. *Nature Neuroscience*, 12(6):703–710, 2009.
- [123] R. Pujol and M. Lavigne-Rebillard. Early stages of innervation and sensory cell differentiation in the human fetal organ of Corti. Acta Oto-laryngologica, 99(S423) :43– 50, 1985.
- [124] S. Puria and J. J. Rosowski. Békésy's contributions to our present understanding of sound conduction to the inner ear. *Hearing Research*, 293(1):21–30, 2012.
- [125] R Development Core Team. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2008. ISBN 3-900051-07-0.
- [126] Y. Rak and R. J. Clarke. Aspects of the middle and external ear of early South African hominids. American Journal of Physical Anthropology, 51(3):471–473, 1979.
- [127] J. Represa, D. A. Frenz, and T. R. Van De Water. Genetic patterning of embryonic inner ear development. Acta Oto-Laryngologica, 120(1):5–10, 2000.
- [128] C. Richard, N. Laroche, L. Malaval, J. M. Dumollard, C. Martin, M. Peoch, L. Vico, and J. M. Prades. New insight into the bony labyrinth : a microcomputed tomography study. *Auris, Nasus, Larynx*, 37(2) :155–161, 2010.
- [129] F. J. Rohlf and M. Corti. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. Systematic Biology, 49(4):740–753, 2000.

- [130] F. J. Rohlf and D. Slice. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1):40–59, 1990.
- [131] L. Rook, L. Bondioli, F. Casali, M. Rossi, M. Köhler, S. M. Solá, and R. Macchiarelli. The bony labyrinth of *Oreopithecus bambolii*. Journal of Human Evolution, 46(3):347–354, 2004.
- [132] C. F. Ross and M. Henneberg. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 98(4) :575–593, 1995.
- [133] C. F. Ross and M. J. Ravosa. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 91(3):305–324, 1993.
- [134] T. M. Ryan, M. T. Silcox, A. Walker, X. Mao, D. R. Begun, B. R. Benefit, P. D. Gingerich, M. Köhler, L. Kordos, M. L. McCrossin, W. J. Moyá-Solá, S.and Sanders, E. R. Seiffert, E. Simons, I. S. Zalmout, and F. Spoor. Evolution of locomotion in Anthropoidea : the semicircular canal evidence. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279(1742) :3467–3475, 2012.
- [135] L. Sakka and E. Vitte. Anatomie et physiologie du système vestibulaire : Revue de la littérature. *Morphologie*, 88(282) :117–126, 2004.
- [136] N. A. M. Schella and A. N. P. Popper. Functional aspects of the evolution of the auditory system of actynopterygian fishes. In D. B. Webster, R. R. Fay, and A. N. Popper, editors, *The evolutionary biology of hearing*, chapter 16, pages 295–322. Springer-Verlag, 1992.
- [137] M. Schmidt. Locomotion and postural behaviour. Advances in Science and Research, 5(1):23–39, 2010.
- [138] C. A. Schneider, W. S. Rasband, and K. W. Eliceiri. NIH Image to ImageJ : 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7) :671–675, 2012.
- [139] D. G. Shu, H.-L. Luo, S. C. Morris, X.-L. Zhang, S.-X. Hu, L. Chen, J. Han, M. Zhu, Y. Li, and L. Chen. Lower Cambrian vertebrates from south China. *Nature*, 402(6757) :42–46, 1999.
- [140] S. Silbernagl and A. Despopoulos. Atlas de poche de physiologie, 4e edition. Flammarion, 2008. 441 p.
- [141] M. T. Silcox, J. I. Bloch, D. M. Boyer, M. Godinot, T. M. Ryan, F. Spoor, and A. Walker. Semicircular canal system in early primates. *Journal of Human Evolution*, 56(3) :315–327, 2009.
- [142] C. F. Spoor. The comparative morphology and phylogeny of the human bony labyrinth. PhD thesis, Universiteit Utrecht, Faculteit Geneeskunde, 1993.
- [143] F. Spoor. Basicranial architecture and relative brain size of Sts 5 (Australopithecus africanus) and other Plio-Pleistocene hominids. South African Journal of Science, 93 :182–186, 1997.
- [144] F. Spoor. The semicircular canal system and locomotor behaviour, with special reference to hominin evolution. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 243 :93– 104, 2003.
- [145] F. Spoor, F. Esteves, F. T. Silva, and R. P. Dias. *The bony labyrinth*, chapter 18, pages 287–292. Instituto Portugues de Arqueologia, 2002.

- [146] F. Spoor, T. Garland, G. Krovitz, T. M. Ryan, M. T. Silcox, and A. Walker. The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(26) :10808–10812, 2007.
- [147] F. Spoor, J.-J. Hublin, M. Braun, and F. Zonneveld. The bony labyrinth of Neanderthals. *Journal of Human Evolution*, 44(2) :141–165, 2003.
- [148] F. Spoor, C. Stringer, and F. Zonneveld. Rare temporal bone pathology of the Singa calvaria from Sudan. American Journal of Physical Anthropology, 107(1):41– 50, 1998.
- [149] F. Spoor, B. Wood, and F. Zonneveld. Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature*, 369(6482):645–648, 1994.
- [150] F. Spoor, B. Wood, and F. Zonneveld. Evidence for a link between human semicircular canal size and bipedal behaviour. *Journal of Human Evolution*, 30(2) :183–187, 1996.
- [151] F. Spoor and F. Zonneveld. The bony labyrinth in *Homo erectus*, a preliminary report. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 171:251–256, 1994.
- [152] F. Spoor and F. Zonneveld. Morphometry of the primate bony labyrinth : a new method based on high-resolution computed tomography. *Journal of Anatomy*, 186(2) :271–286, 1995.
- [153] F. Spoor and F. Zonneveld. Comparative review of the human bony labyrinth. American Journal of Physical Anthropology, 107(S27) :211-251, 1998.
- [154] C. R. Steele and J. G. Zais. Effect of coiling in a cochlear model. Journal of the Acoustical Society of America, 77(5) :1849–1852, 1985.
- [155] W. Steinhausen. Uber die Beobachtung der Cupula in den Bogengangsampullen des Labyrinths des lebenden Hechts. *Pflüger's Archiv - European Journal of Physiology*, 232(1):500–512, 1933.
- [156] E. Stensiö. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen, Part 1. Family Cephalaspidae. Skr. om Svalbard og Nordischavet, 12, 1927.
- [157] D. S. Strait and C. F. Ross. Kinematic data on primate head and neck posture : implications for the evolution of basicranial flexion and an evaluation of registration planes used in paleoanthropology. *American Journal of Physical Anthropology*, 108(2) :205–222, 1999.
- [158] R. L. Susman, N. L. Badrian, and A. J. Badrian. Locomotor behavior of Pan paniscus in Zaire. American Journal of Physical Anthropology, 53(1):69–80, 1980.
- [159] G. Suwa, B. Asfaw, R. T. Kono, D. Kubo, C. O. Lovejoy, and T. D. White. The Ardipithecus ramidus skull and its implications for hominid origins. Science, 326(5949) :68, 2009.
- [160] Y. Suzuki and H. Takeshima. Equal-loudness-level contours for pure tones. The Journal of the Acoustical Society of America, 116(2) :918–933, 2004.
- [161] S. Tanzarella. Perception et communication chez les animaux. De Boeck Supérieur, 2005. 337 p.
- [162] S. K. S. Thorpe, R. L. Holder, and R. H. Crompton. Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science*, 316(5829) :1328–1331, 2007.

- [163] R. H. Tuttle. Quantitative and functional studies on the hands of the Anthropoidea.
   I. The Hominoidea. Journal of Morphology, 128(3) :309–363, 1969.
- [164] H. Uzun-Coruhlu, I. S. Curthoys, and A. S. Jones. Attachment of the utricular and saccular maculae to the temporal bone. *Hearing Research*, 233(1–2):77 85, 2007.
- [165] A. A. J. Van Egmond, J. J. Groen, and L. B. W. Jongkees. The mechanics of the semicircular canal. *The Journal of physiology*, 110(1-2) :1–17, 1949.
- [166] Vercors. Les animaux dénaturés. Paris : Albin Michel, 1952.
- [167] P. Vignaud, P. Duringer, H. T. Mackaye, A. Likius, C. Blondel, J.-R. Boisserie, L. De Bonis, V. Eisenmann, M. E. Etienne, D. Geraads, F. Guy, T. Lehmann, F. Lihoreau, N. Lopez-Martinez, C. Mourer-Chauviré, O. Otero, J.-C. Rage, M. Schuster, L. Viriot, A. Zazzo, and M. Brunet. Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature*, 418(6894) :152–155, 2002.
- [168] G. von Békésy. Note on the definition of the term : hearing by bone conduction. The Journal of the Acoustical Society of America, 26(1) :106–107, 1954.
- [169] G. von Békésy and E. G. Wever. Experiments in hearing, volume 8. McGraw-Hill New York, 1960.
- [170] A. Walker, T. M. Ryan, M. T. Silcox, E. L. Simons, and F. Spoor. The semicircular canal system and locomotion : the case of extinct lemuroids and lorisoids. *Evolutionary Anthropology : Issues, News, and Reviews*, 17(3) :135–145, 2008.
- [171] C. D. West. The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 77(3) :1091–1101, 1985.
- [172] V. J. Wilson and G. Melvill Jones. Mammalian vestibular physiology. New York : Plenum Press, 1979.
- [173] M. H. Wolpoff, B. Senut, M. Pickford, and J. Hawks. Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'? Nature, 419(6907) :581–582, 2002.
- [174] D. K. Wu and M. W. Kelley. Molecular mechanisms of inner ear development. Cold Spring Harbor perspectives in biology, 4(8) :a008409, 2012.
- [175] X.-J. Wu, I. Crevecoeur, W. Liu, S. Xing, and E. Trinkaus. Temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(29) :10509–10513, 2014.
- [176] M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets, and W. L. Fink. Geometric morphometrics for biologists : a primer. Elsevier Academic Press, San Diego, 2004.
- [177] C. P. Zollikofer, M. S. P. de León, D. E. Lieberman, F. Guy, D. Pilbeam, A. Likius, H. T. Mackaye, P. Vignaud, and M. Brunet. Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature*, 434(7034) :755–759, 2005.
- [178] E. Zwicker, G. Flottorp, and S. S. Stevens. Critical band width in loudness summation. The Journal of the Acoustical Society of America, 29(5):548–557, 1957.

## Annexes

## A1 Détail de l'échantillon comparatif actuel

TABLE A1 – **Detailed extant sample.** The specimens are curated in the following institutions : AIM (Anthropologisches Institut und Museum, Zurich, Switzerland) and UP (Université de Poitiers, France). The specimens curated in UP are housed in IPHEP (Institut de Paléoprimotologie, Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements, Poitiers, France) and in MSC (Musée Sainte-Croix, Poitiers, France). The CT-scans were performed in the following institutions : EMPA (Eidgenössische Materialprüfungs- und Forschungsanstalt, Dübendorf, Switzerland) and UP by PS (Philip Schütz) and ALM, respectively. F, Female; M, Male; U, Uncertain. A, Adult; SA, Sub-adult; J, Juvenile; I, Infant. (a) *P. p. abelii*; (p) *P. p. pygmaeus*. The isometric voxel sizes are in microns.

	Specimen	$\mathbf{Sex}$	Age	Collection	$\mathbf{Scan}$	Voxel size
Homo sapiens $(n = 18)$	Ammanite	Μ	А	UP - MSC	UP	$51,\!83$
	Bougie	$\mathbf{F}$	А	UP - $MSC$	UP	$51,\!65$
	C72-H2	Μ	Α	UP - $MSC$	UP	$52,\!84$
	Castelnau 6	Μ	А	UP - MSC	UP	$51,\!63$
	Dahomey 4	$\mathbf{F}$	Α	UP - MSC	UP	$51,\!53$
	Dahomey 6	$\mathbf{F}$	А	UP - MSC	UP	$51,\!61$
	Gabon	$\mathbf{F}$	Α	UP - MSC	UP	$51,\!67$
	I11-H2	$\mathbf{F}$	Α	UP - MSC	UP	$52,\!93$
	LG31	$\mathbf{F}$	Α	UP - MSC	UP	51,79
	LG43	Μ	А	UP - MSC	UP	$51,\!62$
	M19-5-053	U	А	UP - MSC	UP	45,76
	MV76	Μ	А	UP - MSC	UP	$51,\!62$
	MV80	Μ	А	UP - MSC	UP	$51,\!62$
	Pahouin	Μ	А	UP - MSC	UP	$51,\!36$
	PST15	$\mathbf{F}$	А	UP - MSC	UP	45,38
	PST3	$\mathbf{F}$	Α	UP - MSC	UP	$51,\!64$
	RSM2	$\mathbf{F}$	Α	UP - MSC	UP	$56,\!57$
	RTR	U	А	UP - MSC	UP	$61,\!48$
Pan troalodutes $(n = 12)$	1223	М	А	AIM	EMPA	87.05
	5196	F	A	AIM	EMPA	94.94
	5691	M	A	AIM	EMPA	94.94
	5717	$\mathbf{F}$	А	AIM	EMPA	102.81
	5718	М	А	AIM	EMPA	106.76
	5720	$\mathbf{F}$	А	AIM	EMPA	94.94
	5721	М	А	AIM	EMPA	121,06
	5722	$\mathbf{F}$	А	AIM	EMPA	112,60
	6839	Μ	А	AIM	EMPA	94,94

(Suite)

	Specimen	$\mathbf{Sex}$	Age	Collection	Scan	Voxel size
	7994	F	А	AIM	EMPA	94,94
	PRI-7-001a	Μ	$\mathbf{SA}$	UP - IPHEP	UP	50,75
	PRI-7-003	U	А	UP - IPHEP	UP	$45,\!82$
$Gorilla  gorilla  ({ m n}=15)$	6504	Μ	А	AIM	EMPA	156, 11
	6592	$\mathbf{F}$	А	AIM	EMPA	$116,\!62$
	6593	$\mathbf{F}$	А	AIM	EMPA	$116,\!62$
	6600	$\mathbf{F}$	А	AIM	EMPA	126, 46
	6602	Μ	А	AIM	EMPA	$128,\!38$
	6603	Μ	А	AIM	EMPA	121,16
	6676	$\mathbf{F}$	А	AIM	EMPA	126, 46
	6869	Μ	А	AIM	EMPA	121,16
	6878	Μ	А	AIM	EMPA	121,16
	6900	$\mathbf{F}$	А	AIM	EMPA	126, 46
	PRI-7-011	$\mathbf{F}$	J	UP - IPHEP	UP	$40,\!49$
	PRI-7-012a	$\mathbf{F}$	Α	UP - IPHEP	UP	$42,\!34$
	PRI-7-014a	Μ	Α	UP - IPHEP	UP	56,72
	PRI-7-016a	Μ	J	UP - IPHEP	UP	$42,\!44$
	PRI-7-019	U	Ι	UP - IPHEP	UP	42,10
-						
Pongo pygmaeus (n $= 10$ )	1986 (p)	M	A	AIM	EMPA	121,06
	1988	F'	A	AIM	EMPA	112,61
	1989	F	A	AIM	EMPA	104,76
	7398	M	A	AIM	EMPA	118,58
	8595	M	A	AIM	EMPA	110,70
	8639 (a)	F	A	AIM	EMPA	128,29
	10710	F	SA	AIM	EMPA	87,05
	AS1467 (p)	F	A	AIM	EMPA	106,76
	AS1563 (a)	M	A	AIM	EMPA	128,29
	PALI01	M	А	AIM	EMPA	128,29
Hulobates lar carpenteri $(n - 10)$	A\$1560	м	Δ	ΔΤΜ	EMPΔ	75.93
$\mathbf{H}_{\mathbf{g}}(\mathbf{o}) = \mathbf{u} \mathbf{f}_{\mathbf{g}}(\mathbf{o}) =$	AS1500	M	Δ	AIM	EMPA	75,23 75,23
	AS1578	M	Δ	AIM	EMPA	70,20
	AS1583	F	Δ	AIM	EMPA	69.83
	AS1613	F	Δ	AIM	EMPA	75.23
	AS1614	F	A	AIM	EMPA	75,23
	AS1615	F	A	AIM	EMPA	69.71
	AS1616	Ň	A	AIM	EMPA	69 71
	AS1617	F	A	AIM	EMPA	69.71
	AS1618	M	A	AIM	EMPA	69 71
	1101010	111	11	111111		00,11

# A2 Échantillon comparatif utilisé pour les mesures de distances et d'angles

Spécimen	Référence
Hominines fossiles	
Homo saniens	
Abri Pataud 1	[147]
Abri Pataud 3	[147]
Cro Magnon 1	[147]
Hexian 1	[175]
Lagar Velho 1	[145]
Lantian 1	[175]
Laugerie Basse 1	[147]
Liujiang 1	[175]
Nazlet Khater 2	[18]
Qafzeh 6	[147]
Skhul 5	[147]
Xujiayao 15	[175]
Homo neandertalensis	
Abri Suard	[147]
Arcy-sur-Cure	[72]
Dederiveh	[147]
Forbes' Quarry	[148]
Gibraltar 1	[147]
Gibraltar 2	[147]
La Chapelle aux Saints	[147]
La Ferrassie 1	[147]
La Ferrassie 2	[147]
La Ferrassie 3	[147]
La Ferrassie 8	[62]
La Quina 5	[147]
La Quina H27	[147]
Le Moustier 1	[147]
Obi-Rakhmat 1	[61]
Pech de l'Azé 1	[147]
Petit Puymoyen 5	[147]
Biach-Saint-Vaast 2	[68]
Reilingen	[147]
Spy-sur-l'Orneau 1	[147, 18]
Spy-sur-l'Orneau 2	[147, 18]
Steinheim	[147]
Tabun C1	[147]
Homo erectus	
Olduvai OH 9	[142]
Sangiran 2	[142]
Sangiran 4	[142]

TABLE A2 – Composition de l'échantillon comparatif fossile.
(Suite) Spécimen	Référence
Home off habilis	
Homo aff. naouis	[140, 10]
Stw 53g	[142, 19]
P. boisei	
OH5	Cette étude
A. africanus	
MLD 37/38	[142, 19]
Sts 5	[142, 19]
Sts 19	[142, 19]
Taung	[142, 19]
P robustus	
SK 46	[149 10]
SK 47	[142, 19] [1/9, 10]
SK 48	[142, 19] [140]
DIX 40 CIZ 970	$\begin{bmatrix} 142 \end{bmatrix}$
DR 019 TM 1517	[142, 19]
Australopithèques d'Afrique du Sud MLD 31	[149]
SK 847 (846B)	$\begin{bmatrix} 1 & 42 \end{bmatrix}$ [142]
SK 647 (640D) St 09	[142, 19]
Stw 90	[142]
Stw 156	[142] [140]
	[142]
Stw 200A	[142]
Stw 329	[142]
KB 6067	[19]
Hominoïdes fossiles	
Hispanopithecus laietanus	
CL1 - 18800	[134]
Dryopithecus brancoi	
RUD 77	[134]
RUD 200	[134]
Oreopithecus bambolii	[]
BAC-208	[131]
Proconsul heseloni	[101]
KNM-BU 2046al	[134]
KNM-SK 7	[134]
ITTUT DIT 1	[104]

 $TABLE \ A3 - {\rm Composition} \ de \ l'échantillon \ actuel utilisé \ pour \ les \ comparaisons \ de mesures \ d'angles \ et \ de \ distances \ et \ références \ bibliographiques.$ 

Espèce	Nombre de spécimens	Référence
Homo sapiens	53	[142, 153]
Pan troglodytes	7	[142, 153]
Pan paniscus	6	[142, 153]
Gorilla gorilla	6	[142, 153]
Pongo pygmaeus	3	[142, 153]
Hylobates syndactylus	2	[153]
Hylobates lar	1	[153]
Hylobates moloch	1	[153]
Hylobates pileatus	1	[153]
Hylobates klossii	1	[146]
Hylbates hoolock	1	[146]

## A3 Reconstruction du labyrinthe d'Hominines fossiles



FIGURE A1 – Labyrinthe osseux des Hominines fossiles de l'échantillon comparatif. Représentation telle que tous les labyrinthe apparaissent comme si c'était le côté gauche.

## Locomotion et morphologie du labyrinthe osseux chez les hominoïdes actuels. Application à *Sahelanthropus tchadensis* (Hominidae, 7 Ma, Tchad)

L'espèce humaine emploie une forme de locomotion bipède qui lui est propre. Toumaï, l'holotype de l'espèce *Sahelanthropus tchadensis* découverte au Tchad, est le plus ancien représentant connu du rameau humain. Daté de 7 millions d'années, il est très proche de la dichotomie entre ce rameau et celui des chimpanzés. C'est donc un témoin précieux des premières phases de l'évolution de la locomotion dans ce groupe.

Le but de ce travail est de reconstituer son comportement locomoteur à partir de l'étude de la partie osseuse de son labyrinthe, organe de l'équilibre. Pour cela, les relations entre locomotion et morphologie du labyrinthe osseux sont recherchées chez les hominoïdes actuels. Les covariations entre le labyrinthe et le crâne sont étudiées chez *Homo sapiens* afin de déterminer l'influence sur la morphologie du labyrinthe de son intégration dans le crâne. Ces résultats sont enfin appliqués au labyrinthe de Toumaï, comparé à d'autres hominines fossiles.

Chacune des espèces actuelles est discriminée par la morphométrie géométrique. Chez les humains modernes, la torsion, l'excentricité et l'orientation relative des canaux semi-circulaires sont majoritairement liées à l'intégration du labyrinthe dans le basicrâne. Au contraire, leur taille est uniquement liée à la locomotion. Chez *S. tchadensis*, la taille des canaux semi-circulaires indique une espèce autant voire légèrement plus agile que les humains et les chimpanzés. *S. tchadensis* est très proche des chimpanzés pour la forme du labyrinthe, sauf au niveau du canal postérieur. Cette morphologie pourrait soit être la conséquence de l'intégration dans le crâne, soit indiquer un comportement locomoteur associant le grimper vertical dans les arbres à des déplacements au sol plutôt quadrupèdes et un peu bipèdes.

**Mots-clés :** Hominidae, Toumaï, *Sahelanthropus tchadensis*, Miocène, Tchad, labyrinthe, oreille interne, locomotion, bipédie, morphométrie géométrique, intégration, basicrâne, face

## Locomotion and morphology of the bony labyrinth in extant hominoids. Application to *Sahelanthropus tchadensis* (Hominidae, 7 Ma, Chad)

Humans use their specific form of bipedal locomotion. Toumaï, the holotype specimen of *Sahelanthropus tchadensis* discovered in Chad, is the oldest known member of the human branch. Dated from 7 million years ago, it is very close to the dichotomy between this branch and the branch of chimpanzees. Therefore, it gives valuable information on the first stages of the evolution of locomotion is this group.

The purpose of this work is to reconstruct the locomotor behaviour of *S. tchadensis*, based on the study of the osseous part of its labyrinth, the balance organ. To this aim, the relationships between the locomotion and the bony labyrinth morphology are investigated in extent hominoids. The covariations between the labyrinth and the skull are studied in *Homo sapiens* in order to determine the influence of the cranial integration on the labyrinth morphology. Finally, these results are applied to the bony labyrinth of Toumaï, compared to other fossil hominins.

Geometric morphometrics discriminates all extant species. However, the torsion, the eccentricity and the relative orientation of the semicircular canals are mainly due to the integration of the labyrinth in the basicranium. Only size is linked to locomotion. In *S. tchadensis* the semicircular canal size show that this species was as much or more agile than humans and chimpanzees. *S. tchadensis* is very similar to chimpanzees for the shape of the labyrinth, except the posterior canal. This morphology could be either the consequence of a cranial integration, or the sign of a locomotor behaviour associating vertical climbing in trees to both quadrupedalism (mainly) and bipedalism on the ground.

**Keywords :** Hominidae, Toumaï, *Sahelanthropus tchadensis*, Miocene, Chad, labyrinth, inner ear, locomotion, bipedalism, geometric morphometrics, integration, basicranium, face