



HAL
open science

L'audition chez les primates : entre forme, fonction, écologie et comportement

Margot Bernardi

► **To cite this version:**

Margot Bernardi. L'audition chez les primates : entre forme, fonction, écologie et comportement. Paléontologie. Université Paris sciences et lettres, 2019. Français. NNT : 2019PSLEP034 . tel-02637234

HAL Id: tel-02637234

<https://theses.hal.science/tel-02637234>

Submitted on 27 May 2020

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

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



THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

**L'audition chez les primates : entre forme, fonction,
écologie et comportement**

Soutenue par

Margot BERNARDI

Le 20 Septembre 2019

École doctorale n° 472

**École doctorale de l'École
Pratique des Hautes Études**

Spécialité

**Paléontologie, Paléobiologie
et Phylogénie**

Composition du jury :

Emmanuel, FARA
Professeur des universités,
Laboratoire Biogéosciences
UMR CNRS 6282 *Président*

Emmanuelle, POUYDEBAT
Directrice de recherche,
Muséum national d'Histoire naturelle *Rapporteuse*

Christoph, ZOLLIKOFER
Professeur, Department of Anthropology
Computer-Assisted Paleoanthropology,
Universität Zürich *Rapporteur*

Marc, GODINOT
Directeur d'études émérite,
EPHE PSL *Examineur*

Patricia, BALARESQUE
Chargée de recherche,
Laboratoire AMIS
UMR CNRS 5288 *Examinatrice*

Sophie, MONTUIRE
Directrice d'études,
EPHE PSL *Co-Directrice de thèse*

Sébastien, COUETTE
Maître de conférences,
EPHE PSL *Co-Directeur de thèse*



Remerciements

Ce travail n'aurait pas été possible sans le soutien de l'**Ecole doctorale 472** de l'**EPHE** qui m'a permis de réaliser cette thèse, grâce à une allocation de recherches et plusieurs bourses de mobilité. L'élaboration de cette thèse a aussi été rendu possible grâce à l'accueil et au soutien technique, administrative et financier du **Laboratoire Biogéosciences** et de toute son équipe.

Je tiens tout d'abord à remercier grandement ma directrice de thèse, **Sophie Montuire**, pour sa grande disponibilité, ses conseils, et pour m'avoir permis, à de nombreuses reprises, de prendre du recul sur ce sujet de thèse et de l'appréhender de manière plus globale et plus précise à la fois. Cette thèse n'aurait pas existé sans le soutien et l'encadrement de **Sébastien Couette**. Je le remercie chaleureusement pour toutes les opportunités qu'il m'a offertes, et pour ses encouragements dès ma première année de Master. Son appui scientifique, son enthousiasme, et toute son aide ont été moteur pour la création et l'élaboration de cette thèse.

Je tiens à remercier particulièrement **Emmanuelle Pouydebat**, Directrice de recherche, Professeur **Christoph Zollikofer**, **Marc Godinot**, Directeur d'études émérite, **Patricia Balaesque**, Chargée de recherche, et **Emmanuel Fara**, Professeur des universités, pour avoir accepté de participer à mon jury de thèse, pour leur venue, pour leur temps consacré à ma recherche, et l'évaluation mon travail.

Je tiens à remercier également les membres de mon comité de suivi de thèse : **Bruno Faivre**, **Anne-Claire Fabre**, **Gilles Escarguel** et **Nicolas Navarro** pour nos discussions et leurs conseils qui m'ont accompagnée durant ces quatre années de thèse.

Il m'est impossible d'oublier **Carmela Chateau Smith** pour toute son aide, ses conseils, sa bienveillance et sa gentillesse. Je me permets un remerciement tout particulier à **Rémi Laffont** qui m'a ~~séquestrée~~ aidée un bon nombre de fois, et systématiquement avec beaucoup de minutie, de patience et d'humour. Un grand merci aussi à **Nicolas Navarro**, qui en plus de sa participation à mon comité de suivi de thèse, m'a aussi aidée et encouragée à plusieurs reprises. Et, encore merci à lui pour avoir lancé le *Morpholunch*, groupe de discussion dont les membres m'ont souvent guidé pour mes présentations et mes méthodes d'analyse.

J'adresse également un immense merci à **Julien Pergaud** pour son aide immense et sa grande patience pour l'initiation au langage de programmation Python, effectuée en un temps record. Je tiens à remercier **Dean Adams** pour ses conseils et sa gentillesse lors de son passage au Laboratoire Biogéosciences.

Je profite de ces remerciements pour adresser un immense merci à toutes les personnes du Laboratoire Biogéosciences qui m'ont permis de mener cette thèse dans les meilleures conditions possibles : **Emilie Steimetz, Claire Fabre, Edwijis Castro-Mercader, Lauriane Poloni, Stéphan Gadreau, Isabelle Santacroce, Laetitia Bassereau-Vauthier**, et tant d'autres.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance envers **Jacques Cuisin, Aurélie Verguin** et **Céline Bens** pour m'avoir permis d'accéder aux spécimens et aux collections d'Anatomie Comparée du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Je souhaite remercier chaleureusement l'équipe du Seattle Children's Research Institute, **Murat Maga** et **Ryan Young**, pour leur accueil, leur patience et leurs précieux conseils. De la même façon, j'adresse toute ma gratitude à **Marco Gamba**, pour m'avoir accueillie au sein de son laboratoire et initié au vaste sujet qu'est l'étude des vocalisations. Un grand merci à toute l'équipe de Turin : **Olivier Friard, Daria Valente, Chiara De Gregorio** et **Valeria Torti**, pour leur si chaleureux accueil.

Je tiens à remercier toute l'équipe de l'université de Hull : **Michael Fagan, Hugo Dutel, Flora Gröning** et **Peter Watson**, merci à eux pour leur accueil, leur disponibilité et l'organisation de cette formation en biomécanique.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude envers **Judith Masters** et **Fabien Genin**, pour les nombreuses discussions et moments partagés, autant sur le plan scientifique qu'humain. Je n'oublierai jamais comment piétiner les parties du Taureau de San Carlo, ou comment savourer un véritable Bicerin. Partir à la découverte des forêts kényanes avec eux fut une expérience unique que je n'aurai pas pu vivre sans leur gentillesse et leur générosité.

Merci également à **Alexander Stoessel, Nathaniel Dominy, Loïc Costeur** et **Bastien Mennecart** pour leurs conseils et l'intérêt porté à mes travaux. Je souhaite aussi remercier **Renaud Lebrun** et **Maëva Orliac** pour leur accueil lors de mon passage à Montpellier.

Je souhaite exprimer ma reconnaissance pour toute l'équipe de fouilles des phosphatières du Quercy de l'été 2016, en pensant particulièrement à **Thierry Pélissié** pour toute l'organisation de ce terrain. Cette expérience n'aurait pas été la même sans les membres des Phosphatières du Cloup d'Aural : **Christian, Sophie, Frédéric**, et **Hélène** ; sans l'aide précieuse et l'expertise de **Guy, Jean-François** et **Claude** ; et sans les conseils et la bienveillance de **Christian Dupuis, François Bonhomme, Monique Vianey-Liaud, Jean**

Sudre, Carine Lézin, Pierre-Olivier Antoine, Gaëtan Deltour, Mickaël Mourlam, et encore une fois **Marc Godinot, Maëva Orliac, Gilles Escarguel** et **Sébastien Couette**.

Ces remerciements seraient incomplets si je ne m'adressais pas à tous mes amis étudiants, doctorants, et jeunes docteurs, et avec qui j'ai pu partager mes études et notamment ces années de thèse au sein du Laboratoire Biogéosciences : la seule et l'unique **Samy**, sans oublier **Cerguet, Polo, Anthony, Nicolas F., Fabien G., Axelle, Jessica, Etienne, Anne-Sabine, Estelle, Sébastien Z., Marco, P-A, Pauline V., Romain, Jean-David, Elise, Xu², Adrien, Morgane, Léo, Pauline C.** et **Louis**. Merci à tous pour avoir façonné ces quatre années, rien n'aurait été pareil sans eux.

Un grand merci à mes amis de congrès et de formation, pour tous ces bons moments partagés, que ça soit à Strasbourg, Paimpont, Washington, Hull ou Nairobi : **Laura Bento Da Costa, Mawa Dafreville, Diane Austry, Aurélien Frick, Régine Gross, Gaëtan Deltour** et **Mickaël Mourlam** (pour ça aussi), **Samuel Ginot, Curswan Andrews, Séverine Toussaint, Jamie MacLaren, Donald Cerio, JP Nassif, Rachel Olson, Maxime, Jérémie, Jan, Dereck** et **Giovanna**.

Je profite de ces remerciements pour citer l'équipe de football des *Prosimians*, formée le temps d'un congrès à Nairobi, et habilement coachée par **Ute Radespiel** et **Jonah Ratsimbazafy**.

J'exprime toute ma gratitude à **Alexandra Elbakyan** et son équipe, grâce à qui j'ai pu accéder à la majorité des articles cités durant cette thèse (désolée Rémi, mais c'est vrai).

J'adresse aussi un immense merci à **Françoise Roumy** et **Isabelle Métral** pour avoir cru en moi. Un grand merci à mes amis, rencontrés tout au long de mon cursus et qui ont tous joué un rôle dans cette aventure : **Manon Tourti, Maëva, Ben, Léa, Manon D., Maïté, Jessica, Bénédicte, Amélie, Fiona, Alexis, Coralie, Julien** et **Alexia**.

Mention spéciale décernée à mon binôme de terrain **Jo' Fraipont**, mon grand ami **Maxime Rageon**, mes très chers **Miguel, Antón** et **Aurélie** (qui ont écrit l'HISTOIRE), mon petit frère **Enzo**, ainsi qu'à **Eve** et **Guillaume** pour faire si bien partie de notre famille.

Ma gratitude éternelle pour **Kéké Jacky Tossam** le plus cool des coloc' collectionneurs, **Raspoutitine** et la **P'tite Momo** mes incroyables acolytes, **Adelinoute** qui « gagne à être connue », **Manon** ma petite grande sœur, et **Cefe**, évidemment, pour son indescriptible soutien et sa sagesse : Merci pour tout !

Et enfin, je ne pourrais jamais remercier suffisamment **mes parents** pour leur amour, leur confiance et leur soutien, et sans qui je n'aurais pas pu suivre ce parcours et donc rencontrer **toutes les personnes** citées précédemment.

Sommaire

Chapitre 1 : Introduction, ordre des Primates et anatomie de l'oreille	p. 1
Chapitre 2 : Matériel et Méthodes	p. 25
Chapitre 3 : Caractérisation des structures internes de l'oreille et de leur diversité	p. 65
Chapitre 4 : Modèle de prédiction à partir de la morphologie de l'oreille et application fossile	p. 101
Chapitre 5 : Morphologie des structures de la bulle auditive et niche acoustique	p. 125
Chapitre 6 : Communication orale, perception et vocalisations	p. 177
Discussion générale	p. 227
Annexes : Fiches espèces et marque page*	p. 237
Tables	p. 273

*Un marque-page, ayant pour but de faciliter la lecture des différents chapitres et résumant les variables principalement utilisées pour cette thèse, sera fourni avec les versions imprimées. Il sera également présenté en page 269 pour la version numérique de ce travail.

Chapitre 1 :
Introduction, ordre des Primates
et anatomie de l'oreille



Chapitre 1.1 - Histoire du groupe

L'ordre des Primates apparaît il y a environ 65 millions d'années, et est représenté par le genre *Purgatorius*, découvert à la limite Crétacé-Paléocène (Van Valen & Sloan, 1965 ; Clemens, 1974 ; Clemens, 2004). Cet ordre est composé d'espèces dont les morphologies (proportion des membres, présence ou non d'une queue, masse corporelle), les traits d'histoire de vie (gestation, longévité, maturité sexuelle) et les comportements (solitaire, en troupe, diurne, nocturne, arboricole, terrestre) sont très variés (Napier & Napier, 1967 ; Hershkovitz, 1977 ; Falk, 2000 ; Fleagle, 2013).

1.1.1 Phylogénie des Primates

La morphologie d'espèces actuelles ou fossiles de primates a été décrite dans de nombreuses études avec pour but principal de reconstruire l'histoire évolutive et la phylogénie de ce clade (Saban, 1963 ; Szalay & Delson, 1979 ; Gingerich & Martin, 1981 ; Szalay, 1987 ; Silcox *et al.*, 2010). L'ordre des Primates, décrit en 1758 par Carl von Linné, est défini à cette époque comme étant un groupe composé d'espèces arboricoles, omnivores, munies de quatre incisives et deux canines par mâchoire, d'une paire de mamelles pectorales, de mains préhensibles, et de clavicules. Depuis cette première description, l'ordre des Primates a été plusieurs fois redéfini. Il comprend aujourd'hui les sous-ordres des strepsirrhiniens et des haplorhiniens (Luckett & Szalay, 1975 ; Szalay & Delson, 1979 ; Martin, 1990 ; Groves, 2001). Les synapomorphies des strepsirrhiniens sont la présence d'un peigne dentaire et d'une placentation épithéliochoriale ; les haplorhiniens sont quant à eux caractérisés par la présence d'un nez plutôt que d'un rhinarium, dépourvu de vibrisses, et d'un septum post-orbitaire (Goodman *et al.*, 1998 ; Lecomte *et al.*, 2001).

L'une des phylogénies les plus récentes (Fig.1.1) repose sur l'utilisation du génome nucléaire (51 801 paires de bases) et mitochondrial (9398 paires de bases) afin d'observer les taux de diversification entre les groupes et les processus macro-évolutifs (Springer *et al.*, 2012). Une étude phylogénétique, qui se concentre sur les strepsirrhiniens (Herrera & Dávalos, 2016), permet de compléter celle de Springer *et al.* (2012). Elle se base sur des paramètres morphologiques et des analyses moléculaires (incluant 5767 paires de bases compris dans deux loci mitochondriaux, et quatre loci nucléaires).

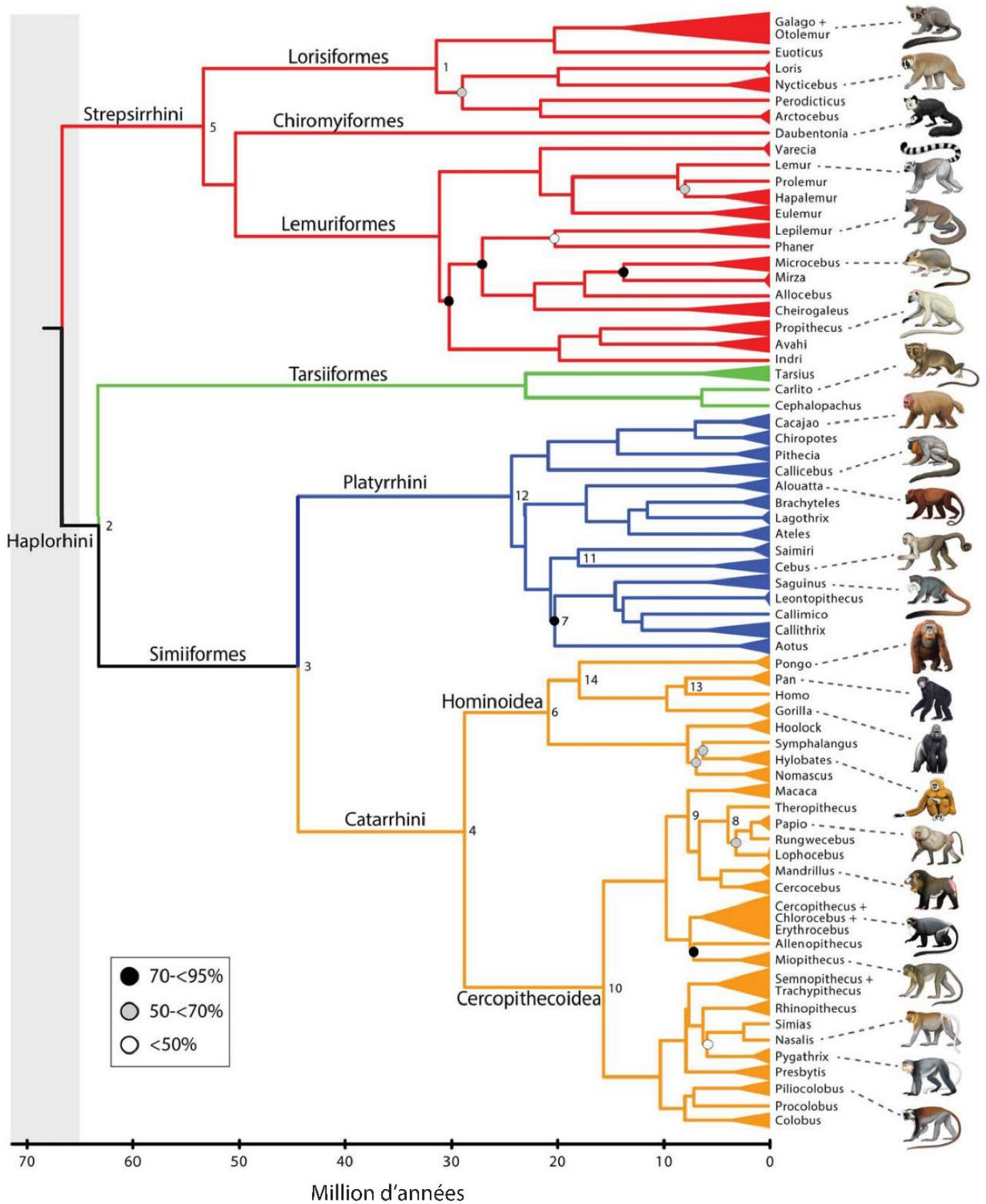


Figure 1.1 Arbre phylogénétique basé sur 70 genres de primates. Les cinq out-groups incluant Lagomorpha, Scandentia et Dermoptera ne sont pas représentés ici. Tous les nœuds sans cercle ont été construits par bootstrapping à 95%. Les cercles noirs, gris et blancs indiquent les nœuds construits par bootstrapping de 70 à 95%, de 50 à 70%, et à 50%, respectivement (d'après Springer *et al.*, 2012).

1.1.2 Diversité des primates

De nombreuses classifications se sont basées sur les différences morphologiques incluant la forme des dents, la vascularisation du crâne, et la morphologie du basicrâne, incluant la forme de la bulle auditive (Szalay, 1975 ; MacPhee & Cartmill, 1986). Des éléments post-crâniens traduisent aussi la diversité morphologique des primates : la présence ou l'absence d'une queue, la proportion des membres, la proportion des doigts et des orteils, ou la présence d'ongle ou de griffe (Gebo, 1993).

L'une des différences majeures présente au sein de l'ordre des Primates est la masse corporelle, qui peut aller de quelques grammes (*Microcebus berthae* : 30g) à plusieurs centaines de kilogrammes (*Gorilla gorilla* : 200kg), et cette différence va se refléter dans la plupart des paramètres caractérisant la vie des primates. En effet, la taille et la masse corporelle sont des facteurs fortement liés aux traits d'histoire de vie, et les primates présentent ainsi de grandes différences de longévité, de temps de gestation, de poids à la naissance et d'âge à la maturité sexuelle (Jungers, 1985).

D'autres paramètres tels que le régime alimentaire, le rythme d'activité, l'organisation sociale, le comportement sexuel et le type de communication sont également étroitement liés aux facteurs précédents, et peuvent s'exprimer à travers la morphologie. La diversité de régime alimentaire est liée à des adaptations morphologiques comme la taille des dents, la longueur des intestins ou encore la forme des griffes (Lambert, 1998 ; Kappeler & Pereira, 2003 ; Lucas, 2004). Le comportement sexuel peut aussi être reflété par du dimorphisme sexuel : les canines sont plus développées chez les mâles que chez les femelles, concernant les espèces polygynes (Plavcan, 2001).

La diversité de morphologie des primates est aussi liée à la différence de milieu de vie et de type locomoteur (Fleagle & Mittermeier, 1980). La grande majorité des espèces de primates (non-humains) est répartie entre les tropiques. Bien que certaines espèces puissent occuper des climats présentant des étés chauds ou des hivers très froids (comme l'espèce *Macaca fuscata fuscata*, vivant dans le sud du Japon où les températures peuvent atteindre -14°C), la grande majorité des primates vit dans des forêts tropicales. Les espèces peuvent être trouvées dans des types de forêt différents (forêt tropicale primaire, secondaire, brousse, savane), à différents niveaux dans la strate arborescente, avec des tailles de territoire et des densités de population variables (Fleagle, 2013 ; Mittermeier *et al.*, 2013). Ce milieu de vie est en relation avec le type locomoteur, c'est pourquoi les primates peuvent être quadrumède arboricole, quadrumède

terrestre, quadrupède terrestre sur les articulations (plus couramment appelés knuckle walker), sauteur, bipède, ou grimpeur (Hunt *et al.*, 1996).

Cette multitude de mode et de milieux de vie peut aussi être reflétée à travers la morphologie de l'oreille. Les différentes parties de l'oreille jouent en effet un rôle dans les performances auditives (Webster, 1969 ; Fleisher, 1978) et locomotrices (Spoor & Zonneveld, 1998 ; Spoor *et al.*, 2007). L'appareil auditif permet, grâce aux différentes parties de l'oreille, de percevoir et localiser les sons, et de les transmettre par information nerveuse jusqu'au cerveau (Gray, 1977 ; Kamina, 2009). Les processus mécaniques, responsables des perceptions auditives, sont étudiés et quantifiés *via* la morphologie des structures impliquées (Zwislocki, 1962 ; Coleman & Ross, 2004). De la même façon, certaines structures internes de l'oreille sont liées au maintien de l'équilibre et de l'orientation dans l'espace ; leur forme peut ainsi donner des indications sur le type locomoteur (Bremond, 1994 ; Graf & Klam, 2006 ; Spoor *et al.*, 2007).

Pour ces raisons, les structures internes de l'oreille peuvent être, de par leurs différentes fonctions, de bons indicateurs de milieux et de modes de vie (*e.g.* perceptions auditives liées au type de communication, locomotion liée au type d'habitat). Ces structures possèdent également l'avantage d'être osseuses et donc de pouvoir être préservées et potentiellement conservées dans le registre fossile. L'étude de la diversité de l'oreille à l'échelle des primates actuels et fossiles semble donc appropriée, car elle pourrait refléter la grande diversité de traits d'histoire de vie, de comportement et d'habitat au sein de cet ordre. L'anatomie, l'ontogénie et les fonctions de l'oreille des primates vont être détaillées ci-après.

Chapitre 1.2 - Structures internes du basicrâne : anatomie, fonctions et diversité

1.2.1 Anatomie de l'oreille des primates

D'un point de vue morphologique, l'oreille de la plupart des mammifères, et celle des primates, est constituée de trois parties (Fig.1.2) : l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne (Goodrich, 1930 ; Fay & Popper, 1994). L'oreille externe comprend le pavillon et le conduit auditif. Le pavillon est une lame cartilagineuse et cutanée dont l'innervation motrice est assurée par le nerf facial. Le conduit auditif est un canal ostéo-cartilagineux délimité par le pore acoustique externe et la membrane tympanique, aussi appelée tympan (Fig.1.2). Les parois

du conduit auditif forment l'anneau tympanique (Gray, 1977; Kamina, 2009). L'oreille moyenne, située dans l'os pétreux, est constituée du tympan, de la trompe d'Eustache et de cavités, pouvant être de nature et de nombre variables en fonction de l'espèce. C'est dans la cavité tympanique que se trouve la chaîne ossiculaire qui regroupe le marteau, l'enclume et l'étrier (*malleus*, *incus* et *stapes*). Le *malleus* possède un manche qui est solidaire de la membrane tympanique. L'*incus* est situé entre le *malleus* et le *stapes*. Le *stapes* vient en contact de la fenêtre ovale et fait la jonction avec l'oreille interne, située dans l'os pétreux (Kamina, 2009). L'oreille interne est constituée d'un labyrinthe osseux et d'un labyrinthe membraneux, eux-mêmes composés de 3 parties (Fig.1.2) : la cochlée, le vestibule et les canaux semi-circulaires (Kamina, 2009 ; Fleagle, 2013).

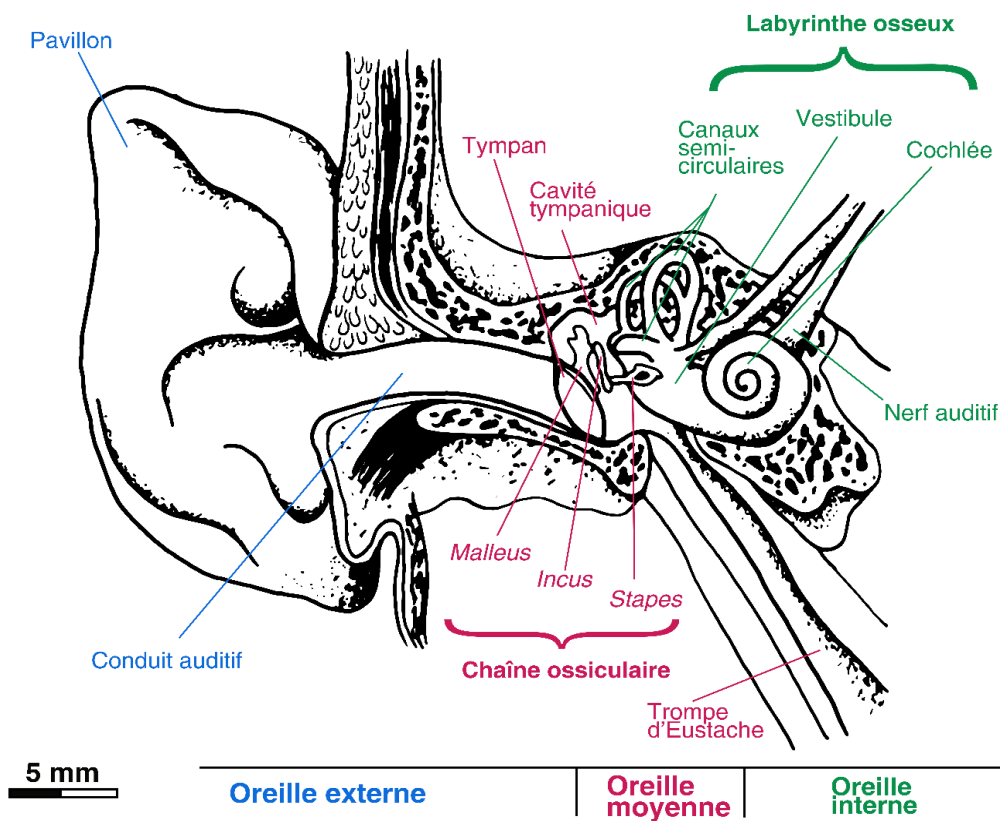


Figure 1.2 Structure des oreilles externe, moyenne et interne d'un catarrhiniin (modifiée d'après Fleagle, 2013).

1.2.2 Ontogénie

Concernant l'ontogénie de l'oreille, la majorité des études s'est concentrée sur l'espèce humaine, et principalement dans le domaine de la médecine (Bowden, 1977 ; Yokoyama *et al.*, 1999). Le pavillon se développe à partir de la formation de bourgeons auriculaires autour de la fente brachiale et le conduit auditif est quant à lui issu de la fente pharyngée. L'anneau

tympanique, qui est en position oblique à la naissance, n'atteindra sa taille définitive qu'après la puberté, et son développement est fortement corrélé avec le développement de la cavité mastoïde (Bowden, 1977 ; Mejdoubi, 2015). Les trois osselets se développent à partir de la 4^{ème} semaine d'aménorrhée (SA) et leur ossification est finie dès la 22^{ème} SA (Yokoyama *et al.*, 1999 ; Mejdoubi, 2015). Ils sont donc à leur taille définitive dès la naissance, même si la densité au centre de chaque osselet doit encore augmenter durant l'enfance, pour atteindre son niveau de densité définitive vers quatre ans (Elmaleh-Bergès & Van Den Abbeele, 2006). Concernant les cavités de l'oreille moyenne, elles sont généralement très peu pneumatisées à la naissance, et elles atteignent leur degré de pneumatisation définitif à l'adolescence bien qu'il puisse exister une très grande variabilité inter-individuelle (Hill, 2011). Les structures du labyrinthe membraneux atteignent leur taille définitive à la 16^{ème} SA, mais la minéralisation osseuse de la cochlée se fait à la 23^{ème} SA, et à la 25^{ème} semaine pour les canaux semi-circulaires (Richard *et al.*, 2010 ; Mejdoubi, 2015). L'épaisseur des parois du labyrinthe osseux atteint sa densité finale vers quatre ans. Le canal contenant le nerf auditif est à sa taille définitive dès la naissance (Elmaleh-Bergès & Van Den Abbeele, 2006). Pour les primates non-humains, les principaux patrons développementaux décrivent la croissance des structures de l'oreille depuis le stade fœtal jusqu'à un stade post-natal (Conroy, 1980 ; MacPhee & Cartmill, 1986).

1.2.3 Diversités morphologiques au sein des primates

Les structures anatomiques composant l'oreille sont variables d'un groupe de primates à l'autre. Tout d'abord, le pavillon peut présenter de nombreuses formes et tailles et ses dimensions peuvent refléter une différence phylogénétique (Fig.1.3). Coleman et Ross (2004) notent une différence entre les deux principaux sous-ordres : les haplorhiniens ont généralement un ratio, entre la longueur (mm) et la largeur (mm) de leur pavillon, inférieur à celui des strepsirrhiniens. La mobilité du pavillon est aussi très variable d'une espèce à l'autre (Coleman & Colbert, 2010 ; Fleagle, 2013). L'os tympanique, ou ectotympanique, est variable d'un infra-ordre à l'autre et peut être trouvé sous différentes formes : en tube ou en anneau, libre ou soudé (Fig.1.4). Chez les strepsirrhiniens, l'anneau tympanique est libre, à l'exception des Lorisiformes où celui-ci est soudé. Chez les catarrhiniens, l'anneau forme un tube tympanique, et chez les platyrrhiniens, il est sous forme d'un anneau soudé à l'os pétreux (Luckett & Szalay, 1975 ; Lecointre & Le Guyader, 2001). La diversité de forme de l'ectotympanique a fait l'objet de travaux proposant des hypothèses évolutives pour expliquer cette variabilité inter-groupe, et les processus ayant menés à ces structures à travers la phylogénie (Szalay, 1972 ; Gingerich, 1973 ; Hershkovitz, 1974 ; Hoffstetter, 1977).

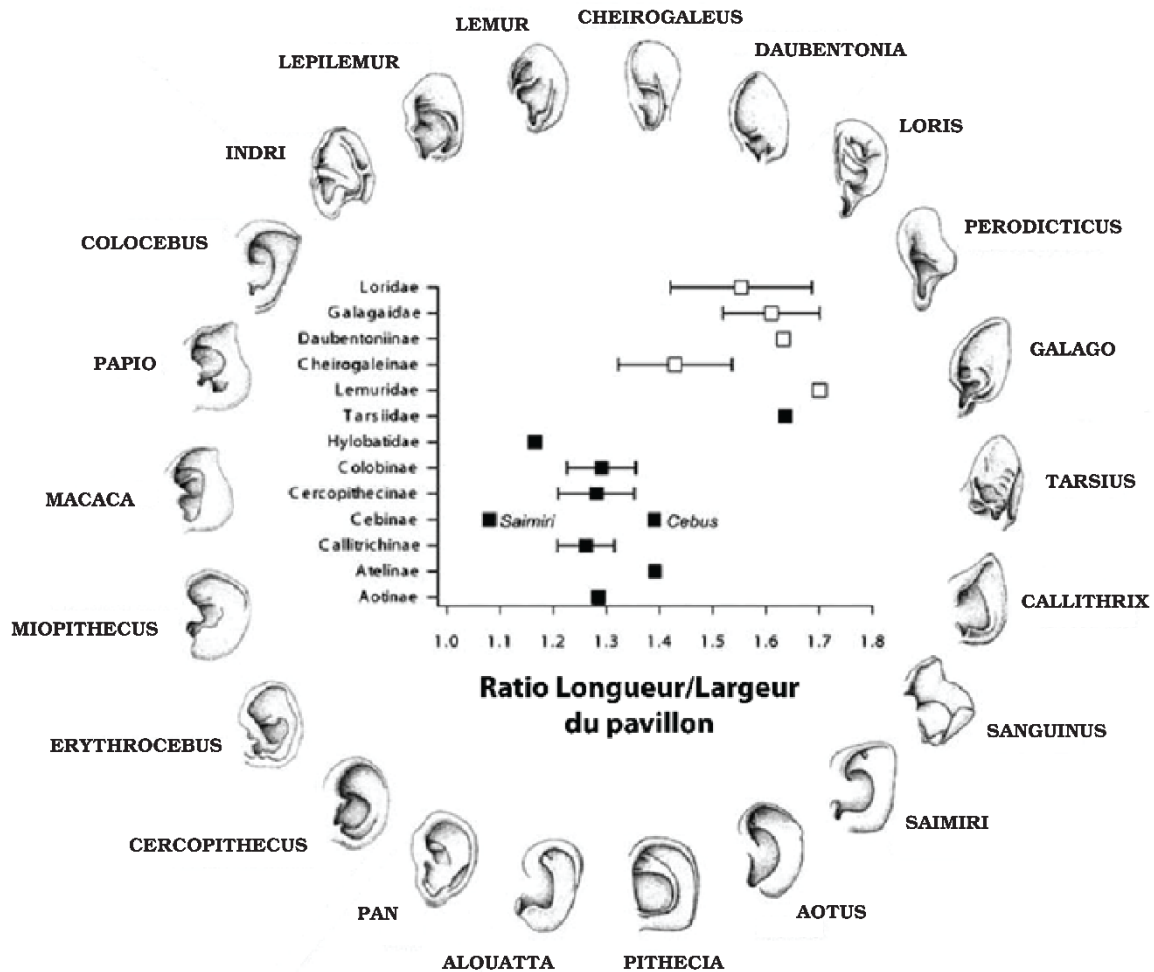


Figure 1.3 Graphique représentant la relation entre groupes taxonomiques et ratio longueur/largeur du pavillon pour 12 grandes familles de primates. Les haplorhiniens sont représentés par carrés noirs et les strepsirrhiniens par les carrés blancs (modifié d'après Coleman & Ross, 2004).

Chez les strepsirrhiniens, l'entrée de l'artère carotide est postéro-latérale ; la vascularisation est trans-promontoriale, et l'artère stapédienne est développée. Chez les haplorhiniens, l'entrée de l'artère carotide peut être antéro ou médio-latérale. La vascularisation est dite « *perbullar* » et l'artère stapédienne est réduite ou absente. Concernant les cavités de l'oreille moyenne, de nombreuses différences ont été décrites entre les sous-ordres de primates (MacPhee & Cartmill, 1986 ; Szalay *et al.*, 1987). La composition des cavités de l'oreille moyenne peut varier en nombre, forme, et configuration (*e.g.* la présence d'un septum transverse distinguant les cavités chez les haplorhiniens).

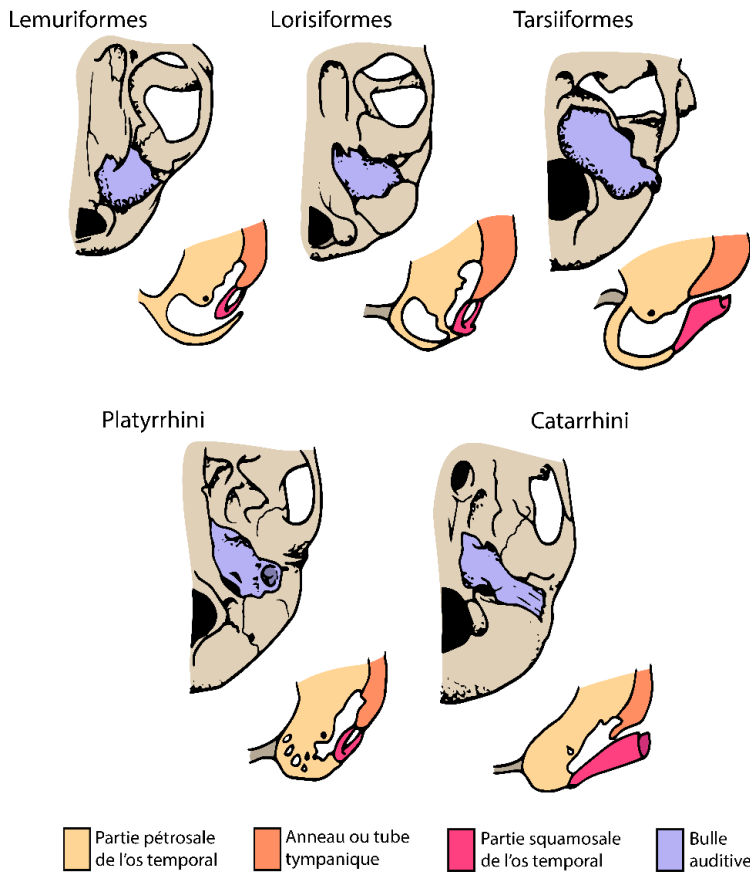
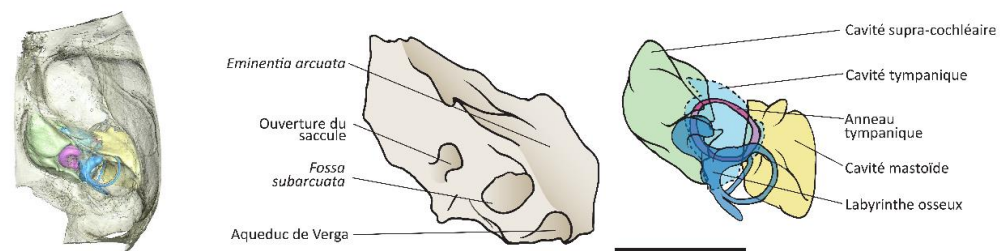


Figure 1.4 Différentes formes de l'anneau tympanique et sa jonction avec l'os pétreux. Lemuriformes : anneau tympanique libre. Lorisiformes et Platyrrhini : anneau tympanique soudé à l'os pétreux. Tarsiiformes et Catarrhini : tube tympanique formant un conduit auditif (modifiée d'après Fleagle, 2013).

La figure 1.5 schématise les principales différences et similitudes observées chez cinq infra-ordres de primates. En sachant que le degré de pneumatisation exprime le taux d'alvéoles présentes dans l'os temporal, qui devient ainsi plus ou moins trabéculé, on peut noter une très grande variation du

degré de pneumatisation des cavités de l'oreille moyenne, principalement dans la cavité mastoïde, reflétant une différence de quantité de trabéculatation de l'os temporal en fonction des groupes. Une quantification de ce paramètre et une analyse de ses implications fonctionnelles sont proposées et décrites en Chapitre 3.

A) *Avahi laniger*



B) *Nycticebus coucang*

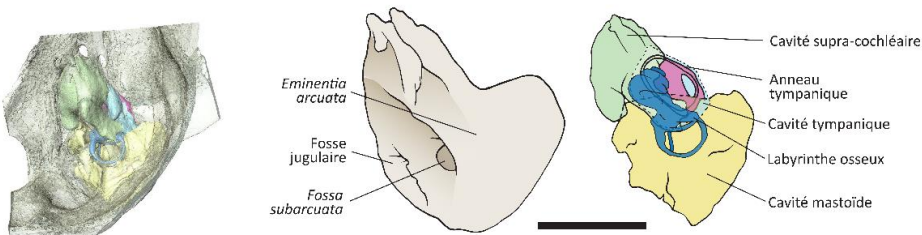
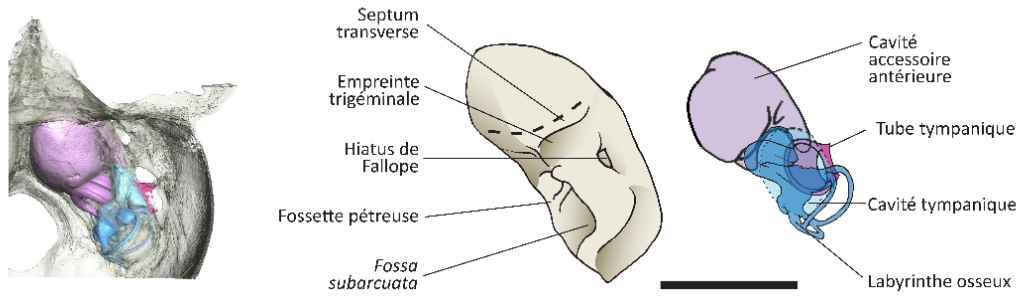
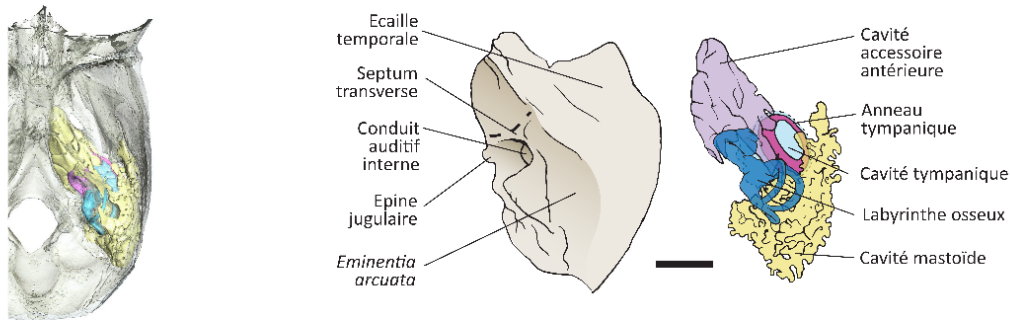


Figure 1.5 Partie A cf. légende complète en Partie B, page suivante.

C) *Cephalopachus bancanus*



D) *Mico argentatus*



E) *Presbytis rubicunda*

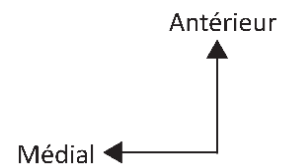
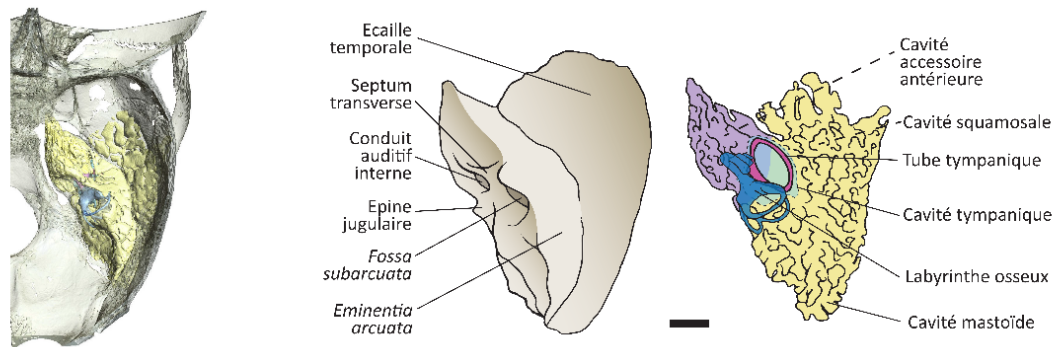


Figure 1.5 Partie B Vues dorsales endo-crâniennes des structures internes de la bulle auditive gauche de cinq espèces de primates, représentant chacune un infra-ordre. Pour chaque infra-ordre, la bulle auditive est représentée sous forme d'une image issue de segmentation manuelle, puis de deux schémas : l'un représentant la structure osseuse de la bulle et l'autre les cavités internes et l'os tympanique. Pour chaque schéma des structures osseuses, seules les structures visibles et reconnaissables ont été représentées. A) Lemuriformes, représentés par un spécimen d'*Avahi laniger* ; B) Lorisiformes, représentés par un spécimen de *Nycticebus coucang* ; C) Tarsiiformes, représentés par un spécimen de *Cephalopachus bancanus* ; d) Platyrrhini, représentés par un spécimen de *Mico argentatus* ; e) Catarrhini, représentés par un spécimen de *Presbytis rubicunda*. La ligne noire représente une échelle de 0,5 cm.

Chapitre 1.3 - Les fonctions de l'oreille : audition et locomotion

1.3.1 Audition : transmission du son et perception

Dans l'oreille externe, le pavillon permet de localiser la provenance du son perçu et d'amplifier les hautes fréquences, comprises entre 8 et 20 kHz (Brown, 1994). Le conduit auditif amplifie les basses fréquences, inférieures à 8 kHz. Ces amplifications sont de l'ordre de quelques décibels (Kamina, 2009).

Après son passage par l'oreille externe, le son est ensuite transmis et amplifié par l'oreille moyenne qui est également l'appareil de transformation des vibrations sonores (Gray, 1977 ; Kamina, 2009). Cela signifie qu'en passant par le tympan et les osselets, l'information sonore est transformée en information mécanique. L'oreille moyenne module l'acuité auditive, c'est-à-dire la capacité d'une espèce à percevoir les fréquences (Kamina, 2009).

Enfin, dans l'oreille interne, la vibration mécanique est transformée en information nerveuse. Cette transformation a lieu dans la cochlée, au niveau de l'organe de *Corti*. Cet organe comprend la membrane basilaire, qui est recouverte de cellules ciliées, et qui vibre sous l'effet de l'onde mécanique. Les cellules transforment ce mouvement en influx électrique qui sera envoyé au cerveau *via* le nerf auditif (Fig.1.2 ; Gray, 1977).

1.3.1.1 Inférences auditives à partir de la morphologie

Pour mieux comprendre les mécanismes acoustiques qui régissent le fonctionnement de l'oreille moyenne, Zwislocki (1962) a construit des analogues électriques *via* des modèles mathématiques. Ils résument les nombreux mécanismes se déroulant dans la bulle auditive, tel que l'amplitude des mouvements de la membrane tympanique. Ces modèles permettent de faire varier les différents éléments de l'oreille moyenne et d'en observer les conséquences fonctionnelles (Zwislocki, 1962). Cependant, le fonctionnement de l'oreille est complexe car, en plus des caractéristiques morphologiques et des sons perçus dans l'environnement extérieur, d'autres paramètres interfèrent sur l'audition, par exemple, le bruit causé par le fonctionnement du corps lui-même avec la circulation du sang, la mastication, le système digestif ou la respiration (Fleischer, 1978).

De nombreuses études suggèrent tout de même des relations entre les caractéristiques des structures de l'oreille et l'audition. Il existe une relation utilisant l'aire de la base du *stapes*,

l'aire de la membrane tympanique et les longueurs du *malleus* et de *l'incus* pour estimer le pourcentage d'ondes transmises, aussi appelé pourcentage de transmission (Coleman & Ross, 2004). La forme et la masse des osselets interviennent aussi dans la perception des sons : la vibration des osselets varie en fonction de la fréquence reçue et comme leurs poids et formes ont une incidence sur leur amplitude de vibration (Mason, 2013), les paramètres tels que la longueur du manche du *malleus*, la masse ainsi que la surface du *stapes* sont à prendre en compte dans la sensibilité auditive (Fleischer, 1978). En effet, Coleman et Colbert (2010) montrent que plus les masses du *malleus* et de *l'incus* sont élevées plus la perception des basses fréquences est bonne. Il existe la même relation pour l'aire de la base du *stapes*, l'aire de la membrane tympanique et le volume des cavités (Webster & Webster, 1975 ; Lange *et al.*, 2004). Pour cette thèse, l'absence fréquente des osselets ne nous permet pas de tester ces relations sur notre échantillon.

Pour l'oreille interne et d'après Manoussaki *et al.* (2008), la longueur et le rayon d'enroulement de la cochlée sont fortement liés au seuil de perception des basses fréquences. Plus la longueur de la cochlée est élevée, mieux l'espèce percevra les basses fréquences. Les basses fréquences sont les seules, grâce à leur longueur d'onde, à pouvoir faire vibrer l'extrémité enroulée de la membrane basilaire, expliquant ainsi le lien entre la mobilité de la membrane basilaire et la détection des fréquences auditives (West, 1985 ; Kirk & Gosselin-Ildari, 2009).

À partir des études précédemment décrites, l'aire de la fenêtre ovale et la longueur de la cochlée sont utilisées pour inférer des sensibilités auditives. La sensibilité auditive correspond à la capacité des espèces à détecter les hautes et basses fréquences, calibrées par Coleman (2007) à 32 kHz et 250 Hz. Ces acuités auditives sont calculées à partir des formules proposées par Coleman (2007), décrites en Chapitre 2.

Coleman (2007) a établi ces corrélations après la mise en place d'un modèle reposant sur des audiogrammes de 20 espèces de primates. Les audiogrammes sont des graphiques tracés en fonction de la fréquence émise (Hertz) et du niveau sonore (en décibels dB, Fig.1.6). Ils représentent la capacité auditive, c'est-à-dire l'intensité sonore (dB) nécessaire à la détection d'une fréquence (Hz). Ils sont construits à partir de mesures effectuées par conditionnement comportemental (concernant donc les espèces actuelles) et permettent d'obtenir des sensibilités auditives. Ils indiquent les niveaux sonores auxquels l'espèce perçoit les différentes fréquences, la gamme de fréquences audibles, les seuils limites d'audition et les pics de fréquences les mieux perçues et ce même si elles sont émises à un faible niveau sonore (Coleman, 2009).

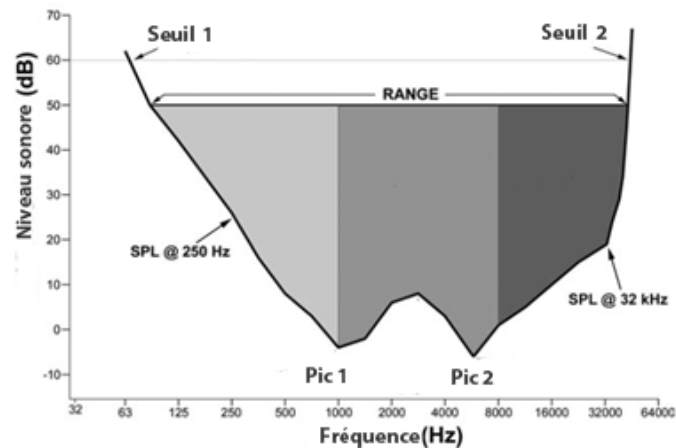


Figure 1.6 Exemple d'un audiogramme synthétique reprenant les principales caractéristiques observées dans les audiogrammes des différentes espèces de primates (modifié d'après Coleman, 2009).

1.3.1.2 Inférences éco-biologiques à partir de la morphologie et de la fonction

L'oreille peut également apporter d'autres informations sur les conditions environnementales. D'après Webster (1969), le volume des cavités de l'oreille moyenne est l'un de ces repères : plus le climat est aride et plus les cavités sont grosses. En effet, de grandes cavités tympaniques permettraient une meilleure réception des basses fréquences et assureraient une meilleure détection des prédateurs en milieu aride et pauvre en végétation (Webster & Webster, 1975). Cela est aussi applicable avec la taille du pavillon et du méat acoustique qui augmente avec la sensibilité auditive en milieu désertique (Huang *et al.*, 2002). On peut ensuite mettre en relation ces hypothèses de type d'habitat avec l'organisation sociale qui inclut le mode de communication et le mode de vie. Une espèce vivant sur un grand territoire communique sur de grandes distances et utilise préférentiellement les vocalisations à basses fréquences et longues portées (Mitani & Stuht, 1998). Cela implique une sélection adaptative de la sensibilité auditive aux basses fréquences. De même, une forêt dense absorbe rapidement les sons émis à hautes fréquences et ainsi les basses fréquences sont plus utilisées pour pouvoir communiquer dans ce type de milieu (Charles-Dominique, 1977). En considérant l'écologie acoustique, qui cherche à lier les vocalisations d'une espèce ou d'un écosystème avec les éléments de son écologie, l'atténuation des ondes sera différente en fonction du milieu, induisant ainsi des limites à la communication entre individus (Wiley & Richards, 1978 ; Waser & Brown, 1986). La quantité et la nature des vocalisations peuvent également dépendre de divers paramètres comme la stratégie de défense anti-prédation et les interactions sociales. Certaines espèces,

telles que *Loris tardigradus*, vocalisent très peu afin d'éviter les prédateurs (Doyle & Martin, 1979), et d'autres espèces, comme *Cercopithecus nictitans martini* (Groves, 2001), émettent des signaux vocaux différents en fonction du prédateur pour prévenir leurs congénères (Arnold *et al.*, 2008). Les espèces du genre *Galago* émettent également des vocalisations correspondant à des signaux de rassemblement lors de la sortie et du retour au nid (Charles-Dominique, 1977). Ramsier & Dominy (2010) proposent une corrélation, basée sur des espèces de strepsirrhiniens, permettant d'estimer le nombre d'individus dans un groupe à partir de la sensibilité auditive aux hautes fréquences. Les espèces percevant mieux les hautes fréquences forment des groupes avec plus d'individus que les espèces percevant mieux les basses fréquences (Ramsier *et al.*, 2012).

1.3.2 Locomotion : équilibre et orientation

Bien que cette thèse s'intéresse principalement à l'oreille comme organe de l'audition, la partie ci-dessous sert à brièvement éclaircir les mécanismes impliqués dans l'équilibre. Elle décrit également deux paramètres locomoteurs qui seront utilisés en Chapitre 5, afin de compléter la reconstitution du mode de vie de l'espèce de primate fossile : *Adapis parisiensis*.

L'implication de l'oreille dans la locomotion se fait au niveau de l'oreille interne. Elle contient, entre-autre, les canaux semi-circulaires et le vestibule qui agissent dans les mécanismes liés à l'équilibre (Gray, 1977). Il y a trois canaux semi-circulaires : un antérieur, un postérieur et un latéral qui permettent de s'orienter dans l'espace et jouent ainsi un rôle dans l'équilibre et le maintien de la posture (Bremond, 1994 ; Graf & Klam, 2006). Le vestibule se compose de l'utricule et du saccule, qui sont des organes otolithiques. Ils sont, avec les canaux, des organes sensoriels chargés de détecter les accélérations angulaires et linéaires lors de la locomotion ou des mouvements de la tête. Les otolithes perçoivent les translations, et les canaux perçoivent les rotations. Ces deux types d'organes ne fonctionnent pas de la même façon : les canaux semi-circulaires sont indépendants (d'un point de vue fonctionnel) de la gravité, ce qui n'est pas le cas pour les otolithes. Pour les canaux, le changement postural crée un mouvement de l'endolymphe (liquide contenu dans les canaux) entraînant un courant endolymphatique qui lui-même active les cellules ciliées réceptrices qui se trouvent dans chaque canal. Pour les otolithes, lors d'un changement de position, les cellules appelées otoconies vont glisser par gravité sur une membrane contenant les cellules réceptrices et vont ensuite transformer ce frottement en information spatiale transmise au cerveau (Gray, 1977 ; Bremond, 1994 ; Graf & Klam, 2006). Cependant les otolithes et les canaux ne sont pas les seuls récepteurs de la position de la tête. Le système visuel envoie lui aussi des informations renseignant sur les mouvements

effectués par la tête. Ces deux systèmes s'associent pour envoyer une réponse posturale suite à un changement de position (Gray, 1977).

1.3.2.1 Inférences locomotrices à partir de la morphologie

Les caractéristiques morphologiques des structures de l'oreille ont été étudiées pour quantifier leur degré de variation et le type locomoteur des espèces (Spoor & Zonneveld, 1998). Plusieurs paramètres sont alors identifiés : le Coefficient d'Agilité, qui correspond aux mouvements effectués par la tête durant la locomotion, (Spoor *et al.*, 2007) et l'Angular Velocity Magnitude (AVM) qui est la vitesse de rotation de la tête durant le déplacement (Malinzak *et al.*, 2012).

Chapitre 1.4 - Objectifs et problématiques

L'implication de certaines parties de l'oreille dans les fonctions auditives et locomotrices a été largement décrite. Assez récemment, de nombreuses études ont été menées sur la locomotion à partir des structures de l'oreille interne (forme et orientation des canaux semi-circulaires). L'audition a depuis longtemps été appréhendée à partir d'enregistrements et d'audiogrammes, mais moins à partir des structures morphologiques. Dans ce champ de connaissances, j'ai fait le choix de me concentrer sur le lien entre morphologie et fonction auditive à l'échelle de l'ordre des Primates, échelle permettant d'intégrer une grande gamme de variation morphologique, mais aussi de prendre en compte la diversité comportementale, écologique et environnementale. On comprend bien que seule une étude à une échelle macro-évolutive va permettre d'intégrer l'ensemble de ces observations.

Pour mener à bien ce travail, la première étape consiste à **caractériser les structures morphologiques de l'oreille et leurs variations**, dans le but d'obtenir des paramètres morphologiques quantifiés et de les mettre en relation avec des paramètres auditifs. Ces structures comprennent l'oreille interne mais aussi des éléments de l'oreille moyenne et ses cavités, dont le rôle dans la transmission du son est tout aussi important. A partir de cette quantification à l'échelle de l'ordre, l'objectif est donc d'identifier les sources de variation des différents caractères morphologiques : quel est le poids de l'histoire phylogénétique des groupes ? Quelle est la part adaptative et morpho-fonctionnelle de cette variation ? Quelle est l'importance des contraintes morphologiques structurelles ?

S'il existe une part adaptative, la seconde étape est alors d'**identifier des covariations entre les structures morphologiques de l'oreille et les différents facteurs biotiques et abiotiques** qui définissent les groupes dans leur environnement. A partir de ces covariations, la troisième étape est de caractériser l'adaptation d'espèces actuelles peu connues ou peu étudiées mais surtout de **proposer des modèles de prédiction pour des espèces fossiles où seule la morphologie est disponible**.

Enfin, dans un contexte adaptatif, on peut supposer qu'une sélection s'applique à la fois sur le signal sonore émis par vocalisation et le signal auditif perçu. La dernière étape de cette étude est donc d'**estimer les corrélations entre les sensibilités auditives, les fréquences émises durant les vocalisations et les caractéristiques morphologiques liées à la communication orale**.

Ces quatre grandes étapes forment les quatre axes de recherche de ce travail (Fig.1.7). Ainsi, après un chapitre présentant le matériel étudié, les techniques d'acquisition basées sur l'imagerie à rayons X et les modélisations 3D, et les méthodes d'analyses de données, je développerai ces axes de recherche sous forme de chapitres. Enfin, une synthèse sera faite à travers une discussion générale.

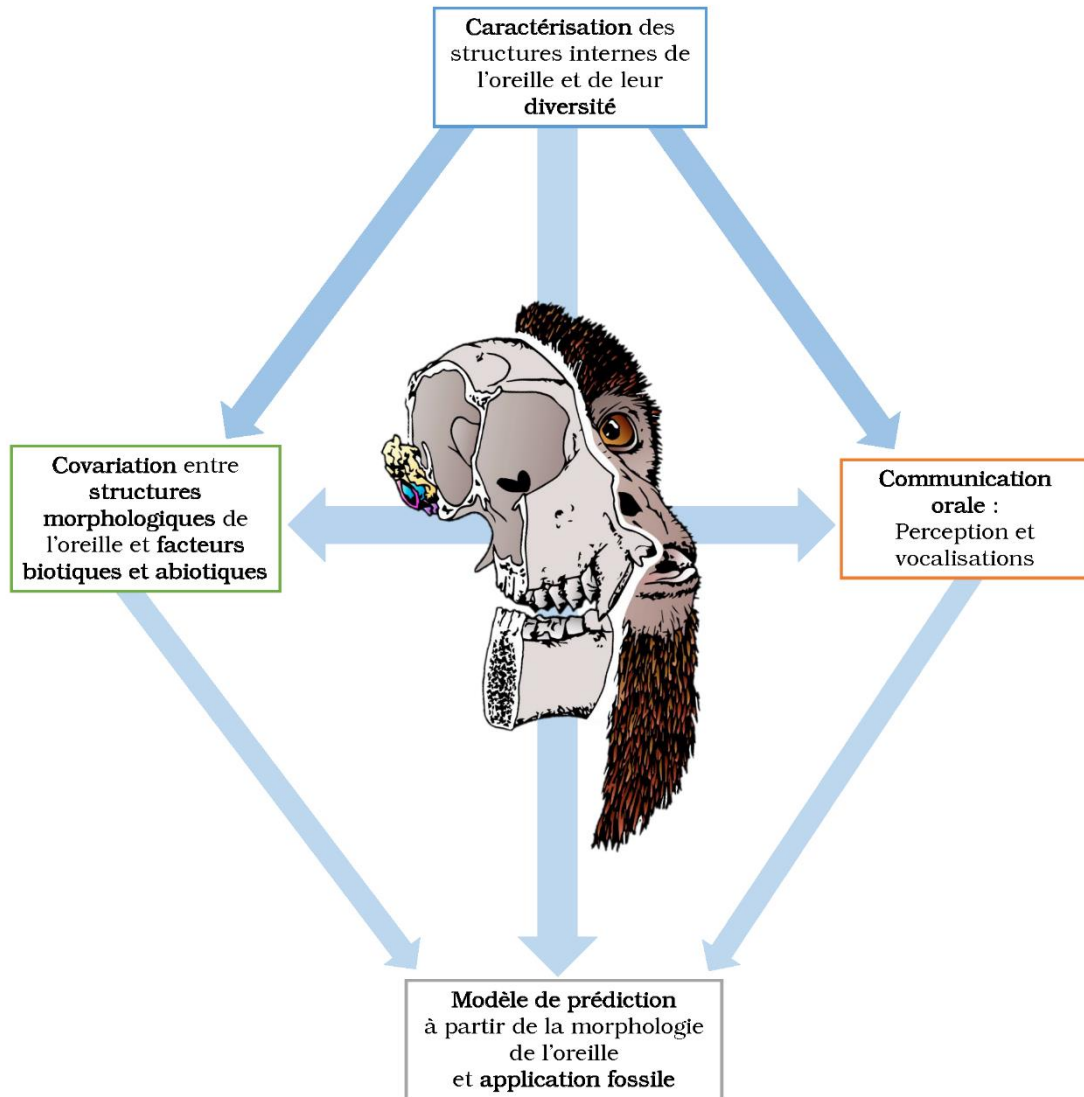


Figure 1.7 Schéma représentant les quatre axes de recherche abordés pendant cette thèse. Les flèches bleues indiquent les différentes interactions attendues entre les quatre axes.

Références

Arnold K, Pohlner Y, Zuberbühler K 2008 A forest monkey's alarm call series to predator models. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62, 549-559.

Bowden RE 1977 Development of the middle and external ear in man. *Proceedings of the royal society of medicine-London*. 70(11), 807-15.

Bremond GA 1994 L'oreille dans le temporal : anatomie descriptive, topographique et systématisation. Solal.

Brown CH 1994 Sound localization. In: Comparative hearing mammals (eds. Fay RR, Popper AN). New York: Springer-Verlag.

Charles-Dominique P 1977 Ecology and behaviour of nocturnal primates: prosimians of equatorial West Africa. New York: Columbia University Press.

Clemens WA 1974 *Purgatorius*, an early paromomyid primate. *Science*. 184, 903-905.

Clemens WA 2004 *Purgatorius* (Plesiadapiformes, Primates, Mammalia), a Paleocene immigrant into northeastern Montana: stratigraphic occurrences and incisor proportions. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*. 36, 3-14.

Coleman MN 2007 The functional morphology and evolution of the primate auditory system a dissertation presented by Mark Newman Coleman to The Graduate School in Partial fulfillment of the Requirements for the Degree of Doctor of Philosophy in Anthropology Stony Brook U. Stony Brook University.

Coleman MN 2009 What do primates hear ? A meta-analysis of all known nonhuman primate behavioral audiograms. *International Journal of Primatology*. 30, 55-91.

Coleman MN, Colbert M 2010 Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *Journal of Morphology*. 271, 511-532.

Coleman MN, Ross CF 2004 Primate auditory diversity and its influence on hearing performance. *Anatomical Record*. 281, 1123-1137.

Conroy GC 1980 Ontogeny, auditory structures, and primate evolution. *American Journal of Physical Anthropology*. 52, 443-451.

Doyle GA, Martin RD 1979 The study of prosimian behavior. New York: Academic Press.

Elmaleh-Bergès M, Abbeele VD 2006 Le sourd est un enfant : qu'est que ça change ? *Journal de Radiologie*. 87, 1795-1812.

Falk D 2000 Primate diversity. WW Norton.

Fay RR, Popper AN 1994 Comparative hearing mammals. New York: Springer-Verlag.

Fleagle JG 2013 Primate adaptation and evolution. 3rd ed. San Diego: Academic Press.

Fleagle JG, Mittermeier RA 1980 Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*. 52(3), 301-314.

Fleischer G 1978 Evolutionary principles of the mammalian middle ear. Berlin: Springer-Verlag.

Gebo DL 1993 Postcranial adaptation in nonhuman primates. Northern Illinois University Press.

Genet-Varcin E 1963 Les singes actuels et fossiles. Editions N. Boubée.

Gingerich PD 1973 Anatomy of the temporal bone in the Oligocene anthropoid *Apidium* and the origin of anthropoidea. *Folia Primatologica*. 19, 329-337.

Gingerich P, Martin R 1981 Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapidae. II. The Cambridge skull of *Adapis parisiensis*. *American Journal of Physical Anthropology*. 56, 235-257.

Goodman RM, Speers MA, McLeroy K, Fawcett S, Kegler M, Parker E, Smith SR, Sterling TD, Wallerstein N 1998 Identifying and defining the dimensions of community capacity to provide a basis for measurement. *Health education & Behavior*. 25, 258-278.

Goodrich E 1930 Studies on the structure and development of vertebrates. London: MacMillan and Co.

Graf W, Klam F 2006 Le système vestibulaire : anatomie fonctionnelle et comparée, évolution et développement. *Comptes rendus Palevol*. 5, 637-655.

Gray H 1977 Anatomy, descriptive and surgical. 15th ed. New York: Bounty Books.

Groves C 2001 Primate taxonomy. Washington & London: Smithsonian Institution Press.

Herrera JP, Dávalos LM 2016 Phylogeny and divergence times of lemurs inferred with recent and ancient fossils in the tree. *Systematic Biology*. 65, 772-791.

Hershkovitz P 1977 Living new world monkeys (Platyrrhini). University of Chicago Press.

Hershkovitz P 1974 The ectotympanic bone and origin of higher primates. *Folia Primatologica*. 22, 237-242.

Hill CA 2011 Ontogenetic change in temporal bone pneumatization in humans. *Anatomical record*. 294, 1103-1115.

Hoffstetter R 1977 Phylogénie des primates. Confrontation des résultats obtenus par les diverses voies d'approche du problème. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*. 4, 327-346.

- Huang GT, Rosowski JJ, Ravicz ME, Peake WT 2002** Mammalian ear specializations in arid habitats: structural and functional evidence from sand cat (*Felis margarita*). *Journal of Comparative Physiology. A-Sensory Neural and Behavioral Physiology*. 188, 663-681.
- Hunt KD, Cant JG, Gebo DL, Rose MD, Walker SE, Youlatos D 1996** Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes. *Primates*. 37, 363-387.
- Jungers WL 1985** Body size and scaling of limb proportions in primates. In: Size and scaling in primate biology. Springer, Boston, MA.
- Kamina P 2009** Anatomie clinique. Paris: Maloine.
- Kappeler PM, Pereira ME 2003** Primate life histories and socioecology. University of Chicago Press.
- Kirk EC, Gosselin-Ildari AD 2009** Cochlear labyrinth volume and hearing abilities in primates. *Anatomical Record*. 292, 765-776.
- Lambert JE 1998** Primate digestion: interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 7, 8-20.
- Lange S, Stalleicken J, Burda H 2004** Functional morphology of the ear in fossorial rodents, *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*. *Journal of morphology*. 262, 770-9.
- Lecointre G, Le Guyader H 2001** Classification phylogénétique du vivant. 3rd ed. Paris: Belin.
- Linné CV 1758** Systema Naturae per Regna Nature, Editio Decima, Reformata.
- Lucas PW 2004** Dental functional morphology. New York: Cambridge University Press.
- Luckett WP, Szalay FS 1975** Phylogeny of the primates - A multidisciplinary approach. Plenum Press, New York.
- MacPhee RDE, Cartmill M 1986** Basicranial structures and primates systematic. In: Comparative primate biology, Systematic, Evolution and Anatomy (eds. Swindler DP, Erwin J). New York: Alan R Liss.
- Malinzak MD, Kay RF, Hullar TE 2012** Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 44, 17914-17919.
- Manoussaki D, Chadwick RS, Ketten DR, Arruda J, Dimitriadis EK, O'Malley JT 2008** The influence of cochlear shape on low-frequency hearing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105, 6162-6166.
- Martin RD 1990** Primate origins and evolution. A phylogenetic reconstruction. Chapman and Hall, London.

Mason MJ 2013 Of mice, moles and guinea pigs: functional morphology of the middle ear in living mammals. *Hearing research*. 301, 4-18.

Mejdoubi M 2015 Etude en tomodensitométrie du développement de l'oreille interne chez le fœtus humain. Université Toulouse III-Paul Sabatier.

Mitani JC, Stuht J 1998 The evolution of nonhuman primate loud calls: Acoustic adaptation for long-distance transmission. *Primates*. 39, 171-182.

Mittermeier RA, Rylands AB, Wilson DE 2013 Handbook of the mammals of the world- Volume 3. Barcelone: Lynx Edicions

Napier JR, Napier PH 1967 A handbook of living primates. New York: Academic Press.

Plavcan, JM 2001 Sexual dimorphism in primate evolution. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*. 116, 25-53.

Ramsier MA, Dominy NJ 2010 A comparison of auditory brainstem responses and behavioral estimates of hearing sensitivity in *Lemur catta* and *Nycticebus coucang*. *American Journal of Primatology*. 72, 217-233.

Ramsier MA, Cunningham AJ, Finneran JJ, Dominy NJ 2012 Social drive and the evolution of primate hearing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 367, 1860-1868.

Richard C, Laroche N, Malaval L, Dumollard JM, Martin CH, Pech M, Vico L, Prades JM 2010 New insight into the bony labyrinth: a microcomputed tomography study. *Auris Nasus Larynx*. 37, 155-61.

Saban R 1963 Contribution à l'étude de l'os temporal des Primates. Description chez l'Homme et les Prosimiens. Anatomie comparée et phylogénie. Paris: Editions du Museum.

Silcox MT, Benham AE, Bloch JI 2010 Endocasts of Microsyops (Microsyopidae, Primates) and the evolution of the brain in primitive primates. *Journal of human evolution*. 58, 505-21.

Spoor F, Zonneveld F 1998 Comparative review of the human bony labyrinth. *Physical Anthropology*. 27, 211-251.

Spoor F, Garland T, Krovitz G, Ryan TM, Silcox MT, Walker A 2007 The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104, 10808-10812.

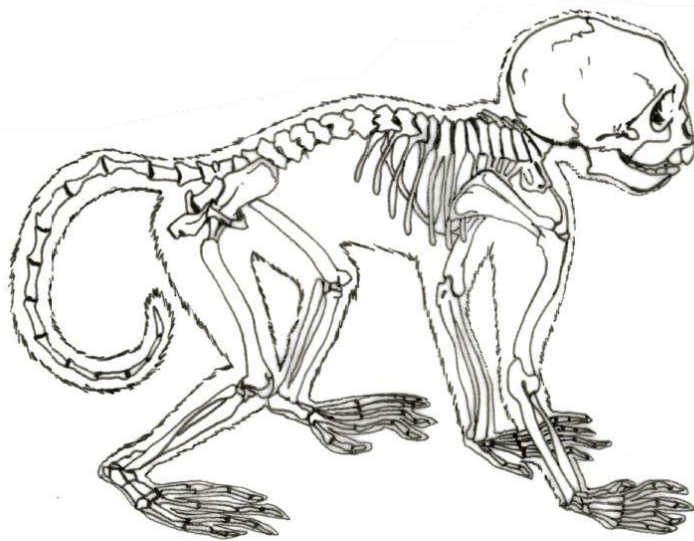
Springer MS, Meredith RW, Gatesy J, Emerling CA, Park J, Rabosky DL, Stadler T, Steiner C, Ryder OA, Janečka JE, Fisher CA, Murphy WJ 2012 Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLoS ONE*. 7, e49521.

- Szalay FS 1972** Cranial morphology of the early Tertiary Phenacolemur and its bearing on primate phylogeny. *American Journal of Physical Anthropology*. 36, 59-75.
- Szalay FS 1975** Phylogeny of primate higher taxa: the basicranial evidence. In: *Phylogeny of the Primates* (eds. Luckett PW, Szalay FS). New York: Plenum Press.
- Szalay FS, Delson E 1979** Evolutionary history of the primates. New York: Academic Press.
- Szalay FS, Rosenberger AL, Dagosto M 1987** Diagnosis and differentiation of the order Primates. *American Journal of Physical Anthropology*. 30, 75-105.
- Van Valen L, Sloan RE 1965** The Earliest Primates. *Science*. 150, 743-745.
- Waser PM, Brown CH 1986** Habitat acoustics and primate communication. *American Journal of Primatology*. 10, 135-154.
- Webster DB 1969** Comparative middle ear morphology in Heteromyidae. *Anatomical Record*. 163, 281-282.
- Webster DB, Webster M 1975** Auditory systems of Heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear. *Journal of Morphology*. 146, 343-376.
- West CD 1985** 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, 1091-1100.
- Wiley RH, Richards DG 1978** Physical constraints for the evolution in the atmosphere: Implications of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 3, 69-94.
- Yokoyama T, Iino Y, Kakizaki K, Murakami Y 1999** Human temporal bone study on the postnatal ossification process of auditory ossicles. *Laryngoscope*. 109, 927-930.
- Zwislocki J 1962** Analysis of the middle-ear function. Part I: Input impedance. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 34, 1514-1523.



Chapitre 2 :

Matériel et Méthodes



Afin de comparer les structures internes de l'oreille, il a été choisi d'utiliser le système d'imagerie se basant sur la microtomographie à rayons X. Grâce au développement des technologies liées à l'imagerie à haute résolution, l'accès aux scanners microtomographiques est, depuis plusieurs décennies, facilité pour les domaines autre que la médecine, tels que l'industrie aéronautique, l'automobile, la fonderie et la géophysique (Cartz, 1995 ; Thiery *et al.*, 2002 ; Montagne *et al.*, 2009). Ces domaines sollicitent principalement ces techniques d'imagerie pour étudier la microstructure des matériaux (Pierret *et al.*, 2002 ; Kyle & Ketcham, 2015). Plus récemment, certaines universités et muséums développent des plateaux techniques pour étudier la structure d'éléments biologiques, géologiques ou paléontologiques (Rayonnement synchrotron : Synchrotron SOLEIL, Gif-sur-Yvette ; ESRF, Grenoble ; Rayonnement X : MNHN, Paris ; PACEA, Bordeaux ; IGFL, Lyon ; ISEM, Montpellier ; Biogéosciences, Dijon). C'est dans ce contexte technique, et avec les contraintes qui lui sont associées, que ce travail s'inscrit. L'équipement disponible au sein du Laboratoire Biogéosciences a permis d'acquérir une grande partie des données utilisées dans cette étude. Cependant, cet équipement est limité en terme de puissance et de taille d'objet à étudier. C'est pourquoi, seulement la moitié des espèces étudiées ont été scannées au laboratoire. J'ai donc utilisé, afin d'obtenir un échantillon représentatif de la variation présente au sein de l'ordre des Primates, des scans de spécimens issus de sites de partage de données.

Pour rendre cet échantillon le plus représentatif possible de la diversité des primates, les espèces incluses dans ce travail ont été choisies pour couvrir la gamme de variation la plus grande possible (diversités morphologique, taxinomique, écologique, etc.). Il est à noter que cet échantillon n'inclut pas de spécimen du genre *Homo*. Il ne m'a pas été possible de scanner des crânes d'homme au sein du plateau MorphOptics du laboratoire Biogéosciences, j'ai donc entrepris plusieurs démarches pour pouvoir avoir accès à des scans effectués dans d'autres laboratoires. Malheureusement, ces démarches se sont avérées infructueuses. Cela étant, s'il est possible de catégoriser les traits d'histoire de vie et l'habitat naturel des primates non-humains, ces catégories sont plus complexes concernant le genre *Homo*, puisqu'elles relèvent d'un contexte socio-culturel. Ainsi, une grande partie des études qui intègrent le genre *Homo* se focalisent sur l'espèce *Homo sapiens*, et vont même jusqu'à l'échelle des populations représentatives de certaines cultures. Ce n'est pas dans cette optique que s'inscrit ce travail.

Pour traiter ces données, j'ai utilisé la technique la plus courante de segmentation, c'est à dire la segmentation manuelle. Cette méthode de segmentation est chronophage car elle requiert une connaissance poussée de l'anatomie, une reconnaissance des structures 3D, sur des coupes

en 2D, et tout simplement, elle doit être faite coupe par coupe. Il m'a donc fallu en moyenne et après entraînement, une journée de travail par spécimen, incluant les étapes d'acquisition et de traitement.

Afin d'optimiser mon temps de travail, mais aussi d'enrichir les techniques et méthodes employées au laboratoire, j'ai décidé de consacrer une partie de mon travail de thèse au développement de méthodes de segmentation automatique. Je me suis rendue au Seattle Children's Institute, du 5 au 21 février 2016 pour me former, auprès de Murat Maga et Ryan Young, à cette technique émergente. Le but de cette méthode est de transférer du temps opérateur (segmentation manuelle) vers du temps machine (segmentation automatique), et consiste à segmenter l'objet d'étude à l'aide des outils de recalage d'image pour un grand nombre de spécimens. Ces techniques ont été mises en place à MorphOptics et apportent un réel atout au Laboratoire Biogéosciences.

Enfin, pour compléter les différentes techniques présentées précédemment, j'ai également suivi une formation en biomécanique. Je me suis rendue à l'université de Hull du 25 au 29 juin 2018, pour suivre le workshop intitulé « Workshop on Biomechanical Modelling of the Cranio-cervical system » et organisé par Michael Fagan, Hugo Dutel, Flora Gröning et Peter Watson. Bien que ces méthodes ne soient pas directement appliquées à cette thèse, il semble tout de même important de les mentionner car elles pourraient s'inscrire dans une étude complémentaire de ce travail, et font partie des nouveaux outils d'imagerie et de modélisation.

Chapitre 2.1 - Matériel

Pour cette thèse, 28 espèces ont été étudiées, incluant 27 espèces actuelles et une espèce fossile. Pour chacune de ces espèces, une fiche décrivant les différentes caractéristiques et paramètres étudiés est proposée (p.239). La composition de l'échantillon est présentée dans le tableau 2.1.

Sous-ordre	Infra-ordre	Micro-ordre	Espèce	Description	Id	n
Haplorhini	Catarrhini		<i>Gorilla gorilla</i>	(Savage, 1847)	<i>G.gor</i>	2
			<i>Hylobates (Hylobates) lar</i>	(Linnaeus, 1771)	<i>H.lar</i>	3
			<i>Macaca fascicularis</i>	(Raffles, 1821)	<i>M.fas</i>	3
			<i>Pan troglodytes</i>	(Blumenbach, 1799)	<i>P.tro</i>	3
			<i>Pongo pygmaeus</i>	(Linnaeus, 1760)	<i>P.pyg</i>	2
			<i>Presbytis rubicunda</i>	(Müller, 1838)	<i>P.rub</i>	3
	Simiiformes		<i>Alouatta palliata</i>	(Gray, 1849)	<i>A.pal</i>	3
			<i>Aotus trivirgatus</i>	(Humboldt, 1812)	<i>A.tri</i>	3
			<i>Ateles geoffroyi</i>	(Kuhl, 1820)	<i>A.geo</i>	3
			<i>Callicebus moloch</i>	(Hoffmannsegg, 1807)	<i>C.mol</i>	3
	Platyrrhini		<i>Mico argentatus</i>	Linnaeus, 1771 ; <i>Callithrix argentata</i>	<i>M.arg</i>	3
			<i>Pithecia monachus</i>	(É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812)	<i>P.mon</i>	3
			<i>Sapajus apella</i>	(Linnaeus, 1758) ; <i>Cebus apella</i>	<i>S.ape</i>	3
	Tarsiiformes		<i>Cephalopachus bancanus</i>	Horsfield, 1821 ; <i>Tarsius bancanus</i>	<i>C.ban</i>	1
		<i>Tarsius tarsier</i>	Erxleben, 1777	<i>T.tar</i>	2	
Strepsirrhini	Lemuriformes		<i>Avahi laniger</i>	(Gmelin, 1788)	<i>A.lan</i>	3
			<i>Cheirogaleus major</i>	É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812	<i>C.maj</i>	5
			<i>Cheirogaleus medius</i>	É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812	<i>C.med</i>	5
			<i>Eulemur coronatus</i>	(Gray, 1842)	<i>E.cor</i>	5
			<i>Lemur catta</i>	Linnaeus, 1758	<i>L.cat</i>	5
			<i>Otolemur crassicaudatus</i>	(É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812)	<i>O.cra</i>	3
	Lorisiformes		<i>Galago senegalensis</i>	É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1796	<i>G.sen</i>	5
			<i>Galagoides demidoff</i>	Fischer, 1806 ; <i>Galago demidoff</i>	<i>G.dem</i>	5
			<i>Loris tardigradus</i>	(Linnaeus, 1758)	<i>L.tar</i>	5
			<i>Nycticebus coucang</i>	(Boddaert, 1784)	<i>N.cou</i>	5
			<i>Perodicticus potto</i>	(Müller, 1766)	<i>P.pot</i>	5
			<i>Sciurocheirus alleni</i>	Waterhouse, 1838 ; <i>Galago alleni</i>	<i>S.all</i>	5
			<i>Adapis parisiensis</i>	Cuvier, 1822	<i>A.par</i>	7
†Adapiformes						

Tableau 2.1 Composition de l'échantillon. Les paramètres d'acquisition concernant les spécimens sont donnés en tableau 2.2 (p.61). La systématique utilisée ici est celle de Mittermeier *et al.* (2013), la nomination initiale est précisée en description en cas de doute de systématique. Id) Abréviation utilisée pour chaque espèce ; n) Nombre de spécimen par espèce.

Chapitre 2.2 – Méthodes

2.2.1 Rayonnements électromagnétiques et microtomographie

Le laboratoire Biogéosciences bénéficie du matériel du plateau technique MorphOptics, composé d'un scanner μ CT (microtomographie assistée par ordinateur) du modèle Skyscan 1174, de la marque Bruker-Synergie4 (www.bruker.com). Les données obtenues sont ensuite traitées au sein de ce plateau au moyen d'une station d'analyse d'images (Dell Precision T7610 : 64GB RAM, double carte graphique Quadro K5000, 2*8 cœurs), d'une station de calcul (Dell Precision T7600 : 2 GPGPU Tesla K20c, 16 cœurs), et d'une tablette graphique (WACOM Cintiq). Certains spécimens ayant servi pour l'échantillonnage de cette thèse, ne pouvant pas être scannés au laboratoire Biogéosciences pour des raisons de dimensions, ont été scannés par d'autres plateformes, tel que le service de micro-computed tomography du Natural History Museum de Londres. L'accès et l'utilisation de cette plateforme ont été rendu possibles grâce au programme SYNTHESYS (GB-TAF4120). L'échantillon a été complété grâce au site de partages de données, Morphosource (www.morphosource.org, Boyer *et al.*, 2014), sur lequel, des scans, principalement acquis par les services des musées de Harvard (Museum of Comparative Zoology) et de New York (American Museum of Natural History), peuvent être téléchargés. La diversité des sources des données utilisées pour ce travail engendre une variation des paramètres d'acquisition. Concernant les spécimens dont l'acquisition s'est faite au sein du laboratoire Biogéosciences, les paramètres utilisés sont les suivants : 50 kV de tension, 800mA d'intensité et une taille de voxel (pixel en 3D) de 29.35 μ m (voxels cubiques). Pour les données issues d'autres sources, les paramètres sont reportés dans un tableau 2.2 en fin de chapitre (p.61), et l'effet de cette diversité des sources, et donc des résolutions, sera discutée en partie 2.7 (p.53).

Les μ CT ayant servi pour cette étude fonctionnent à l'aide de tubes scellés comme source de rayons X, et permettent des études tomodynamométriques. La tomodynamométrie consiste à émettre un faisceau de rayons X sur un objet, utilisant des rayons le plus souvent polychromatiques, c'est-à-dire avec des énergies différentes (Bouchet & Simonnet, 2009). Les tissus de l'objet, pouvant avoir des densités différentes, vont atténuer les rayons X traversant ces tissus. La tomodynamométrie mesure cette absorption, qui est exprimée par la loi de Beer (Beer, 1852 ; Ketcham & Carlson, 2001), et qui prend en compte l'intensité initiale des rayons X, le coefficient d'atténuation de l'objet scanné et la durée du trajet des rayons X à travers l'objet.

Durant cette étape, l'objet est scanné sous différentes incidences angulaires, il en résulte donc une série de clichés représentant l'objet selon chaque plan de rotation (Fig.2.1). Les clichés sont des images de l'objet en niveaux de gris : les zones sombres correspondent aux tissus denses, atténuant fortement les rayons X ; les zones claires représentent les parties de l'objet moins absorbantes.

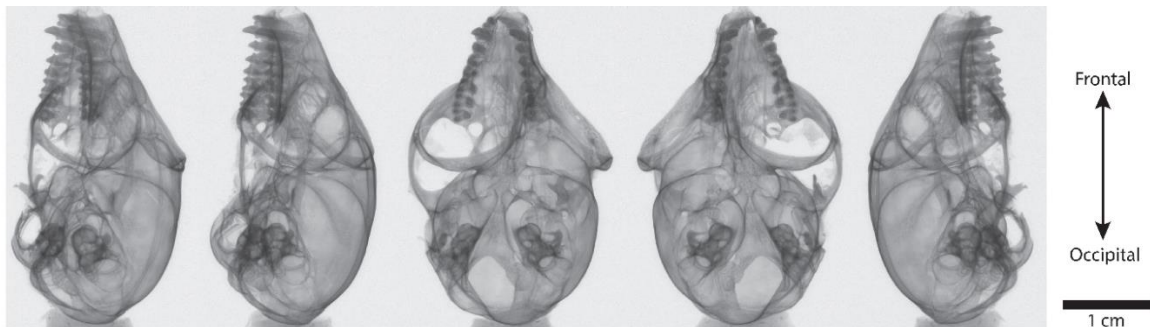


Figure 2.1 Clichés d'un crâne de *Microcebus murinus* scannés selon cinq plans de rotation : les zones sombres correspondent aux tissus denses, les zones plus claires correspondent aux tissus moins denses.

Ces différents clichés sont ensuite utilisés pour l'étape de la reconstruction tomographique. Celle-ci est souvent prédéfinie dans les paramètres du scanner et son logiciel associé (NRecon, www.bruker-microct.com, dans notre cas), et consiste à transformer les clichés de l'objet en une nouvelle série d'images, représentant cette fois-ci l'objet en coupes transversales (Fig.2.2).

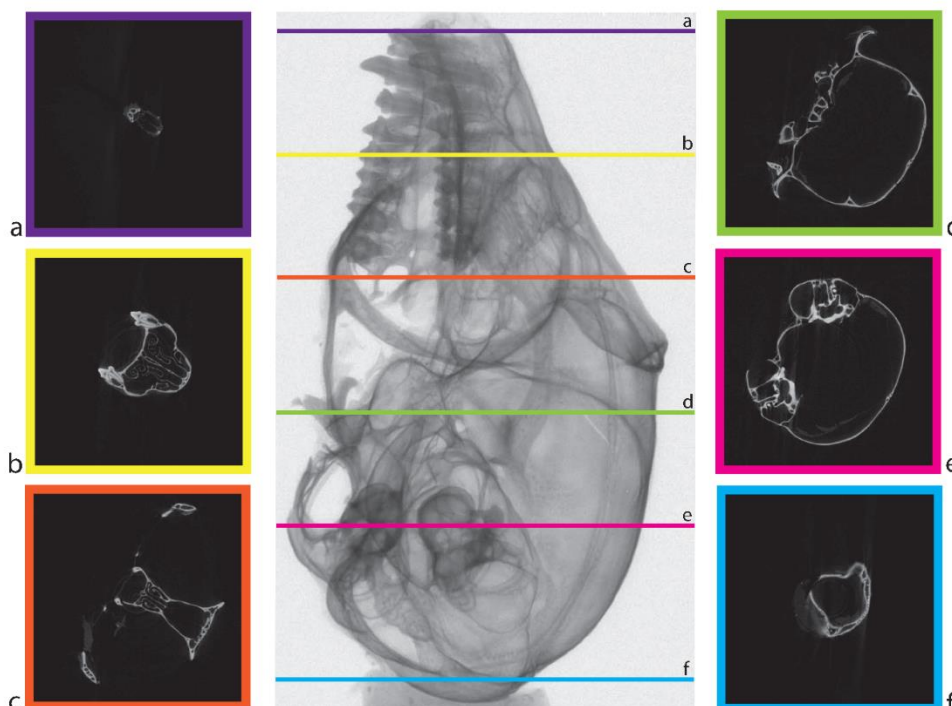


Figure 2.2 Six coupes transversales (a-f) issues de l'étape de reconstruction tomographique représentant différentes parties du crâne de *Microcebus murinus*.

Ces coupes possèdent des niveaux de gris inversés par rapport aux clichés précédents, c'est-à-dire que les zones denses sont claires et les zones peu denses sont foncées. Le nombre et l'espacement (entre chaque coupe) peut être définis par l'utilisateur, et cela déterminera la résolution du scan. La prévisualisation du rendu volumique (Fig.2.3) de l'ensemble des coupes (généralement en format .tiff) est possible grâce au logiciel fourni avec le scanner (CTVol, www.bruker-microct.com, dans notre cas). Ce rendu volumique permet de vérifier la qualité du scan et de prévisualiser l'intensité des voxels.

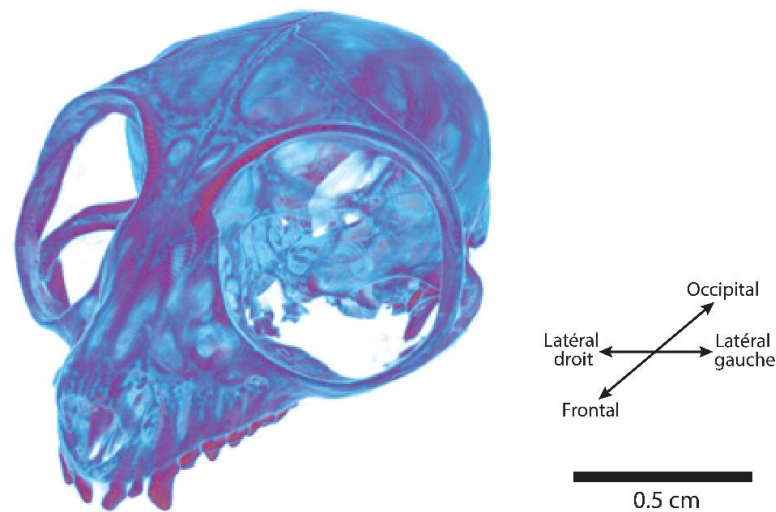


Figure 2.3 Visualisation de l'ensemble des coupes du scan en rendu volumique. Exemple d'un crâne de *Microcebus murinus*.

2.2.2 Traitement des fichiers et segmentation

Les clichés précédemment acquis peuvent présenter des défauts appelés artéfacts. Ils peuvent être de différents types, provenir de différentes causes, et peuvent dégrader la qualité de l'image et modifier les structures à étudier. Les artéfacts majoritairement présents dans notre étude sont les artéfacts de **flou géométrique** (off-focal artifacts) et les **artéfacts métalliques** (metal artifacts). Les artéfacts de flou géométrique, dus à la source, se caractérisent par une perte de détails sur l'image, principalement sur les contours, et peuvent être corrigés par un changement de filtrage lors de l'acquisition des images. Les artéfacts métalliques induisent des zones de surintensité locales et rectilignes et sont causés par une variation de densité des matériaux présents dans un même objet. La présence de billes de plomb dans certains crânes renforce cette dégradation de l'image. Cette diversité de densités rend plus complexe le choix de l'intensité et de l'énergie à appliquer sur l'objet lors du paramétrage du scanner.

Pour cette étude, une modification des niveaux de gris, des contrastes, et de la luminosité, à l'aide du logiciel Avizo (version 8.0 à 9.2 ; www.fei.com), nous permettent d'obtenir des images analysables, cependant l'ajustement doit être fait avec parcimonie pour ne pas effacer des informations pouvant être importantes ou créer de nouveaux artefacts. D'autres méthodes, non-utilisées pendant cette thèse, existent pour corriger les artefacts métalliques : **les méthodes en post-reconstruction** consistent à extraire les zones de surintensité et de les traiter mathématiquement comme des données manquantes, afin de calculer leur intensité sans dégradation du signal (Glover & Pelc, 1981 ; Kalender *et al.*, 1987) ; **les méthodes hybrides**, moins démocratisées car nécessitant une forte puissance de calcul, proposent d'estimer les variations de densité de l'objet et de pénaliser les zones présentant de la surintensité (Wang *et al.*, 1996; De Man *et al.*, 2000).

En plus de cette atténuation des contrastes, l'ensemble des fichiers, a également été converti en un fichier appelé « stack » contenant toutes les images d'un scan. Les séquences d'images des crânes étudiés ont été recadrées, et cette étape a été facilitée par la création du stack à l'étape précédente, permettant de recadrer toutes les images en une fois. Ce stack recadré est ensuite converti en fichier au format nifti (.nii), qui sera porteur de toutes les informations concernant les images (dimensions, nombres d'images, nombre de couleurs exploitables). Toutes ces étapes peuvent être faites avec le logiciel libre Fiji (Schindelin *et al.*, 2012), et permettent d'alléger le poids des données.

2.2.2.1 La segmentation manuelle

Après avoir formaté ces séquences d'images, la segmentation manuelle a été faite avec le logiciel Avizo (version 8.0 à 9.2 ; www.fei.com) et consiste à sélectionner chaque pixel coupe par coupe, à l'aide d'outils manuels, et dans des tranches 2D de l'objet étudié selon trois plans orthogonaux (Fig.2.4). Le pixel sélectionné est ensuite affilié à un masque binaire (label). Pour labéliser un pixel, on peut utiliser son niveau de gris, son emplacement, ou aussi prendre en compte les autres pixels l'entourant. Chaque label, créé par l'expérimentateur, va contenir tous les pixels (sélectionnés aussi par l'expérimentateur) représentant la structure anatomique que l'on souhaite ensuite étudier et mesurer.

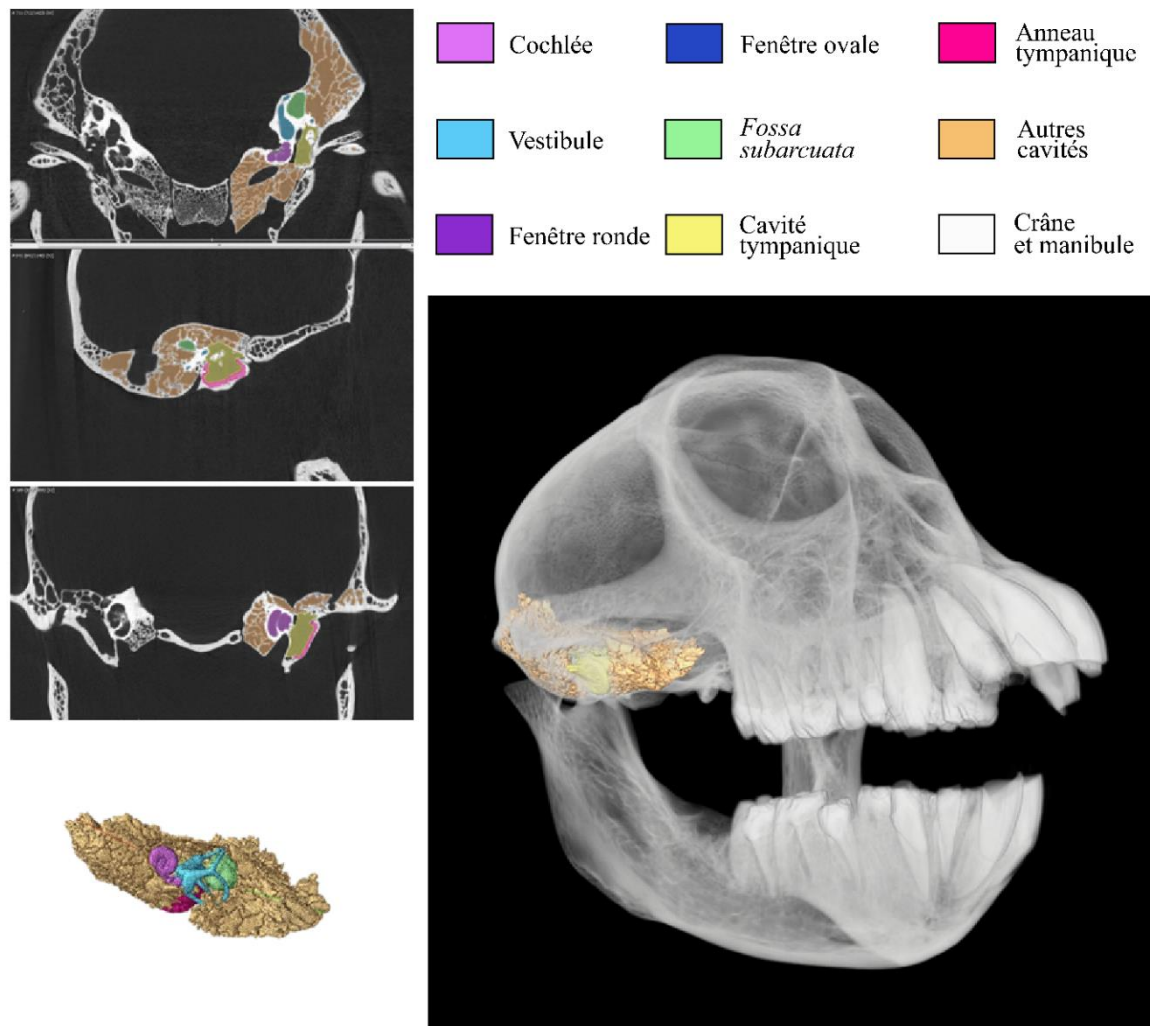


Figure 2.4 Aperçu du procédé de segmentation manuelle de l'oreille droite d'un *Macaca fascicularis*, incluant trois plans de travail et les structures d'étude, chacune associée à un label, possédant un nom et une couleur et les rendus volumiques avec et sans la structure osseuse représentée.

Toutes les structures anatomiques d'intérêt pour cette thèse sont décrites dans le Chapitre 1, et chacune possède donc son propre label. La segmentation manuelle des structures peut être complétée par l'utilisation d'outils semi-automatiques. La segmentation manuelle de chaque oreille représente en moyenne trois heures de travail sur la station d'analyse d'images (mais peut varier de 2h à 6h selon la complexité des structures internes). La segmentation manuelle comporte de nombreux avantages : son accessibilité grâce à la présence de nombreux logiciels libres d'accès tel que 3DSlicer (www.slicer.org) et ITKsnap (www.itksnap.org), le grand nombre de tutoriels disponibles sur internet pour utiliser les logiciels précédemment mentionnés, et des étapes de traitement d'image relativement simples et peu nombreuses. La segmentation manuelle requiert une très bonne connaissance des structures étudiées ainsi que de leur agencement tridimensionnel, et peut être une étape très chronophage dès que les outils

semi-automatiques s'avèrent inefficaces (cas des cavités reliées les unes aux autres par exemple).

2.2.2.2 La segmentation automatique

La segmentation automatique repose principalement sur le **recalage d'images** (image registration) qui consiste à trouver des correspondances entre deux images et à les aligner l'une sur l'autre. Le processus de recalage d'images permet de trouver une transformation géométrique optimale qui maximise les correspondances entre les images. Cela implique plusieurs composants : les **modèles de transformations** (pouvant être rigides, affine, projectives et non-rigides), et une mesure du degré d'alignement entre les images en utilisant les **attributs des images** (les caractéristiques de l'images, comme les niveaux de gris des pixels, Rohlfing *et al.*, 2005 ; Rueckert & Schnabel, 2010).

Les **modèles de transformation** permettent de faire correspondre des pixels entre deux images, représentant une même zone entre deux spécimens, rendant ainsi les structures comparables. Il existe plusieurs modèles de transformation. La **transformation rigide** induit des rotations et des translations (cf. Fig.2.5), mais elle ne génère pas de déformation. La **transformation affine** comprend des rotations, des translations, une mise à l'échelle (homothétie) et un cisaillement (cf. Fig.2.5). Cette fois-ci, la structure peut être déformée mais elle conservera ces proportions. La **transformation non-rigide** induit des déformations (cf. Fig.2.5) et peut se faire avec des modèles paramétriques et non-paramétriques. Avec les modèles paramétriques, ce sont, comme son nom l'indique, des paramètres définis par l'expérimentateur qui vont être utilisés pour calculer la déformation et définir la transformation, tels que des landmarks et des semi-landmarks. Avec les modèles non-paramétriques, la déformation va être calculer à partir de tous les pixels. Ce type de modèle offre un plus grand niveau de flexibilité et une meilleure description de la transformation, mais demande cependant une grande capacité de calcul et de mémoire pour traiter l'ensemble des informations. La **transformation projective** permet d'aligner des images 2D avec des volumes 3D. Cela permet principalement d'annuler la différence causée par le positionnement de l'objet lors de l'étape du scanner (Rohlfing *et al.*, 2005; Suri *et al.*, 2005; Rueckert & Schnabel, 2010).

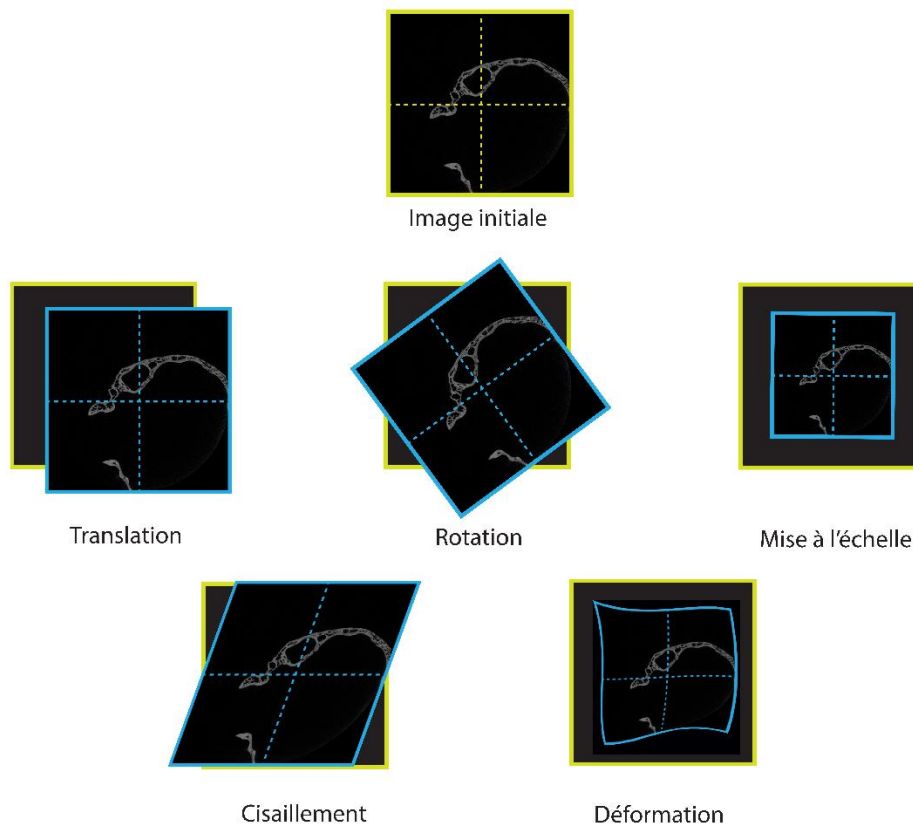


Figure 2.5 Schématisation des différentes modifications utilisées dans les modèles de transformations en segmentation automatique.

La **Registration-based segmentation** est aussi appelée Atlas-based segmentation et consiste à segmenter une image automatiquement à partir d'un atlas. Un atlas est une image (2D) ou une séquence d'images (3D) de référence qui peut être construit à partir d'un ou plusieurs spécimens. L'utilisation d'un seul spécimen est relativement courante car plus simple et plus rapide. Il est tout de même conseillé de choisir le spécimen présentant le scan avec le moins d'artéfacts possible. Cependant, rien ne garantit que ce spécimen ne soit pas un cas particulier non-représentatif de la population, il est donc préférable d'utiliser une forme moyenne construite à partir de plusieurs spécimens. Cette forme moyenne est, la plupart du temps, générée à l'aide de transformations affines et non-rigides (Rohlfing *et al.*, 2005). Pour cet atlas de référence chacun de ses voxels est labélisé, c'est-à-dire qu'il possède une propriété le caractérisant, et dans notre cas, permettant de l'associer à une structure anatomique précise. Une fois chaque voxel labélisé, l'atlas sera l'image de référence par rapport à laquelle une nouvelle image sera transformée pour être segmentée automatiquement.

2.2.2.3 Application à Biogéosciences

La mise en place de cet outil, qu'est la segmentation automatique, au sein du laboratoire Biogéosciences, a été effectuée avec l'aide de Nicolas Navarro et Rémi Laffont et faite sur la station de calcul de la plateforme. Cette station est équipée du système CentOS (Community enterprise Operating System), une distribution GNU/Linux, qui nous permet d'utiliser de nombreux logiciels et bibliothèques nécessaires à la segmentation automatique (DRAMMS, ANTs, ANTsR).

DRAMMS

Le logiciel DRAMMS (Deformable Registration via Attribute Matching and Mutual-Saliency) a été installé avec ses dépendances associées (CMake, FSL, NiftiClib, BASIS, FastPD), depuis la page www.med.upenn.edu/sbia/dramms.html, sur la station de calcul, et permet d'effectuer différents types de déformations sur des images 2D et 3D, en prenant en compte les correspondances entre pixels et pouvant associer une pondération à ces pixels (Ou *et al.*, 2011).

La correspondance entre pixels est précédée par une phase d'analyse qui correspond à extraire les composants optimaux de chaque pixel (niveaux de gris, intensité, emplacement) et de les assembler en un vecteur, appelé « vecteur d'attributs ». Pour extraire ces composants, des filtres de Gabor sont appliqués sur l'ensemble des pixels. Chaque filtre est caractérisé par la fonction de Gabor, elle-même définie par sa fréquence, l'orientation de sa sinusoïde, et l'écart-type d'une courbe de Gauss associée (cf. Fig.2.6a). Pour maximiser la détermination des composants optimaux, plusieurs filtres de Gabor sont appliqués car ceux-ci présentent des fréquences, orientations, écart-types et sphéricité différents, afin d'optimiser le résultat (Fig.2.6b, c, d).

Une fois ces filtres appliqués, chaque pixel deviendra plus distinctif et sa correspondance avec d'autres images sera affinée. Le logiciel DRAMMS donne également une pondération aux pixels en fonction de leur niveau de fiabilité (en comparaison à l'image modèle ou à l'atlas), c'est l'étape de pondération mutuelle. Le calcul de cette pondération permet principalement de réduire l'impact négatif des régions aberrantes ou manquantes de l'objet par rapport à l'image modèle (Ou *et al.*, 2011).

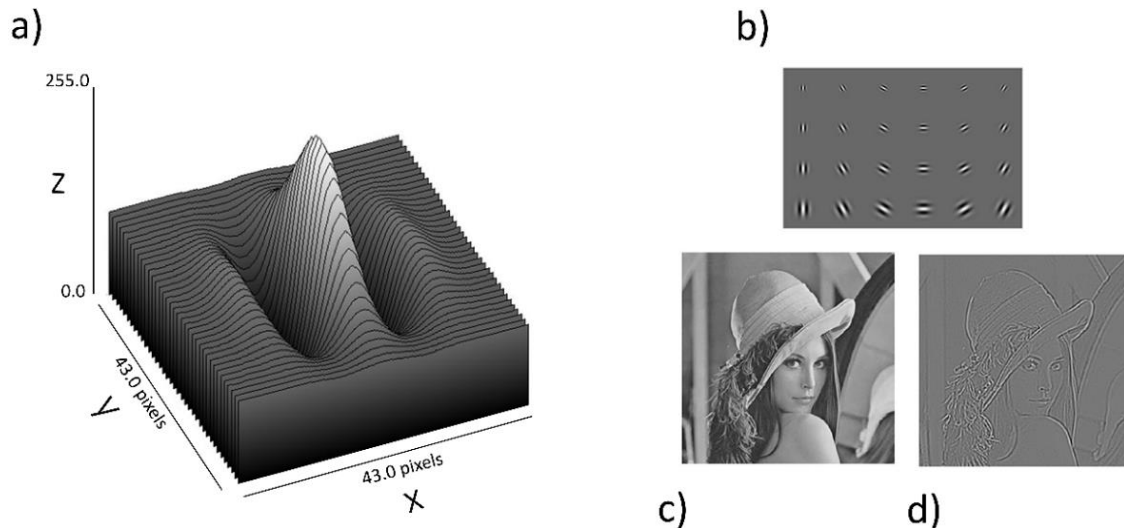


Figure 2.6 Principes des filtres de Gabor. a) Représentation d'une fonction de Gabor, avec les pixels en x et en y, et les niveaux de gris en z allant de 0 à 255. La sinusoïde et la courbe de Gauss sont ici parallèles à l'axe y. b) Les 24 filtres de Gabor appliqués à l'image initiale (c), et révélant les composants optimaux des voxels (d).

Dans le cadre d'une exploration de cet outil de segmentation automatique, plusieurs fonctionnalités de DRAMMS ont été testées. DRAMMS permet de faire des étapes de **traitement de l'image** de manière automatique bien qu'elles puissent être faites de manière manuelle avec les logiciels Fiji et 3DSlicer. Les images issues des scans doivent posséder les mêmes dimensions et la même orientation, donc une réduction de la taille des objets est conseillée pour faciliter et diminuer le temps de calculs. Le logiciel DRAMMS nécessite que les fichiers soient au format NIFTI .nii, il est faut donc les convertir au préalable (possiblement à l'aide du logiciel Fiji). On peut ensuite d'effectuer la **construction d'un atlas** (Fig.2.7a), établie à partir d'au moins 5 individus, et en utilisant des transformations affines combinant des rotations, des translations, des mises à l'échelle et des cisaillements. Puis on va déterminer la **transformation** nécessaire à appliquer sur l'atlas pour le faire correspondre au spécimen à segmenter automatiquement, en se basant sur les attributs des pixels, à l'aide des filtres de Gabor (en transformation affine et rigide) toujours avec DRAMMS (Fig.2.7c).

Puis, les **calculs de transformation** précédents sont appliqués aux labels de l'atlas, et seront donc aussi transformés pour correspondre à la forme du spécimen à segmenter automatiquement (Fig.2.7d). On obtient donc une segmentation automatique des labels d'un spécimen non-segmenté manuellement grâce à cette procédure (Fig.2.7e).

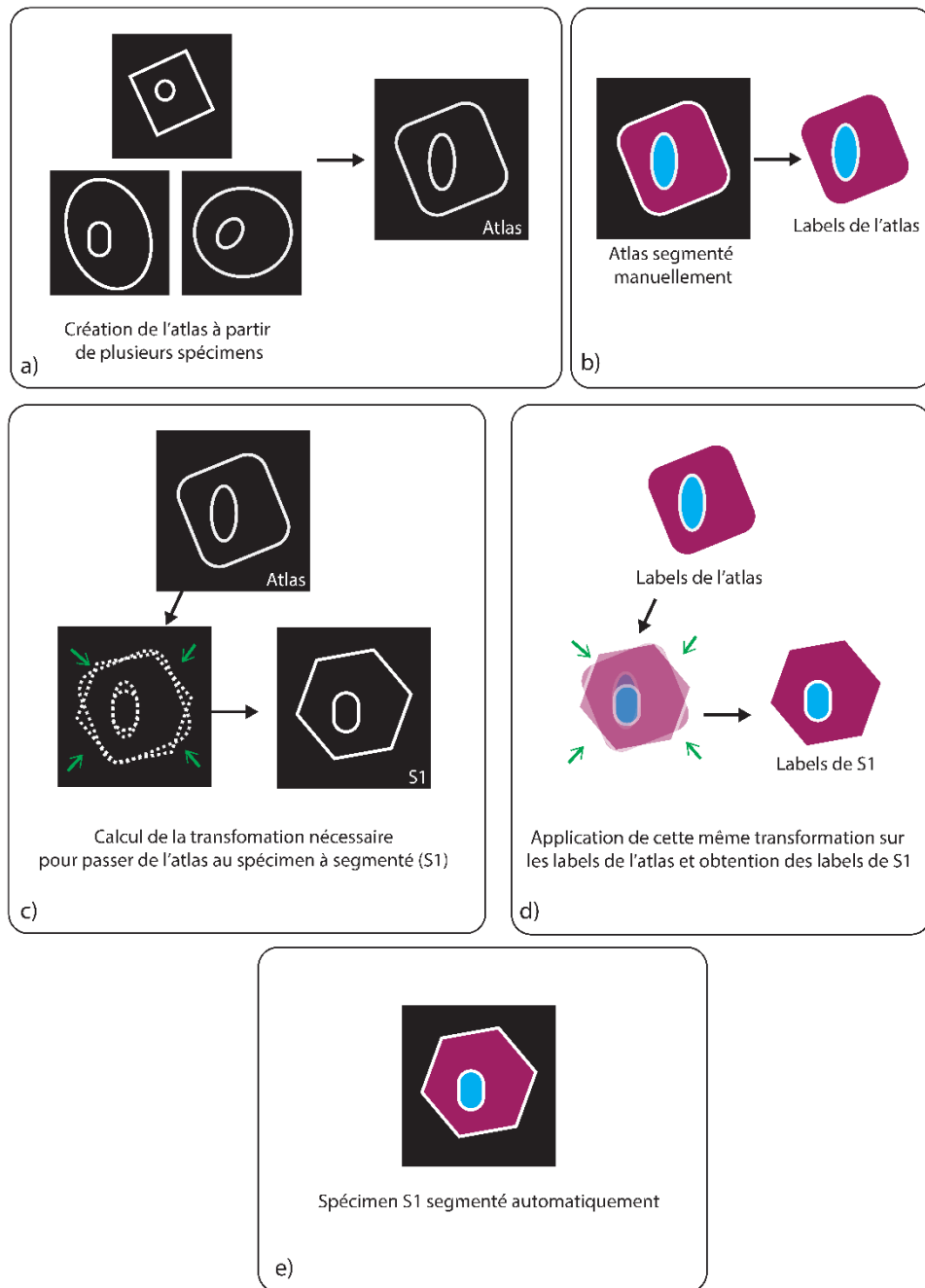


Figure 2.7 Schématisation des principales étapes de segmentation automatique. a) Création d'un atlas à partir de plusieurs spécimens afin d'obtenir une forme de référence à segmenter manuellement. b) Obtention des labels de l'atlas par segmentation manuelle. c) Calcul et transformation (flèches vertes) de l'atlas vers le spécimen à segmenter S1. d) Utilisation des calculs précédents pour transformer les labels de l'atlas en labels de S1. e) Segmentation automatique du spécimen S1.

Les premiers résultats présentés ci-dessous concernent un individu d'une espèce (*Eulemur cinereiceps*) possédant une oreille ne présentant pas de trabéculations (moins complexe à segmenter automatiquement). Une oreille a été segmentée automatiquement à partir d'une seule oreille de référence. En modifiant la résolution pour rendre les données microtomographiques plus légères (mais donc moins détaillées), il a été possible de segmenter

automatiquement cette oreille en 1h30, tout en gardant une définition correcte des structures internes. Cependant, le résultat final de la segmentation automatique présente quelques défauts en pourtour des structures (Fig.2.8).

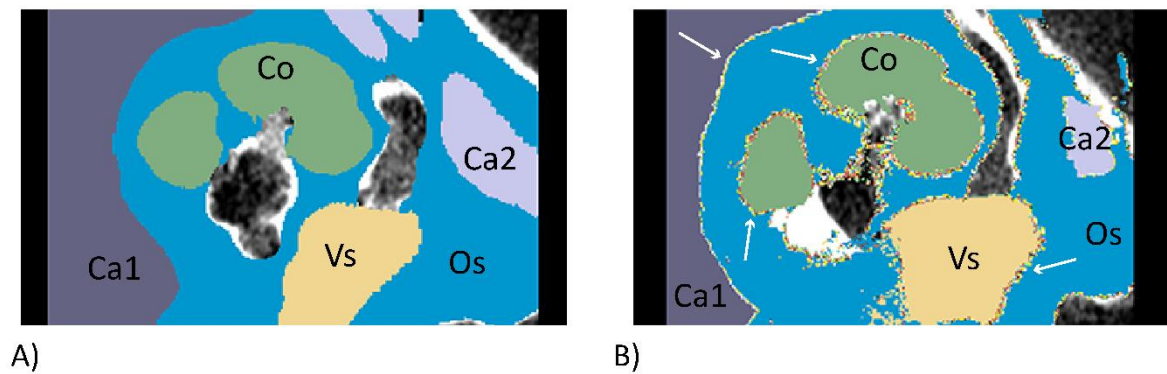


Figure 2.8 Résultats de la segmentation automatique testée sur la station de calcul de la plateforme MorphOptics du laboratoire Biogéosciences. A) Oreille de référence segmentée manuellement ; B) Oreille segmentée automatiquement. Co : Cochlée, Os : Partie osseuse, Ca : Cavité de l'oreille moyenne, Vs : Vestibule. Les flèches blanches indiquent la présence d'un liseré composé de voxels mal segmentés situés majoritairement en pourtour des structures.

La segmentation automatique est de grand intérêt pour les études analysant la variabilité morphologique à un niveau intra-spécifique et ce pour un effectif conséquent ; la construction d'un atlas est alors justifiée. Cependant, pour des études faisant des analyses à échelle interspécifique, avec peu d'individus par espèce (*e.g.* : 5-10 individus par espèce), la construction de l'atlas (demandant au moins cinq individus segmentés manuellement) et la segmentation automatique semblent moins pertinentes. Pour cette thèse, je n'ai donc pas directement utilisé cet outil. Cependant, les spécimens ayant été segmentés manuellement peuvent maintenant servir d'individus de référence pour construire des atlas, et ainsi valoriser le travail effectué et faciliter la réalisation de futures études à une échelle intra-spécifique. La mise en place de la segmentation automatique au sein du laboratoire permettra aussi à d'autres projets et chercheurs de bénéficier des avantages de cette technique. Avec le développement de cette méthode au sein du Laboratoire Biogéosciences, j'ai pu présenter cette nouvelle technique lors de réunion multi-équipes (appelée Morpholunch). J'ai également participé à l'unité d'enseignement : « Imagerie 3D : principes et applications », durant laquelle j'ai pu transmettre les différents principes et techniques de segmentation automatique.

2.2.3 Biomécanique

Après l'acquisition des données (via scanner), et la segmentation (manuelle ou automatique), il est possible de modéliser le comportement biomécanique de l'objet segmenté. La biomécanique consiste à étudier la magnitude et les directions des forces agissant sur ces

objets, qu'ils soient en équilibre ou en mouvement. Cependant plusieurs étapes sont nécessaires pour obtenir ce modèle de comportement biomécanique. La première est de faire une dissection sur un spécimen possédant ses tissus mous, pour connaître l'ensemble des structures d'intérêt (os, muscles, tendons, ligaments, etc.), et leurs caractéristiques (épaisseur, longueur, point d'attache, etc. ; Cox & Jeffrey, 2011 ; Gröning *et al.*, 2013 ; Watson *et al.*, 2014). Ensuite vient l'étape de la mesure mécanique, qui consiste à mesurer la force et les contraintes associées aux structures précédemment identifiées (Van Wessel *et al.*, 2005 ; Brainerd *et al.*, 2010 ; Quiudini *et al.*, 2017). La troisième étape est de modéliser toutes ces informations sur une surface 3D représentant l'objet d'étude et obtenu par scan et segmentation. La figure 2.9 est un exemple de modèle (plus couramment appelé MDA, Multibody Dynamics Analysis) analysant les dynamiques d'une structure. Il a été construit avec le logiciel Adams (www.mscsoftware.com), et permet d'observer et de mesurer les différents mouvements, en fonction des paramètres de forces et de contrainte définis en amont, après la dissection.

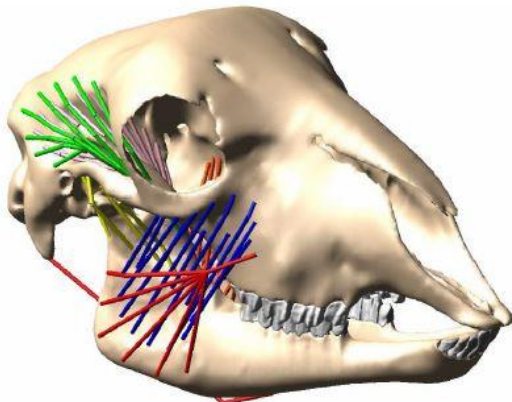


Figure 2.9 Représentation d'un modèle construit, avec le logiciel Adams, après segmentation. Les segments de couleurs représentent les différents groupes de muscles intervenant durant l'ouverture et la fermeture des mâchoires (illustration issue du Workshop effectué à l'université de Hull, présenté par Peter Watson).

La quatrième étape est la mesure des propriétés mécaniques des structures d'étude. Pour cela des mesures expérimentales faites à l'aide de presses et d'indenteurs (pointes en diamant ou en saphir) estiment la résistance à la compression et à l'étirement du matériel étudié. Il est alors possible de passer à la dernière étape en modélisant les forces s'appliquant sur le matériel lui-même, en fonction de sa densité et de sa résistance, précédemment mesurées. C'est ce qui est appelé un *FEA model* (Finite Element Analysis), c'est-à-dire un modèle d'analyse d'éléments finis, qui simule les phénomènes physiques et mécaniques ayant lieu dans un matériel en mouvement ou subissant une contrainte. La figure 2.10 représente ce type de modélisation, et illustre les mouvements de la chaîne ossiculaire et de la conduction osseuse des osselets, en fonction de la fréquence émise à travers une oreille moyenne (exemple chez l'homme).

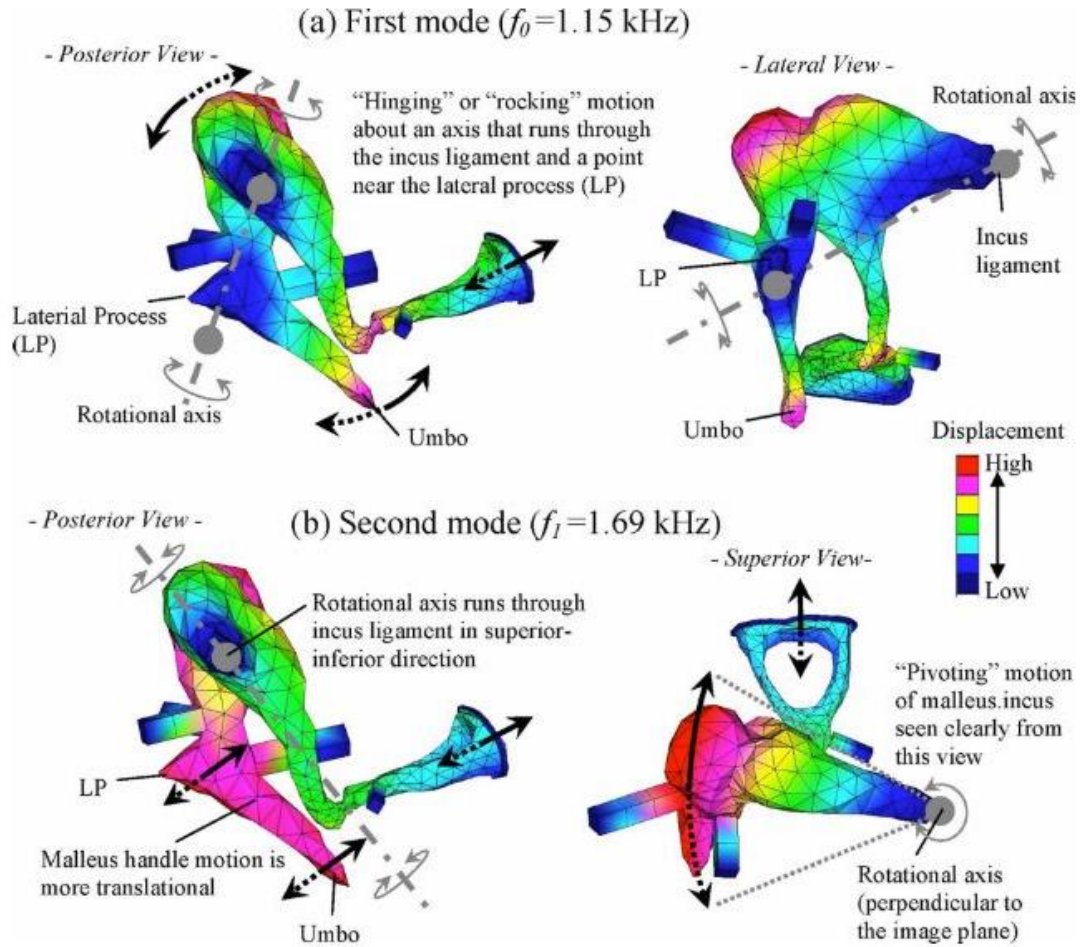


Figure 2.10 Modélisation des mouvements et des rotations des osselets dans la chaîne ossiculaire en fonction de différentes fréquences émises. Le gradient de couleur indique l’amplitude de mouvement de la structure, et les flèches indiquent la direction de ce mouvement (issue de l’étude de Homma *et al.*, 2017).

Dans notre cas, si les étapes suivant la segmentation avaient été possibles, une utilisation de ce genre de procédés aurait pu être imaginée pour étudier la propagation de l’onde sonore et mécanique depuis le tympan, jusqu’à la fenêtre ovale, en passant par les osselets, comme précédemment illustré par le travail de Homma *et al.* (2017). Néanmoins, cette méthode n’a pas été utilisée dans le cadre de ce travail de thèse mais pourra faire l’objet de perspectives.

Chapitre 2.3 - Données morphologiques

Afin d’étudier les structures de l’oreille et de les comparer entre groupes, des mesures ont été effectuées. Certaines des mesures, présentées ci-après, permettent également de faire des inférences fonctionnelles.

2.3.1 Structures de l'oreille moyenne

2.3.1.1 Anneau tympanique

La circonférence et le diamètre de l'anneau tympanique (Fig.2.11) ont été mesurés à l'aide de l'outil *Spline Probe*, présent dans Avizo 9.2.0 (www.fei.com). La circonférence de l'anneau tympanique a servi à calculer l'aire de l'anneau tympanique. La circonférence a d'abord été mesurée, en plaçant 40 points tout le long de l'anneau tympanique. Puis l'aire a été calculée à partir de cette circonférence, avec la formule suivante :

$$\text{Aire} = \left(\frac{\text{Circonférence}}{2\pi} \right)^2 \pi$$

Pour le diamètre de l'anneau tympanique, nous avons mesurer trois fois chaque anneau, suivant trois orientations différentes, puis nous avons estimé un diamètre moyen par anneau.

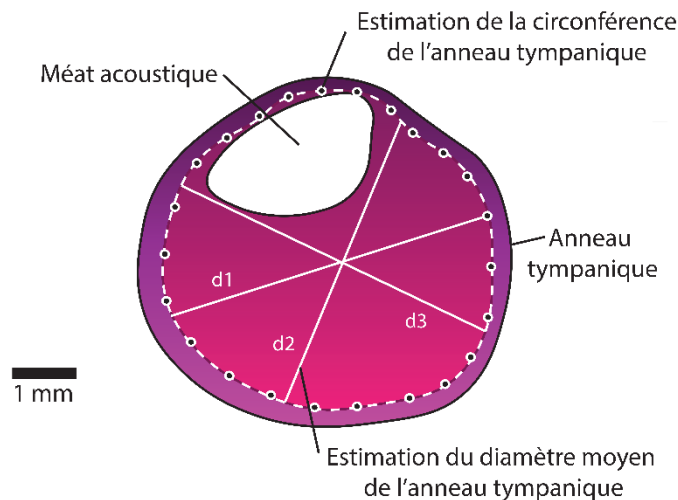


Figure 2.11 Mesure de la circonférence (pointillés blancs et points noirs) et du diamètre moyen (estimé avec les diamètres d1, d2, et d3) de l'anneau tympanique.

2.3.1.2 Pneumatisation des cavités de l'oreille moyenne

La diversité des cavités, présentes dans l'oreille moyenne, a été décrite et comparée entre les différents groupes de primates (MacPhee & Cartmill, 1986 ; Szalay *et al.*, 1987). Nous proposons ici une approche quantitative de cette diversité en estimant le degré de pneumatisation de la cavité tympanique et des autres cavités réunies (Chapitre 1, p.10). Le degré de pneumatisation est calculé à partir de l'aire et du volume de chaque cavité :

$$\text{Degré de pneumatisation} = \sqrt[2]{\text{Surface}} / \sqrt[3]{\text{Volume}}$$

Le volume et l'aire de chaque cavité est obtenu avec l'outil [Surface Area Volume](#) (Avizo 9.2.0), après segmentation de ces cavités. L'unité de mesure du résultat, pour le volume et l'aire, est le triangle. Il s'agit d'une unité brute, telle que le voxel, et ne prend donc pas en compte la résolution du scan. Étant donné que ces deux mesures sont utilisées pour le calcul d'un ratio, leur unité n'a pas d'incidence sur l'interprétation du résultat. Un ratio élevé indique un haut degré de pneumatisation, et donc une oreille moyenne avec des cavités présentant beaucoup d'os trabéculés, alors qu'un petit ratio indique un faible degré de pneumatisation et donc une oreille moyenne avec des cavités relativement lisses et sans trabéculations.

2.3.2 Structures de l'oreille interne

2.3.2.1 Fenêtre ovale

Afin d'estimer la sensibilité aux hautes fréquences, l'aire de la fenêtre ovale (Fig.2.12) est calculée. Ses deux diamètres sont d'abord mesurés : la longueur du grand diamètre (M), puis celle du petit diamètre (m) (Coleman *et al.*, 2010). Pour cette thèse, c'est l'outil [Spline probe](#) (Avizo 9.2.0), qui a permis de mesurer les diamètres de la fenêtre ovale. On utilise ensuite cette formule pour calculer l'aire de la fenêtre ovale :

$$\text{Aire} = \pi * (M/2) * (m/2)$$

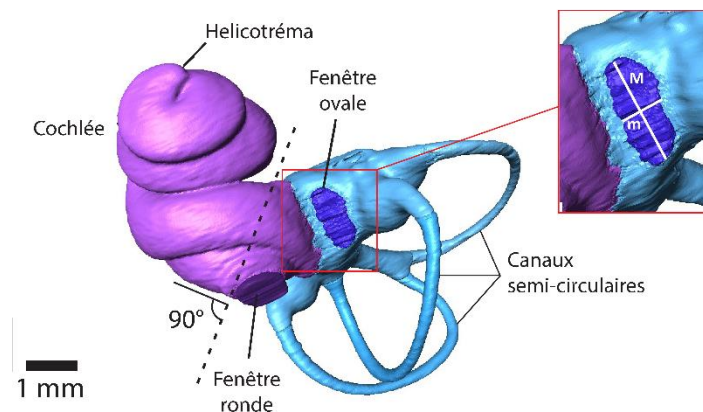


Figure 2.12 Labyrinthe osseux avec représentation de la mesure des diamètres de la fenêtre ovale (M= grand diamètre, m= petit diamètre) et de la découpe (en pointillé) de la cochlée, pour estimer son volume, présenté ci-après.

2.3.2.2 Cochlée

La cochlée étant un cône enroulé (Fig.2.13), on mesure son volume puis l'aire de sa base, pour ensuite utiliser la formule permettant de retrouver sa longueur :

$$\text{Longueur de la cochlée} = \text{Hauteur du cône} = 3 * \left(\frac{\text{Volume}}{\text{Aire}} \right)$$

Pour obtenir le volume de la cochlée, on effectue un découpage avec l'outil **Volume edit** (Avizo 9.2.0), à partir du labyrinthe osseux segmenté. On sélectionne uniquement la cochlée en la délimitant au niveau de la fenêtre ronde (Fig.2.12), on obtient le volume de cette nouvelle structure découpée avec **Volume Area Surface** (Avizo 9.2.0), puis on mesure l'aire de la surface de la base de la cochlée que l'on vient de définir lors du découpage de la cochlée.

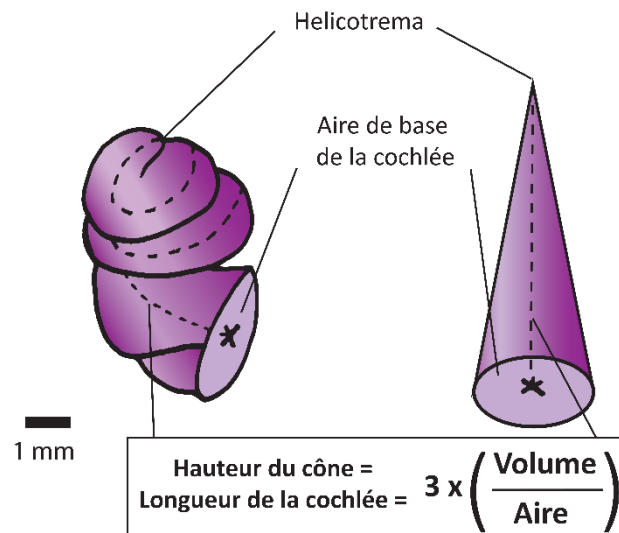


Figure 2.13 Estimation de la longueur de la cochlée.

Une autre méthode, plus proche de celle de Coleman (2007, Fig.2.14), a été testée, et consiste à placer des points (issus de l'outil **Spline Probe**, Avizo 9.2.0), le long de la cochlée en suivant son bord extérieur, de l'helicotréma jusqu'à la fenêtre ronde. Cette méthode a été utilisée pour le Chapitre 4. La première méthode présente le grand intérêt de moins dépendre de l'expérimentateur et d'être moins chronophage, cependant les deux méthodes ont été comparées et elles ne présentent pas de différences significatives en terme de résultats.

Estimation de la longueur de la cochlée d'après Coleman (2007)

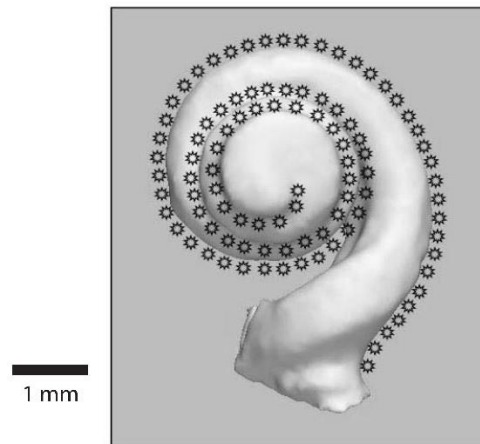
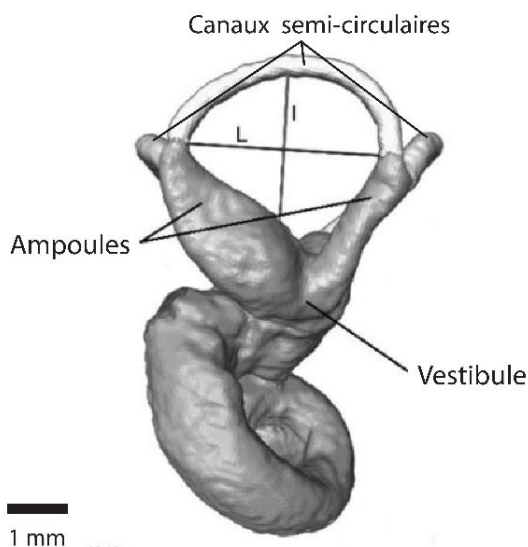


Figure 2.14 Figure issue de la thèse de Coleman (2007) représentant sa méthode pour mesurer la longueur de la cochlée, à partir d'une image 2D.

2.3.2.3 Canaux semi-circulaires

Le radius de chaque canal est également mesuré (c'est la moyenne qui sera utilisée pour déterminer le coefficient d'agilité, Silcox *et al.*, 2009). Les longueurs (L) et largeurs (l) de chaque canal sont mesurées. La longueur est mesurée entre les deux bases du canal (à l'intersection entre le début du canal et l'ampoule vestibulaire, Figure 2.15). La largeur est ensuite mesurée à partir de la médiatrice de la longueur. Puis avec ces deux variables, on peut calculer le radius avec la formule suivante :

$$\text{Radius} = 0,5*((L+l)/2))$$



Toujours avec le logiciel Avizo 9.2.0, nous avons également extrait l'orientation de chaque plan par lequel passe chaque canal semi-circulaires, pour ensuite estimer l'angle séparant les canaux deux à deux. Ces angles seront utilisés pour estimer l'Angular Velocity Magnitude, précédemment décrite, en Chapitre 1, et utilisée en Chapitre 4.

Figure 2.15 Mesures des radius des canaux semi-circulaires : L=longueur du radius, l=largeur du radius.

2.3.3 Crâne

Pour compléter l'étude, la longueur du crâne et la distance interaurale de chaque spécimen ont aussi été mesurées (Fig.2.16), quand l'état du crâne et du scan le permettait. Pour les spécimens provenant des collections du MNHN de Paris, ces deux longueurs ont été directement mesurées à l'aide d'un pied à coulisse ; pour les spécimens dont les scans ont été téléchargés, les mesures ont été faites à l'aide de l'outil *Spline Probe*, du logiciel Avizo (9.2.0).

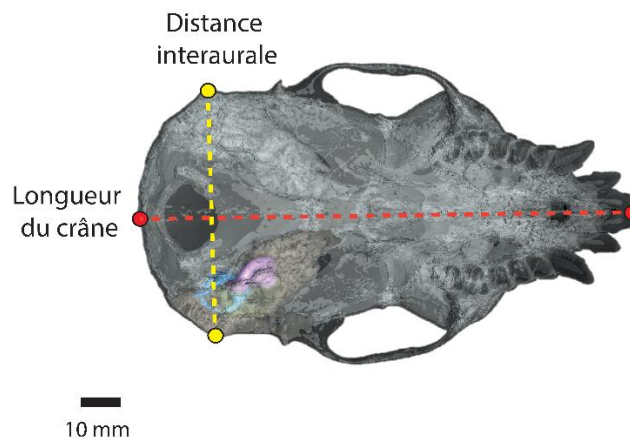


Figure 2.16 Mesures de la longueur du crâne (rouge) et de la distance interaurale (jaune).

Chapitre 2.4 - Applications fonctionnelles

L'aire de la fenêtre ovale et la longueur de la cochlée sont utilisées pour estimer des sensibilités auditives, pour des hautes et basses fréquences, calibrées par Coleman (2007) à 32 kHz et 250 Hz :

*Sensibilité aux basses fréquences (en dB) = - 2,433 * (longueur de la cochlée en mm) + 83,43*

*Sensibilité aux hautes fréquences (en dB) = 21,467 * (Aire de la fenêtre ovale en mm²) + 0,297*

Le radius des canaux semi-circulaires permet de mesurer le coefficient d'agilité, alors que l'angle entre les canaux semi-circulaires permet d'estimer l'Angular Velocity Magnitude. Le radius correspond au rayon de courbure de chaque canal (Spoor & Zonneveld, 1998). D'après Spoor *et al.* (2007), concernant les groupes de primates et de mammifères étudiés, plus une espèce a des mouvements de tête rapides et plus ses canaux sont larges en comparaison relative

avec sa masse corporelle (son ratio radius du canal/masse corporelle est élevée). Les canaux pouvant être fossilisés, cette relation est utilisable pour les espèces fossiles dont la masse corporelle est estimée (via la taille des dents par exemple, Gingerich *et al.*, 1982). Il est ainsi possible de déterminer leur vitesse de mouvements de la tête et par conséquent proposer un type locomoteur (Walker *et al.*, 2008). Silcox *et al.* (2009) proposent de comparer les résultats déterminés avec les restes post-crâniens aux résultats basi-crâniens dans le but de renforcer l'estimation du type locomoteur de l'espèce.

L'AVM doit également être prise en compte pour prédire le type locomoteur des espèces car, celle-ci est mesurée à l'aide de l'angle entre 2 canaux, comparé à un angle de 90° (Malinzak *et al.*, 2012). La mesure du radius ne prend pas en compte cette donnée alors que l'inclinaison des canaux par rapport à un repère orthogonal peut être un bon indicateur de la sensibilité d'une espèce à percevoir les mouvements dans les 3 dimensions (Benoit *et al.*, 2013). Cette corrélation met en avant le fait que les espèces au type locomoteur rapide (volant, sauteur) possèdent des écarts entre canaux proches de l'angle droit, contrairement aux espèces plus lentes (quadrupèdes terrestres, non sauteurs). Si l'écart par rapport à 90° est faible, alors l'espèce a la même efficacité de détection de mouvement dans chaque dimension de l'espace (Malinzak *et al.*, 2012). De plus, le type locomoteur est aussi très variable dans le groupe des primates qui possèdent une large gamme de masse corporelle, elle-même très liée à la locomotion (Fleagle, 2013). De nombreux critères sont donc à prendre en compte pour estimer la locomotion à partir du labyrinthe osseux de l'oreille interne.

Chapitre 2.5 - Données environnementales

Afin de caractériser les habitats de chaque espèce actuelle étudiée, la classification Köppen-Geiger a été utilisée. Elle est définie par Köppen (1936), et prend en compte le climat, la pluviométrie et les variations de températures. Les informations liées à cette classification (carte et zones climatiques en format numérique de type shapefile) ont été téléchargées depuis le site koeppen-geiger.vu-wien.ac.at (consulté le 04/04/2018). À l'aide du logiciel Qgis 2.14.4-Essen, (<http://www.gnu.org/licenses>), ces données climatiques ont été croisées avec les distributions des espèces étudiées, elles-mêmes trouvées et téléchargées depuis www.iucnredlist.com (consulté le 13/01/2018). La figure 2.17 représente la répartition de ces climats et la distribution des espèces de primates non-humains. Pour chaque espèce étudiée, il

a été calculé son pourcentage de présence sur chaque type de climat, afin de caractériser au mieux son habitat (cf. Fiches espèces p.239).

Une autre classification, cette fois-ci qualitative et ne permettant pas de définir un pourcentage de répartition, a été utilisée pour comparer les résultats trouvés avec cette méthode et celle utilisant la classification Köppen-Geiger. Cette seconde classification inclut la région biogéographique (éthiopienne, néotropicale, arctique, paléarctique, océanique, australienne, orientale) et le biome (forêt, forêt tropicale, montagne, forêt de broussailles, savane et prairie, chaparral). Ces informations sont issues du site internet Animal Diversity Web (<http://animaldiversity.org/> consulté le 18/09/2017).

Une dernière classification, issue du site The IUCN Red List of Threatened Species (<http://www.iucnredlist.org/> consulté le 18/09/2017), catégorise les différents habitats en cinq grandes classes : forêt, savane, zone arbustive, zones humide, zone artificielle/terrestre. Ces cinq catégories incluent des sous classes plus précises :

-Forêts : **1** Forêt sèche subtropicale / tropicale ; **2** Forêt de basses terres humides subtropicales / tropicales ; **3** Végétation de mangrove subtropicale / tropicale au-dessus de la marée haute ; **4** Forêt marécageuse subtropicale / tropicale ; **5** Forêt montagnarde humide subtropicale / tropicale

-Savanes : **1** Savane sèche ; **2** Savane humide

-Arbustes : Arbustes secs subtropicaux / tropicaux

-Zones humides : Tourbières / marais (généralement plus de 8 ha)

-Artificiel / terrestre : **1** Terre arable ; **2** Pâturages ; **3** Plantations ; **4** Jardins ruraux ; **5** Ancienne forêt subtropicale / tropicale fortement dégradée

Chapitre 2.5 – Modes de vie

Pour cette thèse, les modes de vie ont aussi été pris en compte, principalement pour le Chapitre 5, dans le but d'étudier le lien entre le mode de vie et la forme de l'oreille. Nous nous sommes essentiellement concentrés sur le comportement social, le rythme d'activité, et le régime alimentaire. Ces trois informations sont issues de l'ouvrage de Mittermeier *et al.* (2013), ou du site internet Animal Diversity Web (<http://animaldiversity.org/> consulté le 18/09/2017). Elles comprennent chacune plusieurs classes, celles concernées par notre échantillon sont présentées ci-dessous :

-Rythme d'activité : 1 Diurne ; 2 Nocturne ; 3 Cathéméral

-Comportement social : 1 Monogame ; 2 Polygyne ; 3 *Promiscuous**

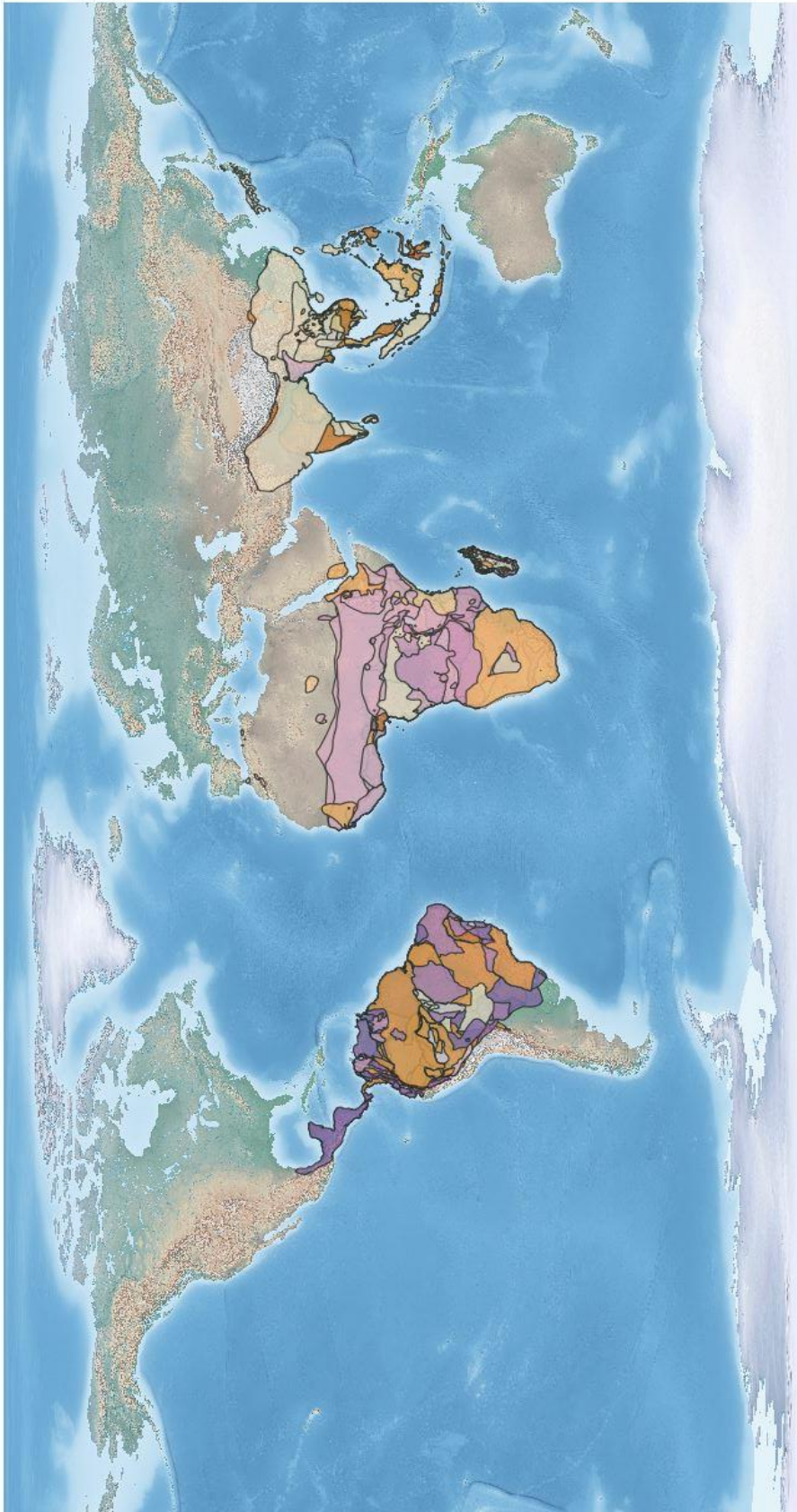
-Régime alimentaire : 1 Frugivore ; 2 Folivore ; 3 Faunivore ; 4 Gommivore

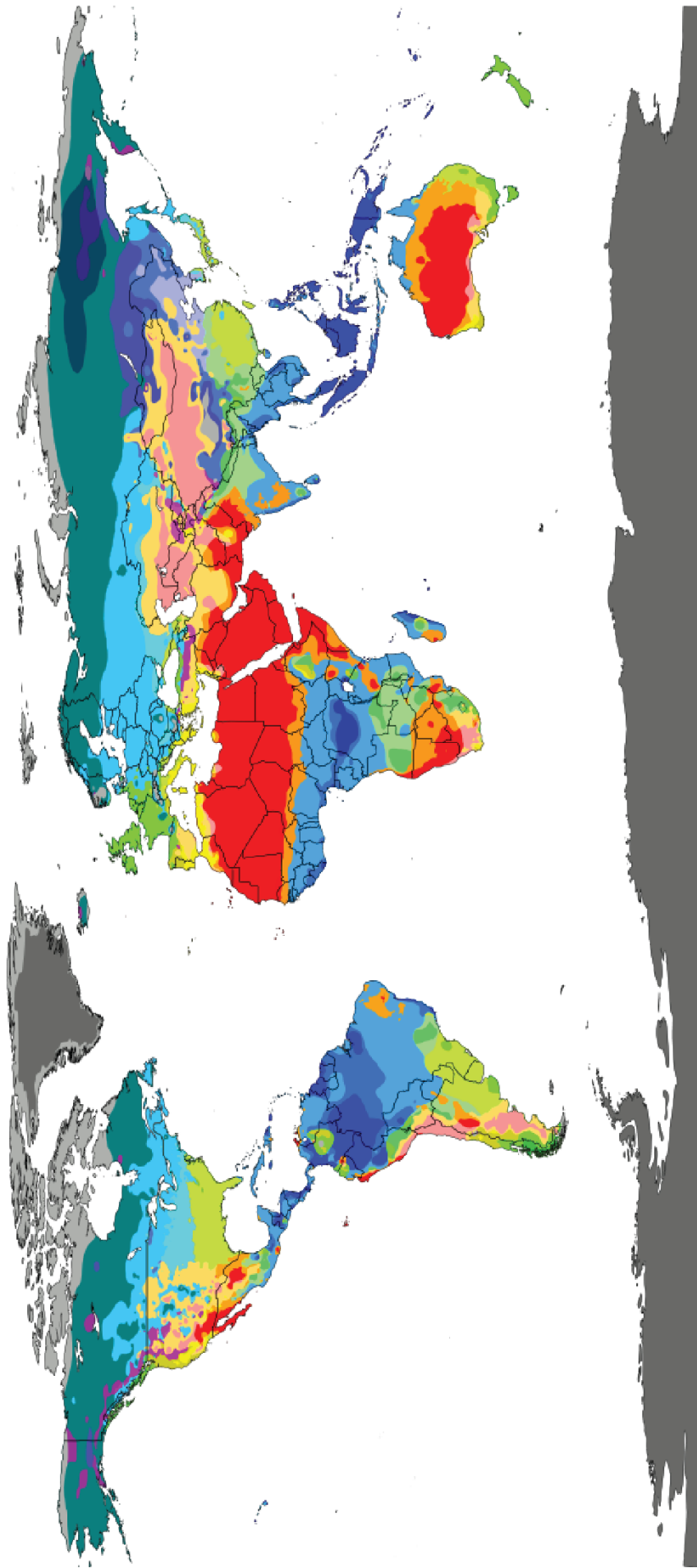
-Taille du groupe : 1 Petit (<4 individus) ; 2 Moyen (entre 4 et 20 individus); 3 Grand (>20 individus)

La plupart des espèces peuvent présenter plusieurs classes de chaque variable. Ces différentes combinaisons de comportements peuvent rendre l'interprétation des analyses plus complexe. Le choix des catégories sélectionnées pour définir le mode de vie sera abordé dans la discussion générale du chapitre 5.

*Le terme anglais *Promiscuous* a été choisi pour nos analyses car il exprime au mieux le comportement sexuel qui décrit les espèces pouvant avoir plusieurs partenaires non-exclusifs, quel que soit le sexe de l'individu et quel que soit le lien social entre les individus.

Figure 2.17 Carte de distribution de toutes les espèces de primates non-humains, et carte de distribution des climats à partir de la classification Köppen-Geiger (page suivante).





Af: Climat équatorial
Am: Climat tropical à moussons
Aw & As: Climat de savane à hiver sec

BWk: Climat désertique froid et sec
BWh: Climat désertique
BSh: Climat de steppe (climat semi-aride) sec et chaud
BSk: Climat de steppe (climat semi-aride) sec et froid

Csa: Climat tempéré chaud à été chaud et sec
Csb: Climat tempéré chaud avec été sec

Cwa: Climat tempéré chaud à hiver sec et été chaud
Cwb: Climat tempéré chaud à hiver sec et été tempéré
Cwc: Climat tempéré chaud à hiver sec et été court et frais

Cfa: Climat tempéré chaud sans saison sèche et à été chaud
Cfb: Climat tempéré chaud, sans saison sèche et à été tempéré
Cfc: Climat tempéré chaud, sans saison sèche et à été court et frais

Dsa: Climat continental froid à été sec et chaud
Dsb: Climat continental froid à été sec et tempéré
Dsc: Climat continental froid à été sec, court et frais

Dwa: Climat continental froid à hiver sec
Dwb: Climat continental froid à hiver sec et été chaud
Dwc: Climat continental froid à hiver sec et été tempéré

Dfa: Climat continental froid, sans saison sèche et à été chaud
Dfb: Climat continental froid, sans saison sèche et à été tempéré
Dfc: Climat continental froid, sans saison sèche et à été court et frais

EF: Climat d'inlandisés
ET: Climat polaire de toundra

Chapitre 2.7 - Résolutions, mesures et fiabilité du protocole

Plusieurs tests ont été faits pour évaluer la fiabilité de notre protocole : à l'étape du scan (pour tester l'effet de la résolution), à l'étape de segmentation (pour tester l'effet de l'utilisateur, et pour tester la délimitation des structures étudiées), et à l'étape des mesures. Pour cela, nous avons utilisé la procédure de Bailey et Byrnes (1990), basée sur l'analyse de la variance d'une même étape répétée plusieurs fois.

Pour tester l'effet de la **résolution**, nous avons mesuré la fenêtre ovale de l'un des spécimens (*P. potto*, CG1950-250, cf. Tableau 2.2 p.61), précédemment scanné à cinq résolutions différentes. La longueur du grand diamètre (cf. Fig.2.12) varie de 1,38 mm à 1,62 mm, avec un coefficient de variation de 6,5%. La longueur du petit diamètre (cf. Fig.2.12) varie de 0,69 mm à 0,79 mm, avec un coefficient de variation de 5,3%. L'aire de la fenêtre ovale varie de 0,78 mm² à 1,0 mm², avec un coefficient de variation de 9,7%. Les estimations de la sensibilité auditive, basées sur l'aire de la fenêtre ovale et l'équation de Coleman (2007), varient entre 17,9 et 21,7 décibels, ce qui montre que la résolution de l'analyse n'affecte pas les résultats de manière significative.

La précision de la **segmentation manuelle** a été estimée en segmentant deux fois quatre oreilles, puis en comparant les volumes de cavité obtenus. Le coefficient de variation décrivant la précision de la segmentation manuelle est de 2,23%. Pour estimer l'exactitude de la **délimitation** entre les différentes cavités de l'oreille moyenne, les cavités tympaniques de trois spécimens (*A. laniger*, *M. argentatus* et *P. troglodytes*) ont été segmentées à trois reprises. Le coefficient de variation décrivant la précision de la délimitation des cavités de l'oreille moyenne est de 2,44%. Pour évaluer l'erreur de mesure de l'**opérateur**, les diamètres de la fenêtre ovale de quatre oreilles ont été mesurés trois fois. L'erreur de mesure de l'opérateur est de 0,53%. Les longueurs cochléaires estimées avec notre méthode ont été comparées aux données de Coleman et Colbert (2010). Six espèces sont communes aux deux études et les résultats ne montrent aucune différence significative entre les deux méthodes ($W = 23$; $p = 0,48$). Ces résultats indiquent donc que notre protocole est fiable.

Chapitre 2 – Discussion

Ce chapitre permet de soulever plusieurs points. Le partage de données est un sujet d'actualité notamment concernant les scans 3D. Le site Morphosource est le site le plus utilisé et le plus connu pour cela. Un récent papier dans Nature (Lewis, 2019), indique qu'en paléontologie, seulement 34% des données 3D sont partagées. Il est à noter que les grands programmes de financement (de type ERC et ANR) sont de plus en plus incitatifs quant au récolement et aux partages des données. Historiquement, les données issues de microtomographes, en particulier médicaux, n'étaient pas, il y a quelques dizaines d'années, toujours protégées et étaient facilement partagées. Lorsque les universités ou grands établissements publics ont investi dans ces équipements, la question de la propriété des données générées s'est posée (en lien avec le coût des machines et le temps machine associé). Ceci a eu pour conséquence de restreindre l'échange des données. Ainsi, au début de ma thèse, j'ai essayé d'échanger des données avec d'autres laboratoires en France et à l'étranger. Dans ce contexte de protection des données, cela n'a pas été possible. L'importance du partage des données m'a toujours semblé cruciale et j'ai souligné ce point dans la publication présentée en Chapitre 4. Les données générées au laboratoire Biogéosciences ont toujours été perçues comme des données partageables. Pour exemple, certaines des données utilisées dans ce travail de thèse ont été partagées avec des étudiants de laboratoires étrangers. Il est malgré tout compréhensible qu'un embargo soit demandé et respecté, dans la mesure où il reste à durée déterminée. En cette fin de thèse, une démarche a été entreprise dans le sens du partage concernant les données générées lors de ce travail. Un compte a été créé sur Morphosource, quelques scans ont déjà été versés et les métadonnées associées ont été renseignées. Pour l'instant, ces données ne sont pas disponibles (le compte n'est pas ouvert à la communauté). L'objectif est de s'assurer de l'homogénéité des métadonnées pour un ensemble de scans avant que ceux-ci soient rendus disponibles. Il est prévu que ce travail soit fait dans les mois à venir.

Le partage de données soulève néanmoins un problème auquel j'ai été confronté : l'hétérogénéité des paramètres d'acquisition. Concernant ce travail, la variation de puissance des équipements ne m'a pas posé de problème, néanmoins, il a fallu prendre en compte les différences de résolution. Dans le but d'identifier un biais lié aux différences de résolutions, j'ai décidé de scanner un même spécimen à cinq résolutions différentes, de mesurer une variable sur chacun de ces scans segmentés, et de comparer ces mesures. Les mesures n'étant pas significativement différentes, en ce qui concerne mon étude, les différences de résolutions sont

négligeables. Cela m'a conduit à réfléchir à d'autres sources d'erreurs possibles et j'ai ainsi testé l'erreur due à la segmentation et l'erreur due à la prise de mesure.

Je me suis également interrogée sur la façon de mesurer certaines variables morphologiques, en particulier la longueur de la cochlée et le diamètre du tympan. En effet, le protocole décrit par Coleman (2007) pour mesurer la longueur de la cochlée en 2D ne me permettait pas d'avoir une précision satisfaisante en 3D. J'ai donc utilisé un autre protocole (p.45) correspondant aux outils dont je disposais et aux objets étudiés. La question de la correspondance des résultats issus des deux protocoles s'est donc posée et j'ai montré que même si les méthodes ne sont pas identiques, les résultats sont comparables.

La segmentation est une étape cruciale de ce travail, j'ai déjà évoqué le caractère chronophage de la segmentation manuelle, et il s'avère qu'elle est également dépendante de l'expérimentateur. On comprend donc l'intérêt pour une segmentation automatisée. Elle permet un gain de temps (le temps précédemment consacré à la segmentation uniquement manuelle est transféré vers du temps machine), mais aussi de réduire les erreurs liées à l'identification des structures par l'expérimentateur lors de la segmentation manuelle.

J'ai exploré les différentes méthodes et logiciels proposant une segmentation semi-automatique. Certaines sont basées sur le seuillage : Avizo (www.fei.com) propose un seuillage basique, mais il existe aussi des seuillages optimisés comme celui proposé par TIVMI (projets.pacea.u-bordeaux.fr). D'autres utilisent des modèles itératifs de contours actifs, comme par exemple itk-SNAP (Yushkevich *et al.*, 2006 ; www.itksnap.org). Ces méthodes de segmentation semi-automatique n'ont pas donné de résultats satisfaisants pour la segmentation de mes structures d'intérêt. Il me semble que cela est dû à la nature complexe des structures morphologiques que j'étudie mais également au fait que ces structures soient interconnectées avec d'autres, nécessitant la définition de leurs limites.

J'ai décidé de me tourner vers des méthodes automatiques puisque les outils de segmentation semi-automatiques ne pouvaient pas être employés pour ce travail. Si ces méthodes semblent satisfaisantes lorsqu'elles sont appliquées à des jeux de données présentant peu de variation (Navarro & Maga, 2018), ce n'est pas le cas quand la variation est plus grande. Rappelons que la création d'un atlas n'est possible qu'à partir d'un certain nombre d'individus, au moins cinq individus segmentés manuellement, ce qui représente la totalité des spécimens d'une espèce à notre échelle macro-évolutive. De plus, comme montré dans ce chapitre, une variation trop importante crée des structures aberrantes ou réduit l'identification d'autres structures durant les étapes de calculs. Pour pouvoir appliquer avec succès la segmentation

automatique à un jeu de données présentant une grande variation, il serait nécessaire de construire des atlas avec beaucoup plus de spécimens. Dans le cas de mon étude, le rapport coût/bénéfice n'est pas intéressant. Enfin, il est à noter qu'à ce jour la puissance de calculs nécessaire pour maintenir un temps de calculs raisonnable doit être importante. De même, la segmentation automatique est encore relativement peu développée à grande échelle (en dehors des domaines médicaux et industriels), et elle n'est pas utilisable sur tous les systèmes d'exploitation. Elle a pour le moment été majoritairement développée sous Linux (et autres distributions UNIX), et nécessite l'utilisation de scripts bash (langage UNIX).

Concernant les autres données utilisées dans ce travail, ce sont les catégories environnementales et comportementales qui ont soulevé le plus de problèmes. Plusieurs classifications ont été testées (décrites p.48), et elles possèdent toutes des avantages et des inconvénients. La principale limite des classifications non-sélectionnées pour les analyses est la possibilité de combinaisons possibles pour chaque espèce, qui peut alors se retrouver sur plusieurs types d'habitat différents. Une solution alternative permettant d'éviter ce problème pour les données environnementales aurait été de décrire l'habitat à travers des paramètres de température, précipitation, altitude, coordonnées géographiques, etc. (www.noaa.gov). Cependant, il s'avère que ces paramètres sont généralement très fortement auto-corrélés, ce qui pose des problèmes à la fois statistiques mais aussi de description précise des environnements. Dans les différents cas, le signal devient complexe à interpréter et le jeu de données environnementales n'est pas comparable et analysable avec les autres jeux de données (morphologie, écologie). A l'issue d'une réflexion méthodologique, et bien que la classification de Köppen-Geiger puisse sembler relativement généraliste, elle possède de nombreux avantages pour notre étude : elle est largement connue par la communauté, elle fournit des données quantifiables par SIG permettant d'obtenir une information exploitable dans nos analyses, elle évite les biais d'autocorrélation et donne ainsi un signal pertinent.

Enfin, l'approche biomécanique mentionnée précédemment, n'a pas pu être utilisée au cours de ce travail. J'ai suivi la formation sur ces techniques au cours de ma troisième année et n'ai donc pas pu appliquer ces méthodes. L'idée sous-jacente est de modéliser la propagation de l'onde sonore à l'intérieur de l'oreille et des tensions qu'elle va créer à l'intérieur des osselets mais aussi des cavités. Mais dans la pratique, cet aspect n'a pas été développé dans ce travail et fait l'objet de projets futurs.

Formations et collaborations :

- Workshop on biomechanical modelling of the cranio-cervical system (36h) **25-29/06/2018**, *Hull, UK*.
- Prévention des Risques Radiologiques Générateur RX, Sources scellées (3h30) **13/10/2016**, *Université de Bourgogne-Franche-Comté, Dijon*.
- Oral communication skills (7h) **10/10/2016**, *PSL Sorbonne, Paris*.
- Mécanismes de l'évolution (35h) **11-15/04/2016**, Module de l'ED227, *MNHN, Paris*.
- Initiation à la segmentation automatique par Murat Maga et Ryan Young (80h) **05-21/02/2016**, *Seattle Children's Hospital, Seattle, U.S.A.*
- Traitement d'images 3D avec des logiciels libres (6h) **9/11/2015**, *Réseau Tomo3D - CNRS INEE, Paris*

Références

Bailey RC, Byrnes J 1990 A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Systematic Zoology*. 39, 124-130.

Beer A 1852 Determination of the absorption of red light in colored liquids. *Annual Review of Physical Chemistry*. 86, 78-88.

Benoit J, Essid EM, Marzougui W, Khayati Ammar H, Lebrun R, Tabuce R, Marivaux L 2013 New insights into the ear region anatomy and cranial blood supply of advanced stem Strepsirhini: evidence from three primate petrosals from the Eocene of Chambi, Tunisia. *Journal of Human Evolution*. 65, 551-572.

Bouchet F, Simonnet E 2009 Random changes of flow topology in two-dimensional and geophysical turbulence. *Physical Review Letters*. 102, 1-4.

Boyer D, Kaufman S, Gunnell GF, Rosenberger AL, Delson E 2014 Managing 3D digital data sets of morphology: MorphoSource is a new project-based data archiving and distribution tool. *American Journal of Physical Anthropology*. 153, 84.

Brainerd EL, Baier DB, Gatesy SM, Hedrick TL, Metzger KA, Gilbert SL, Crisco JJ 2010 X-Ray reconstruction of moving morphology (XROMM): Precision, accuracy and applications in comparative biomechanics research. *Journal of Experimental Zoology Part A Ecological Genetics and Physiology*. 313, 262-279.

Cartz L 1995 Nondestructive Testing. Materials Park, OH: ASM International.

Coleman MN 2007 The functional morphology and evolution of the primate auditory system. PhD. Thesis, Stony Brook University.

Coleman MN, Kay RF, Colbert MW 2010 Auditory morphology and hearing sensitivity in fossil new world monkeys. *Anatomical Record*. 293, 1711-1721.

Coleman MN, Colbert MW 2010 Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *Journal of Morphology*. 271, 511-532.

Cox PG, Jeffery N 2011 Reviewing the morphology of the jaw-closing musculature in squirrels, rats, and guinea pigs with contrast-enhanced microCt. *Anatomical Record*. 294, 915-928.

De Man B, Nuyts J, Dupont P, Marchal G, Suetens P 2000 Reduction of metal streak artifacts in x-ray computed tomography using a transmission maximum a posteriori algorithm. *IEEE transactions on Nuclear Science*. 47, 977-981.

Fleagle JG 2013 Primate adaptation and evolution. 3rd ed. San Diego: Academic Press.

Gingerich PD, Smith BH, Rosenberg K 1982 Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology*. 58, 81-100.

Glover GH, Pelc NJ 1981 An algorithm for the reduction of metal clip artifacts in CT reconstructions. *Medical physics*. 8, 799-807.

- Gröning F, Jones MEH, Curtis N, Herrel A, O'Higgins P, Evans SE, Fagan MJ 2013** The importance of accurate muscle modelling for biomechanical analyses: A case study with a lizard skull. *Journal of the Royal Society Interface*. 10, 2013-0216.
- Homma K, Du Y, Shimizu Y, Puria S 2017** Ossicular resonance modes of the human middle ear for bone and air conduction. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 125, 968-979.
- Kalender WA, Hebel R, Ebersberger J 1987** Reduction of CT artifacts caused by metallic implants. *Radiology*. 164, 576-577.
- Kappeler PM, Heymann EW 1996** Nonconvergence in the evolution of primate life history and socio-ecology. *Biological Journal of the Linnean Society*. 59, 297-326.
- Kappeler PM, Pereira ME 2003** Primate life histories and socioecology. University of Chicago Press.
- Ketcham RA, Carlson WD 2001** Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. *Computers & Geosciences*. 27, 381-400.
- Köppen W 1936** Das Geographisches System der Klimate. In: Handbuch der Klimatologie (eds. Köppen W, Geiger R). Berlin: Gerbruder Borntraeger.
- Kyle JR, Ketcham RA 2015** Application of high resolution X-ray computed tomography to mineral deposit origin, evaluation, and processing. *Ore Geology Reviews*. 65, 821-839.
- Lewis D 2019** The fight for control over virtual fossils. *Nature*. 567, 20-23.
- MacPhee RDE, Cartmill M 1986** Basicranial structures and primates systematic. In: Comparative primate biology, Systematic, Evolution and Anatomy (eds. Swindler DP, Erwin J). New York: Alan R Liss.
- Malinzak MD, Kay RF, Hullar TE 2012** Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 44, 17914-17919.
- Mittermeier RA, Rylands AB, Wilson DE 2013** Handbook of the mammals of the world-Volume 3. Barcelone: Lynx Edicions
- Montagne E, Heitz F, Buthiau D, Meyer F 2009** Imagerie médicale. Radiologie conventionnelle standard. Paris: Heures de France.
- Navarro N, Maga AM 2018** Genetic mapping of molar size relations identifies inhibitory locus for third molars in mice. *Heredity*. 121, 1-11
- Ou Y, Sotiras A, Paragios N, Davatzikos C 2011** DRAMMS: Deformable registration *via* attribute matching and mutual-saliency weighting. *Medical Image Analysis*. 15, 622-639.
- Pierret A, Capowiez Y, Belzunces L, Moran CJ 2002** 3D reconstruction and quantification of macropores using X-ray computed tomography and image analysis. *Geoderma*. 106, 247-271.
- Quiudini PR, Pozza DH, Pinto ADS, de Arruda MF, Guimarães AS 2017** Differences in bite force between dolichofacial and brachyfacial individuals: Side of mastication, gender, weight and height. *Journal of Prosthodontic Research*. 61, 283-289.

Rohlfing T, Brandt R, Menzel R, Russakoff DB, Maurer CR 2005 Handbook of biomedical image analysis. Boston, MA: Springer.

Rueckert D, Schnabel JA 2010 Biomedical image processing. Berlin, Heidelberg: Springer.

Schindelin J, Arganda-Carreras I, Frise E, Kaynig V, Longair M, Pietzsch T, Preibisch S, Rueden C, Saalfeld S, Schmid B, Tinevez JY, White DJ, Hartenstein V, Eliceiri K, Tomancak P, Cardona A 2012 Fiji: an open-source platform for biological- image analysis. *Nature Methods*. 9, 676-682.

Silcox MT, Dalmyn CK, Bloch JI 2009 Virtual endocast of *Ignacius graybullianus* (Paromomyidae , Primates) and brain evolution in early primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106, 10987-10992.

Spoor F, Zonneveld F 1998 Comparative review of the human bony labyrinth. *Physical Anthropology*. 27, 211-251.

Spoor F, Garland T, Krovitz G, Ryan TM, Silcox MT, Walker A 2007 The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104, 10808-10812.

Suri J, Wilson D, Swamy L 2005 Handbook of Biomedical Image Analysis - Volume III: Registration Models. New York: Kluwer Academic, Plenum Publishers.

Szalay FS, Rosenberger AL, Dagosto M 1987 Diagnosis and differentiation of the order Primates. *American Journal of Physical Anthropology*. 30, 75-105.

Thierry C, Gerstenmayer JL 2002 X-ray tomography. *Techniques de l'Ingenieur. Analyse Chimique et Caractérisation*. 950, 1-24.

Van Wessel T, Langenbach GEJ, Kawai N, Brugman P, Tanaka E, Van Eijden TMGJ 2005 Burst characteristics of daily jaw muscle activity in juvenile rabbits. *Journal of Experimental Biology*. 208, 2539-2547.

Wang G, Snyder DL, O'Sullivan JA, Vannier MW 1996 Iterative deblurring for CT metal artifact reduction. *IEEE Transactions on Medical Imaging*. 15, 657-664.

Walker A, Ryan TM, Silcox MT, Simons EL, Spoor F 2008 The semicircular canal system and locomotion: The case of extinct lemuroids and lorisooids. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 17, 135-145.

Watson PJ, Fitton LC, Meloro C, Fagan MJ, Gröning F 2018 Mechanical adaptation of trabecular bone morphology in the mammalian mandible. *Scientific Reports*. 8, 72-77.

Yushkevich PA, Piven J, Hazlett HC, Smith RG, Ho S, Gee JC, Gerig G 2006 User-guided 3D active contour segmentation of anatomical structures: significantly improved efficiency and reliability. *Neuroimage*. 31, 1116-1128.

Tableau 2.2 Caractéristiques des spécimens: **Id.:** code d'identification; **Collection** (MCZ: Museum of Comparative Zoology - Harvard University; AMNH: American Museum of Natural History, New York; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; Montpellier: Université de Montpellier; Basel: Museum d'Histoire naturelle de Basel; Montauban: Museum d'Histoire naturelle de Montauban; Munich: Institut de paléontologie et de géologie de Munich; Louvain: Université catholique de Louvain; Brit. MNH: Museum d'Histoire naturelle de Londres); **Genre; Espèce; Index; Sexe** (F: Femelle, M: Mâle, I: Indéterminé); **Oreille:** Oreille étudiée (G: Gauche, D: Droite), **Scan source** (Ms MCZ: morphosource.org; Museum of Comparative Zoology, Harvard University; X-Tek HMXST225; Ms AMHN: morphosource.org; American Museum of Natural History, New York, Duke University, NYCEP, MIF; Mo: MorphOptics Biogeosciences, microCT Skyscan 1174 Bruker; ESRF: Scan fournis par Renaud Lebrun et Paul Tafforeau et les équipes ID19 et ID17 de l' European Synchrotron Radiation Facility; EPHEG: Scans fournis par Marc Godinot de l'EPHE), **Res.** (mm): résolution des scans cubiques.

Id.	Collection	Genre	Espèce	Index	Sexe	Oreille	Scan source	Res. (mm)
MCZ:Mamm:14750	MCZ	<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	<i>G_gor</i>	F	G	Ms MZC	0.1259
MCZ:Mamm:17684	MCZ	<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	<i>G_gor</i>	F	G	Ms MZC	0.1259
MCZ:Mamm:41411	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	G	Ms MZC	0.0667
MCZ:Mamm:41416	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	G	Ms MZC	0.0666
MCZ:Mamm:41418	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	G	Ms MZC	0.0667
MCZ:Mamm:12758	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	F	D	Ms MZC	0.0616
MCZ:Mamm:35058	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	M	G	Ms MZC	0.0616
MCZ:Mamm:8461	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	I	G	Ms MZC	0.0616
MCZ:Mamm:15312	MCZ	<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	<i>P_tro</i>	I	G	Ms MZC	0.105
MCZ:Mamm:26847	MCZ	<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	<i>P_tro</i>	F	D	Ms MZC	0.0999
MCZ:Mamm:37260	MCZ	<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	<i>P_tro</i>	F	D	Ms MZC	0.0999
MCZ:Mamm:37518	MCZ	<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>P_pyg</i>	F	G	Ms MZC	0.1255
MCZ:Mamm:37519	MCZ	<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>P_pyg</i>	F	G	Ms MZC	0.1026
MCZ:Mamm:35704	MCZ	<i>Presbytis</i>	<i>rubicunda</i>	<i>P_rub</i>	F	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:35705	MCZ	<i>Presbytis</i>	<i>rubicunda</i>	<i>P_rub</i>	F	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:37666	MCZ	<i>Presbytis</i>	<i>rubicunda</i>	<i>P_rub</i>	F	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-5327	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-5328	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-6001	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	I	D	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:19801	MCZ	<i>Aotus</i>	<i>trivirgatus</i>	<i>A_tri</i>	F	G	Ms MZC	0.0407
MCZ:Mamm:19805	MCZ	<i>Aotus</i>	<i>trivirgatus</i>	<i>A_tri</i>	F	G	Ms MZC	0.0407
MCZ:Mamm:20099	MCZ	<i>Aotus</i>	<i>trivirgatus</i>	<i>A_tri</i>	I	G	Ms MZC	0.0407
MCZ:Mamm:BOM-5336	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-5340	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-5345	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:20186	MCZ	<i>Callicebus</i>	<i>moloch</i>	<i>C_mol</i>	M	D	Ms MZC	0.0471
MCZ:Mamm:20188	MCZ	<i>Callicebus</i>	<i>moloch</i>	<i>C_mol</i>	M	G	Ms MZC	0.0471
MCZ:Mamm:26922	MCZ	<i>Callicebus</i>	<i>moloch</i>	<i>C_mol</i>	M	G	Ms MZC	0.0471
MCZ:Mamm:30580	MCZ	<i>Mico</i>	<i>argentatus</i>	<i>M_arg</i>	M	G	Ms MZC	0.0407
MCZ:Mamm:30582	MCZ	<i>Mico</i>	<i>argentatus</i>	<i>M_arg</i>	M	G	Ms MZC	0.0407
MCZ:Mamm:32164	MCZ	<i>Mico</i>	<i>argentatus</i>	<i>M_arg</i>	F	G	Ms MZC	0.0407

Id.	Collection	Genre	Espèce	Index	Sexe	Oreille	Scan source	Res. (mm)
MCZ:Mamm:20265	MCZ	<i>Pithecia</i>	<i>monachus</i>	<i>P_mon</i>	M	D	Ms MZC	0.0501
MCZ:Mamm:20266	MCZ	<i>Pithecia</i>	<i>monachus</i>	<i>P_mon</i>	I	G	Ms MZC	0.0501
MCZ:Mamm:BOM-5057	MCZ	<i>Pithecia</i>	<i>monachus</i>	<i>P_mon</i>	I	G	Ms MZC	0.0501
MCZ:Mamm:27097	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	M	G	Ms MZC	0.0589
MCZ:Mamm:27098	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	M	G	Ms MZC	0.0721
MCZ:Mamm:27891	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	I	D	Ms MZC	0.0596
AMNH:mammals:M-106010	AMNH	<i>Cephalopachus</i>	<i>bancanus</i>	<i>C_ban</i>	F	G	Ms AMNH	0.0445
AMNH:mammals:M-109226	AMNH	<i>Tarsius</i>	<i>tarsier</i>	<i>T_tar</i>	M	G	Ms AMNH	0.04
AMNH:mammals:M-152915	AMNH	<i>Tarsius</i>	<i>tarsier</i>	<i>T_tar</i>	M	D	Ms AMNH	0.0331
MCZ:Mamm:32503	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	F	G	Ms MZC	0.0307
MCZ:Mamm:44877	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	F	D	Ms MZC	0.0283
MCZ:Mamm:8039	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	I	G	Ms MZC	0.0312
CG1932-3362	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1932-3363	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1932-3364	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1932-3365	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1962-2707	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1962-2708	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	M	G	Mo	0.0294
CG2001-1832	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	D	Mo	0.0294
CG2001-2105	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	D	Mo	0.0294
CG2002-48	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	I	D	Mo	0.0294
CG2002-87	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1906-96	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1932-3304	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	F	G	Mo	0.0294
CG1932-3306	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1932-3309	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1932-3310	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1896-379	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	F	G	Mo	0.0294
CG1897-123	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1910-101	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1917-118	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	I	G	Mo	0.0294
CG2002-76	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1865-421	MNHN	<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	<i>O_cra</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1868-1016	MNHN	<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	<i>O_cra</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1893-21	MNHN	<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	<i>O_cra</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1900-533	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1911-686	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1939-998	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1939-999	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1991-687	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	I	D	Mo	0.0294

Id.	Collection	Genre	Espèce	Index	Sexe	Oreille	Scan source	Res. (mm)
CG1947-836	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1953-828	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1982-175	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1982-771	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1986-423	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	I	G	Mo	0.0294
A2833	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	I	G	Mo	0.0294
A3956	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1958-717	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	F	D	Mo	0.0294
CG1959-158	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	F	D	Mo	0.0294
CG2009-373	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1882-2930	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>coucang</i>	<i>N_cou</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1882-2931	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>coucang</i>	<i>N_cou</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1882-2932	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>coucang</i>	<i>N_cou</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1882-2933	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>coucang</i>	<i>N_cou</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1882-2934	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>coucang</i>	<i>N_cou</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1950-250	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1976-324	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1981-164	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1983-096	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1994-630	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	F	G	Mo	0.0294
CG1907-593	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1962-2685	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1998-2084	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	F	D	Mo	0.0294
CG1998-2085	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	M	G	Mo	0.0294
CG2000-466	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	M	D	Mo	0.0294
ACQ211	Montpellier	<i>Adapis</i>	<i>parisiensis</i>	<i>A_par</i>	I	D	ESRF	0.094
Basel-QW1530-1936	Basel	<i>Adapis</i>	<i>parisiensis</i>	<i>A_par</i>	I	G	ESRF	0.060
MaPHQ 339	Montauban	<i>Adapis</i>	<i>parisiensis</i>	<i>A_par</i>	I	D&G	EPHEG	0.056
Munchen XV-1860-2	Munich	<i>Adapis</i>	<i>parisiensis</i>	<i>A_par</i>	I	G	ESRF	0.060
PLV14	Louvain	<i>Adapis</i>	<i>parisiensis</i>	<i>A_par</i>	I	D&G	EPHEG	0.036
NHMUK	Brit. MNH	<i>Adapis</i>	<i>parisiensis</i>	<i>A_par</i>	I	D&G	Ms MZC	0.023
UMZC 538	MCZ	<i>Adapis</i>	<i>parisiensis</i>	<i>A_par</i>	I	D&G	Ms MZC	0.038

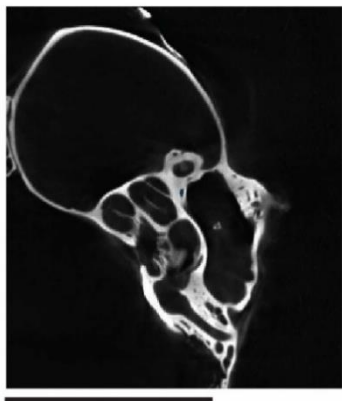


Chapitre 3 :
Caractérisation des structures internes
de l'oreille et de leur diversité

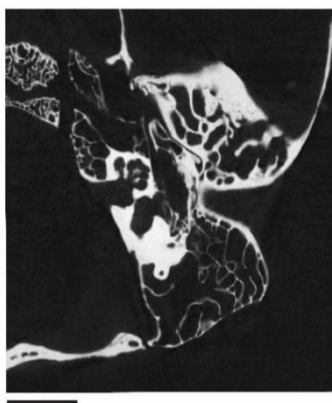


Classiquement des études quantitatives de la variation morphologique se sont portées sur la chaîne ossiculaire, et ce à l'aide de méthodes de biométrie traditionnelle (Hershkovitz, 1977 ; Masali, 1992), ou à l'aide de méthodes de caractérisation de la forme telle que la morphométrie géométrique (Stoessel *et al.*, 2016a, b). Au cours de ce travail de thèse, j'ai commencé par m'intéresser à la chaîne ossiculaire, et en particulier à la quantification de la transmission du son. J'ai utilisé la méthode de calcul de l'impédance transformer ratio (ITR, Dallos, 1973 ; Coleman & Ross, 2004), intégrant l'aire du tympan, la longueur des bras de levier du *malleus* et de l'*incus*, et l'aire de la base du *stapes* (cf. Coleman & Ross, 2004, p.1124). Cette métrique représente le pourcentage de l'onde sonore transmise mécaniquement par la chaîne ossiculaire. J'ai constaté que ce pourcentage n'était pas significativement variable à l'échelle macro-évolutive (entre 81 et 84%). De plus, sur mon échantillon, les crânes qui possèdent l'ensemble de la chaîne ossiculaire en bon état sont assez rares. Les quelques résultats obtenus à ce sujet ont été présentés lors du congrès international de l'European Federation of Primatology, en août 2017, et font l'objet de la publication d'un acte de colloque (Couette *et al.*, 2017).

a) *Cephalopachus bancanus*



b) *Presbytis rubicunda*



Par la suite, je me suis concentrée sur des caractères moins couramment étudiés, tels que les dimensions des cavités de l'oreille moyenne, mais également la présence ou l'absence de septa osseux créant des cellules pneumatiques à l'intérieur de certaines de ces cavités. D'un point de vue anatomique, la pneumatisation de ces cellules est l'un des caractères qui classiquement permet de distinguer les grands groupes (haplorhiniens, strepsirrhiniens) de l'ordre des Primates (Saban, 1963 ; MacPhee & Cartmill, 1986). Lors des étapes de segmentation, j'ai pu remarquer une grande variation de ce caractère, non seulement entre ces deux groupes mais aussi à l'intérieur de ceux-ci (Figure 3.A).

Figure 3.A CT scans en vue endocrânienne de deux espèces présentant de grandes différences de pneumatisation. a) Coupe transversale d'une bulle auditive de *Cephalopachus bancanus*, b) Coupe transversale d'une bulle auditive de *Presbytis rubicunda*. La ligne noire mesure 0,5 cm dans les deux cas.

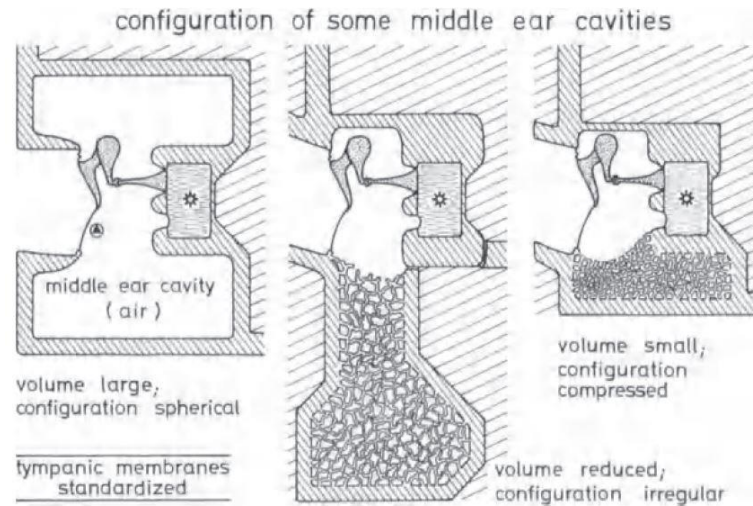


Figure 3.B Schématisation de différentes configurations d'oreille moyenne, selon Fleischer (1978).

Comme présenté par Fleischer (1978) et illustré en figure 3.B, la pneumatisation de l'oreille moyenne est un caractère pouvant modifier les paramètres fonctionnels de l'oreille moyenne. Il m'a donc semblé qu'une étude permettant à la fois de décrire et de quantifier ce caractère, de l'analyser à l'échelle macro-évolutive, et d'en identifier le rôle fonctionnel et l'effet de la phylogénie, était importante, ce qui fait l'objet de l'article composant ce chapitre : **Middle-ear pneumatization in nonhuman primates: a comparative analysis.**

Middle-ear pneumatization in nonhuman primates: a comparative analysis

Margot Bernardi^{1,2}, Sébastien Couette^{1,2}, Carmela Chateau Smith³, and Sophie Montuire^{1,2}

¹ EPHE, PSL Research University Paris, France

² Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France

³ UFR SVTE, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 bd Gabriel, 21000 Dijon, France

Correspondence

Margot Bernardi, Biogéosciences, UMR CNRS 6282, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France

E-mail: margot.bernardi@etu.ephe.fr

**Article soumis dans *American Journal of Physical Anthropology* le 22 juin 2018,
révisé le 3 décembre 2018,
et accepté le 16 avril 2019.**

Received: 22 June 2018 | Revised: 3 December 2018 | Accepted: 16 April 2019

DOI: 10.1002/ajpa.23848

RESEARCH ARTICLE



WILEY

Middle ear pneumatization in nonhuman primates: A comparative analysis

Margot Bernardi^{1,2} | Sébastien Couette^{1,2} | Carmela Chateau Smith³ | Sophie Montuire^{1,2}¹EPHE, PSL Research University Paris, Paris, France²Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France³UFR SVTE, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France**Correspondence**Margot Bernardi, Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France.
Email: margot.bernardi@etu.ephe.fr**Funding information**

Conseil Régional de Bourgogne FABER, Grant/Award Number: CRB_9201AAO047S01518; Synthesys, Grant/Award Number: GB-TAF 4120

Abstract**Objectives:** We test the effects of body mass and phylogeny on middle ear cavity pneumatization, and the role of pneumatization in hearing function, spanning the anatomical, ecological, and behavioral diversity of nonhuman primates.**Materials and methods:** All cavities were segmented in middle ear scans of 96 specimens, from 12 strepsirrhine and 15 haplorhine extant species. We measured the tympanic cavity (TC) separately, and all other middle ear spaces together (MES), calculating the degree of pneumatization with the surface area-to-volume ratio. We tested body mass effect with linear regression; we evaluated the phylogenetic signal and selection patterns, using a Kappa statistic test, and Omstein-Uhlenbeck models (OU). We investigated the link between pneumatization and hearing sensitivity using phylogenetic regression.**Results:** Testing body mass reveals an allometric pattern for both TC and MES dimensions. Degree of pneumatization in MES is dependent on body mass in haplorhines: larger animals have more pneumatized MES. Differences at various taxonomic ranks were observed for MES, while no phylogenetic influence was observed for TC. Infraorder selection patterns are different. Auditory performance is significantly related to degree of pneumatization, indicating that a pneumatized middle ear is associated with better perception of low frequencies.**Discussion:** Pneumatization in MES is under differential selective pressure, indicating several optima for this trait. Pneumatization in MES probably modifies hearing sensitivity through pressure regulation mechanisms, auditory bulla size reduction, and frequency modulation. This could explain strepsirrhine adaptation to high-frequency perception, while haplorhine auditory perception is adapted to a broader sound range, including high and low frequencies.**KEYWORDS**

allometry, middle ear, nonhuman primates, phylogeny, pneumatization

1 | INTRODUCTION

An early study by Saban (1963) described internal basicranial structures in primates. Auditory region characters (e.g., tympanic ring shape, middle ear cavity configuration, and basicranial vascularization) were later used for phylogenetic analysis (Szalay & Delson, 1979). MacPhee and Cartmill (1986) provided a detailed anatomical description of middle ear

structures, including middle ear cavity pneumatization (the physical state indicated by the presence of trabeculated air cells), which presents differences at suborder level, between Strepsirrhini and Haplorhini. For lower taxonomic ranks, however, this character was coded as either variable or unanalyzable (MacPhee & Cartmill, 1986). Nevertheless, phylogenies based on basicranial characters, used to differentiate extant nonhuman primate families, are congruent with more

recent phylogenies based on molecular techniques (Chatterjee, Ho, Barnes, & Groves, 2009; Herrera & Dávalos, 2016; Perelman et al., 2011; Springer et al., 2012).

The presence of trabeculated air cells (temporal bone pneumatization) seems to affect the functional role of the ear, for example by increasing the efficiency of gas absorption/diffusion, and thus the ability to buffer middle ear pressure variation (Ostfeld & Silberberg, 1991). Pressure regulation and other auditory functions, such as tympanic membrane vibration, and impedance transformer ratio (Coleman & Colbert, 2010; Zwislocki, 1962) have been described and modeled with electric analogs (Mason, 2004; Ravicz & Rosowski, 2013; Rosowski, 1994). Auditory performance has been shown to be highly variable in primates (Coleman, 2007; Coleman, 2009; Elder, 1934; Heffner, Ravizza, & Masterton, 1969; Kojima, 1990; Ramsier, Cunningham, Finneran, & Dominy, 2012; Stebbins, Green, & Miller, 1966), but the role played by pneumatization in auditory performance is not yet fully understood (Byun, Lee, Park, & Yoo, 2016; Rios Lima, Farage, Cury, & Júnior, 2013).

Before the development of 3D imaging techniques, analysis of middle ear pneumatization was mainly descriptive. Several methods now use noninvasive 3D imaging techniques to quantify the physical state of temporal bone pneumatization. The extent of pneumatization in the temporal bone of *Homo erectus* has been measured by volume estimates and linear measurements (Balzeau & Grimaud-Hervé, 2006). Hill and Richtsmeier (2008) developed another approach, and estimated bone volume fractions, anisotropy, and trabecular thickness of the temporal bone in *Papio*, *Homo*, *Pan*, and *Gorilla*. Other studies, focusing on humans, have also used surface area-to-volume ratios to analyze middle ear cavities (Byun et al., 2016; Csakanyi, Katona, Jösvai, Mohos, & Sziklai, 2011; Rios Lima et al., 2013).

Several authors have focused on the developmental process of pneumatization in gorillas and chimpanzees (Sherwood, 1999), and in humans (Cinamon, 2009; Hill, 2011; Jadhav, Fellows, Hand, Tadinada, & Lurie, 2014; Virapongse, Sarwar, Bhimani, Sasaki, & Shapiro, 1985). Other works have analyzed pneumatization in fossil humans, in relation to phylogeny (Balzeau & Grimaud-Hervé, 2006). Until now, no other studies have focused on the quantitative analysis of pneumatization in nonhuman primates at a macroevolutionary scale. We therefore propose to explore middle ear cavity dimensions and pneumatization in a wide range of species, from both haplorhine and strepsirrhine infraorders. We focus on species presenting ecological, behavioral, and anatomical diversity, with great differences in body mass. Body mass has often been used to propose a general allometric pattern for primates, related to anatomical dimensions (Alexander, Jayes, Maloiy, & Wathuta, 1979; Erikson, 1963; Goodman, Luckett, & Szalay, 1975; Hershkovitz, 1977; Szalay & Delson, 1979).

The influence of body mass on primate physiology, ecology, and morphology is well-documented (Fleagle, 2013; Jungers, 1990; Schmidt-Nielsen, 1975). However, until now, the relationship between body mass and middle ear architecture remains unclear. We quantified the variation of middle ear morphology, using 3D imaging methods, on a representative sample of primate phylogeny. We predict that body mass, as a proxy of size, can explain middle ear proportions. Body mass

must influence the surface area as well as the volume of the middle ear cavities. We also suspect that the variations of middle ear proportions, related to body mass, would affect the degree of pneumatization. We propose to test this first hypothesis that body mass has an influence on middle ear proportions, and, if so, to test the influence of body mass on the degree of pneumatization of the middle ear.

The structure of the basicranium, and especially the presence/absence of trabeculated air cells in the middle ear cavities, express differences explained by the phylogeny. However, these differences are obvious at a high taxonomic rank (suborders) but not at a lower taxonomic level. We hypothesize that the degree of pneumatization holds a phylogenetic signal, implying a differentiation between both suborders haplorhines and strepsirrhines but also within suborders. Actually, if this second hypothesis is true, the phylogenetic signal expressed by this character should be held by one or several families. It is then necessary to investigate the patterns of selection of the degree of pneumatization, by evaluating the suitability of the possible evolutionary scenarios.

The presence of trabeculated cells in some cavities of the middle ear having been described as playing a role in some auditory parameters, it could change the perception of the sound and then modify the hearing sensitivities. Then, once the influences of body mass and phylogeny are clearly deciphered, we will test a third hypothesis that the degree of pneumatization influences the hearing sensitivity of the investigated species.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Specimens and scanning

For this study, anatomical data were derived from 3D images of 40 haplorhine crania (15 species) and 56 strepsirrhine crania (12 species), presented in Table 1. All 40 haplorhine scans are available online from the MorphoSource database (Boyer, Kaufman, Gunnel, Rosenberger, & Delson, 2014, www.morphosource.org), at resolutions ranging from 28.3 to 125.5 μm . The three *Avahi laniger* scans were downloaded from the same database, while the remaining 53 strepsirrhine crania were borrowed from the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France) and scanned at the MorphOptics platform (Biogéosciences Laboratory, Université de Bourgogne-Franche-Comté, Dijon, France), with the μCT scan SKYSCAN 1174 (Bruker), at a resolution of 29.35 μm . All 53 scans produced at MorphOptics for this study are now freely available on MorphoSource. The slices were then manually segmented with Avizo Lite 9.0.0 software (<http://www.fei.com>) to capture the internal structures of one ear for each specimen (see in Table S1, and Figure 1). Boundaries between bone and air were drawn manually, slice by slice, using the Avizo brush tool, adapting the grayscale threshold to scan brightness and quality. As scan resolution may affect results (Kothari et al., 1998; Ryan & Ketcham, 2002; Veneziano, Landi, & Profico, 2018), we scanned one specimen (CG1950-250; *P. potto*) at five different resolutions, ranging from 19.4 to 58.7 μm (the limits of our scanner), to compare the measurements obtained for a given variable (the oval window area).

TABLE 1 Sample size and results for each species

Infraorder	Species	Species id	n	MES pneumatization	TC pneumatization	Cochlear length (mm)	Oval window area (mm ²)	Low-frequency sensitivity (dB)	High-frequency sensitivity (dB)
Catarrhini	<i>Gorilla gorilla</i>	G_gor	2	7.46 ± 0.32	3.03 ± 0.75	39.44 ± 7.49	2.42 ± 5.06	-12.53 ± 18.23	52.15 ± 108.6
	<i>Hylobates lar</i>	H_lar	3	4.52 ± 0.61	3.05 ± 0.57	34.68 ± 11.35	1.01 ± 0.57	-0.95 ± 27.6	22.08 ± 12.18
	<i>Macaca fascicularis</i>	M_fas	3	5.83 ± 0.97	2.88 ± 0.48	29.55 ± 9.36	1.02 ± 0.21	11.54 ± 22.77	22.17 ± 4.54
	<i>Pan troglodytes</i>	P_tro	3	6.75 ± 1.25	3.07 ± 0.54	36.53 ± 12.43	2.69 ± 0.46	-5.44 ± 30.25	58.12 ± 9.89
	<i>Pongo pygmaeus</i>	P_pyg	2	6.60 ± 3.03	3.38 ± 5.17	47.88 ± 59.8	3.04 ± 6.23	-33.07 ± 145.49	65.61 ± 133.67
	<i>Presbytis rubicunda</i>	P_rub	3	5.27 ± 1.00	2.98 ± 0.45	33.79 ± 1.28	1.18 ± 0.36	1.22 ± 3.1	25.64 ± 7.74
Platyrrhini	<i>Alouatta palliata</i>	A_pal	3	3.74 ± 0.87	2.96 ± 0.61	33.37 ± 11.17	1.26 ± 0.29	2.25 ± 27.19	27.34 ± 6.33
	<i>Aotus trivigatus</i>	A_tri	3	5.41 ± 0.06	2.94 ± 0.33	22.66 ± 9.4	0.40 ± 0.21	28.30 ± 22.87	8.96 ± 4.6
	<i>Ateles geoffroyi</i>	A_geo	3	4.24 ± 1.06	3.09 ± 0.24	30.97 ± 14.88	1.46 ± 0.41	8.07 ± 36.2	31.70 ± 8.82
	<i>Callicebus moloch</i>	C_mol	3	5.38 ± 1.17	2.88 ± 0.12	25.23 ± 3.79	0.80 ± 0.37	22.06 ± 9.23	17.39 ± 7.96
	<i>Mico argentatus</i>	M_arg	3	4.82 ± 0.26	2.99 ± 0.29	23.23 ± 11.35	0.55 ± 0.09	26.92 ± 27.62	12.17 ± 1.89
	<i>Pithecia monachus</i>	P_mon	3	5.20 ± 1.83	2.89 ± 0.25	21.87 ± 10.42	0.82 ± 0.81	30.23 ± 25.35	17.95 ± 17.29
	<i>Sapajus apella</i>	S_ape	3	4.45 ± 0.11	2.85 ± 0.33	31.40 ± 12.99	1.09 ± 0.13	7.03 ± 31.61	23.65 ± 2.89
	<i>Cephalopachus bancanus</i>	C_ban	1	2.35/	2.86/	18.14/	0.67/	39.29/	14.76/
	<i>Tarsius tarsier</i>	T_tar	2	2.43 ± 0.36	3.06 ± 0.24	14.44 ± 3.81	0.54 ± 0.42	48.30 ± 9.26	11.92 ± 9.01
	<i>Avahi laniger</i>	A_lan	3	2.87 ± 0.11	3.27 ± 0.40	15.86 ± 5.57	0.56 ± 0.22	44.85 ± 13.56	12.42 ± 4.82
Lemuriformes	<i>Cheirogaleus major</i>	C_maj	5	2.66 ± 0.16	3.08 ± 0.12	11.34 ± 1.89	0.49 ± 0.09	55.83 ± 4.61	10.77 ± 1.9
	<i>Cheirogaleus medius</i>	C_med	5	2.72 ± 0.04	3.01 ± 0.15	10.50 ± 1.89	0.31 ± 0.09	57.86 ± 4.65	6.96 ± 2
	<i>Eulemur coronatus</i>	E_cor	5	2.59 ± 0.07	3.41 ± 0.12	16.61 ± 1.33	0.68 ± 0.09	43.01 ± 3.24	14.83 ± 1.88
	<i>Lemur catta</i>	L_cat	5	2.73 ± 0.17	3.53 ± 0.21	14.84 ± 1.06	0.80 ± 0.19	47.33 ± 2.59	17.54 ± 4.1
	<i>Otolemur crassicaudatus</i>	O_cra	3	3.83 ± 0.36	3.03 ± 0.48	15.69 ± 2.26	0.56 ± 0.36	45.27 ± 5.5	12.37 ± 7.69
Lorisiformes	<i>Galego senegalensis</i>	G_sen	5	4.04 ± 0.34	2.94 ± 0.06	9.71 ± 0.82	0.46 ± 0.08	59.80 ± 1.99	10.09 ± 1.68
	<i>Galegoides demidoff</i>	G_dem	5	4.45 ± 0.40	3.10 ± 0.37	12.30 ± 1.6	0.31 ± 0.06	53.50 ± 3.55	6.89 ± 1.37
	<i>Loris tardigradus</i>	L_tar	5	3.34 ± 0.17	2.86 ± 0.15	16.83 ± 3.36	0.58 ± 0.15	42.47 ± 8.16	12.64 ± 3.11
	<i>Nycticebus coucang</i>	N_cou	5	3.23 ± 0.18	2.91 ± 0.15	18.18 ± 4.36	0.58 ± 0.13	46.45 ± 25.06	12.73 ± 2.86
	<i>Perodicticus potto</i>	P_pot	5	3.39 ± 0.20	2.89 ± 0.22	18.22 ± 0.95	0.71 ± 0.05	39.11 ± 2.32	15.52 ± 1.16
<i>Sciuroidicticus alleni</i>	S_all	5	4.06 ± 1.18	3.23 ± 0.66	14.96 ± 4.24	0.36 ± 0.07	52.00 ± 22.75	8.08 ± 1.59	

Note. Mean value estimates for MES pneumatization, TC pneumatization, cochlear length (in mm), oval window area (in mm²), and hearing sensitivity to low (250 Hz) and high (32 kHz) frequencies. Each mean is expressed with its confidence interval (95%).

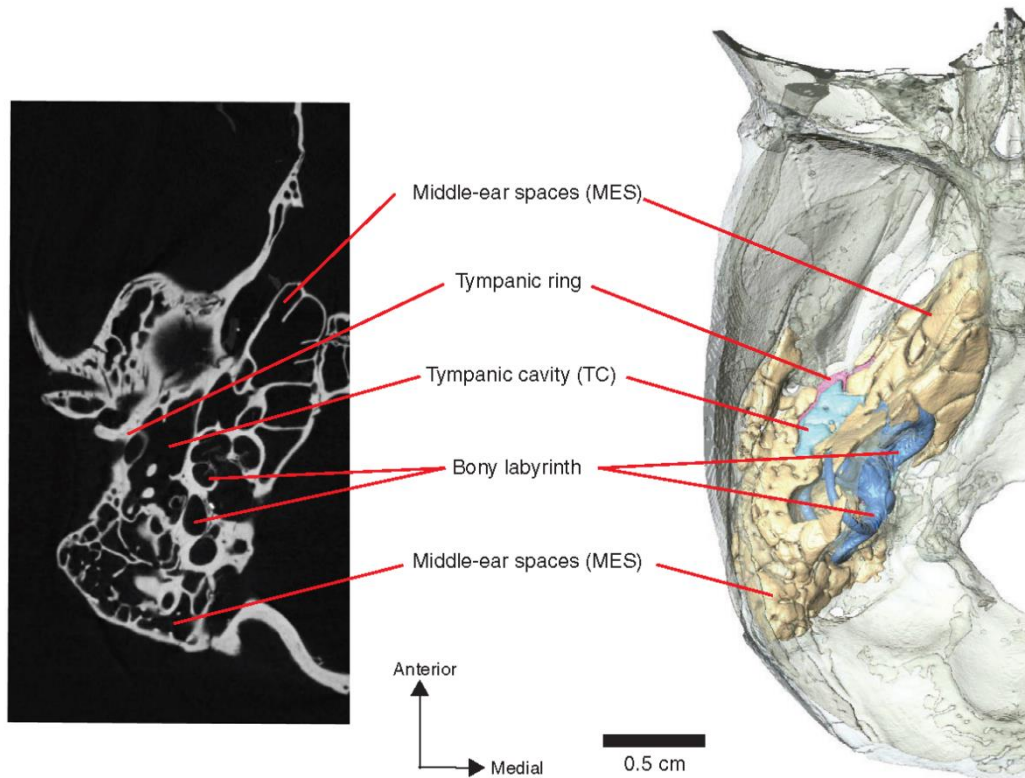


FIGURE 1 Scan slice (left) and segmentation (right) of inner and middle ear. Example of a *Mico argentatus* right ear in an endocranial view

2.2 | Comparative middle ear anatomy

Here, as in other studies (e.g., Balzeau & Grimaud-Hervé, 2006; Hill & Richtsmeier, 2008), pneumatization refers to the physical state indicating the presence of trabeculated air cells in the middle ear cavities, and not to the developmental process. Pneumatization is composed of air and trabeculated bone; trabeculation refers to the bony limits of air cells (Webster & Webster, 1975).

Previous studies have shown that the internal structures of the ear differ between groups (Macphee & Cartmill, 1986; Saban, 1963). This study focuses mainly on the number and nature of middle ear cavities. The tympanic cavity (TC) is the only cavity present in all groups (Figure 2). Among Strepsirrhini, the infraorder Lemuriformes has a supracochlear cavity in the anterior part of the auditory structures (the supracochlear cavity is not in the bulla but is in the petrous temporal bone, above the cochlea), and a mastoid cavity in the posterior part (Figure 2a). The anterior cavity in Lorisiformes (Figure 2b), which is not homologous to the supracochlear cavity, is called the medial accessory cavity (Coleman, Kay, & Colbert, 2010; Nummela, 2017). Among Haplorhini (Figure 2c–e), the cavity in the anterior part is the anterior accessory cavity, partially delineated by a transverse septum. In Tarsiiformes, the mastoid cavity is absent (Figure 2c). In Platyrrhini, the anterior accessory cavity, transverse septum, and mastoid cavity are all present (Figure 2d). In Catarrhini, the middle ear is

larger, with an anterior accessory cavity, transverse septum, mastoid cavity, and also a squamosal cavity, a large lateral structure (Figure 2e), also called squamous antrum (Sherwood, 1999), or squamosal sinus (Coleman et al., 2010). The mastoid and squamosal cavities combine to form the epitympanic sinus (Coleman et al., 2010).

The supracochlear, medial accessory, anterior accessory, mastoid, and squamosal cavities present varying degrees of pneumatization, or none at all (Figure 2f,g). In contrast, TC is always without trabeculation. In our study, the term middle ear spaces (MES) includes all cavities except TC. By considering MES as a set, we eliminate the problem of inter-group homology. We analyzed MES and TC separately because they are known to have different functional roles. One function of MES is to regulate pressure homeostasis in the tympanic cavity (Byun et al., 2016; Cinamon & Sade, 2003), whereas the main function of TC is sound transmission (Puria & Allen, 1998; Zwislocki, 1962).

2.3 | Middle ear segmentation, MES, and TC dimensions, and the effect of body mass

In this study, TC was always segmented to include the three ossicles, with the tympanic ring as a lateral limit. In several species, TC is partially separated from MES by the narrowing of the surrounding bony structures. In some species (e.g., *Cephalopachus bancanus*), the transverse septum clearly delineates the anterior limit of TC, whereas in

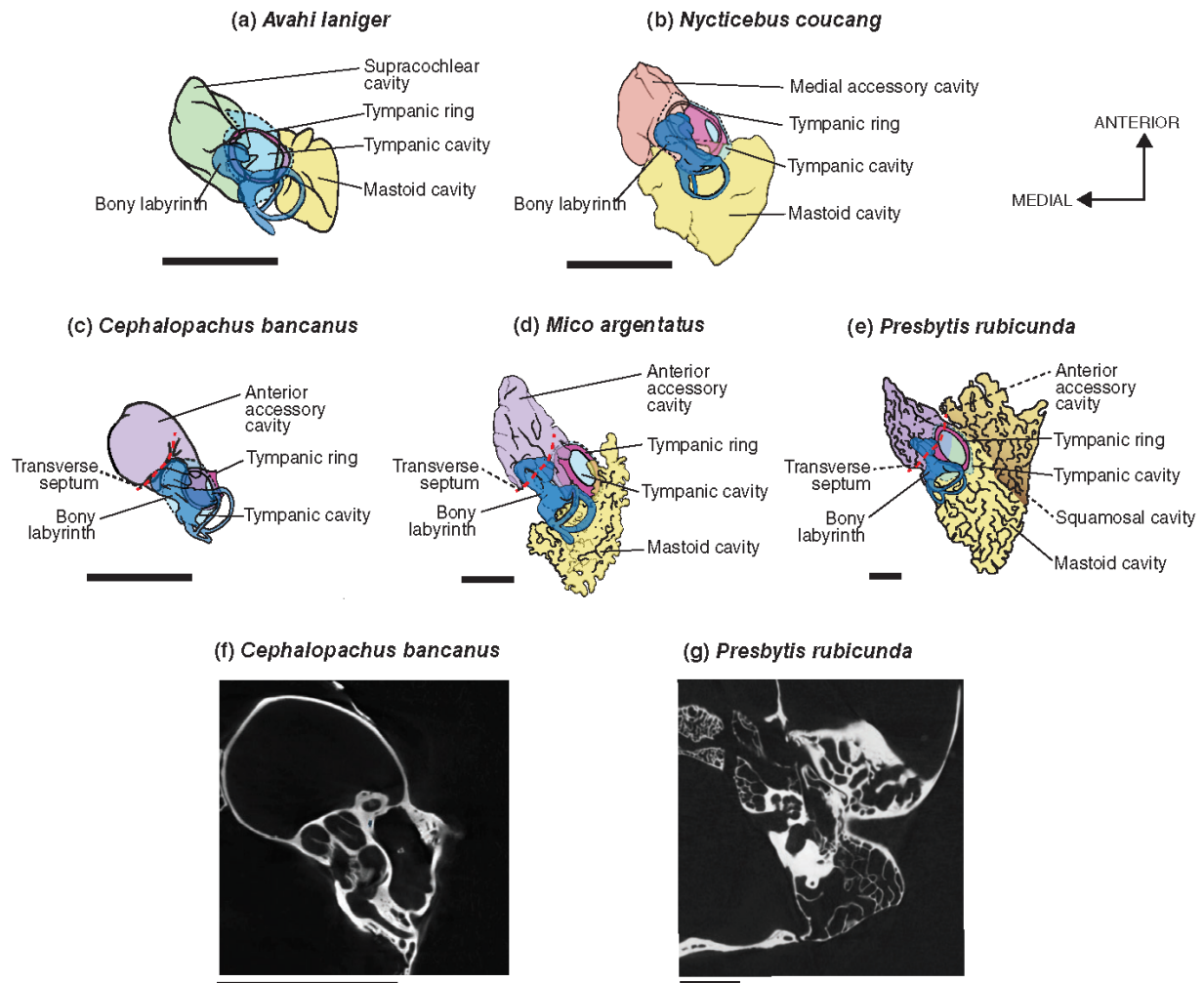


FIGURE 2 Internal structures of the auditory bulla (endocranial view) for five primate species, representing the five studied groups. (a) Infraorder Lemuriformes, illustrated by *Avahi laniger*; (b) infraorder Lorisiformes, illustrated by *Nycticebus coucang*; (c) infraorder Tarsiiformes, illustrated by *Cephalopachus bancanus*; (d) infraorder Platyrrhini, illustrated by *Mico argentatus*; (e) infraorder Catarrhini, illustrated by *Presbytis rubicunda*. The black lines indicate the 0.5 cm scale. The high difference in pneumatization of the MES cavities is illustrated for *Cephalopachus bancanus* (unpneumatized, f), and for *Presbytis rubicunda* (highly pneumatized, g)

other species (*Presbytis rubicunda* and *Mico argentatus*), the transition is less well-marked. In such cases, we used the presence of trabeculated bones to define MES, and thus identify TC.

Surface areas and volumes were automatically calculated without smoothing, for MES and for TC, using Avizo Lite 9.0.0. The values of surface are given in square micrometers and the values of volume are given in cubic micrometers. Smoothing was, however, used to enhance the visual aspect of MES and TC for illustrations (e.g., Figure 1).

We calculated the mean body mass for each species in our study (see in Table S2), following Equation 1. Our species mean body mass values, based on mean body mass values (BM) from Mittermeier, Rylands, and Wilson (2013), take into account the number (n) and sex of the specimens in our sample. For specimens of undetermined sex, we averaged BM values for male and female body mass.

$$\text{Species mean body mass} = \frac{(n_{\text{male}} \times \text{BM}_{\text{male}}) + (n_{\text{female}} \times \text{BM}_{\text{female}})}{n_{\text{male}} + n_{\text{female}}} \quad (1)$$

We then tested the effect of species mean body mass on MES and TC dimensions (logged surface areas and volumes), using reduced major axis (RMA) regressions, as recommended for allometric analyses (Clarke, 1980). Given the volumetric nature of body mass, isometry exists when the slope value for a linear model between body mass and volumes is close to 1.0, while the expected slope value for isometry between body mass and surface areas is 0.67 (Jungers, 1985). Allometry can be significant but with a slope value lower than that expected for isometry. It describes a relationship where the dependent variable increases more slowly than the independent variable (body mass, in this study). When the slope value is higher than that

expected for isometry, it indicates that the dependent variable increases more rapidly than the independent variable. The R software (R Core Team, 2015) and “smatr” package (Warton, Duursma, Falster, & Taskinen, 2012) were used to construct and analyze the regression models, with the “sma” and “slope.test” functions.

2.4 | Degree of pneumatization, phylogeny, and statistical tests

Pneumatization in MES and in TC, was calculated with the ratio between the square root of surface area and the cubic root of volume (Equation 2):

$$\text{Degree of pneumatization} = \frac{\sqrt[3]{\text{Surface area}}}{\sqrt[3]{\text{Volume}}} \quad (2)$$

Degree of pneumatization thus expresses middle ear cavity dimensions and complexity. As no trabeculation was found in TC, degree of pneumatization therefore corresponds strictly to cavity dimensions. For MES, when middle ear is unpneumatized, degree of pneumatization corresponds to cavity dimensions, while it quantifies both dimension and complexity, in pneumatized middle ears.

The most recently published molecular phylogeny by Herrera and Dávalos (2016) does not cover all the species in our sample, and cannot therefore be used directly here. The most recent phylogeny to include all the species used in our work was published by Springer et al. (2012). For the species present in both these phylogenies, no differences occur at infraorder level, the focus of our study. All phylogenetic data used in this study were therefore taken from Springer et al. (2012).

We selected the Newick timetree, with autocorrelated rates of diversification and hard-bound constraints, from which we removed all species not included in this study, using the R package “ape” (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004). Phylogenetic tests used the “physignal” function from the R package “geomorph” (Adams & Otárola-Castillo, 2013).

We estimated the level of selection for pneumatization at different phylogenetic ranks by testing several evolutionary models. First, we built a Brownian-motion model (Felsenstein, 1973), assuming a constant evolutionary rate. In this case, the degree of pneumatization would change proportionally to time (or branch length). Second, we considered differential variation for the degree of pneumatization through time. Such differential variation is understood as selective events occurring on peculiar branches of the tree. This hypothesis is based on Ornstein-Uhlenbeck process (OU, Hansen, 1997). For that purpose, we investigated selection on each infraorder, with five hypothetical evolutionary models (OU.cata, OU.platy, OU.tars, OU.lemur, and OU.loris; Figure 3a–e). In these models, we suspected that selection occurred on one infraorder only. A last model, called OU.infra model (Figure 3f) investigated selection occurring in all five infraorders together. We calculated the corrected Akaike information criterion (AIC_c; Akaike, 1973; Sugiura, 1978) and compared the values to identify the most probable evolutionary model. We used the R package “ouch” (Butler & King, 2004; King & Butler, 2009) for calculation.

2.5 | Inner ear segmentation, dimensions, and hearing sensitivity

We segmented the bony labyrinth (Figure 4a), in order to measure two inner ear dimensions: oval window area (Figure 4b), and cochlear length (Figure 4c). After measuring the major (M) and minor (m) axis lengths of the oval window, an almost elliptical structure (Figure 4b), its area was calculated using Equation 3:

$$\text{Oval window area} = \pi \times (M/2) \times (m/2) \quad (3)$$

The bony labyrinth was sectioned with the “volume edit” tool (Avizo Lite 9.0.0), perpendicular to the surface of the cochlea, adjacent to the round window (Figure 4a). Cochlear length (Figure 4c) was calculated by considering the cochlea as a coiled cone, from the helicotrema to the round window (Figure 4a). Cochlear volume and cochlear base area were calculated automatically with the “Surface Area Volume” tool (Avizo Lite 9.0.0), and Equation 4 was then used to obtain cochlear length:

$$\text{Cochlear length} = \text{Cone height} = 3 \times \left(\frac{\text{Volume}}{\text{Area}} \right) \quad (4)$$

Inner ear morphology was used in this study as a proxy for hearing sensitivity, measured by sound pressure level expressed in decibels (dB SPL), with equations proposed by Coleman (2007), based on results compiled from behavioral studies (Elder, 1934, 1935; Fujita & Elliott, 1965; Heffner et al., 1969; Heffner & Masterton, 1970; Kojima, 1990; Mitchell, Vernon, & Herman, 1971; Stebbins et al., 1966). We validated this proxy by comparing our results with those obtained by behavioral and neural methods (Elder, 1934; Kojima, 1990; Ramsier et al., 2012; Ramsier & Dominy, 2010). Hearing sensitivity was calibrated at 250 Hz for low frequencies, and at 32 kHz for high frequencies, using Equations 5 and 6 (Coleman, 2007):

$$\text{dB SPL at 250 Hz} = -2.433 \times \text{cochlear length (mm)} + 83.43 \quad (5)$$

$$\text{dB SPL at 32 kHz} = 21.467 \times \text{oval window area (mm}^2\text{)} + 0.297 \quad (6)$$

A low sound pressure level indicates good perception of a specific frequency. Phylogenetic RMA regressions, using the “phyl.RMA” function from the R package “phytools” (Revell, 2012), were used to investigate the relationship between degree of pneumatization and hearing sensitivity, taking phylogeny into account.

2.6 | Accuracy and measurement error

To test the resolution effect, we measured the oval window of one of the specimens (CG1950-250; *P. potto*) at five different resolutions. For each resolution, we measured, for the oval window, the lengths of major and minor axes and calculated oval window areas. Minimum and maximum values, as well as a coefficient of variation, are given for these lengths and areas. We estimated the hearing sensitivity

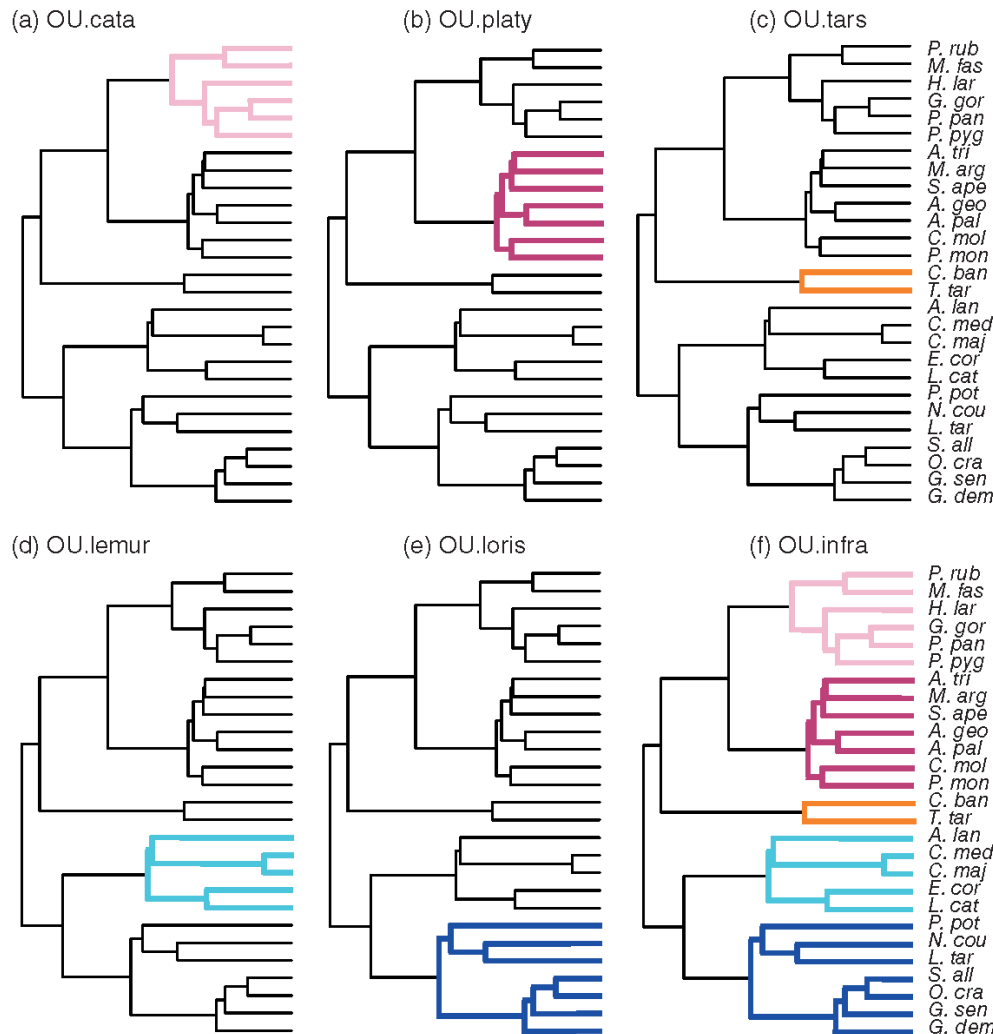


FIGURE 3 Evolutionary models tested with the Ornstein-Uhlenbeck process (Hansen, 1997). A model describes: (a) a selection on the Catarrhini infraorder (illustrated in pink), called OU.cata, (b) a selection on the Platyrrhini infraorder (in purple), called OU.platy, (c) a selection in the Tarsiiformes infraorder (in orange), called OU.tars, (d) a selection in the Lemuriformes infraorder (in light blue), called OU.lemur, and (e) a selection in the Lorisiformes infraorder (dark blue), called OU.loris. All these five models compare one of the infraorder (Catarrhini, Platyrrhini, Tarsiiformes, Lemuriformes, Lorisiformes) to the whole sample. A last model, called OU.infra (f) describes a selection in all the infraorders at the same time

using Coleman's (2007) equation for minimum and maximum values of oval window area, and compared the obtained sensitivities.

To estimate accuracy and measurement error, we used the Bailey and Byrnes (1990) procedure, based on the analysis of variance in replicates. Manual segmentation accuracy was estimated by segmenting four ears twice, and then comparing the cavity volumes obtained. To estimate the accuracy of MES and TC delineation, the tympanic cavities of three specimens (*A laniger*, *M argentatus*, and *P troglodytes*) were segmented three times. To assess operator measurement error, the oval window axes of four ears were measured three times.

Finally, we compared the values we obtained by measuring cochlear length to the values from Coleman and Colbert (2010) obtained using a different protocol. This comparison was done for the

six species in common in both dataset using a nonparametric two-sample test.

3 | RESULTS

To test the resolution effect, we measured the oval window of one of the specimens (CG1950-250; *P. potto*) at five different resolutions. Major axis length ranged from 1.38 to 1.62 mm, with a coefficient of variation at 6.5%. Minor axis length ranged from 0.69 to 0.79 mm, with a coefficient of variation at 5.3%. Oval window area values ranged from 0.78 to 1.0 mm², with a coefficient of variation at 9.7%. Hearing sensitivity estimates, based on Coleman's (2007) equation,

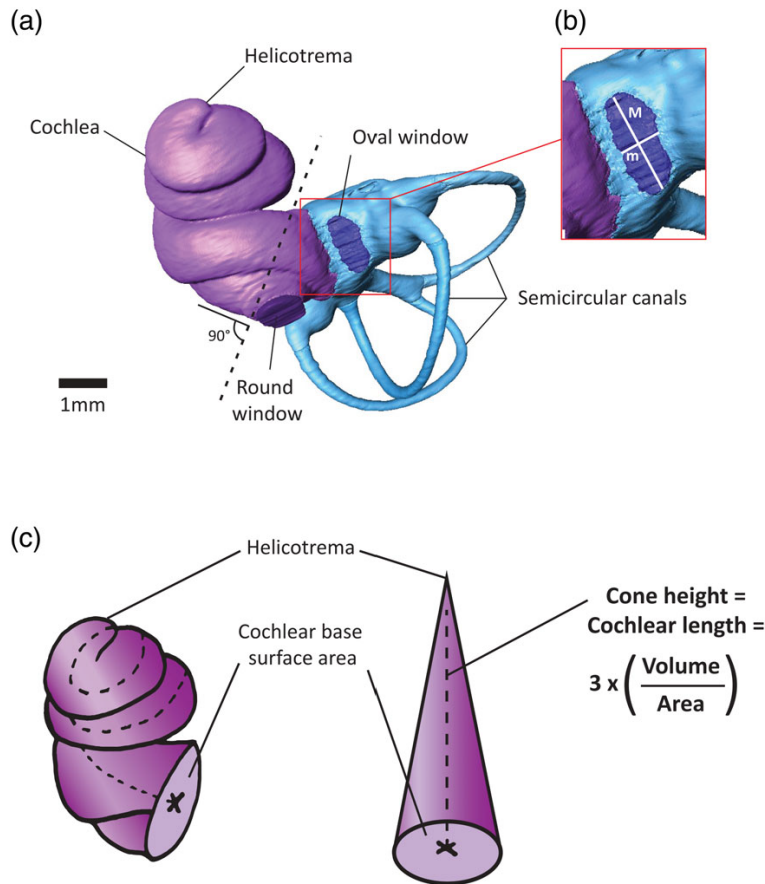


FIGURE 4 Inner ear segmentation and measurements. Example of bony labyrinth measurements in an *Otolemur crassicaudatus* right inner ear in lateral view. (a) The dashed line represents the section where cochlear volume was computed. (b) Measurements of the oval window area with major (M) and minor (m) axis lengths. (c) Diagram to explain cochlear length calculation based on cone geometry. The cone represents an uncoiled cochlea. The dashed line represents cochlear length

were between 17.9 and 21.7 dB, showing that scan resolution does not significantly affect results.

Manual segmentation accuracy was 2.23%, the accuracy of MES and TC delineation was 2.44%, and operator measurement error was 0.53%. Cochlear lengths estimated with our method were compared with data from Coleman and Colbert (2010). Six species are common to both studies and results show no significant difference between the two methods ($W = 23; p = .48$). These results therefore indicate that our protocol is reliable.

3.1 | Body mass and allometries

In our study (based on species mean body mass calculated from values in Mittermeier et al., 2013), body mass in Haplorhini ranges from 103 g to 65 kg, and in Strepsirrhini from 77 to 742.5 g (see in Table S2). The coefficients (slopes, intercepts, and R^2 values) of the linear models describing the relationships between body mass (in log) and middle ear dimensions (in log) are given in Table 2. The models are computed on the entire dataset (primates model), on haplorhines only, and on strepsirhines only.

Considering the entire dataset (primate model in Table 2), the relationships were significant for MES: between body mass and surface area ($p_{\text{surface area}} < .001$), and between body mass and volume

($p_{\text{volume}} < .001$) with high coefficients of determination ($R^2_{\text{surface area}} = 0.81$; $R^2_{\text{volume}} = 0.89$), revealing the dependence of MES dimensions on body mass. The results for TC were also significant ($p_{\text{surface area}} < .001$, $p_{\text{volume}} < .001$; $R^2_{\text{surface area}} = 0.70$, $R^2_{\text{volume}} = 0.75$). When comparing the suborders Haplorhini and Strepsirrhini (Figure 5a), intercepts and slopes were significantly different for surface area and volume in MES ($p_{\text{MES}^{\text{area}}}^{\text{Haplo/Strepsi}} < .001$, $p_{\text{MES}^{\text{volume}}}^{\text{Haplo/Strepsi}} < .001$). In TC, the slopes are not significantly different between haplorhines and strepsirrhines for both surface area and volume. Moreover, the 95% confidence intervals largely overlap (Figure 5b). For each suborder, slope values indicate an increase in both surface area and volume depending on body mass (Figure 5).

In Haplorhini and Strepsirrhini, for both MES and TC, all allometric patterns show positive slopes. In Haplorhini, MES surface area presents a positive allometry (slope value = $0.87 > 0.67_{[\text{isometry}]}$, $p < .001$), while volume presents a negative allometry (slope value = $0.89 < 1_{[\text{isometry}]}$, $p = .031$). In Haplorhini, according to the increase in body mass, the increase in MES surface area is greater than for MES volume (Figure 5a). In Strepsirrhini, MES values for both surface area (slope value = $0.48 < 0.67_{[\text{isometry}]}$, $p = .021$) and volume (slope value = $0.459 < 1_{[\text{isometry}]}$, $p < .001$) present significant negative allometries. For TC, all relationships have slopes significantly lower than the ones expected by isometry (Figure 5b).

TABLE 2 Coefficients of the linear models (adjusted using the major axis method) describing the dependency of MES and TC cavities dimensions to body mass

Cavities dimensions	Volume in μm^3			Surface area in μm^2			Ratio (degree of pneumatization)		
	Slope	Intercept	R ²	Slope	Intercept	R ²	Slope	Intercept	R ²
Primates									
MES	0.84	21.09	0.89	0.87	14.6	0.81	0.56	0.27	0.03
TC	0.48	21.8	0.75	0.34	16.7	0.7	0.01	3.04	0.09
Haplorhini									
MES	0.89	21	0.9	0.87	14.8	0.88	0.58	0.39	0.56
TC	0.45	21.9	0.86	0.31	16.9	0.85	0.01	2.8	0.15
Strepsirrhini									
MES	0.59	22.5	0.71	0.48	16.8	0.81	-0.25	4.8	0.12
TC	0.63	20.9	0.32	0.49	15.8	0.41	0.09	2.5	0.17

Note. The linear models for Haplorhini and Strepsirrhini are illustrated in Figures 5 and 6. All variables are logged prior to the analyses. Bolded values of R² indicate significant regression models.

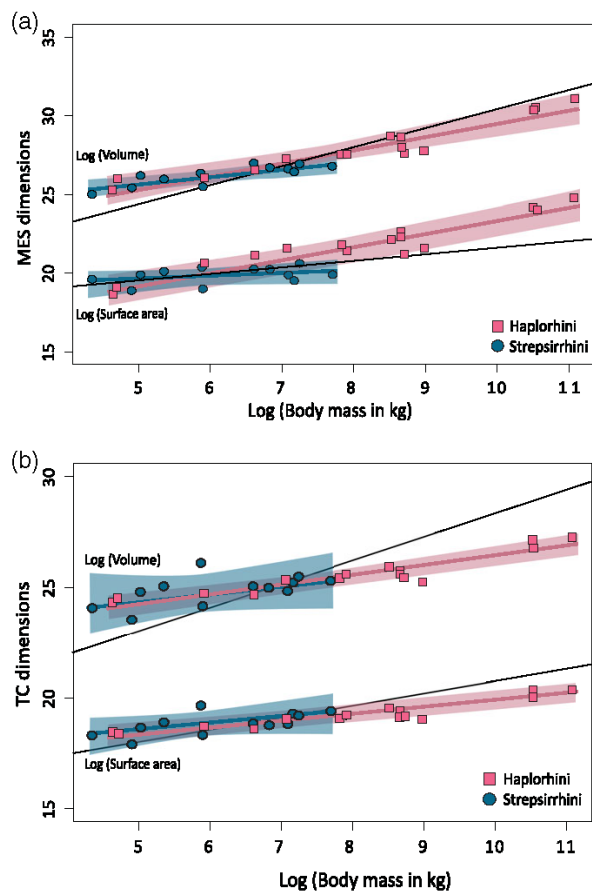


FIGURE 5 Relationships between logged values of body mass (in kg) and logged values of volume (in μm^3) and surface area (in μm^2), for MES (a) and TC (b). Squares (red) represent Haplorhini and circles (blue) represent Strepsirrhini. The red and blue lines represent the Haplorhini and Strepsirrhini regression lines. The slope confidence intervals (95%) are illustrated by the colored surfaces. The black lines represent the isometric line with a slope of 1 for volumes and a slope of 0.67 for surface areas. Coefficients of the models are given in Table 3

We investigated the effect of body mass on the degree of pneumatization in MES (Figure 6a) and in TC (Figure 6b). The degree of pneumatization is calculated following Equation 2 and presented in Table 1. The logged values are plotted against the logged body mass (Figure 6). The coefficients for the linear models describing these relationships are given in Table 2. For MES, the degree of pneumatization is significantly dependent on body mass in Haplorhini ($R^2 = 0.56$, $p < .001$, Figure 6a) but not in Strepsirrhini ($R^2 = 0.12$, $p = .16$, Figure 6a). The degree of TC pneumatization is not significantly dependent on body mass in Haplorhini ($R^2 = 0.15$, $p = .08$, Figure 6b) nor in Strepsirrhini ($R^2 = 0.17$, $p = .09$, Figure 6b).

3.2 | Shape and phylogeny

Phylogenetic signals for cavity pneumatization were tested at two taxonomic levels: order (Primates) and suborder (Haplorhini/Strepsirrhini). For MES, there was a significant phylogenetic effect for degree of pneumatization. This effect was strong at the order level: Primates ($K = 1.99$, $p < .0001$); it was also strong at the suborder level: Haplorhini ($K = 1.77$, $p < .0001$), and Strepsirrhini ($K = 2.44$, $p < .001$). The TC dimensions presented a significant phylogenetic signal only at the order level: Primates ($K = 0.79$, $p = .004$). The phylogenetic signal for TC was not significant in Haplorhini or Strepsirrhini. At lower taxonomic level, the phylogenetic effect on the degree of MES pneumatization was significant in three of the five infraorders ($K = 1.17$, $p = .03$ in Platyrrhini, $K = 1.15$, $p = .035$ in Catarrhini, $K = 1.42$, $p = .036$ in Lorisiformes) but not significant for Lemuriformes and Tarsiiformes. The phylogenetic signal on the degree of TC pneumatization was not significant, except for the Lemuriformes ($K = 1.64$, $p = .028$). The effect of the phylogeny on the degree of pneumatization is not evaluated at the family level due to the too small sample size at this taxonomic level.

Figure 7 presents the degree of pneumatization in MES and in TC, mapped on to a phylogenetic tree. For MES, values range from 2.35 to 7.46, whereas TC values show less variation, ranging from 2.85 to 3.53. The pattern observed at suborder level for MES is reversed for TC, with a greater degree of pneumatization for MES in Haplorhini

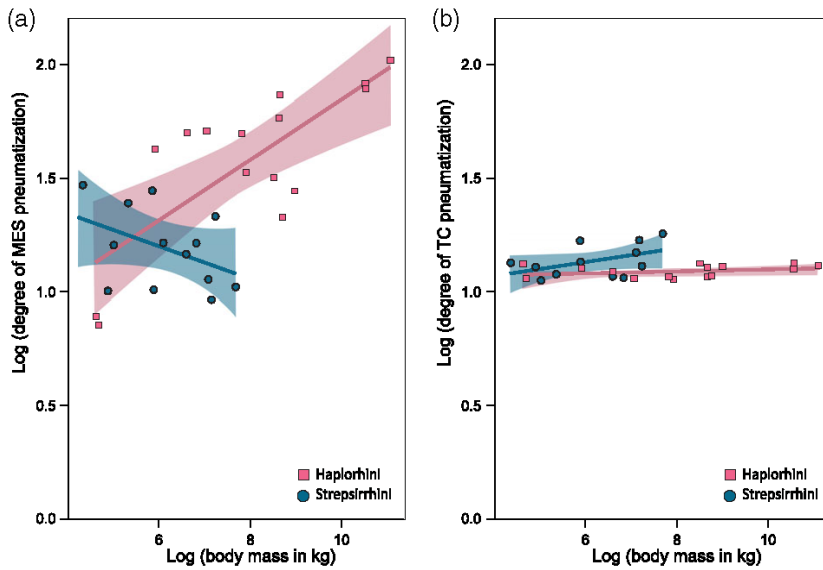


FIGURE 6 Relationships between logged values of the body mass and logged values of the degree of pneumatization for MES (a) and TC (b). In the case of TC (b), which is never pneumatized, the degree of pneumatization illustrates middle ear proportions. Colors lines and symbols are similar to the ones presented in Figure 5

than in Strepsirrhini. At infraorder level, within the Strepsirrhini, the pattern is also reversed, with lower MES values for Lemuriformes, but higher TC values. The highest MES results among Lorisiformes are for Galagidae, significantly higher than Lorisidae ($p < .0001$). The MES values for Galagidae are similar to those for Platyrrhini, whereas TC

values for Platyrrhini are lower than those for Galagidae. For Homiinae, MES results are extremely high, while TC results, although much lower, are still the highest to be found among the Haplorhini. The lowest degree of MES pneumatization is observed in Tarsiiformes, while TC results present greater variation.

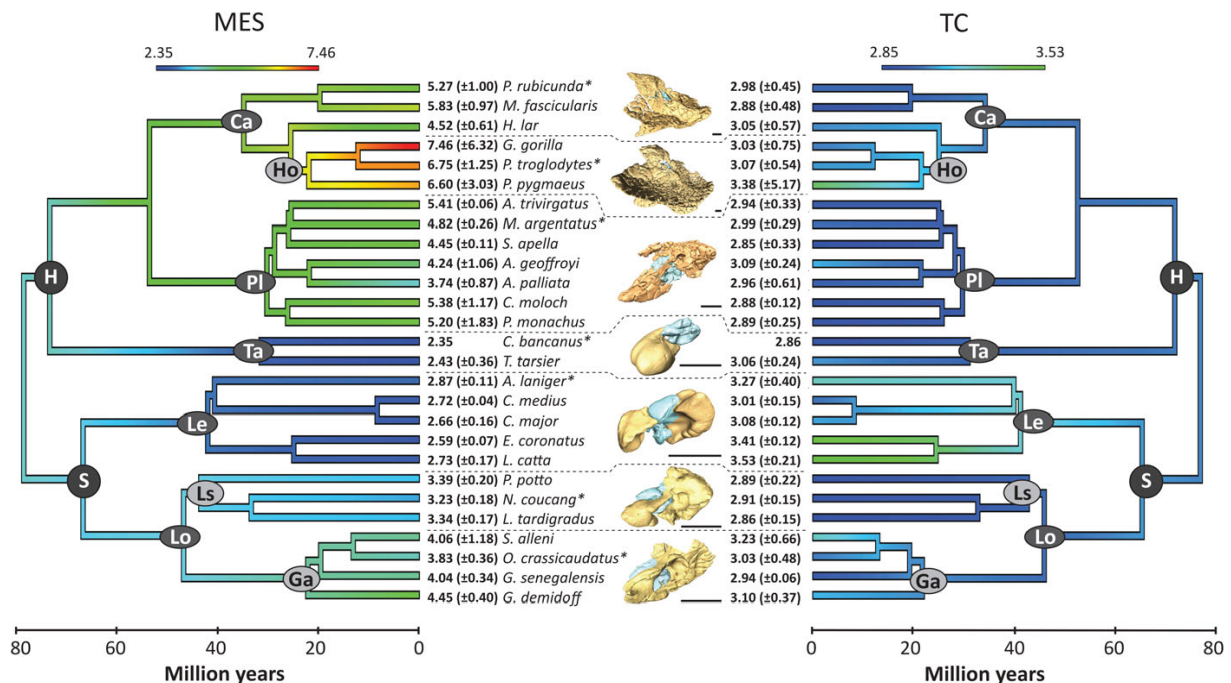


FIGURE 7 Time-calibrated phylogenetic tree modified from Springer et al. (2012) presenting the mean values of MES and TC pneumatization, including confidence interval (95%). For each group, an example of the species indicated by an asterisk is illustrated, with a black line to show the 0.5 cm scale. H, Haplorhini; S, Strepsirrhini; Ca, Catarrhini; Ho, Homiinae; Pl, Platyrrhini; Ta, Tarsiiformes; Le, Lemuriformes; Lo, Lorisiformes; Ls, Lorisidae; Ga, Galagidae

TABLE 3 Akaike information criterion (AIC.c) for Brownian-motion and OU models

	Brownian-motion	OU.cata	OU.platy	OU.tars	OU.lemur	OU.loris	OU.infra
AIC.c for MES pneumatization	72.93	74.38	81.56	78.14	79.72	81.62	71.52
AIC.c for TC pneumatization	-19.05	-13.99	-15.11	-14.27	-23.85	-14.95	-10.94

Note: Five of the OU models concerned a specific infraorder: OU.cata, Catarrhini; OU.platy, Platyrrhini; OU.tars, Tarsiiformes; OU.lemur, Lemuriformes; OU.loris, Lorisiformes. The sixth model takes into account all the infraorders together (OU.infra).

3.3 | Evolutionary models

For MES, the most probable evolutionary model is the OU.infra model (Figure 3; Table 3), testing selection for all five infraorders together, which presents the lowest AIC.c value. This model describes a differential selection on degree of pneumatization in the five infraorders. For TC, the lowest AIC.c value was obtained for the OU.lemur model, testing selection for Lemuriformes compared to the four other infraorders (Figure 3; Table 3), indicating selection of the feature in Lemuriformes only.

3.4 | Hearing sensitivity

As previously described, cochlear length and oval window area were measured to estimate hearing sensitivity. The results are given in Table 1. Hearing sensitivity to low and high frequencies is significantly

different between Haplorhini and Strepsirrhini (low frequency: $W = 8$, $p < .001$; high frequency: $W = 120$, $p < .001$). Morphological variables and hearing sensitivity were compared to degree of pneumatization in MES and TC. The signals expressed by MES and TC are different. In MES, the relationship between morphological variables and degree of pneumatization is explained by the linear model for the entire sample, with R^2 values higher than 0.5, and with $p < .001$ for both oval window area and cochlear length (Figure 8a,b). The linear models for MES also follow the general phylogenetic signal expressed in the sample (for oval window area: $p < .02$; for cochlear length: $p < .001$). A large oval window (Figure 8a) and long cochlea (Figure 8b) are both related to a high degree of pneumatization. This result is particularly observed in Haplorhini, where variation in morphological traits and degree of pneumatization is greater. In Strepsirrhini, the range of variation is smaller. In general, good perception of low frequencies is linked to a

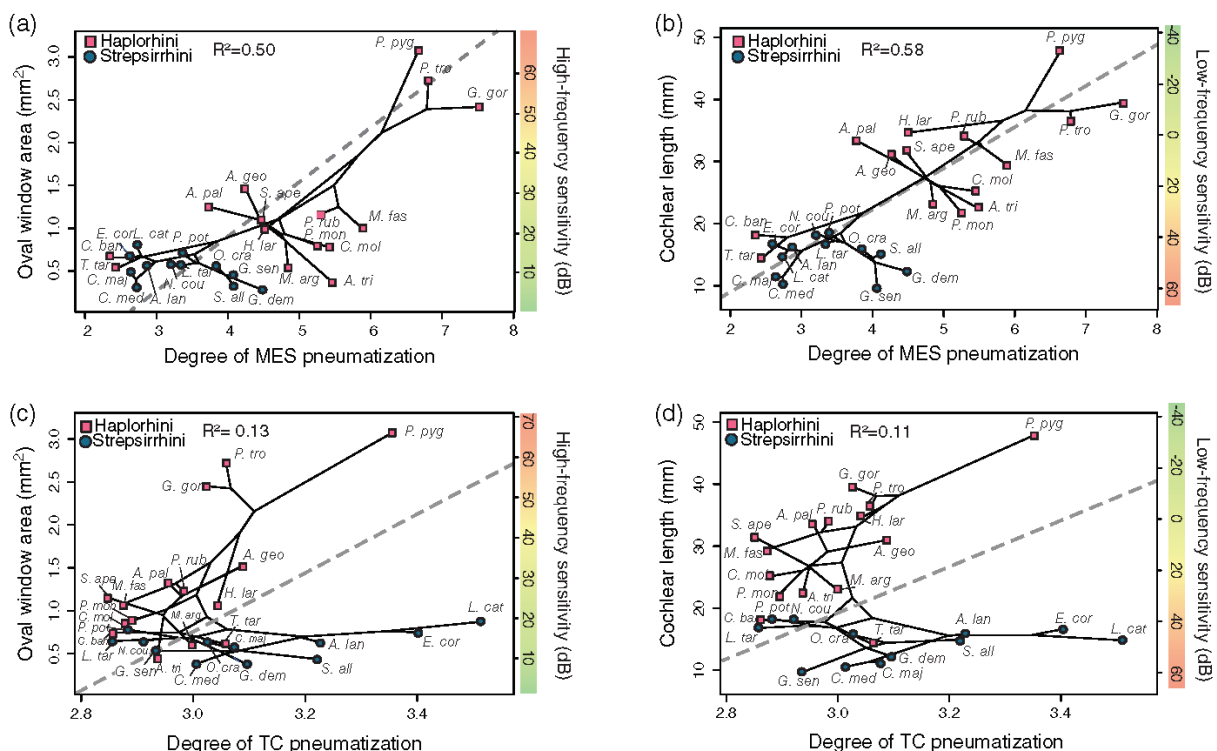


FIGURE 8 Relationships between cavity pneumatization, inner ear characteristics and hearing sensitivity. (a) MES pneumatization compared to oval window area and high-frequency sensitivity (32 kHz). (b) MES pneumatization compared to cochlear length and low frequency sensitivity (250 Hz). (c) TC pneumatization compared to oval window area and high-frequency sensitivity (32 kHz). (d) TC dimensions compared to cochlear length and low-frequency sensitivity (250 Hz). In each case, the dashed gray line represents the predictive phylogenetic model (RMA). R^2 values indicate the correspondence between our results and this model. Species abbreviations are detailed in Table 1. MES, middle ear spaces; TC, tympanic cavity

high degree of pneumatization, whereas good perception of high frequencies is linked to a low degree of pneumatization.

In TC, the relationships between morphological variables and pneumatization are poorly described by the linear models (Figure 8c,d), with $p = .33$ for oval window area, and $p = .92$ for cochlear length. The phylogenetic signal is still significant and clearly distinguishes Haplorhini from Strepsirrhini. Hearing sensitivity for high and low frequencies can vary greatly within Haplorhini, despite the limited range of TC values. In contrast, for Strepsirrhini, where the range of TC values is greater, the variation in hearing sensitivity for both high and low frequencies is small (Figure 8c,d). These results not only reveal the differences between MES and TC, but also between Haplorhini and Strepsirrhini.

To validate these results, we compared them with values from the literature. Six species included in our study are also reported in Coleman's (2007) synthesis of behavioral methods. Audiograms for three other species in our study, produced by the auditory brainstem response (ABR) method, are also available (Ramsier et al., 2012). For these nine species, hearing sensitivities at 250 Hz and 32 kHz are similar, except for *Pan troglodytes* (Coleman, 2007: low frequency = 27 dB, high frequency = 87 dB; our study: low frequency = -5.4 dB, high frequency = 58.12 dB). Unfortunately, due to the limited number of common species, it is not possible to confirm this similarity with statistical tests.

4 | DISCUSSION

4.1 | Body mass, pneumatization and phylogeny

4.1.1 | Body mass, pneumatization, and allometry

MacPhee and Cartmill (1986) observed a greater degree of pneumatization in Haplorhini than in Strepsirrhini, which is confirmed by our results. Haplorhini have a larger mean body mass than Strepsirrhini, related, in our study, to a higher degree of pneumatization. Witmer (1997) proposed nine hypotheses to explain the functional role of pneumatic cells and trabeculae in the paratympanic region. Two of these hypotheses, "maximal strength with minimal material" and "weight reduction", suggest that MES pneumatization may reduce skull mass, while maintaining robustness. This interpretation appears to be confirmed by our results for Haplorhini, for which the degree of pneumatization is significantly dependent of body mass. However, our results for Strepsirrhini led us to reject this idea, perhaps because of the lower mean body mass in this suborder. In general, a high body mass, especially in Haplorhini, could explain a high degree of pneumatization. To test our hypothesis, we calculated the degree of pneumatization in *Megaladapis edwardsi*, a large subfossil strepsirrhine, with an estimated body mass (Jungers, 1990:111.7 kg; Schwartz et al., 2005:88 kg; Walker, Ryan, Silcox, Simons, & Spoor, 2008:85 kg) comparable to large haplorhines. Our preliminary results for one specimen (MNHN-F-MAD7451) reveal a very low degree of MES pneumatization (2.69), consistent with extant Strepsirrhini. There are no pneumatic cells or trabeculations in the MES of *Megaladapis edwardsi*. The skull mass reduction hypothesis must therefore be rejected, at least for this

species. If body mass cannot fully explain MES pneumatization, then factors such as phylogeny and function may play a role.

4.1.2 | Degree of pneumatization and phylogeny

Our results are consistent with previous studies about ear morphology and phylogenetic relationships (Coleman & Ross, 2004; Hershkovitz, 1977; MacPhee & Cartmill, 1986). The μ CT and 3D imaging methods used here to quantify middle ear dimensions (MES and TC), take into account intragroup variation, while avoiding homologies.

Degree of pneumatization is strongly structured by phylogeny at infraorder level and below, but with different effects for MES and TC. In Strepsirrhini, our results quantify the low but homogeneous degree of MES pneumatization in Lemuriformes. MacPhee and Cartmill (1986) described large, complex cavities for all Lorisiformes, whereas our results identify significantly different degrees of MES pneumatization for Galagidae and Lorisidae as presented in Figure 7. Lorisiformes cannot therefore be considered a uniform group for this character. In Haplorhini, we found different degrees of pneumatization at species level, from the unpneumatized *Tarsius* to the hyperpneumatized *Gorilla*. Our results also confirm that no phylogenetic signal is expressed by TC, except for the Lemuriformes, which presents proportionally larger dimensions than in any other group. The nonsignificant effect of phylogeny on TC dimensions for all the other infraorders could be the result of stabilizing selection (Futuyma, 1998), maintaining the functional optima of this structure.

4.1.3 | Evolutionary models

Comparative methods, especially OU models, were first developed for variables different in nature (discrete or continuous) and in type, such as environment, diet, body size, and so forth. (Butler & King, 2004; Cressler, Butler, & King, 2015; Hansen, 1997). Adaptive selection can be tested on morphological traits using OU models (Braga et al., 2017; Khabbazian, Kriebel, & Rohe, 2016). For MES, the lowest AIC.c value was obtained for OU.infra, (including all studied infraorders together), potentially implying differential selection, and leading to several optima for this trait. No differential selection was observed when each infraorder was tested independently. One possible explanation for these results is that OU.infra takes into account covariation, unlike the infraorder-specific OU models. Although TC is not phylogenetically structured, we applied the same OU models, correctly postulating that the most probable model (with the lowest AIC.c value) would be OU. lemur (Lemuriformes compared to the other infraorders), and the infraorder with the largest TC dimensions. This result could be interpreted as selection on this character for this infraorder alone, or may simply reflect greater disparity at species level within Lemuriformes.

4.2 | Functional roles of pneumatization

4.2.1 | Pressure regulation mechanisms

The main hypothesis to explain the functional role of middle ear cavities is air-pressure regulation. Middle ear volume and surface play a

major role in the regulation of air pressure outside and inside the ear. Two mechanisms contribute to pressure regulation: the opening of the Eustachian tube, and the gaseous exchanges permitted by mucosal blood vessels, also called middle ear aeration (Doyle, 2017; Eden, Laitman, & Gannon, 1990). The presence of pneumatic cells greatly increases the mucosal surface area, the efficiency of gas absorption/diffusion, and thus the buffering effect on middle ear pressure variation (Ostfeld & Silberberg, 1991; Padurariu et al., 2016; Sadé & Ar, 1997). Gaihede, Cros, and Padurariu (2013) suggested that gaseous exchanges are more efficient in the mastoid cavity than in the tympanic cavity, due to differences in tissue origin and composition. It is possible that MES membranes have a specific function in air-pressure regulation. The structure of the pneumatic cells themselves could also be a factor. Hill and Richtsmeier (2008) found significant differences among hominoid species with regard to bone volume fraction, and trabecular bone thickness in pneumatized air cells. Sherwood (1999) suggested that the volume effect cannot be separated from the pneumatization effect, as pneumatic cells in Hominidae are well-connected. However, pressure is mainly regulated in Hominidae by the opening of the Eustachian tube, rather than through membranous exchanges (Fleischer, 1978). In our case, it is hard to have a clear conclusion, based on the morphology, on this point. However, our study shows great variation in the degree of pneumatization in nonhuman primates. This high variation on this feature could be related to different mechanisms of pressure regulation.

4.2.2 | Frequency modulation

Another hypothesis states that pneumatization can play a role in frequency detection by modulating hearing sensitivity (Sherwood, 1999). Larger cavities and the presence of a supplementary cavity facilitate a broader range of sensitivity than a single-chambered system (Lombard & Hetherington, 1993; Ross, 2000). Coleman and Ross (2004) suggested that anthropoids could detect a broader range of frequencies than other primates, due to the presence of additional pneumatic cells. This observation is based on a general acoustic theory defined by Dallos (1973) and Moore (1981). The role of pneumatic cells for low-frequency amplification in humans was suggested by Onchi (1961), and more recently confirmed by Stepp and Voss (2005). Our working hypotheses are that the presence of pneumatic cells: (a) does not directly act on soundwave transmission from the tympanic membrane to the inner ear; (b) attenuates high frequencies and amplifies low frequencies, thus modulating hearing sensitivity in the middle ear. Our results describe a significant relationship between the degree of MES pneumatization and the good perception of low frequencies, supporting the functional role of pneumatic cells.

Experimental studies have produced audiograms measuring hearing sensitivity in primates for a great range of frequencies. Audiograms for Strepsirrhini show a V-shape, with maximum sensitivity ranging from 8 to 16 kHz (Quam et al., 2012; Ramsier, Vinyard, & Dominy, 2017), indicating that this group is adapted to the perception of high frequencies. In Haplorhini, audiograms show more interspecies variation. The general haplorhine audiogram pattern is W-shaped, defined by two peaks, the first at 1 kHz and the second at 8 kHz

(Quam et al., 2012). The peak at 1 kHz permits good perception of low frequencies (Coleman & Ross, 2004). The second peak indicates good perception of high frequencies, with a narrower range than for Strepsirrhini. These two peaks are separated by a mid-frequency dip. Tuck-Lee, Pinsky, Steele, and Puria (2008) showed (in the domestic cat) that removing the bony septum shifted resonance toward 10 kHz, while the presence of the septum produced resonance at 4–5 kHz. Pneumatization could play a similar role, creating a mid-frequency dip, while allowing good sensitivity at both high and low frequencies. According to Witmer (1997), pneumatization increases the total volume of the middle ear, thus decreasing its impedance, which could improve low-frequency sensitivity. Our results attest the positive correlation between the degree of MES pneumatization and the good perception of low frequencies. However, it is not possible for the moment to estimate the audiogram shape from morphology.

One drawback of our morphology-based method is that we can only estimate hearing sensitivity for specific frequencies, one from each end of the spectrum (250 Hz and 32 kHz). Our results nevertheless confirm the difference in auditory performance between Haplorhini and Strepsirrhini. One advantage of using equations (Coleman, 2007) is that the method can also be applied to extinct species (Benoit et al., 2013; Bernardi & Couette, 2017; Coleman & Boyer, 2012).

Masterson, Heffner, and Ravizza (1969) proposed an allometric model for mammals. In their model, small species with small interaural distances are sensitive to high frequencies, whereas large species with large interaural distances are sensitive to low frequencies. Hearing sensitivity is therefore presumably linked to size. Our results highlighted differences in hearing sensitivity (especially for low frequencies) between two species from different groups, with similar interaural distances, *Mico argentatus* and *Cheirogaleus major*. Differences in low-frequency detection between two genera similar in size (*Callithrix* and *Galago*) have also been reported by Coleman and Ross (2004). These results indicate that the allometric pattern cannot fully explain the differences observed. In *M. argentatus* and *C. major*, the degree of MES pneumatization is also very different, suggesting that MES architecture may play a role in hearing sensitivity. The comparison of similar-sized species, with a similar degree of pneumatization (*M. argentatus* and *Loris tardigradus*), identified similarity in high-frequency detection but differences in low-frequency detection. Coleman and Ross (2004), in a study based on experimental approaches, identified similarity in the pattern of hearing sensitivity for these two genera. Although the allometric pattern describes the general tendency for primates, some exceptions must still be explained. In our study, however, except for *L. tardigradus*, degree of pneumatization is correlated with hearing sensitivity.

4.2.3 | Auditory bulla size reduction

Pneumatization may also play a role in the functional relationship between auditory bulla size and fundamental natural frequency (i.e., the frequency band to which the apparatus is most sensitive). Membrane and cavity stiffness together determine the fundamental natural frequency of the system (Fleischer, 1978). The area of the tympanic membrane, its tension, and its thickness define membrane

stiffness, while cavity stiffness is mainly defined by volume and mass. Large systems with less stiffness correspond to a low fundamental natural frequency, whereas small systems with more stiffness correspond to a high fundamental natural frequency. These physical constraints can be modified in two ways: by changing the size of the tympanic membrane, or by changing cavity volume and mass. The presence of pneumatic cells serves to increase cavity volume without greatly enlarging the auditory bulla. In some mammals, the shape of the skull leaves no space for bulla development. The development of pneumatic cells inside the middle ear cavity can decrease cavity stiffness and improve low-frequency perception despite a small bulla (Fleischer, 1978). Our results are congruent with these hypotheses and indicate that, in large Haplorhini, a high degree of MES pneumatization is associated with a relatively smaller auditory bulla. In Strepsirhini, the auditory bulla is inflated and not or poorly pneumatized.

5 | CONCLUSION

This study provides new data to quantify middle ear dimensions and degree of pneumatization in a broad range of nonhuman primate species, varying in size, morphology, behavior, and ecology. Our study shows that body mass affects degree of pneumatization to some extent. We also highlight the effect of phylogeny on variation on middle ear pneumatization. Finally, our results indicate that a high degree of middle ear pneumatization is necessary for the good perception of low frequencies, which is important for long-distance communication (Brown & Waser, 1984; Waser & Brown, 1986). The adaptation of middle ear morphology to habitat has been established for some mammals, highlighting the range of frequencies used for communication between groups of animals, (Brown & Waser, 1984; Coleman & Ross, 2004). The order primates encompasses a variety of life-history patterns, associated with many habitats, and could therefore be a good model to study the complex relationships between middle ear morphology and environment. Quantifying the acoustic parameters of each nonhuman primate habitat could also identify acoustic niches by collating data about cranial morphology, ecology, and environment.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Jacques Cuisin and Aurélie Verguin for access to specimens from the collections of Anatomie Comparée, MNHN Paris; and the MorphOptics platform at the Biogéosciences Laboratory (UMR/CNRS 6282, Bourgogne-Franche-Comté) for access to the μ CT scanner. All MorphOptics scans were acquired by Emilie Steimetz. The authors thank the MNHN AST-RX platform "Accès Scientifique à la Tomographie à Rayons X" (USM 2770 « Outils et méthodes de la Systématique intégrative » CNRS MNHN) for scanning the subfossil specimen. They also thank Duke University for free access and data sharing made possible via MorphoSource. They are very grateful to Dean Adams for fruitful discussions and to Catalina Onofrei for proofreading the English and improving the manuscript.

This work was supported by a PhD contract scholarship provided by PSL Research University, Paris, by the FABER program of the Conseil Régional de Bourgogne (number CRB_9201AAO047501518), and by the grant number GB-TAF 4120 awarded by the Synthesys program.

ORCID

Margot Bernardi  <https://orcid.org/0000-0002-4667-4006>

REFERENCES

- Adams, D. C., & Otárola-Castillo, E. (2013). Geomorph: An R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 393–399. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12035>
- Akaike, H. (1973). Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika*, 60, 255–265. <https://doi.org/10.1093/biomet/60.2.255>
- Alexander, R. M. N., Jayes, A. S., Maloiy, G. M. O., & Wathuta, E. M. (1979). Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *Journal of Zoology*, 189, 305–314. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03964.x>
- Bailey, R. C., & Byrnes, J. (1990). A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Systematic Zoology*, 39, 124–130. <https://doi.org/10.2307/2992450>
- Baizeau, A., & Grimaud-Hervé, D. (2006). Cranial base morphology and temporal bone pneumatization in *Asian Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 51, 350–359. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.04.007>
- Benoit, J., Essid, E. M., Marzougui, W., Khayati Ammar, H., Lebrun, R., Tabuce, R., & Marivaux, L. (2013). New insights into the ear region anatomy and cranial blood supply of advanced stem Strepsirhini: Evidence from three primate petrosals from the Eocene of Chambi, Tunisia. *Journal of Human Evolution*, 65, 551–572. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.06.014>
- Bernardi, M., & Couette, S. (2017). Eocene paleoecology of *Adapis parisiensis* (primate, Adapidae): From inner ear to lifestyle. *Anatomical Record*, 300, 1576–1588. <https://doi.org/10.1002/ar.23609>
- Boyer, D., Kaufman, S., Gunnel, G. F., Rosenberger, A. L., & Delson, E. (2014). Managing 3D digital data sets of morphology: Morphosource is a new project-based data archiving and distribution tool. *American Journal of Physical Anthropology*, 153, 84.
- Braga, J., Bouvier, P., Romeyer Dherbey, J., Balaesque, P., Risser, L., Loubes, J. M., ... Tenailleau, C. (2017). Echoes from the past: New insights into the early hominin cochlea from a phylo-morphometric approach. *Comptes Rendus Palevol*, 16, 508–520. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.02.003>
- Brown, C. H., & Waser, P. M. (1984). Hearing and communication in blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Animal Behaviour*, 32, 66–75. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80325-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80325-5)
- Butler, M. A., & King, A. A. (2004). Phylogenetic comparative analysis: A modeling approach for adaptive evolution. *American Naturalist*, 164, 683–695. <https://doi.org/10.1086/426002>
- Byun, S. W., Lee, S. S., Park, J. Y., & Yoo, J. H. (2016). Normal mastoid air cell system geometry: Has surface area been overestimated? *Clinical and Experimental Otorhinolaryngology*, 9, 27–32.
- Chatterjee, H. J., Ho, S. Y., Barnes, I., & Groves, C. (2009). Estimating the phylogeny and divergence times of primates using a supermatrix approach. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 259. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-259>
- Cinamon, U. (2009). The growth rate and size of the mastoid air cell system and mastoid bone: A review and reference. *European Archives of*

- Oto-Rhino-Laryngology*, 266, 781–786. <https://doi.org/10.1007/s00405-009-0941-8>
- Cinamon, U., & Sade, J. (2003). Mastoid and tympanic membrane as pressure buffers: A quantitative study in a middle ear cleft model. *Otology & Neurotology*, 24(6), 839–842. <https://doi.org/10.1097/00129492-200311000-00002>
- Clarke, M. R. B. (1980). The reduced major axis of a bivariate sample. *Biometrika*, 67, 441–446. <https://doi.org/10.1093/biomet/67.2.441>
- Coleman, M. N. (2007). *The functional morphology and evolution of the primate auditory system*. (PhD Thesis). Stony Brook University.
- Coleman, M. N. (2009). What do primates hear? A meta-analysis of all known nonhuman primate behavioral audiograms. *International Journal of Primatology*, 30, 55–91. <https://doi.org/10.1007/s10764-008-9330-1>
- Coleman, M. N., & Boyer, D. M. (2012). Inner ear evolution in primates through the Cenozoic: Implications for the evolution of hearing. *Anatomical Record*, 295, 615–631. <https://doi.org/10.1002/ar.22422>
- Coleman, M. N., & Colbert, M. W. (2010). Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *Journal of Morphology*, 271, 511–532. <https://doi.org/10.1002/jmor.10814>
- Coleman, M. N., Kay, R. F., & Colbert, M. W. (2010). Auditory morphology and hearing sensitivity in fossil new world monkeys. *Anatomical Record*, 293, 1711–1721. <https://doi.org/10.1002/ar.21199>
- Coleman, M. N., & Ross, C. F. (2004). Primate auditory diversity and its influence on hearing performance. *Anatomical Record*, 281, 1123–1137. <https://doi.org/10.1002/ar.a.20118>
- Core Team, R. (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Cressler, C. E., Butler, M. A., & King, A. A. (2015). Detecting adaptive evolution in phylogenetic comparative analysis using the Ornstein-Uhlenbeck model. *Systematic Biology*, 64, 953–968. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv043>
- Csakányi, Z., Katona, G., Josvai, E., Mohos, F., & Sziklai, I. (2011). Volume and surface of the mastoid cell system in otitis media with effusion in children: A case-control study by three-dimensional reconstruction of computed tomographic images. *Otology & Neurotology*, 32, 64–70. <https://doi.org/10.1097/MAO.0b013e3181fcec84>
- Dallos, P. (1973). *The auditory periphery, biophysics and physiology*. New York: Academic Press.
- Doyle, W. J. (2017). A formal description of middle ear pressure-regulation. *Hearing Research*, 354, 73–85. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2017.08.005>
- Eden, A. R., Laitman, J. T., & Gannon, P. J. (1990). Mechanisms of middle ear aeration: Anatomic and physiologic evidence in primates. *Laryngoscope*, 100, 67–75. <https://doi.org/10.1288/00005537-199001000-00014>
- Elder, J. H. (1934). Auditory acuity of the chimpanzee. *Journal of Comparative Psychology*, 17, 157–183. <https://doi.org/10.1037/h0073798>
- Elder, J. H. (1935). The upper limit of hearing in chimpanzee. *American Journal of Physiology*, 112, 109–115. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1935.112.1.109>
- Erikson, G. E. (1963). Brachiation in New World monkeys and in anthropoid apes. *Symposia of the Zoological Society of London*, 10, 135–164.
- Felsenstein, J. (1973). Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *American Journal of Human Genetics*, 25, 471–492.
- Fleagle, J. G. (2013). *Primate adaptation and evolution*. New York: Academic Press.
- Fleischer, G. (1978). Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Advances in Anatomy Embryology and Cell Biology*, 55, 1–70. <https://doi.org/10.2307/1380083>
- Fujita, S., & Elliott, D. (1965). Thresholds of audition in three species of monkey. *Journal of the Acoustical Society of America*, 37, 139–144. <https://doi.org/10.1121/1.2143403>
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary biology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Gaihede, M., Cros, O., & Padurariu, S. (2013). The role of the mastoid in middle ear pressure regulation. In H. Takahashi (Ed.), *Cholesteatoma and ear surgery* (pp. 17–20). Nagasaki: Kugler Publications.
- Goodman, M., Lockett, W. P., & Szalay, F. S. (1975). *Phylogeny of the primates: A multidisciplinary approach*. New York: Plenum Press.
- Hansen, T. F. (1997). Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution*, 51, 1341–1351. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01457.x>
- Heffner, H. E., & Masterton, B. (1970). Hearing in primitive mammals: Slow Loris (*Nycticebus coucang*) and potto (*Perodicticus potto*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71, 175–182. <https://doi.org/10.1037/h0029138>
- Heffner, H. E., Ravizza, R. J., & Masterton, B. (1969). Hearing in primitive mammals III: Tree shrew (*Tupaia glis*). *The Journal of Auditory Research*, 9, 12–18.
- Herrera, J. P., & Dávalos, L. M. (2016). Phylogeny and divergence times of lemurs inferred with recent and ancient fossils in the tree. *Systematic Biology*, 65, 772–791. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw035>
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World monkeys (Platyrrhini)*. Chicago: University of Chicago Press.
- Hill, C. A. (2011). Ontogenetic change in temporal bone pneumatization in humans. *Anatomical Record*, 294, 1103–1115. <https://doi.org/10.1002/ar.21404>
- Hill, C. A., & Richtsmeier, J. T. (2008). A quantitative method for the evaluation of three-dimensional structure of temporal bone pneumatization. *Journal of Human Evolution*, 55, 682–690. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.03.010>
- Jadhav, A. B., Fellows, D., Hand, A. R., Tadinada, A., & Lurie, A. G. (2014). Classification and volumetric analysis of temporal bone pneumatization using cone beam computed tomography. *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology, Oral Radiology*, 117, 376–384. <https://doi.org/10.1016/j.oooo.2013.12.398>
- Jungers, W. L. (1985). Body size and scaling of limb proportions in primates. In W. L. Jungers (Ed.), *Size and scaling in primate biology* (pp. 345–381). New York: Springer.
- Jungers, W. L. (1990). Problems and methods in reconstructing body size in fossil primates. In J. D. Damuth & B. J. Mac Fadden (Eds.), *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (pp. 103–118). Cambridge: Cambridge University Press.
- Khabbazian, M., Kriebel, R., & Rohe, K. (2016). Fast and accurate detection of evolutionary shifts in Ornstein-Uhlenbeck models. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 811–824. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12534>
- King, A. A., & Butler, M. A. (2009). ouch: Ornstein-Uhlenbeck models for phylogenetic comparative hypotheses (R package). <http://ouch.r-forge.r-project.org>.
- Kojima, S. (1990). Comparison of auditory functions in the chimpanzee and human. *Folia Primatologica*, 55, 62–72. <https://doi.org/10.1159/000156501>
- Kothari, M., Keaveny, T. M., Lin, J. C., Newitt, D. C., Genant, H. K., & Majumdar, S. (1998). Impact of spatial resolution on the prediction of trabecular architecture parameters. *Bone*, 22, 437–443. [https://doi.org/10.1016/S8756-3282\(98\)00031-3](https://doi.org/10.1016/S8756-3282(98)00031-3)
- Lombard, R. E., & Hetherington, T. (1993). Structural basis of hearing and sound transmission. In J. Hanken & B. K. Hall (Eds.), *The skull volume 3: Functional and evolutionary mechanics* (pp. 241–302). Chicago: The University of Chicago Press.
- Macphee, R. D. E., & Cartmill, M. (1986). Basicranial structures and primate systematics. In D. R. Swindler & J. Erwin (Eds.), *Comparative primate biology* (pp. 219–275). New York: Alan R. Liss.
- Mason, M. J. (2004). Functional morphology of the middle ear in *Chlorotalpa* golden moles (Mammalia, Chrysochloridae): Predictions from three models. *Journal of Morphology*, 261, 162–174. <https://doi.org/10.1002/jmor.10235>

- Masterson, B., Heffner, H., & Ravizza, R. (1969). The evolution of human hearing. *Journal of the Acoustical Society of America*, 45, 966–985. <https://doi.org/10.1121/1.1911574>
- Mitchell, C., Vernon, J., & Herman, P. (1971). What does the lemur really hear? *Journal of the Acoustical Society of America*, 50, 710–711. <https://doi.org/10.1121/1.1912687>
- Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., & Wilson, D. E. (2013). *Handbook of the mammals of the world. Volume 3: Primates*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Moore, W. J. (1981). *The mammalian skull*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nummela, S. (2017). The primate peripheral auditory system and the evolution of primate hearing. In R. Quam, M. A. Ramsier, R. R. Fay, & A. N. Popper (Eds.), *Primate hearing and communication* (pp. 13–45). Cham: Springer International Publishing.
- Onchi, Y. (1961). Mechanism of the middle ear. *Journal of the Acoustical Society of America*, 33, 794–805. <https://doi.org/10.1121/1.1908801>
- Ostfeld, E. J., & Silberberg, A. (1991). Gas composition and pressure in the middle ear: A model for the physiological steady state. *Laryngoscope*, 101, 297–304. <https://doi.org/10.1288/00005537-199103000-00014>
- Padurariu, S., de Greef, D., Jacobsen, H., Nlandu Kamavuako, E., Dirckx, J. J., & Gaiheide, M. (2016). Pressure buffering by the tympanic membrane. *in vivo* measurements of middle ear pressure fluctuations during elevator motion. *Hearing Research*, 340, 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2015.12.004>
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Perelman, P., Johnson, W. E., Roos, C., Seuánez, H. N., Horvath, J. E., Moreira, M. A. M., ... Pecon-Slatery, J. (2011). A molecular phylogeny of living primates. *PLoS Genetics*, 7, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1001342>
- Puria, S., & Allen, J. B. (1998). Measurements and model of the cat middle ear: Evidence of tympanic membrane acoustic delay. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 104, 3463–3481. <https://doi.org/10.1121/1.423930>
- Quam, R., Martínez, I., Lorenzo, C., Bonmatí, A., Rosa, M., Jarabo, P., & Arsuaga, J. L. (2012). Studying audition in fossil hominins: A new approach to the evolution of language? In M. K. Jackson (Ed.), *Psychology of language* (pp. 1–37). New York: Nova Science Publishers.
- Ramsier, M. A., Cunningham, A. J., Finneran, J. J., & Dominy, N. J. (2012). Social drive and the evolution of primate hearing. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 367, 1860–1868. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0219>
- Ramsier, M. A., & Dominy, N. J. (2010). A comparison of auditory brainstem responses and behavioral estimates of hearing sensitivity in *Lemur catta* and *Nycticebus coucang*. *American Journal of Primatology*, 72, 217–233. <https://doi.org/10.1002/ajp.20780>
- Ramsier, M. A., Vinyard, C. J., & Dominy, N. J. (2017). Auditory sensitivity of the tufted capuchin (*Sapajus apella*), a test of allometric predictions. *Journal of the Acoustical Society of America*, 141, 4822–4831. <https://doi.org/10.1121/1.4986940>
- Ravicz, M. E., & Rosowski, J. J. (2013). Middle-ear velocity transfer function, cochlear input immittance, and middle-ear efficiency in chinchilla. *Journal of the Acoustical Society of America*, 134, 2852–2865. <https://doi.org/10.1121/1.4818745>
- Revell, L. J. (2012). Phytos: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Rios Lima, M. A., Farage, L., Cury, M. C. L., & Júnior, F. B. (2013). Mastoid surface area-to-volume ratios in adult Brazilian individuals. *Brazilian Journal of Otorhinolaryngology*, 79, 446–453. <https://doi.org/10.5935/1808-8694.20130080>
- Rosowski, J. J. (1994). Outer and middle ears. In R. R. Fay & A. N. Popper (Eds.), *Comparative hearing: Mammals* (pp. 172–247). New York: Springer-Verlag.
- Ross, C. F. (2000). Into the light: The origin of Anthropoidea. *Annual Review of Anthropology*, 29, 147–194. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.29.1.147>
- Ryan, T. M., & Ketcham, R. A. (2002). The three-dimensional structure of trabecular bone in the femoral head of strepsirrhine primates. *Journal of Human Evolution*, 43, 1–6. <https://doi.org/10.1006/jhev.2002.0552>
- Saban, R. (1963). Contribution à l'étude de l'os temporal des primates. Description chez l'homme et les prosimiens. Anatomie comparée et phylogénie. *Mémoire du Museum National d'Histoire Naturelle*, 29, 1–378.
- Sadé, J., & Ar, A. (1997). Middle ear and auditory tube: Middle ear clearance, gas exchange, and pressure regulation. *Otolaryngology-Head and Neck Surgery*, 116, 499–524. <https://doi.org/10.1016/S0194-59989770302-4>
- Schmidt-Nielsen, K. (1975). Scaling in biology: The consequences of size. *Journal of Experimental Zoology*, 194, 257–308.
- Schwartz, G. T., Mahoney, P., Godfrey, L. R., Cuzzo, F. P., Jungers, W. L., & Randria, G. F. N. (2005). Dental development in *Megaladapis edwardsi* (primates, Lemuriformes): Implications for understanding life history variation in subfossil lemurs. *Journal of Human Evolution*, 49, 702–721. <https://doi.org/10.1016/j.jhev.2005.08.006>
- Sherwood, R. J. (1999). Pneumatic processes in the temporal bone of chimpanzee (*Pan troglodytes*) and gorilla (*Gorilla gorilla*). *Journal of Morphology*, 241, 127–137. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199908\)241:2<127::AID-JMOR3>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199908)241:2<127::AID-JMOR3>3.0.CO;2-P)
- Springer, M. S., Meredith, R. W., Gatesy, J., Emerling, C. A., Park, J., Rabosky, D. L., ... Murphy, W. J. (2012). Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLoS ONE*, 7(11), e49521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049521>
- Stebbins, W. C., Green, S., & Miller, F. L. (1966). Auditory sensitivity of the monkey. *Science*, 153, 1646–1647. <https://doi.org/10.1126/science.153.3744.1646-a>
- Stapp, C. E., & Voss, S. E. (2005). Acoustics of the human middle-ear air space. *Journal of the Acoustical Society of America*, 118, 861–871. <https://doi.org/10.1121/1.1974730>
- Sugiura, N. (1978). Further analysts of the data by Akaike's information criterion and the finite corrections: Further analysts of the data by Akaike's. *Communications in Statistics-Theory and Methods*, 7, 13–26. <https://doi.org/10.1080/03610927808827599>
- Szalay, F. S., & Delson, E. (1979). *Evolutionary history of the primates*. New York: Academic Press.
- Tuck-Lee, J. P., Pinsky, P. M., Steele, C. R., & Puria, S. (2008). Finite element modeling of acousto-mechanical coupling in the cat middle ear. *Journal of the Acoustical Society of America*, 124, 348–362. <https://doi.org/10.1121/1.2912438>
- Veneziano, A., Landi, F., & Profico, A. (2018). Surface smoothing, decimation, and their effects on 3D biological specimens. *American Journal of Physical Anthropology*, 166, 473–480. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23431>
- Virapongse, C., Sarwar, M., Bhimani, S., Sasaki, C., & Shapiro, R. (1985). Computed tomography of temporal bone pneumatization. *American Journal of Roentgenology*, 145, 473–481.
- Walker, A., Ryan, T. M., Silcox, M. T., Simons, E. L., & Spoor, F. (2008). The semicircular canal system and locomotion: The case of extinct lemuroids and lorisooids. *Evolutionary Anthropology*, 17, 135–145. <https://doi.org/10.1002/evan.20165>
- Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., & Taskinen, S. (2012). Smatr 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 257–259.

- Waser, P. M., & Brown, C. H. (1986). Habitat acoustics and primate communication. *American Journal of Primatology*, *10*, 135–154. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350100205>
- Webster, D. B., & Webster, M. (1975). Auditory systems of Heteromyidae: Functional morphology and evolution of the middle ear. *Journal of Morphology*, *146*, 343–376. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051460304>
- Witmer, L. M. (1997). The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: A study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *17*, 1–76. <https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10011027>
- Zwislocki, J. (1962). Analysis of the middle-ear function. Part I: Input impedance. *Journal of the Acoustical Society of America*, *34*, 1514–1523. <https://doi.org/10.1121/1.1918382>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Bernardi M, Couette S, Chateau Smith C, Montuire S. Middle ear pneumatization in nonhuman primates: A comparative analysis. *Am J Phys Anthropol*. 2019; 1–17. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23848>

Supporting Information

Table 3.S1 Specimen characteristics: Id.: specimen identification, Collection (MCZ: Museum of Comparative Zoology - Harvard University; AMNH: American Museum of Natural History, New York; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), Genus, Species, Index, Sex (F: Female, M: Male, U: Undetermined), Ear: ear side (L: Left, R: Right), Scan source (Ms MCZ: morphosource.org; Museum of Comparative Zoology, Harvard University; X-Tek HMXST225; Ms AMHN: morphosource.org; American Museum of Natural History, New York, Duke University, NYCEP, MIF; Mo: MorphOptics Biogeosciences, microCT Skyscan 1174 Bruker; AST-RX, MNHN, microCT "V/TOME/x 240L"), Res. (mm): Scan resolution, MES pneumatization, TC pneumatization, Cochlear length (mm), Oval window area (mm²), Low-frequency sensitivity 250 Hz SPL (dB), High-frequency sensitivity 32 kHz SPL (dB).

Id.	Collection	Genus	Species	Index	Sex	Ear	Scan source	Res. (mm)	MES ratio	TC ratio	Cochlear length (mm)	Oval window area (mm ²)	Low frequency (dB)	High frequency (dB)
MCZ:Mamm:14750	MCZ	<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	<i>G_gor</i>	F	L	Ms MZC	0.1259	6.965	3.092	40.032	2.017	-13.968	43.594
MCZ:Mamm:17684	MCZ	<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	<i>G_gor</i>	F	L	Ms MZC	0.1259	7.960	2.974	38.853	2.814	-11.098	60.698
MCZ:Mamm:41411	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	L	Ms MZC	0.0667	4.715	2.788	36.240	1.101	-4.745	23.936
MCZ:Mamm:41416	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	L	Ms MZC	0.0666	4.247	3.219	38.267	1.188	-9.674	25.792
MCZ:Mamm:41418	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	L	Ms MZC	0.0667	4.612	3.146	29.541	0.756	11.557	16.522
MCZ:Mamm:12758	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	F	R	Ms MZC	0.0616	5.891	2.933	33.895	0.923	0.963	20.101
MCZ:Mamm:35058	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	M	L	Ms MZC	0.0616	5.419	3.038	27.251	1.084	17.129	23.566
MCZ:Mamm:8461	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	U	L	Ms MZC	0.0616	6.192	2.668	27.498	1.050	16.527	22.844
MCZ:Mamm:15312	MCZ	<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	<i>P_tro</i>	U	L	Ms MZC	0.105	6.172	3.308	40.173	2.895	-14.310	62.435
MCZ:Mamm:26847	MCZ	<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	<i>P_tro</i>	F	R	Ms MZC	0.0999	7.060	2.996	38.584	2.658	-10.445	57.352
MCZ:Mamm:37260	MCZ	<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	<i>P_tro</i>	F	R	Ms MZC	0.0999	7.030	2.895	30.819	2.529	8.448	54.585
MCZ:Mamm:37518	MCZ	<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>P_pyg</i>	F	L	Ms MZC	0.1255	6.843	2.961	52.590	3.533	-44.522	76.134
MCZ:Mamm:37519	MCZ	<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>P_pyg</i>	F	L	Ms MZC	0.1026	6.365	3.774	43.178	2.553	-21.622	55.094
MCZ:Mamm:35704	MCZ	<i>Presbytis</i>	<i>rubicunda</i>	<i>P_rub</i>	F	L	Ms MZC	0.0799	5.700	2.775	33.226	1.334	2.592	28.932
MCZ:Mamm:35705	MCZ	<i>Presbytis</i>	<i>rubicunda</i>	<i>P_rub</i>	F	L	Ms MZC	0.0799	5.217	3.105	34.231	1.045	0.145	22.731
MCZ:Mamm:37666	MCZ	<i>Presbytis</i>	<i>rubicunda</i>	<i>P_rub</i>	F	L	Ms MZC	0.0799	4.903	3.083	33.909	1.163	0.929	25.266
MCZ:Mamm:BOM-5327	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	U	L	Ms MZC	0.0799	4.141	3.240	35.999	1.382	-4.155	29.957
MCZ:Mamm:BOM-5328	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	U	L	Ms MZC	0.0799	3.598	2.864	35.931	1.145	-3.991	24.868
MCZ:Mamm:BOM-6001	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	U	R	Ms MZC	0.0799	3.485	2.779	28.175	1.253	14.881	27.202
MCZ:Mamm:19801	MCZ	<i>Aotus</i>	<i>trivirgatus</i>	<i>A_tri</i>	F	L	Ms MZC	0.0407	5.421	2.789	18.424	0.428	38.604	9.482
MCZ:Mamm:19805	MCZ	<i>Aotus</i>	<i>trivirgatus</i>	<i>A_tri</i>	F	L	Ms MZC	0.0407	5.434	3.006	25.706	0.308	20.887	6.902
MCZ:Mamm:20099	MCZ	<i>Aotus</i>	<i>trivirgatus</i>	<i>A_tri</i>	U	L	Ms MZC	0.0407	5.386	3.028	23.852	0.475	25.398	10.495

Id.	Collection	Genus	Species	Index	Sex	Ear	Scan source	Res. (mm)	MBS ratio	TC ratio	Cochlear length (mm)	Oval window area (mm²)	Low frequency (dB)	High frequency (dB)
MCZ:Mamm:30536	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	U	L	Ms MZC	0.0799	4.731	3.151	35.031	1.654	-1.799	35.796
MCZ:Mamm:30534	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	U	L	Ms MZC	0.0799	3.955	3.160	33.798	1.360	1.199	29.493
MCZ:Mamm:30535	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	U	L	Ms MZC	0.0799	4.031	2.975	24.095	1.375	2.4808	29.811
MCZ:Mamm:20186	MCZ	<i>Callitcebus</i>	<i>moloch</i>	<i>C_mol</i>	M	R	Ms MZC	0.0471	4.844	2.902	23.576	0.953	26.069	20.763
MCZ:Mamm:20188	MCZ	<i>Callitcebus</i>	<i>moloch</i>	<i>C_mol</i>	M	L	Ms MZC	0.0471	5.605	2.927	25.510	0.656	21.365	14.382
MCZ:Mamm:26922	MCZ	<i>Callitcebus</i>	<i>moloch</i>	<i>C_mol</i>	M	L	Ms MZC	0.0471	5.703	2.829	26.589	0.779	18.739	17.027
MCZ:Mamm:30580	MCZ	<i>Mico</i>	<i>argentatus</i>	<i>M_arg</i>	M	L	Ms MZC	0.0407	4.708	3.046	28.479	0.588	14.140	12.928
MCZ:Mamm:30582	MCZ	<i>Mico</i>	<i>argentatus</i>	<i>M_arg</i>	M	L	Ms MZC	0.0407	4.852	3.088	20.165	0.553	34.368	12.176
MCZ:Mamm:32164	MCZ	<i>Mico</i>	<i>argentatus</i>	<i>M_arg</i>	F	L	Ms MZC	0.0407	4.908	2.866	21.035	0.517	32.252	11.403
MCZ:Mamm:20265	MCZ	<i>Pithecia</i>	<i>monachus</i>	<i>P_mon</i>	M	R	Ms MZC	0.0501	5.767	2.895	18.146	0.774	39.280	16.912
MCZ:Mamm:20266	MCZ	<i>Pithecia</i>	<i>monachus</i>	<i>P_mon</i>	U	L	Ms MZC	0.0501	5.476	2.792	21.042	0.525	32.235	11.564
MCZ:Mamm:30507	MCZ	<i>Pithecia</i>	<i>monachus</i>	<i>P_mon</i>	U	L	Ms MZC	0.0501	4.370	2.994	26.412	1.168	19.170	25.367
MCZ:Mamm:27097	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	M	L	Ms MZC	0.0589	4.466	2.997	28.537	1.025	14.000	22.309
MCZ:Mamm:27098	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	M	L	Ms MZC	0.0721	4.404	2.740	28.230	1.117	14.746	24.268
MCZ:Mamm:27891	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	U	R	Ms MZC	0.0596	4.489	2.820	37.439	1.121	-7.658	24.370
AMNH:mammals:M-106010	AMNH	<i>Cephalopachus</i>	<i>bancanus</i>	<i>C_ban</i>	F	L	Ms AMNH	0.0445	2.354	2.862	18.141	0.674	39.293	14.763
AMNH:mammals:M-109226	AMNH	<i>Tarsius</i>	<i>tarsier</i>	<i>T_tar</i>	M	L	Ms AMNH	0.04	2.458	3.082	14.741	0.574	47.566	12.624
AMNH:mammals:M-152915	AMNH	<i>Tarsius</i>	<i>tarsier</i>	<i>T_tar</i>	M	R	Ms AMNH	0.0331	2.403	3.045	14.141	0.508	49.024	11.207
MCZ:Mamm:32503	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	F	L	Ms MZC	0.0307	2.886	3.268	16.037	0.606	44.413	13.299
MCZ:Mamm:44877	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	F	R	Ms MZC	0.0283	2.826	3.077	13.528	0.461	50.517	10.200
MCZ:Mamm:8039	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	U	L	Ms MZC	0.0312	2.909	3.365	18.003	0.628	39.628	13.775
CG1932-3363	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	U	R	Mo	0.0294	2.727	2.959	12.100	0.303	53.929	6.810
CG1932-3364	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	U	R	Mo	0.0294	2.683	2.828	9.260	0.316	60.904	7.090
CG1932-3365	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	U	L	Mo	0.0294	2.708	3.104	8.930	0.425	61.695	9.424
CG1962-2707	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	U	R	Mo	0.0294	2.743	3.041	12.100	0.216	53.888	4.937
CG1962-2708	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	M	L	Mo	0.0294	2.746	3.143	10.100	0.290	58.866	6.529

Id.	Collection	Genus	Species	Index	Sex	Ear	Scan source	Res. (mm)	MBS ratio	TC ratio	Cochlear length (mm)	Oval window area (mm ²)	Low frequency (dB)	High frequency (dB)
CG2001-1832	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	R	Mo	0.0294	2.608	3.001	9.566	0.530	60.155	11.674
CG1932-3362	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	R	Mo	0.0294	2.716	3.121	10.482	0.530	57.927	11.670
CG2001-2105	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	R	Mo	0.0294	2.537	2.966	13.344	0.558	50.962	12.276
CG2002-48	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	R	Mo	0.0294	2.850	3.225	12.440	0.408	53.163	9.050
CG2002-87	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	U	R	Mo	0.0294	2.605	3.088	10.888	0.414	56.937	9.188
CG1906-96	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	L	Mo	0.0294	2.568	3.405	15.224	0.759	46.390	16.582
CG1932-3304	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	F	L	Mo	0.0294	2.675	3.506	17.090	0.648	41.849	14.205
CG1932-3306	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	L	Mo	0.0294	2.546	3.507	15.747	0.687	45.118	15.052
CG1932-3309	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	L	Mo	0.0294	2.564	3.408	17.273	0.574	41.405	12.614
CG1932-3310	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	L	Mo	0.0294	2.589	3.256	17.730	0.718	40.294	15.709
CG1896-379	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	F	L	Mo	0.0294	2.702	3.509	13.888	0.869	49.641	18.954
CG1897-123	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	U	L	Mo	0.0294	2.760	3.536	16.161	0.968	44.110	21.078
CG1910-101	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	F	L	Mo	0.0294	2.629	3.500	14.715	0.896	47.629	19.523
CG1917-118	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	U	L	Mo	0.0294	2.949	3.788	14.366	0.662	48.479	14.498
CG2002-76	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	U	L	Mo	0.0294	2.618	3.314	15.059	0.622	46.791	13.642
CG1865-421	MNHN	<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	<i>O_cra</i>	U	L	Mo	0.0294	3.662	3.171	15.198	0.704	46.453	15.405
CG1868-1016	MNHN	<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	<i>O_cra</i>	U	L	Mo	0.0294	3.910	3.116	15.121	0.568	46.640	12.491
CG1893-21	MNHN	<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	<i>O_cra</i>	U	L	Mo	0.0294	3.925	2.813	16.736	0.416	42.712	9.219
CG1900-533	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	U	R	Mo	0.0294	4.168	2.954	10.350	0.395	58.231	8.778
CG1911-686	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	U	R	Mo	0.0294	4.462	3.010	9.490	0.388	60.335	8.629
CG1939-998	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	M	R	Mo	0.0294	3.829	2.932	9.960	0.479	59.196	10.586
CG1939-999	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	M	R	Mo	0.0294	3.876	2.877	10.077	0.536	58.911	11.805
CG1991-687	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	U	R	Mo	0.0294	3.861	2.924	8.675	0.482	62.323	10.653
CG1947-836	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	U	R	Mo	0.0294	4.061	3.638	12.287	0.285	53.537	6.424
CG1953-828	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	U	R	Mo	0.0294	4.366	2.974	11.591	0.288	55.229	6.477
CG1982-175	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	U	R	Mo	0.0294	4.853	3.010	12.621	0.297	52.722	6.673
CG1982-771	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	M	R	Mo	0.0294	4.278	2.942	14.060	0.268	49.223	6.055
CG1986-423	MNHN	<i>Galagoides</i>	<i>demidoff</i>	<i>G_dem</i>	U	L	Mo	0.0294	4.705	2.945	10.956	0.398	56.774	8.831

Id.	Collection	Genus	Species	Index	Sex	Ear	Scan source	Res. (mm)	MES ratio	TC ratio	Cochlear length (mm)	Oval window area (mm²)	Low frequency (dB)	High frequency (dB)
A2833	MINHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	U	L	Mo	0.0294	3.241	2.939	19.058	0.648	37.061	14.205
A3956	MINHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	U	R	Mo	0.0294	3.290	2.656	14.960	0.532	47.013	11.721
CG2009-373	MINHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	U	R	Mo	0.0294	3.569	2.898	20.428	0.742	33.729	16.225
CG1958-717	MINHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	F	R	Mo	0.0294	3.234	2.927	14.670	0.465	47.715	10.281
CG1959-158	MINHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	F	R	Mo	0.0294	3.348	2.882	15.050	0.488	46.813	10.783
CG1882-2930	MINHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	M	R	Mo	0.0294	3.118	2.996	16.569	0.533	79.399	11.729
CG1882-2931	MINHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	U	R	Mo	0.0294	3.205	3.012	18.391	0.415	38.685	9.211
CG1882-2932	MINHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	U	L	Mo	0.0294	3.276	2.783	13.909	0.688	49.589	15.059
CG1882-2933	MINHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	U	L	Mo	0.0294	3.112	2.773	23.505	0.629	26.242	13.808
CG1882-2934	MINHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	U	R	Mo	0.0294	3.447	3.025	18.526	0.630	38.356	13.827
CG1950-250	MINHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	R	Mo	0.0294	3.350	2.846	17.999	0.734	39.639	16.056
CG1976-324	MINHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	L	Mo	0.0294	3.198	3.083	18.011	0.685	39.608	15.006
CG1981-164	MINHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	L	Mo	0.0294	3.518	3.018	18.828	0.652	37.621	14.301
CG1983-096	MINHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	L	Mo	0.0294	3.571	2.861	17.159	0.765	41.682	16.716
CG1994-630	MINHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	F	L	Mo	0.0294	3.295	2.637	19.093	0.710	36.978	15.532
CG1907-593	MINHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	U	R	Mo	0.0294	3.754	3.095	15.780	0.351	45.024	7.837
CG1962-2685	MINHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	U	R	Mo	0.0294	2.642	4.172	10.220	0.462	83.430	10.219
CG1998-2084	MINHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	F	R	Mo	0.0294	4.854	3.055	19.766	0.319	35.387	7.140
CG1998-2085	MINHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	M	L	Mo	0.0294	4.988	2.948	14.614	0.315	47.874	7.059
CG2000-466	MINHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	M	R	Mo	0.0294	4.066	2.882	14.437	0.366	48.305	8.145
MINHN-F-MAD7451	MINHN	<i>Megaladapis</i>	<i>edwardsi</i>	NA	U	L	AST-RX	0.2	2.692	NA	NA	NA	NA	NA

Table 3.S2 Species body mass estimates in our study: based on mean body mass values (BM) from Mittermeier et al. (2013); for specimens of undetermined sex, we averaged BM values for male and female body mass.

Species	Mean BM for male (g)	Mean BM for female (g)	Mean BM for undetermined sex (g) estimated with (meanBM.male + meanBM.female)/2	Number of specimen per sex (m: male; f: female; u: undetermined)	Sex weighting (g) = Species mean body mass
<i>Hylobates lar</i>	5700	5000	5350	0m; 3f; 0u	5000
<i>Macaca fascicularis</i>	7700	3900	5800	1m; 1f; 1u	5800
<i>Pan troglodytes</i>	49000	35000	42000	0m; 2f; 1u	37333
<i>Presbytis rubicunda</i>	6500	5750	6125	0m; 3f; 0u	5750
<i>Gorilla gorilla</i>	168000	65000	116500	0m; 2f; 0u	65000
<i>Pongo pygmaeus</i>	47500	37500	42500	0m; 2f; 0u	37500
<i>Alouatta palliata</i>	6750	5350	6050	0m; 0f; 3u	6050
<i>Ateles geoffroyi</i>	8200	7700	7950	0m; 0f; 3u	7950
<i>Callicebus moloch</i>	1165	1165	1165	3m; 0f; 0u	1165
<i>Mico argentatus</i>	349	406	377.5	2m; 1f; 0u	368
<i>Sapajus apella</i>	2300	4800	3550	2m; 0f; 1u	2717
<i>Pithecia monachus</i>	2800	1900	2350	1m; 0f; 2u	2500
<i>Aotus trivirgatus</i>	813	736	774.5	0m; 2f; 1u	749
<i>Tarsius tarsier</i>	103	98	100.5	2m; 0f; 0u	103
<i>Cephalopachus bancanus</i>	124.25	109.5	116.875	0m; 1f; 0u	117
<i>Avahi laniger</i>	1200	1200	1200	0m; 2f; 1u	1200
<i>Cheirogaleus medius</i>	135	135	135	1m; 0f; 4u	135
<i>Cheirogaleus major</i>	364	364	364	4m; 0f; 1u	364
<i>Eulemur coronatus</i>	1300	1300	1300	4m; 1f; 0u	1300
<i>Lemur catta</i>	2200	2200	2200	0m; 2f; 3u	2200
<i>Otolemur crassicaudatus</i>	1450	1350	1400	0m; 0f; 3u	1400
<i>Galago senegalensis</i>	225	180	202.5	2m; 0f; 3u	211.5
<i>Loris tardigradus</i>	152.5	152.5	152.5	0m; 2f; 3u	152.5
<i>Nycticebus coucang</i>	742.5	742.5	742.5	1m; 0f; 4u	742.5
<i>Perodicticus potto</i>	925	925	925	4m; 1f; 0u	925
<i>Sciurocheirus alleni</i>	355	355	355	2m; 1f; 2u	355
<i>Galagoides demidoff</i>	77.5	77.5	77.5	1m; 0f; 4u	77.5

Chapitre 3 - Discussion

La première soumission de cet article date du 23 octobre 2017, dans la revue *Journal of Human Evolution*. Il a finalement été accepté dans la revue *American Journal of Physical Anthropology*, le 16 avril 2019. Une des raisons qui me permet d'interpréter ces délais de publication est que ce manuscrit peut être considéré selon deux visions. La vision avec laquelle j'ai construit cette étude est celle qui considère la pneumatisation d'un point de vue structurel, dans un contexte évolutif et fonctionnel. La seconde vision considère la pneumatisation comme un processus développemental. Cette divergence de visions entraîne des différences de compréhension de la pneumatisation, de définitions des structures, de vocabulaire, et pour finir une divergence d'opinions. Déjà lors de la rédaction du manuscrit, je me suis rendue compte que le vocabulaire utilisé par les auteurs pour définir les mêmes structures anatomiques n'était pas homogène. Cela a eu pour conséquences le rejet du manuscrit de la part d'un des rapporteurs, à chacun des deux processus de rapport, malgré l'incitation de l'éditeur à resoumettre (dans *Journal of Human Evolution*). Une partie anatomique, incluant des schémas descriptifs, avait pourtant été ajoutée dans une seconde version du manuscrit, pour éclaircir et préciser le lexique utilisé. Cela n'était pas le cœur de notre manuscrit mais démontre bien le flou existant pour traiter les définitions de la pneumatisation. Le but de ce paragraphe n'est pas de remettre en question la décision de rejet, mais plutôt d'analyser le fait que ce travail qui semblait tout à fait classique, de mon point de vue, s'est heurté à un problème disciplinaire. C'est pourquoi je me permets de le mentionner dans cette partie de synthèse.

En parallèle de ce processus de publication, mais aussi après l'exploration des spécimens en collection, la question de la croissance de l'appareil auditif, incluant le développement de la bulle auditive et le degré de pneumatisation, s'est posée. Pour les espèces *Cercopithecus ascanius* et *Propithecus diadema*, des séries ontogénétiques ont été constituées, et chaque spécimen scanné. Ces séries incluent des spécimens à différents stades de croissance, et feront l'objet d'une étude morphologique quantitative. Le but est de rechercher si, pour différents stades développementaux, il existe des différences significatives de structures, et de comprendre si cela implique des différences en terme de performances auditives. Par exemple, il a été démontré que chez l'Homme, la pneumatisation dans la cavité mastoïdienne pouvait encore évoluer jusqu'à l'adolescence (entre 15 et 19 ans en fonction du sexe ; Virapongse *et al.*, 1985 ; Mejdoubi, 2015). La perspective de l'étude présentée dans ce chapitre serait donc de voir si la pneumatisation, pour des primates non-humains, se met en place de manière linéaire et est principalement liée à une allométrie de croissance, ou bien si la pneumatisation se

développe par phases de croissance. Dans le deuxième cas, il serait intéressant de comprendre s'il existe des comportements auditifs différents en fonction de l'âge et si ceux-ci sont en lien avec les traits d'histoire de vie (poids à la naissance, âge et poids à la maturité sexuelle, longévité, etc.).

SYNTHESE

Cette quantification de la pneumatisation, à une grande échelle taxinomique, montre que la diversité de forme des cavités de l'oreille s'explique en grande partie par l'effet de la **masse corporelle** et de la **phylogénie**.

Une **forte pneumatisation** semble aussi liée à une bonne perception des **basses fréquences**, elle-même pouvant être liée à un type d'**habitat** et de **mode de vie**.

Bernardi M., Couette S, Chateau Smith C, Montuire S **2019** Middle-ear pneumatization in nonhuman primates: a comparative analysis. *American Journal of Physical Anthropology*. 169(3), 540-556. (Article)

Bernardi M., Couette S, Montuire S **2017** Is Ear Pneumatization Functional or Just a Heritable Trait? *Folia Primatologica*. 88(2), 154-154. (Acte de colloque)

Bernardi M., Couette S, Montuire S **2017** Is ear pneumatization is functional, or just an heritable trait? *European Federation for Primatology, Strasbourg*. (Communication orale)

Bernardi M., Couette S, Montuire S **Octobre 2017** La pneumatisation de l'oreille des primates : rôle fonctionnel ou trait hérité ? *Journée d'échanges, Application de la tomographie par rayons X, organisée par le Réseau Tomo3D-CNRS INSEE, Dijon*. (Communication orale)

Bernardi M., Couette S, Montuire S **Juillet 2016** Primate hearing: ear morphology, functions and ecology." *International Congress of Vertebrate Morphology, Washington*. (Communication orale)

Bernardi M., Couette S, Montuire S **Juin 2016** « You talkin' to me ? » : Forme et fonction de l'oreille moyenne chez les primates. *Symposium de Morphométrie et d'Evolution des Formes, Paris*. (Communication orale)

Chapitre 3 – Références

Coleman MN, Ross CF 2004 Primate auditory diversity and its influence on hearing performance. *Anatomical Record*. 281, 1123-1137.

Couette S, Bernardi M, Montuire S 2017 Just a matter of size ? The influence of cranial size variation on ear functions. *Folia Primatologica*. 88, 155-155.

Dallos P 1973 The auditory periphery, biophysics and physiology. New York: Academic Press.

Fleischer G 1978 Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Advances in Anatomy Embryology and Cell Biology*. 55, 1-70.

Hershkovitz P 1977 Living New World Monkeys (Platyrrhini). Chicago: University of Chicago Press.

Macphee RDE, Cartmill M 1986 Basicranial structures and Primate systematics. In: Comparative primate biology (eds. Swindler DR, Erwin J). New York: Alan R. Liss Inc.

Masali M 1992 The ear ossicles and the evolution of the primate ear : A biomechanical approach. *Journal of Human Evolution*. 7, 1-5.

Mejdoubi M 2015 Etude en tomodensitométrie du développement de l'oreille interne chez le fœtus humain. Université Toulouse III-Paul Sabatier.

Saban R 1963 Contribution à l'étude de l'os temporal des primates. Description chez l'homme et les prosimiens. Anatomie comparée et phylogénie. *Mémoire du Museum National d'Histoire Naturelle*. 29, 1-378.

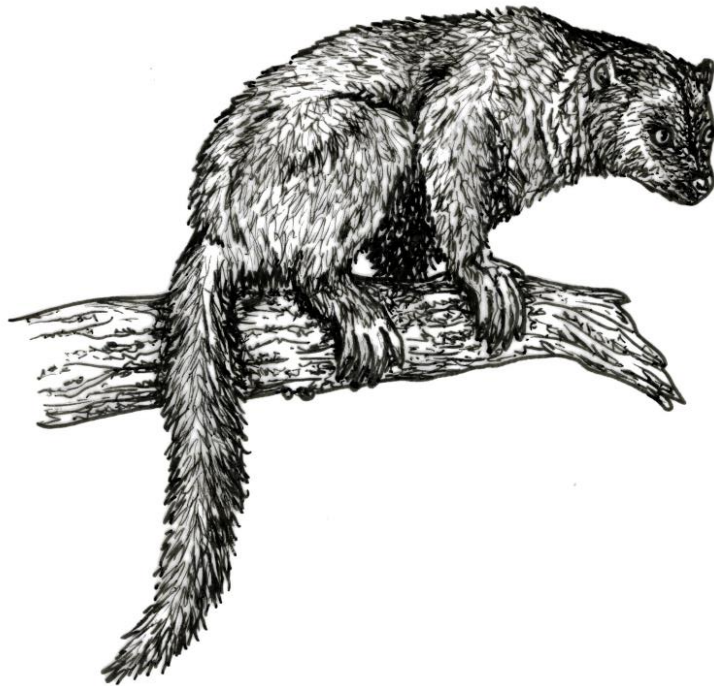
Stoessel A, Gunz P, David R, Spoor F 2016 Comparative anatomy of the middle ear ossicles of extant hominids e Introducing a geometric morphometric protocol. *Journal of Human Evolution*. 91, 1-25.

Stoessel A, David R, Gunz P, Schmidt T, Spoor F, Hublin J 2016 Morphology and function of Neandertal and modern human ear ossicles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 113, 11489-11494.

Virapongse C, Sarwar M, Bhimani S, Sasaki C, Shapiro R 1985 Computed tomography of temporal bone pneumatization. *American Journal of Roentgenology*. 145, 473-481.



Chapitre 4 :
Modèle de prédiction à partir de la
morphologie de l'oreille
et application fossile



Nous avons vu dans le chapitre précédent que des paramètres auditifs peuvent être estimés à partir de caractéristiques morphologiques de l'oreille. Ainsi, les sensibilités aux hautes et basses fréquences sont déduites à partir de la taille de la fenêtre ovale et de la longueur de la cochlée, comme l'ont démontré plusieurs études (Coleman, 2007 ; Coleman, 2009). Parallèlement, plusieurs études se sont intéressées au lien entre l'orientation des canaux semi-circulaires et la locomotion (Spoor & Zonneveld, 1995 ; Spoor *et al.*, 2007 ; Silcox *et al.*, 2009). Malinzak *et al.* (2012) publient un modèle sur l'ensemble des primates qui relie la morphologie de l'oreille interne aux mouvements de la tête lors de la locomotion. Ce modèle n'intègre cependant pas la variation intra-spécifique (Figure 4.A).

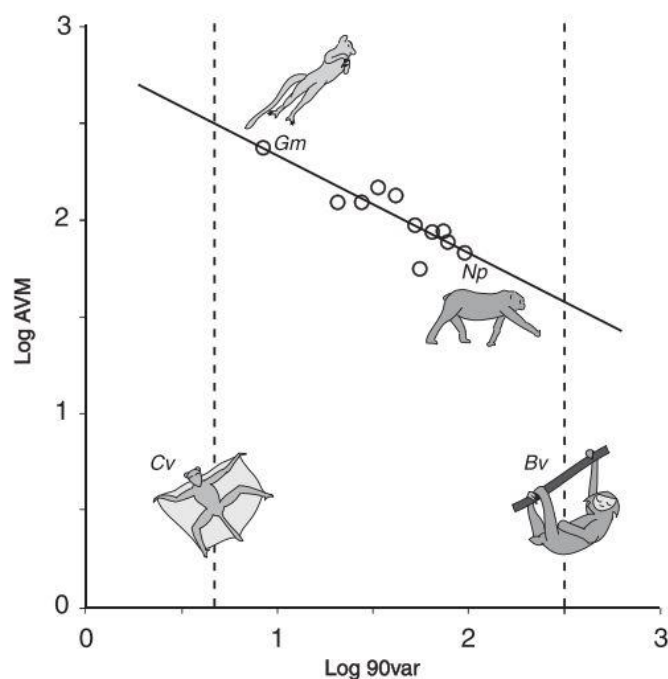


Figure 4.A Modèle proposé par Malinzak *et al.* (2012), utilisant deux paramètres locomoteurs (AVM et 90var décrits en Chapitre 2) Bv : *B. variegatus*, Cv : *C. volans*, Gm : *G. moholi*, Np : *N. pygmaeus*.

Aux vues de ces relations entre morphologie et fonction, Benoît *et al.* (2013) proposent, à partir de pétreaux, des reconstructions du type locomoteur et de la sensibilité auditive de deux strepsirrhiniens primitifs de l'Eocène. Parmi les primates fossiles de France, l'espèce *Adapis parisiensis* est l'une des plus emblématiques. Outre le fait que cette espèce ait été étudiée par Cuvier (1822) lors de l'essor de la paléontologie, cette espèce compte parmi les faunes des phosphatières du Quercy qui témoigne des grands changements fauniques et climatiques à la transition Eocène/Oligocène (Legendre, 1988). De plus, le matériel fossile post-crânien et crânien est abondant, bien préservé et bien étudié permettant, entre autres, des reconstitutions paléo-environnementales.

Dans ces études, l'oreille a surtout été étudiée de manière descriptive d'un point de vue anatomique et pour des reconstructions phylogénétiques, mais son aspect fonctionnel n'a pas été abordé. Vu la qualité de préservation du matériel et le nombre de crânes et la possibilité d'appliquer aujourd'hui des méthodes non destructives, il est apparu opportun d'étudier la relation entre la morphologie et la fonction chez cette espèce. Par rapport aux autres études, ce matériel permet d'intégrer de la variation intra-spécifique. De plus il existe plusieurs interprétations concernant la locomotion pour cette espèce, et l'idée de mener un travail sur l'oreille nous permettrait d'infirmer ou de confirmer l'une ou l'autre de ces hypothèses. C'est l'objet de la publication parue dans la revue *The Anatomical Record*.

Eocene paleoecology of *Adapis parisiensis* (Primate, Adapidae): From inner ear to lifestyle

Margot Bernardi^{1,2}, and Sébastien Couette^{1,2}

¹ EPHE, PSL Research University Paris, France

² Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France


Correspondence

Margot Bernardi, Biogéosciences, UMR CNRS 6282, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France

E-mail: margot.bernardi@etu.ephe.fr

**Article soumis dans *The Anatomical Record* le 12 décembre 2016,
révisé le 3 février 2017,
et accepté le 13 février 2017.**

Eocene Paleocology of *Adapis parisiensis* (Primate, Adapidae): From Inner Ear to Lifestyle

MARGOT BERNARDI ^{1,2,*} AND SÉBASTIEN COUETTE^{1,2}

¹EPHE, PSL Research University, Paris, Dijon, 21000, France

²Biogéosciences, UMR CNRS 6282, Univ Bourgogne Franche-Comté,
6 Bd Gabriel, Dijon, 21000, France

ABSTRACT

European adapids, especially *Adapis parisiensis*, have been extensively studied over the past two centuries, essentially for taxonomic and phylogenetic purposes. Analyses of dental, cranial, and postcranial morphology have led to various hypotheses about the diet, locomotion, and lifestyle of this fossil primate species. As the morphology of *Adapis parisiensis* is not directly comparable to any extant species, some interpretations are still debated. The inner ear is crucial to several functional parameters, such as auditory acuity, balance, agility, orientation, and head motion speed during locomotion. We examined the inner ear morphology of *Adapis parisiensis* in order to make some functional inferences, using μ CT techniques to access the internal morphology without damaging the fossil specimens. We analyzed the length and shape of the cochlea, the size of the oval window, and the size and orientation of the semicircular canals of seven *Adapis parisiensis* crania. Results indicate that the species was more sensitive to high frequencies than low frequencies. Results for locomotion style are different, depending on the method used. Results about the coefficient of agility are in good agreement with previous studies, proposing a slow/medium slow locomotion for the fossil species. In contrast, angular velocity magnitude (AVM) results show a great range of variation in the locomotor repertory for *Adapis parisiensis*, probably indicating that the model used is not adapted to the study of the fossil record. A comparison to measurements of extant strepsirhines leads us to conclude that *Adapis parisiensis* was probably monogamous and solitary, with a small home range. *Anat Rec*, 300:1576–1588, 2017. © 2017 Wiley Periodicals, Inc.

Key words: *Adapis parisiensis*; inner ear; hearing sensitivity; locomotion

Many fossils of the genus *Adapis*, from the Late Eocene of Europe (Priabonian), have been found in the Quercy paleokarstic deposits (Godinot, 1984), but some forms (including the type specimen) are from the Paris Basin (Cuvier, 1822; Blainville, 1841). Initially, the fossil record for this genus was composed of a set of very well-preserved crania and mandibles, found during nineteenth century phosphate mining activities. They were described by Filhol (1874) and by Stehlin (1912), but their precise origin remains unknown. Among European fossil primates, adapids have frequently been studied since the description of *Adapis parisiensis* by Cuvier in 1822. Fossil crania of this particular species are

This article was published online on 7 June 2017. An error in the Acknowledgement section was subsequently identified. This notice is included in the online and print versions to indicate that both have been corrected on 20 June 2017.

Grant sponsor: CRB FABER program; Grant numbers: CRB_9201AAO047S01518 and 2014-9201AAO052S01517.

*Correspondence to: Margot Bernardi, EPHE, PSL Research University, Paris, Dijon, 21000, France. Tel: (33)-6-59 77 70 68 E-mail: margot.bernardi@etu.ephe.fr or margot.bernardi@u-bourgogne.fr

Received 12 December 2016; Revised 3 February 2017; Accepted 13 February 2017.

DOI 10.1002/ar.23609

Published online 27 April 2017 in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).

TABLE 1. Skull characteristics for *Adapis parisiensis* specimens

Specimens	Location	Inner ear	Voxel size (μm)
ACQ211	University of Montpellier	Right (damaged cochlea)	94*94*94
Basel-QW1530-1936	Basel Museum of Natural History	Left	60*60*60
MaPHQ 339	Montauban Museum of Natural History	Right and Left	56.05*56.05*56.05
Munchen XV-1860-2	Institute of Paleontology and Geology in Munich	Left	60*60*60
PLV14	Catholic University of Louvain	Right and Left (damaged right SC)	36.13*36.13*40.59
NHMUK 1345	British Museum of Natural History, London (Morphosource)	Right and Left	23.26*23.26*23.26
UMZC 538	University Museum of Zoology of Cambridge (Morphosource)	Right and Left	38.46*38.46*38.46

generally in a very good state of preservation, possessing many identifiable characters, and thus providing reliable indications about Eocene primate forms. From the late nineteenth to the early twentieth century, the morphology of this species was extensively described for taxonomic purposes (Filhol, 1874; Stehlin, 1912), but no studies after that time focused specifically on *A. parisiensis*, until the 1960s. Then, during field work in the Quercy region, much new material was added to the fossil record, including isolated teeth, cranial fragments, and postcranial bones (De Bonis, 1964; De Bonis et al., 1973; Louis and Sudre, 1975; Geze, 1978; Sudre, 1978; Crochet et al., 1981; Bacon and Godinot, 1998). New fossils were also found in England (Cray, 1973), Switzerland (Hartenberger, 1970; Hooker and Weidmann, 2000; Becker et al., 2013) and Spain (Crusafont Pairó and Golpe Posse, 1975; Jiménez Fuentes et al., 1989). Closer examination of the fossil record, in the light of these new findings, indicates much greater diversity within the genus *Adapis* than previously supposed.

The existence of two distinct forms (large and small) led to early identification of the di-specific nature of the genus, yet the idea of variation within *Adapis* remained counterintuitive for decades, leading to contradictory interpretations. The large and small forms have been considered either as different genera (Gervais, 1876; Szalay, 1974; Szalay and Delson, 1979; Hartwig, 2002; Fleagle, 2013), or as two distinct species of the same genus (Filhol, 1874; Rüttimeyer, 1888, 1891; Stehlin, 1912; Depéret, 1917; Crusafont Pairó, 1967; Gingerich, 1977a). Differences between large and small specimens have also been interpreted in terms of sexual dimorphism (Gingerich, 1981), further complicating taxonomic understanding, but reinforcing the notion of great intragroup variation.

Many phylogenetic studies of *A. parisiensis* have focused on its morphology, to assess the primitive conditions of a group of European primates (Gingerich, 1977a,b; Schwartz and Tattersall, 1979; Gingerich and Martin, 1981; Schwartz and Tattersall, 1982; Godinot, 1998). Morphological studies have also been used for paleobiology, to study sexual dimorphism (Gingerich, 1981; Gingerich and Martin, 1981), body mass (Gingerich, 1977b; Gingerich et al., 1982), and activity rhythms (Lanèque, 1993). Paleocological studies have often focused on locomotor behavior. Based on femur

morphology, *A. parisiensis* has sometimes been classified as a slow-moving arboreal quadruped, similar to the Lorissidae (Dagosto, 1983, 1993). Other studies have proposed greater intraspecific variation, distinguishing five types of locomotion, from slow-climbing to walking-running (Godinot and Jouffroy, 1984; Beard et al., 1988; Godinot, 1991; Bacon and Godinot, 1998).

Paleoprimatologists have focused on the morphology of the cranium base, and especially of the ear, as it provides a useful set of characters for cladistic analysis, within a phylogenetic framework (Saban, 1963; MacPhee and Cartmill, 1986; Szalay et al., 1987). Technological advances, such as μCT scanners, now provide access to intracranial structures, allowing more precise investigation of the phylogenetic signal expressed by the inner ear (Silcox et al., 2009; Lebrun et al., 2010). Morphological variables of the inner ear have also been used to characterize the main parameters of hearing capacity (Coleman and Ross, 2004; Kirk and Gosselin-Irardi, 2009; Coleman and Colbert, 2010; Coleman et al., 2010). After establishing models in extant primates, several studies have estimated hearing capacity in fossil primates, but either without *Adapis* specimens (Coleman and Colbert, 2010), or without specific focus on this genus (Coleman and Boyer, 2012; Benoit et al., 2013). As the inner ear is also the center of balance, thus playing a major role during movement, inner ear morphology can also be used to assess locomotor behavior (Spoor et al., 2002).

The aim of our work is to study intraspecific variation in *Adapis parisiensis*, using μCT techniques for the analysis of inner ear morphology. Results will be interpreted in terms of hearing sensitivity and of locomotor behavior. The intraspecific variability of these parameters will be described and discussed in the light of previous paleobiological and paleoenvironmental hypotheses.

MATERIAL AND METHODS

Several *Adapis parisiensis* crania, archived at European institutions, had previously been scanned by μCT , at various resolutions. Only five of these crania were well enough preserved to display measurable auditory structures, so two more cranium scans were obtained from the Morphosource database, available online at www.morphosource.org (Table 1). Each cranium was

1578

BERNARDI AND COUETTE

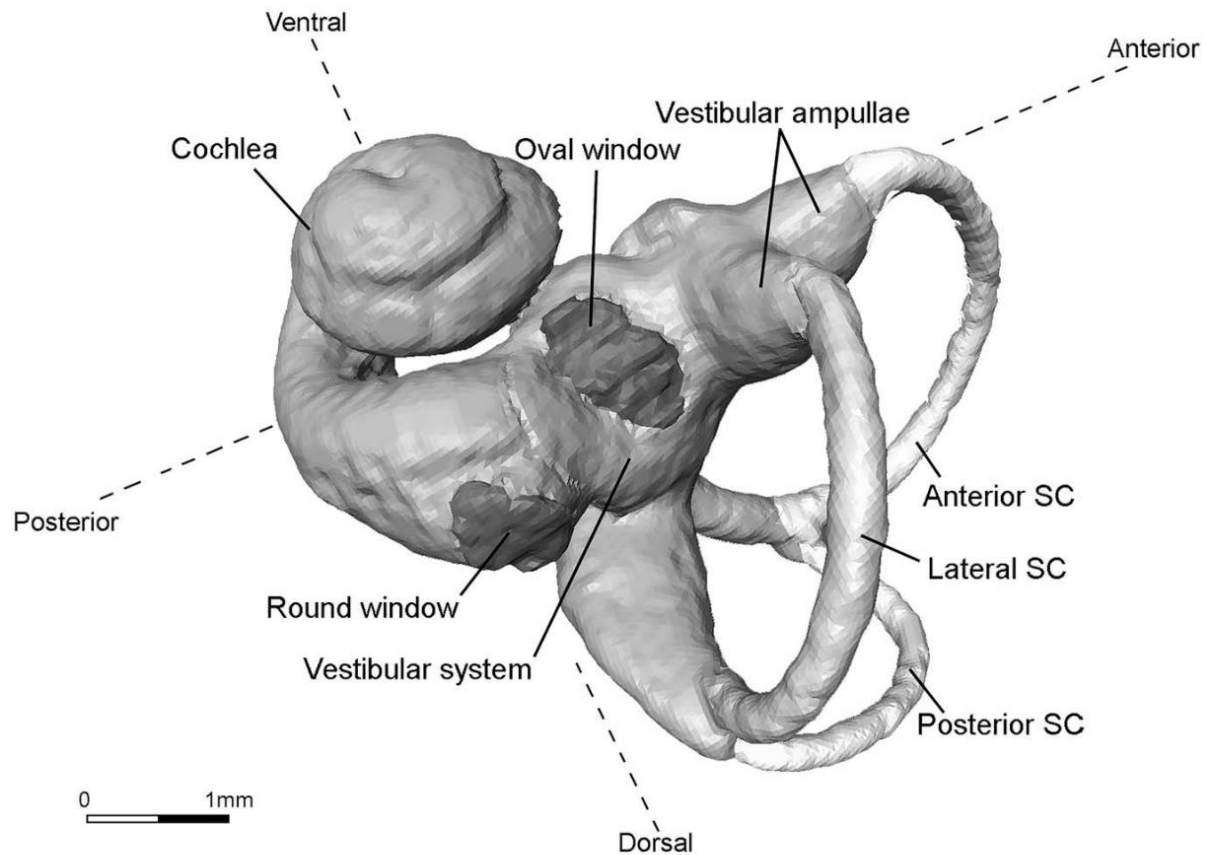


Fig. 1. Structures of the inner ear of *Adapis parisiensis* (Basel-QW1530-1936). SC: Semicircular Canal. VA: Vestibular ampulla. Dashed lines indicate orientation.

TABLE 2. Radius of semicircular canal (in mm) and body mass estimates (in g)

Specimen	Ear	LSC radius	LSC BM	ASC radius	ASC BM	PSC radius	PSC BM
ACQ211	R	1.31	230.5	1.84	1010	1.28	169
Basel-QW1530-1936	L	1.63	606	1.34	202	1.42	250
MaPHQ 339	R	1.28	231	1.54	377	1.25	198
MaPHQ 339	L	1.31	192	1.53	389	1.33	178
MaPHQ 339	M	1.30	211.5	1.54	383	1.29	188
Munchen XV-1860-2	L	1.42	321	1.82	977	1.40	237
PLV14	L	1.31	409	1.72	704	1.50	188
NHMUK 1345	R	1.76	448	1.50	915	1.49	264
NHMUK 1345	L	1.53	897	1.80	341	1.44	300
NHMUK 1345	M	1.65	672.5	1.65	628	1.47	282
UMZC 538	R	0.72	39	0.69	25	0.97	73
UMZC 538	L	0.71	38	0.71	24	0.95	77
UMZC 538	M	0.72	38.5	0.70	24.5	0.96	75
<i>A. parisiensis</i>	M	1.3(±0.29)	355(±208)	1.51(±0.37)	561(±347)	1.33(±0.17)	198(±62)

LSC: Lateral Semicircular Canal; PSC: Posterior Semicircular Canal; ASC: Anterior Semicircular Canal; SC: Semicircular Canal; R: Right ear; L: Left ear; M: Mean of both ears.

manually segmented under Avizo software (8.0.1 VSG), to extract the inner ear structures. When right and left ears were present, both were segmented and the resulting measurements were averaged. Voxel size was calibrated to scale the structures. Four measurements were

used (Fig. 1): the cochlear length, the area of the oval window, the radius of the three semicircular canals, and the angle between each semicircular canal, based on procedures in Silcox et al. (2009) and Coleman and Boyer (2012). The “3D Length” Avizo tool was used for all

TABLE 3. Body mass estimates (BM) based on data from the literature, general values for the species, or based on skull length (Jerison, 1973; Radinsky, 1977; Ramdarshan et al., 2016), postcranial elements (Dagosto and Terranova, 1992), molar proportions (Ramdarshan and Orliac, 2016), and molar measurements (Lanèque, 1990, equation from Gingerich et al., 1982). The check marks indicate that the values are used to estimate the mean for the corresponding specimen. NA indicates the Not Available information.

Specimens	<i>A. parisiensis</i> mean	ACQ211	Basel-QW1530-1936	MaPHQ 339	Munchen XV-1860-2	PLV14	NHMUK 1 345	UMZC 538
a)								
Coleman and Boyer (2012)	1500	NA	NA	NA	NA	✓	✓	✓
BM Benoit et al. (2013)	2000	✓	✓	NA	NA	NA	NA	✓
	Without reference to specimens							
BM Fleagle (2013)	1300	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Long et al. (2015)	1300–1700	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Radinsky (1977)	1600–2540	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Jerison (1973)	1700	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Dagosto and Terranova (1992)	1544	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Ramdarshan et al. (2016)	1863	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Ramdarshan and Orliac (2016)	1911–2350	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
BM mean literature	1360	1650	1650	1300	1300	1400	1400	1600
b) BM upper M1 this study	2097	1568	NA	2360	2272	2121	1845	2416
BM upper M2 this study	2202	1935	NA	2833	3088	2119	2377	2599
c) Mean BM (g) Literature and molars	1887	1701	1650	2164	2220	1760	1756	1963
		(±522)	(±4447)	(±1951)	(±2213)	(±892)	(±750)	(±698)

measurements. The program R (Version 3.2.3, R Core Team, 2015) was used for descriptive statistics and tests. We tested measurement error for manual segmentation by replicating measurements three times on four specimens, resulting in a negligible error of 2.23%. A confidence interval at 95% is given for mean values in the tables (Tables 2–6). For this sample size, non-parametric statistical tests were best adapted for mean comparisons (Mann-Whitney and Kruskal-Wallis rank tests).

Locomotor Behaviors

Factors computed for extant species can also be used to postulate locomotor behavior for extinct species, e.g. coefficient of agility (Spoor et al., 2007; Walker et al., 2008; Silcox et al., 2009), angular velocity magnitude (Billet et al., 2012; Malinzak et al., 2012), or a combination of the two (Benoit et al., 2013).

Coefficient of Agility

The coefficient of agility is used to evaluate the motion of the head, which indicates locomotor behavior. The semicircular canal (SC) radius, corrected by body mass (BM), is used to compute this coefficient (Spoor et al., 2007; Silcox et al., 2009). We used SC length and height to estimate the SC radius (Spoor et al., 2007; Silcox et al., 2009; Benoit et al., 2013). Semicircular canal length is measured between the points where the SC joins the vestibular ampullae, while SC height measures the perpendicular bisector of SC length, from the inner edge of the SC to the point of intersection with the vestibular system (Fig. 2a). The SC radius was calculated for each of the three semicircular canals, using Eq. 1:

$$\text{Radius} = 0.5 * (\text{length} + \text{height}) / 2 \quad (1)$$

Table 2 presents the SC radius mean values for the seven specimens. These values can be used to calculate BM, using the equation given by Spoor et al. (2007). Body mass estimates based on SC radius values (Table 2) cannot, however, be used to calculate the coefficient of agility when the SC radius is one of the terms in the equation.

In order to overcome this difficulty, the mean BM estimates used in this study (Table 3) are based on BM estimates from previous studies (Coleman and Boyer, 2012; Benoit et al., 2013; Fleagle, 2013), averaged with BM calculated using the equation given in Gingerich et al. (1982), applied to upper molar measurements (M1 and M2) from Lanèque (1990). It then becomes possible to calculate the coefficient of agility, using Eq. 2, the Primate predictive equation proposed in Silcox et al. (2009):

$$\begin{aligned} \text{LOG}_{10} (\text{Coefficient of agility}) &= 1.114 - 0.302 \\ &* \text{LOG}_{10} (\text{BM in gram}) + 1.522 \\ &* \text{LOG}_{10} (\text{mean SC radii in mm}) \end{aligned} \quad (2)$$

Angular Velocity Magnitude (AVM)

Angular Velocity Magnitude (AVM), based on the angles between the semicircular canals, expresses the speed of rotation of the head during locomotion. The linear model for mammals proposed by Malinzak

1580

BERNARDI AND COUETTE

TABLE 4. Coefficient of agility estimates using the mean of the semicircular radius and body mass mean from the literature and molar measurement (Table 3c)

Specimen	Ear	Mean SC radius	Mean BM	Coefficient of agility	Spoor's scale
ACQ211	R	1.48	1701	2.62	slow/medium slow
Basel-QW1530-1936	L	1.46	1650	2.82	slow/medium slow
MaPHQ 339	R	1.36	2164	2.16	slow/medium slow
MaPHQ 339	L	1.39	2164	2.23	slow/medium slow
MaPHQ 339	M	1.37	2164	2.20	slow/medium slow
Munchen XV-1860-2	L	1.55	2220	2.55	slow/medium slow
PLV14	L	1.51	1760	2.59	slow/medium slow
NHMUK 1345	R	1.58	1756	2.79	slow/medium slow
NHMUK 1345	L	1.59	1756	2.75	slow/medium slow
NHMUK 1345	M	1.59	1756	2.77	slow/medium slow
UMZC 538	R	0.79	1963	1.05	Very slow
UMZC 538	L	0.79	1963	1.04	Very slow
UMZC 538	M	0.79	1963	1.05	Very slow
<i>A. parisiensis</i>	M	1.39 (± 0.26)	1887 (± 213)	2.37 (± 0.57)	slow/medium slow

LSC: Lateral Semicircular Canal; PSC: Posterior Semicircular Canal; ASC: Anterior Semicircular Canal; SC: Semicircular Canal; R: Right ear; L: Left ear; M: Mean of both ears. Spoor's scale from Spoor et al. (2007).

TABLE 5. Characteristics of semicircular canals (angles, LOG90VAR and LOGAVM)

Specimen	Ear	ASC/LSC	ASC/PSC	PSC/LSC	LOG 90VAR	LOG AVM
ACQ211	R	98.84	90.65	78.16	1.33	2.15
Basel-QW1530-1936	L	84.41	87.93	83.34	1.16	2.24
MaPHQ 339	R	114.40	79.82	93.99	1.59	2.02
MaPHQ 339	L	106.46	96.42	89.14	1.38	2.13
MaPHQ 339	M	110.43	88.12	91.57	1.49	2.08
Munchen XV-1860-2	L	97.78	89.40	92.70	1.04	2.30
PLV14	R	NA	NA	NA	NA	NA
PLV14	L	131.42	92.31	77.76	1.75	1.94
NHMUK 1345	R	83.52	89.21	87.66	0.90	2.37
NHMUK 1345	L	76.04	89.78	88.06	1.20	2.22
NHMUK 1345	M	79.78	89.50	87.86	1.05	2.30
UMZC 538	R	87.28	89.19	80.35	1.06	2.29
UMZC 538	L	88.81	93.41	83.00	1.06	2.29
UMZC 538	M	88.05	91.30	81.68	1.06	2.29
<i>A. parisiensis</i>	M	98.67 (± 16.4)	89.89 (± 1.51)	84.72 (± 5.64)	1.27 (± 0.26)	2.18 (± 0.13)

LSC: Lateral Semicircular Canal; PSC: Posterior Semicircular Canal; ASC: Anterior Semicircular Canal; R: Right ear; L: Left ear; M: Mean of both ears.

TABLE 6. Characteristics of hearing sensitivity based on cochlear length and oval window area

Specimen	Ear	Cochlear length (in mm)	Oval window area (in mm ²)	Low-frequency sensitivity (in dB)	High-frequency sensitivity (in dB)
ACQ211 ^a	R	NA	NA	NA	NA
Basel-QW1530-1936	L	19.85	0.99	35.12	21.46
MaPHQ 339	R	19.64	0.40	36.21	10.51
MaPHQ 339	L	19.40	0.97	35.62	21.10
MaPHQ 339	M	19.52	0.69	35.92	15.81
Munchen XV-1860-2	L	19.80	1.12	35.24	24.24
PLV14	R	20.26	0.84	34.12	18.28
PLV14	L	20.06	0.66	34.62	14.42
PLV14	M	20.16	0.75	34.37	16.35
NHMUK	R	20.59	0.75	33.33	16.39
NHMUK	L	21.44	0.92	31.28	19.96
NHMUK	M	21.01	0.84	32.31	18.18
UMZC 538	R	9.17	0.22	61.11	4.95
UMZC 538	L	9.21	0.22	61.02	5.06
UMZC 538	M	9.19	0.22	61.07	5.01
<i>A. parisiensis</i>	M	18.25 (± 4.9)	0.77 (± 0.34)	39 (± 11.42)	16.79 (± 6.97)

^aDamaged cochlea.

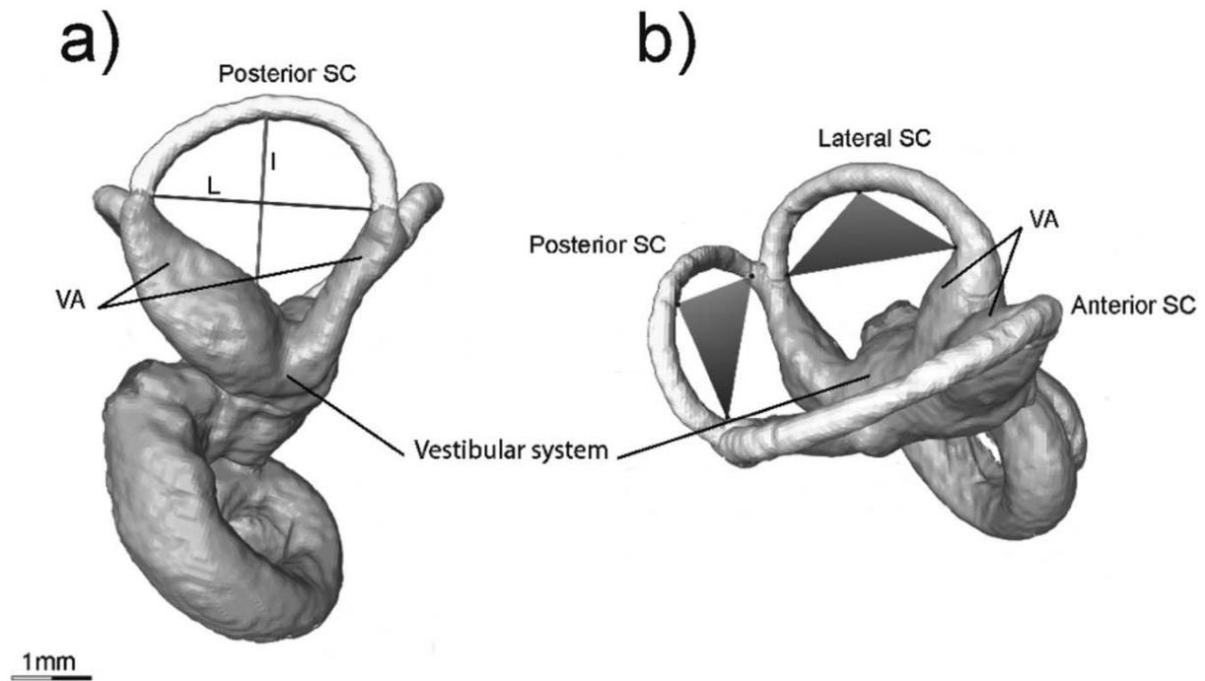


Fig. 2. Measurement of radius (a) and semicircular canal plane (b) of *Adapis parisiensis* left ear (Basel-QW1530-1936) (a) L: Length; I: height. (b) Two examples of plane, for posterior and lateral semicircular canals, by placing 3 points on each canal. SC: Semicircular Canal; VA: Vestibular Ampulla.

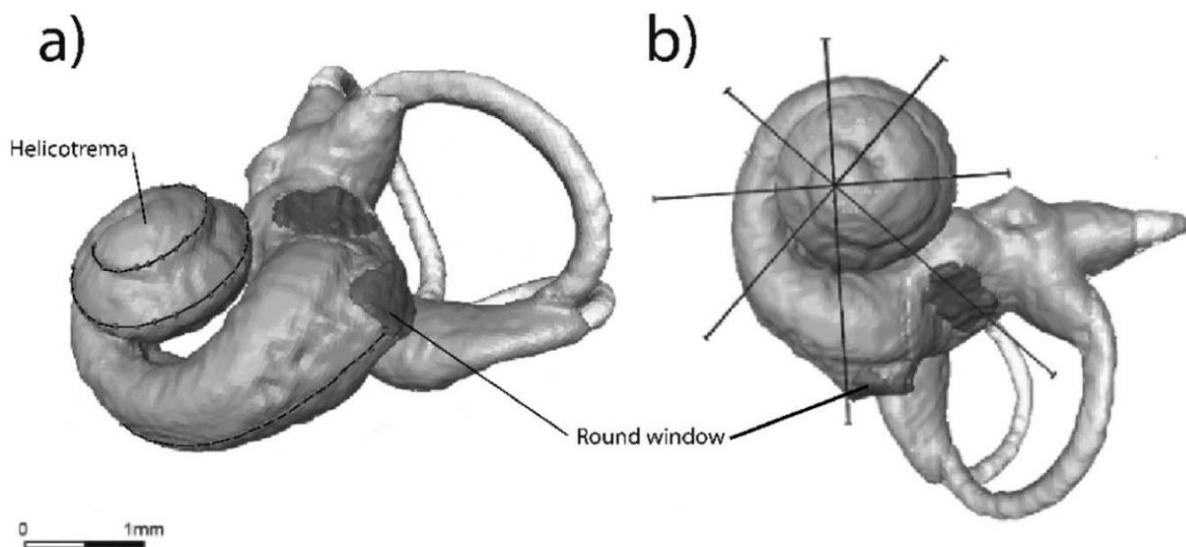


Fig. 3. Measurement of cochlear length, *Adapis parisiensis* left ear (Basel-QW1530-1936). (a) Using small segments from the helicotrema to the round window. (b) Estimates of the number of cochlear turns.

et al. (2012) is used to obtain AVM values. First, a plane is defined for each SC, by placing a point at each end where the SC joins the vestibular ampullae, and a third

point on the internal edge of the SC (Fig. 2b). We used the normal vectors to compute the angle between two planes. Each of these three angles is then compared to

1582

BERNARDI AND COUETTE

90°, and the sum of these deviations (90VAR) is used to obtain the AVM for a given specimen, with Eq. 3:

$$\text{LOG}_{10}(\text{AVM}) = -0.51 * \text{LOG}_{10}(\text{90VAR}) + 2.83 \quad (3)$$

Hearing Sensitivity

As the cochlea and oval window of ACQ211 were damaged, only six specimens could be used to evaluate hearing sensitivity. We calculated the hearing sensitivities for 250 Hz and 32 kHz, which correspond to low- and high-frequency thresholds, according to Coleman (2009). Hearing sensitivity is expressed as Sound Pressure Level (SPL) measured in decibels (dB). If sound can be perceived at a reduced SPL, hearing sensitivity is good. Hearing sensitivity values for low and high frequencies are obtained with Eqs. 4 and 5, as proposed by Coleman and Boyer (2012):

$$\text{Hearing sensitivity at 250 Hz (dB)} = -2.433 * \text{cochlear length (mm)} + 83.43 \quad (4)$$

$$\text{Hearing sensitivity at 32 kHz (dB)} = 21.467 * \text{oval window area (mm}^2\text{)} + 0.297 \quad (5)$$

To estimate cochlear length, we adapted the protocol proposed by Coleman and Boyer (2012). To homogenize the method, we set a number of points for each cochlear turn. Twenty points were placed on the first half of the first turn, 30 points on the second half, 40 points on the first half of the second turn, 50 points on the second half, 30 points on the first quarter of the third turn, and 40 points on the second quarter. The first point is at the center of the helicotrema and the last point is where the cochlea touches the round window (Fig. 3). Distances between points are summed to obtain the total cochlear

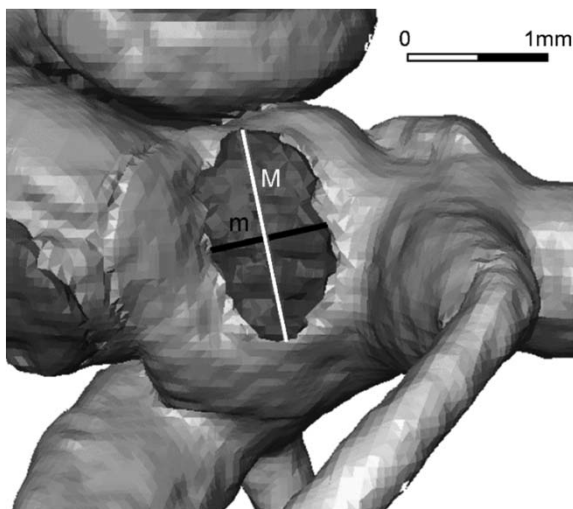


Fig. 4. Measurement of oval window area, using major axis length (M) and minor axis length (m). Example for Basel-QW1530-1936 (left ear).

length. As the oval window shape is almost elliptic, we measured the major (M) and minor (m) axis lengths (Fig. 4). The oval window area is then calculated using Eq. 6, from Coleman et al. (2010):

$$\text{Area} = \pi * (M/2) * (m/2) \quad (6)$$

RESULTS

Locomotor Behaviors

Body mass. Body mass estimates, which are necessary to infer locomotor behaviors, are given in Table 3. Values for a given specimen vary greatly. Mean body mass values based on SC radii (Table 2) are far smaller than values from the literature (Table 3a), and intraspecific variation is also high: from 46 to 528 g. Values from upper molars (M1 and M2) are closer to values from the literature, but estimates can still differ by more than 400 g (Table 3b). Intraspecific variation in mean BM values (based on upper molar and literature) ranges from 1650 to 2200 g (Table 3c).

Coefficient of Agility. The coefficient of agility was estimated for each ear, except PLV14 (right ear), which could not be measured due to canal damage. Values ranged from 1.05 to 2.82, with a mean at 2.37 (± 0.57). However, if UMZC 538, which presents some morphological differences, is excluded, values range from 2.20 to 2.82, with a mean at 2.59 (± 0.23). Spoor et al. (2007) defined a six-point scale based on discrete coefficient of agility values (from one to six). Our continuous values fall between levels two and three on Spoor's scale, corresponding to "slow" and "medium slow" species, attesting to quite slow locomotor behavior for *Adapis parisiensis* (Table 4). Coefficient of agility variation between right and left ears for the same specimen is low (MaPHQ 339: 0.07, NHMUK 1345: 0.04, and UMZC 538: 0.01), and much lower than variation between specimens. Coefficients of agility computed from only one ear can therefore be considered reliable.

Angular velocity magnitude. The three inter-canal angles for the seven specimens are presented in Table 5. The ASC/LSC angle shows much greater deviation from 90°, with the greatest variance of deviation ($\sigma^2=314.10$). The other two angles are closer to 90°, with medium (PSC/LSC $\sigma^2=37.18$) to low variance of deviation (ASC/PSC $\sigma^2=2.63$). All three results are significantly different for variance (Bartlett $K^2=22.2$, $df=2$, $P<0.001$). In the model by Malinzak et al. (2012), Log AVM values for Primates range from 1.82 (slow climbing) to 2.36 (fast leaping). The mean value for this study is 2.18, but values vary between 1.94 and 2.3, covering almost the entire range of primate locomotor behaviors in Malinzak et al. (2012).

Hearing Sensitivity

Sound Pressure Level (SPL) was used to estimate hearing sensitivity, with smaller values indicating greater sensitivity. Hearing sensitivity was not estimated for ACQ211, which could not be used due to cochlear damage (Table 6). Mean results indicate that *Adapis parisiensis* is better adapted for the detection of high frequencies (16.79 dB ± 6.97) than for low frequencies (39 dB ± 11.42). Mean values for high and low

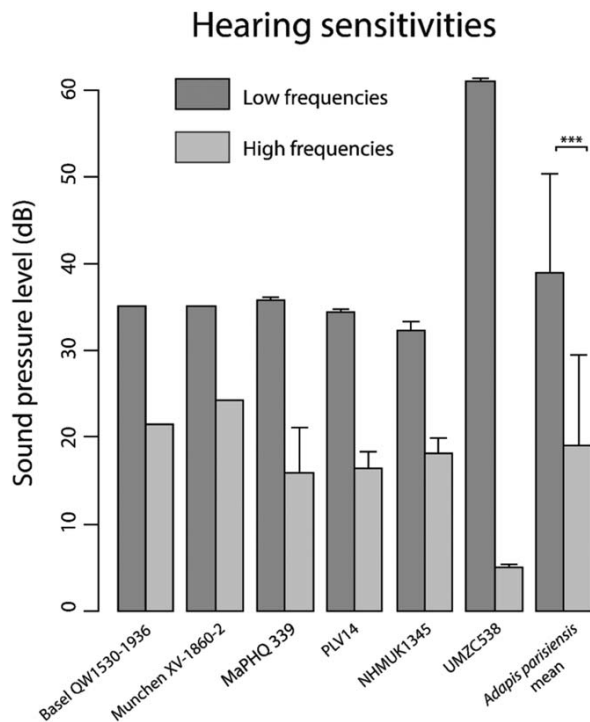


Fig. 5. Hearing sensitivity to low (250 Hz) and high frequencies (32 kHz) for six *Adapis parisiensis* specimens.

frequencies are significantly different ($W = 36$, P -value = 0.0022). Closer examination of the results reveals two outlying specimens, MaPHQ 339 (right ear) and UMZC 538. The morphology of UMZC 538 explains its reduced cochlear length and smaller oval window area, resulting in extreme values for hearing sensitivity (Fig. 5). The oval window area is also smaller for the right ear of MaPHQ 339, resulting in an unusually small value for high-frequency sensitivity. In contrast, all values for the left ear of MaPHQ 339 are coherent with the mean values. If these two outliers are excluded, high frequencies ($20.26 \text{ dB} \pm 3.81$) are still detected better than low frequencies ($34.53 \text{ dB} \pm 1.65$). Mean values for high and low frequencies remain significantly different ($W = 25$, P -value = 0.0079).

DISCUSSION

Locomotor Behaviors

Body mass. Inferring body mass from skeletal parts has been a major challenge for many years, particularly in fossil species. Values available in the literature for *Adapis parisiensis* BM, are, most of the time, estimations based on few specimens, generalized to the species (Table 3a), thus leading to very approximate values. For example, the BM values proposed by Jerison (1973), Radinsky (1977), Gingerich et al. (1982), and more recently by Long et al. (2015) or Harrington et al. (2016) are based on only one or two specimens. In this study, we sought to include as many specimens of the fossil species as possible, and our results suggest that

intraspecific variation needs to be investigated more fully. Spoor et al. (2007) proposed BM estimates for primates based on SC radius values. Yet this method produced greatly underestimated BM values for all seven specimens (Table 2), compared with values from the literature (Table 3), indicating that it may not be appropriate for *Adapis parisiensis*.

Semicircular canal radius measurements for three of the specimens in this study can be found in Silcox et al. (2009), but their values are slightly different: 0.12 mm smaller for PLV14 and MaPHQ 339, and 0.14 mm smaller for NHMUK 1345. This slight difference might be due to the manual segmentation step, or to inter-experimenter variability. However, as the difference is less than 10%, the body mass values based on SC radius should not have been 50% smaller than those found in the literature.

Gingerich et al. (1982) and Conroy (1987) established correlations between tooth dimensions and body mass. However, they noticed that these correlations are affected by factors such as taxonomy, ecology, and diet. Accurately estimating body mass is particularly important in paleoprimateology because of its impact on lifestyle traits (e.g. Kay, 1984; Fleagle, 2013), underlining the importance of using several methods to obtain reliable estimates for this parameter.

Stehlin (1912) was the first to recognize sexual dimorphism in *Adapis parisiensis*. Body mass was later quantified as up to 56% greater in males than in females, while crania were up to 16% longer (Gingerich, 1981). Although some variation in body mass is observed in our data (Table 3), the number of specimens with complete auditory structures is too small for a bimodal distribution of body mass to be detected statistically.

Coefficient of Agility. For six of the seven specimens in this study, the coefficient of agility values indicate head motion associated with slow or medium slow locomotion, using the Spoor agility classification (Spoor et al., 2007). Although our values are slightly lower than those in Silcox et al. (2009), as discussed above, our results are homogenous, and fall within the same range, confirming slow locomotion for the species. The extant species with the coefficient of agility most closely resembling that of *A. parisiensis* is *Loris tardigradus*, based on data from Spoor et al. (2007), indicating slow climber behavior, probably in continuous canopy. Spoor et al. (1998) have already mentioned the similarity in locomotor behavior between *Adapis* and *Loris* but they also mentioned a faster locomotor behavior, monkey-like quadrupedalism, for the fossil genus. The *Loris*-like interpretation is in agreement with other locomotor studies for this species, based on postcranial elements (Dagosto, 1983, 1993).

One specimen (UMZC 538) presents a much lower coefficient of agility, classified as extremely slow. This cranium is described in Gingerich and Martin (1981), and has been analyzed using morphometric methods (Lanèque 1992a, 1992b, 1993; Godinot et al., 1997), but has never been presented as a peculiar specimen of *Adapis parisiensis*. Yet, although this cranium is similar in shape and size to the other specimens, its inner ear morphology is very different, with smaller semicircular canal radii (Fig. 6). Various types of locomotion have been

proposed for *Adapis parisiensis* (Godinot and Jouffroy, 1984; Beard et al., 1988; Godinot, 1991, 1992, Bacon and Godinot 1998), but all authors seem to suspect faster locomotion than that originally proposed for the species, which is contradicted by our results for this particular specimen (UMZC 538).

Angular velocity magnitude. Values of AVM were plotted on the graphical model published by Malinzak et al. (2012). The species used to establish this model cover the entire range of primate locomotor behaviors. The fastest species is *Galago moholi*, characterized by leaping, running, and jumping behavior (Charles-Dominique, 1977). The slowest is *Nycticebus pygmaeus*, with slow, suspensory behavior. Our AVM values range from slow to fast locomotion, and our specimens are distributed all along the linear model proposed by Malinzak et al. (2012), indicating several possible locomotor behaviors for the species (Fig. 7). The AVM values for *A. parisiensis* ($n=7$) in this study cover 71.56% of all the primate AVM values ($n=25$) presented in Malinzak et al. (2012). Such intraspecific variation in locomotion behavior is completely incompatible with the variation found in extant strepsirrhines (Fleagle, 2013). The major difficulty with the Malinzak AVM model is that it does not integrate intraspecific variation. It is probable that the extant species used to determine the model present some variation in SC angles. Lebrun et al. (2010) quantified the intraspecific variation of inner ear shape in extant and extinct primates. Variation in shape is size-dependent, but also expresses a strong phylogenetic effect. In our study, this variation is most noticeable in the cochlea, but also affects SC proportions and disposition. The AVM values also present a certain variability. Results in Lebrun et al. (2010) show that variation of inner ear shape in adapids is comparable to that found in other strepsirrhines (e.g. Lemuroidea), and that *Adapis parisiensis* has small semicircular canals relatively to its cochlea, considered as a primitive state for strepsirrhines. Results based on primate inner ear values in Perrier et al. (2016) indicate that species with slow locomotor behavior present greater shape variation than faster species. Thus, the amount of intraspecific variation along the AVM linear regression depends on both size and locomotor behavior. Billet et al. (2012, 2015) reinforce the idea that intraspecific variation should be taken into account for an accurate estimate of locomotor behavior.

Three of the seven *Adapis parisiensis* specimens studied present very similar AVM values ($\text{LOGAVM} \approx 2.30$), and are thus close together in the Malinzak AVM model. One of the three is UMZC 538, which has very different inner ear morphology, expressed by its cochlea and SC radii. This difference does not seem to affect the angle between the canals. A fourth specimen, Basel QW 1530-1936, is also within the same range of locomotor behavior, with a LOG AVM value around 2.24. The three remaining specimens are distributed at regular intervals along the model. These results suggest that *Adapis parisiensis* is a fast species, but this hypothesis contradicts our previous results on agility and those of other studies dealing with postcranial elements (Dagosto, 1983, 1993). Our results on AVM values highlight the lack of correspondence between this

variable and other proxies of locomotion, as previously pointed out by Gonzales et al. (2013). The results obtained for *Adapis* AVM values suggest that the model is less reliable for this extinct species. By integrating intraspecific variation into the AVM model (Malinzak et al., 2012), more robust information about the locomotor behavior of *Adapis parisiensis* might be obtained, because the mean AVM value alone cannot be used as the reference value for locomotor behavior in this fossil species.

Hearing Sensitivity

Coleman and Boyer (2012) proposed hearing sensitivities of 35.5 dB (± 8.9) for low frequencies (250 Hz), and 20.7 dB (± 13.0) for high frequencies (32 kHz). Apart from specimen UMZC 538, with its peculiar inner ear morphology, our confidence intervals for hearing sensitivity are much smaller, for very similar values: 34.59 dB (± 1.7) for low frequencies (250 Hz), and 20.26 dB (± 3.81) for high frequencies (32 kHz). The difference in inner ear morphology (oval window area and cochlear length) observed in specimen UMZC 538 remains unexplained. However, even when specimen UMZC 538 is taken into account, the values obtained are close to those proposed by Coleman and Boyer (2012), and the variation is higher but still coherent. Our results underline the importance of considering intraspecific variation in fossil species, as shown by the homogeneity of the values obtained here, which provide reliable information about hearing sensitivity in *Adapis parisiensis*.

Our results for fossil species are also compared to extant primate audiometric data, taken from Coleman (2009), and Coleman and Colbert (2010). The extant primate species with the greatest auditory similarity to *Adapis parisiensis* are *Nycticebus coucang* (36 dB at 250 Hz and 23 dB at 32 kHz) and *Perodicticus potto* (33 dB at 250 Hz and 16 dB at 32 kHz). These two species belong to the strepsirrhine group, like *Adapis parisiensis* (Fleagle, 2013). As social drive is related to acoustic communication and hearing sensitivity (Ramsier et al., 2012), social behavior in *Adapis parisiensis* may have been similar to social behaviors in *Perodicticus potto* and *Nycticebus coucang*. These species are nocturnal, solitary, and monogamous (Charles-Dominique and Martin, 1970). The strongest behavioral difference between these three species is that *Adapis parisiensis* is diurnal, based on orbit size (Lanèque, 1993), which could imply some communication differences. Although diurnal and nocturnal species communicate differently, with visual signals for the former and olfactory signals for the latter (Gould et al., 1999), they both use vocal communication for social interaction, territory defense, and individual and species-specific recognition (Charles-Dominique, 1977). *Adapis parisiensis* was probably a solitary monogamous species, living within a small territory, thus explaining its better detection of high frequencies, which do not propagate over large distances (Waser and Brown, 1986). Based on extant species correlation between hearing sensitivity and home range (data from Charles-Dominique, 1977), we can infer a home range for *Adapis parisiensis* between 0.15 km² (like *Nycticebus coucang*) and 0.4 km² (like *Perodicticus potto*). Moreover, our paleoecological

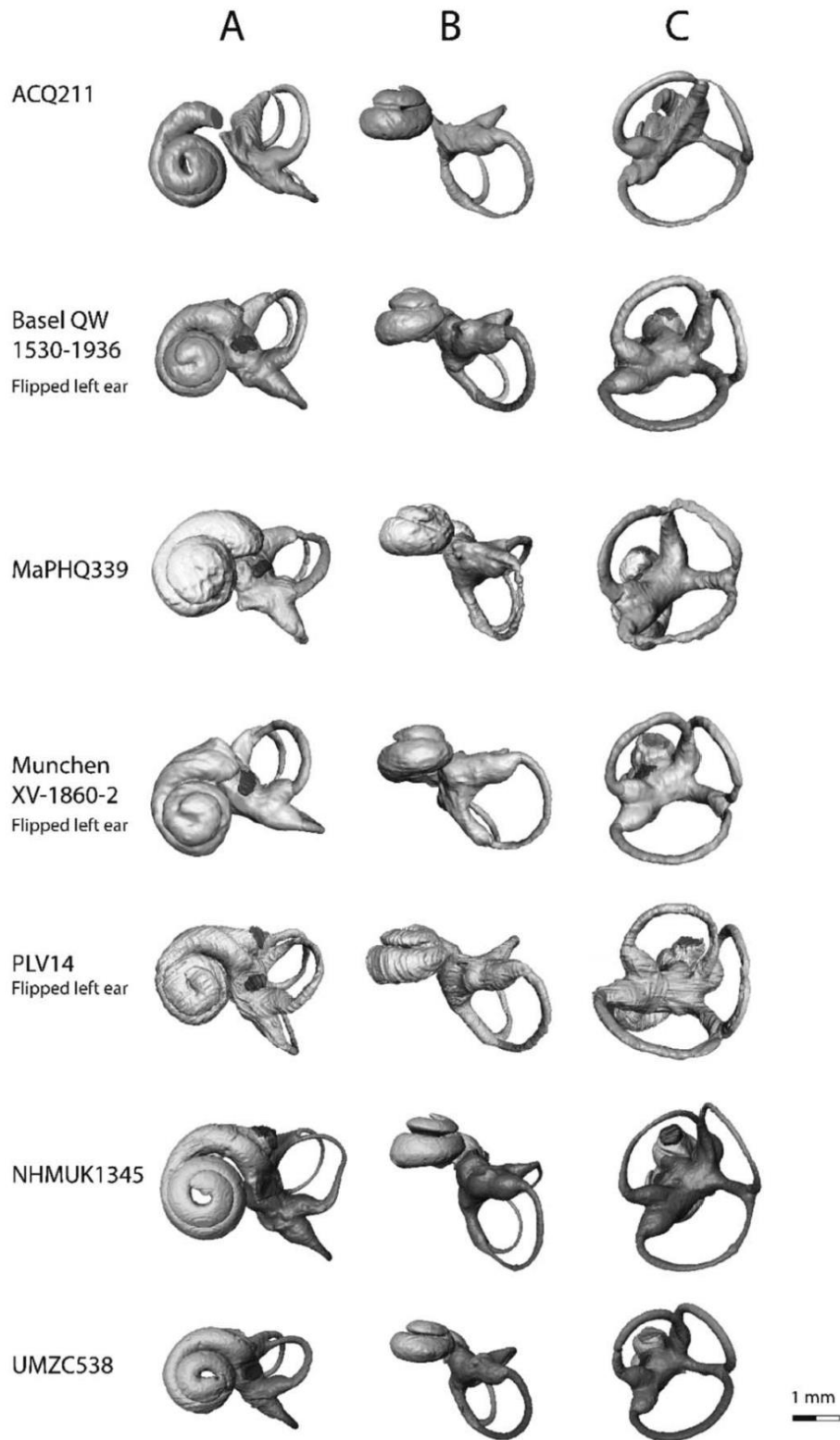


Fig. 6. Modeled ears for the seven specimens. For four specimens (ACQ 211, MaPHQ 339, NHMUK 1345, and UMZC 538), the right ear is shown; for three specimens (Basel QW 1530-1936, Munchen XV-1860-2, and PLV14) the left ear was flipped for easier comparison. (A) Ventral view, (B) Posterior view, and (C) Left side view.

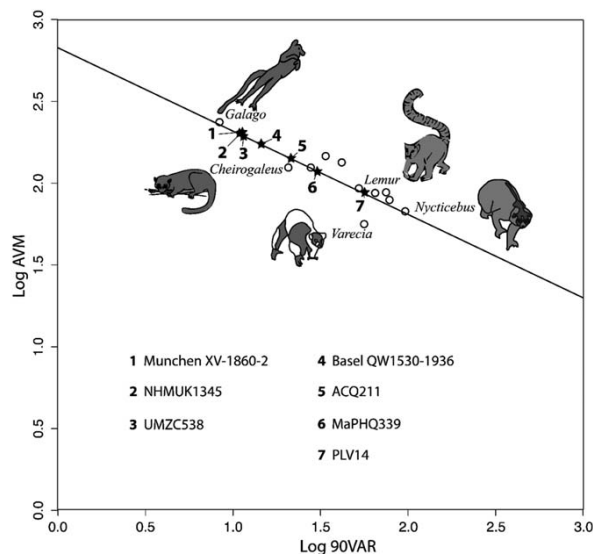


Fig. 7. The AVM model for extant primate species (adapted from Malinzak et al., 2012); black stars show the position of the seven *Adapis parisiensis* specimens (this study).

hypothesis could also indicate a slight to moderate level of sexual dimorphism in body weight and canine size for the fossil species. Extant species with this lifestyle present a low level of sexual dimorphism for these traits (Plavcan, 2001).

Coleman and Boyer (2012) focused on the phylogenetic effects of ear morphology. They conclude that better perception of high frequencies is an ancestral character. Ramsier (2013) also inferred better detection of high frequencies for ancestral strepsirrhines. The auditory characteristics resulting from our study of inner ear morphology in *Adapis parisiensis* are highly coherent with these earlier studies.

CONCLUSION

This study provides new information about the paleoecology and paleobiology of the Eocene primate species *Adapis parisiensis*. Two methods were used to estimate locomotor behavior, but the range of behaviors suggested by the AVM values probably overestimates the range of variation for this species. Developing an AVM model that integrates intraspecific variation would probably provide more robust information. For *Adapis parisiensis*, the coefficient of agility appears to provide more reliable results, which indicate that it was a slow, quadrupedal species, similar in locomotor behavior to *Loris tardigradus*.

Our results also provide more precise information about hearing sensitivity in *Adapis parisiensis*, which must have adapted to perceive high frequencies, as shown by the small confidence interval for the values obtained. Sensitivity to high frequencies is probably plesiomorphic, as previously suggested by many authors. Auditory sensitivity can also be interpreted in terms of paleoecology. *Adapis parisiensis* was probably monogamous and solitary, with a small home range. Quantifying

variation in ear morphology leads to new insights into this Eocene fossil fauna, its behavior and environment.

ADDENDUM

Intraspecific variation in primate fossil species remains a problematic issue, mainly because of the limited number of specimens available for study. Only seven specimens could be studied here, partly because the auditory region of some *Adapis parisiensis* crania is too damaged. Other, better preserved specimens exist, but may not yet have been scanned or, if already scanned, the data may not be readily available to the scientific community. In such cases, this may mean that a given specimen would need to be scanned several times for different studies, thus increasing the risk of specimen damage. Data acquisition is a costly process funded by many different institutions, through grant support, within the framework of specific research projects. Sharing data acquired through cutting-edge techniques, such as μ CT files, would be more economically responsible, but requires funding bodies to cooperate in data-sharing. Today, collaborative digital library projects, such as DigiMorph (<http://www.digi-morph.org/>), Morphosource (<http://morphosource.org/>), and Digital Morphology Museum (<http://dmm.pri.kyoto-u.ac.jp/>), are beginning to be developed. Data can be shared after acceptance of the copyright holder, following strict data-sharing policies. Data could then become accessible to the international scientific community. Recently, Borries et al. (2016) highlighted the necessity of improving the transparency, reproducibility, and usability of research studies, through the detailed documentation of primary data. We recommend that data-sharing, controlled by clear policies, should be included in this program.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Dr. Renaud Lebrun, Dr. Marc Godinot and Dr. Doug M. Boyer for access to the scans, and Dr Paul Tafforeau and the staff of beamlines ID19 and ID17 of the E.S.R.F. (European Synchrotron Radiation Facility). They also thank Dr. Renaud Lebrun for technical advice and the Biogéosciences Laboratory for providing access to the Morphoptics Platform. They are very grateful to their British colleague, Dr. Carmela Chateau Smith, for proofreading the English and improving the manuscript. The authors are very grateful to the anonymous reviewers and to Dr. Mary T. Silcox for their comments during the review process.

LITERATURE CITED

- Bacon AM, Godinot M. 1998. Analyse morphofonctionnelle des fémurs et des tibias des "*Adapis*" du Quercy: Mise en évidence de cinq types morphologiques. *Folia Primatol* 69:1–21.
- Beard KC, Dagosto M, Gebo DL, Godinot M. 1988. Interrelationships among primate higher taxa. *Nature* 331:712–714.
- Becker D, Rauber G, Scherler L. 2013. New small mammal fauna of the Middle Eocene age from a fissure filling at La Verrie de Roches. (Jura, NW Switzerland). *Rev Paléobiologie* 32:433–446.
- Benoit J, Essid EM, Marzougui W, Khayati Ammar H, Lebrun R, Tabuce R, Marivaux L. 2013. New insights into the ear region anatomy and cranial blood supply of advanced stem Strepsirhini: evidence from three primate petrosals from the Eocene of Chambi, Tunisia. *J Hum Evol* 65:551–572.

- Billet G, Hautier L, Asher RJ, Schwarz C, Crumpton N, Martin T, Ruf I. 2012. High morphological variation of vestibular system accompanies slow and infrequent locomotion in three-toed sloths. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:3932–3939.
- Billet G, Hautier L, Lebrun R. 2015. Morphological diversity of the bony labyrinth (inner ear) in extant xenarthrans and its relation to phylogeny. *J Mammal* 96:658–672.
- Blainville HM. 1841. *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles (Carnivores)*. Paris: Baillière.
- Borries C, Sandel AA, Koenig A, Fernandez-Duque E, Kamlar JM, Amoroso CR, Barton RA, Bray J, Di Fiore A, Gilby IC, et al. 2016. Transparency, usability, and reproducibility: Guiding principles for improving comparative databases using Primates as examples. *Evol Anthropol* 25:232–238.
- Charles-Dominique P. 1977. *Ecology and behaviour of nocturnal primates: prosimians of equatorial West Africa*. New York: Columbia University Press.
- Charles-Dominique P, Martin RD. 1970. Evolution of lorises and lemurs. *Nature* 227:257–260.
- Coleman MN. 2009. What do primates hear? A meta-analysis of all known nonhuman primate behavioral audiograms. *Int J Prim* 30: 55–91.
- Coleman MN, Boyer DM. 2012. Inner ear evolution in primates through the Cenozoic: implications for the evolution of hearing. *Anat Rec* 295:615–631.
- Coleman MN, Colbert M. 2010. Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *J Morphol* 271:511–532.
- Coleman MN, Kay RF, Colbert MW. 2010. Auditory morphology and hearing sensitivity in fossil New World monkeys. *Anat Rec* 293: 1711–1721.
- Coleman MN, Ross CF. 2004. Primate auditory diversity and its influence on hearing performance. *Anat Rec* 281:1123–1137.
- Conroy GC. 1987. Problems of body-weight estimation in fossil primates. *Int J Primatol* 8:115–137.
- Cray PE. 1973. Marsupialia, Insectivora, Primates, Creodonta and Carnivora from the Headon Beds (upper Eocene) of southern England. *Bull Br Museum Natural Hist Geol Ser* 23:1–102.
- Crochet JY, Hartenberger JL, Rage JC, Remy JA, Sigé B, Sudre J, Vianey-Liaud M. 1981. Les nouvelles faunes de vertébrés antérieurs à la "Grande Coupure" découvertes dans les phosphorites du Quercy. *Bull du Muséum Natl d'histoire Nat Paris* 3:245–266.
- Crusafont Pairó M. 1967. Sur quelques prosimiens de l'Éocène de la zone préaxiale pyrénéenne et un essai provisoire de reclassification. *Coll internat CNRS "Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés)"* 163:611–632.
- Crusafont Pairó M, Golpe Posse JM. 1975. Les prosimiens de l'Éocène de la région préaxiale pyrénéenne. II Adapidae. *Coll internat CNRS "Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés)"* 218:851–859.
- Cuvier G. 1822. *Recherches sur les ossements fossiles*. Paris: Dufour & d'Ocagne.
- Dagosto M. 1983. Postcranium of *Adapis parisiensis* and *Leptadapis magnus* (Adapiformes, Primates). Adaptational and phylogenetic significance. *Folia Primatol* 41:49–101.
- Dagosto M. 1993. Postcranial anatomy and locomotor behavior in Eocene primates. In: Gebo L, editor. *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. DeKalb: Northern Illinois University Press. p 199–219.
- Dagosto M, Terranova CJ. 1992. Estimating the body size of Eocene primates: a comparison of results from dental and postcranial variables. *Int J Prim* 13:307–344.
- De Bonis L. 1964. Étude de quelques mammifères du Ludien de la Debruge (Vaucluse). *Annales Paléontologie* 50:121–154.
- De Bonis L, Crochet JY, Rage JC, Sigé B, Sudre J, Vianey-Liaud M. 1973. Nouvelles faunes de vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy. *Bull du Muséum Natl d'histoire Nat Sci Terre* 174: 105–113.
- Depéret C. 1917. *Monographie de la faune de mammifères fossiles du Ludien Inférieur d'Euzet-les-Bains (Gard)*. Annales l'université Lyon 40:1–290.
- Filhol H. 1874. Nouvelles observations sur les mammifères lémurien et pachylémuriens. *Annales de la société géologique de Paris* 5:1–36.
- Fleagle JG. 2013. *Primate adaptation and evolution*. 3rd ed. San Diego: Academic Press.
- Gervais P. 1876. *Zoologie et paléontologie générale*. 2nd ed. Paris: Bertrand.
- Geze B. 1978. La poche à Phosphate de Ste-Neboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien Supérieur. I. La poche et son remplissage. *Palaeovertebrata* 8:171–173.
- Gingerich PD. 1977a. New species of Eocene primates and the phylogeny of European Adapidae. *Folia Primatol* 28:60–80.
- Gingerich PD. 1977b. Radiation of Eocene Adapidae in Europe. *Geobios, Mémoire Spécial* 1:165–182.
- Gingerich PD. 1981. Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapidae. I. Sexual dimorphism in *Adapis magnus* and *Adapis parisiensis*. *Am J Phys Anth* 56:217–234.
- Gingerich PD, Martin RD. 1981. Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapidae. II. The Cambridge skull of *Adapis parisiensis*. *Am J Phys Anth* 56:235–257.
- Gingerich PD, Smith BH, Rosenberg K. 1982. Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *Am J Phys Anth* 58:81–100.
- Godinot M. 1984. Un nouveau genre témoinnant de la diversité des Maés (Primates, Adapidae) à l'Éocène terminal. *Comptes Rendus l'académie des Sciences, Paris* 299:1291–1296.
- Godinot M. 1991. Approches fonctionnelles des mains de primates paléogènes. *Geobios, Mémoire Spécial* 13:161–173.
- Godinot M. 1992. Toward the locomotion of two contemporaneous *Adapis* species. *Zeitschrift fuer Morphol und Anthropol* 78:387–405.
- Godinot M. 1998. A summary of Adapiform systematics and phylogeny. *Folia Primatol* 69:218–249.
- Godinot M, Jouffroy FK. 1984. La main d'*Adapis* (Primates, Adapidae). In: Buffetaut E, Mazin JM, Salmon E, editors. *Actes du symposium paléontologique George Cuvier-Montbéliard 1982*. Montbéliard: Le Serpentaire. p 241–242.
- Godinot M, Lanèque L, Verdier R, Apriletti K. 1997. Morphologie quantitative de primates éocènes comparés aux primates actuels: Exemples de recherches en cours. *Geobios* 30:271–281.
- Gonzales LA, Malinzak MD, Kay RF. 2013. Semicircular canal morphology as a predictor of platyrrhine locomotor behavior. *Am J Phy Anth* 150:133.
- Gould L, Sussman RW, Sauther ML. 1999. Natural disasters and primate populations: the effects of a 2-year drought on a naturally occurring population of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) in southwestern Madagascar. *Int J Prim* 20:69–85.
- Harrington AR, Silcox MT, Yapuncich GS, Boyer DM, Bloch JJ. 2016. First virtual endocasts of adapiform primates. *J Hum Evol* 99:52–78.
- Hartenberger JL. 1970. Les mammifères d'Egerkingen et l'histoire des faunes de l'Éocène d'Europe. *Bulletin de la Société Géologique de France* 12:886–893.
- Hartwig WC. 2002. Introduction to the primate fossil record. In: Hartwig WC, editor. *The primate fossil record*. Cambridge: Cambridge University Press. p 1–4.
- Hooker JJ, Weidmann M. 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland. *Basel, Kommission der Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen* 120:1–143.
- Jerison HJ. 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. New York: Academic Press.
- Jiménez Fuentes E, Cuesta MA, Martín Jesús S, Mulas E, Pérez Ramos E, Jiménez-García S. 1989. Primera nota sobre los vertebrados del Eoceno Superior de Matazarón y Deza (Soria). *Stud Geol Salmant* 5:129–133.
- Kay RF. 1984. On the use of anatomical features to infer foraging behavior in extinct primates. In: Rodman PS, Cant JGH, editors. *Adaptations for foraging in non-human primates*. New York: Columbia University Press. p 21–53.
- Kirk EC, Gosselin-Ildari AD. 2009. Cochlear labyrinth volume and hearing abilities in primates. *Anat Rec* 292:765–776.
- Lanèque L. 1990. Diversité et variabilité des crânes chez les adapinés (Primates, Eocene) des Phosphorites du Quercy. Comparaisons avec les primates actuels. Thèse de Doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

- Lanèque L. 1992a. Variation in the shape of the palate in *Adapis* (Eocene, Adapiformes) compared with living primates. *J Hum Evol* 7:1–16.
- Lanèque L. 1992b. Analyse de matrice de distance euclidienne de la région du museau chez *Adapis* (Adapiforme, Eocène). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 314:1387–1393.
- Lanèque L. 1993. Variation of orbital features in adapine skulls. *J Hum Evol* 25:287–317.
- Lebrun R, de León MP, Tafforeau P, Zollikofer C. 2010. Deep evolutionary roots of strepsirrhine primate labyrinthine morphology. *J Anat* 216:368–380.
- Long A, Bloch JI, Silcox MT. 2015. Quantification of Neocortical Ratios in Stem Primates. *Am J Phy Anth* 157: 363–373.
- Louis P, Sudre J. 1975. Nouvelles données sur les primates de l'Eocène supérieur européen. Coll internat CNRS "Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés)" 218:805–829.
- MacPhee RDE, Cartmill M. 1986. Basicranial structures in primates systematics. In: Swindler DR, editor. *Comparative primate biology systematics, evolution and anatomy*. New York: Alan R. Liss. p 219–275.
- Malinzak MD, Kay RF, Hullar TE. 2012. Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proc Natl Acad Sci* 109:17914–17919.
- Perier A, Lebrun R, Marivaux L. 2016. Different level of intraspecific variation of the bony labyrinth morphology in slow- versus fast-moving primates. *J Mammal Evol* 2016:1–16.
- Plavcan JM. 2001. Sexual dimorphism in primate evolution. *Yearb Phys Anthropol* 53:25–53.
- Radinsky LB. 1977. Early primate brains: facts and fiction. *J Hum Evol* 6:79–86.
- Ramdarshan A, Blondel C, Brunetière N, Francisco A, Gautier D, Surault J, Merceron G. 2016. Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecol Evol* 6:5559–5569.
- Ramdarshan A, Orliac MJ. 2016. Endocranial morphology of *Microchoerus erinaceus* (Euprimates, Tarsiiformes) and early evolution of the Euprimates brain. *Am J Phy Anth* 159:5–16.
- Ramsier MA. 2013. Evolution of auditory sensitivity among Strep-sirrhine primates. In: Masters J, Gamba M, Génin F, editors. *Leaping ahead: advances in prosimian biology*. New York: Springer. p 265–270.
- Ramsier MA, Cunningham AJ, Moritz GL, Finneran JJ, Williams CV, Ong PS, Gursky-Doyen SL, Dominy NJ. 2012. Primate communication in the pure ultrasound. *Biol Letters* 8:508–511.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org/>
- Rüttimeyer L. 1888. Ueber einige Beziehungen zwischen den Säufetierstammen Alter und Neuer Welt, Erster Nachtag. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 15:1–151.
- Rüttimeyer L. 1891. Die eocaene Säugethier-Welt von Egerkingen. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 18:1–151.
- Saban R. 1963. Contribution à l'étude de l'os temporal des primates. Description chez l'homme et les prosimiens. *Anatomie Comparée et phylogénie*. *Mem Mus Natl Hist Nat Paris, Ser A* 29:1–378.
- Schwartz JH, Tattersall I. 1979. The phylogenetic relationships of Adapidae (Primates, Lemuriformes). *Anthropol Pap Am Museum Nat Hist New York* 55:20.
- Schwartz JH, Tattersall I. 1982. A note on the status of *Adapis priscus* Stehlin, 1916. *Am J Primatol* 3:295–298.
- Silcox MT, Bloch JI, Boyer DM, Godinot M, Ryan TM, Spoor F, Walker A. 2009. Semicircular canal system in early primates. *J Hum Evol* 56:315–327.
- Spoor F, Bajpai S, Hussain ST, Kumar K, Thewissen JGM. 2002. Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. *Nature* 417:163–166.
- Spoor F, Garland T, Krovitz G, Ryan TM, Silcox MT, Walker A. 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:10808–10812.
- Spoor F, Walker A, Lynch J, Liepins P, Zonneveld F. 1998. Primate locomotion and vestibular morphology, with special reference to *Adapis*, *Necrolemur* and *Megaladapis*. *Am J Phy Anth Suppl* 26: 207.
- Stehlin HG. 1912. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Siebenter Teil, erste Hälfte *Adapis*. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 38:1163–1298.
- Sudre J. 1978. Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale; Systématique et évolution. *Mémoires et Travaux de l'E.P.H.E., Institut de Montpellier* 7:1–229.
- Szalay FS. 1974. New genera of European Eocene adapid primates. *Folia Primatol* 22:116–133.
- Szalay FS, Delson E. 1979. *Evolutionary history of the primates*. New York: Academic Press.
- Szalay FS, Rosenberger AL, Dagosto M. 1987. Diagnosis and differentiation of the order primates. *Am J Phys Anth* 30:75–105.
- Walker A, Ryan TM, Silcox MT, Simons EL, Spoor F. 2008. The semicircular canal system and locomotion: the case of extinct lemuroids and lorisooids. *Evol Anthropol* 17:135–145.
- Waser PM, Brown CH. 1986. Habitat acoustics and primate communication. *Am J Primatol* 10:135–154.

Chapitre 4 – Discussion

Ce travail montre l'importance de considérer la variation intra-spécifique dans tous types d'études et en particulier en paléontologie. Récemment, Marigo *et al.* (2019) étudient la morphologie des humérus d'*Adapis parisiensis* et y identifient six morphotypes correspondant à au moins six espèces. Nos résultats indiquent aussi une large gamme de variation dans le type locomoteur que l'on pourrait comprendre soit comme une mosaïque d'adaptations, soit comme un comportement généraliste autorisant une variation morphologique. La question du cadre systématique est capital pour bien comprendre la signification de la variation. Ainsi, le fait d'interpréter des morphotypes comme des morpho-espèces, ou non, peut changer les interprétations et les conclusions. Le concept d'espèce paléontologique (Simpson, 1951) est donc toujours à appréhender avec prudence, car il peut avoir des répercussions sur la compréhension de l'histoire des groupes. De même, la compréhension de la variation au sein d'un morphotype va avoir un impact sur l'interprétation fonctionnelle et les reconstitutions paléo-écologiques qui en découlent.

SYNTHESE

Les structures de l'oreille interne permettent de proposer qu'*Adapis parisiensis* était une espèce quadrupède au déplacement lent, sensible aux hautes fréquences, et qui pourrait donc vivre de manière solitaire, monogame et sur un petit territoire. La variation intra-spécifique vient nuancer les résultats sur le comportement locomoteur, ce qui corrobore les résultats d'autres travaux scientifiques.

Bernardi M, Couette S 2017 Eocene paleoecology of *Adapis parisiensis* (Primate, *Adapidae*): from inner ear to lifestyle. *The Anatomical Record*. 300(9), 1576-1588. (Article)

Bernardi M, Couette S, Montuire S Mars 2017 Paléo-reconstruction du mode de vie d'*Adapis parisiensis*, primate fossile de l'Eocène. *Association Paléontologique Française, Dijon*. (Communication orale)

Bernardi M, Couette S, Montuire S Octobre 2016 *Adapis parisiensis*, un primate fossile de l'Eocène, était-il social ? *Société Francophone De Primatologie, Paimpont*. (Communication orale)

Bernardi M, Couette S 2015 From ear to lifestyle: correlation between ear morphology and primate ecology. *Folia primatologica*. 86, 245. (Acte de colloque)

Bernardi M, Couette S Août 2015 From ear to lifestyle: correlation between ear morphology and primate ecology. *European Federation for Primatology, Rome*. (Communication orale)

Bernardi M, Couette S 2015 From inner ear to lifestyle: paleobiology of a fossil primate from Eocene. *American Journal of Physical Anthropology*. 156, 84-84. (Acte de colloque)

Bernardi M, Couette S Mars 2015 "From inner ear to lifestyle : paleobiology of a fossil primate from Eocene ». *Congress of the American Association of Physical Anthropology, St Louis, Mi, USA*. (Poster)

Bernardi M, Couette S Juin 2014 Poster : De l'oreille interne au mode de vie : Paléobiologie d'un primate de l'Eocène. *Symposium de Morphométrie et d'Evolution des Formes, Dijon*. (Poster)

Références

- Benoit J, Essid EM, Marzougui W, Khayati Ammar H, Lebrun R, Tabuce R, Marivaux L 2013** New insights into the ear region anatomy and cranial blood supply of advanced stem Strepsirhini: evidence from three primate petrosals from the Eocene of Chambi, Tunisia. *Journal of Human Evolution*. 65, 551-572.
- Coleman MN 2007** The functional morphology and evolution of the primate auditory system a dissertation presented by: Mark Newman Coleman to The Graduate School in Partial fulfillment of the Requirements for the Degree of Doctor of Philosophy in Anthropology Stony Brook U. Stony Brook University.
- Coleman MN 2009** What do primates hear? A meta-analysis of all known nonhuman primate behavioral audiograms. *International Journal of Primatology*. 30, 55-91.
- Cuvier G 1822** Recherches sur les ossements fossiles. Paris : Dufour & d'Ocagne.
- Legendre S 1988** Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et evolution. Doctoral dissertation, Montpellier 2.
- Malinzak MD, Kay RF, Hullar TE 2012** Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 44, 17914-17919.
- Marigó J, Verrière N, Godinot M 2019** Systematic and locomotor diversification of the Adapis group (Primates, Adapiformes) in the late Eocene of the Quercy (Southwest France), revealed by humeral remains. *Journal of Human Evolution*. 126, 71-90.
- Silcox MT, Dalmyn CK, Bloch JI 2009** Virtual endocast of *Ignacius graybullianus* (Paromomyidae, Primates) and brain evolution in early primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106, 10987-10992.
- Simpson GG 1951** The species concept. *Evolution*. 5, 285-298.
- Spoor F, Zonneveld F 1998** Comparative review of the human bony labyrinth. *Physical Anthropology*. 27, 211-251.
- Spoor F, Garland T, Krovitz G, Ryan TM, Silcox MT, Walker A 2007** The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104, 10808-10812.



Chapitre 5 :
Morphologie des structures
de la bulle auditive
et niche acoustique



Aux vues des résultats obtenus dans les chapitres précédents, j'ai voulu approfondir les analyses faites sur le registre fossile et plus particulièrement en m'intéressant aux paléo-reconstructions des modes et des milieux de vie. En effet, les mesures réalisées sur l'oreille interne ont pu fournir des estimations de performances auditives et locomotrices (Coleman, 2007 ; Malinzak *et al.*, 2012 ; Bernardi & Couette, 2017). Pour aller plus loin dans cette thématique, j'ai décidé d'utiliser également des variables morphologiques liées à l'audition et issues de l'oreille moyenne, sachant que certaines de ces variables ont déjà été étudiées en relation avec l'écologie des espèces (Heffner, 2004 ; Masters *et al.*, 2013). Pour intégrer à notre tour ces variables dans une démarche globale comprenant l'écologie, je me suis appuyée sur la notion de niche écologique, définie comme incluant l'ensemble des conditions nécessaires et des tolérances permettant la présence d'une espèce (Hutchinson, 1957). Il s'en est donc suivi une phase d'étude et de sélection de variables écologiques et environnementales avec pour objectif d'être mises en lien avec les caractéristiques de la communication orale.

En plus de ces variables écologiques et comportementales, j'ai également voulu ajouter à ce modèle l'information de l'habitat. La question du rôle du milieu de vie dans la communication orale (et donc hypothétiquement lié à l'audition) a été soulevée grâce aux travaux traitant des propriétés acoustiques des forêts (Waser & Brown, 1986 ; Brown *et al.*, 1995), et de leurs effets sur la communication orale des primates (Waser & Brown, 1984). La notion de niche acoustique a aussi été prise en compte lors de la construction de ce chapitre. Ce concept réinterprète la notion de niche écologique comme un partitionnement de l'espace acoustique (Krause, 1987). Ainsi, chaque espèce suit une gamme de fréquences dans une amplitude de temps précis dans la journée pour émettre et percevoir ses vocalisations, limitant ainsi les interférences ou la compétition acoustique avec les autres espèces, dans un espace acoustique donné possédant des propriétés géophoniques et biophoniques (respectivement, la géophonie regroupe les sons ambiants non-biologiques, souvent définie par les conditions météorologiques, et la biophonie regroupe les sons issus des organismes biologiques).

Notre question est donc de savoir si l'audition, reflétée par la morphologie de l'oreille, fait partie de ces conditions nécessaires définissant la niche écologique, et si oui dans quelle mesure. L'idée de ce chapitre est de construire un modèle, à une échelle macro-évolutive, basé sur l'existence de covariations entre la morphologie de l'oreille et les paramètres biotiques et abiotiques propres à chaque groupe. Ce modèle est construit à partir d'espèces actuelles, et dans ce contexte de modélisation, si la relation entre morphologie et niche est avérée, on utilisera la

morphologie pour reconstruire la paléoécologie de l'espèce *Adapis parisiensis* pour venir compléter les résultats déjà obtenus.

Ce chapitre est présenté sous la forme d'un manuscrit qui n'a pas encore été soumis à une revue scientifique. Sa soumission sera envisagée à l'issue de la soutenance. Cette étude a été présentée lors d'un congrès international en août 2018, à Nairobi.

Ear morphology and ecological niche in non-human primate species? A hypothesis for fossil prediction.

Margot Bernardi^{1,2,*}, Carmela Chateau Smith³, Sophie Montuire^{1,2}, Rémi Laffont² and Sébastien Couette^{1,2}

¹ *EPHE, PSL Université Paris, France*

² *Biogéosciences, UMR CNRS 6282, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France*

³ *UFR SVTE, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 bd Gabriel, 21000 Dijon, France*

* Corresponding author.

E-mail address: margot.bernardi@etu.ephe.fr (M. Bernardi)

Abstract

The acoustic niche hypothesis derives from the ecological niche concept and is based on the idea that sound production (and perception) reflects the link between the individual and its environment. We expect that ear morphology, related to hearing performances and oral communication, can be used to assess behavioral and ecological parameters, two main components of a niche. We test the relationships between internal-ear structures, ecology and habitat in non-human primate species, and then apply these relationships to predict fossil species lifestyle, according to their ear morphology. Our sample is composed of 101 specimens, including 96 specimens of extant primates (15 haplorhine species, 12 strepsirrhine species), and five specimens of the extinct species *Adapis parisiensis*. We measured oval window area, cochlear length, interaural distance, and tympanic diameter to describe ear morphology. We also measure skull length to estimate size effect. In this study, ecology is defined by group size, activity pattern, diet type, and social group. Habitat is defined by percentage of distribution of each different type of environments described by the Köppen-Geiger climate classification. Based on several analyses (PCA, MCA, PLS) and a multivariate regression, significant links have been found and allow to build a model to predict paleobiology and paleo-ecology for fossil species. We detected a phylogenetic effect separating haplorhines and strepsirrhines. Applying the model, *Adapis parisiensis* was described as diurnal, frugivorous/folivorous, living mainly in tropical rainforest, in agreement with previous studies. We also suggest, from ear morphology, that *Adapis parisiensis* lived in small/medium group size and was probably monogamous. We also propose to apply this model for fossil species to broaden the understanding of Eocene faunas.

Keyword: acoustic niche hypothesis, non-human primates, ear morphology, fossils, paleoecology

Introduction

The ecological niche of an organism describes the biotic and abiotic parameters that define the organism tolerances and requirements (Begon et al., 2006). From this concept, several definitions emerged with different points of view considering the importance of the biotic parameters only (Elton, 1927; MacArthur, 1968) or the interaction of biotic and abiotic parameters (Grinnell, 1924; Hutchinson, 1965). Nowadays, the concept of ecological niche is largely used for species conservation and estimation of biodiversity with the use of ecological niche modeling methods (Guisan & Thuiller, 2005). Such methods, based on regression or on machine learning techniques (Guisan & Zimmermann, 2000), are used to predict the distribution of species from parameters describing resources, disturbances and limiting factors. Several other applications are possible in ecology and conservation biology, such as testing biogeographical, ecological and evolutionary hypotheses, assessing invasions, quantifying and predicting the impact of climate change on species distribution (Guisan & Zimmermann, 2000). In Primates, most of the studies using ecological niche modeling methods are employed to estimate the impact of conservation plans (Thorn et al., 2009; Chatterjee et al., 2012) or to obtain data about distribution and potential occurrence for rare species (Shanee et al., 2015).

The acoustic niche hypothesis emerged in the early 1980s with the idea that sound production (and perception) is the linkage between an individual and its environment (Truax, 1984). The acoustic niche hypothesis, proposed by Krause (1993), states that the species avoid competition by partitioning the acoustic bandwidth. Thus, species using vocal communication adjust their vocalizations by frequencies or time shift to be present in the soundscape and not masked by other species. In this context, each species evolved maintaining its own acoustic parameters, avoiding acoustic overlap. After years of quantitative analyses of primate vocalizations (Lieberman, 1968; Fletcher, 2010), it is now well understood that vocalizations are highly dependent of the social structure, the social interactions (Snowdon, 2017), but also that the acoustic niche is highly specific and is a major aspect of species-specific recognition (Masters, 1993; Zimmermann, 2012). Moreover, the acoustic parameters of the habitat also play a major role in species niche definition. The habitat characteristics (e.g. type of forest, height of the canopy, climate, weather, elevation, vegetal and animal composition) define its acoustic parameters, such as ambient noise, attenuation, amplitude fluctuations, reverberation and call degradation (Brown & Waser, 1988; Brown & Waser, 2017; Waser & Brown, 1986; Farina & Pieretti, 2014). The concept of acoustic space, rather than acoustic niche (Wilkins et al., 2013)

emerged from these assessments. Furthermore, Pijanowski et al. (2011) proposed a new discipline, the “soundscape ecology”, that makes the synthesis of animal sound production, propagation in a define environment, and perception (Farina, 2013). Following the idea of acoustic adaptation (Morton, 1975), the morphology of an organism that communicates with vocalizations is highly linked to the characteristics of its habitat.

Moreover, vocalizations have been largely studied to describe the different type of calls, expressing different signals. These calls are varying among species, expressing different life history traits, social organization, behaviors... (e.g. Hauser, 1993; Gamba & Giacoma, 2010; Snowdon, 2017; Zimmermann, 2017). The composition of vocal repertoire of primate species is well documented (see Bowling et al., 2017 and Charlton & Reby, 2016 for a review) and the call function is identified (Taylor et al., 2016). As communication system used by a species is in direct relationship with its behavior and ecology, it constitutes a major parameter for the definition of the ecological niche. In parallel, studies have demonstrated that niche partitioning can occur through hearing filters and morphological mechanisms (Falk et al., 2015; Mahtre & Roberts, 2013; Ramamoorthy et al., 2014). Thus, the morphological characteristics of the ear is related to auditory characteristics as sound perception is influenced by differences in resonance, middle-ear cavity volume, hearing structure impedance... (Brown & Waser, 2017; chapter 3 of this thesis). These observations constitute one of the basements of the acoustic adaptation theory proposed by Morton (1975). Structural specializations have been shown in mammal species, especially in extreme habitat conditions such as arid habitats for which felids (Huang et al., 2002) and rodents (Webster, 1962; Mason, 2016) present an enlargement of the middle-ear and a shift in hearing sensitivities. In Primates, if the hearing apparatus has been largely studied and described during the last centuries and if morphologies and performances have been differentiated among groups (Saban, 1963; MacPhee & Cartmill, 1986; Coleman, 2007; Coleman, 2009; Coleman & Colbert, 2010), structural specialization of the ear linked to habitat or behavior has never been clearly demonstrated. Some previous studies illustrated the relationships between inner-ear (especially semicircular canals) morphology and locomotion (Spoor et al., 2007; Malinzak et al., 2012; Gonzales et al., 2013; Bernardi & Couette, 2017) or hearing performances and group size (Ramsier et al., 2012). Among mammals, the order Primates is composed of a great taxonomic diversity, with species living in various habitat and with various social organizations, behaviors, activity patterns. This order is probably the best candidate to estimate the relationships between morphological structures and traits that characterize ecological niches. Our working hypotheses are that (1) correlations exist between

morphological characters (of the ear), habitat parameters and ecological variables and that, (2) variation in ear morphology can be explained by variation in habitat and ecology. In order to test these hypotheses, we will focus on the middle and inner-ear morphology to estimate the accuracy of this morphological structure to characterize primate ecology and habitat at a macro-evolutionary scale. Our sample encompasses taxa from each infraorder (Tarsiiformes, Lemuriformes, Lorisiformes, Simiiformes) and covers a great variety of habitat and ecology. We will investigate the correlations between ear morphology, ecology and habitat to establish a model describing the parameters that explain morphological variation. Then, this model will be used to predict and propose paleoecology and paleohabitat for the fossil species *Adapis parisiensis* for which only the morphology is known.

Material and methods

Sample, scan and resolution

The sample of this study is composed of 101 specimen cranium scans, covering 27 extant species and one extinct species: *Adapis parisiensis* (Table 5.1). This sample cover a large range of the taxonomic diversity of the order, including species of both suborder: Haplorhini and Strepsirrhini. All extant haplorhine scans and *Avahi laniger* specimen scans were downloaded from the MorphoSource database (Boyer et al., 2014; www.morphosource.org). All other extant strepsirrhine crania were borrowed from the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France) and scanned with the μ CTscan SKYSCAN 1174 (Bruker), at the MorphOptics platform (Biogéosciences Laboratory, Université de Bourgogne-Franche-Comté, Dijon, France). In strepsirrhines, we scanned three to five specimens per species to integrate an intraspecific variation. In haplorhines, we tried to collect three specimens per species when possible (Table 5.1). For each specimen, one ear was segmented and measured, without side preference. For the fossil species, we used five scans, with origins and resolutions already described in Bernardi & Couette (2017, Chapter 4). All scan information and resolutions are presented in Supplementary (see Table 2.2, p.61). The effect of scan resolutions, segmentations, and measurements have been already tested and described in Chapter 3 of this thesis. Results are reminded in result part of this chapter.

Sudorder	Infraorder	Microorder	Species	Species id	n
Haplorhini	Catarrhini		<i>Gorilla gorilla</i>	<i>G.gor</i>	2
			<i>Hylobates lar</i>	<i>H.lar</i>	3
			<i>Macaca fascicularis</i>	<i>M.fas</i>	3
			<i>Pan troglodytes</i>	<i>P.tro</i>	3
			<i>Pongo pygmaeus</i>	<i>P.pyg</i>	2
			<i>Presbytis rubicunda</i>	<i>P.rub</i>	3
	Simiiformes		<i>Alouatta palliata</i>	<i>A.pal</i>	3
			<i>Aotus trivirgatus</i>	<i>A.tri</i>	3
			<i>Ateles geoffroyi</i>	<i>A.geo</i>	3
			<i>Callicebus moloch</i>	<i>C.mol</i>	3
		Platyrrhini	<i>Mico argentatus</i>	<i>M.arg</i>	3
			<i>Pithecia monachus</i>	<i>P.mon</i>	3
	Tarsiiformes		<i>Cephalopachus bancanus</i>	<i>C.ban</i>	1
			<i>Tarsius tarsier</i>	<i>T.tar</i>	2
Strepsirrhini	Lemuriformes		<i>Avahi laniger</i>	<i>A.lan</i>	3
			<i>Cheirogaleus major</i>	<i>C.maj</i>	5
			<i>Cheirogaleus medius</i>	<i>C.med</i>	5
			<i>Eulemur coronatus</i>	<i>E.cor</i>	5
			<i>Lemur catta</i>	<i>L.cat</i>	5
			<i>Otolemur crassicaudatus</i>	<i>O.cra</i>	3
	Lorisiformes		<i>Galago senegalensis</i>	<i>G.sen</i>	5
			<i>Galagoides demidoff</i>	<i>G.dem</i>	5
			<i>Loris tardigradus</i>	<i>L.tar</i>	5
			<i>Nycticebus coucang</i>	<i>N.cou</i>	5
			<i>Perodicticus potto</i>	<i>P.pot</i>	5
			<i>Sciurocheirus alleni</i>	<i>S.all</i>	5
	†Adapiformes		<i>Adapis parisiensis</i>	<i>A.par</i>	5

Table 5.1 Sample including Strepsirrhini, Haplorhini, extant and extinct species. Species id are used in the following figures.

Segmentation

In this study, we segmented both cranial and auditory structures. For the cranial structures (skull length and interaural distance: Fig.5.1), we used the semi-automatic Avizo tool to select them in a fast and efficient way. We also extracted manually the internal structures of one ear (including tympanic ring and bony labyrinth: Fig.5.1), selecting the structures slice by slice, with Avizo Lite 9.0.0 software (<http://www.fei.com>). We adapted the Avizo brush tool configuration for each slice, according to the slice grayscale, to delineate bones from air for each structure.

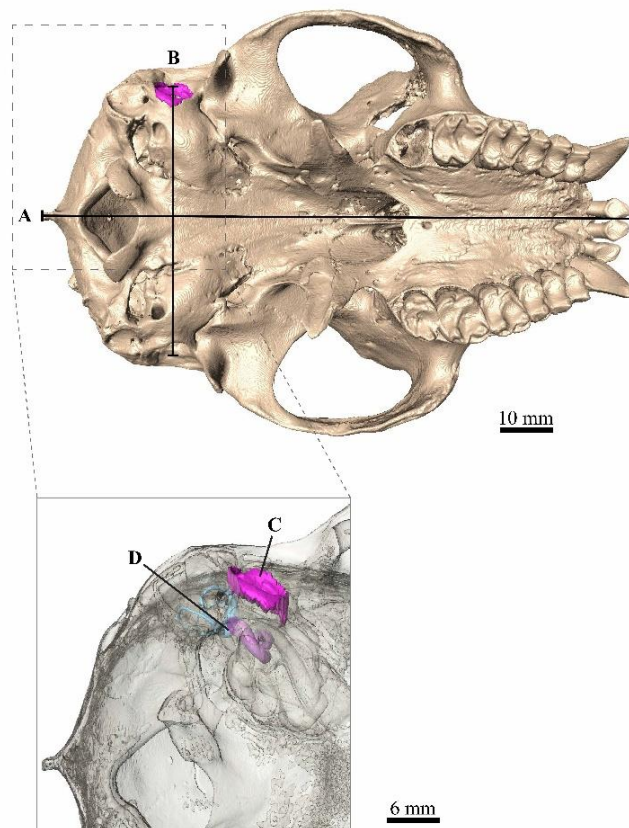


Figure 5.1 *Alouatta palliata* cranium (specimen MCZ-6001) in occipital view. A: Skull length; B: Interaural distance measured between the two exterior limits of the auditory bulla, here corresponding to tympanic rings (it is not the case for all studied species); C: Tympanic ring; D: Bony labyrinth.

Measurements

We measured four morphological variables, playing a role in the hearing sensitivity, among the middle and inner-ear structures. Skull length is measured as a proxy of size. Interaural distance is related to hearing performances. A small interaural distance is linked to a good detection and localization of high frequencies, while a larger interaural distance induces better localization for a broader range of frequencies (Heffner, 2004; Kirk & Gosselin-Ildari, 2009; Masters et al., 2013). Oval window area and cochlear length are directly linked to hearing sensitivities. Small oval window and small cochlea are related to a better perception to high frequencies, while large oval window and long cochlea are related to a good perception to low frequencies (Coleman & Ross, 2004; Coleman, 2007; Coleman, 2009; Coleman & Boyer, 2012). These variables were available in all specimens of the sample. At the first steps of the project, we tried to add some other morphological variables related to auditory function, such as cavity volumes, degree of pneumatization, ossicle dimensions... These variables were not available in all the specimens of the sample, leading to missing values in the dataset, we decide to remove these measurements.

For ear internal structures, we applied different measurements. We estimated cochlear length by considering cochlea as a coiled cone, and measuring its volume and its surface area base. Cochlear volume includes cochlear parts between the helicotrema and the perpendicular plane passing by the round window limit (Fig.5.2). This plane is also the surface area of the cochlear base. Cochlear volume and surface area base were obtained with “Surface Area Volume” Avizo Tool, and used in equation (1) to calculate cochlear length, corresponding to uncoiled cone height:

$$\text{Cochlear length} = \text{Cone height} = 3 * \left(\frac{\text{Volume}}{\text{Area}} \right) \quad (1)$$

We calculated oval window area, considered as an elliptical structure, by measuring the major (M) and minor (m) axis lengths (Fig.5.2). We used the Avizo measuring tool “Spline Probe” to obtain these two lengths, and used equation (2) to calculated area:

$$\text{Oval window area} = \pi * (M/2) * (m/2) \quad (2)$$

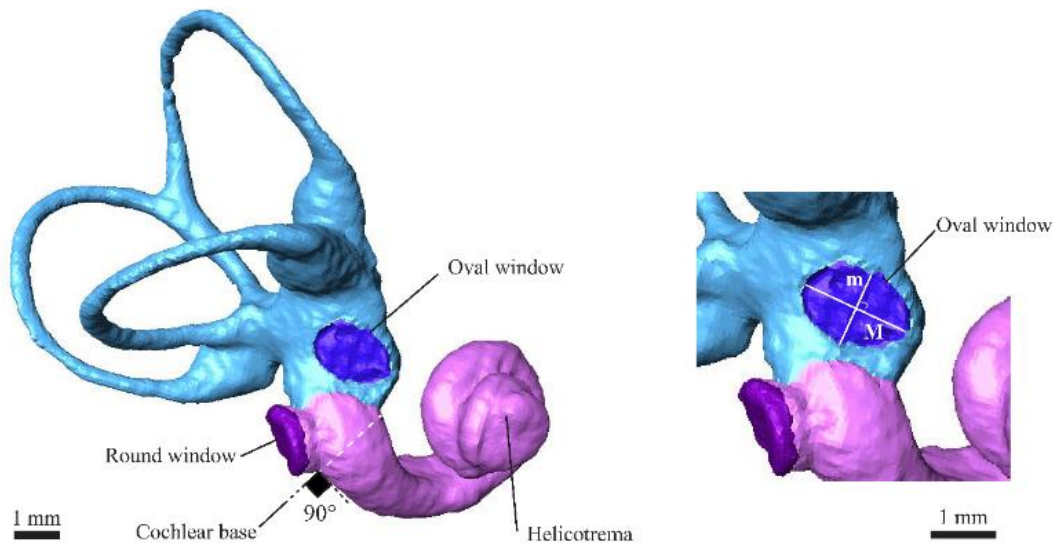


Figure 5.2 Right bony labyrinth in lateral view (*Alouatta palliata*, specimen MCZ-6001), m: minor axis of the oval window: M: major axis of the oval window.

The tympanic ring diameter was estimated by averaging three diameter measurements taken from three different angles (Fig. 5.3) with “Spline Probe” Avizo tool. Skull lengths and interaural distances have been measured with the same tool (Fig. 5.1). Skull length was used to normalize all variables (cochlear length, oval window area, tympanic ring, and interaural distance), in order to avoid size effect.

An average value is computed for each species on each morphological variable. We computed a coefficient of variation on these variables in order to estimate the accuracy of the average value. These coefficients of variation are all lower than 5%, indicating a good confidence on the average value.

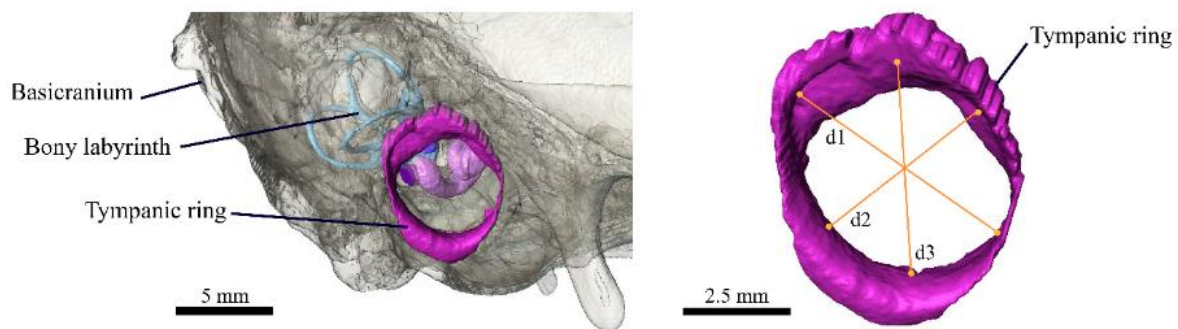


Figure 5.3 Basicranium in lateral view (*Alouatta palliata*, specimen MCZ-6001), d1-3: the three diameters used to estimate an average tympanic ring diameter.

Ecological traits

For this study, we choose several ecological traits to build our hypothesis. In primate lifestyle, oral communication and audition can be highly used for major activities (Ghazanfar, 2002), that is why we focused on the four following traits. All information and references are given in Table 5.2. **Diet type** is related to oral communication because several calls have been associated to foraging signals, resource calls, and audition is also used to detect preys (Manser, 2010). For our analysis, we used the classification proposed by Kappeler & Pereira (2003) and Kappeler & Heymann (1996), where diet type expresses the annual diet for each species. The four categories present for our sample are: Faunivorous (Fa), Frugivorous (Fr), Folivorous (Fo), and Gummivorous (Gu). When several food types predominate, diet is coded for these major types. For example, *Ateles geoffroyi* mainly eats fruits and leaves, its mixed diet is coded Fr/Fo.

Group size and oral communication are also related: individuals living in small groups, like solitary individual or small family group, will communicate in different way (e.g. for group displacement, kin recognition) than in large group (Rendall et al., 1996; Ramsier et al., 2012). Group size is coded as follows: small group size corresponds to groups composed of less than 4 individuals; medium group size corresponds to groups composed of four to 20 individuals; large group size corresponds to groups composed of more than 20 individuals.

Species id	Activity pattern	Social group	Group size	Diet type
<i>A. geoffroyi</i>	Diurnal	Polygynous	large	Fr/Fo
<i>A. laniger</i>	Nocturnal	Monogamous	small	Fo
<i>A. palliata</i>	Diurnal	Polygynous	medium	Fr/Fo
<i>A. trivirgatus</i>	Nocturnal	Monogamous	medium	Fr
<i>C. bancanus</i>	Nocturnal	Monogamous	small	Fa
<i>C. major</i>	Nocturnal	Monogamous	small	Fr/Fa
<i>C. medius</i>	Nocturnal	Monogamous	small	Fr/Fa
<i>C. moloch</i>	Diurnal	Monogamous	medium	Fr/Fo
<i>E. coronatus</i>	Cathemeral	Promiscuous	medium	Fr/Fo
<i>G. demidoff</i>	Nocturnal	Promiscuous	small	Fr/fa
<i>G. gorilla</i>	Diurnal	Polygynous	medium	Fo
<i>G. senegalensis</i>	Nocturnal	Polygynous	small	Fr/Fa/G
<i>H. lar</i>	Diurnal	Monogamous	small	Fr/Fo
<i>L. catta</i>	Diurnal	Promiscuous	medium	Fr
<i>L. tardigradus</i>	Nocturnal	Promiscuous	small	Fr/Fa
<i>M. argentatus</i>	Diurnal	Monogamous	medium	Fr/Fa
<i>M. fascicularis</i>	Diurnal	Promiscuous	large	Fr
<i>N. coucang</i>	Nocturnal	Monogamous	small	Fr/Fa
<i>O. crassicaudatus</i>	Nocturnal	Promiscuous	small	Fr/Fa/G
<i>P. monachus</i>	Diurnal	Monogamous	medium	Fr/Fo
<i>P. potto</i>	Nocturnal	Promiscuous	small	Fr/Fa
<i>P. pygmaeus</i>	Diurnal	Polygynous	small	Fr/Fo
<i>P. rubicunda</i>	Diurnal	Polygynous	medium	Fr/Fo
<i>P. troglodytes</i>	Diurnal	Promiscuous	large	Fr/Fo
<i>S. alleni</i>	Nocturnal	Promiscuous	small	Fr/Fa
<i>S. apella</i>	Diurnal	Polygynous	medium	Fr/Fa
<i>T. tarsier</i>	Nocturnal	Monogamous	small	Fa

Table 5.2 Ecological traits including: Activity pattern (Diurnal, Nocturnal, and Cathemeral which includes both night activity and diurnal activity); Social groups (Monogamous (one male and one female), Polygynous (one male and several females), Promiscuous (several males and several females)); Group size (small < 4 individuals, medium = 4-20 individuals, large < 20 individuals); Diet type expresses the main diet of each species, which may be a combination of several types (Fa: Faunivorous; Fr: Frugivorous; Fo: Folivorous; Gu: Gummivorous). Sources: Kappeler & Heymann, 1996; Kappeler & Pereira, 2003; Mittermeier et al., 2013.

Social groups can be related to oral communication, because animals use calls to attract mates, to delineate territory and to take away potential rivals (Bruzynski, 2010). We use here three main categories of sexual behavior: Monogamous for groups composed of one male and one female, Polygynous for groups composed of one male and several females and Promiscuous for groups composed of several males and several females. Most of the time, sexual behaviors also called social groups, are more diverse. For example, Fleagle (2013) described seven types of primate social groups: noyau, monogamy, polyandry, multimale group, one-male group (polygynous), fission-fusion society, supertroops. These categories are not applicable to our

sample or are too restrictive (one species for a group), so we decided to work with the three categories presented above, that permit to encompass the entire sample.

Activity pattern could also be the reflection of a different type of oral communication according to the diversity of ambient noise between night, day, dawn and twilight (Waser & Brown, 1984). Three categories are used here: Nocturnal for animal with main activities during the night; Diurnal for animals with main activities during the day; and Cathemeral for animals with sporadic activities during the day or night (only for the species *Eulemur coronatus*). One should note that a fourth activity pattern, Crepuscular category, has been grouped with the Nocturnal in our analysis. The limits of this category is indeed difficult to establish, and in our sample, the species that could be coded as crepuscular have also activity during the night, but they start their activity at dawn or twilight (e.g. Galagidae). These traits were extracted from literature, mainly from Kappeler and Heymann (1996).

Habitat

Each species distribution and its corresponding file have been downloaded from the IUCN red list website (www.iucnredlist.com). To characterize habitat, we used the Köppen-Geiger climate classification system (1936, updated by Peel et al., 2007), from koeppen-geiger.vu-wien.ac.at website. This classification includes both temperature and pluviometric data. The classification describes climates with capital letters and associated environment or habitat with the second letter, taken seasonal precipitations into account (in lowercase). The species that compose our sample are present in 12 different categories of habitat: **Af** (tropical rainforest); **Am** (tropical monsoon); **Aw** (tropical wet savanna); **As** (tropical dry savanna); **Cfa** (temperate climate, without dry season, with hot summer); **Cfb** (temperate climate, without dry season, with warm summer); **Cwa** (temperate climate, with dry winter and hot summer); **Cwb** (temperate climate, with dry winter and warm summer); **Csb** (temperate climate, with dry and warm summer); **BSk** (arid climate, and cold steppe); **BSh** (arid climate, and hot steppe); **BWh** (arid climate, and hot desert). We then estimated species habitat by crossing species distribution and the Köppen-Geiger classification, with the “Intersection tool” in Qgis software (version 2.14.4-Essen Developers, 2014). We thus obtained the habitat classification for each species, according to its distribution. The resulting habitat for one species can include several environmental type, so we calculated the area and the percentage of each environment presented for one species distribution. For example, *Ateles goeffroyi* overlaps at 15.2% the **Af** area, at 25.9% the **Am** area, at 8.1% the **As** area, at 21% the **Aw** area, at 3.2% the **BSh** area, at 9.9%

the **Cfa** area, at 3.3% the **Cfb** area, at 4.2% the **Cwa** area, at 9.3% the **Cwb** area and at 0% the **BWh**, **Bsk**, **BSh** and **Csb** areas. A semi-quantitative classification of climate and the associated habitats describing each species distribution are given in Table 5.S1.

Data analysis process

Principal Component Analysis and Multiple Correspondence Analysis

We used multivariate statistical methods on the three blocks of variables (morphology, ecological traits and habitat). For blocks with quantitative or semi-quantitative variables (morphology and habitat), we applied Principal Components Analysis (PCA) based on correlation matrices, using “prcomp” function from **stats** package, under R studio (R Core team, 2015). For the ecological trait block, which only includes qualitative variables, we performed a Multiple Correspondence Analysis (MCA) to convert these qualitative data into quantitative variables (projections on the MCA axes). We used “mca” function from **MASS** package (Ripley et al., 2013), that we slightly modify to visualize more results: the complete disjunctive table used for the MCA and its singular value decomposition (S.I 5.S2). This information will be used during the prediction step. In order to visualize and polarize the results, we used the two first components, however, for a multivariate statistic we used the entire set of components (100% of total variation).

Two-block Partial Least-Squares

The Two-block Partial Least-Squares method is employed to optimize the association between two blocks of variables (Rohlf & Corti, 2000). In our case this method optimizes the covariation of (1) morphological variables with habitat categories (PLS_{Morpho/Habitat}), (2) morphological variables with MCA scores on ecological traits (PLS_{Morpho/Traits}). We used “two.b.pls” function from **geomorph** package for these analyses (Adams & Otarola-Castillo, 2013). This function permits to estimate the degree of association (covariation) between the blocks of variables.

Partial Least-Squares Regression and phylogeny

We built a model explaining the morphological variables (as dependent variables) by, on one part, the higher covariation of the morphology and ecological traits blocks (PLS_{Morpho/Traits}), and on another part, the higher covariation of the morphology and habitat blocks (PLS_{Morpho/Habitat}), as independent variables. This model is based on the PLS regression

method proposed by Wold (1966). It consists of a linear model on these sets of variables and could be written as follows:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \varepsilon$$

Where Y is the matrix of morphological characters, X_1 is the matrix of projection of the individuals on the n PLS_{Morpho/Traits} axes, X_2 is the matrix of projection of the individuals on the p PLS_{Morpho/Habitat} axes and β are the coefficients. We used the functions “lm” and “manova”, package **stats** (R Core Team, 2015) to compute this PLS regression.

A second PLS regression, including phylogeny, has been tested. In this case, the linear regression is performed taken the phylogenetic structure into account (Adams, 2014). For this study, we worked with the phylogeny proposed by Springer et al. (2012). Some other phylogenies were published since 2012 (for example, the one proposed by Herrera and Dávalos in 2016) but they did not integrate all the species of our sample. We used the function “procD.pgls” to compute the phylogenetic regression and the function “physignal” to estimate and test the degree of phylogenetic signal in the model (Blomberg et al., 2003). These functions are taken from the R package **geomorph** (Adams & Otárola-Castillo, 2013). We used the R package **ape**, from Paradis et al. (2004) to adapt the Newick timetree (with autocorrelated rates of diversification and hard-bound constraints) from Springer et al. (2012) to our sample (by removing in the tree all the species not present in our sample).

Prediction

The Partial Least-Squares Regression model established on extant species is used in order to predict values of ecological traits and habitat for the fossil species *Adapis parisiensis* from the Eocene. We had to run backward the pipeline of analyses presented above (Fig.5.4). Thus, PLS Regression model will furnish predictions for PLS_{Morpho/Eco-traits} and PLS_{Morpho/Habitat} scores (step 1 on Fig.5.4). From these scores, it is possible to directly predict values for habitat (i.e. percentages of occurrence in each Köppen-Geiger category, step 2a on Fig.5.4) and MCA scores for ecological traits (step 2b on Fig.5.4). From the MCA scores, we can predict values for ecological traits (percentage of assignment to each category for each variable). In order to estimate the accuracy of these predictions, we computed 95 % prediction interval for these predictions. Moreover, we plotted the position of *Adapis parisiensis* in the PCA and MCA graphs to visualize the predictions. Then, we computed pairwise Euclidean distances between species and we used hierarchical methods to establish dendrograms. The aim is to find the

closest extant species to *Adapis parisiensis* in the PCA axes and thus associate the habitat of the fossil species to the one of this extant species. Similarly, we will associate the ecological traits of *Adapis parisiensis* to the ones of the closest extant species based on the MCA scores.

Although *Adapis parisiensis* is a strepsirrhine species, the prediction is based on all the extant species in our sample (rather than strepsirrhines only). Indeed, the morphological measurements of the fossil species are out of the range of strepsirrhine values. Thus, the fossil species would constitute an outlier, outside the possible prediction model computed on strepsirrhines only. However, as *Adapis parisiensis* fits in the range of both strepsirrhines and haplorhines morphological values, predictions are possible.

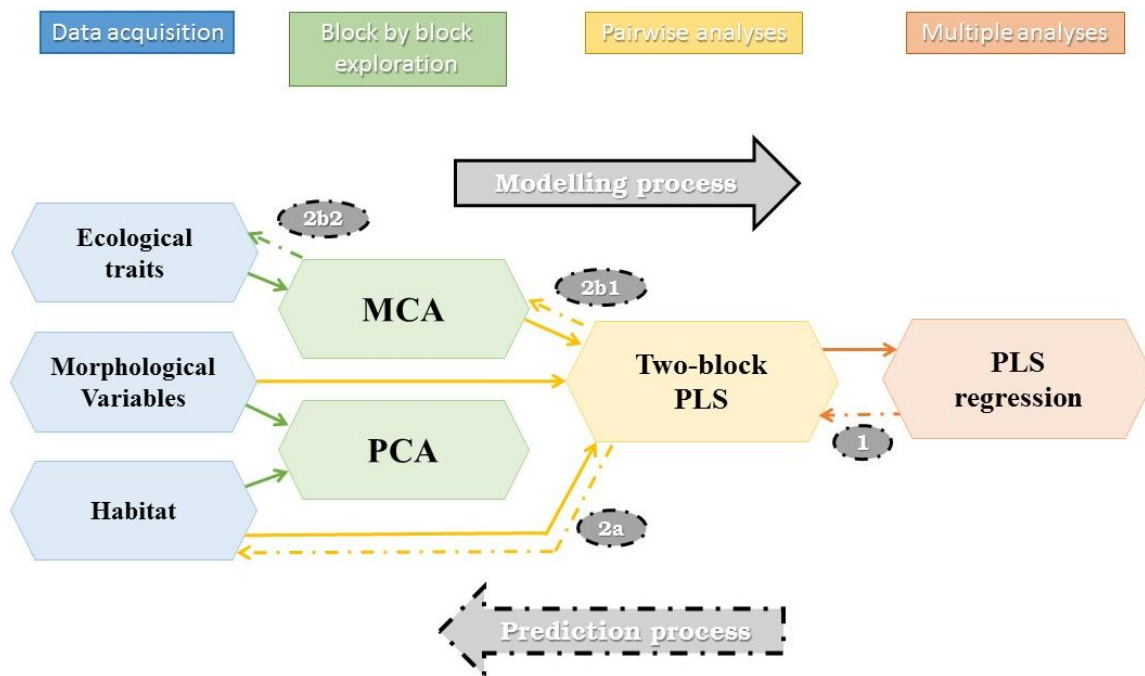


Figure 5.4 Schematic illustration of the pipeline analyses used in this study. Different colors illustrate the different levels of analysis. Full arrows indicate the process from raw data to multiple analyses to build a model describing the relationship between morphology, ecology and habitat on extant species. Dashed arrows illustrate the process to predict ecological traits and habitat from morphology of the fossil species *Adapis parisiensis*. Steps are identified from 1 to 2b2.

Results

Scan and resolution

Scan resolution does not affect segmentation and measurement process. Oval window area, measured on the same specimen with five different resolutions only shows a coefficient of variation of 9.7 %. Manual segmentation and operator measurement error also reflect a

reliable protocol (segmentation: 2.23%; operator: 0.53%). We can consider that the different sources of error are negligible.

Principal Component Analysis and Multiple Correspondence Analysis

For morphological variables, we applied a principal component analysis. The two first PCs account for 83.6% of total variation (58.73% and 24.87% respectively). Although all measurements have been corrected by skull length, they are all positively correlated, indicating a probable effect of size on ear morphology (Fig.5.5).

**PCA on morphological variables
Species and Loadings**

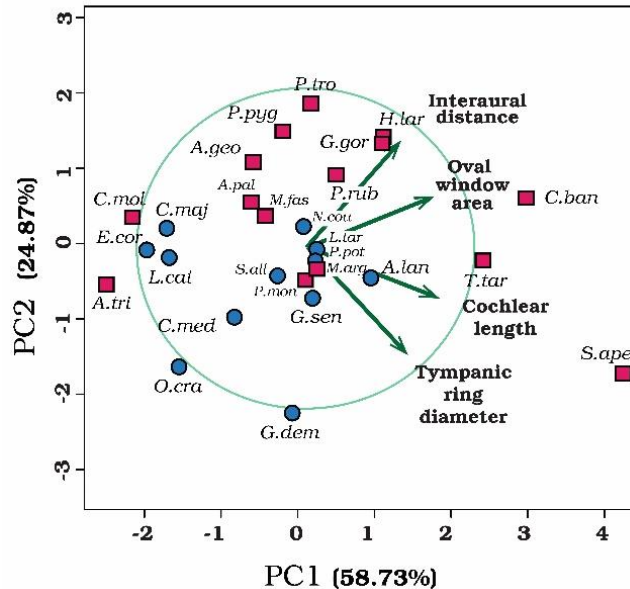


Figure 5.5 Principal component analysis on morphological variables. Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini. Green arrows indicate the contribution of morphological variables on both axes.

In this case, we are not describing a pure effect of size, but rather a dependence of ear structure proportions to size (i.e. allometries). Species presenting largest structures (relatively to their skull length) are the Tarsiiformes and *Sapajus apella*, for which scores on PC1 are positive and high. On the contrary, *Aotus trivirgatus*, *Callicebus moloch* and *Eulemur coronatus* show high negative scores on this axis, probably describing relatively small ear structures. Size is also probably correlated to PC2 (allometries) as all the large animals (in body weight) show positive scores and a large part of the small animals show negative scores. However, if trends, due to size, seem to appear on these axes, some species do not follow the tendencies. For example, *Tarsius tarsier* and *Cephalopachus bancanus* are small animals but they have a

positive score on PC2, equivalent to the scores of large animals. Species of the suborder Strepsirrhini show lower variation, with lower scores on both PCs, than species of the suborder Haplorhini.

Principal component analysis has been made on the percentages of habitat categories for each species (Fig.5.6). The two first major axes (PC1 and PC2) account for 51.14% of total variation (34.57% and 16.57% respectively). On these PCs, species are distributed along three main poles. One pole described by negative values on both PCs, corresponds to tropical monsoon climate (**Am**), with, for example, *Sciurocheirus alleni*; a second pole on negative values of PC1 and positive values of PC2, corresponds to tropical wet and dry climate (**Aw**), with *Cheirogaleus medius* or *Lemur catta*; a third pole with positive values on PC1 and values close to the origin on PC2, corresponds to tropical rainforest climate (**Af**), with *Loris tardigradus*, *Pongo pygmaeus*, *Cephalopachus bancanus*, or *Presbytis rubicunda*.

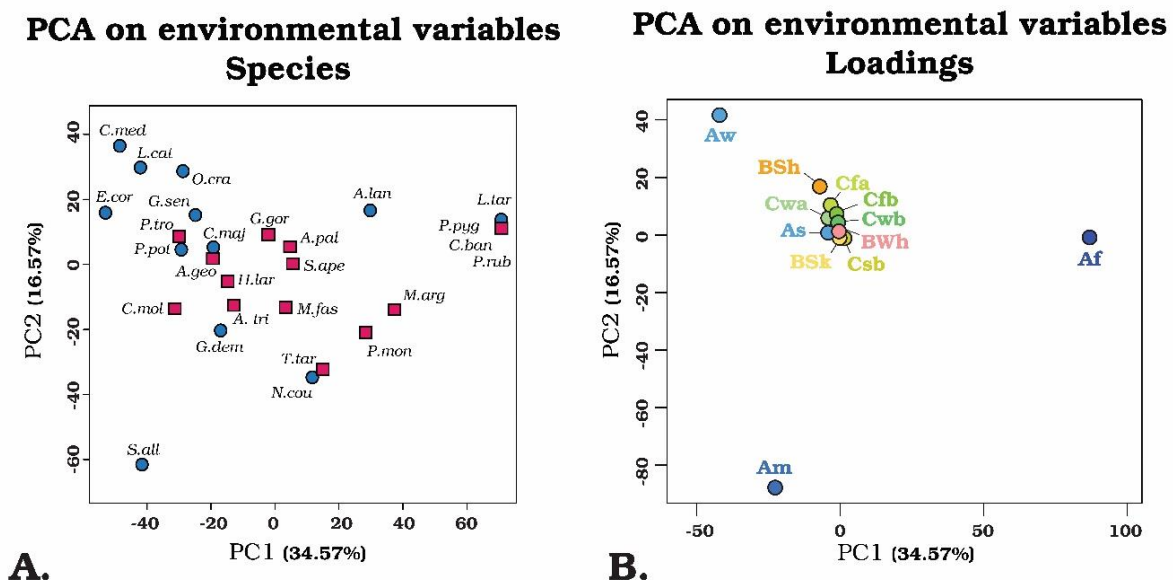


Figure 5.6 Principal component analysis on the percentage of occurrence of each species in habitat categories. A: Projection of the species on the two first principal axes. B: Contribution of the habitat categories for the definition of the axes (loadings). Habitat categories are coded as follows: **Af**: Tropical rainforest; **Am**: Tropical monsoon; **Aw**: Tropical wet savanna; **As**: Tropical dry savanna; **Cfa**: Temperate climate, without dry season, with hot summer; **Cfb**: Temperate climate, without dry season, with warm summer; **Cwa**: Temperate climate, with dry winter and hot summer; **Cwb**: Temperate climate, with dry winter and warm summer; **Csb**: Temperate climate, with dry and warm summer; **BSk**: Arid climate, and cold steppe; **BSh**: Arid climate, and hot steppe; **BWh**: Arid climate, and hot desert. Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini.

The two first major axes of the Multiple Correspondence Analysis on ecological variables (Fig.5.7) account for 52.47% of total correspondence (29.77% and 22.7% respectively). Here again, the species distribution in this ecological space seems to follow three directions. A first pole is grouping the categories Promiscuous/Frugivorous/Large group and Cathemeral, with

positive values on PC1 and 2, with, for example, *Macaca fascicularis* or *Eulemur coronatus*; a second pole, with positive values of PC1 and negative values on PC2, is defined by the association of the categories Polygynous/Frugivorous Folivorous/Medium group and Diurnal, with several species, among which *Presbytis rubicunda* or *Callicebus moloch*; a third pole, with negative values on PC1 and values close to the origin on PC2, is defined by the categories Monogamous/Frugivorous Faunivorous Gummivorous/Frugivorous Faunivorous/ Small group and Nocturnal, with for example, *Otolemur crassicaudatus*.

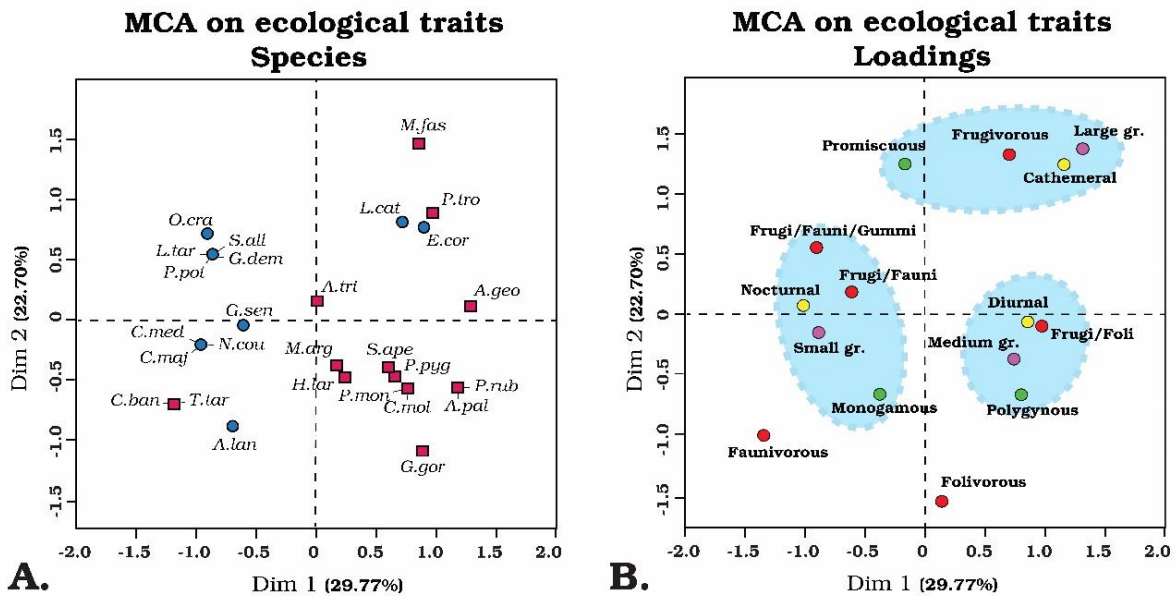


Figure 5.7 Multiple Correspondence Analysis on ecological variables. A: Projection of the species on the two first principal axes. B: Contribution of ecological categories for the definition of the axes (loadings). Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini.

Two-block Partial Least-Squares

When analyzing the association between PLS scores of the morphology block and PLS scores of the habitat scores, the R_v value, quantifying this association (covariation between all the PLS axes) is equal to 0.24 ($p=0.019$), attests of a significant association between these blocks. The association between the first pair of PLS axes (PLS1_{Morpho/Habitat} scores) is illustrated on figure 5.8.A. This pair of axes explains 93% of the total covariation. This scatterplot can be polarized analyzing the loadings of the morphological variables on the X axis (PLS1_{Morpho}) and the loadings of the habitat variables on the Y axis (PLS1_{Habitat}). Cochlear length, interaural distance and oval window area have similar negative loadings (ranging from -0.54 to -0.61) along the PLS1_{morpho} axis, while tympanic diameter has a lower influence on morphological covariation (loading of -0.11).

This describes the distinction between species with negative $PLS1_{Morpho}$ scores (with relative large morphological structures) and species with positive $PLS1_{Morpho}$ scores (with relative small morphological structures). The $PLS1_{Habitat}$ first axis is mainly structured by the variables **Aw** (having a high positive loading) and **Af** (having a high negative loading). All the other habitat variables have loadings close to zero. The species are distributed all along the association between the $PLS1_{Morpho/Habitat}$ scores. For positive scores, the association seems strong, gathering, for example, the species *Eulemur coronatus*, *Lemur catta*, and *Cheirogaleus medius*. On negative scores, this association seems lower as species are not grouped together.

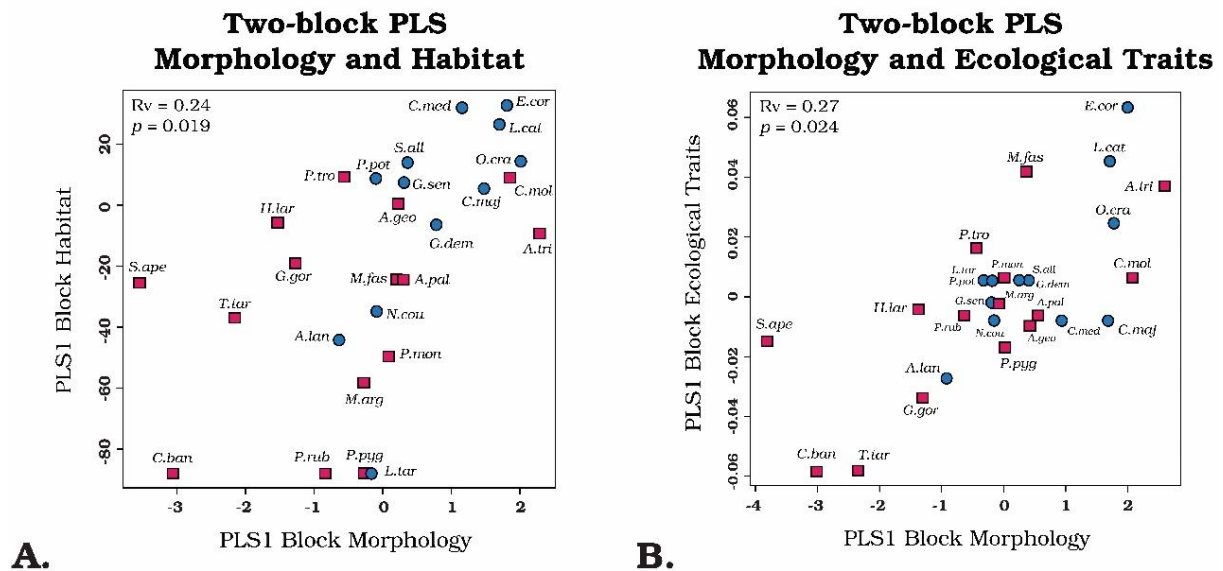


Figure 5.8 Two-block PLS for morphological and environmental variable correlation. Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini.

The R_v value quantifying the association between PLS scores of the morphological block and the ecological trait block is significant ($R_v=0.27$, $p=0.024$). The association of the first pair of PLS axes ($PLS1_{Morpho/Eco-traits}$ scores) accounts for 53% of the total covariation (Fig.5.8.B). The morphological variables on the $PLS1_{Morpho}$ axis have loading values ranging from -0.38 (for tympanic diameter) and -0.56 (for interaural distance). If the $PLS1_{Morpho}$ axes in the two-block $PLS_{Morpho/Habitat}$ and the two-block $PLS_{Morpho/eco-traits}$ are not the same, they seem to express similar tendencies. The loadings of the $PLS1_{eco-traits}$ axis are more complicated to decipher because, in this case, the PLS variables are the MCA axes. Thus, negative values of $PLS1_{eco-traits}$ are under the influence of the categories faunivorous, folivorous, monogamous, and small group. The positive values of this axis are under the influence of the categories frugivorous, promiscuous and large group. The species are mainly distributed near the origin of the

PLS1_{Morpho/Eco-traits} scores. However, some species present positive scores (such as *Eulemur coronatus* or *Lemur catta*) and some others present negative scores (such as *Cephalopachus bancanus* and *Tarsius tarsier*). The association between the Ecological traits block and the Habitat block is not significant ($R_v=0.16$, $p=0.41$). Thus, this association cannot be considered and is not illustrated here.

Phylogeny and Partial Least Square Regression

Results of the multivariate-K statistic tests show a significant phylogenetic signal on the set of morphological variables ($K_{mult}=0.59$; $p=0.008$) and on both ecological and environmental variables ($K_{mult}=0.45$; $p=0.33$). When considering each morphological variable with the first PLS axes (PLS1_{Morpho/Habitat} and PLS1_{Morpho/Eco-traits}), interaural distance is the only one to present a significant effect (interaural distance: adjusted $R^2=0.89$, $p=0.02$; cochlear length: adjusted $R^2=0.74$, $p=0.08$; oval window area: adjusted $R^2=0.27$, $p=0.39$; tympanic diameter: adjusted $R^2=0.26$, $p=0.41$). However, in this case, the interaction between morphological variables is not taken into account. In order to consider this interaction, we calculated a multivariate regression. We considered morphology as dependent variable (multivariate), with the best association between morphology and habitat (PLS1_{Morpho/Habitat}) but also the best association between morphology and ecological traits (PLS1_{Morpho/Eco-traits}). Results of this multivariate regression (PLS regression) are significant when the phylogenetic framework is not taken into account (Table 5.3). In this case, the PLS results (PLS1_{Morpho/Habitat} and PLS1_{Morpho/Eco-traits}) explain significantly the morphological variation. When the phylogenetic framework is considered, the results of this multiple regression are not significant.

PLS Regression							
	Df	Pillai	approx F	num Df	den Df	Pr(>F)	
Morphology~(PLS1_{Morpho/Habitat} + PLS1_{Morpho/eco-traits})	22	3.68	2.1	88	16	0.0494 *	
Phylogenetic PLS regression							
	Df	SS	MS	R ²	F	Z	Pr(>F)
Morphology~(PLS1_{Morpho/Habitat} + PLS1_{Morpho/eco-traits})	22	310.28	14.10	0.92	2.11	1.03	0.286

Table 5.3 Statistical results for multiple regression without phylogenetic framework, or taking the phylogenetic framework into account. Significant results are indicated in bold.

Predictions

As mentioned above, the morphological variation is explained by the PLS scores. It is thus possible to predict PLS scores from morphological variables, for supplementary specimens, and using the PLS regression model. In order to do these predictions, and as mentioned previously, we used the steps 1 and 2 of figure 5.4. In order to understand these predictions, we first plotted *Adapis parisiensis* in the habitat PCA plot (Fig.5.9.A) and in the ecological traits MCA plot (Fig.5.9.B). The coordinates of this species ($x=12.52$, $y=-6.88$ on the habitat PCA plot) indicate a habitat similar to *Sapajus apella* (the closest species on PC1/PC2 plot), who lives mainly in tropical rainforest. The coordinates of *Adapis parisiensis* on the ecological trait MCA plot ($x=0.62$, $y=0.11$), indicate similar traits to *Sapajus apella* (the closest species on Dim1/Dim2 axes of MCA plot), a diurnal, polygynous, frugivorous/faunivorous species, living in medium group. Second, we built a distance matrix, based on all the PCA axes, and another distance matrix based on the MCA axes.

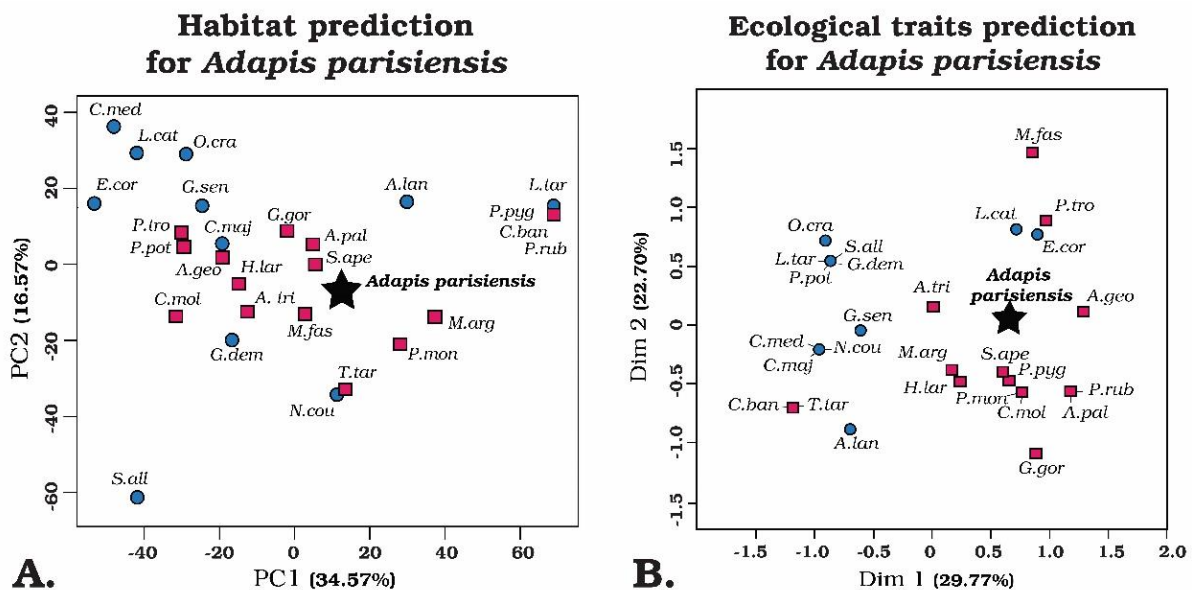


Figure 5.9 *Adapis parisiensis* measurements plotted in Principal Component Analysis for morphological variables on extant species. Green star represents *Adapis parisiensis* measurement position. Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini.

The dendrograms for these matrices are illustrated on figure 5.10. For habitat, *Adapis parisiensis* clusters with a group composed of *Macaca fascicularis*, *Alouatta paliatta* and *Sapajus apella*, indicating, here again, that *Adapis parisiensis* lived in tropical rainforest or in tropical monsoon rainforest. For ecological traits, the fossil species clusters with *Pithecia*

monachus, *Callicebus moloch*, and to a certain extent, with *Hylobates lar*. It indicates that *Adapis parisiensis* was a diurnal, monogamous, frugivorous/folivorous species, living in medium group.

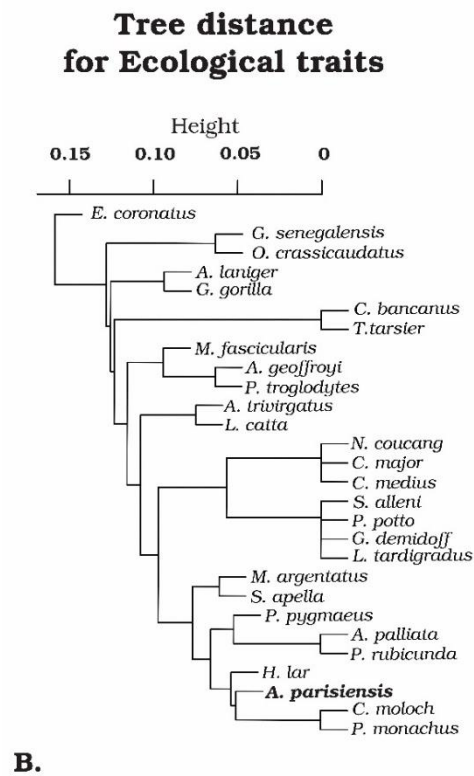
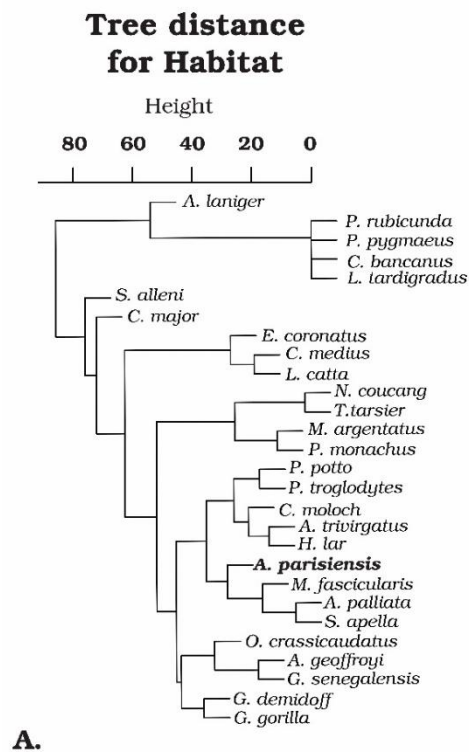


Figure 5.10 Dendrograms based on complete linkage clustering on Euclidean distances computed on PCs scores for habitat (A) and MCA scores for ecological traits (B), including *Adapis parisiensis* (in bold).

Finally, we estimated the probability (in percentages) for *Adapis parisiensis* to belong to one or another category (Table 5.4), as well as the values of prediction interval. The results indicate that the fossil species was probably diurnal, living in medium group and frugivorous/folivorous. The social behavior probabilities for the fossil species are, in this case all equivalent (near 30%), and thus, this point will be discussed later.

Ecological traits		Percentage obtained (%)	Prediction interval (±)
Activity pattern	Diurnal	74.9	85
	Nocturnal	15	63
	Cathemeral	9	21
Social group	Monogamous	32.5	6.5
	Polygynous	32.8	13.8
	Promiscuous	34.7	7.7
Group size	Large	25.6	0.7
	Medium	50.7	55.3
	Small	23.7	56.3
Diet	Faunivorous	0	29
	Folivorous	5	17
	Frugivorous	21	41
	Frugivorous/Faunivorous	5	34
	Frugivorous/Faunivorous/Gummivorous	0	12
	Frugivorous/Folivorous	69	43

Table 5.4 Predictions for ecological traits for *Adapis parisiensis*, with percentage (%) and prediction interval (±) at 5%.

The results for habitat (Table 5.5) indicate that *Adapis parisiensis* lived in forests with tropical climate, probably in tropical rainforest (**Af**), forest of tropical wet and dry climate (**Aw**) or tropical monsoon forest (**Am**). However, we highlight the fact that the results for this third method should be considered with caution, due to the large prediction interval for each probability.

Environmental category		%	±
Tropical climate	Af Tropical rainforest	34.20	22
	Am Tropical monsoon	22.14	24
	As Tropical dry savanna	3.39	14
	Aw Tropical wet savanna	27.35	11
Dry climate	BWh Arid climate, and hot desert	0.02	0.4
	BSk Arid climate, and cold steppe	0.00	0.01
	BSh Arid climate, and hot steppe	2.47	10
Temperate climate	Cfa Temperate climate, without dry season, with hot summer	6.22	16
	Cfb Temperate climate, without dry season, with warm summer	1.87	3.8
	Csb Temperate climate, with dry and warm summer	0.00	0.03
	Cwa Temperate climate, with dry winter and hot summer	1.42	8
	Cwb Temperate climate, with dry winter and warm summer	0.93	4.3

Table 5.5 Predictions for environmental categories for *Adapis parisiensis*, with percentage (%) and prediction interval (±) at 5%.

Discussion

Acoustic niches, variable analyses and selections

Body weight is a major factor that influences physiological, ecological and anatomical characteristics among primates (e.g. Milton & May, 1976; Jungers, 1985; Fleagle, 2013). In previous studies (Bernardi & Couette, 2017; Bernardi et al., 2019), we have measured the effect of body weight on some variables of the middle ear and found a significant effect. Here, this effect has been also observed as all our variables are highly correlated. Nevertheless, as it is expressed by the PCA analysis of the morphological variables, small species and large species overlap, and thus morphology is not only under body weight influence. To reduce the influence of body weight, we apply a normalization to the morphological variables, using cranial length.

The characterization of the acoustic niches requires an accurate choice of variables. In the case of morphology, we chose to work with four variables that can be directly understood in term of auditory perception. Cochlear length and oval window area can be considered as good proxies of low and high frequency perceptions respectively (Coleman, 2007, 2009). Tympanic diameter is also linked to the perception of frequencies, as the tympanic membrane area plays a role in the definition of the fundamental natural frequency (Fleischer, 1978). The interaural distance could reflect the dependence to high or low frequencies for sound localization. A small interaural distance is found mainly in small animals with small head size and could be linked to a good detection and localization of high frequency sounds, while a larger interaural distance induces a greater interaural timing leading to a better localization for a broader range of frequencies (Heffner & Heffner, 1992; Heffner, 2004; Kirk & Gosselin-Ildari, 2009; Masters et al., 2013). Ramsier and Quam (2017) refuted this property and considered that interaural distance and sound localization were not correlated.

Our results indicate that the four variables studied here express a large part of variation within Primate order, as the two first PCs computed on morphology account for more than 80%. Covariations with habitat and ecological traits are significant (as presented with the two-block partial least-squares tests). It seems thus clear that they are all relevant for characterizing the acoustic niche.

The middle-ear cavity volume could have been informative in auditory performances as it has been demonstrated by Bernardi et al. (2019). As the main goal of this study is to build a

predictive model for fossil species and due to poorly preserved middle-ear cavity in fossils, we decided not to include this variable.

To assess vegetation cover and the habitat of the species, we used the Köppen-Geiger climate classification (1936, updated by Peel et al., 2007). The link between global climatic zones and global vegetation cover is not direct but some authors have demonstrated that climatic zones fit with vegetation land cover maps (Olofsson et al., 2012; Schmidt et al., 2013). Different landcover maps exist (e.g. IGBP-DISCover map, Scepan, 1999; GLC 2000 map, Mayaux et al., 2006; IGBP MODIS map, Friedl et al., 2010). However, they are not fully congruent, are based on station recordings, are not continuous and thus are difficult to employ directly. Tropical biome classification is mainly based on climate, but also on the structure of plant communities and soil type (Atangana et al., 2014). Vegetation of the rainforests, grouped in the same **Aw** (Tropical wet savanna) category, can be different as it includes semi-deciduous forests, with bi-modal rainfall, or evergreen forests, with uni-modal rainfall. Going deeper into details complicates the information. For instance, the Congo basin rainforest, coded **Aw**, corresponds to annual temperature of 26 - 27 °C, rainfall of 2000-3000 mm per year and mainly to the association of Humiriaceae, Burseraceae and Ochnaceae (Letouzey, 1985), while the Upper Amazon rainforest, also coded **Aw**, corresponds to annual temperature of 23°C, rainfall of 2300-3200 mm per year and floristic association of Arecaceae, Moraceae and Myristiceae (Pitman et al., 2000). It is very clear that a same climatic category covers a large range of temperature, rainfall and different floristic associations. Coding all these variables would be necessary to fully characterize the habitat, however, it would lead to a number of highly correlated variables, a major problem in niche modeling (Jiménez-Valverde et al., 2009). The definition of the distribution area of species is also problematic. The main distribution maps (Nowak & Walker, 1999; Fleagle, 2013; Mittermeier et al., 2013) are based on regional field survey, historical records, and absence-presence observations resulting in under estimation of species occurrence (Karanth et al., 2010). We know that the protocol used in this study to characterize the habitat is very simple. However, at the macro-evolutionary scale of our study, the general tendencies emerged and the results of the PCA for habitat variables seem to express a general signal, consistent with our understanding of species distribution. The major part of primate species is found in tropical rainforest (**Af**), tropical monsoon forest (**Am**) and tropical wet savanna (**Aw**). Our results indicate a clear distinction between these three categories expressing a strong and trustable signal for habitat characterization.

Summarizing ecological traits by some variables is a great challenge. It is also difficult to compile such data in the literature. We mainly use very generalist references (Mittermeier et al., 2013; Fleagle, 2013). Diet, group size, activity pattern and social group constitute a small set of the numerous variables that define primate life history traits, ecology and behavior (Kappeler & Perreira, 2003; Clutton-Brock, 2012). However, this small set of variable is, to some extent, known to be linked to hearing properties and thus constitutes the fundamentals of our model. Our results indicate a clear separation of the categories for each variable. We can distinguish three major poles, combining activity rhythm, group size, diet and social group, clearly separated, with no overlap of categories (except maybe for diet). One pole is composed of species that are promiscuous, frugivorous/cathemeral (and probably diurnal for some species), living in large groups. Another is composed of species being polygynous/diurnal/frugivorous and folivorous, living in medium groups. The last pole is composed of species that are monogamous/diurnal/frugivorous faunivorous and gummivorous/and living in small groups. The association of haplorhine and strepsirrhine species in each pole is also noticeable and shows that the combination of variables allows a good characterization of the entire order rather than the distinction of the suborders.

Niche modeling and habitat models are exposed to series of biases and errors, coming from, most of the time, the complexity of the models themselves (Barry & Elith, 2006). Autocorrelation, covariate missing, small sample sizes, errors in variables, biased samples, spatial correlation and accuracy of the statistical methods are sources of uncertainties that could limit the analysis. Rottenbery et al. (2006) proposed a niche modeling approach based on a minimum (rather than an optimum) number of variables, simplifying the model in order to represent larger variances and covariances. In our case, we intentionally choose to work with a small set of variables in order to characterize the ecological niche in a simplistic and accurate manner. It appears that a clear and simple signal is expressed by each block of variables. Moreover, our general model explains a major part of covariations between blocks, attesting of a robust and significant signal. We thus extract an essential signal allowing us to propose robust and accurate predictions.

Phylogenetic effect

The distinction between haplorhines and strepsirrhines occurred between 88.7 and 57.6 Ma ago and at this moment in the primate radiation, architectural differences took place justifying the distinction between the two groups. The differences are noticeable in several

cranial structures and especially in ear morphology (MacPhee & Cartmill, 1986; Herlyn, 2016), with a consequence of differentiation in auditory perception (Luckett & Szalay, 1975; Coleman & Ross, 2004; Coleman, 2009; Coleman & Colbert, 2010; Nummela, 2017) and acoustic niche occupation. Hence, if extant haplorhine and strepsirrhine species overlap, mainly in Africa and Asia, most of the time, the sympatric species occupy different niches or exploit different resources (Heads, 2010). In that case, the activity rhythm is crucial (in sympatric area, strepsirrhine species are mostly nocturnal while haplorhines are diurnal), as well as sexual behaviors or diet. This history is expressed through phylogenetic hypotheses (Springer et al., 2012; Chatterjee et al., 2009; Herrera & Dávalos, 2016).

We indeed tested the effect of phylogeny on our data set and found that the relationships between ear morphology, habitat and ecological traits are highly dependent of the phylogenetic signal. However, the dependence effect of the model to phylogeny faded out when we consider haplorhines on one side and strepsirrhines on the other side. This phylogenetic effect, anchored in the deep node that separates haplorhines from strepsirrhines, and highlighted by a great number of studies (see Herlyn 2016 for a review) constitutes a major structural divergence that drives the entire signal. Several studies, considering the phylogenetic influence, through phylogenetic independent contrasts (Lindenfors & Tulberg, 1998; Smith & Cheverud, 2002) or Pagel's test (Boyer et al., 2016; Bernardi et al., 2019) have been exposed to this deep node. Beyond this phylogenetic effect, we decided not to focus on the haplorhine/strepsirrhine dichotomy but to work on the entire primate sample for establishing our model, for two main reasons: (1) selecting one or another suborder (Haplorhini or Strepsirrhini), we would have considerably reduced our sample and decreased morphological, ecological and environmental diversities, (2) the entire range of primate variation (macro-evolutionary scale) is necessary in the predictive context of this study.

We know that *Adapis parisiensis* is a strepsirrhine species and we could have focused on the strepsirrhine extant species to establish the model. However, *Adapis parisiensis* ear dimensions are out of the range of our strepsirrhine data and thus predictions would not have been possible.

Predictions

Habitat preference of *Adapis parisiensis* has never been truly considered, probably because the major remains for this species are from the “old collections” and do not have any

precise provenance, except when they come from the Quercy fissure fillings. Legendre (1988) established paleoenvironmental reconstructions using cenograms (based on body mass and faunal associations) for various time periods and various localities of the Quercy. Remains of *Adapis parisiensis* found in the Quercy are dated from the Priabonian time interval (Szalay & Delson, 1979; Aguilar et al., 1997). Legendre (1988) studied paleoenvironmental changes at this period with the faunistic analysis of localities such as Lavergne, Le Bretou, La Bouffie, Aubrelong 2 (early Priabonian, MP17a), Perrière, Malpérié (MP 17b), Sainte Néboule, Gousnat (MP18), Escamps, Rosière 2 (late Priabonian, MP19). He described closed tropical rainforest environments at the early Priabonian, becoming more seasonal at the end of this period, just before the “Grande Coupure”. According to Escarguel et al. (2008), the vegetation of the South of France during the Late Eocene (before 37 Ma), is composed of tropical evergreen forest with humid and warm conditions. Previous studies, based on floral evidence (Collinson & Hooker, 1987; Prothero, 1994; Kvačková, 2010) also reported a climatic deterioration at the end of the Eocene, including floristic changes in Europe, from closed tropical forest to more open subtropical evergreen forests. Ramdarshan et al. (2012) discussed their results on primate dental microwear in this context of climatic changes through Priabonian, and described dietary shifts from highly folivorous species to more diverse species probably in relation with the occurrence of marked seasonality during the late Eocene, even if this analysis did not include *Adapis parisiensis*. Our results corroborate these paleoenvironmental scenarios as our habitat predictions for *Adapis parisiensis* are close to the ones of *S. apella*, *A. palliata*, and *M. fascicularis*, in other words to a main occupation of tropical rainforest habitats (**Af** Tropical rainforest: *S. apella*: 44.9%, *A. palliata*: 44.5%, *M. fascicularis*: 41.3%) but also the occupations of more open habitats (**Am** Tropical monsoon, *S. apella*: 27.6%, *A. palliata*: 22.6%, *M. fascicularis*: 38.4% ; **Aw** Tropical wet savanna *S. apella*: 25.8%, *A. palliata*: 28.4%, *M. fascicularis*: 18.4%). Then, our predicted percentages of habitat occupation for *Adapis parisiensis* also describe this combination of vegetation categories, with 34% of tropical rainforest, 27% of tropical wet savanna and 22% of tropical monsoon habitats. The predicted interval errors are high for these variables but our results are supporting the picture of late Eocene paleoenvironments drawn for the Quercy region.

Our predictions for *Adapis parisiensis* activity pattern suggest that this species was probably diurnal (74.9 %). This trait is one of the characteristics of this fossil species known for a long time. Although the relationships between body weight and olfactory bulb size are similar to those of current nocturnal species, Gingerich and Martin’s work (1981) proposed that

A. parisiensis was a diurnal species, according to skull length and orbital diameter. This relationship is also used in Lanèque's PhD thesis (1990), and oldest studies already suggested this pattern (Stehlin, 1912; Gregory, 1920; Gingerich, 1980). Thus, considering our predictions for this well-known trait, we can validate the reliability of our model.

The diet of the fossil species is also quite well understood. *Adapis parisiensis* molar morphology is close to the ones of *Hapalemur* and *Lepilemur*, two highly folivorous species (Gingerich, 1975). Kay (1975) studied the body weight of this fossil species and proposed a mixed frugivorous and folivorous diet for the species, considering that these animals were too small to be strictly folivorous. Gingerich and Martin (1981) stated that the shearing crests of the molars indicate a high proportion of folivory. Our results support a frugivorous and folivorous diet (69 %), rather than a strict folivorous diet (5%) for this fossil species. Moreover, Perry et al. (2015), used craniomandibular parameters to suggest that *A. parisiensis* had a mainly folivorous diet, however, the extreme skull robusticity could indicate that it was also adapted to be frugivorous. This can be explained by the fact that Eocene fruits were very different from extant fruits, in being smaller and tougher. The analysis of dental microwear of the relatively close genus *Leptadapis*, which also had shearing crested molars, indicates that *Leptadapis* was highly folivorous but was also eating fruits for a large part of its diet (Ramdarshan et al., 2012). In this study, the authors proposed that the folivorous/frugivorous diet of *Leptadapis* was a real advantage at the late Eocene, when the climate became cooler and the fruits were less and less common. The folivorous/frugivorous diet of *Adapis parisiensis* proposed by our results could also be related to the climatic variation and the occurrence of mixed forest environment at the late Eocene. The morphologies of the canines and incisors of *Adapis parisiensis* are more difficult to understand. Gingerich (1977; 1981) considered that *A. parisiensis* lower incisors were really different from the ones of the other strepsirrhines: *Adapis parisiensis* does not have toothcomb, while other strepsirrhines have one. Moreover, the hemimandibles of *A. parisiensis* are fused and the spatulated incisors are similar to the ones of *Callitrix*. He proposed that the fossil species was probably exudate feeding tree gouger like the exudate-harvesting callithrichids. This idea of gape-gouging and gum-feeding was adopted by other authors and Oates (1984) reported gum feeding for the species. Our results refute a potential consumption of gum for *A. parisiensis* as the calculated probability for the frugivorous/faunivorous/gummivorous category is 0%. The analyses of craniomandibular morphology and jaw adductor muscle forces (Perry et al., 2015), dental microwear

(Ramdarshan et al., 2012) but also our results based on ear morphology, contradict the hypothesis of gum feeding for *A. parisiensis*.

The sexual behavior of *Adapis parisiensis* is unknown. The only reference on this point came from Gingerich (1981) who proposed to determine the sex of 12 specimens and analyzed the sexual dimorphism based on body size and canine size. He applied the method developed by Leutenegger & Kelly (1977) to *Adapis parisiensis* and estimated that the fossil species had a low dimorphism in both body and canine sizes corresponding to a monogamous or more probably to a polygynous mating system. In the latter case, Gingerich (1981) precised that the level of dimorphism is exceptionally low for a polygynous species, with values for these variables comparable to that of *Cebus apella*, a polygynous multemale group species. Gingerich's data were included in an analysis of sexual dimorphism at the scale of the order Primates to predict social behavior from fossil morphology (Plavcan, 2000). With a first characteristic (mass dimorphism), *A. parisiensis* is defined as a polygynous species. With a second characteristic (maxillary canine mesiodistal dimorphism), the result overlaps both monogamous/polyandrous, single-male/multi-female, and multi-male/multi-female system, although the general means are closer to the monogamous/polyandrous system. Plavcan (2000) also reconstructed the levels of competition of *A. parisiensis*, attesting of promiscuous mating (based on canine dimorphism) or high frequency competition (based on body size dimorphism). This author, considering *A. parisiensis*, also noted that sexual dimorphism is very low in strepsirrhines even if the sexual behaviors are different (most of them are polygynous) and that, in this case, the degree of sexual dimorphism may not imply anything about the mating system.

Our predictions, from the morphology of the ear, not known to be a dimorphic structure, cannot lead us to a clear conclusion on this point as we found that *Adapis parisiensis* could be equally polygynous (32.8%), monogamous (32.5%) or promiscuous (34.7%). However, results from the dendrograms based on the full set of ecological traits show that the fossil species clusters with the three monogamous species *Callicebus moloch*, *Pithecia monachus* and *Hylobates lar*. Our results support the supposed monogamy proposed by Bernardi and Couette (2017) from the analysis on its hearing sensitivity.

Concerning group size, our results suggest that *A. parisiensis* was living in medium group (50.7 %), including between 4 and 20 individuals. Previous results (Bernardi & Couette 2017), based on a relationship between social drive and hearing sensitivity (Ramsier et al., 2012), indicate that *Adapis parisiensis* would rather live in small groups, similar to *N. coucang* (from 2 to 6 individuals) and *P. potto* (small group size). As mentioned previously, *Adapis*

parisiensis clusters with the species *Callicebus moloch*, *Pithecia monachus* and *Hylobates lar* on the dendrogram based on ecological traits. The three species live in small groups (mean group size of 4.5 individuals for *P. monachus*, 3.3 individuals for *C. moloch* and 2 to 6 members for *H. lar*, Mittermeier et al., 2013). It is then probable that the fossil species was living in groups composed of a small number of individuals. Group size is a major ecological factor as it is highly correlated to sexual behavior, but also to body mass, diet and vegetal strata use (Janson & Goldsmith, 1995). In extant primates, small animals are mainly living in small group, avoiding predation pressure by a strategy of concealment. Moreover, fruit-eater live in smaller groups than leaf-eaters to reduce the feeding competition (fruits are very often less abundant than leaves) and to avoid predation (leaf-eaters are non-foraging animals, they stay longer at the same place than fruit-eaters and thus mainly live in larger noisy groups). Then, terrestrial animals, living in open lands, are more exposed to predation, and thus are used to live in larger groups than arboreal animals.

To conclude, our results and previous studies demonstrate that *Adapis parisiensis* has a small body size, has a frugivorous/folivorous diet, a diurnal activity, and an arboreal locomotion. All these characteristics support the hypothesis that this species lived in a small group size rather than large one.

Acknowledgments

The authors would like to thank Jacques Cuisin, Aurélie Verguin and Céline Bens for access to specimens from the collections of Anatomie Comparée, MNHN Paris; and the ‘Plateform MorphOptics’ of the Biogéosciences Laboratory (UMR/CNRS 6282, Bourgogne-Franche-Comté) for access to the μ CT scanner. They are very grateful to Emilie Steimetz and Lauriane Poloni, who acquired all scanners coming from this platform. They also thank Duke University for the data sharing and free access made possible via Morphosource. The authors thank the MNHN AST-RX platform ‘Accès Scientifique à la Tomographie à Rayons X’ (USM 2770 « Outils et méthodes de la Systématique intégrative » CNRS MNHN) for scanning the subfossil specimen. The authors thank Renaud Lebrun, Marc Godinot, Doug M. Boyer, Paul Tafforeau, the staff of beamlines ID19 and ID17 of the E.S.R.F. (European Synchrotron Radiation Facility) for access to the scans. This work was supported by a PhD contract scholarship provided by PSL Research University, Paris, by the FABER program of the Conseil Régional de Bourgogne (number CRB_9201AAO047S01518), and by the grant number GB-TAF 4120 awarded by the Synthesys program.

Chapitre 5 – Discussion

Ce travail a permis de développer un modèle cohérent qui présente des avantages, en particulier celui d'être simple dans sa mise en place et efficace en termes de prédiction. Mais ce modèle présente aussi des limites : celles d'avoir des choix de variables restreints, et des intervalles de confiance améliorables. Néanmoins, la reconstitution proposée pour *Adapis parisiensis*, une des espèces de primates fossiles emblématiques et bien décrite, est cohérente avec les différentes hypothèses proposées, que ce soit sur son mode de vie ou sur son milieu de vie et les conditions climatiques et environnementales dans la Quercy à cette époque.

L'intérêt majeur de ce modèle est que l'on puisse intégrer un grand nombre d'espèces, couvrant un large panel de caractéristiques écologiques et morphologiques, et ainsi proposer des reconstitutions plus complètes pour des espèces fossiles, voire des interactions entre différentes espèces. Pour construire ce modèle, le processus de choix des variables et des méthodes a été complexe, et nous avons envisagé l'intégration de nombreuses variables écologiques et environnementales qui nous semblaient pertinentes. Cependant, la notion de niche écologique englobe une multitude de facteurs, dont on ne peut identifier et quantifier qu'une fraction (Lamotte, 1979). Ces facteurs, pouvant être décrits à des échelles spatio-temporelles différentes, sont pour la plupart interdépendants, décrits à travers l'utilisation de proxies, ce qui rend leur caractérisation difficile et par conséquent certaines variables ont dû être abandonnées et d'autres ont nécessité d'être simplifiées. On pourrait également envisager d'affiner la caractérisation des perceptions auditives de façon à intégrer les espèces au sein de leur écosystème. La zone d'émission des vocalisations dans la canopée est un facteur important pouvant expliquer l'utilisation de certaines fréquences et le comportement de ces fréquences dans l'environnement (Marten & Marler, 1977). Cependant, ce genre de variables nécessite de connaître précisément les propriétés acoustiques de chaque environnement et la hauteur d'émission des vocalisations pour chaque espèce. Même s'il existe des études de terrain très précises et détaillées, il est extrêmement compliqué de retrouver des travaux suivant les mêmes protocoles pour toutes les espèces.

Audition et perception sont étroitement liées et cette relation pourrait être prise en compte. Il serait ainsi intéressant d'intégrer dans ce modèle des caractéristiques acoustiques, qui pourraient apporter des informations complémentaires. Cette approche sera développée en Chapitre 6.

SYNTHESE

Ce travail démontre une **covariation entre les variables morphologiques** décrivant les structures de l'oreille (longueur de la cochlée, aire de la fenêtre ovale, diamètre du tympan, distance interaurale), **et les variables écologiques** décrivant les traits d'histoire de vie (taille du groupe, organisation sociale, régime alimentaire, rythme d'activité). Il illustre aussi une **covariation entre ces mêmes variables morphologiques** et les **variables environnementales** décrivant l'habitat.

Le modèle prédictif construit à partir de ces covariations propose qu'*Adapis parisiensis* était une espèce **folivore et frugivore, diurne**, vivant dans des **forêts tropicales humides**, dans un **groupe de taille petite à moyenne** (jusqu'à 20 individus), et était probablement **monogame**.

References

- Adams DC 2014** A method for assessing phylogenetic least squares models for shape and other high-dimensional multivariate data. *Evolution*. 68, 2675-2688.
- Adams DC, Otarola-Castillo E 2013** Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*. 4, 393-399.
- Aguilar JP, Legendre S, Michaux J 1997** Actes du congrès BiochroM'97. *Mémoires et travaux de l'Institut de Montpellier de l'école pratique des hautes études*. 21, 1-818.
- Atangana A, Khasa D, Chang S, Degrande A 2014** Tropical biomes: their classification, description and importance. In: *Tropical Agroforestry*. Dordrecht: Springer.
- Barry S, Elith J 2006** Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*. 43(3), 413-423.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL 2006** Ecology: from individuals to ecosystems. Oxford : Blackwell Publishing.
- Bernardi M, Couette S 2017** Eocene paleoecology of *Adapis parisiensis* (Primate, Adapidae): From inner ear to lifestyle. *The Anatomical Record*. 300(9), 1576-1588.
- Bernardi M, Couette S, Chateau Smith C, Montuire S 2019** Middle ear pneumatization in nonhuman primates: A comparative analysis. *American journal of physical anthropology*. 169(3), 540-556.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR 2003** Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57, 717-745.
- Bowling, DL, Garcia M, Dunn JC, Ruprecht R, Stewart A, Frommolt KH, Fitch WT 2017** Body size and vocalization in primates and carnivores. *Scientific reports*. 7, 41070.
- Boyer D, Kaufman S, Gunnell GF, Rosenberger AL, Delson E 2014** Managing 3D digital data sets of morphology: MorphoSource is a new project-based data archiving and distribution tool. *American Journal of Physical Anthropology*. 153, 84.
- Boyer DM, Kirk EC, Silcox MT, Gunnell GF, Gilbert CC, Yapuncich GS, Allen KL, Welch E, Bloch JI, Gonzales LA, Kay RF, Seiffert ER 2016** Internal carotid arterial canal size and scaling in Euarchonta: Re-assessing implications for arterial patency and phylogenetic relationships in early fossil primates. *Journal of human evolution*. 97, 123-144.
- Brown CH, Waser PM 1988** Environmental influences on the structure of primate vocalizations. In: *Primate vocal communication*. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Brown CH, Gomez R, Waser PM 1995** Old World monkey vocalizations: adaptation to the local habitat? *Animal Behavior*. 5, 945-961.

Brown CH, Waser PM 2017 Primate Habitat Acoustics. In: Primate Hearing and Communication. Cham: Springer.

Brudzynski SM 2010 Handbook of mammalian vocalization: An integrative neuroscience approach. Academic Press.

Charlton BD, Reby D 2016 The evolution of acoustic size exaggeration in terrestrial mammals. *Nature Communications*. 7, 127-139.

Chatterjee HJ, Ho SY, Barnes I, Groves C 2009 Estimating the phylogeny and divergence times of primates using a supermatrix approach. *BMC Evolutionary Biology*. 9, 259.

Chatterjee HJ, Tse JSY, Turvey ST 2012 Using ecological niche modelling to predict spatial and temporal distribution patterns in Chinese gibbons: lessons from the present and the past. *Folia Primatologica*. 83(2), 85-99.

Clutton-Brock TH 2012 Primate ecology: studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkey and apes. London: Academic Press Inc.

Coleman MN 2007 The functional morphology and evolution of the primate auditory system. Stony Brook University.

Coleman MN 2009 What do primates hear? A meta-analysis of all known nonhuman primate behavioral audiograms. *International Journal of Primatology*. 30, 55-91.

Coleman MN, Ross CF 2004 Primate auditory diversity and its influence on hearing performance. *The Anatomical Record. Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology*. 281, 1123-37.

Coleman MN, Colbert MW 2010 Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *Journal of morphology*. 271, 511-532.

Coleman MN, Boyer DM 2012 Inner ear evolution in primates through the Cenozoic: implications for the evolution of hearing. *The Anatomical Record*. 295, 615-31.

Collinson ME, Hooker JJ 1987 Vegetational and mammalian faunal changes in the early Tertiary of southern England. In: The origins of angiosperms and their biological consequences (eds. Friis EM, Chaloner WG, Crane PR). Cambridge: Cambridge University Press.

Elton CS 1927 Animal Ecology. London: Sidgwick & Jackson.

Équipe de développement de QGIS 2014 Système d'information géographique QGIS. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

Escarguel G, Legendre S, Sigé B 2008 Unearthing deep-time biodiversity changes: The Palaeogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Surface Geosciences (Palaeoenvironment)*. 340, 602-614.

- Falk JJ, ter Hofstede HM, Jones PL, Dixon MM, Faure PA, Kalko EK, Page RA 2015** Sensory-based niche partitioning in a multiple predator–multiple prey community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 282(1808), 20150520.
- Farina A 2013** Soundscape ecology: principles, patterns, methods and applications. Springer Science & Business Media.
- Farina A, Pieretti N 2014** Acoustic codes in action in a soundscape context. *Biosemiotics*. 7(2), 321-328.
- Fleagle JG 2013** Primate adaptation and evolution. 3rd ed. San Diego: Academic Press.
- Fleischer G 1978** Evolutionary principles of the mammalian middle ear. Berlin: Springer-Verlag.
- Fletcher NH 2010** A frequency scaling rule in mammalian vocalization. In: Handbook of mammalian vocalization: An integrative neuroscience approach (ed. Brudzynski SM). Academic Press.
- Friedl MA, Sulla-menashe D, Tan B, Schneider A, Ramankutty N, Sibley A 2010** MODIS Collection 5 Global Land Cover: Algorithm Refinements and Characterization of new Datasets. *Remote Sensing of Environment*. 114, 168-182.
- Gamba M, Giacoma C 2010** Key issues in the study of primate acoustic signals, an update. *Journal of Anthropological Sciences*. 88, 215-220.
- Ghazanfar AA 2002** Primate Audition: Ethology and Neurobiology. Boca Raton: CRC Press.
- Gingerich PD 1975** New North American Plesiadapidae (Mammalia, Primates) and a biostratigraphic zonation of the middle and upper Paleocene. *Contributions from the Museum of Paleontology the University of Michigan*. 24, 135-148.
- Gingerich PD 1977** Radiation of Eocene Adapidae in Europe. *Geobios*. 10, 165-182.
- Gingerich PD 1980** Eocene Adapidae, paleobiogeography, and the origin of South American Platyrrhini. In: Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift. Boston, MA: Springer.
- Gingerich PD 1981** Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapidae. II. The Cambridge skull of *Adapis parisiensis*. *American Journal of Physical Anthropology*. 56, 217-234.
- Gingerich PD, Martin R 1981** Cranial Morphology and Adaptations in Eocene Adapidae. II. The Cambridge Skull of *Adapis parisiensis*. *American Journal of Physical Anthropology*. 56, 235-257.
- Gonzales LA, Malinzak MD, Kay RF 2013** Semicircular canal morphology as a predictor of platyrrhine locomotor behavior. *American journal of physical anthropology*. 150, 133.

Gregory WK 1920 On the structure and relations of *Notharctus*, an American Eocene primate. *Memoirs of the American Museum of Natural History*. 3, 49-243.

Grinnell J 1924 Geography and evolution. *Ecology*. 5, 225-229.

Guisan A, Thuiller W 2005 Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*. 8(9), 993-1009.

Guisan A, Zimmermann NE 2000 Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*. 135(2-3), 147-186.

Hauser MD 1993 The evolution of non-human primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context. *The American Naturalist*. 142, 528-542.

Heads M 2010 Evolution and biogeography of primates: a new model based on molecular phylogenetics, vicariance and plate tectonics. *Zoologica Scripta*. 39(2), 107-127.

Heffner RS 2004 Primate hearing from a mammalian perspective. *The Anatomical Record. Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology*. 281, 1111-1122.

Heffner RS, Heffner HE 1992 Visual factors in sound localization in mammals. *Journal of Comparative Neurology*. 317(3), 219-232.

Herlyn H 2016 The phylogenetic system of primates-character evolution in the light of a consolidated tree. *Organisms diversity & evolution*. 16(4), 689-713.

Herrera JP, Dávalos LM 2016 Phylogeny and divergence times of lemurs inferred with recent and ancient fossils in the tree. *Systematic Biology*. 65, 772-791.

Huang GT, Rosowski JJ, Ravicz ME, Peake WT 2002 Mammalian ear specializations in arid habitats: Structural and functional evidence from sand cat (*Felis margarita*). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 188, 663-681.

Hutchinson GE 1957 Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22, 415-427.

Hutchinson GE 1965 An Introduction to Population Ecology. Yale University Press, New Haven.

Janson CH, Goldsmith ML 1995 Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*. 6(3), 326-336.

Jiménez-Valverde A, Nakazawa Y, Lira-Noriega A, Peterson AT 2009 Environmental correlation structure and ecological niche model projections. *Biodiversity Informatics*. 6, 28-35.

Jungers WL 1985 Body size and scaling of limb proportions in primates. In: Size and scaling in primate biology. Springer, Boston, MA.

- Kappeler PM, Heymann EW 1996** Nonconvergence in the evolution of primate life history and socio-ecology. *Biological Journal of the Linnean Society*. 59, 297-326.
- Kappeler PM, Pereira ME 2003** Primate life histories and socioecology. University of Chicago Press.
- Karanth KK, Nichols JD, Hines JE 2010** Occurrence and distribution of Indian primates. *Biological Conservation*. 143, 2891-2899
- Kay RF 1975** The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology*. 43, 195-219.
- Kirk EC, Gosselin-Ildari AD 2009** Cochlear labyrinth volume and hearing abilities in primates. *The Anatomical record*. 292, 765-76.
- Köppen W 1936** Das Geographisches System der Klimate. In: Handbuch der Klimatologie (eds. Köppen W, Geiger R). Berlin: Gerbruder Borntraeger. 1-44 pp.
- Krause BL 1987** Bioacoustics, habitat ambience in ecological balance. *Whole Earth Review*. 57, 14-18.
- Krause BL 1993** The niche hypothesis: a virtual symphony of animal sounds, the origins of musical expression and the health of habitats. *The Soundscape Newsletter*. 6, 6-10.
- Kvačák Z 2010** Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene - a review. *Bulletin of Geosciences*. 85(1), 63-76.
- Lamotte M 1979** La niche écologique, des concepts théoriques aux utilisations pratiques. *Revue d'Ecologie*. 33, 509-520.
- Lanèque L 1990** Diversité des crânes chez les Adapinés (Primates, Eocène) des Phosphorites du Quercy. Comparaisons avec les primates actuels. *Paris: Editions du Muséum*, 680 p.
- Legendre S 1988** Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution (*Doctoral dissertation, Montpellier 2*).
- Letouzey R 1985** Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500000. 5-B I. Bibliographie et index des noms scientifiques. *Institut de la Carte Internationale de la Végétation, Toulouse, France*, pp 143-240.
- Leutenegger W, Kelly JT 1977** Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social, behavioral, and ecological correlates in anthropoid primates. *Primates*. 18(1), 117-136.
- Lieberman P 1969** Methods & Designs, On the acoustic analysis of primate vocalizations. *Behavior Research Methods and Instrumentation*. 1(5), 169-174.

Lindenfors P, Tullberg BS 1998 Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*. 64(4), 413-447.

Luckett WP, Szalay FS 1975 Phylogeny of the primates - A multidisciplinary approach. New York: Plenum Press.

MacArthur RH 1968 The theory of the niche. In: Population biology and Evolution (ed. Lewontin RC). New York: Syracuse University Press.

Macphee RDE, Cartmill M 1986 Basicranial structures and Primate systematics. In: Comparative Primate Biology (eds. Swinder DR, Erwin J). New York: Alan R. Liss Inc.

Mahtre N, Robert D 2013 Report a tympanal insect ear exploits a critical oscillator for active amplification and tuning. *Current Biology*. 23, 1952-1957.

Malinzak MD, Kay RF, Hullar TE 2012 Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109(44), 17914-17919.

Manser MB 2010 The generation of functionally referential and motivational vocal signals in mammals. In: Handbook of mammalian vocalization: An integrative neuroscience approach (ed. Brudzynski SM). Academic Press.

Marten K, Marler P 1977 Sound transmission and its significance for animal vocalization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 290, 271-290.

Mason MJ 2016 Structure and function of the mammalian middle ear. II: Inferring function from structure. *Journal of anatomy*. 228(2), 300-312.

Masters JC 1993 Primates and paradigms: problems with the identification of genetic species. In: Species, species concepts, and primate evolution (eds. Kimbel WH, Martin LB). New York: Plenum.

Masters JC, Gamba M, Génin F 2013 Leaping Ahead, New York: Springer.

Mayaux P, Eva H, Gallego J, Strahler AH, Herold M, Agrawal S, Naumov S, De Miranda EE, Di Bella CM, Ordoyne C, Kopin Y, Roy PS 2006 Validation of the Global Land Cover 2000 Map. *IEEE Transactions on Geoscience and remote sensing*. 44(7), 1728-1739.

Milton K, May ML 1976 Body weight, diet and home range area in primates. *Nature*. 259(5543), 459.

Mittermeier RA, Rylands AB, Wilson DE 2013 Handbook of the mammals of the world. In: Volume 3: Primates. Barcelone: Lynx Edicions.

Morton ES 1975 Ecological sources of selection on avian sounds. *American naturalist*. 109, 17-34.

- Nowak RM, Walker EP 1999** Walker's Primates of the World. Johns Hopkins University Press.
- Nummela S 2017** The primate peripheral auditory system and the evolution of primate hearing. In: Primate Hearing and Communication (eds. Quam R, Ramsier MA, Fay RR, Popper AN). Cham: Springer.
- Oates JF 1984** The niche of the potto, *Perodicticus potto*. *International Journal of Primatology*. 5(1), 51.
- Olofsson P, Stehman SV, Woodcock CE, Sulla-menashe D, Sibley AM, Newell JD, Friedl MA, Herold M 2012** A global land-cover validation data set, part I: fundamental design principles. *International Journal of Remote Sensing*. 33(18), 5768-5788.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K 2004** APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*. 20, 289-290.
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA 2007** Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. 11, 1633-1644.
- Perry JM, St Clair EM, Hartstone-Rose A 2015** Craniomandibular signals of diet in adapids. *American journal of physical anthropology*. 158(4), 646-662.
- Pijanowski BC, Villanueva-Rivera LJ, Dumyahn SL, Farina A, Krause BL, Napoletano BM, Gage SH, Pieretti N 2011** Soundscape ecology: The science of sound in the landscape. *BioScience*. 61, 203-216.
- Pitman NCA, Terborgh JW, Silman MR, Nunez VP, Neill DA, Ceron CE, Palacios WA, Aulestia M 2000** Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*. 82(8), 2101-2117.
- Plavcan JM 2000** Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. *Journal of Human Evolution*. 39, 327-344.
- Prothero DR 1994** The Late Eocene-Oligocene. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. 22, 145-165.
- Ramamoorthy S, Zha SD, Chen F, Jacques SL, Wang R, Choudhury N, Nuttall AL, Fridberger N 2014** Filtering of acoustic signals within the hearing organ. *Journal of Neuroscience*. 34 (27), 9051-9058.
- Ramdarshan A, Merceron G, Marivaux L 2012** Spatial and temporal ecological diversity amongst Eocene primates of France: Evidence from teeth. *American journal of physical anthropology*. 147(2), 201-216.
- R Core Team 2015** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ramsier MA, Cunningham AJ, Finneran JJ, Dominy NJ 2012 Social drive and the evolution of primate hearing. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences.* 367, 1860-1868.

Ramsier MA, Quam RM 2017 Primate Hearing and Communication. Cham: Springer.

Rendall D, Rodman PS, Emond RE 1996 Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour.* 51, 1007-1015.

Ripley B, Venables B, Bates DM, Hornik K, Gebhardt A, Firth D, Ripley MB 2013 Package 'mass'. *Cran R.*

Rohlf FJ, Corti M 2000 The use of partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology.* 49, 740-753.

Rotenberry JT, Preston KL, Knick ST 2006 Gis-based niche modeling for mapping species' habitat. *Ecology.* 87(6), 1458-1464.

Saban R 1963 Contribution à l'étude de l'os temporal des Primates. Description chez l'Homme et les Prosimiens. Anatomie comparée et phylogénie. Paris: Editions du Museum.

Scepan J 1999 Thematic validation of high-resolution global land-cover data sets. *Photogrammetric engineering and remote sensing.* 65, 1051-1060.

Schmidt M, Klein D, Conrad C, Dech S, Paeth H 2013 On the relationship between vegetation and climate in tropical and northern Africa. *Theoretical and applied climatology.* 115(1-2), 341-353.

Shanee S, Allgas S, Shanee N, Campbell N 2015 Distribution, ecological niche modelling and conservation assessment of the Peruvian night monkey (Mammalia: Primates: Aotidea: *Aotus miconax* Thomas, 1927) in Northeastern Peru, with notes on the distributions of *Aotus spp.*. *Journal of Threatened taxa.* 7(3), 6947-6964.

Smith RJ, Cheverud JM 2002 Scaling of sexual dimorphism in body mass: a phylogenetic analysis of Rensch's rule in primates. *International Journal of Primatology.* 23(5), 1095-1135.

Snowdon CT 2017 Vocal communication in family-living and pair-bonded primates. In *Primate Hearing and Communication* (pp. 141-174) Cham: Springer.

Spoor F, Garland T, Krovitz G, Ryan TM, Silcox MT, Walker A 2007 The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 104(26), 10808-10812.

Springer MS, Meredith RW, Gatesy J, Emerling CA, Park J, Rabosky DL, Stadler T, Steiner C, Ryder OA, Janečka JE, Fisher CA, Murphy WJ 2012 Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLoS ONE.* 7, e49521.

- Stehlin HG 1912** Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens: *Adapis*. *Abhandlungen der Schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*. 38, 1165-1298.
- Szalay FS, Delson E 1979** Evolutionary history of the primates. New York: Academic Press.
- Taylor AM, Charlton BD, Reby D 2016** Vocal production by terrestrial mammals: Source, filter, and function. In: Vertebrate sound production and acoustic communication. Cham: Springer.
- Thorn JS, Nijman V, Smith D, Nekaris KAI 2009** Ecological niche modelling as a technique for assessing threats and setting conservation priorities for Asian slow lorises (Primates: *Nycticebus*). *Diversity and distributions*. 15(2), 289-298.
- Truax B 1984** Acoustic Communication. Norwood, NJ: Ablex Publishing Corporation
- Waser PM, Brown CH 1984** Is there a “sound window” for primate communication ? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 15, 73-76.
- Waser PM, Brown CH 1986** Habitat acoustics and primate communication. *American Journal of Primatology*. 10, 135-154.
- Webster DB 1962** A function of the enlarged middle-ear cavities of the kangaroo rat, *Dipodomys*. *Physiological Zoology*. 35(3), 248-255.
- Wilkins MR, Seddon N, Safran RJ 2013** Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in ecology & evolution*. 28(3), 156-166.
- Wold H 1966** Estimation of principal components and related models by iterative least squares. In: Multivariate analysis (ed. Krishnajah PR). New York: Academic Press.
- Zimmermann E 2012** Primate serenades: call variation, species diversity, and adaptation in nocturnal strepsirhines. In: *Leaping Ahead*. New York, NY: Springer,.
- Zimmermann 2017** Evolutionary origins of primate vocal communication: Diversity, flexibility, and complexity of vocalizations in basal primates. In: *Primate hearing and communication*. Cham: Springer.

Supporting Information

Species id	Cochlear length	Oval window area	Skull length	Interaural distance	Tympanic diameter	% Af	% Am	% As	% Aw	% BWh	% BSk	% BSh	% Cfa	% Cfb	% Csb	% Cwa	% Cwb
<i>A. geoffroyi</i>	30.97 (± 14.88)	1.46 (± 0.41)	131.58 (± 13)	64.18 (± 14)	7.2 (± 3.2)	15.16	25.86	8.07	20.98	0.00	0.00	3.17	9.93	3.29	0.00	4.20	9.32
<i>A. laniger</i>	15.86 (± 5.57)	0.56 (± 0.22)	49.84 (✓)	24.49 (± 5.7)	5.34 (± 0.8)	54.69	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	23.32	19.24	0.00	0.00	2.69
<i>A. palliata</i>	33.37 (± 11.17)	1.26 (± 0.29)	117.04 (± 46)	52.52 (± 16)	6.12 (± 1.2)	44.45	22.55	0.31	28.37	0.22	0.00	1.43	0.90	1.15	0.00	0.62	0.01
<i>A. trivirgatus</i>	22.66 (± 9.4)	0.40 (± 0.21)	89.71 (± 114)	32.05 (± 5.1)	3.93 (± 0.6)	29.32	42.47	0.00	28.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>C. bancanus</i>	18.14 (✓)	0.67 (✓)	38.95 (✓)	21.81 (✓)	3.68 (✓)	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>C. major</i>	11.34 (± 1.89)	0.49 (± 0.09)	52.95 (± 3)	20.98 (± 2.4)	3.15 (± 1.8)	5.80	18.28	0.00	3.55	0.00	0.00	0.00	50.67	21.70	0.00	0.00	0.00
<i>C. medius</i>	10.50 (± 1.89)	0.31 (± 0.09)	42.06 (± 1)	17.45 (± 0.56)	3.92 (± 0.1)	0.92	9.80	0.00	68.79	0.00	0.00	15.76	4.43	0.27	0.00	0.04	0.00
<i>C. moloeh</i>	25.23 (± 3.79)	0.80 (± 0.37)	130.03 (± 11)	55.07 (± 17)	6.07 (± 0.6)	13.87	48.20	0.00	37.93	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>E. coronatus</i>	16.61 (± 1.33)	0.68 (± 0.09)	79.71 (± 7)	29.88 (± 1.9)	4.01 (± 1.8)	0.00	30.05	0.00	69.95	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>G. demidoff</i>	12.30 (± 1.60)	0.31 (± 0.06)	37.43 (± 9)	13.79 (± 4.1)	4.39 (✓)	16.00	42.67	23.12	8.21	0.00	0.00	0.00	0.00	6.05	0.00	0.00	3.96
<i>G. gorilla</i>	39.44 (± 7.49)	2.42 (± 0.56)	227.5 (± 32)	127.5 (± 108)	11.66 (± 6.5)	30.87	13.95	36.59	18.60	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>G. senegalensis</i>	9.71 (± 0.82)	0.46 (± 0.08)	42.7 (✓)	19.73 (✓)	4.87 (± 0.2)	7.15	13.05	10.20	22.31	1.21	0.22	13.56	0.00	19.34	0.53	3.09	9.33
<i>H. lar</i>	34.68 (± 11.35)	1.01 (± 0.57)	98.28 (± 9)	59.31 (± 2.6)	7.14 (± 0.9)	24.00	34.16	0.00	25.95	0.00	0.00	0.00	0.00	9.74	2.51	0.00	2.28
<i>L. catta</i>	14.84 (± 1.06)	0.80 (± 0.19)	83.82 (± 6)	32.24 (± 1.9)	5.35 (± 0.9)	0.68	11.24	0.00	50.27	0.00	0.00	25.56	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>L. tardigradus</i>	16.83 (± 3.36)	0.58 (± 0.15)	54.32 (± 7)	25.812 (± 5.8)	4.63 (± 0.6)	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>M. argentatus</i>	23.23 (± 11.35)	0.55 (± 0.09)	61.11 (± 36)	27.94 (± 17)	4.58 (± 0.4)	69.79	30.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>M. fascicularis</i>	29.55 (± 9.36)	1.02 (± 0.21)	104.33 (± 6)	48.76 (± 8.3)	6.77 (± 1)	41.25	38.35	0.00	18.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.24
<i>N. coucang</i>	18.18 (± 4.36)	0.58 (± 0.13)	63.05 (± 6)	31.716 (± 4.4)	5.23 (± 0.4)	46.57	53.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>O. crassicaudatus</i>	15.69 (± 2.26)	0.56 (± 0.36)	70.89 (✓)	23.44 (✓)	6.31 (✓)	1.62	1.36	1.52	25.84	1.01	0.00	16.77	4.16	4.36	0.00	27.30	16.06
<i>P. monachus</i>	21.87 (± 10.42)	0.82 (± 0.81)	73.54 (± 3)	32.11 (± 6)	6.51 (± 1.2)	61.54	38.46	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>P. potto</i>	18.22 (± 0.95)	0.71 (± 0.05)	61.39 (± 2)	27.85 (± 2.9)	5.35 (± 0.3)	17.75	32.96	0.00	49.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00
<i>P. pygmaeus</i>	47.88 (± 59.8)	3.04 (± 6.23)	201.07 (± 260)	95.85 (± 68)	9.25 (± 8.2)	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>P. rubicunda</i>	33.79 (± 1.28)	1.18 (± 0.36)	101.98 (± 31)	53.12 (± 14)	6.67 (± 0.3)	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>P. troglodytes</i>	36.53 (± 12.43)	2.69 (± 0.46)	178.57 (± 3)	95.22 (± 7)	10.16 (± 0.3)	13.10	26.41	14.28	43.19	0.00	0.00	0.00	0.00	1.79	0.00	0.00	1.22
<i>S. alleni</i>	14.96 (± 4.24)	0.36 (± 0.07)	50.5 (✓)	23.99 (✓)	4.5 (± 0.2)	0.00	89.44	0.00	10.56	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>S. apella</i>	31.40 (± 12.99)	1.09 (± 0.13)	53.57 (✓)	44.66 (± 18)	7.29 (± 0.6)	44.86	27.23	0.14	25.77	0.00	0.00	0.16	0.37	1.32	0.00	0.00	0.16
<i>T. tarsier</i>	14.44 (± 3.81)	0.54 (± 0.42)	34.67 (✓)	17.88 (✓)	3.8 (± 1.1)	48.12	51.88	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>A. parisiensis</i>	17.372 (± 1.65)	0.86 (± 0.15)	81 (± 2.78)	36.75 (± 3.76)	3.81 (± 0.12)	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
PLV14 (right)	17	0.75	80	NA	NA	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MAPHQ339 (right)	20.1	0.67	85	37	NA	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Basel (left)	16.19	0.97	NA	NA	3.91	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
NHMUK (right)	19.51	0.75	80	NA	NA	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
NHMUK (left)	17.42	0.92	80	35	3.75	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
NHMUK (mean)	18.48	0.84	80	35	3.75	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
München (left)	15.09	1.12	NA	40	3.82	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

Table 5.S1 Results of each measurement for the five morphological variables (with cochlear length, skull length, interaural distance and tympanic diameter expressed in mm, and oval window area expressed in mm²), and for the climatic distribution: **Af** (tropical rainforest); **Am** (tropical monsoon); **Aw** (tropical wet savanna); **As** (tropical dry savanna); **BWh** (arid climate, and hot desert); **BSk** (arid climate, and cold steppe); **BSh** (arid climate, and hot steppe); **Cfa** (temperate climate, without dry season, with hot summer); **Cfb** (temperate climate, without dry season, with warm summer); **Csb** (temperate climate, with dry and warm summer); **Cwa** (temperate climate, with dry winter and hot summer); **Cwb** (temperate climate, with dry winter and warm summer).

S.I 5.S2 Script built using « mca » function from **MASS** package (Ripley et al., 2013) modified to directly visualize the complete disjunctive table used for the MCA and its singular value decomposition.

```
#Modified script by Rémi Laffont (December 2018)
mcaR<-function (df, nf = 2, abbrev = FALSE)
{
  class.ind <- function(cl) {
    n <- length(cl)
    cl <- as.factor(cl)
    x <- matrix(0, n, length(levels(cl)))
    x[(1L:n) + n * (unclass(cl) - 1)] <- 1
    dimnames(x) <- list(names(cl), levels(cl))
    x
  }

  if (!all(unlist(lapply(df, is.factor))))
    stop("all variables must be factors")
  Call <- match.call()
  n <- nrow(df)
  p <- length(df)
  G <- as.matrix(do.call("data.frame", c(lapply(df, class.ind), check.names = FALSE)))
  Dc <- drop((rep(1, n)) %**% G)
  X <- t(t(G)/(sqrt(p * Dc)))
  X.svd <- svd(X)
  sec <- 1 + (1L:nf)
  rs <- X %**% X.svd$v[, sec]/p
  cs <- diag(1/(sqrt(p * Dc))) %**% X.svd$v[, sec]
  fs <- X.svd$u[, sec]/rep(p * X.svd$d[sec], rep(n, nf))
  dimnames(rs) <- list(row.names(df), as.character(1L:nf))
  dimnames(fs) <- dimnames(rs)
  varnames <- if (abbrev)
    unlist(lapply(df, levels))
  else colnames(G)
  dimnames(cs) <- list(varnames, as.character(1L:nf))
  structure(list(rs = rs, cs = cs, fs = fs, d = X.svd$d[sec], p = p, call = Call, svd=X.svd, X=X, G=G, Dc=Dc), class
= "mca")
}
```



Chapitre 6 :
Communication orale,
perception et vocalisations



L'ensemble des précédents chapitres nous a permis de souligner l'importance de considérer les espèces étudiées au sein de leur niche écologique et d'appréhender cette niche avec tous les paramètres pouvant la caractériser. La niche acoustique joue un rôle important dans la définition de cette niche écologique et donc la communication orale est un paramètre à prendre en compte.

Ce chapitre émerge de l'idée que la reconnaissance spécifique est une des clefs de l'isolement reproducteur. Ainsi, on peut penser que, si les vocalisations sont spécifiques chez de nombreux primates (Zimmermann *et al.*, 1988 ; Honess, 1996 ; Zimmerman, 1990 ; Masters, 1991 ; Bearder *et al.*, 1995 ; Gamba *et al.*, 2012), les capacités auditives doivent être de même avec une probable coévolution des vocalisations et de l'audition. Dans les chapitres précédents, il a été montré que les perceptions auditives étaient différentes entre strepsirrhiniens et haplorhiniens, avec des profils d'audiogrammes en « V » chez les premiers et en « W » chez les seconds, leur permettant une bonne perception d'une gamme plus étendue de fréquences (Fig.6.1). Des différences sont également observées à un niveau taxinomique plus fin et il a également été montré que ces différences de perception sont en lien étroit avec la variation morphologique des structures de l'oreille moyenne et interne (Chapitre 3).

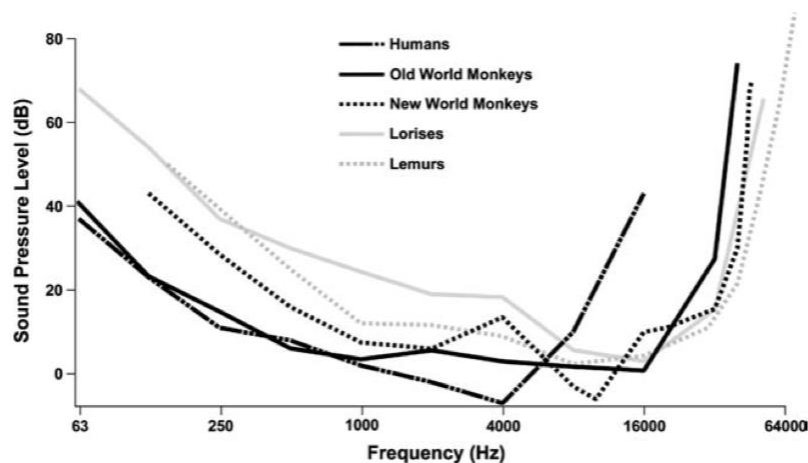


Figure 6.1 Audiogrammes moyens pour des superfamilles de primates actuels. Les strepsirrhiniens sont représentés en gris, les haplorhiniens en noir. Il est à noter que les haplorhiniens ont une meilleure perception des basses fréquences que les strepsirrhiniens, qui eux perçoivent mieux les hautes fréquences. De plus, un double pic (forme en W) est notable chez les haplorhiniens alors que le profil des strepsirrhiniens est en forme de V. D'après Coleman & Colbert, 2010.

L'étude des vocalisations constitue un champ disciplinaire différent de celui de l'étude de la sensibilité auditive. Ainsi, de très nombreuses études ont été menées dans le but

d'identifier les répertoires vocaux des espèces et d'en proposer les fonctions (Cleveland & Snowdon, 1982 ; Zimmermann, 1985 ; Masters, 1991 ; Macedonia, 1993 ; Bezerra & Souto, 2008). Les travaux sont le plus souvent menés sur une seule espèce en particulier sans que des synthèses soient proposées, rendant les comparaisons difficiles et rares (Petter & Charles-Dominique, 1979). D'autres travaux mettent en avant la variation individuelle de ces vocalisations, dépendant ainsi du niveau hiérarchique et de l'activité sociale (Gamba & Giacomini, 2005 ; McComb & Semple, 2005), du sexe ou de l'âge (Leliveld *et al.*, 2011 ; Patel, 2012). D'autres travaux s'intéressent à l'aspect neurobiologique de la production vocale et de la perception des sons (Brosch *et al.*, 2004 ; Kelly *et al.*, 2002 ; Recanzone *et al.*, 2000 ; Hackett, 2002), ou encore à l'articulation des sons et l'origine de la parole (Hauser *et al.*, 1993 ; Holden, 2004 ; Rauschecker & Scott, 2009). Enfin, des études sont menées sur les propriétés biomécaniques de la production vocale. Ces propriétés sont liées à l'anatomie des structures jouant un rôle dans la phonation.

L'objectif de ce chapitre prospectif est de tester les liens entre l'audition et les vocalisations en suivant différentes approches. Si certaines d'entre-elles sont avérées, nous les testerons dans un objectif de paléo-reconstructions, en utilisant la sensibilité auditive estimée chez des espèces fossiles pour proposer leur type de vocalisations. L'une de ces approches résulte de la collaboration faite avec Marco Gamba, spécialiste des vocalisations, de l'université de Turin. Plusieurs analyses seront abordées dans ce chapitre et elles ne comprennent pas toutes le même jeu de données car dans certains cas des données sont manquantes malgré l'effort fourni pour travailler sur un échantillonnage homogène et pertinent. Plusieurs échantillons seront donc présentés, mais nous utiliserons, dans la mesure du possible, le plus d'espèces en commun.

Chapitre 6.1 - Paramètres acoustiques

Une des premières analyses est de chercher des corrélations entre des paramètres simples de la perception auditive et des paramètres simples de vocalisation. Concernant les perceptions auditives, nous avons utilisé, dans ce travail de thèse, les sensibilités aux hautes fréquences (calibrées à 32 KHz) et les sensibilités aux basses fréquences (calibrées à 250 Hz). Ces sensibilités sont directement issues de la bibliographie ou calculées à partir de l'aire de la fenêtre ovale (pour les hautes fréquences), ou de la longueur de la cochlée (pour les basses fréquences, cf. Chapitre 2). Ces deux variables seront utilisées comme proxy de la perception auditive. Nous

utiliserons également la meilleure fréquence audible, qui correspond à la fréquence nécessitant le moins de décibels pour être perçue. Cette fréquence est directement issue des audiogrammes (Figure 6.2). Les données d'audition, c'est à dire la valeur limite de basses fréquences, la valeur limite de hautes fréquences et la meilleure fréquence audible, ont été compilées à partir des travaux de Heffner (2004) et ceux de Ramsier *et al.* (2017).

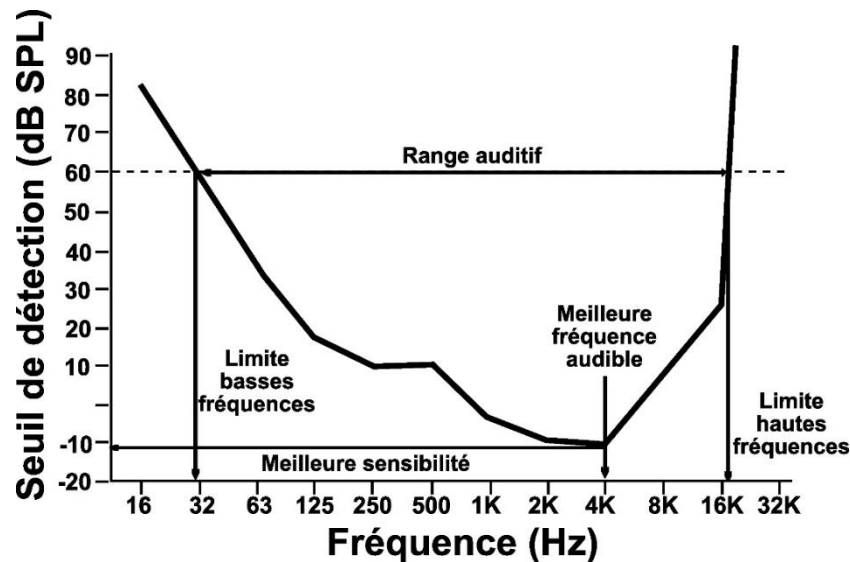


Figure 6.2 Audiogramme théorique humain permettant de mettre en évidence les principales variables caractérisant l'audition (modifié d'après Heffner, 2004).

Concernant les vocalisations, il n'existe pas réellement de variable simple qui permettrait de caractériser l'ensemble des émissions sonores d'une espèce. Chaque espèce possède un répertoire vocal qui lui est propre et qui est composé d'un ensemble plus ou moins complexe de vocalisations. Si chaque vocalisation peut-être simplement caractérisée par une fréquence, une amplitude, il est plus difficile d'avoir une caractérisation de l'ensemble des cris des animaux. La figure 6.3 présente trois sonogrammes de l'espèce *Paragalago granti* et illustre bien la différence de motifs entre ces sonogrammes et donc les différences de paramètres.

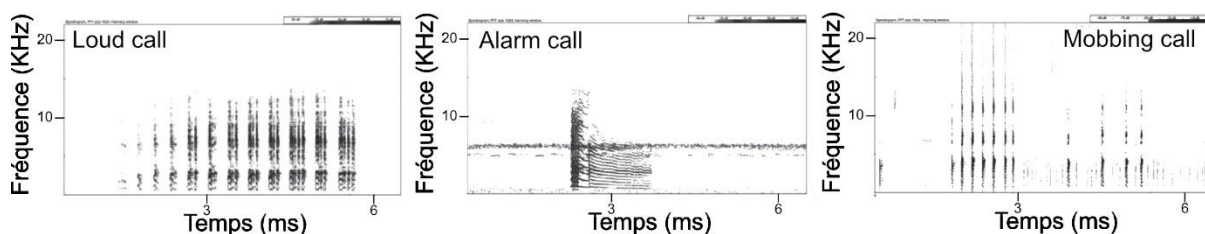


Figure 6.3 Illustration des sonogrammes pour trois types de vocalisations de l'espèce *Paragalago granti* (modifié d'après Génin *et al.*, 2016).

Une des solutions possibles pour avoir un paramètre représentatif des vocalisations d'une espèce est de constituer un répertoire et de considérer la fréquence fondamentale de ce répertoire ou la fréquence dominante de ce répertoire. La fréquence fondamentale (f_0) correspond à la fréquence de vibration des cordes vocales. Cette fréquence est pratiquement toujours associée à des harmoniques et peut-être identifiée sur un sonogramme. Lors du passage de l'air à travers le larynx, si les cordes vocales sont ouvertes, elles vont se mettre à vibrer à différentes fréquences. La fréquence la plus basse sera la fréquence fondamentale, qui sera accompagnée de multiples de cette fréquence (appelés harmoniques). Il est donc possible d'extraire la fréquence fondamentale moyenne d'un répertoire vocal, qui caractérisera ce répertoire (Bowling *et al.*, 2016). Si la fréquence fondamentale représente la fréquence de référence, issue de la vibration des cordes vocales, elle ne correspond pas forcément à la fréquence émise par l'animal. En effet, lorsque l'air a traversé le pharynx, il est transmis à travers le tractus vocal. Ce tractus est composé de plusieurs compartiments (compartiment pharyngien, compartiment oral, compartiment nasal) et de structures anatomiques (luette, épiglotte, palais, langue, lèvres) aux volumes et aux propriétés physiques différents et qui vont jouer le rôle de filtres et/ou de résonateurs (Figure 6.4 ; Gamba, 2014).

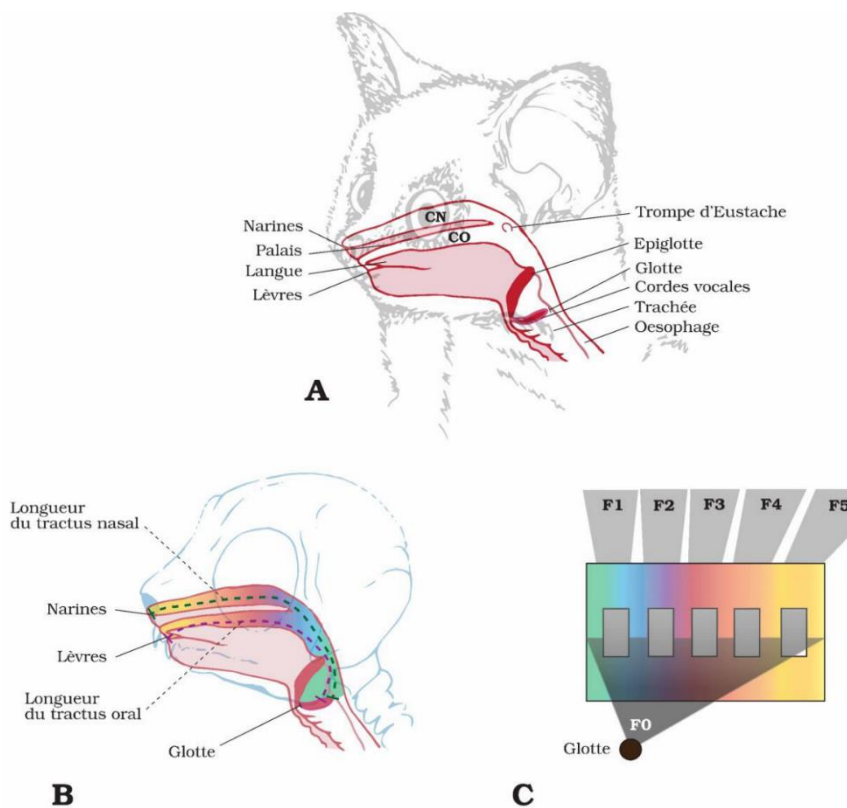


Figure 6.4

Représentation des éléments de l'appareil vocal. A) Schématisation des structures, CO : Cavité orale, CN : Cavité nasale ; B) Schématisation de la longueur des tractus vocaux, depuis la glotte jusqu'aux narines (pour le tractus nasal) et jusqu'aux lèvres (pour le tractus oral) ; C) Schématisation des filtres appliqués (causés par les compartiments du tractus vocal) sur la fréquence fondamentale F_0 émise au niveau des cordes vocales et donc de la zone glottique. Les fréquences traversant le tractus vocal sont appelées formants : F_1 , F_2 , F_3 , F_4 , F_5 . Le nombre de formants varie en fonction de la longueur du tractus vocal.

A la suite de ces compartiments, certaines fréquences sont filtrées et celles traversant ces filtres portent le nom de formants (Fitch, 2002). C'est ce signal vocal, issu de ce trajet de l'air, qui sera émis et ce signal peut ainsi différer de la fréquence fondamentale.

Nous utiliserons donc, dans un premier temps, la fréquence dominante qui correspond à la fréquence de plus grande amplitude du répertoire vocal, aussi appelée *f peak*. Ainsi, les répertoires sont compilés et standardisés et la fréquence dont l'amplitude est la plus grande est considérée comme la fréquence dominante. Cette variable est couramment utilisée pour caractériser le répertoire vocal des espèces (Kastelein *et al.*, 1995, pour les mammifères marins ; Vilaça *et al.*, 2011, pour les amphibiens et Hu & Cardoso, 2010, pour les oiseaux).

Enfin, le répertoire vocal peut-être caractérisé par le spectre des fréquences utilisées. Dans ce cas, les vocalisations sont également compilées mais ce n'est plus la fréquence dominante qui est extraite mais les quartiles de la distribution des amplitudes (Figure 6.5). Ainsi, pour une espèce, la valeur de q25 (premier quartile) est représentative des fréquences les plus basses du répertoire et la valeur de q75 (troisième quartile) est représentative des fréquences les plus hautes du répertoire.

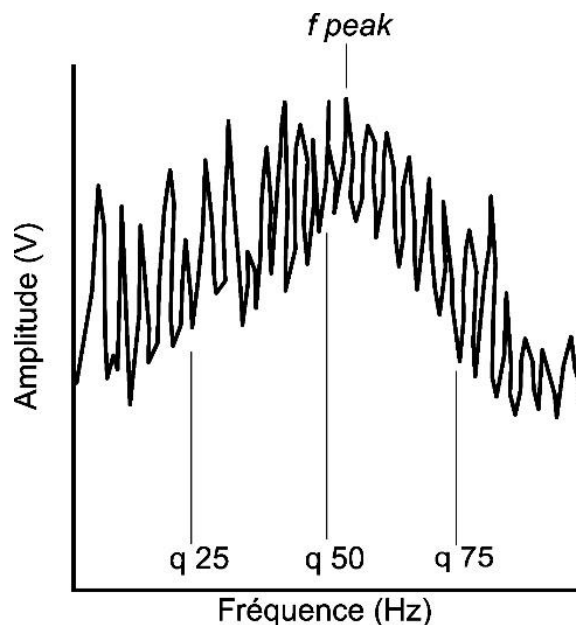


Figure 6.5 Schéma théorique de la caractérisation des répertoires vocaux à travers des paramètres du spectre de fréquences. Les spectrogrammes de vocalisations (n vocalisations utilisées) du répertoire sont compilés pour chaque espèce. La fréquence de plus grande amplitude correspond à la fréquence dominante (*f peak*), les valeurs de fréquences du premier (q25) et du troisième (q75) quartiles caractérisent les émissions de basses et de hautes fréquences.

Chapitre 6.2 - Fréquences perçues, sensibilités auditives et fréquence dominante

Dans ce travail, nous n'avons pas calculé de fréquence dominante pour les différentes espèces étudiées, mais nous avons essentiellement compilé les données issues de la littérature (Hauser, 1993 ; Charlton & Reby, 2016 ; Bowling *et al.*, 2016). La fréquence dominante est calculée à partir d'un répertoire vocal (une dizaine de cris) pour chacune des espèces. Pour certaines espèces, j'ai moi-même extrait une fréquence dominante moyenne à partir d'un répertoire vocal (pour *Eulemur mongoz*, à partir de l'étude de Nadhurou *et al.*, 2015 sur 15 types de cris différents ; pour *Nycticebus coucang*, d'après Zimmermann, 1985 sur 8 types de cris différents). Les résultats entre les données publiées par Bowling *et al.* (2016) et ceux que j'ai calculés sont très comparables. J'ai donc intégré les fréquences dominantes calculées au jeu de données issues de la littérature.

J'ai estimé la corrélation entre la fréquence dominante, représentative du répertoire vocal et (i) la meilleure fréquence perçue, (ii) la limite des basses fréquences, (iii) la limite des hautes fréquences, chez 16 espèces de primates actuels dont les données sont issues de la littérature (Tableau 6.1). Afin de linéariser la relation entre les variables, les données ont été loguées.

Genre	Espèce	Fréquence dominante (Hz)	Limite basses fréquences (Hz)	Limite hautes fréquences (Hz)	Meilleure fréquence perçue (Hz)
<i>Aotus</i>	<i>trivirgatus</i>	192	49500	NA	10000
<i>Callithrix</i>	<i>jacchus</i>	5373	30000	NA	7000
<i>Cercopithecus</i>	<i>neglectus</i>	166	48000	46	1400
<i>Chlorocebus</i>	<i>aethiops</i>	1131	45000	69	1400
<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	429	65000	92	32000
<i>Homo</i>	<i>sapiens</i>	505	17600	31	4000
<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	2971	58000	67	11300
<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	1606	34500	28	1000
<i>Microcebus</i>	<i>murinus</i>	27349	44600	NA	7900
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	822	28500	NA	8000
<i>Papio</i>	<i>cynocephalus</i>	517	40000	45	8000
<i>Phaner</i>	<i>furcifer</i>	1832	60000	NA	11300
<i>Saimiri</i>	<i>sciureus</i>	6379	43000	100	8000
<i>Tarsius</i>	<i>spectrum</i>	4255	76000	NA	16000
<i>Eulemur</i>	<i>fulvus</i>	330	65600	72	11300
<i>Nycticebus</i>	<i>coucang</i>	2036	44000	83	16000

Tableau 6.1 Présentation de l'échantillon permettant d'estimer les corrélations entre la fréquence dominante (caractéristique du répertoire vocal) et plusieurs fréquences perçues (caractéristiques des capacités auditives). Ces valeurs sont issues de la littérature (Zimmermann, 1985 ; Hauser, 1993 ; Heffner, 2004 ; Coleman, 2009 ; Nadhurou *et al.*, 2015 ; Charlton & Reby, 2016, Bowling *et al.*, 2016). Les valeurs manquantes sont indiquées par l'abréviation NA (« not available »).

Aucune de ces corrélations simples n'a donné de résultats significatifs. En effet, les résultats de la corrélation entre la fréquence dominante et la meilleure fréquence perçue donnent une valeur de $r=0.14$ ($t=0.55$, $df=14$, $p=0.59$), ceux de la corrélation entre la fréquence dominante et la limite des hautes fréquences donnent une valeur de $r=0.037$ ($t=0.14$, $df=14$, $p=0.88$) et les résultats de la corrélation entre la fréquence dominante et la limite des basses fréquences donnent une valeur de $r=0.17$ ($t=0.51$, $df=8$, $p=0.62$) qui indiquent qu'il n'y a pas d'association simple entre la fréquence émise et les fréquences perçues.

Dans un second temps, j'ai testé la corrélation entre la fréquence dominante du répertoire vocal (Charlton & Reby, 2016 ; Bowling *et al.*, 2016) et les sensibilités aux hautes et aux basses fréquences, calibrées à 32 kHz et 250 Hz, calculées à partir de l'aire de la fenêtre ovale et de la longueur de la cochlée pour les 27 espèces de primates actuels qui constituent l'échantillon principal de ce travail de thèse (cf. Chapitres 2 et 3). Les variables ont également été loguées. Une fois de plus, les résultats indiquent une corrélation non significative entre la fréquence dominante et la sensibilité aux basses fréquences ($r=0.38$, $t=1.73$, $df=18$, $p=0.09$) et une corrélation non significative entre la fréquence dominante et la sensibilité aux hautes fréquences également ($r=-0.29$, $t=-1.449$, $df=22$, $p=0.16$). Dans ce cas encore, les tests de corrélations simples indiquent qu'il n'existe pas d'association entre la fréquence émise et la perception auditive.

Chapitre 6.3 - Caractérisation du répertoire vocal et liens avec la fonction auditive

Le but de cette seconde approche est d'explorer les liens potentiels entre la forme d'une des **parties réceptrices** (structures de l'**oreille interne**) et la forme de la **partie émettrice** des vocalisations (**le tractus oral**). Dans un premier temps, nous nous sommes concentrés sur deux structures de l'oreille interne : l'aire de la fenêtre ovale et la longueur de la cochlée. En plus d'être des éléments souvent bien préservés chez les spécimens actuels et fossiles, ces structures sont indicatrices des sensibilités auditives aux basses et hautes fréquences (250 Hz, 32 kHz). Elles sont donc utilisées ici comme indicateurs morphologiques de l'audition et sont considérées comme l'ensemble des variables du groupe **OREILLE** (Fig.6.6A). Dans un second temps, nous allons utiliser la longueur des tractus vocaux (mesurés directement ou calculés à partir de la corrélation faite avec la longueur du crâne), pour ensuite calculer des quartiles et formants, indicateurs des fréquences utilisées lors des vocalisations. Ces variables sont

considérées comme l'ensemble des variables du groupe **TRACTUS** (Fig.6.6B). Enfin, dans le but de valider les estimations de quartiles et de formants trouvés à partir de la longueur des tractus vocaux (Fig.6.6B), nous allons aussi **calculer des quartiles et des formants** à partir d'un ensemble de vocalisations, **synthétisées en un répertoire vocal**. Ces variables forment le groupe **REPertoire** (Fig.6.6C).

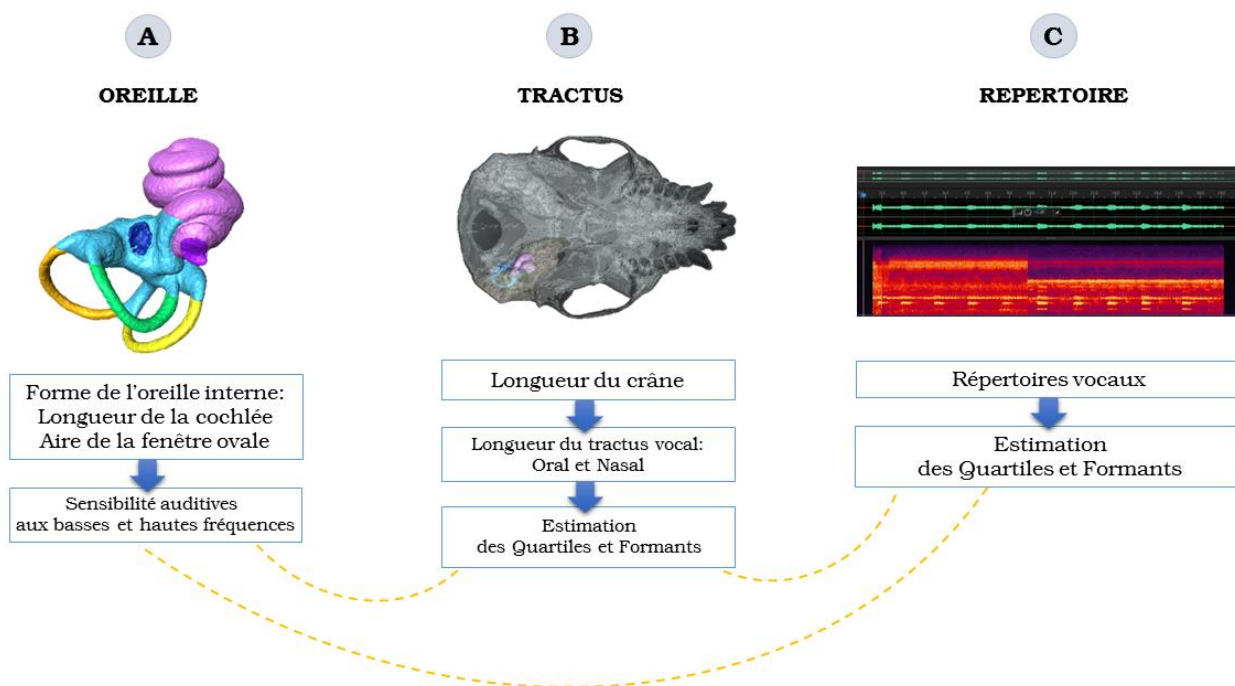


Figure 6.6 Schématisation des trois groupes d'éléments étudiés. A) Groupe **OREILLE** : Sensibilités auditives calculées via la forme de l'oreille interne ; B) Groupe **TRACTUS** : Quartiles et formants calculés via la longueur du tractus vocal et du crâne ; C) Groupe **REPertoire** : Quartiles et formants calculés via les répertoires vocaux. Les lignes jaunes en pointillés indiquent les liens que nous allons tester entre les différents groupes de variables.

6.3.1 Structures de l'oreille et sensibilités auditives

Pour cette partie du travail, nous avons utilisé les mesures faites dans les précédents chapitres. Cependant d'autres espèces ont été ajoutées à l'analyse en fonction des données nécessaires pour les différentes étapes de cette étude. Au total, 21 espèces ont été utilisées pour cette étape. Elles rassemblent 16 espèces de strepsirrhiniens et 5 d'haplorhiniens. Une partie des spécimens provient du Muséum national d'Histoire naturelle et l'autre partie est issue de Morphosource (www.morphosource.org, Boyer *et al.*, 2014). Toutes les informations concernant les scans utilisés, leur provenance et leur résolution sont disponibles en Tableau 6.S1 (p.221).

Comme décrit dans le Chapitre 2, nous avons utilisé les dimensions de la fenêtre ovale et la cochlée (cf. Fig.2.12, p. 44) pour estimer les sensibilités auditives aux hautes et basses fréquences, calibrées par Coleman (2007) à 32 kHz et 250 Hz :

Sensibilité aux basses fréquences (en dB) = $- 2,433 * (\text{longueur de la cochlée en mm}) + 83,43$

Sensibilité aux hautes fréquences (en dB) = $21,467 * (\text{Aire de la fenêtre ovale en mm}^2) + 0,297$

6.3.2 Tractus vocaux, longueur du crâne, quartiles et formants

Longueur des tractus vocaux

La seconde étape de l'étude consiste à connaître la longueur des tractus vocaux des espèces étudiées. Les tractus vocaux sont définis comme étant les structures anatomiques s'étendant depuis la glotte jusqu'aux lèvres, pour le tractus oral et depuis la glotte jusqu'aux narines pour le tractus nasal (cf. Fig.6.4). Ces longueurs sont estimées à partir de la relation entre les dimensions des tractus vocaux et celle du crâne. Cette relation a été calculée à partir de données issues de la littérature (Fitch, 1997 ; Gamba, 2005 ; Riede *et al.*, 2005) et les mesures sont présentées en tableau 6.2.

Source	Genre	Espèce	Longueur du crâne (mm)	Longueur du tractus oral (mm)	Longueur du tractus nasal (mm)
Gamba, 2005	<i>Eulemur</i>	<i>E.f. fulvus</i>	94.34	97.89	111.45
Gamba, 2005	<i>Eulemur</i>	<i>E.f. fulvus</i>	92.79	73.56	97.12
Gamba, 2005	<i>Eulemur</i>	<i>E. rubriventer</i>	85.65	74.7	99.24
Gamba, 2005	<i>Eulemur</i>	<i>E.m. flavifrons</i>	98.78	87.85	81.12
Gamba, 2005	<i>Eulemur</i>	<i>E. coronatus</i>	84.07	NA	72.49
Gamba, 2005	<i>Eulemur</i>	<i>E. mongoz</i>	84.74	79.34	NA
Gamba, 2005	<i>Lemur</i>	<i>L. catta</i>	94.94	77.98	89.98
Gamba, 2005	<i>Lemur</i>	<i>L. catta</i>	82.6	80.91	NA
Gamba, 2005	<i>Lemur</i>	<i>L. catta</i>	89.4	101.48	100.35
Gamba, 2005	<i>Lemur</i>	<i>L. catta</i>	85.32	93.74	100.68
Gamba, 2005	<i>Propithecus</i>	<i>P.v. coquereli</i>	86.6	74.09	84.44
Gamba, 2005	<i>Propithecus</i>	<i>P.v. coronatus</i>	91.45	74.62	NA
Gamba, 2005	<i>Propithecus</i>	<i>P.v. coronatus</i>	88.74	70.55	NA
Gamba, 2005	<i>Varecia</i>	<i>V.v. variegata</i>	106.89	106.98	112.49
Gamba, 2005	<i>Varecia</i>	<i>V.v. rubra</i>	105.5	101.9	114.59
Gamba, 2005	<i>Hapalemur</i>	<i>H. aureus</i>	74.98	NA	NA
Gamba, 2005	<i>Hapalemur</i>	<i>H. simus</i>	89.89	95.47	112.41
Gamba, 2005	<i>Hapalemur</i>	<i>H.g. alaotrensis</i>	71.11	64.02	NA
Gamba, 2005	<i>Hapalemur</i>	<i>H.g. alaotrensis</i>	69.68	62.72	82
Gamba, 2005	<i>Hapalemur</i>	<i>H.g. alaotrensis</i>	68.1	61.26	69.32
Gamba, 2005	<i>Hapalemur</i>	<i>H. griseus</i>	59.28	55.06	65.79
Riede <i>et al.</i> , 2005	<i>Cercopithecus</i>	<i>C. diana</i>	125.1	105.1	115.9
Riede <i>et al.</i> , 2005	<i>Cercopithecus</i>	<i>C. diana</i>	117.1	97.1	98.8
Riede <i>et al.</i> , 2005	<i>Cercopithecus</i>	<i>C. diana</i>	113.2	88.9	90.3

Tableau 6.2 Spécimens utilisés pour construire la relation entre la longueur du crâne et la longueur des tractus vocaux (oral et nasal). Au total, 24 individus répartis dans quinze espèces ont été utilisées.

Pour prédire la longueur des tractus vocaux, l'échantillonnage est composé de 24 spécimens (21 strepsirrhiniens et 3 haplorhiniens), pour lesquels nous connaissons la longueur du crâne, la longueur du tractus oral et la longueur du tractus nasal. Après la visualisation et

l'analyse de ces données, nous avons trouvé un lien significatif entre ces variables (**Tractus oral** : $p=0.0001$, $R^2=0.48$, $cor=0.71$; **Tractus nasal** : $p=0.007$, $R^2=0.32$, $cor=0.59$, Fig.6.7)

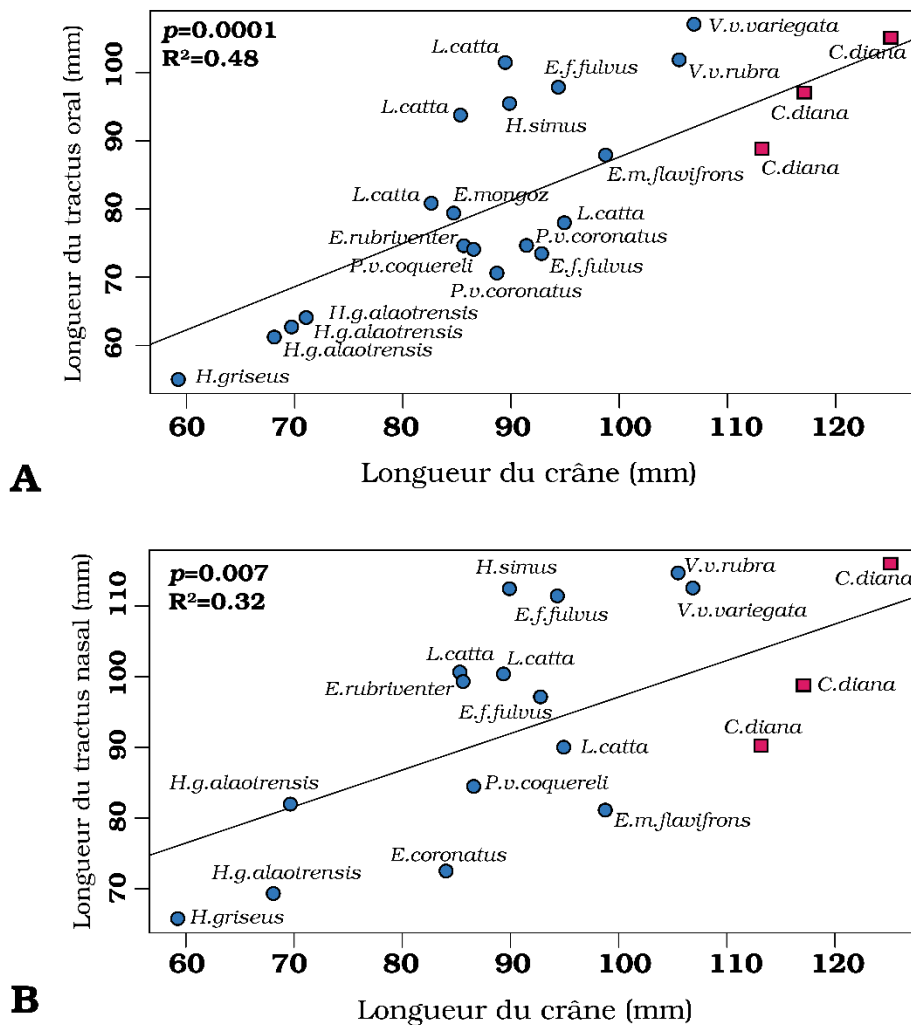


Figure 6.7 Relations entre la longueur du crâne et la longueur du tractus oral (A) et du tractus nasal (B). Les cercles bleus représentent les strepsirrhiniens et les carrés rouges les haplorhiniens.

A partir de ces corrélations entre variables, il est maintenant possible de proposer deux formules permettant d'estimer les longueurs des tractus vocaux à partir de la longueur du crâne :

$$\text{Longueur du tractus oral (mm)} = 0.63 * (\text{Longueur du crâne (mm)}) + 24.28$$

$$\text{Longueur du tractus nasal (mm)} = 0.51 * (\text{Longueur du crâne (mm)}) + 45.49$$

Pour la suite de l'étude, nous avons calculé les longueurs des tractus vocaux de 21 espèces différentes à partir de ces formules, sachant que les crânes ont été mesurés au pied à coulisse ou en utilisant des points de mesures sous le logiciel Avizo. La longueur du tractus vocal étant relativement variable en fonction de la posture et de la position des lèvres, chaque moyenne par espèce a été estimée avec une variabilité de 0,5 cm (Gamba, comm. pers.). Cette variabilité a

été estimée sur des individus faisant partie des haplorhiniens (*Cercopithecus diana* ; Ghazanfar, 2007) et sachant que les strepsirrhiniens produisent moins de mouvements de lèvres vers l'avant durant la communication orale (Gamba, comm. pers.), il est probable que cette variabilité autour de la moyenne soit inférieure.

Estimation des quartiles et des formants

Des études proposent d'estimer les principaux formants à partir de la longueur des tractus vocaux, en admettant que les différentes sections transversales composant le tractus vocal soient d'aire constante (Fant, 1960 ; Lieberman & Blumstein, 1988 ; Fitch, 1997). Plus récemment, Gamba *et al.* (2012) proposent une estimation des formants en fonction de la longueur du tractus et en prenant en compte la variation d'aire et de volume le long des différentes coupes transversales du tractus vocal. Pour cela, le tractus vocal est considéré comme une succession de tubes cylindriques au volume et longueur variables. Un modèle computationnel a été créé pour estimer les formants en fonction de la morphologie du tractus vocal (Gamba *et al.*, 2012). Ce modèle a été validé par comparaisons avec des enregistrements de vocalisations et il a aussi été montré que le premier formant (F1) est particulièrement spécifique et donc caractéristique de l'espèce étudiée (cela a été testé au sein du genre *Eulemur*, avec 3 espèces différentes). En prenant en compte la gamme de variabilité de longueur du tractus précédemment calculée et en utilisant le modèle computationnel proposé par Gamba *et al.* (2012), les trois quartiles (Q25%, Q50% et Q75 %) de chaque espèce étudiée ont été calculés (Tableau 6.3).

6.3.3 Répertoires vocaux, quartiles et formants

La troisième étape de cette approche consiste à estimer des formants à partir de répertoires vocaux, dans le but de corroborer les résultats obtenus pour les formants estimés à partir des longueurs des tractus vocaux (Phase B, cf. Fig.6.6). Les répertoires vocaux sont élaborés à partir de la concaténation d'enregistrements de signaux vocaux récoltés pour chaque espèce. Les enregistrements sont extraits des données récoltées par Marco Gamba, ou issus de sites internet pour les autres espèces (cf. Tableau 6.S2, p.224).

À l'aide du logiciel iZotope RX (www.izotope.com), les enregistrements ont été nettoyés, pour effacer les bruits de fond et les silences, puis tous les types de signaux vocaux ont été concaténés en un seul répertoire vocal par espèce. À partir de ces répertoires, construits pour 11 espèces de primates, trois Quartiles (Q25%, Q50% et Q75 %) ont été extraits. Cette étape a été effectuée avec le logiciel Praat (praat.fr.softonic.com), en appliquant un script, écrit en

Pascal (Pascal est un moteur de script gratuit, utilisant le langage Delphi) et fournit par Marco Gamba. Ces quartiles représentent la distribution des fréquences utilisées par chaque espèce en fonction de son propre répertoire vocal.

6.3.4 Relations entre les différents groupes de variables

Le tableau 6.3 présente les résultats obtenus pour les groupes de variables **OREILLE**, **TRACTUS** et **REPERTOIRE** (Fig.6.6). Les principaux résultats obtenus lors des analyses faites entre les sensibilités auditives et les quartiles des répertoires sont également présentés, sous forme de graphiques, sachant que chaque espèce possède un répertoire vocal différent et des quartiles différents. Pour une analyse de la sensibilité auditive aux hautes fréquences, nous sélectionnerons les Q75% de chaque espèce, pour pouvoir les comparer (Fig. 6.8).

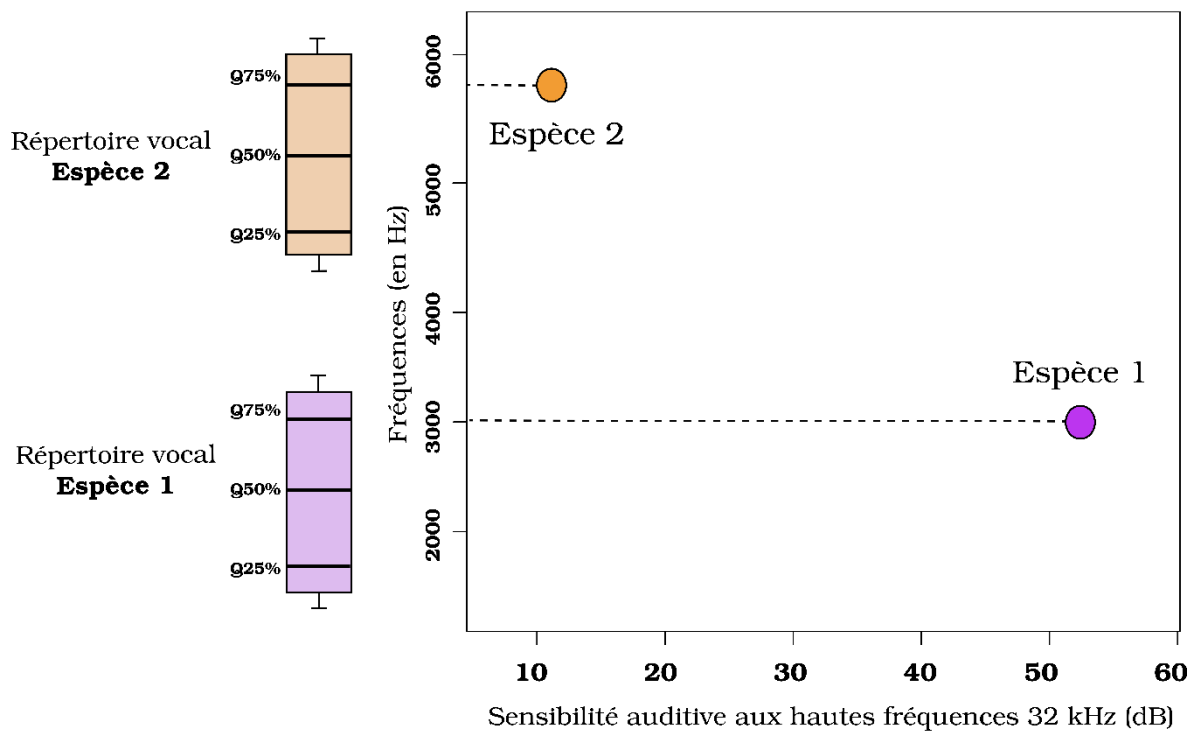


Figure 6.8 Relations entre la sensibilité auditive aux hautes fréquences (32kHz) et le Quartile 75% pour deux espèces aux répertoires vocaux différents. L'espèce 1 possède un répertoire vocal basé sur des fréquences plus basses que l'espèce 2. L'espèce 1 a besoin de plus de décibels pour percevoir les hautes fréquences. Ces deux espèces et leur répertoire respectif sont donnés à titre d'exemple et ne cherchent pas à illustrer de réels répertoires vocaux.

Espèces	OREILLE Sensibilités auditives (en décibels)		TRACTUS Quartiles estimés (en Hz) à partir des tractus oraux (nasaux et oraux)						REPERTOIRE Quartiles estimés (en Hz) à partir des répertoires vocaux		
	Basses fréquences	Hautes fréquences	Q25 % (nasal)	Q50% (nasal)	Q75% (nasal)	Q25% (oral)	Q50% (oral)	Q75% (oral)	Q25%	Q50%	Q75%
<i>Alouatta palliata</i>	2	27	2 046	4 034	5 716	2 663	5 116	7 091	354	603	893
<i>Ateles geoffroyi</i>	8	32	2 046	4 034	5 716	2 602	4 998	6 923	1 614	2 617	4 012
<i>Avahi laniger</i>	45	12	2 208	4 017	5 935	1 399	4 066	7 355	3 404	4 216	5 946
<i>Cheirogaleus major</i>	56	11	2 278	4 149	6 135	1 399	4 066	7 355	NA	NA	NA
<i>Cheirogaleus medius</i>	58	7	1 138	3 454	6 606	1 604	4 603	5 066	NA	NA	NA
<i>Eulemur coronatus</i>	43	15	1 919	3 468	5 105	2 547	4 502	6 633	1 232	2 750	5 350
<i>Eulemur rubriventer</i>	10	17	2 190	4 335	6 010	2 418	4 270	6 279	419	1 251	2 540
<i>Galago matschiei</i>	68	10	2 429	4 439	6 579	1 556	4 468	8 035	1 338	2 769	6 896
<i>Galago senegalensis</i>	60	10	2 429	4 439	6 579	1 556	4 468	8 035	1 399	2 326	4 095
<i>Hapalemur griseus</i>	57	14	1 919	3 468	5 105	2 547	4 502	6 633	1 765	3 463	5 120
<i>Hylobates lar</i>	-1	22	1 956	3 936	5 572	2 602	4 998	6 923	NA	NA	NA
<i>Lemur catia</i>	47	18	2 231	4 350	6 011	2 480	4 383	6 452	1 109	1 481	2 493
<i>Loris tardigradus</i>	41	13	2 208	4 017	5 935	1 341	3 854	7 013	NA	NA	NA
<i>Macaca fascicularis</i>	12	22	2 026	3 942	5 578	2 545	4 886	6 763	1 735	2 810	3 900
<i>Microcebus murinus</i>	63	7	1 138	3 454	6 606	1 778	3 478	5 374	NA	NA	NA
<i>Nycticebus bengalensis</i>	41	16	2 090	3 821	5 698	1 264	3 727	6 865	NA	NA	NA
<i>Nycticebus coucang</i>	43	13	2 090	3 821	5 698	1 264	3 727	6 865	1 589	3 641	5 361
<i>Nycticebus pygmaeus</i>	45	11	2 278	4 149	6 135	1 399	4 066	7 355	NA	NA	NA
<i>Perodicticus potto</i>	39	16	2 144	3 894	5 749	1 264	3 727	6 887	NA	NA	NA
<i>Sapajus apella</i>	7	24	2 190	4 335	6 010	2 805	5 283	7 190	1 312	1 886	2 848
<i>Sciurocheirus alleni</i>	52	8	2 286	4 201	6 289	1 450	4 216	7 613	1 356	3 115	6 372

Tableau 6.3 Moyennes obtenues pour chaque espèce et pour les trois groupes de variables : **OREILLE)** Sensibilités auditives ; **TRACTUS)** Quartiles issus de la longueur des tractus vocaux ; **REPERTOIRE)** Quartiles issus des répertoires vocaux.

Concernant les liens entre les groupes **OREILLE** et **TRACTUS** (structures de l'oreille interne et longueur du tractus vocal), on trouve un lien significatif entre le Quartile 75% (estimé à partir de la longueur du **tractus nasal**) et la sensibilité auditive aux hautes fréquences (Fig.6.9).

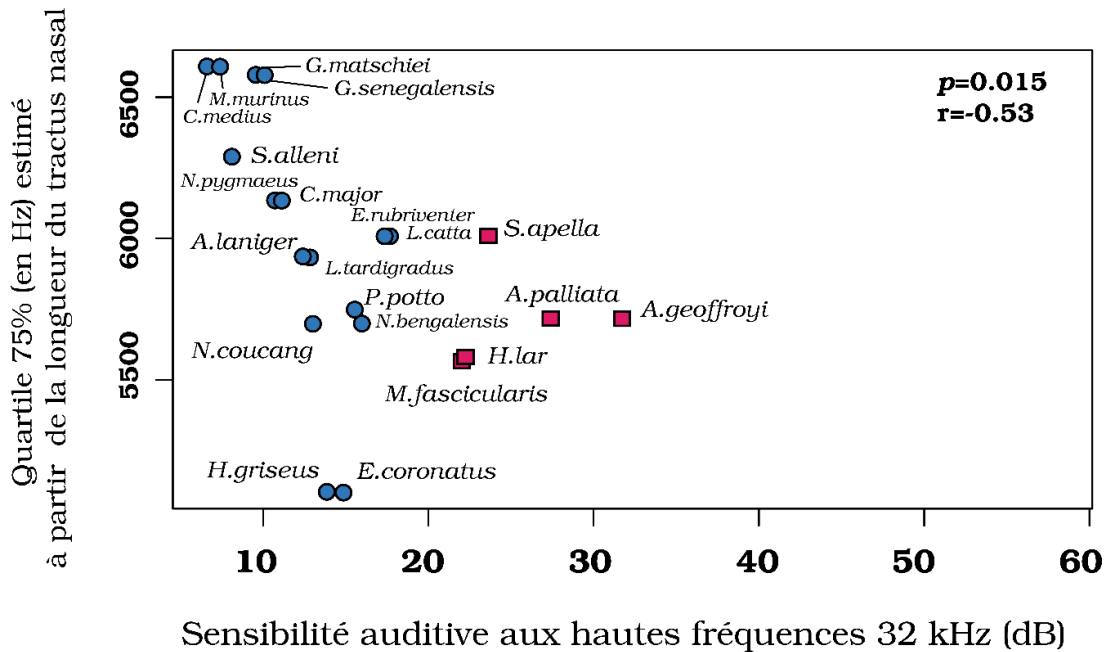


Figure 6.9 Relations entre la sensibilité auditive aux hautes fréquences (32kHz) et le Quartile 75% estimé à partir de la longueur du tractus nasal. Les cercles bleus représentent les strepsirrhiniens et les carrés rouges les haplorhiniens.

A travers cette relation, on peut suggérer que les espèces, nécessitant peu de décibels pour percevoir les hautes fréquences (comme *Cheirogaleus medius* et *Microcebus murinus*), émettent plus fréquemment des hautes fréquences, aux alentours de 6.5kHz. En opposition, les espèces percevant moins facilement les hautes fréquences (*Ateles geoffroyi*), émettent à des fréquences plus basses (5.7kHz). Pour les autres quartiles (25%, 50%) estimés à partir de la longueur du **tractus nasal**, aucune autre relation significative avec les sensibilités auditives n'a été révélée par nos analyses.

Pour les estimations faites à partir de la longueur du **tractus oral**, les Quartiles 25% (Fig.6.10) montrent un lien significatif avec la sensibilité auditive aux basses fréquences, lorsque que l'on considère l'ensemble des espèces ($p=0.012$). Cependant, on peut constater la présence de deux groupes distincts qui semblent étirer le signal. Le premier groupe rassemble les espèces avec des Quartile 25% aux alentours de 2500 Hz et le second regroupe des espèces avec des Quartiles 25% compris autour de 1500 Hz. La corrélation obtenue n'est donc pas représentative d'un réel effet, mais on peut tout de même constater que les deux groupes

pourraient représenter les espèces diurnes d'un côté (Q25% ≈ 2500Hz) et les espèces nocturnes de l'autre (Q25% ≈ 1500Hz).

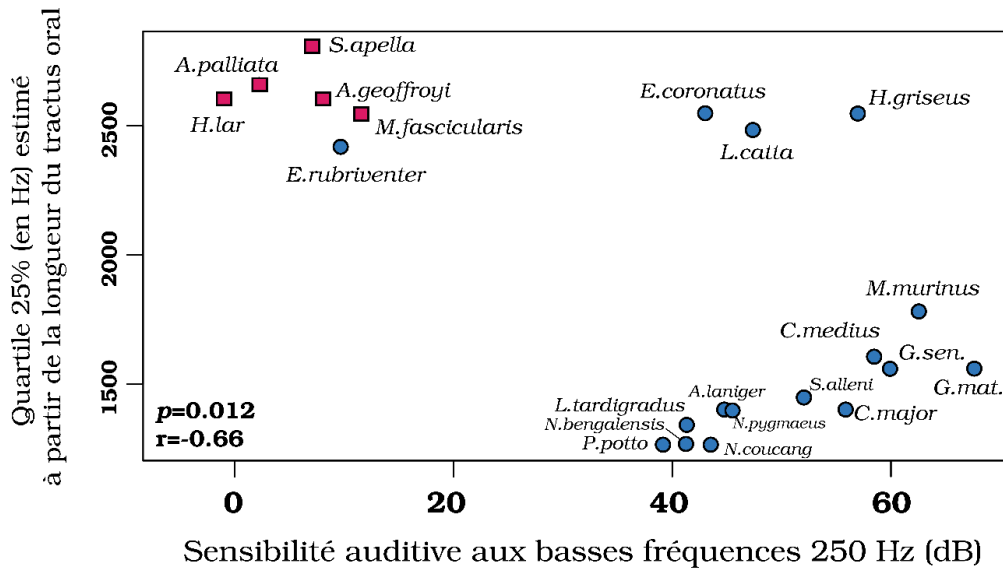


Figure 6.10 Relations entre le Quartile 25% estimé à partir de la longueur du tractus oral et les sensibilités auditives aux basses fréquences. Les cercles bleus représentent les strepsirrhiniens et les carrés rouges les haplorhiniens.

Les groupes de variables **OREILLE** et **REPertoire** (Fig.6.11) présentent une relation entre le Quartile 75%, estimé à partir des répertoires vocaux et les sensibilités auditives aux basses fréquences. Les espèces percevant facilement les basses fréquences (*Alouatta palliata*) semblent émettre plus fréquemment à de plus basses fréquences (1000Hz), que le reste des espèces (Fig.6.11).

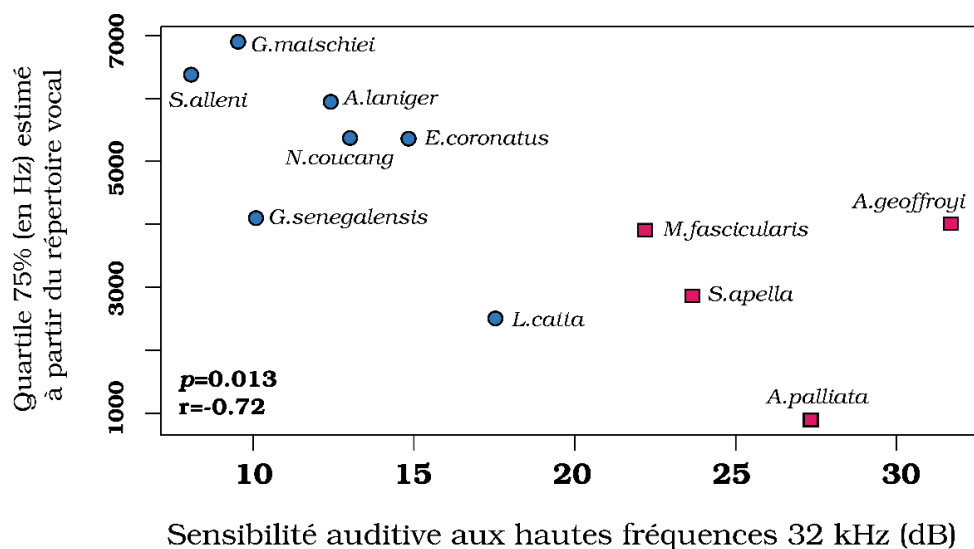


Figure 6.11 Relations entre le Quartile 75% estimé à partir des répertoires vocaux et les sensibilités auditives aux basses fréquences. Les cercles bleus représentent les strepsirrhiniens et les carrés rouges les haplorhiniens.

Enfin, les groupes de variables **TRACTUS** et **REPertoire** (Fig.6.6) ne présentent aucun lien significatif, on peut donc supposer que l'estimation des quartiles à partir des répertoires vocaux et celle faite à partir de la longueur des tractus vocaux n'ont pas de relation directe.

En résumé de cette partie, les sensibilités auditives estimées via la forme de l'oreille interne peuvent être mises en lien avec des caractères liés aux vocalisations, qu'ils soient estimés (à partir de la longueur des tractus) ou qu'ils soient calculés (à partir du répertoire vocal). La sensibilité aux basses fréquences est reliée à la longueur du tractus oral et à son Q25% associé qui correspond globalement aux fréquences les plus basses utilisées dans le répertoire de chaque espèce. Les hautes fréquences sont reliées au troisième quartile d'émission de chaque espèce, donc aux fréquences émises les plus hautes au sein de chaque répertoire. Elles sont reliées à ce quartile (Q75%) lorsqu'il est calculé à partir du répertoire vocal, donc issu d'enregistrements vocaux et elles sont aussi reliées à ce quartile quand il est estimé à partir de la longueur du tractus nasal. Ce lien avec le tractus nasal est opposé à certains travaux démontrant que la majorité des sons émis par le tractus nasal s'apparenterait à des grognements graves et donc plus proches des basses fréquences (Gamba & Giacoma, 2006 ; Gamba *et al.*, 2012). Il semble donc y avoir une relation entre ces trois paramètres (sensibilités aux hautes fréquences, longueur du tractus nasal et répertoire vocal), cependant le test entre les groupes **TRACTUS** et **REPertoire** n'a donné aucun résultat significatif. Le lien entre ces trois variables reste donc à définir.

Chapitre 6.4 - Modélisation 3D des tractus vocaux

L'objectif de cette partie fait suite au travail réalisé en collaboration avec Marco Gamba à Turin. En effet, la longueur du tractus est une variable assez déterminante dans la caractérisation du répertoire vocal. Cette relation entre la longueur du tractus et l'étendue des fréquences du répertoire vient de la combinaison de la théorie de la source et du filtre et de l'allométrie acoustique. La théorie de la source et du filtre (Source-Filter Theory) identifie les cordes vocales comme une source sonore et le tractus comme un filtre (Fant, 1981). L'allométrie acoustique établit que la fréquence des formants est inversement proportionnelle à la longueur du tractus vocal (Titze, 1994 ; Fitch, 2000). La longueur et l'aire des sections du tractus ont été modélisées par Gamba *et al.* (2017) afin de déterminer la fréquence des formants (Figure 6.12).

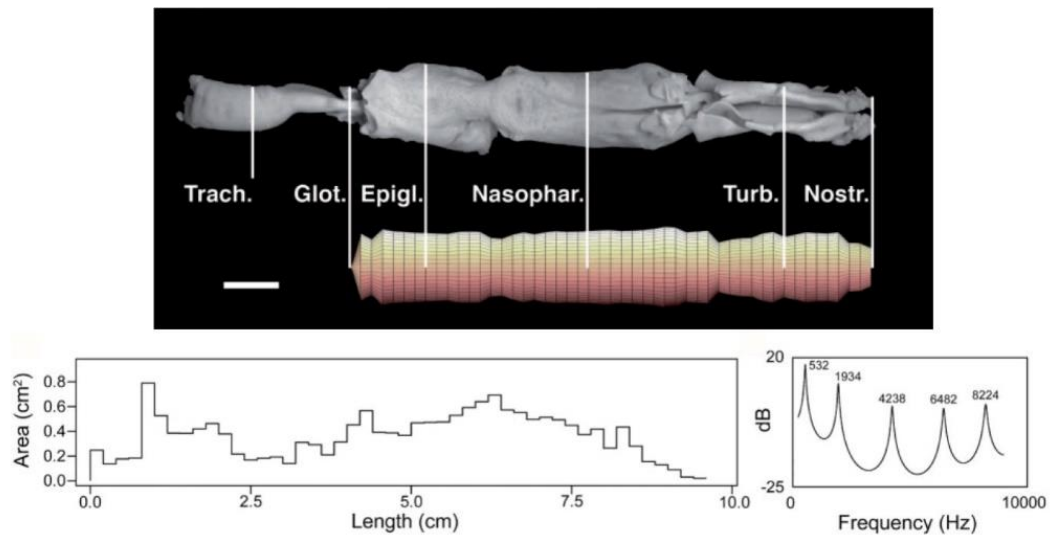
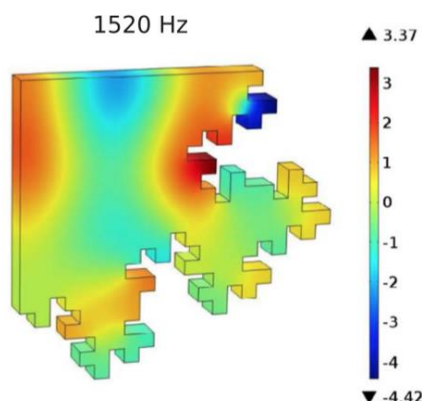


Figure 6.12 Modélisation du tractus vocal (ici le tractus nasal) chez *Lemur catta* et identification de la fréquence des formants en fonction de la longueur du tractus et de l'aire des sections des différentes parties de ce tractus (modifié d'après Gamba *et al.* 2017).

Pour compléter ce travail, Marco Gamba m'a demandé de scanner des moulages de tractus vocaux, obtenus à partir de deux spécimens d'*Eulemur* sp. Le modèle numérique 3D de ces moulages permettrait non plus de considérer les tractus comme des cônes ou des cylindres mais d'avoir une caractérisation fine des différents éléments et des différents compartiments de résonance impliquant la modulation et la fréquence des formants. De plus, j'ai contacté le Dr. Emmanuel Redon, maître de conférences à l'École Supérieure d'Ingénieurs de Recherche en Matériaux et en infotronique (ESIREM) de Dijon, également associé à l'Institut National des Sciences Appliquées (INSA) de Lyon et dont la thématique de recherche est l'étude de la propagation du son dans des milieux ou dans des matériaux. Emmanuel Redon cosigne, par exemple, en 2018, un article dans lequel il modélise la propagation du son pour différentes fréquences dans des cavités simples (parallélépipèdes rectangles) ou complexes (cavités à structure fractale, Fig.6.13 ; Mbailassem *et al.*, 2018).



Ces modélisations reposent sur différentes méthodes, dont l'utilisation d'éléments finis, méthode pour laquelle j'ai suivi une formation en 2018.

Figure 6.13 Modélisation de la propagation du son dans une cavité de structure complexe pour une fréquence de 1520 Hz. L'axe de couleur représente des variations de pression de l'air (d'après Mbailassem *et al.*, 2018).

L'objectif est d'appliquer les méthodes de modélisation au tractus vocal scanné en 3D afin d'affiner la compréhension des modulations du son dues à la forme du tractus et non plus à sa longueur. Cependant, les moulages fournis par Marco Gamba sont extrêmement souples et fragiles et ainsi difficiles à scanner à l'aide du scanner Flexscan 3D du plateau MorphOptics. Je suis parvenue à obtenir un modèle 3D pour deux des moulages (Fig.6.14), cependant, le résultat n'est pas satisfaisant pour appliquer les méthodes de modélisation. Les moulages présentent des parties manquantes ou cassées. De plus, les parties restantes sont souples et leur positionnement est rendu délicat. Les moulages sont donc placés dans des positions variables et qui ne reflètent pas exactement la position naturelle. Pour ces différentes raisons, une modélisation identique de la propagation du son à travers ces modèles n'est pas possible, ni une comparaison de ces modélisations.

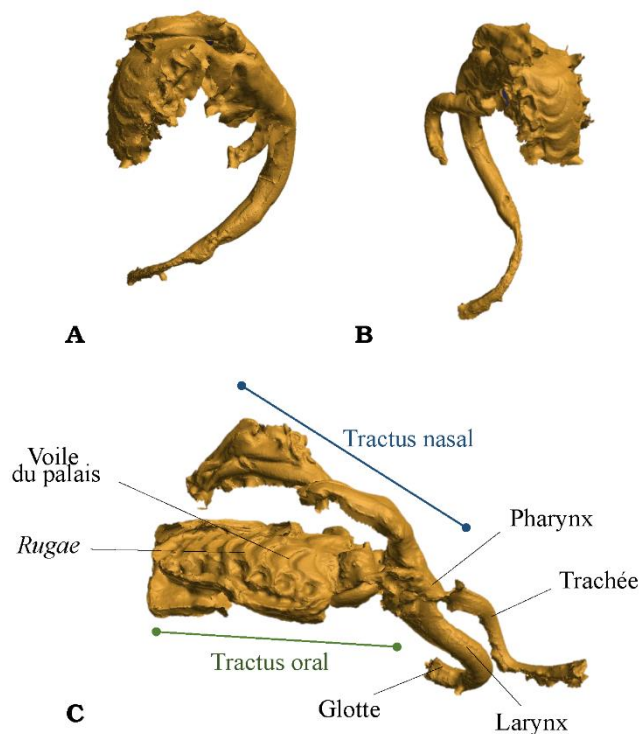


Figure 6.14 Modèles 3D de moulages de tractus vocaux de deux *Eulemur* sp. A) Moulage en vue latérale gauche d'un tractus vocal mal préservé, dont le tractus nasal n'est pas conservé. B) Même moulage que précédemment, en vue $\frac{3}{4}$ droite. C) Moulage, en vue latérale gauche d'un autre spécimen, pour lequel les tractus oraux et vocaux sont préservés (permettant d'identifier les structures anatomiques). La différence de positionnement des deux moulages est notable et s'explique par la souplesse des moulages en silicone.

Afin de pouvoir réellement développer cet axe de recherche, il aurait fallu mettre au point un protocole standardisé qui aurait permis d'obtenir des modèles 3D comparables des tractus. J'ai choisi de ne pas développer ce point dans le cadre de cette thèse et de considérer cela comme une perspective possible à mon travail.

Chapitre 6.5 – Vocalisations chez les espèces fossiles

Si des corrélations ont été trouvées entre les fréquences émises et les fréquences perçues et entre la morphologie de l'oreille et les fréquences perçues (cf. Chapitre 3), le lien entre les structures morphologiques osseuses et les vocalisations n'est pas direct, rendant ainsi l'estimation des vocalisations des espèces fossiles compliquée. Néanmoins, certaines structures osseuses du crâne sont indicatrices du mode de communication vocal. C'est à l'examen de ces structures osseuses qu'est dédiée cette partie, dans le but de fournir quelques indications supplémentaires concernant les vocalisations produites par les espèces actuelles, puis fossiles. En effet, concernant les fossiles, chez lesquels seule la morphologie peut être analysée, il est indispensable d'avoir une approche multi proxy et de comparer les résultats entre eux à l'instar du travail mené sur *Adapis parisiensis*. Chaque proxy, tel que dans notre cas, l'étude de l'oreille interne (Chapitre 4) et la caractérisation de la niche acoustique (Chapitre 5), mène à établir des hypothèses permettant d'inférer la perception sonore de l'espèce fossile dans son environnement. Avec l'idée que les fréquences émises et les fréquences perçues sont liées (voir ci-dessus), il est nécessaire d'utiliser un ou des proxies qui nous renseigneront sur les vocalisations des fossiles. La confrontation des inférences issues de chacun de ces proxies est l'unique moyen de valider ou de rejeter les hypothèses. Cela permet donc d'établir une confiance relative à la caractérisation de la perception et aussi de la production des sons chez les espèces fossiles dans le but d'enrichir la compréhension de leur écologie, comportement, interactions sociales dans leur habitat. La compréhension du lien entre la production vocale et la morphologie est un axe de recherche sur lequel beaucoup d'attention a été portée, en particulier afin de détecter et comprendre l'origine du langage chez l'homme en étudiant la morphologie crânienne des pré-humains (Lieberman & Crelin, 1971 ; Lieberman, 1979 ; Lieberman *et al.*, 1969 ; Houghton, 1993 ; Riede *et al.*, 2006 ; Boë *et al.*, 2007). L'étude de moulages endocrâniens fournit des indices sur ce sujet. L'aire de Broca, située dans le néocortex, est le siège de l'activité motrice de l'appareil vocal. L'estimation du développement des structures correspondant à l'aire de Broca permet d'évaluer les capacités neurologiques nécessaires au langage chez les espèces pré-humaines (Holloway, 1974 ; 1976). L'examen de la taille du canal de l'hypoglosse, canal à travers lequel des fibres nerveuses vont relier l'encéphale à l'appareil vocal et en particulier de la langue, semble également donner des indications sur la complexité d'utilisation des structures qui permettront un langage articulé. Cependant, ce canal est également traversé par d'autres tissus, comme le plexus veineux, qui

n'ont pas de rôle moteur et ne participent pas au langage. Ainsi, l'interprétation de la taille du canal est encore assez contestée (Nishimura, 2008).

J'ai choisi ici de ne pas travailler sur le volume endocrânien des espèces fossiles mais plutôt à partir de la morphologie du crâne. La forme et la longueur de la base du crâne, l'angle des processus styloïdes ou encore la forme de la mandibule sont étudiés afin d'estimer la hauteur du larynx, dont seule la position basse permet un langage articulé (Lindqvist-Gauffin, 1969). La descente du larynx ne semble néanmoins pas propre au genre *Homo* et d'autres espèces de primates non-humains, mais aussi d'autres espèces de mammifères comme par exemple le koala (*Phascolarctos cinereus*) dont le larynx prend une position basse lors de vocalisations à basses fréquences (Fitch, 2000 ; Charlton *et al.*, 2011).

La configuration des os de la base du crâne et en particulier l'angle basicrânien (mesuré entre le basion, l'opisthocranien et le nasion) sont corrélés à la position de l'os hyoïde. Ce proxy a été utilisé pour l'estimation de la hauteur de l'appareil vocal et la longueur du tractus vocal chez l'homme fossile (George, 1978 ; Crelin, 1987 ; Laitman & Reidenberg, 1988). Cette relation entre l'angle basicrânien et la hauteur de l'appareil vocal reste contestée puisque plusieurs contre-exemples existent et en particulier la descente du larynx associée à la mue, lors de la puberté chez les hommes, qui n'entraîne pas de modification de l'angle basicrânien (Fitch & Griedd, 1999).

Dans cette partie, je me suis aussi intéressée à l'airorhynchie, c'est à dire la rotation dorsale du massif facial, relativement à la base du crâne (Thenius, 1970 ; Shea, 1985). L'airorhynchie est décrite dans plusieurs groupes de mammifères, par exemple chez les carnivores (Drake & Klingenberg, 2010 ; Milenović *et al.*, 2010 ; Asahara, 2013 ; Geiger & Haussman, 2016). Chez les primates, plusieurs auteurs ont étudié l'airorhynchie mais en se focalisant sur certains groupes comme les grands singes (Shea, 1985 ; Penin & Baylac, 1999 ; Singh *et al.*, 2012), les singes hurleurs (Hershkovitz, 1977 ; Bruner *et al.*, 2004 ; Youlatos *et al.*, 2015 ; Fiorenza & Bruner, 2018) ou les lémuriens géants subfossiles du genre *Megaladapis* (Tattersall, 1972 ; Jungers *et al.*, 2002 ; Rafferty *et al.*, 2002). Une considération à plus large échelle taxinomique de la configuration entre la base du crâne et la face n'a jamais été menée chez les primates, d'autant plus si elle inclut des formes fossiles dans un but de caractérisation de paramètres vocaux.

J'ai mesuré l'angle entre le palais et la base du crâne chez 51 espèces de primates actuels en suivant la procédure décrite par Geiger & Hausman (2016). Les angles ont été mesurés sur des images normalisées (issue des sites « Mammalian Crania Photographic Archive » : <http://1kai.dokkyomed.ac.jp/mammal/> et « Digimorph » : <http://www.digimorph.org>). Les mesures d'angle ont été réalisées avec le logiciel Fiji version 1.0 (Schindelin *et al.*, 2012). Pour les spécimens actuels, j'ai mesuré un spécimen mâle adulte comme représentant de l'espèce (Tableau 6.4). En effet, chez certaines espèces, un dimorphisme sexuel affecte la morphologie crânienne et dans ce cas, les mâles présentent souvent un degré d'airorhynchie plus fort que les femelles. J'ai mesuré une espèce par genre et l'étude a été menée à l'échelle des genres. La figure 6.15 illustre la prise de mesure de l'angle entre la face et la base du crâne.

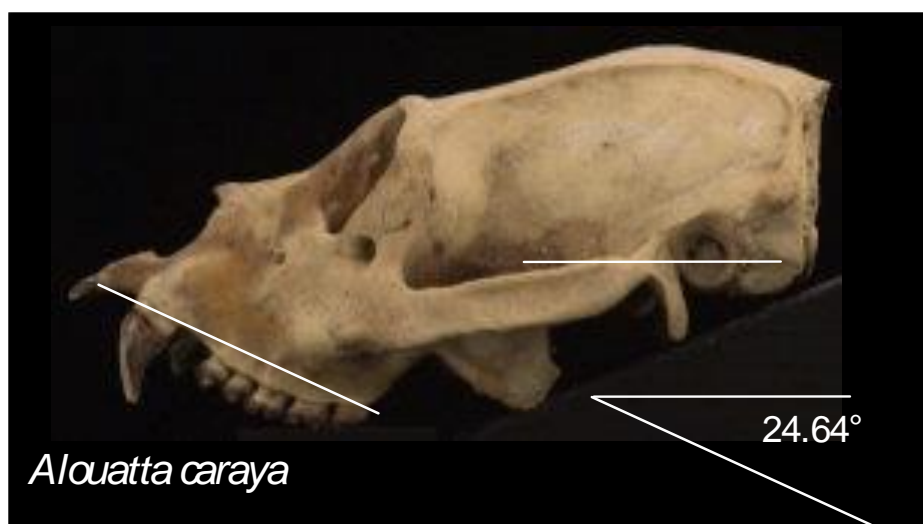


Figure 6.15 Mesure de l'angle entre la base du crâne et la face, traduisant le degré d'airorhynchie, ici chez un spécimen de l'espèce *Alouatta caraya* mâle adulte (image issue du site « Mammalian Crania Photographic Archive »).

L'interprétation de la rotation dorsale de la face n'est pas claire. Trois grandes hypothèses sont proposées. Le plus souvent, la folivorie est évoquée pour expliquer l'airorhynchie des primates (Tattersall, 1972). La seconde hypothèse lie la locomotion à la position de la face. Ybarra (1984) constate que la locomotion d'*Alouatta seniculus* implique une position très postérieure du *foramen magnum* et propose que la position dorsale de la face soit fortement liée à cette position postérieure de la base du crâne. Enfin, Le développement important de l'os hyoïde, dont la fonction de résonateur est clairement identifiée lors des rugissements

(« roars »¹), est probablement la meilleure hypothèse pour expliquer l'airorhynchie des singes hurleurs (Youlatos *et al.*, 2015).

D'une manière plus générale, on pourrait penser que l'airorhynchie est liée à une spécialisation de l'appareil vocal permettant les vocalisations longues distances comme les « loud calls », les « trills » et les « long calls ». En effet, de nombreuses espèces de primates présentent une spécialisation de l'appareil vocal, la plupart du temps des sacs à air agissant comme résonateurs, souvent liés aux vocalisations longues distances. Ainsi, on peut citer les sacs dorsaux laryngo-trachéaux chez les genres *Indri* et *Varecia*, l'os hyoïde dilaté et les cartilages thyroïdiens chez *Aotus*, *Callicebus* et *Pithecia*, l'os hyoïde extrêmement développé et les saccules laryngiens chez *Alouatta*, le sac subhyoïdien et les saccules laryngiens chez *Colobus*, le grand sac laryngien ventral chez *Cercopithecus*, le saccule intra-laryngien chez *Hylobates*, les grands et très extensibles sacs laryngiens latéraux chez *Symphalangus*, les très grands sacs laryngiens chez *Pongo* ou encore la paire de sacs laryngiens latéraux chez *Gorilla* (Fig.6.16). Cette spécialisation pourrait être associée au dimorphisme sexuel et au mode de reproduction (Dixson, 2012). Dans notre cas, nous avons précisé dans le tableau de mesure de l'airorhynchie si l'appareil vocal des 51 espèces étudiées présente ou non une spécialisation.

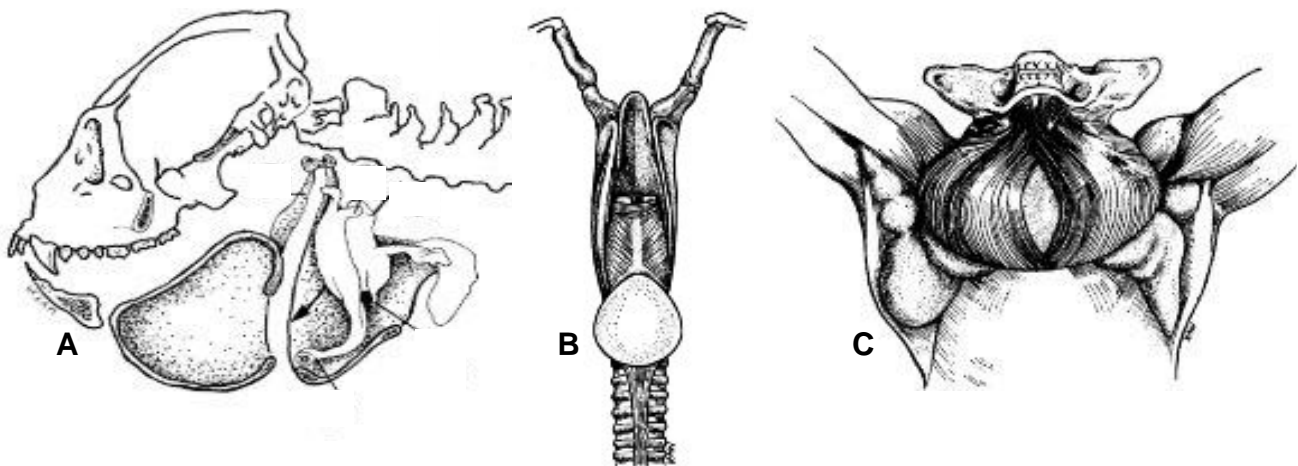


Figure 6.16 Illustration de spécialisations vocales chez plusieurs espèces de primates. A) *Alouatta seniculus* ; B) *Indri indri* ; C) *Pongo pygmaeus* (modifiée d'après Dixson, 2012).

¹ De nombreux termes décrivant les vocalisations n'ont pas d'équivalents français, ils seront donc laissés en anglais mais indiqués entre guillemets.

Enfin, le degré d'airorhynchie a été mesuré sur les images de neuf espèces d'Adapiformes de l'Eocène, dont certaines sont illustrées sur la figure 6.17.

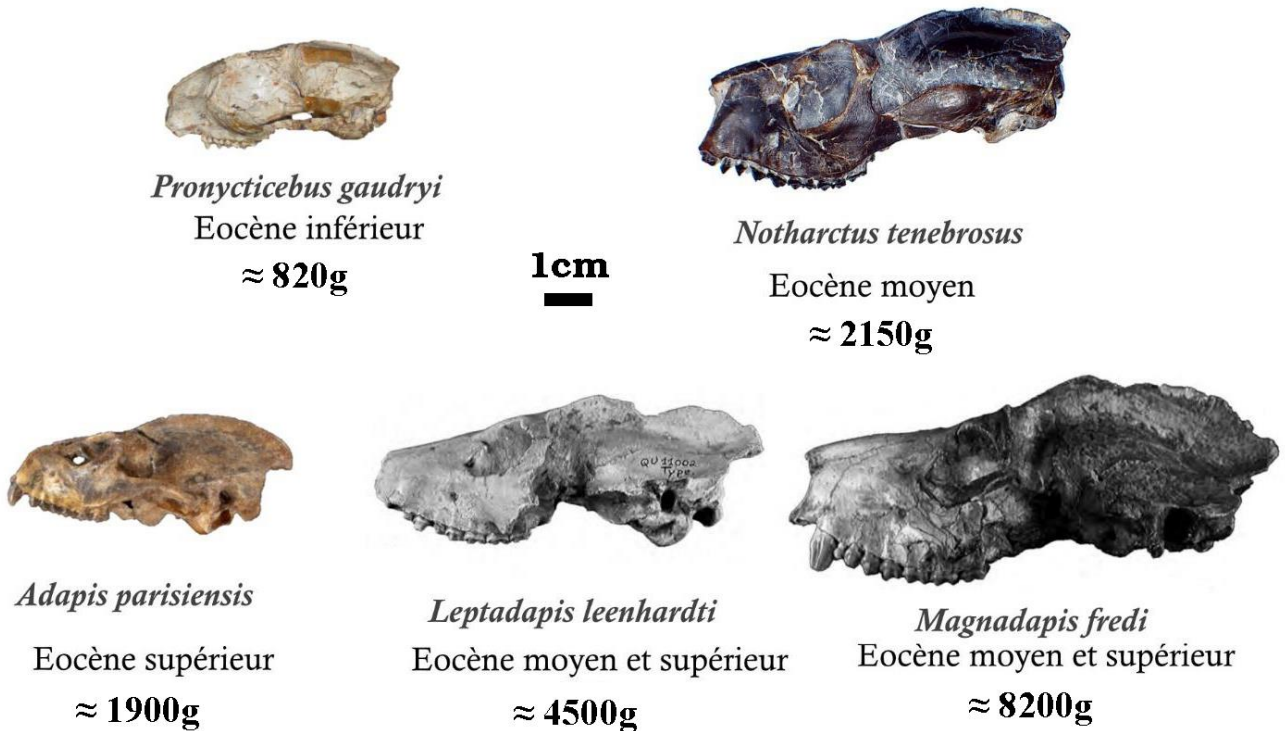


Figure 6.17 Illustration du crâne de quelques représentants des espèces de primates fossiles pour lesquels le degré d'airorhynchie a été mesuré. Les deux images supérieures correspondent aux Notharctidae, les trois images inférieures illustrent des espèces d'Adapidae. Les masses corporelles indiquées pour chaque espèce sont tirées de Fleagle (2013).

Deux espèces représentent les Notharctidae : *Pronycticebus gaudryi* (1 spécimen mesuré) daté de l'Eocène inférieur d'Europe et *Notharctus tenebrosus* (5 spécimens mesurés) daté de l'Eocène moyen d'Amérique du Nord. Sept espèces représentent les Adapidae : *Adapis parisiensis* (6 spécimens mesurés) de l'Eocène supérieur d'Europe, *Leptadapis magnus* (2 spécimens mesurés), *Leptadapis filholi* (1 spécimen mesuré), *Leptadapis leenhardti* (1 spécimen mesuré) de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe, *Magnadapis quercyi* (1 spécimen), *Magnadapis intermedius* (2 spécimens) et *Magnadapis fredii* (1 spécimen) également de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe. Les images des crânes proviennent essentiellement de Szalay & Delson (1979), Godinot & Couette (2008) et Lanèque (1990). Pour chaque genre de primate fossile, j'ai calculé une moyenne et un intervalle de confiance du degré d'airorhynchie (Tableau 6.4).

Genre	Angle (°)	Spécialisation	Genre	Angle (°)	Spécialisation
<i>Microcebus</i>	4.2	Oui	<i>Cebus</i>	6.4	Non
<i>Cheirogaleus</i>	2.1	Non	<i>Sapajous</i>	7.1	Non
<i>Phaner</i>	3.4	Non	<i>Lagothrix</i>	3.2	Non
<i>Lepilemur</i>	3.7	Non	<i>Ateles</i>	9.7	Non
<i>Hapalemur</i>	1.1	Non	<i>Brachyteles</i>	7.1	Non
<i>Eulemur</i>	2.07	Non	<i>Miopithecus</i>	4	Non
<i>Lemur</i>	1.2	Non	<i>Cercopithecus</i>	14.3	Oui
<i>Varecia</i>	4.1	Oui	<i>Erythrocebus</i>	1.1	Non
<i>Avahi</i>	2.7	Non	<i>Cercocebus</i>	4.7	Non
<i>Propithecus</i>	17.73	Non	<i>Macaca</i>	9.3	Non
<i>Indri</i>	19.7	Oui	<i>Papio</i>	3.7	Non
<i>Galago</i>	7.29	Non	<i>Theropithecus</i>	6.8	Non
<i>Galagoides</i>	1.49	Non	<i>Presbytis</i>	3.7	Non
<i>Otolemur</i>	9.3	Non	<i>Pygathrix</i>	5.2	Non
<i>Euoticus</i>	7.1	Non	<i>Rhinopithecus</i>	4.4	Non
<i>Loris</i>	6.3	Non	<i>Nasalis</i>	7.5	Non
<i>Nycticebus</i>	5.1	Non	<i>Simias</i>	6	Non
<i>Arctocebus</i>	1.2	Non	<i>Colobus</i>	13.1	Oui
<i>Perodicticus</i>	3.4	Non	<i>Symphalangus</i>	21	Oui
<i>Daubentonia</i>	17.1	Non	<i>Hylobates</i>	23.7	Oui
<i>Saimiri</i>	11	Non	<i>Symphalangus</i>	21	Oui
<i>Tarsius</i>	13	Non	<i>Pongo</i>	31	Oui
<i>Saimiri</i>	11	Non	<i>Pan</i>	16	Oui
<i>Aotus</i>	21	Oui	<i>Gorilla</i>	21	Oui
<i>Callicebus</i>	27	Oui	<i>Pronycticebus</i>	4.3	?
<i>Pithecia</i>	19.3	Oui	<i>Notharctus</i>	16.2 (±1.1)	?
<i>Alouatta</i>	37	Oui	<i>Adapis</i>	8.7 (±3.6)	?
<i>Chiropotes</i>	4.9	Non	<i>Leptadapis</i>	16.3 (±2.1)	?
<i>Cacajao</i>	8.3	Non	<i>Magnadapis</i>	24.6 (±1.5)	?

Tableau 6.4 Degré d'airorhynchie mesuré sur les images de crânes de 51 genres de primates actuels et cinq genres de primates fossiles. Un spécimen mâle a été mesuré pour chaque genre de primate actuel, 20 spécimens (de sexe indéterminé) pour les genres fossiles. La spécialisation de l'appareil vocal est indiquée pour chaque genre actuel (d'après Dixson, 2012) et notée « ? » pour les genres fossiles.

Le résultat du test de Student indique que le degré d'airorhynchie diffère en fonction de la spécialisation (ou non) de l'appareil vocal, chez les genres actuels ($t=-5.37$, $df=49$, $p<0.001$). Ce résultat est illustré par la figure 6.18 où l'on constate que le degré d'airorhynchie est supérieur pour les genres de primates actuels dont l'appareil vocal est spécialisé (présence des sacs à air) par rapport aux genres de primates dont l'appareil vocal n'est pas spécialisé. Lorsqu'on reporte les valeurs d'airorhynchie des genres fossiles, on s'aperçoit que le genre *Pronycticebus* a un degré d'airorhynchie qui semble indiquer que l'appareil vocal de ce primate n'était pas spécialisé, alors que les genres *Notharctus*, *Leptadapis* et *Magnadapis* présentent un degré d'airorhynchie indiquant une spécialisation de l'appareil vocal. La position du genre *Adapis* sur ce graphique est intermédiaire et on retrouve une variation autour de la moyenne

assez grande pour ce genre. Il est assez difficile d'être très affirmatif pour ce genre, mais il semble raisonnable de proposer que l'appareil vocal d'*Adapis* n'était pas spécialisé.

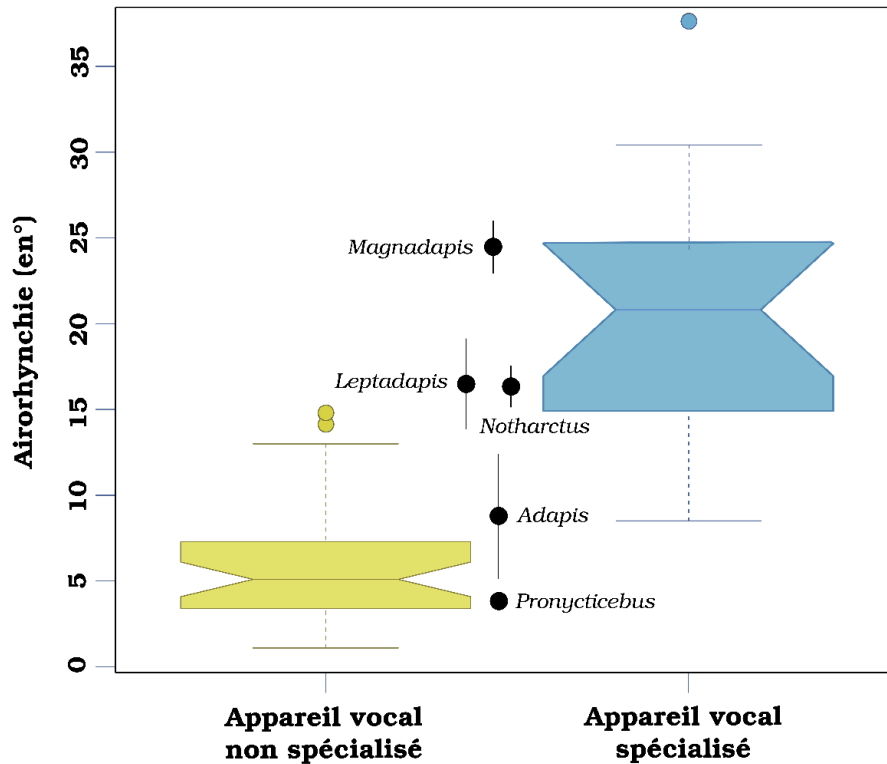


Figure 6.18 Distribution des valeurs d'airorhynchie pour les genres de primates actuels dont l'appareil vocal n'est pas spécialisé (en rouge) et les genres dont l'appareil vocal est spécialisé (en bleu). Les genres fossiles ont été reportés sur cette figure ainsi que l'intervalle de confiance à 95% de la moyenne du degré d'airorhynchie lorsque plusieurs spécimens ont été mesurés.

Comme indiqué précédemment, la spécialisation de l'appareil vocal est souvent associée à des vocalisations se propageant sur de longues distances. On peut alors proposer des vocalisations de type « loud calls », « long distance calls » ou « roar » pour ces genres. Les genres *Leptadapis* et *Notharctus* ont des degrés d'airorhynchie proches de ceux des genres *Cercopithecus* et *Pan*, deux genres chez lesquels les vocalisations longues distances sont communes, soit à travers le « pant-hoot » du chimpanzé dont le rôle de contact spatial a été démontré (Fedurek *et al.*, 2014), soit à travers les « boom call » des cercopithèques dont la fonction de cohésion est également connue (Kingdon, 1980). Les vocalisations longues distances chez ces deux genres peuvent être entendues de 500 à 900 mètres pour les chimpanzés et de 500 à 800 mètres chez les cercopithèques (Wich & Nunn, 2002). Concernant le genre *Magnadapis*, le degré d'airorhynchie est intermédiaire entre celui du genre *Callicebus* et celui du genre *Hylobates*, deux genres de primates dont les « long distance calls » sont audibles à

plus de 1 000 mètres (Wich & Nunn, 2002) et qui pratiquent des vocalisations de type « duets ». On peut donc proposer des vocalisations en duo pour le genre fossile *Magnadapis*.

Enfin, pour compléter cette partie, j'ai utilisé les données issues des articles de Hauser (1993), Bowling *et al.* (2016) et Charlton & Reby (2016) qui identifient une relation significative entre la masse corporelle et les fréquences émises. Cette relation, appelée allométrie acoustique (Fitch, 1997 ; Fitch & Reby, 2001) indique que des espèces dont la masse corporelle est forte émettent des vocalisations à plus basse fréquence que les espèces dont la masse corporelle est plus faible. L'influence du poids du corps a déjà été identifiée à plusieurs reprises dans ce chapitre (concernant la position du larynx ou la longueur du tractus vocal) et n'est donc pas très surprenante. J'ai ainsi reporté la masse corporelle des genres fossiles de l'Eocène qui ont été présentés ci-dessus. L'estimation de la masse corporelle chez les fossiles peut être complexe et précédemment mentionnée dans le Chapitre 4 pour *Adapis parisiensis*. Dans ce cas, j'ai choisi une estimation assez générale pour chacun des genres et basée sur les masses corporelles indiquées par Fleagle (2013).

La figure 6.19 illustre la relation entre la masse corporelle et les fréquences émises chez les primates actuels avec un modèle calculé sur l'ensemble de l'échantillon (en noir), un modèle haplorhinien (en rouge) et un modèle strepsirrhinien (en bleu). Les coefficients de détermination sont assez faibles ($R^2 = 0,4$ sur l'ensemble de l'échantillon, $R^2 = 0,51$ chez les haplorhiniens et $R^2 = 0,37$ chez les strepsirrhiniens) mais les trois relations sont significatives ($p < 0,001$). De plus, les pentes de chacun des modèles ne sont pas significativement différentes entre elles. Ainsi, même si le coefficient de détermination est assez faible, on peut considérer que le modèle linéaire calculé sur l'ensemble de l'échantillon décrit assez bien la façon dont les fréquences émises sont expliquées par la masse corporelle.

Lorsqu'on projette les genres fossiles dans ce modèle, on remarque que les trois genres *Pronycticebus*, *Adapis* et *Notharctus* sont dans l'intervalle de confiance à 95% de la régression alors que les genre *Leptadapis* et *Magnadapis* en sortent. Le genre *Tarsius* est le genre le plus proche de *Pronycticebus* dans cet espace, le genre *Lemur* est le plus proche d'*Adapis*, le genre *Varecia* est le plus proche de *Notharctus*, *Hylobates* est le plus proche de *Leptadapis* et le genre *Alouatta* est le plus proche de *Magnadapis*.

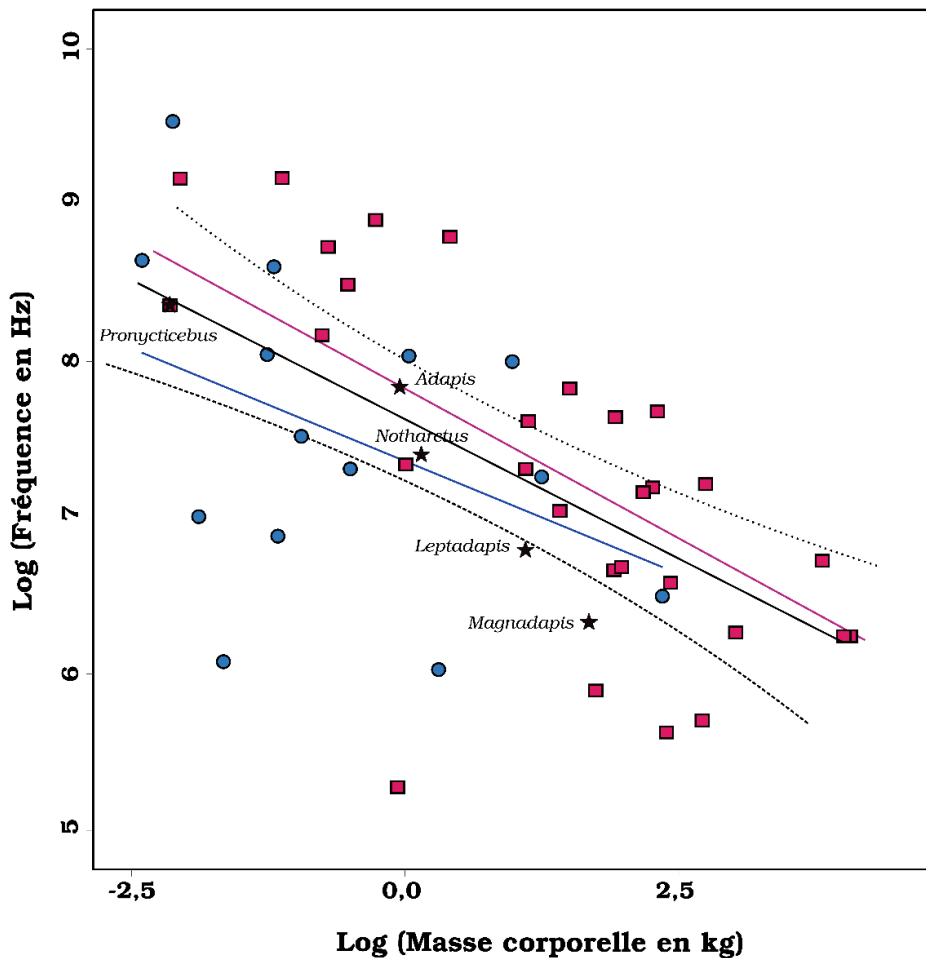


Figure 6.19 Illustration de la relation entre la masse corporelle et les fréquences émises chez les primates actuels (modifiée d'après Hauser, 1993 ; Bowling *et al.*, 2016 ; Charlton & Reby, 2016). La régression calculée sur l'ensemble de l'échantillon est illustrée en noir (pente de la droite et intervalle de confiance à 95% en pointillés). La régression calculée chez les haplorhiniens (carrés rouges) est illustrée par la droite rouge, celle pour les strepsirrhiniens (points bleus) est illustrée par la droite bleue. Les genres fossiles sont projetés sur ce graphique et représentés par les étoiles noires.

Tous ces genres actuels produisent des cris de haute amplitude ou « loud calls », mais dans des buts différents. Concernant le genre *Tarsius*, les avis sont plutôt partagés, mais il semble que ce genre émette des « loud calls » de contact et/ou de cohésion lors de la sortie du nid (Gursky, 2000 ; Nietsch, 2003). Ces vocalisations sont à hautes fréquences (à la limite des ultrasons). On pourrait donc penser que le genre fossile *Pronycticebus* pouvait émettre ce type de vocalisations. Les lemurs (*Lemur catta*) n'ont pas de cris de cohésion. Ils émettent des vocalisations à haute amplitude « shrieks » à des fréquences moyennes, essentiellement dans un contexte de protection contre les prédateurs (Sauther, 1989). Nous pourrions ainsi transposer ces types de vocalisation au genre *Adapis*. Les trois genres *Varecia*, *Hylobates* et *Alouatta* émettent des vocalisations très grandes distances et plutôt à des fréquences basses (rugissement « roar » chez *Varecia* ; « duets », « great calls » chez *Hylobates* ; hurlement chez *Alouatta*). Ces

vocalisations correspondent à des cris de cohésion ou de contact, mais sont également fortement impliquées dans la socialité au sein des groupes (Raemaekers *et al.*, 1984 ; Macedonia & Taylor, 1985 ; Chiarello, 1995). Il est donc possible de proposer que les vocalisations longues distances et plutôt basses fréquences étaient utilisées chez les genres fossiles *Notharctus*, *Leptadapis* et *Magnadapis*, dans un contexte social assez complexe. Ces interprétations de la production vocale des genres fossiles, bien qu'hypothétiques, sont concordantes avec celles émises lors de l'analyse du degré d'airorhynchie et semblent indiquer une spécialisation de l'appareil vocal pour l'émission de vocalisation longues distances et plutôt basses fréquences, au moins pour les genres *Notharctus*, *Leptadapis* et *Magnadapis*.

Chapitre 6 - Discussion

Ce chapitre vise à relier l'audition aux vocalisations dans une hypothèse de coévolution. Nous avons mis en évidence qu'il n'existe pas de liens simples entre les paramètres auditifs et vocaux. Pourtant certains liens existent et ont été démontrés dans ce chapitre mais nécessitent la définition de paramètres vocaux plus complexes, en particulier à travers la construction de répertoires. On peut s'interroger sur l'information apportée par le répertoire. En effet, il est souvent composé de la concaténation de plusieurs cris qui définiront la production vocale d'une espèce. Dès lors, se pose la question de la composition de l'échantillon représentatif de cette espèce. S'agit-il de jeunes, d'adultes, de mâles, de femelles, de dominants, de dominés ? Ces paramètres vont avoir un impact sur la production vocale. Par exemple, dans son échantillon, Fitch (1997) analyse la production sonore de plusieurs individus de l'espèce *Macaca mulata* et met en évidence une grande variation de fréquence pour cette espèce. Il semble donc évident que la constitution du répertoire nécessite à la fois d'inclure un grand nombre de vocalisations mais également d'identifier les sources probables de variation. La question de l'individualité acoustique et notamment du contexte social, du sexe et de l'âge est posée dans des études de caractérisation des vocalisations d'espèces (Mitani *et al.*, 1996 ; Zimmermann & Lerch, 1993 ; Fisher *et al.*, 2002 ; Rukstalis *et al.*, 2003 ; Leliveld *et al.*, 2011). Cependant, cette question est mal considérée lors de la caractérisation des répertoires vocaux et semble pourtant essentielle à la bonne définition du registre des fréquences émises.

Nous avons également mis en évidence le fait que les paramètres vocaux issus de l'étude de la longueur du tractus et les paramètres vocaux issus de l'étude du répertoire ne sont pas corrélés. Ce résultat remet en cause le lien entre la longueur du tractus et les fréquences émises, lien qui semble cependant assez établi. Il est possible que les paramètres vocaux issus de l'étude du tractus ou du répertoire ne soient pas identiques et ainsi pas directement comparables. La modélisation du tractus vocal utilisée dans notre étude afin d'obtenir des quartiles de fréquences (Gamba *et al.*, 2012, 2017) est basée sur l'étude des genres *Lemur* et *Eulemur*. Ce modèle a été généralisé mais pourrait probablement être optimisé pour une étude macro-évolutive comme celle qui est menée dans cette thèse. Néanmoins, si on comprend que la définition des répertoires et l'obtention de paramètres vocaux à partir du tractus vocal montrent les limites que nous venons de mentionner, les grandes tendances émergent et à travers ce chapitre, des corrélations entre les paramètres auditifs et les paramètres vocaux ont été mis en évidence et semblent indiquer la coévolution supposée de ces structures.

Nous avons également mis en évidence que la taille est un facteur déterminant pour la production vocale et ce à plusieurs reprises dans ce chapitre. Fondon & Garner (2004) étudient les gènes du développement chez 92 races de chiens et identifient l'effet fort du gène Runx-2 (Runt related transcription factor 2) sur le développement de la face. Ils indiquent que les espèces dont la masse corporelle est forte ont un développement plus long que les petites espèces et ainsi que l'effet du gène Runx-2 est exprimé plus longtemps au cours du développement induisant une face développée vers l'avant ou montrant un fort degré d'airorhynchie. Ainsi, il est probable que le degré d'airorhynchie que nous avons mis en relation avec la spécialisation de l'appareil vocal soit également lié à l'effet de la masse corporelle.

Cette étude nous a également permis d'émettre des hypothèses concernant les vocalisations d'espèces fossiles de l'Eocène. Jusqu'alors, aucune étude n'a proposé de mode de communication pour ces espèces, ce qui renforce le caractère novateur et original de ce travail. Les inférences faites pour *Adapis parisiensis* apportent des arguments complémentaires à ceux déjà avancés sur l'audition. En effet, à travers le Chapitre 4 nous avons proposé que cette espèce fossile était plus sensible aux hautes fréquences qu'aux basses fréquences. Lors de ce Chapitre 6, nous avons montré qu'*Adapis* ne présentait probablement pas de spécialisation de l'appareil vocal et que les fréquences émises sont proches de celles émises par *Lemur catta*, une espèce, elle aussi plus sensible aux hautes fréquences qu'aux basses fréquences (Coleman & Colbert, 2010). Les résultats concernant audition et vocalisation pour cette espèce semblent cohérents. Enfin, concernant les autres fossiles considérées dans ce chapitre, nos résultats indiquent une forte spécialisation de l'appareil vocal pour le genre *Notharctus* mais surtout pour *Leptadapis* et *Magnadapis* qui émettaient probablement des vocalisations longue distance de type rugissement, hurlement ou « duet ». Outre l'originalité de ces résultats, cela pourrait impliquer des interactions sociales complexes.

SYNTHESE

Ce travail prospectif a permis de mettre en évidence des corrélations significatives entre les **sensibilités auditives** et les **paramètres vocaux**. De plus, la **forme du crâne** permet d'indiquer une **spécialisation de l'appareil vocal**. Si cette spécialisation n'est pas clairement définie chez *Adapis parisiensis*, elle semble mieux établie chez les genres *Notharctus*, *Leptadapis* et *Magnadapis*.

Couette S, **Bernardi M** **Août 2018** Do strepsirrhine vocalizations fossilize? International Congress of the International Primatological Society, 19-25th August, Nairobi, Kenya. (Communication orale)

Couette S, **Bernardi M**, Montuire S **2017** Just a matter of size? The Influence of cranial size variation on ear functions. *Folia Primatologica*. 88, 155. (Acte de colloque)

Couette S, **Bernardi M**, Montuire S **2017** Just a matter of size? The Influence of cranial size variation on ear functions. *European Federation for Primatology, Strasbourg*. (Communication orale)

Initiation aux principes de vocalisations des primates avec Marco Gamba **04-12/05/2017** *Universita di Torino, Italie*. (Collaboration)

Références

- Asahara M 2013** Shape variation in the skull and lower carnassial in a wild population of raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). *Zoological science*. 30(3), 205-211.
- Bearder SK, Honess PE, Ambrose L 1995** Species diversity among galagos with special reference to mate recognition. In: *Creatures of the Dark* (eds. Alterman Gerald L, Doyle A, Kay Izard M). pp. 331-352. Boston, MA: Springer.
- Bezerra BM, Souto A 2008** Structure and usage of the vocal repertoire of *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology*. 29(3), 671.
- Boë LJ, Heim JL, Honda K, Maeda S, Badin P, Abry C 2007** The vocal tract of newborn humans and Neanderthals: Acoustic capabilities and consequences for the debate on the origin of language. A reply to Lieberman (2007a). *Journal of Phonetics*. 35(4), 564-581.
- Bowling DL, Garcia M, Dunn JC, Ruprecht R, Stewart A, Frommolt K 2017** Body size and vocalization in primates and carnivores. *Nature Publishing Group*. 7, 1-11.
- Boyer D, Kaufman S, Gunnel GF, Rosenberger AL, Delson E 2014** Managing 3D digital data sets of morphology: MorphoSource is a new project-based data archiving and distribution tool. *American Journal of Physical Anthropology*. 153, 84.
- Braune P, Schmidt S, Zimmermann E 2008** Acoustic divergence in the communication of cryptic species of nocturnal primates (*Microcebus* spp.). *BMC biology*. 6(1), 19.
- Brosch M, Selezneva E, Bucks C, Scheich H 2004** Macaque monkeys discriminate pitch relationships. *Cognition*, 91(3), 259-272.
- Bruner E, Mantini S, Manzi G 2004** A geometric morphometric approach to airorhynch and functional cranial morphology in *Alouatta* (Atelidae, Primates). *Journal of Anthropological Sciences*. 82, 47-66.
- Charlton BD, Ellis WA, McKinnon AJ, Cowin GJ, Brumm J, Nilsson K, Fitch WT 2011** Cues to body size in the formant spacing of male koala (*Phascolarctos cinereus*) bellows: honesty in an exaggerated trait. *Journal of Experimental Biology*. 214(20), 3414-3422.
- Charlton BD, Reby D 2016** The evolution of acoustic size exaggeration in terrestrial mammals. *Nature Communications*. 7, 1-8.
- Chiarello AG 1995** Role of loud calls in brown howlers, *Alouatta fusca*. *American Journal of Primatology*. 36(3), 213-222.
- Cleveland J, Snowdon CT 1982** The complex vocal repertoire of the adult cotton-top Tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) 1. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 58(3), 231-270.
- Coleman MN 2007** The functional morphology and evolution of the primate auditory system. PhD. Thesis, Stony Brook University.

Coleman MN 2009 What do primates hear? A meta-analysis of all known nonhuman primate behavioral audiograms. *International Journal of Primatology*. 30, 55-91.

Coleman MN, Colbert MW 2010 Correlations between auditory structures and hearing sensitivity in non-human primates. *Journal of Morphology*. 271, 511-532.

Crelin E 1987 The human vocal tract. New York: Vantage Press.

Dixson A 2012 Primate Sexuality. Comparative Studies of Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans. 2 ed. Oxford: Oxford University Press.

Drake AG, Klingenberg CP 2010 Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity. *The American Naturalist*. 175, 289-301

Fant G 1960 Acoustic Theory of Speech Production. The Hague : Mouton.

Fant G 1981 The source filter concept in voice production. *STL-QPSR*. 1(1981), 21-37.

Fedurek P, Donnellan E, Slocombe KE 2014 Social and ecological correlates of long-distance pant hoot calls in male chimpanzees. *Behavioral ecology and sociobiology*. 68(8), 1345-1355.

Fiorenza L, Bruner E 2018 Cranial shape variation in adult howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *American journal of primatology*. 80(1), e22729.

Fischer J, Hammerschmidt K, Cheney DL, Seyfarth RM 2002 Acoustic features of male baboon loud calls: Influences of context, age, and individuality. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 111(3), 1465-1474.

Fitch WT 1997 Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *Journal of the Acoustical Society of America*. 102, 1213-1222.

Fitch WT 2000 Skull dimensions in relation to body size in nonhuman mammals: the causal bases for acoustic allometry. *Zoology*. 103, 40-58.

Fitch WT 2002 Primate vocal production and its implications for auditory research. In: Primate audition: ethology and neurobiology (ed. Ghazanfar AA). pp. 87-108. CRC Press.

Fitch WT 2009 Fossil cues to the evolution of speech. *The cradle of language*. 112-134.

Fitch WT, Giedd J 1999 Morphology and development of the human vocal tract: a study using magnetic resonance imaging. *Journal of the Acoustical Society of America*. 106, 1511-1522.

Fitch WT, Reby D 2001 The descended larynx is not uniquely human. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 268(1477), 1669-1675.

Fleagle JG 2013 Primate adaptation and evolution. 3rd ed. San Diego: Academic Press.

- Fondon JW, Garner HR 2004** Molecular origins of rapid and continuous morphological evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 101, 18058-18063
- Gamba M 2005** University of Torino: Ph.D. in “Evolutionary biology and conservation of biodiversity”. Thesis: “Evolution of vocal communication in lemurs”.
- Gamba M 2014** Vocal tract-related cues across human and nonhuman signals. *Reti, saperi, linguaggi*. 1(1), 49-68.
- Gamba M, Giacoma C 2005** Key issues in the study of primate acoustic signals, an update. *Journal of Anthropological Sciences*. 88(210), 215-220.
- Gamba M, Giacoma C 2006** Vocal tract modeling in a prosimian primate: the black and white ruffed lemur. *Acta Acustica united with Acustica*. 92(5), 749-755.
- Gamba M, Friard O, Giacoma C 2012** Vocal Tract Morphology Determines Species-Specific Features in Vocal Signals of Lemurs (*Eulemur*). *International Journal of Primatology*. 33(6), 1453-1466.
- Gamba M, Favaro L, Araldi A, Matteucci V, Giacoma C, Friard O 2017** Modeling individual vocal differences in group-living lemurs using vocal tract morphology. *Current zoology*. 63(4), 467-475.
- Geiger M, Haussman S 2016** Cranial suture closure in domestic dog breeds and its relationships to skull morphology. *The Anatomical Record*. 299(4), 412-420.
- Genin F, Yokwana A, Kom N, Couette S, Dieuleveut T, Nash SD, Masters JC 2016** A new galago species for South Africa (Primates: Strepsirhini: Galagidae). *African Zoology*. 51, 135-143.
- George SL 1978** A longitudinal and cross-sectional analysis of the growth of the post-natal cranial base angle. *American Journal of Physical Anthropology*. 49, 171-178.
- Ghazanfar AA, Turesson HJ, Maier JX, van Dinther R, Patterson RD, Logothetis NK 2007** Vocal tract resonances as indexical cues in rhesus monkeys. *Current Biology*. 17, 425-430.
- Godinot M, Couette S 2008** Morphological diversity in the skulls of large adapines (Primates, Adapiformes) and its systematic implications. In: *Mammalian Evolutionary Morphology* (eds. Sargis EJ, Dagosto M). pp. 285-313. Dordrecht: Springer.
- Gursky S 2000** Allocare in a nocturnal primate: data on the spectral tarsier, *Tarsius spectrum*. *Folia Primatologica*. 71(1-2), 39-54.
- Hackett TA 2002** The comparative anatomy of the primate auditory cortex. In: *Primate audition: ethology and neurobiology* (ed. Ghazanfar AA). pp. 199-226. CRC Press
- Hauser MD 1993** The evolution of nonhuman primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context. *The American Naturalist*. 142(3), 528-542

Hauser MD, Evans CS, Marler P 1993 The role of articulation in the production of rhesus monkey, *Macaca mulatta*, vocalizations. *Animal behaviour*. 45(3), 423-433.

Heffner RS 2004 Primate hearing from a mammalian perspective. *The Anatomical record. Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology*. 281, 1111-22.

Hershkovitz P 1977 Living new world monkeys (Platyrrhini). University of Chicago Press.

Holden C 2004 *The Origin of Speech*. *Science*. 303(5662), 1316-1319.

Holloway RL 1974 The casts of fossil hominoid brains. *Scientific American*. 231, 106-115.

Holloway RL 1976 Paleoneurological evidence for language origins. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 280, 330-348.

Honess PE 1996 Speciation among galagos (Primates, Galagidae) in Tanzanian forests (Doctoral dissertation, Oxford Brookes University).

Houghton P 1993 Neandertal supralaryngeal vocal tract. *American Journal of Physical Anthropology*. 90(2), 139-146.

Hu Y, Cardoso GC 2010 Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? *Animal Behaviour*. 79(4), 863-867.

Jungers WL, Godfrey LR, Simons EL, Wunderlich RE, Richmond BG, Chatrath PS 2002 Ecomorphology and behavior of giant extinct lemurs from Madagascar. In: *Reconstructing behavior in the primate fossil record* (eds. Plavcan JM, Kay RF, Jungers WL, van Schaik CP). pp. 371-411. Springer, Boston, MA.

Kastelein RA, Postma J, Verboom WC 1995 Airborne vocalizations of Pacific walrus pups (*Odobenus rosmarus divergens*). *Sensory systems of aquatic mammals*. 265-285.

Kelly K, Metzger RR, Mulette-Gillman OA, Werner-Reiss U, Groh JM 2002 Representation of sound location in the primate brain. In: *Primate audition: behavior and neurobiology* (ed. Ghazanfar AA). pp. 177-197. CRC Press.

Kingdon JS 1980 The role of visual signals and face patterns in African forest monkeys (guenons) of the genus *Cercopithecus*. *The Transactions of the Zoological Society of London*. 35(4), 425-475.

Laitman JT, Reidenberg JS 1988 Advances in understanding the relationship between the skull base and larynx with comments on the origins of speech. *Journal of Human Evolution*. 3, 99-109.

Lanèque L 1990 Diversité et variabilité des crânes chez les Adapinés (Primates, Eocène) des Phosphorites du Quercy. Comparaisons avec les primates actuels. Thèse de Doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

- Leliveld LM, Scheumann M, Zimmermann E 2011** Acoustic correlates of individuality in the vocal repertoire of a nocturnal primate (*Microcebus murinus*). *The Journal of the Acoustical Society of America*. 129(4), 2278-2288.
- Lieberman P 1979** Hominid evolution, supralaryngeal vocal tract physiology, and the fossil evidence for reconstructions. *Brain and language*. 7(1), 101-126.
- Lieberman PH, Klatt DH, Wilson WH 1969** Vocal tract limitations on the vowel repertoires of rhesus monkey and other nonhuman primates. *Science*. 164(3884), 1185-1187.
- Lieberman P, Crelin ES 1971** On the speech of Neanderthal man. *Linguistic Inquiry*. 2(2), 203-222.
- Lieberman P, Blumstein SE 1988** Speech physiology, speech perception, and acoustic phonetics. Cambridge University Press.
- Lindqvist-Gauffin J 1969** Laryngeal mechanisms in speech. *Quarterly Progress and Status Report, Speech Transmission Laboratory, Royal Institute of Technology*. 2, 26-31.
- Macedonia JM 1993** The vocal repertoire of the ringtailed lemur (*Lemur catta*). *Folia primatologica*. 61(4), 186-217.
- Macedonia JM, Taylor LL 1985** Subspecific divergence in a loud call of the ruffed lemur (*Varecia variegata*). *American Journal of Primatology*. 9(4), 295-304.
- Masters JC 1991** Loud calls of *Galago crassicaudatus* and *G. garnettii* and their relation to habitat structure. *Primates*. 32(2), 153-167.
- Mbailassem F, Leclère Q, Redon E, Gourdon E 2018** Experimental analysis of acoustical properties of irregular cavities using laser refracto-vibrometry. *Applied Acoustics*. 130, 177-187.
- McComb K, Semple S 2005** Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology letters*. 1(4), 381-385.
- Milencić M, Šipetić VJ, Blagojević J, Tatović S, Vujošević M 2010** Skull variation in Dinaric–Balkan and Carpathian gray wolf populations revealed by geometric morphometric approaches. *Journal of Mammalogy*. 91, 376-386
- Mitani JC, Gros-Louis J, Macedonia JM 1996** Selection for acoustic individuality within the vocal repertoire of wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*. 17(4), 569-583.
- Nadhurou B, Gamba M, Andriaholinirina NV, Giacoma C 2015** The vocal communication of the mongoose lemur (*Eulemur mongoz*): Phonation mechanisms, acoustic features and quantitative analysis. *Ethology Ecology and Evolution*. 1-20.
- Nietsch A 2003** of *Tarsius* spectrum: Call Features, Associated Behaviors, and Biological Functions. *Tarsiers: Past, present, and future*. 196.

Nishimura T 2008 Understanding the dynamics of primate vocalization and its implications for the evolution of human speech. In: *The Origins of Language* (ed. Masataka N). pp. 111-131. Tokyo: Springer.

Patel ER, Owren MJ 2012 Silky sifaka (*Propithecus candidus*) “zzuss” vocalizations: Sexual dimorphism, individuality, and function in the alarm call of a monomorphic lemur. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 132(3), 1799-1810.

Penin X, Baylac M 1999 Comparaison tridimensionnelle des crânes de *Pan* et *Pongo* par superpositions procrustéennes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*. 322(12), 1099-1104.

Petter JJ, Charles-Dominique P 1979 Vocal communication in prosimians. In: *The study of prosimian behavior* (eds. Doyle GA, Martin RD). pp. 247-305. New York: Academic Press.

Raemaekers JJ, Raemaekers PM, Haimoff EH 1984 Loud calls of the gibbon (*Hylobates lar*): repertoire, organisation and context. *Behaviour*. 91(1-3), 146-189.

Rafferty KL, Teaford MF, Jungers WL 2002 Molar microwear of subfossil lemurs: improving the resolution of dietary inferences. *Journal of Human Evolution*. 43(5), 645-657.

Ramsier MA, Vinyard CJ, Dominy NJ 2017 Auditory sensitivity of the tufted capuchin (*Sapajus apella*), a test of allometric predictions. *Journal of Acoustical Society of America*. 141, 4822-4831.

Rauschecker JP, Scott SK 2009 Maps and streams in the auditory cortex: nonhuman primates illuminate human speech processing. *Nature neuroscience*. 12(6), 718

Recanzone GH, Guard DC, Phan ML, Su TIK 2000 Correlation between the activity of single auditory cortical neurons and sound-localization behavior in the macaque monkey. *Journal of neurophysiology*. 83(5), 2723-2739.

Riede T, Bronson E, Hatzikirou H, Zuberbühler K 2005 Vocal production mechanisms in a non-human primate: morphological data and a model. *Journal of Human Evolution*. 48(1), 85-96.

Riede T, Bronson E, Hatzikirou H, Zuberbühler K 2006 Multiple discontinuities in nonhuman vocal tracts-A response to Lieberman (2006). *Journal of Human Evolution*. 50(2), 222-225

Rukstalis M, Fite JE, French JA 2003 Social change affects vocal structure in a callitrichid primate (*Callithrix kuhlii*). *Ethology*. 109(4), 327-340.

Sauther ML 1989 Antipredator behavior in troops of free-ranging Lemur catta at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology*. 10(6), 595-606.

Schindelin J, Arganda-Carreras I, Frise E, Kaynig V, Longair M, Pietzsch T, Preibisch S, Rueden C, Saalfeld S, Schmid B, Tinevez JY, White DJ, Hartenstein V, Eliceiri K,

- Tomancak P, Cardona A 2012** Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods*. 9(7), 676.
- Shea BT 1985** On aspects of skull form in African apes and orangutans, with implications for hominoid evolution. *American Journal of Physical Anthropology*. 68(3), 329-342.
- Singh N, Harvati K, Hublin JJ, Klingenberg CP 2012** Morphological evolution through integration: a quantitative study of cranial integration in *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *Journal of Human Evolution*. 62(1), 155-164.
- Szalay FS, Delson E 1979** Evolutionary history of the primates. New York: Academic Press.
- Tattersall I 1972** The functional significance of airorhynchy in *Megaladapis*. *Folia Primatologica*. 18(1-2), 20-26.
- Thenius E 1970** Zum Problem der Airorhynchie des Säugetierschädels. *Ein Deutungsversuch*. *Zooligischer Anzeiger*. 185, 159-172.
- Titze IR 1994** Principles of voice production. Englewood cliffs: Prentice Hall.
- Vilaça TRA, Silva JRDS, Solé M 2011** Vocalization and territorial behaviour of *Phyllomedusa nordestina* Caramaschi, 2006 (Anura: Hylidae) from southern Bahia, Brazil. *Journal of Natural History*. 45(29-30), 1823-1834.
- Wich SA, Nunn CL 2002** Do male "long-distance calls" function in mate defense? A comparative study of long-distance calls in primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 52(6), 474-484.
- Ybarra MAS 1984** Locomotion and postures of red howlers in a deciduous forest-savanna interface. *American journal of physical anthropology*. 63(1), 65-76.
- Youlatos D, Couette S, Halenar LB 2015** Morphology of howler monkeys: A review and quantitative analyses. In: Howler Monkeys: behavior, ecology and conservation (eds. Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D) pp. 133-176. New York, NY: Springer.
- Zimmermann E 1985** The vocal repertoire of the adult Senegal bushbaby (*Galago senegalensis senegalensis*). *Behaviour*. 94, 212-233.
- Zimmermann E 1990** Differentiation of vocalizations in bushbabies (Galaginae, Prosimiae, Primates) and the significance for assessing phylogenetic relationships. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 28(3), 217-239.
- Zimmermann E, Bearder SK, Doyle GA, Andersson AB 1988** Variations in vocal patterns of Senegal and South African lesser bushbabies and their implications for taxonomic relationships. *Folia Primatologica*. 51(2-3), 87-105.

Zimmermann E, Lerch C 1993 The complex acoustic design of an advertisement call in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*, Prosimii, Primates) and sources of its variation. *Ethology*. 93(3), 211-224.

Tableaux supplémentaires

Tableau 6.S1 Caractéristiques des spécimens: **Id.**: code d'identification; **Collection** (MCZ: Museum of Comparative Zoology - Harvard University; AMNH: American Museum of Natural History, New York; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; Montpellier: Université de Montpellier; Basel: Museum d'Histoire naturelle de Basel; Montauban: Museum d'Histoire naturelle de Montauban; Munich: Institut de paléontologie et de géologie de Munich; Louvain: Université catholique de Louvain; Brit. MNH: Museum d'Histoire naturelle de Londres); **Genre**; **Espèce**; **Index**; **Sexe** (F: Femelle, M: Mâle, I: Indéterminé); **Oreille**: Oreille étudiée (G: Gauche, D: Droite), **Scan source** (Ms MCZ: morphosource.org; Museum of Comparative Zoology, Harvard University; X-Tek HMXST225; Ms AMHN: morphosource.org; American Museum of Natural History, New York, Duke University, NYCEP, MIF; Mo: MorphOptics Biogeosciences, microCT Skyscan 1174 Bruker; ESRF: Scan fournis par Renaud Lebrun et Paul Tafforeau et les équipes ID19 et ID17 de l' European Synchrotron Radiation Facility; EPHEG: Scans fournis par Marc Godinot de l'EPHE), **Res.** (mm): résolution des scans cubiques.

Id.	Collection	Genre	Espèce	Index	Sexe	Oreille	Scan source	Res. (mm)
MCZ:Mamm:41411	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	G	Ms MZC	0.0667
MCZ:Mamm:41416	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	G	Ms MZC	0.0666
MCZ:Mamm:41418	MCZ	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	<i>H_lar</i>	F	G	Ms MZC	0.0667
MCZ:Mamm:12758	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	F	D	Ms MZC	0.0616
MCZ:Mamm:35058	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	M	G	Ms MZC	0.0616
MCZ:Mamm:8461	MCZ	<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	<i>M_fas</i>	I	G	Ms MZC	0.0616
MCZ:Mamm:BOM-5327	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-5328	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-6001	MCZ	<i>Alouatta</i>	<i>palliata</i>	<i>A_pal</i>	I	D	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-5336	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-5340	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:BOM-5345	MCZ	<i>Ateles</i>	<i>geoffroyi</i>	<i>A_geo</i>	I	G	Ms MZC	0.0799
MCZ:Mamm:27097	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	M	G	Ms MZC	0.0589
MCZ:Mamm:27098	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	M	G	Ms MZC	0.0721
MCZ:Mamm:27891	MCZ	<i>Sapajus</i>	<i>apella</i>	<i>S_ape</i>	I	D	Ms MZC	0.0596
MCZ:Mamm:32503	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	F	G	Ms MZC	0.0307
MCZ:Mamm:44877	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	F	D	Ms MZC	0.0283
MCZ:Mamm:8039	MCZ	<i>Avahi</i>	<i>laniger</i>	<i>A_lan</i>	I	G	Ms MZC	0.0312
CG1932-3362	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1932-3363	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1932-3364	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1932-3365	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1962-2707	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1962-2708	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>medius</i>	<i>C_med</i>	M	G	Mo	0.0294
CG2001-1832	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	D	Mo	0.0294
CG2001-2105	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	M	D	Mo	0.0294
CG2002-48	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	I	D	Mo	0.0294
CG2002-87	MNHN	<i>Cheirogaleus</i>	<i>major</i>	<i>C_maj</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1906-96	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1932-3304	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	F	G	Mo	0.0294
CG1932-3306	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1932-3309	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	G	Mo	0.0294

Id.	Collection	Genre	Espèce	Index	Sexe	Oreille	Scan source	Res. (mm)
CG1932-3310	MNHN	<i>Eulemur</i>	<i>coronatus</i>	<i>E_cor</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1896-379	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	F	G	Mo	0.0294
CG1897-123	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1910-101	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1917-118	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	I	G	Mo	0.0294
CG2002-76	MNHN	<i>Lemur</i>	<i>catta</i>	<i>L_cat</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1900-533	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1911-686	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1939-998	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1939-999	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1991-687	MNHN	<i>Galago</i>	<i>senegalensis</i>	<i>G_sen</i>	I	D	Mo	0.0294
A2833	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	I	G	Mo	0.0294
A3956	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1958-717	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	F	D	Mo	0.0294
CG1959-158	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	F	D	Mo	0.0294
CG2009-373	MNHN	<i>Loris</i>	<i>tardigradus</i>	<i>L_tar</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1882-2930	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1882-2931	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1882-2932	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1882-2933	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	I	G	Mo	0.0294
CG1882-2934	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>couang</i>	<i>N_cou</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1950-250	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1976-324	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1981-164	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1983-096	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	M	G	Mo	0.0294
CG1994-630	MNHN	<i>Perodicticus</i>	<i>potto</i>	<i>P_pot</i>	F	G	Mo	0.0294
CG1907-593	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1962-2685	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1998-2084	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	F	D	Mo	0.0294
CG1998-2085	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	M	G	Mo	0.0294
CG2000-466	MNHN	<i>Sciurocheirus</i>	<i>alleni</i>	<i>S_all</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1939-212	MNHN	<i>Galago</i>	<i>matschiei</i>	<i>G_mat</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1939-211	MNHN	<i>Galago</i>	<i>matschiei</i>	<i>G_mat</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1892-1531	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>N_pyg</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1892-1532	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>N_pyg</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1929-454	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>N_pyg</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1941-78	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>N_pyg</i>	I	D	Mo	0.0294
CG2005-253	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>N_pyg</i>	M	D	Mo	0.0294
CG1990-428	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>N_pyg</i>	I	D	Mo	0.0294
A-2830	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>N_pyg</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1888-470	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>bengalensis</i>	<i>N_ben</i>	I	D	Mo	0.0294
CG1888-840	MNHN	<i>Nycticebus</i>	<i>bengalensis</i>	<i>N_ben</i>	I	D	Mo	0.0294

Id.	Collection	Genre	Espèce	Index	Sexe	Oreille	Scan source	Res. (mm)
ZD-1939-3563-2	Brit. MNH	<i>Microcebus</i>	<i>murinus</i>	<i>M_mur</i>	I	D	Brit. MNH	0.0127
NA	NA	<i>Eulemur</i>	<i>rubriventer</i>	<i>E_rub</i>	I	D	Mo	0.0294
NA	NA	<i>Haplemur</i>	<i>griseus</i>	<i>H_gri</i>	I	D	Mo	0.0294

Tableau 6.S2 Enregistrements et leurs caractéristiques, utilisés pour la construction des répertoires vocaux. Le contexte et le type de signal ont été laissés comme décrit dans les bases de données initiales (rédigées en anglais). Certains répertoires ont déjà été construits par Marco Gamba, à partir d'enregistrements réalisés lors d'études de terrain.

Source	Genre	Espèce	Contexte	Type de signal	Date	Site	Localité	Nom du fichier
tierstimmenarchiv.de	<i>Nycticebus</i>	<i>Nycticebus cougang</i>	/	Defence call	/	/	/	N.cougang_0967
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago senegalensis</i>	Social cohesion	Honks	/	Lake Eyasi	Tanzania	G.senegalensis_0601
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago senegalensis</i>	Social cohesion	Honks	/	Meru NP	Kenya	G.senegalensis_0602
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago senegalensis</i>	Anxiety and alarm	Shivering Stutter	/	/	Tanzania	G.senegalensis_0603
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago senegalensis</i>	Anxiety and alarm	Yaps, often with grunts	/	Lower Tana River	Kenya	G.senegalensis_0604
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago senegalensis</i>	Anxiety and alarm	Yaps, often with grunts	/	Lower Tana River	Kenya	G.senegalensis_0605
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago senegalensis</i>	Anxiety and alarm	Explosive cough or snort, followed by yaps	/	/	Togo	G.senegalensis_0606
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago senegalensis</i>	Anxiety and alarm	Tjong	/	/	Togo	G.senegalensis_0607
wildsolutions.artexion.nl	<i>Sciurocheirus</i>	<i>S. alleni alleni</i>	Social cohesion	Croak	/	Bioko	Equatorial Guinea	S.a.alleni_0301
wildsolutions.artexion.nl	<i>Sciurocheirus</i>	<i>S. alleni alleni</i>	Social cohesion	Mew whistles	/	Bioko	Equatorial Guinea	S.a.alleni_0302
wildsolutions.artexion.nl	<i>Sciurocheirus</i>	<i>S. alleni alleni</i>	Social cohesion	Mew whistles	/	Bioko	Equatorial Guinea	S.a.alleni_0303
wildsolutions.artexion.nl	<i>Sciurocheirus</i>	<i>S. alleni alleni</i>	Anxiety and alarm	Low groan and mew whistles	/	Bioko	Equatorial Guinea	S.a.alleni_0304
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago matschiei</i>	Social cohesion	Churs	/	Kibale National Park	Uganda	G_matschiei_0901
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago matschiei</i>	Social cohesion	Churs	/	Kibale National Park	Uganda	G_matschiei_0902

Source	Genre	Espèce	Contexte	Type de signal	Date	Site	Localité	Nom du fichier
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago matschiei</i>	Anxiety and alarm	Piping grunts	/	Bwindi Impenetrable National Park	Uganda	G_matschiei_0903
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago matschiei</i>	Anxiety and alarm	Grunt yaps	/	Kibale National Park	Uganda	G_matschiei_0904
wildsolutions.artexion.nl	<i>Galago</i>	<i>Galago matschiei</i>	Anxiety and alarm	Grunt shrieks	/	Bwindi Impenetrable National Park	Uganda	G_matschiei_0905
macaullaylibrary.org	<i>Sapajus</i>	<i>Sapajus apella</i>	/	/	06/05/2001	Mato Grosso	Brazil	C_apella_228103
macaullaylibrary.org	<i>Sapajus</i>	<i>Sapajus apella</i>	/	/	02/08/2000	Madre de Dios	Peru	C_apella_227723
macaullaylibrary.org	<i>Sapajus</i>	<i>Sapajus apella</i>	/	/	22/07/2000	Madre de Dios	Peru	C_apella_227706
macaullaylibrary.org	<i>Sapajus</i>	<i>Sapajus apella</i>	/	/	27/03/2014	/	Guyana	C_apella_195669
macaullaylibrary.org	<i>Sapajus</i>	<i>Sapajus apella</i>	/	/	25/03/1997	/	Guyana	C_apella_144578
macaullaylibrary.org	<i>Sapajus</i>	<i>Sapajus apella</i>	/	/	08/10/1995	Caazapa	Paraguay	C_apella_143529
macaullaylibrary.org	<i>Macaca</i>	<i>Macaca fascicularis</i>	/	/	16/02/2012	Nusa Tenggara	Indonesia	M_fascicularis_168577
macaullaylibrary.org	<i>Macaca</i>	<i>Macaca fascicularis</i>	/	/	10/05/2000	Kalinmantan	Indonesia	M_fascicularis_164158
macaullaylibrary.org	<i>Macaca</i>	<i>Macaca fascicularis</i>	/	/	30/09/2000	Kalinmantan	Indonesia	M_fascicularis_164145
macaullaylibrary.org	<i>Macaca</i>	<i>Macaca fascicularis</i>	/	/	26/07/2012	Sabah	Malaysia	M_fascicularis_169684
macaullaylibrary.org	<i>Ateles</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>	/	/	08/02/1982	Danten	Panama	A_geoffroyi_25804
macaullaylibrary.org	<i>Ateles</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>	/	/	22/12/1988	Puntarenas	Costa Rica	A_geoffroyi_214532
macaullaylibrary.org	<i>Ateles</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>	/	/	16/12/1988	Puntarenas	Costa Rica	A_geoffroyi_214471
macaullaylibrary.org	<i>Ateles</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>	/	/	12/12/1988	Puntarenas	Costa Rica	A_geoffroyi_214406
macaullaylibrary.org	<i>Ateles</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>	/	/	22/03/1992	Puntarenas	Costa Rica	A_geoffroyi_209865

Source	Genre	Espèce	Contexte	Type de signal	Date	Site	Localité	Nom du fichier
macaulaylibrary.org	<i>Alouatta</i>	<i>Alouatta palliata</i>	/	/	29/12/1988	Puntarenas	Costa Rica	A_palliata_215121
macaulaylibrary.org	<i>Alouatta</i>	<i>Alouatta palliata</i>	/	/	13/12/1988	Puntarenas	Costa Rica	A_palliata_214439
macaulaylibrary.org	<i>Alouatta</i>	<i>Alouatta palliata</i>	/	/	31/03/1996	Guanaacaste	Costa Rica	A_palliata_164005
macaulaylibrary.org	<i>Alouatta</i>	<i>Alouatta palliata</i>	/	/	06/03/1992	Puntarenas	Costa Rica	A_palliata_211102
macaulaylibrary.org	<i>Alouatta</i>	<i>Alouatta palliata</i>	/	/	23/03/1992	Puntarenas	Costa Rica	A_palliata_209869
Marco Gamba	<i>Avahi</i>	<i>Avahi laniger</i>		Répertoire vocal construit à partir d'enregistrements			(Marco Gamba)	
Marco Gamba	<i>Eulemur</i>	<i>Eulemur coronatus</i>		Répertoire vocal construit à partir d'enregistrements			(Marco Gamba)	
Marco Gamba	<i>Eulemur</i>	<i>Eulemur rubriventer</i>		Répertoire vocal construit à partir d'enregistrements			(Marco Gamba)	
Marco Gamba	<i>Lemur</i>	<i>Lemur catta</i>		Répertoire vocal construit à partir d'enregistrements			(Marco Gamba)	



Discussion générale

L'objectif principal de cette thèse était d'étudier et de mettre en lien la diversité morphologique des structures internes de l'oreille avec la diversité écologique, comportementale et fonctionnelle présente au sein de l'ordre des Primates. Cette thèse se devait donc d'appréhender cette thématique à l'échelle macro-évolutive et à travers différents aspects décrits dans chaque chapitre.

L'intérêt de ce travail de thèse était d'étudier l'aspect fonctionnel de l'oreille, et en particulier de ses structures internes. Jusqu'ici, ces structures avaient été peu étudiées dans le détail, car leur observation nécessitait une destruction partielle ou totale du matériel. Désormais, grâce au développement de l'imagerie à haute résolution et au fait que l'appareillage nécessaire à ces techniques d'imagerie soit facilement accessible, les structures internes d'objets peuvent être étudiées. Ainsi, de nombreux travaux concernant la morphologie de l'oreille, portant essentiellement sur les structures de l'oreille interne, sont régulièrement publiés avec comme objectif la compréhension des relations entre taxons (contexte phylogénétique). L'originalité de ce travail de thèse a été de se concentrer à la fois sur les structures de l'oreille interne mais aussi sur celles de l'oreille moyenne (bien moins étudiées), afin de comprendre leurs implications dans la fonction auditive pour des individus dans leur environnement. Ce travail nous a permis de venir confirmer, contredire, approfondir ou compléter des questions et/ou résultats déjà existants dans la littérature, concernant la diversité de forme des structures internes de l'oreille dans l'ordre des Primates. De plus, pour chaque axe de recherche (Fig.7.A), le lien entre la diversité actuelle et la diversité passée a été considéré. La morphologie des structures internes de l'oreille constitue un nouveau proxy permettant de proposer des paléo-reconstructions et de compléter les études sur les spécimens fossiles.

Caractérisation des structures de l'oreille et de leur diversité

Le but du premier axe de recherche de cette thèse était de **caractériser et de quantifier la diversité des structures internes de l'oreille des primates**. Pour cela, plusieurs parties de l'oreille ont été prises en compte. Certaines de ces parties, comme la fenêtre ovale et la cochlée, sont classiquement mises en relation avec les fonctions auditives, d'autres, comme les canaux semi-circulaires, sont indicatrices du mode locomoteur, et enfin, les parties de l'oreille comme l'anneau tympanique, la distance intéraurale, et les dimensions des cavités de l'oreille moyenne, ne sont pas ou très peu étudiées à large échelle afin d'intégrer et d'appréhender leur diversité.

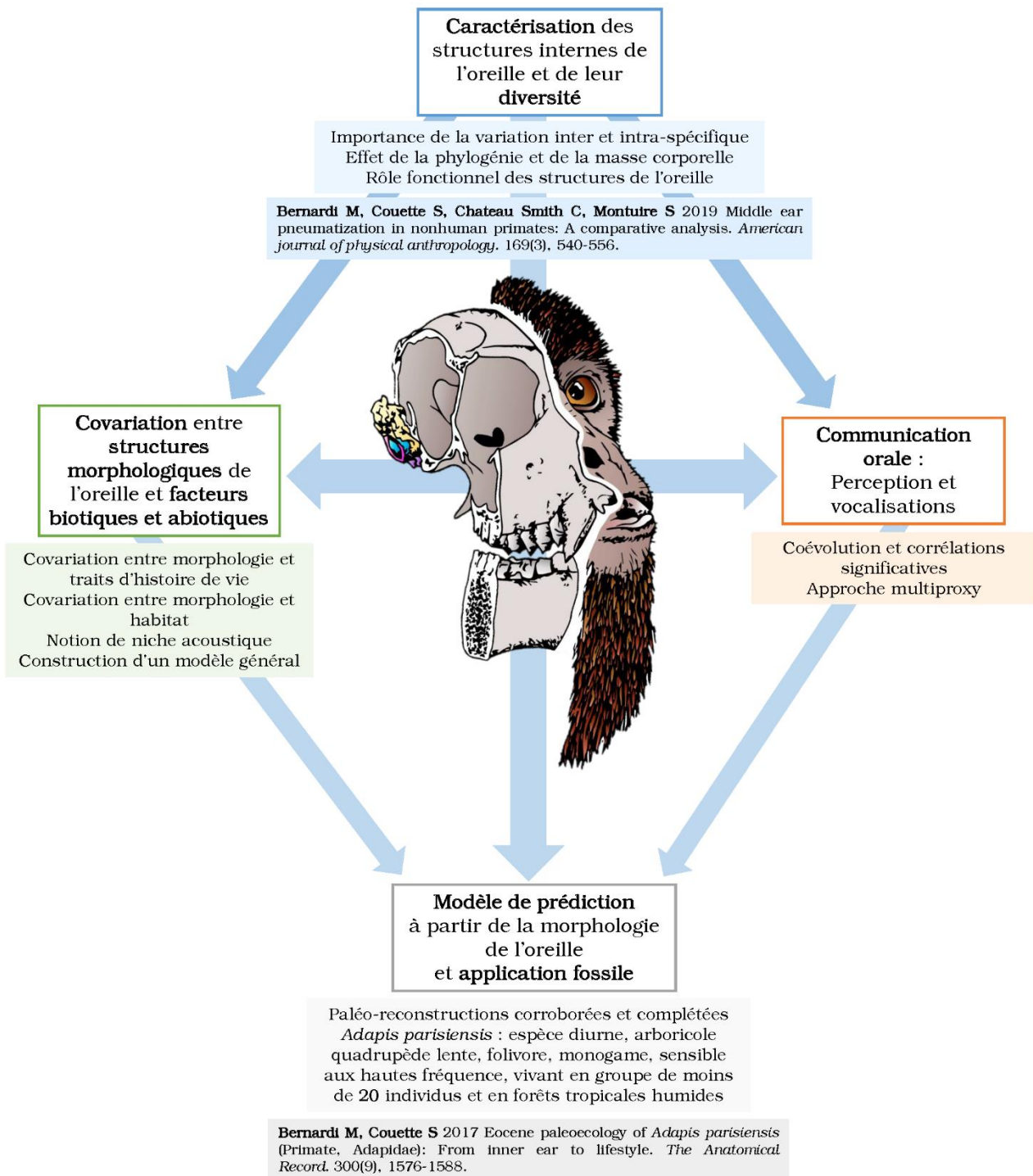


Figure 7.A Schéma représentant les quatre axes de recherche et les principaux résultats résumant chaque thématique abordée, ainsi que leur publication associée. Les interactions entre chaque axe, indiquées par les flèches bleues, sont discutées au cours de cette synthèse générale.

Parmi ces structures, l'attention s'est focalisée sur la quantification de la variation des cavités de l'oreille moyenne. En effet, si plusieurs études descriptives avaient identifié les grandes différences dans la morphologie de ces cavités, l'étude quantitative de la variation restait à mener. Le volume et la surface des cavités, accessibles grâce l'imagerie 3D, ont été mesurés et analysés dans ce travail. La présence et l'abondance de lames osseuses (septa) à l'intérieur de ces cavités ont été mesurées avec une variable définie pour ce travail de thèse : le degré de pneumatisation. L'analyse de cette nouvelle variable nous a permis de démontrer que le degré de pneumatisation est en lien avec les sensibilités auditives (Bernardi *et al.*, 2019). En effet, plus les cavités sont pneumatisées, présentant beaucoup de trabéculation, et plus l'espèce est sensible aux basses fréquences. De la même façon, les espèces sensibles aux hautes fréquences présentent des cavités sans trabéculation.

Un autre résultat principal de cette thèse est que la morphologie des structures internes de l'oreille est fortement influencée par la masse corporelle et par la phylogénie. L'effet de la masse corporelle sur la morphologie générale des mammifères, et en particulier des primates, est décrit depuis de nombreuses années et était attendu pour cette étude. Cet important effet a pu être considéré et pondéré afin de pouvoir étudier un signal de variations portant des indications fonctionnelles. L'influence de la phylogénie sur la morphologie est également importante et il a été confirmé dans ce travail qu'elle provient essentiellement de la dichotomie ou du nœud profond qui sépare haplorhiniens et strepsirrhiniens. Cette dichotomie est extrêmement structurante mais il a été possible de s'en affranchir afin d'extraire un signal portant une information fonctionnelle (Chapitres 3 et 5). Les effets importants de la masse corporelle et de la phylogénie viennent de la composition même de l'échantillon. L'échelle macro-évolutive implique une grande diversité de taille et des histoires différentes entre les groupes. Nous nous attendions à un effet fort de ces deux paramètres (phylogénie et masse corporelle) mais cette démarche macro-évolutive est indispensable pour pouvoir associer la morphologie à une grande diversité écologique, environnementale et fonctionnelle. Ces études à l'échelle macro-évolutive se réalisent généralement avec relativement peu de spécimens par espèce dans la mesure où l'objectif est de caractériser les grandes tendances évolutives. Mais un autre résultat marquant de cet axe est que la variation intra-spécifique doit malgré tout être considérée (et en particulier chez les espèces présentant du dimorphisme sexuel) pour mieux interpréter ces tendances évolutives. Nous avons pu montrer que l'intégration de la variation intra-spécifique rendait caduque un modèle établi sur l'ensemble des primates car ne considérant pas cette variation (Chapitre 4). De la même façon, la notion de moyenne par espèce

peut conduire à une mauvaise interprétation pour des espèces avec un fort dimorphisme sexuel, telle que *Macaca mulatta* (Chapitre 6).

Ce premier axe nous a donc permis d'avoir un regard général sur la morphologie de l'oreille des primates et de résoudre les difficultés initiales liées à la compréhension de la diversité. Si les variations morphologiques inter et intra-spécifiques ont pu être analysées, une des perspectives pourrait être d'étudier la croissance et le vieillissement des structures de l'oreille. Ce projet pourrait être mené sur des séries ontogénétiques de deux espèces de primates haplorhiniens et strepsirrhiniens de manière comparative. Idéalement, les espèces seraient choisies dans une même gamme de masse corporelle, avec des individus allant du nouveau-né à l'adulte, et dont plusieurs spécimens illustreraient les premiers stades de croissance. Chez l'homme, on sait que l'oreille arrive à maturité autour de 20 ans. Il serait intéressant de suivre la mise en place des structures de l'oreille chez d'autres espèces de primates, de suivre les variations fonctionnelles qu'impliquent les modifications morphologiques et de les associer aux grandes étapes de la vie d'un individu (sevrage, maturité sexuelle, sénescence). Cela permettrait de répondre aux questions telles que : *Comment et dans quelle mesure la forme de l'oreille évolue-t-elle lors de la vie d'un individu ? Son évolution a-t-elle un impact sur les capacités auditives et pourrait-elle être concordante avec la mise en place des liens sociaux ? La mise en place des structures de l'oreille se fait-elle selon le même timing d'un individu à l'autre, et d'une espèce à l'autre ?*

Covariation entre structures morphologiques de l'oreille et facteurs biotiques et abiotiques

Le second axe de recherche avait pour but d'étudier les **liens possibles entre la morphologie de l'oreille et les facteurs biotiques et abiotiques définissant la niche écologique** des espèces étudiées. Ces paramètres écologiques et environnementaux sont indispensables afin d'appréhender le rôle de la fonction auditive et replacer les espèces dans leurs environnements.

Les variables morphologiques, après leurs analyses en Chapitre 3 et 4, expriment un rôle fonctionnel des structures qu'elles représentent dans l'audition et donc dans la communication orale. Si la niche écologique est largement étudiée, les propriétés acoustiques pouvant la définir (et regroupées dans la notion de niche acoustique) sont plus rarement mises en lien avec la morphologie de l'oreille. Notre étude, à travers une approche originale qui utilise cette

morphologie comme proxy, propose la reconstruction de la niche acoustique et plus généralement de la niche écologique.

Des liens entre l'audition et certaines des variables biotiques et abiotiques ont déjà été mis en évidence par d'autres auteurs notamment sur la base d'audiogrammes. Par exemple, il a été montré que la perception auditive est différente pour les animaux nocturnes et pour les animaux diurnes. Dans le Chapitre 3, il a été montré que la morphologie de l'oreille traduit les sensibilités auditives, décrites comme très variables d'une espèce à l'autre. Ceci reflète la diversité de comportements et de mode de vie. Le modèle général issu du Chapitre 5 permet d'aller plus loin en montrant un lien significatif entre la morphologie de l'oreille et les facteurs biotiques et abiotiques. Ce type de modèle n'avait encore jamais été proposé et constitue les bases qui permettent de faire des prédictions pour des espèces dont seule la morphologie est connue.

Puisque les interactions d'un individu avec ses congénères, avec d'autres espèces et dans un environnement sont complexes, il est nécessaire que leur description soit pertinente. Or, elle est basée sur une multitude de variables ou facteurs pour la plupart interdépendants au sein d'un écosystème. C'est une limite à laquelle les études menées sur les niches écologiques d'organismes sont confrontées, néanmoins, les variables choisies pour ce modèle, certes perfectible, nous ont permis d'extraire un signal simple et robuste.

Une des perspectives évidentes serait de compléter le modèle et de mieux définir certaines variables. Dans le Chapitre 5, nous avons mis en évidence des variables généralistes, qui pourraient être définies avec plus de détails, afin d'être plus informatives en terme d'audition. Par exemple, on peut envisager de caractériser la propagation du son utilisé pour la communication dans un milieu, en fonction de la hauteur dans la strate végétale, de la densité du couvert, ou encore du son ambiant. Cependant, il est nécessaire de trouver un compromis entre un modèle trop général et un modèle qui serait plus précis mais dont le signal obtenu serait plus compliqué à interpréter directement pour comprendre les relations de causalité et les processus biologiques sous-jacents.

Communication orale : perception et vocalisations

Dans cet axe de recherche, nous avons voulu nous intéresser au lien entre la **communication orale** et la **perception auditive des primates**. Si la relation entre l'émetteur

et le récepteur est évident, cette étude a montré que des corrélations simples n'existent pas. Il est donc nécessaire d'utiliser des paramètres (par exemple, les quartiles de la distribution des fréquences) qui englobent l'ensemble des vocalisations et caractérisent le répertoire d'une espèce. Dans le Chapitre 6, nous avons mis en évidence des relations entre la morphologie de l'oreille (indicatrices des fréquences perçues) et ces paramètres. Les vocalisations ont été caractérisées à l'aide de différentes approches basées d'une part sur la longueur du tractus vocal et d'autre part sur la constitution du répertoire. Chacune des approches donne des résultats significativement corrélés à la morphologie de l'oreille. En revanche, les paramètres vocaux obtenus avec ces deux approches ne sont pas congruents. La perspective serait de comprendre cette dissimilitude et d'identifier les biais portés par les différents éléments des modèles.

En parallèle des études faites sur l'oreille, l'étude de la forme du crâne et en particulier du degré d'airorhynchie met en évidence la spécialisation de l'appareil vocal des espèces actuelles. Cette spécialisation était définie ici par la présence de sacs à air ou résonateurs osseux. Ces structures jouent un rôle dans la production de cris longues distances ce qui vient compléter la connaissance du répertoire vocal. D'autre part, un lien possible avec la masse corporelle et cette spécialisation a été montré pour certaines espèces. Il serait intéressant, chez ces espèces spécialisées, d'associer les vocalisations au dimorphisme sexuel, aux relations entre dominant et dominés avec une approche basée sur l'étude des variations morphologiques. Cela permettrait de renseigner l'organisation du groupe social dans un modèle, tel que celui utilisé dans le Chapitre 5.

Modèle de prédiction à partir de la morphologie de l'oreille et application fossile

Cet axe de recherche proposait d'utiliser la **morphologie de l'oreille comme proxy pouvant être appliqué sur des espèces fossiles**. Au cours de ce travail, nous avons testé notre approche sur une espèce de primate fossile emblématique et bien décrite *Adapis parisiensis* (Bernardi & Couette, 2017). A travers les Chapitres 4 et 5, et sur l'étude de la morphologie de l'oreille, nos résultats confirment certaines caractéristiques déjà établies comme le fait qu'*Adapis parisiensis* était une espèce diurne, plutôt folivore, quadrupède, arboricole et plutôt lent. Nous avons également apporté des caractères pas ou peu établis lors d'études classiques de paléo-reconstructions. Ainsi, nous avons proposé pour cette espèce une taille du groupe (< 20 individus) et un comportement sexuel (monogame). De plus, pour la première fois, l'habitat d'*Adapis parisiensis* est reconstitué à partir de la morphologie de son oreille.

Les résultats pour cette espèce fossile obtenus dans le Chapitre 6 ne nous permettent de conclure avec certitude sur une spécialisation de l'appareil vocal, néanmoins, étant donné sa masse corporelle, son répertoire vocal pourrait se rapprocher de celui de *Lemur catta*. Afin d'estimer la confiance que l'on pouvait avoir dans la relation entre spécialisation, masse corporelle et aïrohynchie démontrée chez les actuels, d'autres genres fossiles de l'Eocène ont été inclus dans l'échantillon. Il s'avère que l'on peut proposer une spécialisation de l'appareil vocal associée à l'utilisation de basses fréquences pour les genres *Notharctus*, *Leptadapis* et *Magnadapis* pouvant refléter des vocalisations de types rugissement, hurlement ou « duet ».

Nos résultats pour *Adapis parisiensis* soulignent une forte variation pour toutes les variables morphologiques étudiées (caractères de l'oreille, masse corporelle, forme du crâne). Il serait nécessaire d'étudier cette variation afin de comprendre ce qu'elle représente, avec plusieurs hypothèses : soit l'espèce elle-même présente une grande plasticité, soit cette espèce est composée de différentes entités pouvant être, comme certains auteurs l'ont proposé, assimilées à plusieurs morpho-espèces, chrono-espèces ou des écotypes.



Annexes :
Fiches espèces

Exemple de fiche descriptive

Nomenclature binomiale

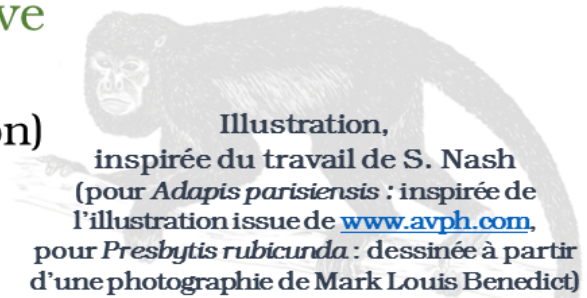
(Auteur, année de la description)

Sous-ordre

Micro-ordre

Infra-ordre

Famille



n : nombre d'individus utilisés **m** : masse corporelle moyenne entre mâle et femelle, issue de Mittermeier *et al.* (2013)

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : en mm

Aire de la fenêtre ovale : en mm²

Longueur du crâne : en mm

Distance interaurale : en mm

Diamètre du tympan : en mm

Applications fonctionnelles

Sensibilités auditives aux hautes et basses fréquences, exprimées en décibels et calculées à partir de l'aire de la fenêtre ovale et de la longueur de la cochlée (Coleman, 2007). Certains résultats peuvent être négatifs car l'estimation est calibrée sur un audiogramme d'*Homo sapiens*.

Traits d'histoire de vie et écologie

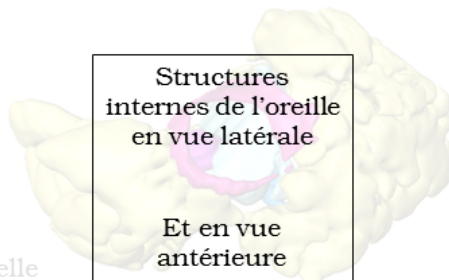
Rythme d'activité : Diurne, Nocturne, ou Cathéméral (incluant activités nocturnes et diurnes)

Comportement social : Monogame (un mâle et une femelle), Polygyne (un mâle et plusieurs femelles), *Promiscuous* (plusieurs mâles et plusieurs femelles)

Taille du groupe : Petit : < 4 individus; Moyen : 4-20 individus; Grand > 20 individus

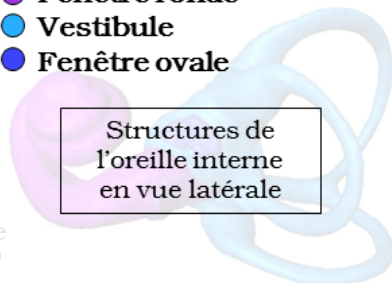
Régime alimentaire : Fr : Frugivore; Fo : Folivore; Fa : Faunivore; G : Gommivore

Issus de Kappeler & Heymann (1996), Kappeler & Pereira (2003), et Mittermeier *et al.* (2013)



échelle

- Anneau tympanique
- Cavité tympanique
- Cavités de l'oreille moyenne (sauf tympanique)
- Cochlée
- Fenêtre ronde
- Vestibule
- Fenêtre ovale



échelle

Climats et distribution

Climats définissant le type d'habitat occupé par l'espèce avec une répartition exprimée en pourcentage et utilisant les climats de la classification **Köppen-Geiger** (Köppen, 1936)



Diagramme représentant ce pourcentage



Alouatta palliata

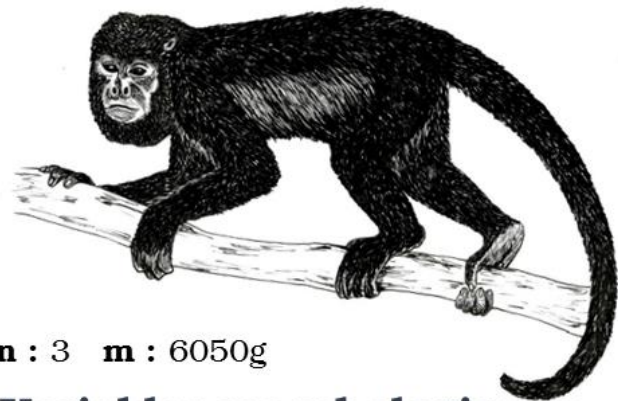
(Gray, 1849)

Haplorhini

Simiiformes

Platyrrhini

Atelidae



n : 3 m : 6050g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 33,37 mm (\pm 11,17)

Aire de la fenêtre ovale : 1,26 mm² (\pm 0,29)

Longueur du crâne : 117,04 mm (\pm 46)

Distance interaurale : 52,52 mm (\pm 16)

Diamètre du tympan : 6,12 mm (\pm 1,2)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 27,34 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 2,24 dB

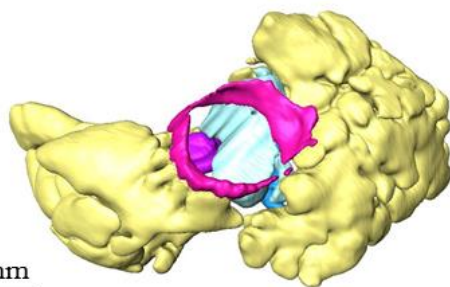
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

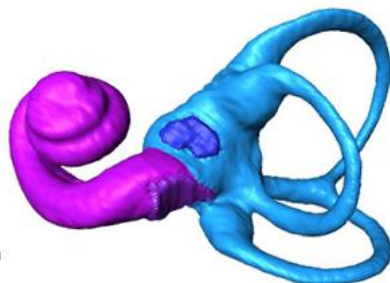
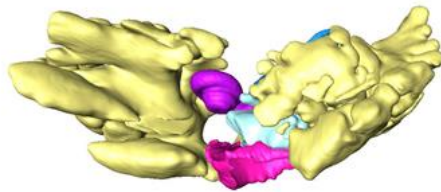
Comportement social : Polygyne

Taille du groupe : Groupe moyen

Régime alimentaire : Frugivore/Folivore



5 mm



2 mm

Climats et distribution

Af Tropical rainforest climate

44,45 %

Aw Tropical wet savanna climate

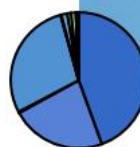
28,37 %

Am Tropical monsoon climate

22,55 %

Autres

< 5,0 %



Aotus trivirgatus

(Humboldt, 1812)

Haplorhini

Simiiformes

Platyrrhini

Aotidae

**n** : 3 **m** : 774,5g**Variables morphologiques**Longueur de la cochlée : 22,66 mm ($\pm 9,4$)Aire de la fenêtre ovale : 0,40 mm² ($\pm 0,21$)Longueur du crâne : 89,71 mm (± 114)Distance interaurale : 32,05 mm ($\pm 5,1$)Diamètre du tympan : 3,93 mm ($\pm 5,6$)**Applications fonctionnelles**

Sensibilité aux hautes fréquences : 8,96 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 28,30 dB

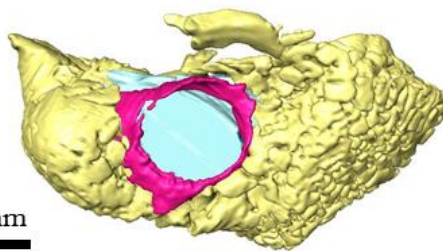
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

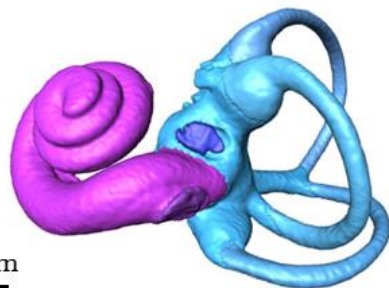
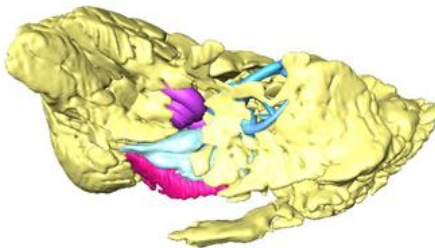
Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Groupe moyen

Régime alimentaire : Frugivore



3 mm



1,5 mm

Climats et distribution**Am** Tropical monsoon climate**42,47 %****Af** Tropical rainforest climate**29,32 %****Aw** Tropical wet savanna climate**28,21 %**

Ateles geoffroyi

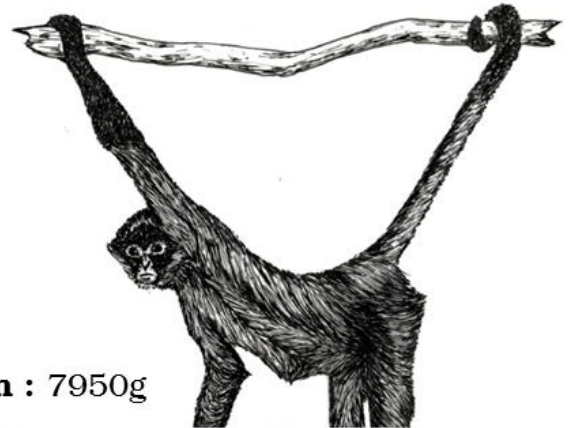
(Kuhl, 1820)

Haplorhini

Simiiformes

Platyrrhini

Atelidae



n : 3 **m** : 7950g

Variables morphologiques

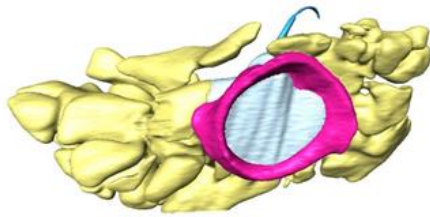
Longueur de la cochlée : 30,97 mm (± 14,88)

Aire de la fenêtre ovale : 1,46 mm² (± 0,41)

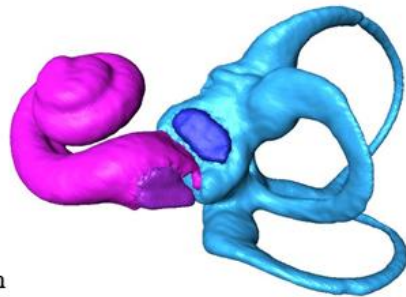
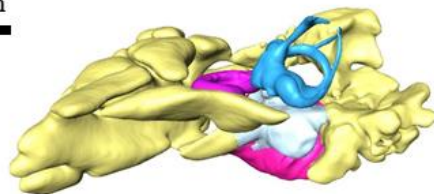
Longueur du crâne : 131,58 mm (± 13)

Distance interaurale : 64,18 mm (± 14)

Diamètre du tympan : 7,2 mm (± 3,2)



6 mm



3 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 31,70 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 8,07 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

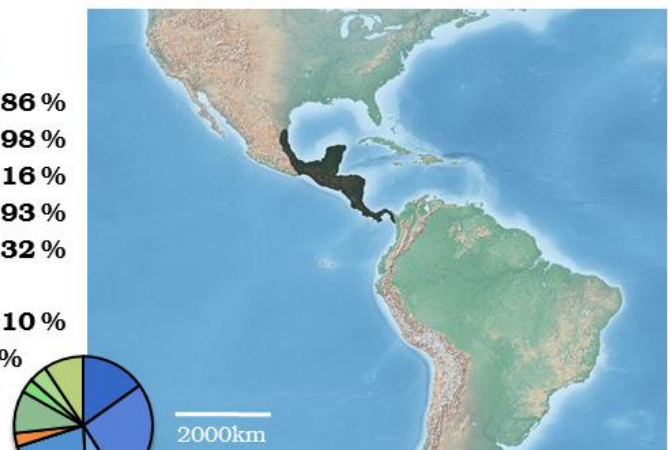
Comportement social : Polygyne

Taille du groupe : Grand groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Folivore

Climats et distribution

Am Tropical monsoon climate	25,86 %
Aw Tropical wet savanna climate	20,98 %
Af Tropical rainforest climate	15,16 %
Cfa Humid subtropical climate	9,93 %
Cwb Monsoon-influenced temperate oceanic climate	9,32 %
As Tropical dry savanna climate	8,10 %
Cwa Monsoon-influenced humid subtropical climate	4,20 %
Cfb Temperate oceanic climate	3,28 %
BSh Hot semi-arid climate	3,17 %



Avahi laniger

(Gmelin, 1788)

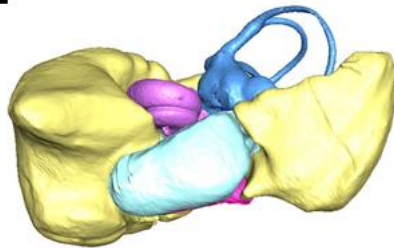
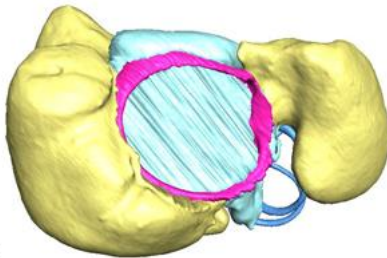
Strepsirrhini

Lemuriformes

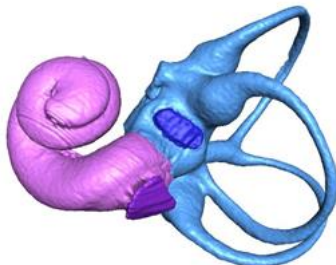
Indriidae

**n** : 3 **m** : 1200g**Variables morphologiques***Longueur de la cochlée* : 15,86 mm (\pm 5,57)*Aire de la fenêtre ovale* : 0,56 mm² (\pm 0,22)*Longueur du crâne* : 49,84 mm (/)*Distance interaurale* : 24,49 mm (\pm 5,7)*Diamètre du tympan* : 5,34 mm (\pm 0,8)

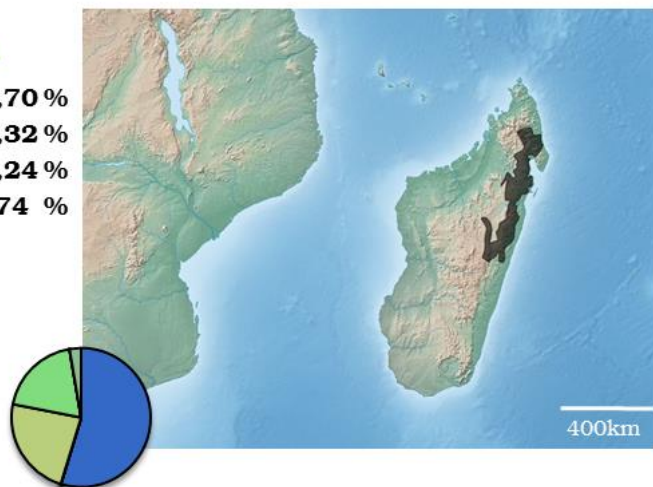
3,5 mm



2 mm

**Applications fonctionnelles***Sensibilité aux hautes fréquences* : 12,42 dB*Sensibilité aux basses fréquences* : 44,85 dB**Traits d'histoire de vie et écologie***Rythme d'activité* : Nocturne*Comportement social* : Monogame*Taille du groupe* : Petit groupe*Régime alimentaire* : Folivore**Climats et distribution**

Af Tropical rainforest climate	54,70 %
Cfa Humid subtropical climate	23,32 %
Cfb Temperate oceanic climate	19,24 %
Cwb Monsoon-influenced temperate oceanic climate	2,74 %



Callicebus moloch

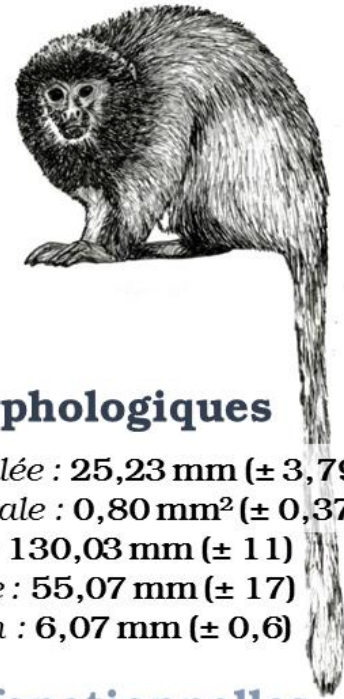
(Hoffmannsegg, 1807)

Haplorhini

Simiiformes

Platyrrhini

Pitheciidae



n : 3 **m** : 1165g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 25,23 mm ($\pm 3,79$)

Aire de la fenêtre ovale : 0,80 mm² ($\pm 0,37$)

Longueur du crâne : 130,03 mm (± 11)

Distance interaurale : 55,07 mm (± 17)

Diamètre du tympan : 6,07 mm ($\pm 0,6$)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 17,39 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 22,06 dB

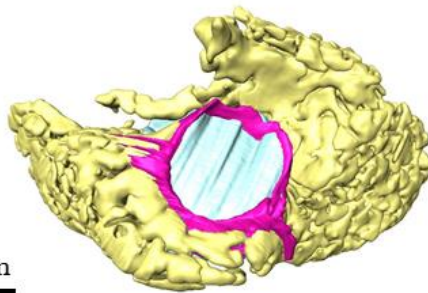
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

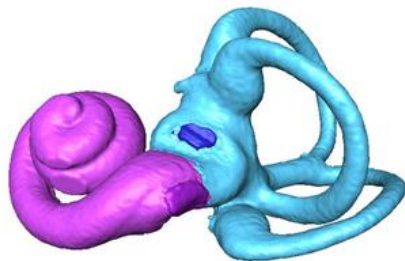
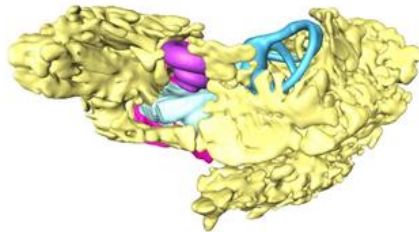
Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Groupe moyen

Régime alimentaire : Frugivore/Folivore



5 mm



2 mm

Climats et distribution

Am Tropical monsoon climate

48,20 %

Aw Tropical wet savanna climate

37,93 %

Af Tropical rainforest climate

13,87 %



Cephalopachus bancanus

Horsfield, 1821: *Tarsius bancanus*

Haplorhini

Tarsiiformes

Tarsiidae



n : 1 **m** : 116,9g

Variables morphologiques

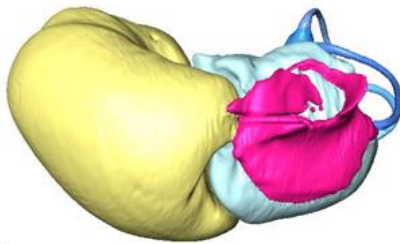
Longueur de la cochlée : 18,14 mm (/)

Aire de la fenêtre ovale : 0,67 mm² (/)

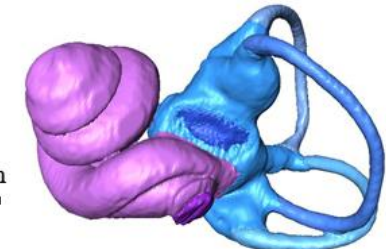
Longueur du crâne : 38,95 mm (/)

Distance interaurale : 21,81 mm (/)

Diamètre du tympan : 3,68 mm (/)



2,5 mm



1,5 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 14,68 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 39,30 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

Comportement social : Monogame

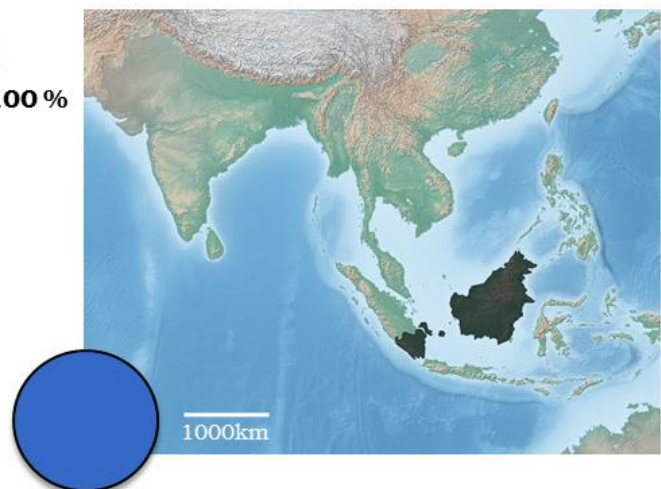
Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Faunivore

Climats et distribution

Af Tropical rainforest climate

100 %



Cheirogaleus major

E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812

Strepsirrhini

Lemuriformes

Cheirogaleidae



n : 5 m : 364g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 11,34 mm (\pm 1,89)

Aire de la fenêtre ovale : 0,49 mm² (\pm 0,09)

Longueur du crâne : 52,95 mm (\pm 3)

Distance interaurale : 20,98 mm (\pm 2,4)

Diamètre du tympan : 3,15 mm (\pm 1,8)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 10,77 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 55,83 dB

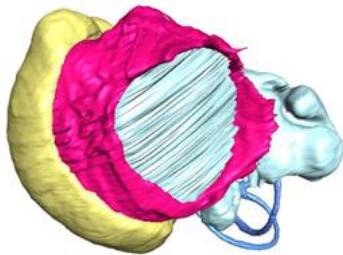
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

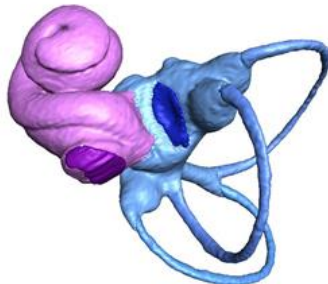
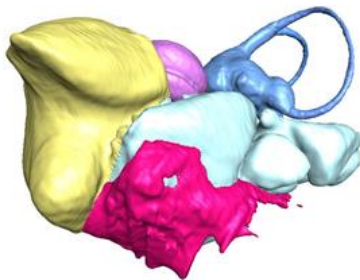
Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore



1,5 mm



0,9 mm

Climats et distribution

Cfa Humid subtropical climate

Cfb Temperate oceanic climate

Am Tropical monsoon climate

Af Tropical rainforest climate

Aw Tropical wet savanna climate

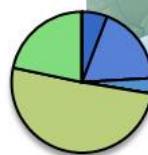
50,67 %

21,70 %

18,28 %

5,80 %

3,55 %



Cheirogaleus medius

E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812

Strepsirrhini

Lemuriformes

Cheirogaleidae



n : 5 **m** : 135g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 10,50 mm ($\pm 1,89$)

Aire de la fenêtre ovale : 0,31 mm² ($\pm 0,09$)

Longueur du crâne : 42,06 mm (± 1)

Distance interaurale : 17,45 mm ($\pm 0,56$)

Diamètre du tympan : 3,92 mm ($\pm 0,1$)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 6,96 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 57,89 dB

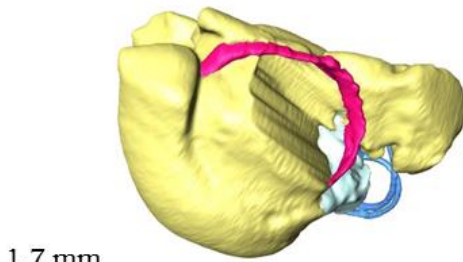
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

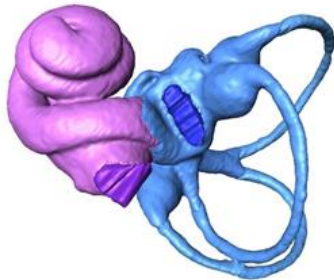
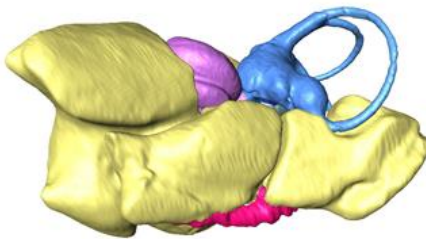
Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore



1,7 mm



1 mm

Climats et distribution

Aw Tropical wet savanna climate

Am Tropical monsoon climate

BSh Hot semi-arid climate

Cfa Humid subtropical climate

Autres

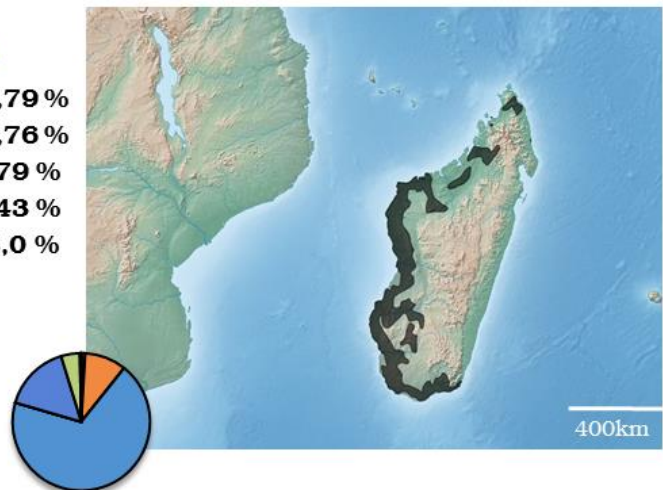
68,79 %

15,76 %

9,79 %

4,43 %

< 2,0 %



Eulemur coronatus

(Gray, 1842)

Strepsirrhini

Lemuriformes

Lemuridae



n : 5 **m** : 1300g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 16,61 mm ($\pm 1,33$)

Aire de la fenêtre ovale : 0,68 mm² ($\pm 0,09$)

Longueur du crâne : 79,71 mm (± 7)

Distance interaurale : 29,88 mm ($\pm 1,9$)

Diamètre du tympan : 4,01 mm ($\pm 1,8$)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 14,83 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 43,01 dB

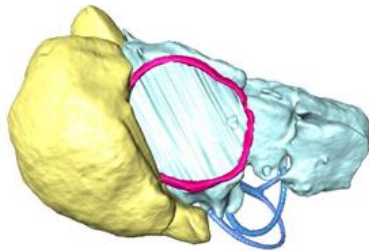
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Cathéméral

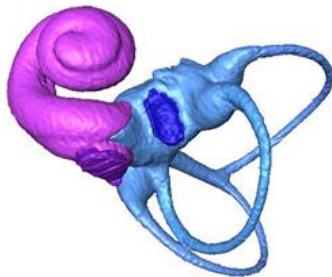
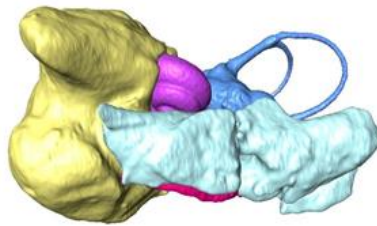
Comportement social : Promiscuous

Taille du groupe : Groupe moyen

Régime alimentaire : Frugivore/Folivore



2 mm



1 mm

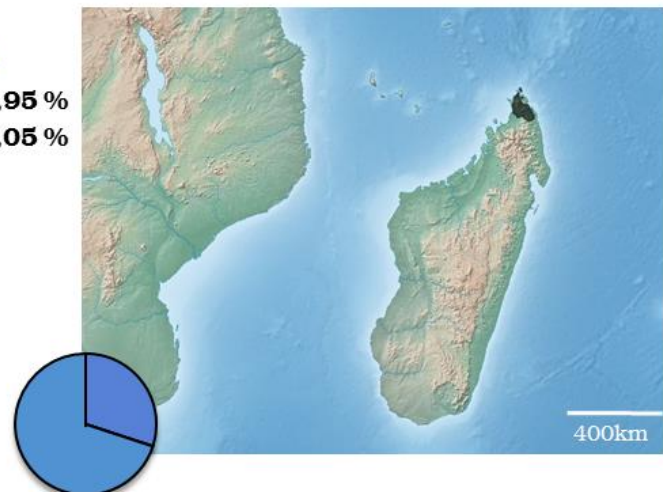
Climats et distribution

Aw Tropical wet savanna climate

69,95 %

Am Tropical monsoon climate

30,05 %



Galago senegalensis

E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1796

Strepsirrhini

Lorisiformes

Galagidae



n : 5 m : 202,5g

Variables morphologiquesLongueur de la cochlée : 9,71 mm ($\pm 0,82$)Aire de la fenêtre ovale : 0,46 mm² ($\pm 0,08$)

Longueur du crâne : 42,7 mm (/)

Distance interaurale : 19,73 mm (/)

Diamètre du tympan : 4,87 mm ($\pm 0,2$)**Applications fonctionnelles**

Sensibilité aux hautes fréquences : 10,09 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 59,80 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

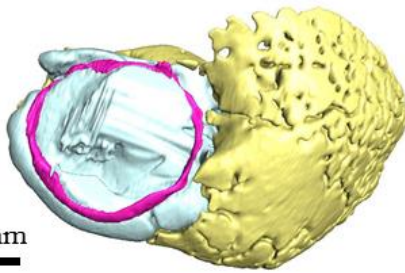
Rythme d'activité : Nocturne

Comportement social : Polygyne

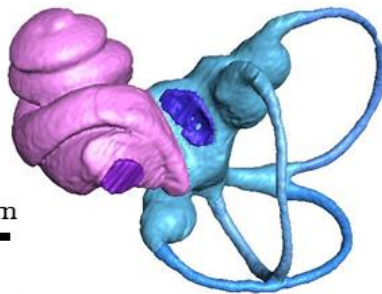
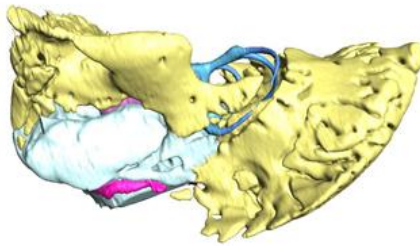
Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore/

Gommivore



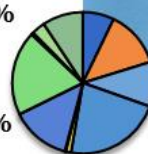
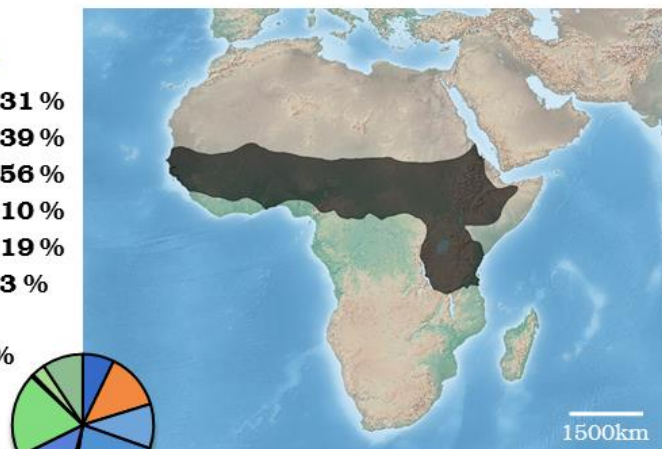
2,4 mm



0,8 mm

Climats et distribution

Aw Tropical wet savanna climate	22,31 %
Cfb Temperate oceanic climate	19,39 %
BSh Hot semi-arid climate	13,56 %
Am Tropical monsoon climate	13,10 %
As Tropical dry savanna climate	10,19 %
Cwb Monsoon-influenced temperate oceanic climate	9,33 %
Af Tropical rainforest climate	7,15 %
Cwa Monsoon-influenced humid subtropical climate	3,10 %
Autres	< 2,00 %



Galagoides demidoff

Fisher, 1806: *Galago demidoff*

Strepsirrhini

Lorisiformes

Galagidae



n : 5 m : 77,5g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 12,30 mm ($\pm 1,60$)

Aire de la fenêtre ovale : 0,31 mm² ($\pm 0,06$)

Longueur du crâne : 37,43 mm (± 9)

Distance interaurale : 13,79 mm ($\pm 4,1$)

Diamètre du tympan : 4,39 mm (/)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 6,89 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 53,50 dB

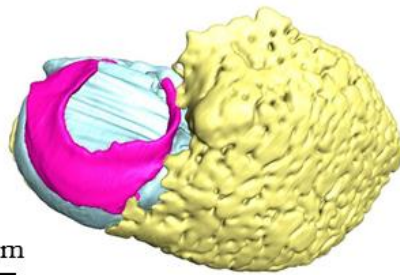
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

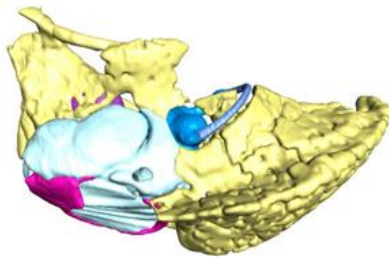
Comportement social : Promiscuous

Taille du groupe : Petit groupe

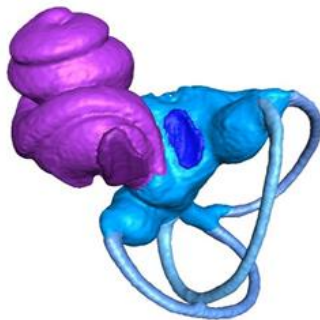
Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore



2,5 mm

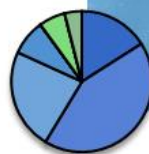
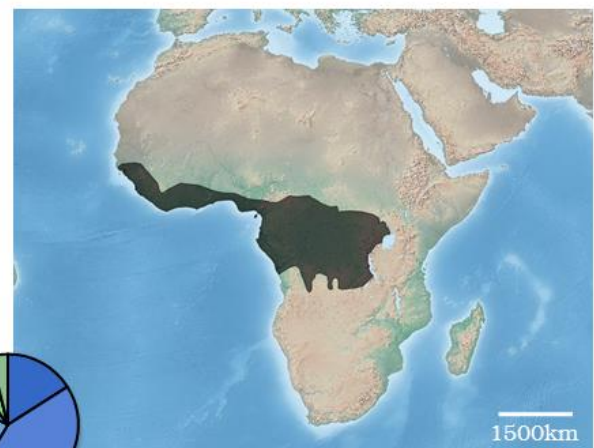


0,7 mm



Climats et distribution

Am Tropical monsoon climate	42,67 %
As Tropical dry savanna climate	23,12 %
Af Tropical rainforest climate	15,99 %
Aw Tropical wet savanna climate	8,21 %
Cfb Temperate oceanic climate	6,05 %
Cwb Monsoon-influenced temperate oceanic climate	3,96 %



Gorilla gorilla

(Savage, 1847)

Haplorhini

Simiiformes

Catarrhini

Hominidae



n : 2 m : 116500g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 39,44 mm (± 7,49)

Aire de la fenêtre ovale : 2,42 mm² (± 5,06)

Longueur du crâne : 227,5 mm (± 32)

Distance interaurale : 127,5 mm (± 108)

Diamètre du tympan : 11,66 mm (± 6,5)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 52,14 dB

Sensibilité aux basses fréquences : -12,53 dB

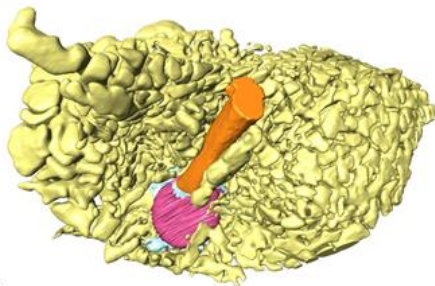
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

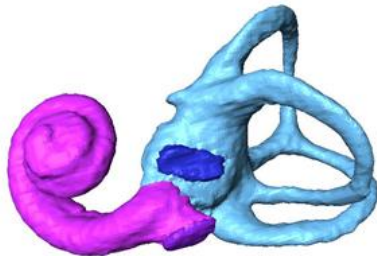
Comportement social : Polygyne

Taille du groupe : Groupe moyen

Régime alimentaire : Folivore



12 mm



3,5 mm

Climats et distribution

As Tropical dry savanna climate

36,59 %

Af Tropical rainforest climate

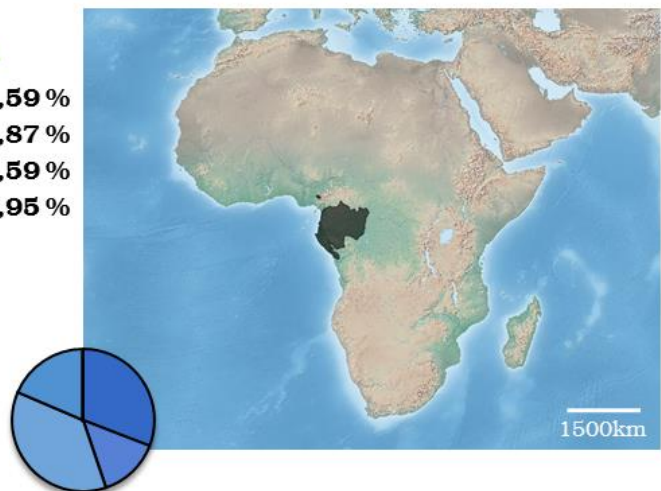
30,87 %

Aw Tropical wet savanna climate

18,59 %

Am Tropical monsoon climate

13,95 %



Hylobates lar

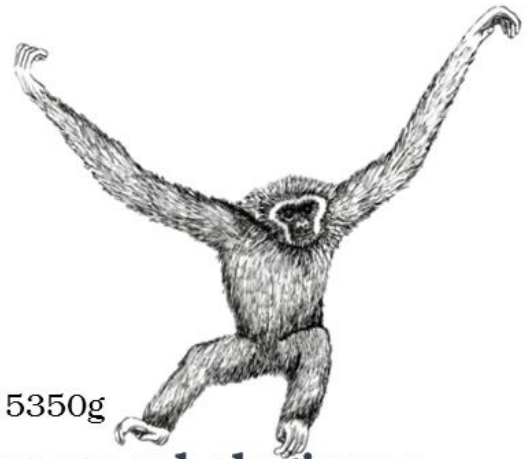
(Linnæus, 1771)

Haplorhini

Simiiformes

Catarrhini

Hylobatidea



n : 3 **m** : 5350g

Variables morphologiques

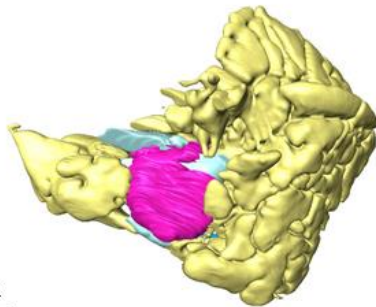
Longueur de la cochlée : 34,68 mm ($\pm 11,35$)

Aire de la fenêtre ovale : 1,01 mm² ($\pm 0,57$)

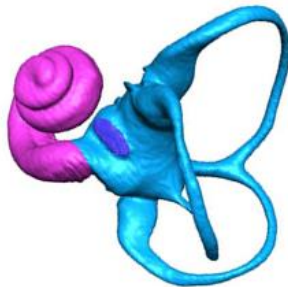
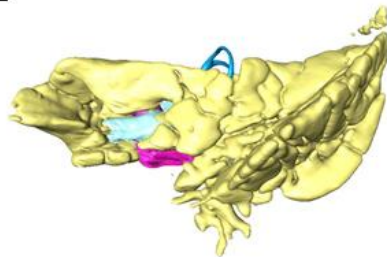
Longueur du crâne : 98,28 mm (± 9)

Distance interaurale : 59,31 mm ($\pm 2,6$)

Diamètre du tympan : 7,14 mm ($\pm 0,9$)



6 mm



2 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 22,08 dB

Sensibilité aux basses fréquences : -0,95 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

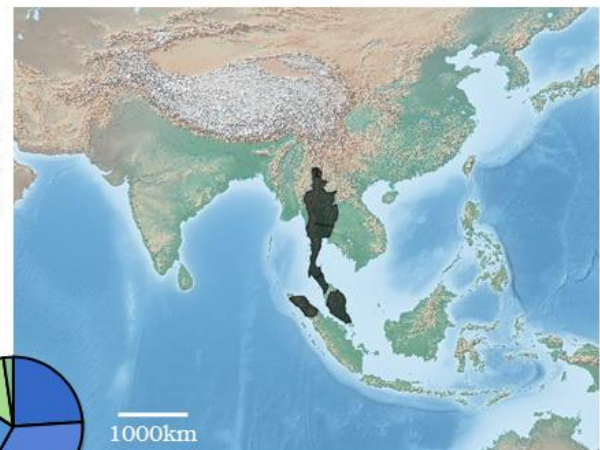
Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Folivore

Climats et distribution

Am Tropical monsoon climate	34,16 %
Aw Tropical wet savanna climate	25,95 %
Af Tropical rainforest climate	24,00 %
Cwa Monsoon-influenced humid subtropical climate	13,61 %
Cwb Monsoon-influenced temperate oceanic climate	2,28 %



Lemur catta

Linnæus, 1758

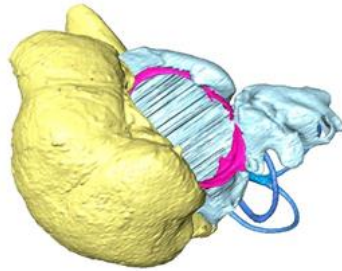
Strepsirrhini

Lemuriformes

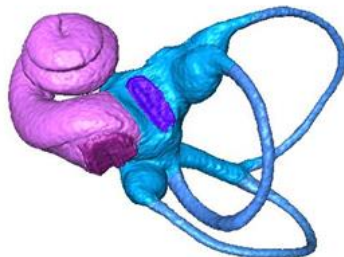
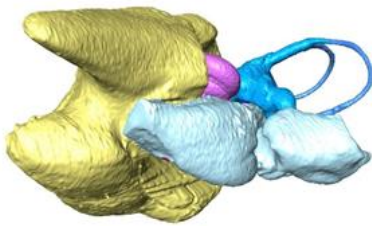
Lemuridae



n : 5 m : 2200g

Variables morphologiques*Longueur de la cochlée* : 14,84 mm ($\pm 1,06$)*Aire de la fenêtre ovale* : 0,80 mm² ($\pm 0,19$)*Longueur du crâne* : 83,82 mm (± 6)*Distance interaurale* : 32,24 mm ($\pm 1,9$)*Diamètre du tympan* : 5,35 mm ($\pm 0,9$)

4 mm



2 mm

Applications fonctionnelles*Sensibilité aux hautes fréquences* : 17,54 dB*Sensibilité aux basses fréquences* : 47,32 dB**Traits d'histoire de vie et écologie***Rythme d'activité* : Diurne*Comportement social* : Promiscuous*Taille du groupe* : Groupe moyen*Régime alimentaire* : Frugivore**Climats et distribution****Aw** Tropical wet savanna climate**BSh** Hot semi-arid climate**Am** Tropical monsoon climate**Cfa** Humid subtropical climate**Cfb** Temperate oceanic climate**Autres**

50,27 %

25,57 %

11,24 %

9,74 %

2,51 %

> 1,00 %



Loris tardigradus

(Linnæus, 1758)

Strepsirrhini

Lorisiformes

Lorisidae



n : 5 **m** : 152,5g

Variables morphologiques

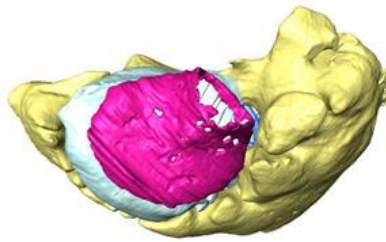
Longueur de la cochlée : 16,83 mm ($\pm 3,36$)

Aire de la fenêtre ovale : 0,58 mm² ($\pm 0,15$)

Longueur du crâne : 54,32 mm (± 7)

Distance interaurale : 25,81 mm ($\pm 5,8$)

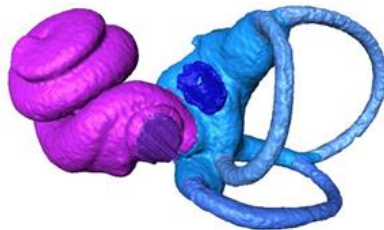
Diamètre du tympan : 4,63 mm ($\pm 0,6$)



2,5 mm



1 mm



Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 12,64 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 42,47 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

Comportement social : Promiscuous

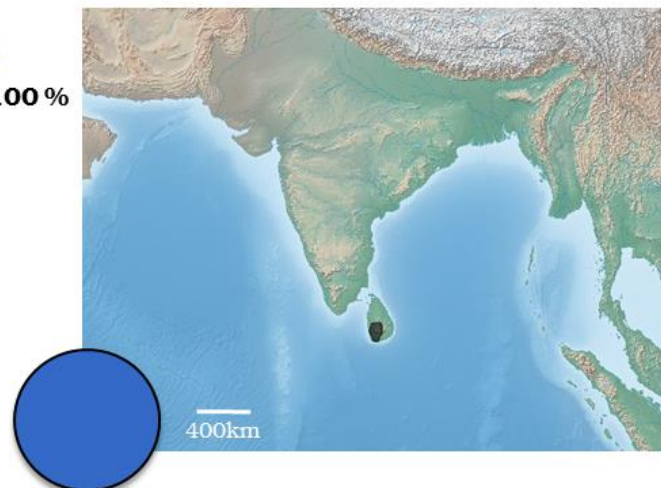
Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore

Climats et distribution

Af Tropical rainforest climate

100 %



Macaca fascicularis

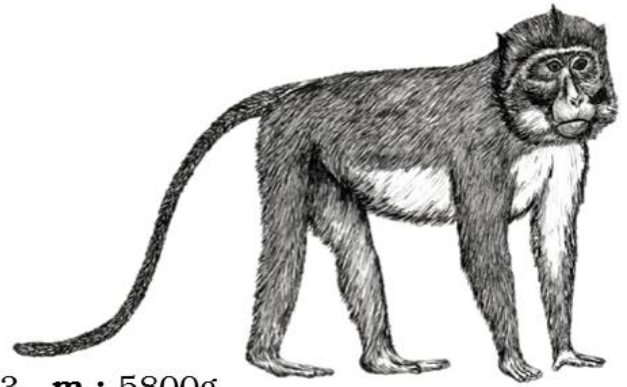
(Raffles, 1821)

Haplorhini

Simiiformes

Catarrhini

Cercopithecidae



n : 3 **m** : 5800g

Variables morphologiques

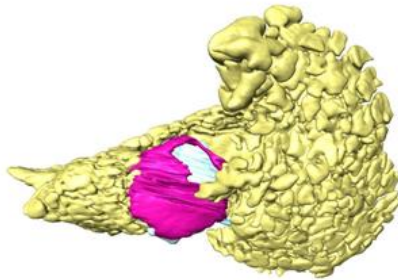
Longueur de la cochlée : 29,55 mm (\pm 9,36)

Aire de la fenêtre ovale : 1,02 mm² (\pm 0,21)

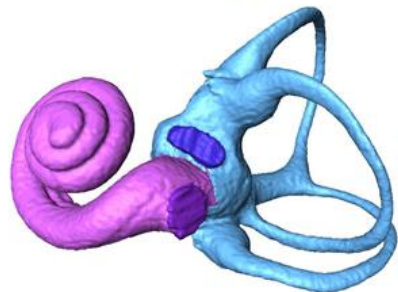
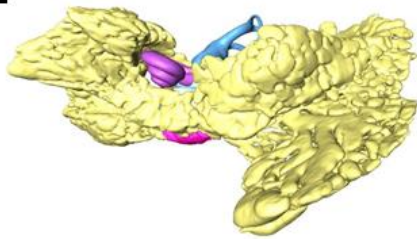
Longueur du crâne : 104,33 mm (\pm 6)

Distance interaurale : 48,76 mm (\pm 8,3)

Diamètre du tympan : 6,77 mm (\pm 1)



6 mm



2 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 22,17 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 11,54 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

Comportement social : Promiscuous

Taille du groupe : Grand groupe

Régime alimentaire : Frugivore

Climats et distribution

Af Tropical rainforest climate

Am Tropical monsoon climate

Aw Tropical wet savanna climate

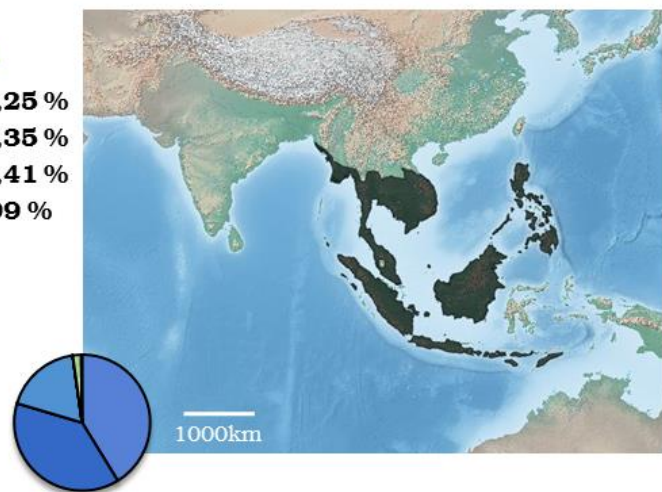
Cwa Monsoon-influenced humid
subtropical climate

41,25 %

38,35 %

18,41 %

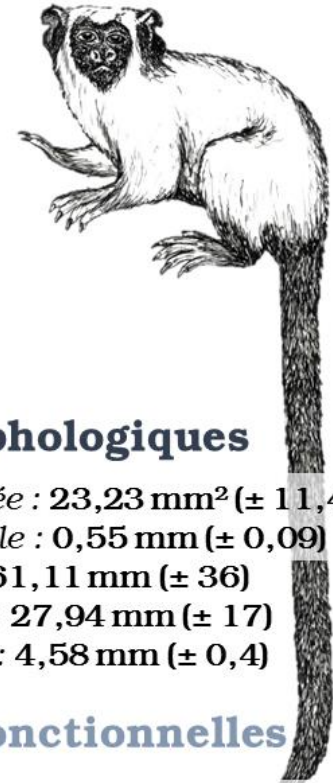
1,99 %



Mico argentatus

Linnæus, 1771: *Callithrix argentata*

Haplorhini
Simiiformes
Platyrrhini
Cebidae



n : 3 **m** : 377,5g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 23,23 mm² (± 11,4)

Aire de la fenêtre ovale : 0,55 mm (± 0,09)

Longueur du crâne : 61,11 mm (± 36)

Distance interaurale : 27,94 mm (± 17)

Diamètre du tympan : 4,58 mm (± 0,4)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 12,17 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 26,92 dB

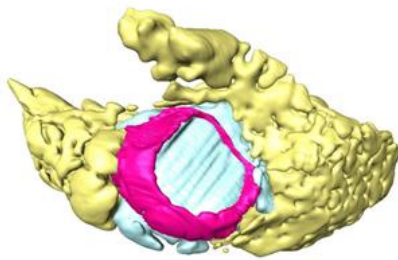
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

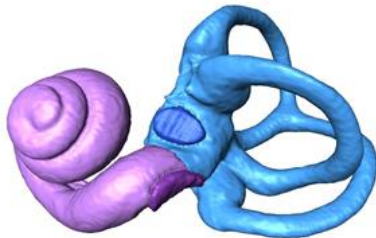
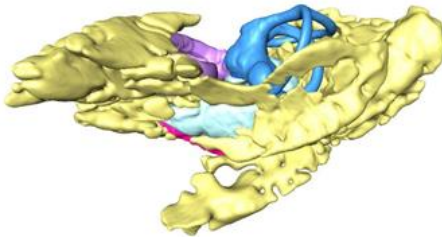
Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Groupe moyen

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore



3 mm



1,5 mm

Climats et distribution

Af Tropical rainforest climate

69,79 %

Am Tropical monsoon climate

30,21 %



Nycticebus coucang

(Boddaert, 1784)

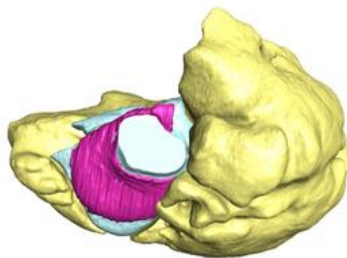
Strepsirrhini

Lorisiformes

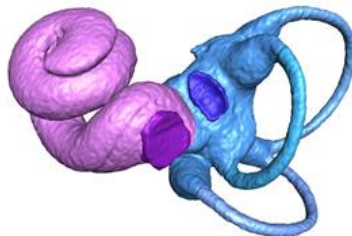
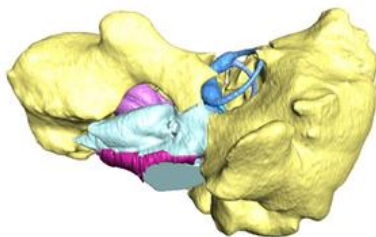
Lorisidae



n : 5 m : 742,5g

Variables morphologiquesLongueur de la cochlée : 18,18 mm ($\pm 4,36$)Aire de la fenêtre ovale : 0,58 mm² ($\pm 0,13$)Longueur du crâne : 63,05 mm (± 6)Distance interaurale : 31,716 mm ($\pm 4,4$)Diamètre du tympan : 5,23 mm ($\pm 0,4$)

3 mm



1,5 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 12,73 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 39,20 dB

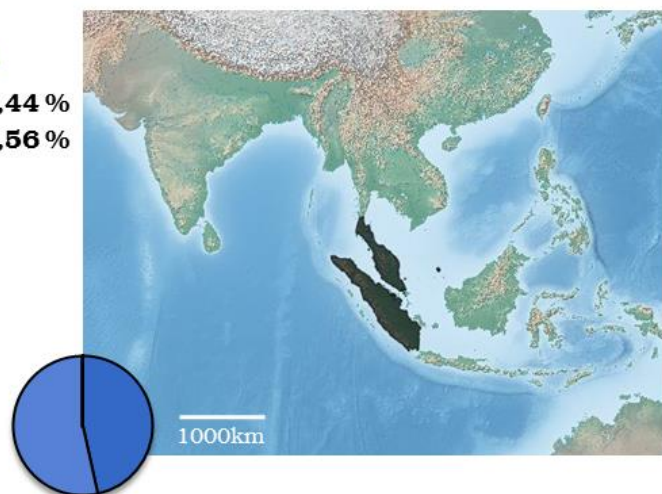
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore

Climats et distribution**Am** Tropical monsoon climate**53,44 %****Af** Tropical rainforest climate**46,56 %**

Otolemur crassicaudatus

(E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812)

Strepsirrhini

Lorisiformes

Galagidae



n : 3 m : 1400g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 15,69 mm ($\pm 2,26$)

Aire de la fenêtre ovale : 0,56 mm² ($\pm 0,36$)

Longueur du crâne : 70,89 mm (/)

Distance interaurale : 23,44 mm (/)

Diamètre du tympan : 6,31 mm (/)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 12,37 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 45,27 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

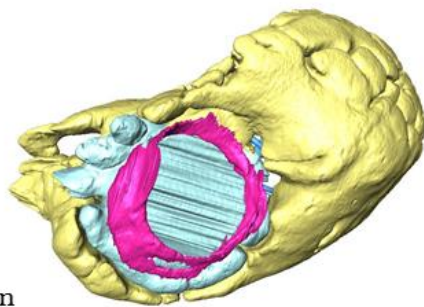
Rythme d'activité : Nocturne

Comportement social : Promiscuous

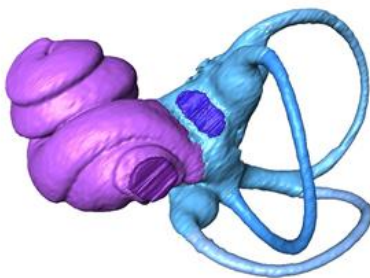
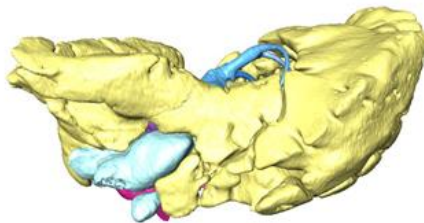
Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore/

Gommivore



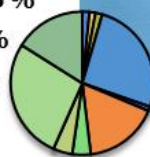
3,5 mm



2 mm

Climats et distribution

Cwa Monsoon-influenced humid subtropical climate	27,30 %
Aw Tropical wet savanna climate	25,84 %
BSh Hot semi-arid climate	16,77 %
Cwb Monsoon-influenced temperate oceanic climate	16,06 %
Cfb Temperate oceanic climate	4,36 %
Cfa Humid subtropical climate	4,16 %
Autres	< 6,0 %



Pan troglodytes

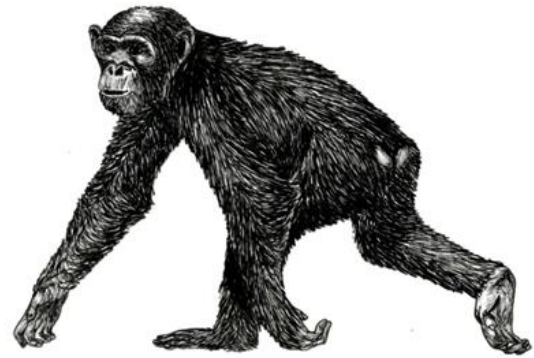
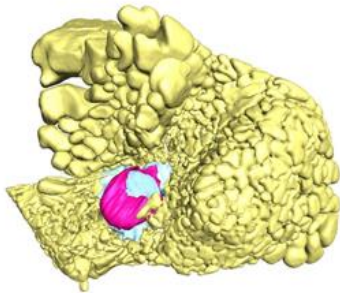
(Blumenbach, 1799)

Haplorhini

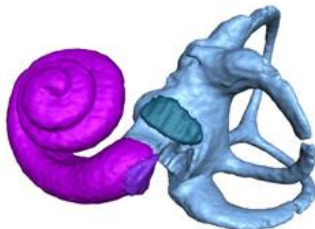
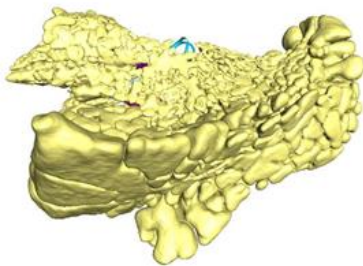
Simiiformes

Catarrhini

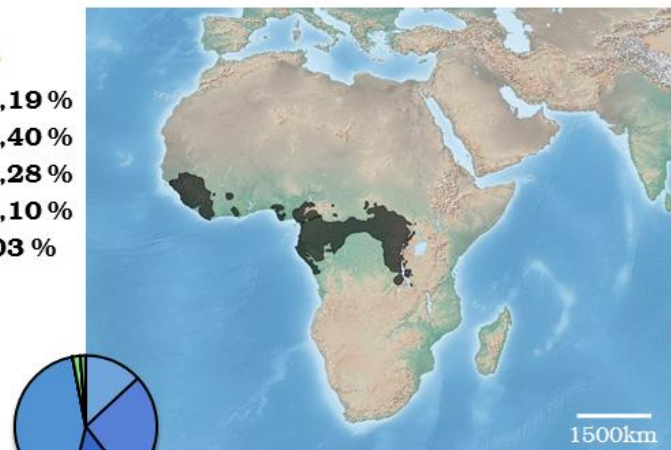
Hominidae

**n** : 3 **m** : 42000g**Variables morphologiques***Longueur de la cochlée* : 36,53 mm ($\pm 12,43$)*Aire de la fenêtre ovale* : 2,69 mm² ($\pm 0,46$)*Longueur du crâne* : 178,57 mm (± 3)*Distance interaurale* : 95,22 mm (± 7)*Diamètre du tympan* : 10,16 mm ($\pm 0,3$)

10 mm



3,5 mm

Applications fonctionnelles*Sensibilité aux hautes fréquences* : 58,12 dB*Sensibilité aux basses fréquences* : -5,44 dB**Traits d'histoire de vie et écologie***Rythme d'activité* : Diurne*Comportement social* : Promiscuous*Taille du groupe* : Grand groupe*Régime alimentaire* : Frugivore/Folivore**Climats et distribution****Aw** Tropical wet savanna climate**43,19 %****Am** Tropical monsoon climate**26,40 %****As** Tropical dry savanna climate**14,28 %****Af** Tropical rainforest climate**13,10 %****Autres****3,03 %**

Perodicticus potto

(Müller, 1766)

Strepsirrhini

Lorisiformes

Lorisidae



n : 5 **m** : 925g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 18,22 mm ($\pm 0,95$)

Aire de la fenêtre ovale : 0,71 mm² ($\pm 0,05$)

Longueur du crâne : 61,39 mm (± 2)

Distance interaurale : 27,85 mm ($\pm 2,9$)

Diamètre du tympan : 5,35 mm ($\pm 0,3$)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 15,52 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 39,11 dB

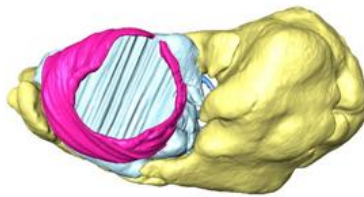
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

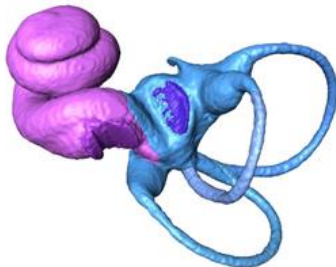
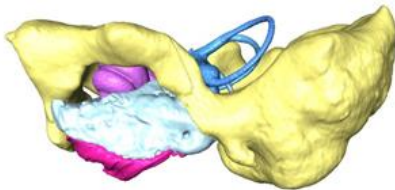
Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore



3 mm



1,5 mm

Climats et distribution

Aw Tropical wet savanna climate

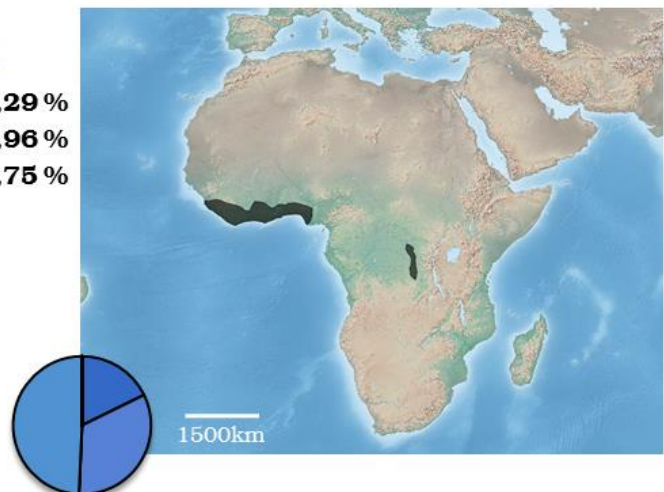
Am Tropical monsoon climate

Af Tropical rainforest climate

49,29 %

32,96 %

17,75 %



Pithecia monachus

(E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812)

Haplorhini

Simiiformes

Platyrrhini

Pitheciidae



n : 3 **m** : 2350g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 21,87 mm (\pm 10,42)

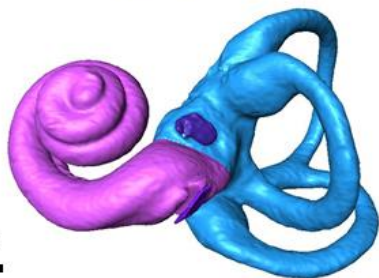
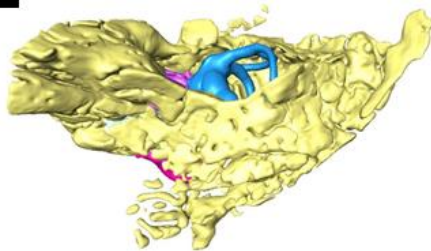
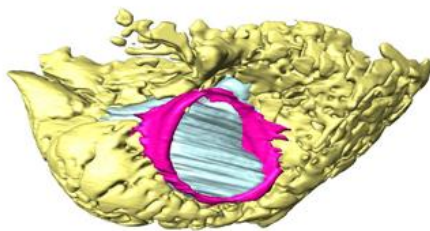
Aire de la fenêtre ovale : 0,82 mm² (\pm 0,81)

Longueur du crâne : 73,54 mm (\pm 3)

Distance interaurale : 32,11 mm (\pm 6)

Diamètre du tympan : 6,51 mm (\pm 1,2)

4,5 mm



1 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 17,95 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 30,23 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Groupe moyen

Régime alimentaire : Frugivore/Folivore

Climats et distribution

Af Tropical rainforest climate

61,54 %

Am Tropical monsoon climate

38,46 %



Pongo pygmaeus

(Linnæus, 1760)

Haplorhini

Simiiformes

Catarrhini

Hominidae



n : 2 **m** : 42500g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 47,88 mm (± 59,8)

Aire de la fenêtre ovale : 3,04 mm² (± 6,23)

Longueur du crâne : 201,07 mm (± 260)

Distance interaurale : 95,85 mm (± 68)

Diamètre du tympan : 9,25 mm (± 8,2)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 65,61 dB

Sensibilité aux basses fréquences : -33,07 dB

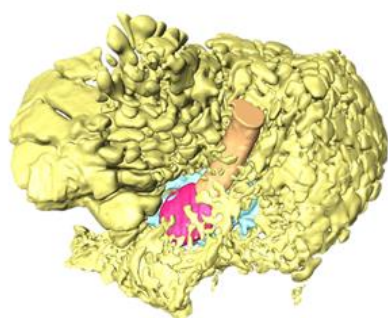
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

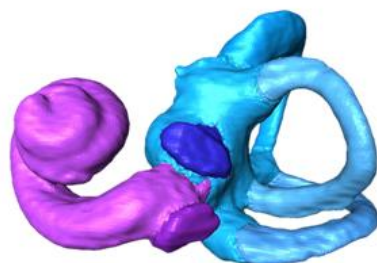
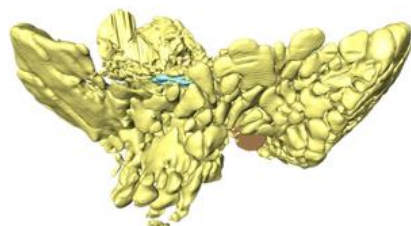
Comportement social : Polygyne

Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Folivore



10 mm

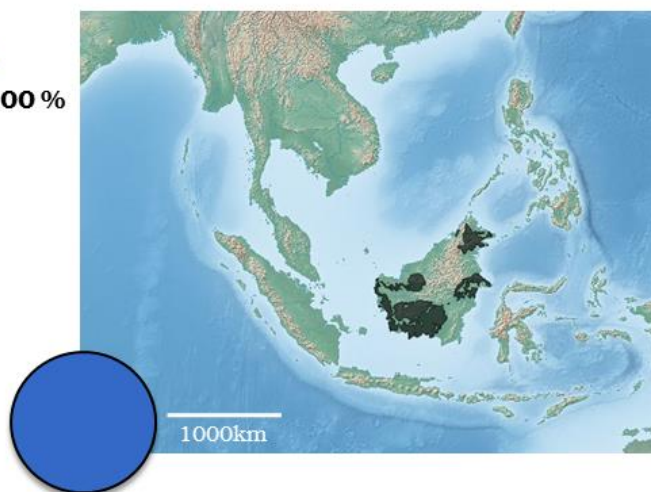


3,5 mm

Climats et distribution

Af Tropical rainforest climate

100%



Presbytis rubicunda

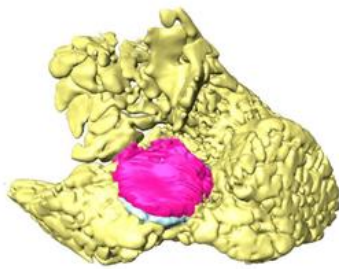
(Müller, 1838)

Haplorhini

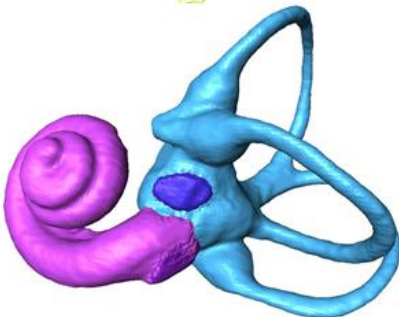
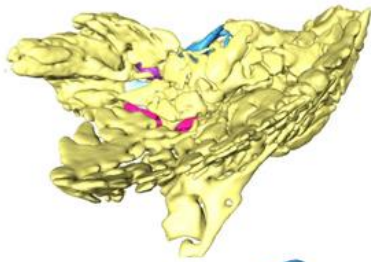
Simiiformes

Catarrhini

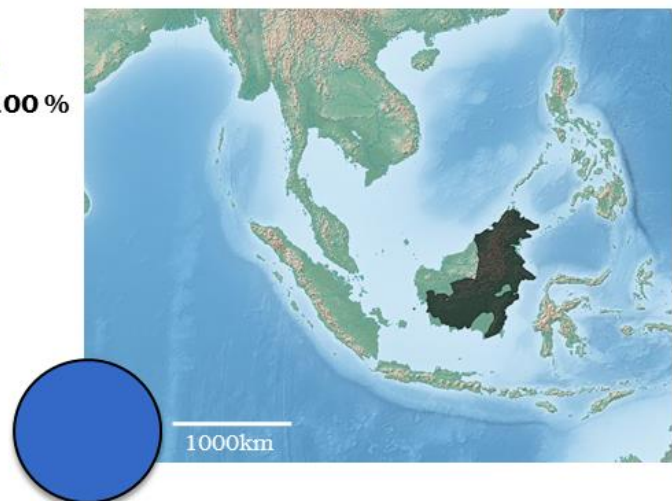
Cercopithecidae

**n** : 3 **m** : 6125g**Variables morphologiques***Longueur de la cochlée* : 33,79 mm ($\pm 1,28$)*Aire de la fenêtre ovale* : 1,18 mm² ($\pm 0,36$)*Longueur du crâne* : 101,98 mm (± 31)*Distance interaurale* : 53,12 mm (± 14)*Diamètre du tympan* : 6,67 mm ($\pm 0,3$)**Applications fonctionnelles***Sensibilité aux hautes fréquences* : 25,64 dB*Sensibilité aux basses fréquences* : 1,22 dB**Traits d'histoire de vie et écologie***Rythme d'activité* : Diurne*Comportement social* : Polygyne*Taille du groupe* : Groupe moyen*Régime alimentaire* : Frugivore/Folivore

5 mm



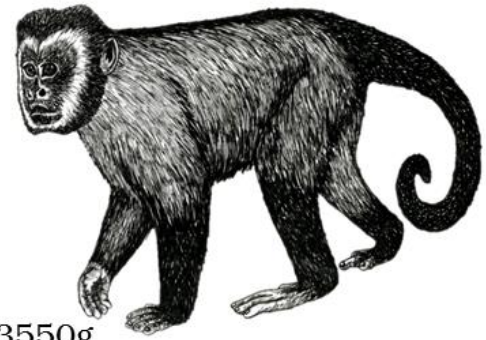
2 mm

Climats et distribution**Af** Tropical rainforest climate**100 %**

Sapajus apella

(Linnæus, 1758): *Cebus apella*

Haplorhini
Simiiformes
Platyrrhini
Cebidae



n : 3 m : 3550g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 31,40 mm (\pm 12,99)

Aire de la fenêtre ovale : 1,09 mm² (\pm 0,13)

Longueur du crâne : 53,57 mm (/)

Distance interaurale : 44,66 mm (\pm 18)

Diamètre du tympan : 7,29 mm (\pm 0,6)

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 23,65 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 7,02 dB

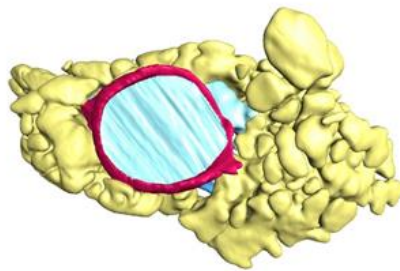
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne

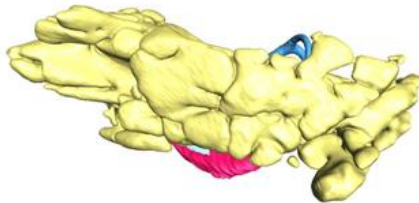
Comportement social : Polygyne

Taille du groupe : Groupe moyen

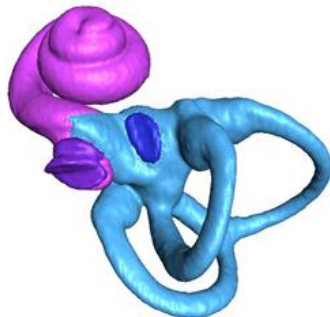
Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore



5 mm



2 mm



Climats et distribution

Af Tropical rainforest climate

44,86 %

Am Tropical monsoon climate

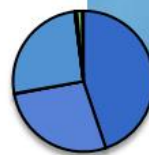
27,56 %

Aw Tropical wet savanna climate

25,77 %

Cfb Temperate oceanic climate

1,81 %



Sciurocherus alleniWaterhouse, 1838: *Galago alleni*

Strepsirrhini
Lorisiformes
Galagidae

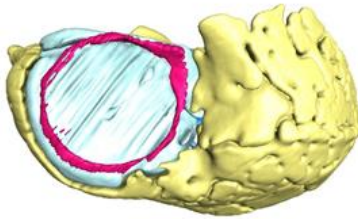


n : 5 m : 355g

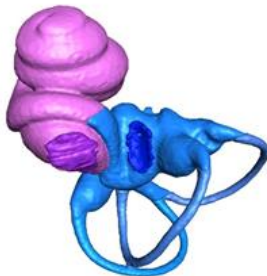
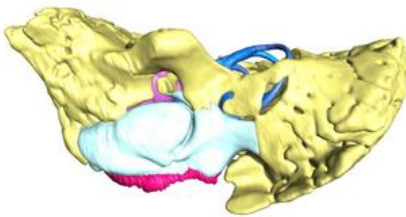
Variables morphologiquesLongueur de la cochlée : 14,96 mm ($\pm 4,24$)Aire de la fenêtre ovale : 0,36 mm² ($\pm 0,07$)

Longueur du crâne : 50,5 mm (/)

Distance interaurale : 23,99 mm (/)

Diamètre du tympan : 4,5 mm ($\pm 0,2$)

3 mm



1 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 8,08 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 47,02 dB

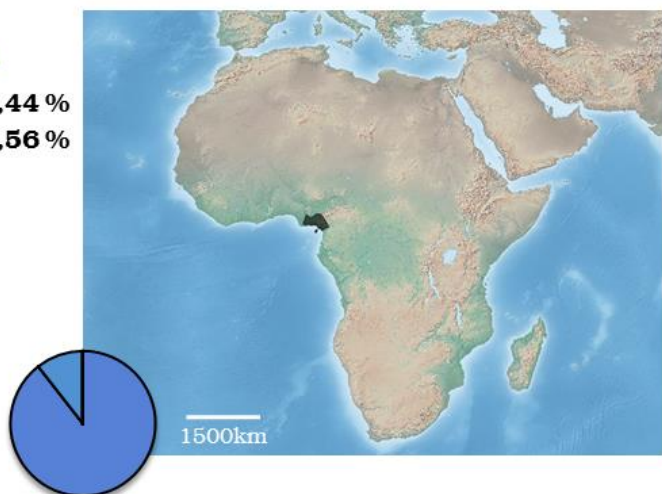
Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

Comportement social : Promiscuous

Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Frugivore/Faunivore

Climats et distribution**Am** Tropical monsoon climate**89,44 %****Aw** Tropical wet savanna climate**10,56 %**

Tarsius tarsier

(Erxleben, 1777)

Haplorhini

Tarsiiformes

Tarsiidae



n : 2 m : 100,5g

Variables morphologiques

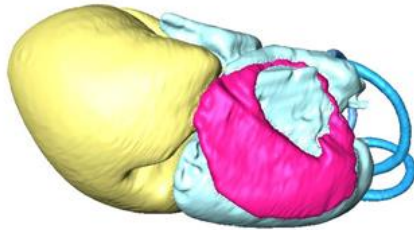
Longueur de la cochlée : 14,44 mm ($\pm 3,81$)

Aire de la fenêtre ovale : 0,54 mm² ($\pm 0,42$)

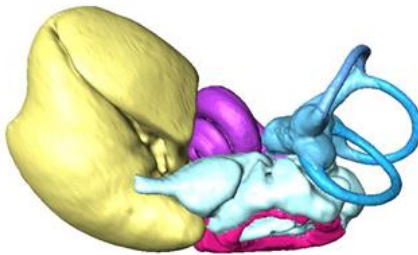
Longueur du crâne : 36,47 mm (/)

Distance interaurale : 17,88 mm (/)

Diamètre du tympan : 3,8 mm ($\pm 1,1$)



2 mm



1 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 11,91 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 48,30 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Nocturne

Comportement social : Monogame

Taille du groupe : Petit groupe

Régime alimentaire : Faunivore

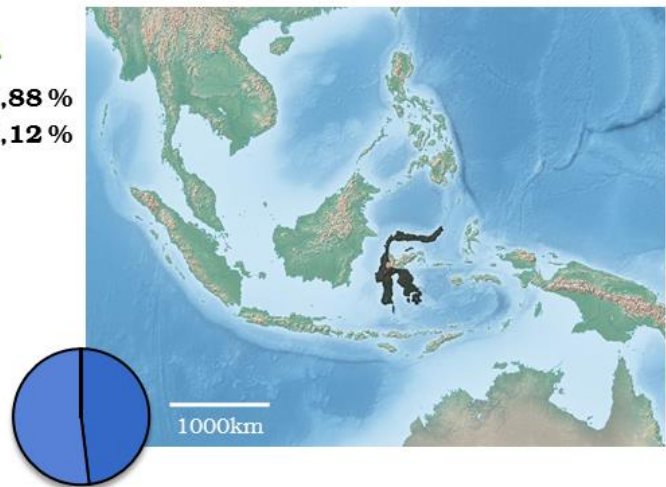
Climats et distribution

Am Tropical monsoon climate

51,88 %

Af Tropical rainforest climate

48,12 %



Adapis parisiensis

Cuvier, 1822

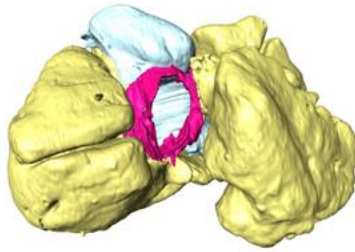
Strepsirrhini

Adapiformes

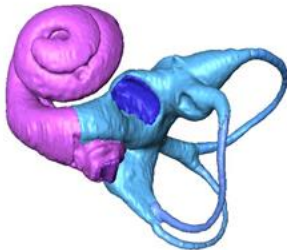
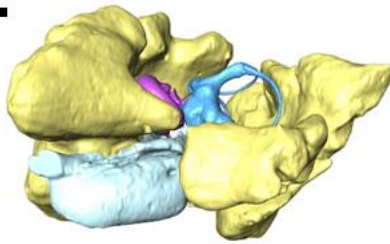
Adapidae

**n** : 7 **m** : 1887g

Variables morphologiques

Longueur de la cochlée : 17,372 mm ($\pm 1,65$)Aire de la fenêtre ovale : 0,86 mm² ($\pm 0,15$)Longueur du crâne : 81,0 mm ($\pm 2,78$)Distance interaurale : 36,75 mm ($\pm 3,76$)Diamètre du tympan : 3,81 mm ($\pm 0,12$)

4 mm



2 mm

Applications fonctionnelles

Sensibilité aux hautes fréquences : 17,90 dB

Sensibilité aux basses fréquences : 41,17 dB

Traits d'histoire de vie et écologie

Rythme d'activité : Diurne (75%)*

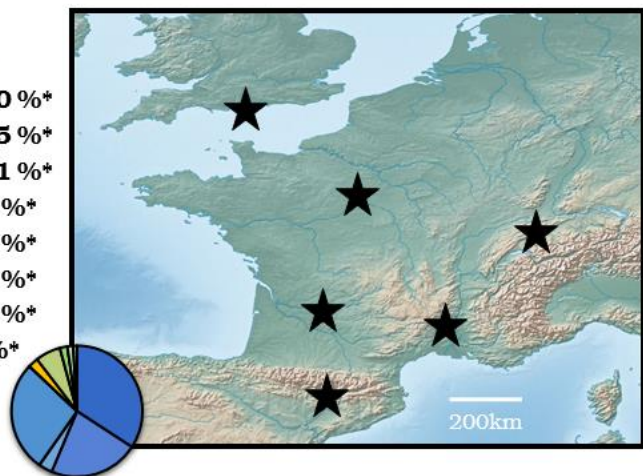
Comportement social : (Monogame)*

Taille du groupe : Groupe moyen (50,7%)*

Régime alimentaire : Frugivore/Folivore (69%)*

Climats et distribution

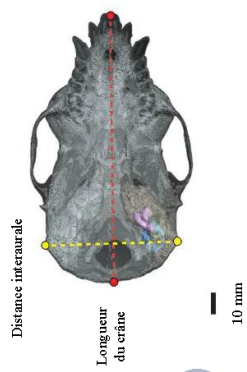
Af Tropical rainforest climate	34,20 %*
Aw Tropical wet savanna climate	27,35 %*
Am Tropical monsoon climate	22,61 %*
Cfa Humid subtropical climate	6,69 %*
As Tropical dry savanna climate	3,39 %*
BSh Hot semi-arid climate	2,47 %*
Cfb Temperate oceanic climate	1,87 %*
Cwa Monsoon-influenced humid subtropical climate	1,42 %*



* Estimations issues de nos résultats (Chapitre 5)

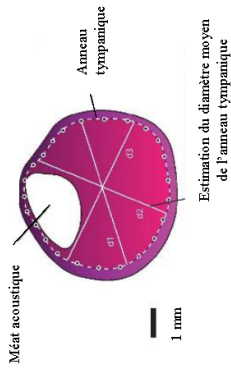
Annexes :
Marque-page

Longueur du crâne et distance interaurale



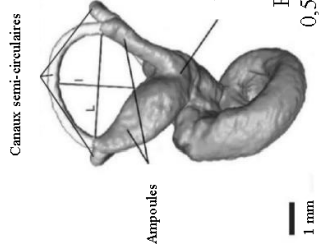
Distance interaurale
Longueur du crâne
10 mm

Diamètre de l'anneau tympanique



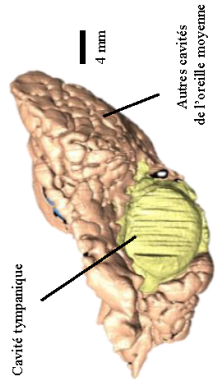
Méat acoustique
Anneau tympanique
1 mm
Estimation du diamètre moyen de l'anneau tympanique

Canaux semi-circulaires



Canaux semi-circulaires
Ampoules
Vestibule
Radius = $0,5 * ((L+I)/2))$
1 mm

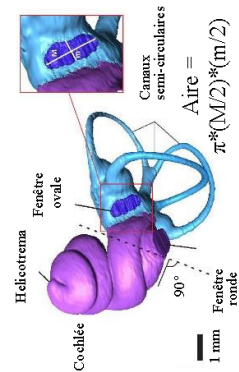
Degré de pneumatisation



Cavité tympanique
Aures cavités de l'oreille moyenne
4 mm

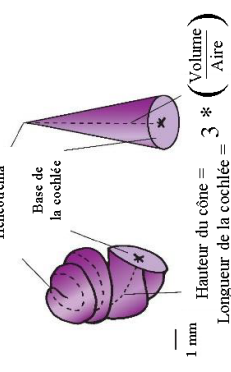
Degré de pneumatisation = $\sqrt[3]{\frac{\text{Surface}}{\text{Volume}}}$

Aire de la fenêtre ovale



Helicotrema
Fenêtre ovale
Fenêtre ronde
Cochlée
Canaux semi-circulaires
Aire = $\pi * (M/2) * (m/2)$
1 mm

Longueur de la cochlée



Helicotrema
Base de la cochlée
1 mm
Hauteur du cône = $3 * \left(\frac{\text{Volume}}{\text{Aire}} \right)$
Longueur de la cochlée =

TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET ECOLOGIE

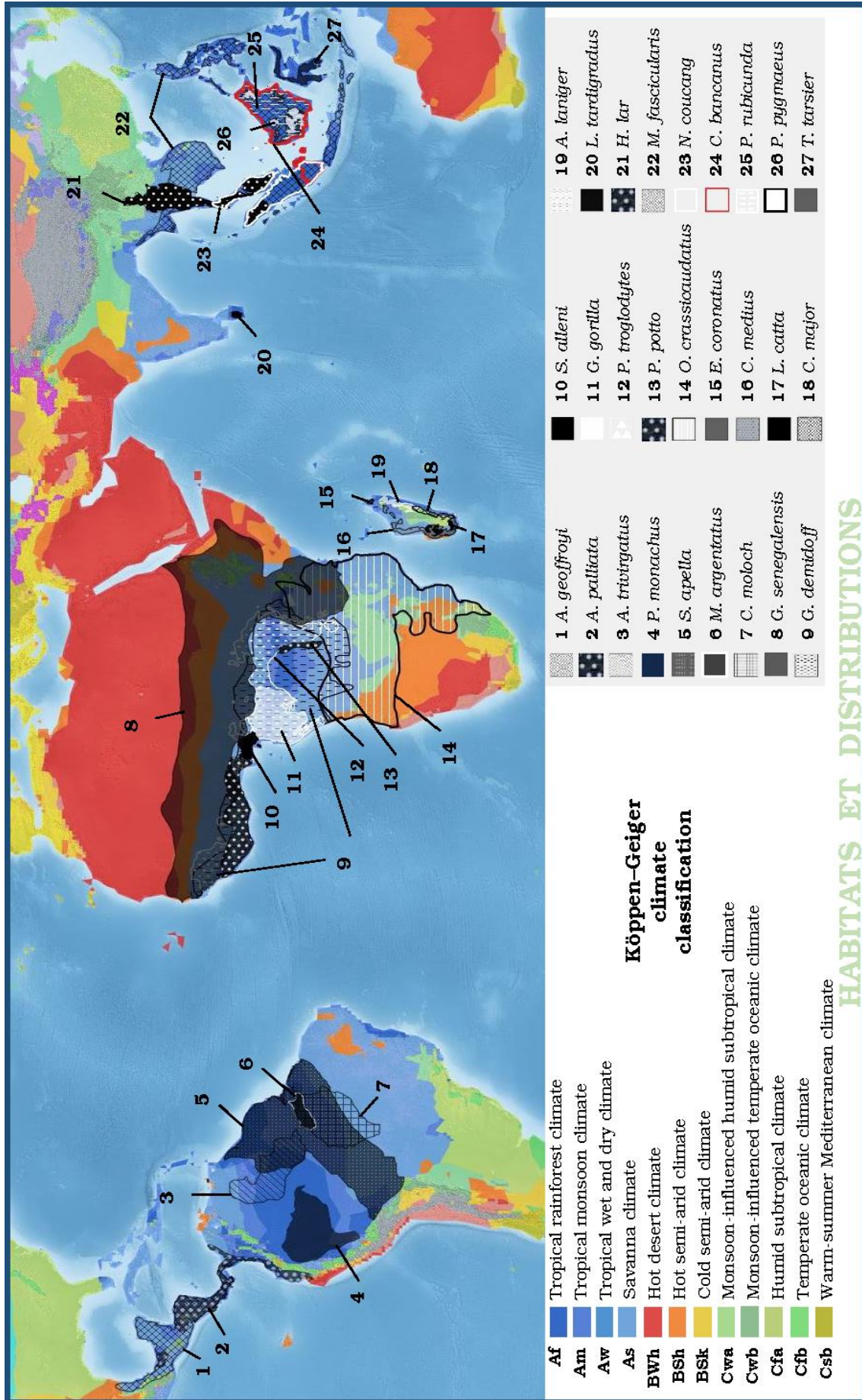
- **Alouatta palliata** Diurne, Polygyne, Groupe moyen, Fr/Fo
- **Aotus triringatus** Nocturne, Monogame, Groupe moyen, Fr
- **Ateles geoffroyi** Diurne, Polygyne, Grand groupe, Fr/Fo
- **Avahi laniger** Nocturne, Monogame, Petit groupe, Fo
- **Callicebus moloch** Diurne, Monogame, Groupe moyen, Fr/Fo
- **Cephalopachus bancanus** Nocturne, Monogame, Petit groupe, Fa
- **Chetrogaleus major** Nocturne, Monogame, Petit groupe, Fr/Fa
- **Chetrogaleus medius** Nocturne, Monogame, Petit groupe, Fr/Fa
- **Eulemur coronatus** Cathéméral, Promiscuous, Groupe moyen, Fr/Fo
- **Gorilla gorilla** Diurne, Polygyne, Groupe moyen, Fo
- **Galago senegalensis** Nocturne, Polygyne, Petit groupe, Fr/Fa/G
- **Galagoides demidoff** Nocturne, Promiscuous, Petit groupe, Fr/Fa
- **Hylobates lar** Diurne, Monogame, Petit groupe, Fr/Fo
- **Lemur catta** Diurne, Promiscuous, Groupe moyen, Fr
- **Loris tardigradus** Nocturne, Promiscuous, Petit groupe, Fr/Fa
- **Macaca fascicularis** Diurne, Promiscuous, Grand groupe, Fr
- **Mico argentatus** Diurne, Monogame, Groupe moyen, Fr/Fa
- **Nycticebus coucang** Nocturne, Monogame, Petit groupe, Fr/Fa
- **Otlemur crassicaudatus** Nocturne, Promiscuous, Petit groupe, Fr/Fa/G
- **Pan troglodytes** Diurne, Promiscuous, Grand groupe, Fr/Fo
- **Perodicticus potto** Nocturne, Monogame, Petit groupe, Fr/Fa
- **Pithecia monachus** Diurne, Monogame, Groupe moyen, Fr/Fo
- **Pongo pygmaeus** Diurne, Polygyne, Petit groupe, Fr/Fo
- **Presbytis rubicunda** Diurne, Polygyne, Groupe moyen, Fr/Fo
- **Sapajus apella** Diurne, Polygyne, Groupe moyen, Fr/Fa
- **Scurocheirus alleni** Nocturne, Promiscuous, Petit groupe, Fr/Fa
- **Tarsius tarsier** Nocturne, Monogame, Petit groupe, Fa

- **Simiiformes**
 - **Tarsiiformes**
 - **Lorisiiformes**
 - **Lemuriformes**
- Rythme d'activité** Diurne, Nocturne, et Cathéméral (incluant activités nocturnes et diurnes); **Comportement social** Monogame (un mâle et une femelle), Polygyne (un mâle et plusieurs femelles), Promiscuous (plusieurs mâles et plusieurs femelles); **Taille du groupe** Petit < 4 individus; Moyen = 4-20 individus; Grand > 20 individus; **Régime alimentaire** Fr: Frugivore; Fo: Folivore; Fa: Faunivore; G: Omnivore.

VARIABLES MORPHOLOGIQUES

Sensibilité aux basses fréquences (en dB) =
 $-2,433 * (\text{Longueur de la cochlée en mm}) + 83,43$

Sensibilité aux hautes fréquences (en dB) =
 $21,467 * (\text{Aire de la fenêtre ovale en mm}^2) + 0,297$



HABITATS ET DISTRIBUTIONS

Liste des figures

Chapitre 1

Figure 1.1 Arbre phylogénétique basé sur 70 genres de primates. Les cinq out-groups incluant Lagomorpha, Scandentia et Dermoptera ne sont pas représentés ici. Tous les nœuds sans cercle ont été construits par bootstrapping à 95%. Les cercles noirs, gris et blancs indiquent les nœuds construits par bootstrapping de 70 à 95%, de 50 à 70%, et à 50%, respectivement (d'après Springer *et al.*, 2012).

p. 4

Figure 1.2 Structure des oreilles externe, moyenne et interne d'un catarrhinien (modifiée d'après Fleagle, 2013).

p. 7

Figure 1.3 Graphique représentant la relation entre groupes taxonomiques et ratio longueur/largeur du pavillon pour 12 grandes familles de primates. Les haplorhiniens sont représentés par carrés noirs et les strepsirrhiniens par les carrés blancs (modifiée d'après Coleman & Ross, 2004).

p. 9

Figure 1.4 Différentes formes de l'anneau tympanique et sa jonction avec l'os pétreux. Lemuriformes: anneau tympanique libre. Lorisiformes et Platyrrhini: anneau tympanique soudé à l'os pétreux. Tarsiiformes et Catarrhini : tube tympanique formant un conduit auditif (modifiée d'après Fleagle, 2013).

p. 10

Figure 1.5 Partie A cf. légende complète en Partie B, page suivante.

p. 10

Figure 1.5 Partie B Vues dorsales endo-crâniennes des structures internes de la bulle auditive gauche de cinq espèces de primates, représentant chacune un infra-ordre. Pour chaque infra-ordre, la bulle auditive est représentée sous forme d'une image issue de segmentation manuelle, puis de deux schémas : l'un représentant la structure osseuse de la bulle et l'autre les cavités internes et l'os tympanique. Pour chaque schéma des structures osseuses, seules les structures visibles et reconnaissables ont été représentées. A) Lemuriformes, représentés par un spécimen d'*Avahi laniger* ; B) Lorisiformes, représentés par un spécimen de *Nycticebus coucang* ; C) Tarsiiformes, représentés par un spécimen de *Cephalopachus bancanus* ; d) Platyrrhini, représentés par un spécimen de *Mico argentatus* ; e) Catarrhini, représentés par un spécimen de *Presbytis rubicunda*. La ligne noire représente une échelle de 0,5 cm.

p. 11

Figure 1.6 Exemple d'un audiogramme synthétique reprenant les principales caractéristiques observées dans les audiogrammes des différentes espèces de primates (modifié d'après Coleman, 2009).

p. 14

Figure 1.7 Schéma représentant les quatre axes de recherches abordés pendant cette thèse. Les flèches bleues indiquent les différentes interactions attendues entre les quatre axes.

p. 18

Chapitre 2

Figure 2.1 Clichés d'un crâne de *Microcebus murinus* scannés selon cinq plans de rotation : les zones sombres correspondent aux tissus denses, les zones plus claires correspondent aux tissus moins denses.

p. 31

Figure 2.2 Six coupes transversales (a-f) issues de l'étape de reconstruction tomographique représentant différentes parties du crâne de *Microcebus murinus*.

p. 31

Figure 2.3 Visualisation de l'ensemble des coupes du scan en rendu volumique. Exemple d'un crâne de *Microcebus murinus*.

p. 32

Figure 2.4 Aperçu du procédé de segmentation manuelle de l'oreille droite d'un macaque, incluant trois plans de travail et les structures d'étude, chacune associée à un label, possédant un nom et une couleur et les rendus volumiques avec et sans la structure osseuse représentée. **p. 34**

Figure 2.5 Schématisation des différentes modifications utilisées dans les modèles de transformations en segmentation automatique. **p. 36**

Figure 2.6 Principes des filtres de Gabor. a) Représentation d'une fonction de Gabor, avec les pixels en x et en y, et les niveaux de gris en z allant de 0 à 255. La sinusoïde et la courbe de Gauss sont ici parallèles à l'axe y. b) Les 24 filtres de Gabor appliqués à l'image initiale (c), et révélant les composants optimaux des voxels (d). **p. 38**

Figure 2.7 Schématisation des principales étapes de segmentation automatique. a) Création d'un atlas à partir de plusieurs spécimens afin d'obtenir une forme de référence à segmenter manuellement. b) Obtention des labels de l'atlas par segmentation manuelle. c) Calcul et transformation (flèches vertes) de l'atlas vers le spécimen à segmenter S1. d) Utilisation des calculs précédents pour transformer les labels de l'atlas en labels de S1. e) Segmentation automatique du spécimen S1. **p. 39**

Figure 2.8 Résultats de la segmentation automatique testée sur la station de calcul de la plateforme MorphOptics du laboratoire Biogéosciences. A) Oreille de référence segmentée manuellement ; B) Oreille segmentée automatiquement. Co : Cochlée, Os : Partie osseuse, Ca : Cavité de l'oreille moyenne, Vs : Vestibule. Les flèches blanches indiquent la présence d'un liseré composé de voxels mal segmentés situés majoritairement en pourtour des structures. **p. 40**

Figure 2.9 Représentation d'un modèle construit, avec le logiciel Adams, après segmentation. Les segments de couleurs représentent les différents groupes de muscles intervenant durant l'ouverture et la fermeture des mâchoires (illustration issue du Workshop effectué à l'université de Hull, présenté par Peter Watson). **p. 41**

Figure 2.10 Modélisation des mouvements et des rotations des osselets dans la chaîne ossiculaire en fonction de différentes fréquences émises. Le gradient de couleur indique l'amplitude de mouvement de la structure, et les flèches indiquent la direction de ce mouvement (issue de l'étude de Homma *et al.*, 2017). **p. 42**

Figure 2.11 Mesure de la circonférence (pointillés blancs et points noirs) et du diamètre moyen (estimé avec les diamètres d1, d2, et d3) de l'anneau tympanique. **p. 43**

Figure 2.12 Labyrinthe osseux avec représentation de la découpe (en pointillé) de la cochlée, pour estimer son volume, et la mesure des diamètres de la fenêtre ovale (M= grand diamètre, m= petit diamètre). **p. 44**

Figure 2.13 Estimation de la longueur de la cochlée. **p. 45**

Figure 2.14 Figure issue de la thèse de Coleman (2007) représentant sa méthode pour mesurer la longueur de la cochlée, à partir d'une image 2D. **p. 46**

Figure 2.15 Mesures des radius des canaux semi-circulaires : L=longueur du radius, l=largeur du radius. **p. 46**

Figure 2.16 Mesures de la longueur du crâne (rouge) et de la distance interaurale (jaune). **p. 47**

Figure 2.17 Carte de distribution de toutes les espèces de primates non-humains, et carte de distribution des climats à partir de la classification Köppen-Geiger (page suivante). **p. 51**

Chapitre 3

Figure 3.A CT scans en vue endocrânienne de deux espèces présentant de grandes différences de pneumatisation. a) Coupe transversale d'une bulle auditive de *Cephalopachus bancanus*, b) Coupe transversale d'une bulle auditive de *Presbytis rubicunda*. La ligne noire mesure 0,5 cm dans les deux cas. **p. 67**

Figure 3.B Schématisation de différentes configurations d'oreille moyenne, selon Fleischer (1978). **p. 68**

Figure 3.1 Scan slice (left) and segmentation (right) of inner and middle ear. Example of a *Mico argentatus* right ear in an endocranial view. **p. 74**

Figure 3.2 Internal structures of the auditory bulla for five primates species, representing the five studied groups. (a) Infraorder Lemuriformes, illustrated by *Avahi laniger*; (b) infraorder Lorisiformes, illustrated by *Nycticebus coucang*; (c) infraorder Tarsiiformes, illustrated by *Cephalopachus bancanus*; (d) infraorder Platyrrhini, illustrated by *Mico argentatus*; (e) infraorder Catarrhini, illustrated by *Presbytis rubicunda*. The black lines indicate the 0.5 cm scale. The high difference in pneumatization of the MES cavities is illustrated for *Cephalopachus bancanus* (unpneumatized, f), and for *Presbytis rubicunda* (highly pneumatized, g). **p. 75**

Figure 3.3 Evolutionary models tested with the Ornstein-Uhlenbeck process (Hansen, 1997). OU.cata (a), OU.platy (b), OU.tars (c), OU.lemur (d), and OU.loris (e) are all models comparing one infraorder (Catarrhini, Platyrrhini, Tarsiiformes, Lemuriformes, Lorisiformes) with the whole sample, whereas the OU.infra (f) model takes into account all five infraorders at the same time. **p. 77**

Figure 3.4 Inner ear segmentation and measurements. Example of bony labyrinth measurements in an *Otolemur crassicaudatus* right inner ear in lateral view. a) The dashed line represents the section where cochlear volume was computed. b) Measurements of the oval window area with major (M) and minor (m) axis lengths. c) Diagram to explain cochlear length calculation based on cone geometry. The cone represents an uncoiled cochlea. The dashed line represents cochlear length. **p. 78**

Figure 3.5 Relationships between logged values of body mass (in kg) and logged values of volume (in μm^3) and surface area (in μm^2), for MES (a) and TC (b). Squares (red) represent Haplorhini and circles (blue) represent Strepsirrhini. The red and blue lines represent the Haplorhini and Strepsirrhini regression lines. The slope confidence intervals (95%) are illustrated by the colored surfaces. The black lines represent the isometric line with a slope of 1 for volumes and a slope of 0.67 for surface areas. Coefficients of the models are given in Table 3. **p. 79**

Figure 3.6 Relationships between logged values of the body mass and logged values of the degree of pneumatization for MES (a) and TC (b). In the case of TC (b), which is never pneumatized, the degree of pneumatization illustrates middle-ear proportions. Colors lines and symbols are similar to the ones presented in figure 5. **p. 80**

Figure 3.7 Time-calibrated phylogenetic tree modified from Springer et al. (2012) presenting the mean values of MES and TC pneumatization, including confidence interval (95%). For each group, an example of the species indicated by an asterisk is illustrated, with a black line to show the 0.5 cm scale. H: Haplorhini; S: Strepsirrhini; Ca: Catarrhini; Ho: Hominidae; Pl: Platyrrhini; Ta: Tarsiiformes; Le: Lemuriformes; Lo: Lorisiformes; Ls: Lorisidae; Ga: Galagidae. **p. 80**

Figure 3.8 Relationships between cavity pneumatization, inner-ear characteristics and hearing sensitivity. a) MES pneumatization compared to oval window area and high-frequency sensitivity (32kHz). b) MES pneumatization compared to cochlear length and low frequency sensitivity (250 Hz). c) TC pneumatization compared to oval window area and high-frequency sensitivity (32kHz). d) TC dimensions compared to cochlear length and low-frequency sensitivity (250 Hz). In each case, the dashed gray line represents the predictive phylogenetic model (RMA). R2 values indicate the correspondence between our results and this model. Species abbreviations are detailed in Table 1. **p. 81**

Chapitre 4

Figure 4.A Modèle proposé par Malinzak *et al.* (2012), utilisant deux paramètres locomoteurs (AVM et 90var décrits en Chapitre 2) Bv : *B. variegatus*, Cv : *C. volans*, Gm : *G. moholi*, Np : *N. pygmaeus*.

p. 103

Figure 4.1 Structures of the inner ear of *Adapis parisiensis* (Basel-QW1530-1936). SC : Semicircular Canal. VA : Vestibular ampulla. Dashed lines indicate orientation.

p. 109

Figure 4.2 Measurement of radius (b) and semicircular canal plane (b) of *Adapis parisiensis* left ear (Basel-QW1530-1936). (a) L: Length ; I: Height. (b) Two example of plane, for posterior and lateral semicircular canals, by placing 3 points on each canal. SC: Semicircular Canal ; VA: Vestibular Ampulla.

p. 112

Figure 4.3 Measurement of cochlear length, *Adapis parisiensis* left ear (Basel-QW1530-1936). (a) Using small segments from the helicotrema to the round window. (b) Estimates of the number of cochlear turns.

p. 112

Figure 4.4 Measurement of oval window area, using major axis length (M) and minor axis length (m). Example for Basel-QW1530-1936 (left ear).

p. 113

Figure 4.5 Hearing sensitivity to low (250 Hz) and high frequencies (32 kHz) for six *Adapis parisiensis* specimens.

p. 114

Figure 4.6 Modeled ears for the seven specimens. For four specimens (ACQ 211, MaPHQ 339, NHMUK 1345, and UMZC 538), the right ear is shown ; for three specimens (Basel QW 1530-1936, Munchen XV-1860-2, and PLV14) the left ear was flipped for easier comparison. (A) Ventral view, (B) Posterior view, and (C) Left side view.

p. 116

Figure 4.7 The AVM model for extant primate species (adapted from Malinzak *et al.*, 2012) ; black stars show the position of the seven *Adapis parisiensis* specimens (this study).

p. 117

Chapitre 5

Figure 5.1 *Alouatta palliata* cranium (specimen MCZ-6001) in occipital view. A: Skull length; B: Interaural distance measured between the two exterior limits of the auditory bulla, here corresponding to tympanic rings (it is not the case for all studied species); C: Tympanic ring; D: Bony labyrinth.

p. 136

Figure 5.2 Right bony labyrinth in lateral view (*Alouatta palliata*, specimen MCZ-6001), m: minor axis of the oval window; M: major axis of the oval window.

p. 137

Figure 5.3 Basicranium in lateral view (*Alouatta palliata*, specimen MCZ-6001), d1-3: the three diameters used to estimate an average tympanic ring diameter.

p. 138

Figure 5.4 Schematic illustration of the pipeline analyses used in this study. Different colors illustrate the different levels of analysis. Full arrows indicate the process from raw data to multiple analyses to build a model describing the relationship between morphology, ecology and habitat on extant species. Dashed arrows illustrate the process to predict ecological traits and habitat from morphology of the fossil species *Adapis parisiensis*. Steps are identified from 1 to 2b2.

p. 143

Figure 5.5 Principal component analysis on morphological variables. Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini. Green arrows indicate the contribution of morphological variables on both axes.

p. 144

Figure 5.6 Principal component analysis on the percentage of occurrence of each species in habitat categories. A: Projection of the species on the two first principal axes. B: Contribution of the habitat

categories for the definition of the axes (loadings). Habitat categories are coded as follows: **Af**: Tropical rainforest; **Am**: Tropical monsoon; **Aw**: Tropical wet savanna; **As**: Tropical dry savanna; **Cfa**: Temperate climate, without dry season, with hot summer; **Cfb**: Temperate climate, without dry season, with warm summer; **Cwa**: Temperate climate, with dry winter and hot summer; **Cwb**: Temperate climate, with dry winter and warm summer; **Csb**: Temperate climate, with dry and warm summer; **BSk**: Arid climate, and cold steppe; **BSh**: Arid climate, and hot steppe; **BWh**: Arid climate, and hot desert. Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini. **p. 145**

Figure 5.7 Multiple Correspondence Analysis on ecological variables. A: Projection of the species on the two first principal axes. B: Contribution of ecological categories for the definition of the axes (loadings). Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini. **p. 146**

Figure 5.8 Two-block PLS for morphological and environmental variable correlation. Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini. **p. 147**

Figure 5.9 *Adapis parisiensis* measurements plotted in Principal Component Analysis for morphological variables on extant species. Green star represents *Adapis parisiensis* measurement position. Red squares represent Haplorhini and blue circles represent Strepsirrhini. **p. 149**

Figure 5.10 Dendrograms based on complete linkage clustering on Euclidean distances computed on PCs scores for habitat (A) and MCA scores for ecological traits (B), including *Adapis parisiensis* (in bold). **p. 150**

Chapitre 6

Figure 6.1 Audiogrammes moyens pour des superfamilles de primates actuels. Les strepsirrhiniens sont représentés en gris, les haplorhiniens en noir. Il est à noter que les haplorhiniens ont une meilleure perception des basses fréquences que les strepsirrhiniens, qui eux perçoivent mieux les hautes fréquences. De plus, un double pic (forme en W) est notable chez les haplorhiniens alors que le profil des strepsirrhiniens est en forme de V. D'après Coleman & Colbert, 2009. **p. 179**

Figure 6.2 Audiogramme théorique humain permettant de mettre en évidence les principales variables caractérisant l'audition (modifié d'après Heffner, 2004). **p. 181**

Figure 6.3 Illustration des sonogrammes pour trois types de vocalisations de l'espèce *Paragalago granti* (modifié d'après Genin *et al.*, 2016). **p. 181**

Figure 6.4 Représentation des éléments de l'appareil vocal. A) Schématisation des structures, CO : Cavité orale, CN : Cavité nasale ; B) Schématisation de la longueur des tractus vocaux, depuis la glotte jusqu'aux narines (pour le tractus nasal) et jusqu'aux lèvres (pour le tractus oral) ; C) Schématisation des filtres appliqués (causés par les compartiments du tractus vocal) sur la fréquence fondamentale F0 émise au niveau des cordes vocales et donc de la zone glottique. Les fréquences traversant le tractus vocal sont appelées formants : F1, F2, F3, F4, F5. Le nombre de formants varie en fonction de la longueur du tractus vocal. **p. 182**

Figure 6.5 Schéma théorique de la caractérisation des répertoires vocaux à travers des paramètres du spectre de fréquences. Les spectrogrammes de vocalisations (*n* vocalisations utilisées) du répertoire sont compilés pour chaque espèce. La fréquence de plus grande amplitude correspond à la fréquence dominante (*f peak*), les valeurs de fréquences du premier (q25) et du troisième (q75) quartiles caractérisent les émissions de basses et de hautes fréquences. **p. 183**

Figure 6.6 Schématisation des trois groupes d'éléments étudiés. A) Groupe **OREILLE** : Sensibilités auditives calculées via la forme de l'oreille interne ; B) Groupe **TRACTUS** : Quartiles et formants calculés via la longueur du tractus vocal et du crâne ; C) Groupe **REPERTOIRE** : Quartiles et formants calculés via les répertoires vocaux. Les lignes jaunes en pointillés indiquent les liens que nous allons tester entre les différents groupes de variables. **p. 186**

Figure 6.7 Relations entre la longueur du crâne et la longueur du tractus oral (A) et du tractus nasal (B). Les cercles bleus représentent les strepsirrhiniens et les carrés rouges les haplorhiniens. **p. 188**

Figure 6.8 Relations entre la sensibilité auditive aux hautes fréquences (32kHz) et le Quartile 75% pour deux espèces aux répertoires vocaux différents. L'espèce 1 possède un répertoire vocal basé sur des fréquences plus basses que l'espèce 2. L'espèce 1 a besoin de plus de décibels pour percevoir les hautes fréquences. Ces deux espèces et leur répertoire respectif sont donnés à titre d'exemple et ne cherche pas à illustrer de réels répertoires vocaux. **p. 190**

Figure 6.9 Relations entre la sensibilité auditive aux hautes fréquences (32kHz) et le Quartile 75% estimé à partir de la longueur du tractus nasal. Les cercles bleus représentent les strepsirrhiniens et les carrés rouges les haplorhiniens. **p. 192**

Figure 6.10 Relations entre le Quartile 25% estimé à partir de la longueur du tractus oral et les sensibilités auditives aux basses fréquences. Les cercles bleus représentent les strepsirrhiniens et les carrés rouges les haplorhiniens. **p. 193**

Figure 6.11 Relations entre le Quartile 75% estimé à partir des répertoires vocaux et les sensibilités auditives aux basses fréquences. Les cercles bleus représentent les strepsirrhiniens et les carrés rouges les haplorhiniens. **p. 193**

Figure 6.12 Modélisation du tractus vocal (ici le tractus nasal) chez *Lemur catta* et identification de la fréquence des formants en fonction de la longueur du tractus et de l'aire des sections des différentes parties de ce tractus (modifié d'après Gamba *et al.* 2017). **p. 195**

Figure 6.13 Modélisation de la propagation du son dans une cavité de structure complexe pour une fréquence de 1520 Hz. L'axe de couleur représente des variations de pression de l'air (d'après Mbailassem *et al.*, 2018). **p. 195**

Figure 6.14 Modèles 3D de moulages de tractus vocaux de deux *Eulemur* sp. A) Moulage en vue latérale gauche d'un tractus vocal mal préservé, dont le tractus nasal n'est pas conservé. B) Même moulage que précédemment, en vue $\frac{3}{4}$ droite. C) Moulage, en vue latérale gauche d'un autre spécimen, pour lequel les tractus oraux et vocaux sont préservés (permettant d'identifier les structures anatomiques). La différence de positionnement des deux moulages est notable et s'explique par la souplesse des moulages en silicone. **p. 196**

Figure 6.15 Mesure de l'angle entre la base du crâne et la face, traduisant le degré d'airorhynchie, ici chez un spécimen de l'espèce *Alouatta caraya* mâle adulte (image issue du site « Mammalian Crania Photographic Archive »). **p. 199**

Figure 6.16 Illustration de spécialisations vocales chez plusieurs espèces de primates. A) *Alouatta seniculus* ; B) *Indri indri* ; C) *Pongo pygmaeus* (modifiée d'après Dixson, 2013). **p. 200**

Figure 6.17 Illustration du crâne de quelques représentants des espèces de primates fossiles pour lesquels le degré d'airorhynchie a été mesuré. Les deux images supérieures correspondent aux Notharctidae, les trois images inférieures illustrent des espèces d'Adapidae. Les masses corporelles indiquées pour chaque espèce sont tirées de Fleagle (2013). **p. 201**

Figure 6.18 Distribution des valeurs d'airorhynchie pour les genres de primates actuels dont l'appareil vocal n'est pas spécialisé (en rouge) et les genres dont l'appareil vocal est spécialisé (en bleu). Les genres fossiles ont été reportés sur cette figure ainsi que l'intervalle de confiance à 95% de la moyenne du degré d'airorhynchie lorsque plusieurs spécimens ont été mesurés. **p. 203**

Figure 6.19 Illustration de la relation entre la masse corporelle et les fréquences émises chez les primates actuels (modifiée d'après Hauser, 1993 ; Bowling *et al.*, 2016 ; Charlton & Reby, 2016). La régression calculée sur l'ensemble de l'échantillon est illustrée en noir (pente de la droite et intervalle de confiance à 95% en pointillés). La régression calculée chez les haplorhiniens (carrés rouges) est illustrée par la droite rouge, celle pour les strepsirrhiniens (points bleus) est illustrée par la droite bleue. Les genres fossiles sont projetés sur ce graphique et représentés par les étoiles noires. **p. 205**

Discussion générale

Figure 7.A Schéma représentant les quatre axes de recherche et les principaux résultats résumant chaque thématique abordée, ainsi que leur publication associée. Les interactions entre chaque axe, indiquées par les flèches bleues, sont discutées au cours de cette synthèse générale. **p. 230**

Liste des tableaux

Chapitre 2

Tableau 2.1 Composition de l'échantillon. Les paramètres d'acquisition concernant les spécimens sont donnés en tableau 2.2 (p. XX). La systématique utilisée ici est celle de Mittermeier *et al.* (2013), la nomination initiale est précisée en description en cas de doute de systématique. **p. 29**

Tableau 2.2 Caractéristiques des spécimens : **Id.**: code d'identification; Collection (MCZ: Museum of Comparative Zoology - Harvard University; AMNH: American Museum of Natural History, New York; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; Montpellier: Université de Montpellier; Basel: Museum d'Histoire naturelle de Basel; Montauban: Museum d'Histoire naturelle de Montauban; Munich: Institut de paléontologie et de géologie de Munich; Louvain: Université catholique de Louvain; Brit. MNH: Museum d'Histoire naturelle de Londres); **Genre; Espèce; Index; Sexe** (F: Femelle, M: Mâle, I: Indéterminé); **Oreille**: Oreille étudiée (G: Gauche, D: Droite), **Scan source** (Ms MCZ: morphosource.org; Museum of Comparative Zoology, Harvard University; X-Tek HMXST225; Ms AMHN: morphosource.org; American Museum of Natural History, New York, Duke University, NYCEP, MIF; Mo: MorphOptics Biogeosciences, microCT Skyscan 1174 Bruker; ESRF: Scan fournis par Renaud Lebrun et Paul Tafforeau et les équipes ID19 et ID17 de l' European Synchrotron Radiation Facility; EPHEG: Scans fournis par Marc Godinot de l'EPHE), **Res. (mm)**: résolution des scans cubiques. **p. 61**

Chapitre 3

Table 3.1 Sample size and results for each species. Mean value estimates for MES pneumatization, TC pneumatization, cochlear length (in mm), oval window area (in mm²), and hearing sensitivity to low (250 Hz) and high (32 kHz) frequencies. Each mean is expressed with its confidence interval (95%). **p. 73**

Table 3.2 Coefficients of the linear models (adjusted using the Major Axis method) describing the dependency of MES and TC cavities dimensions to body mass. The linear models for Haplorhini and Strepsirhini are illustrated in figures 5 and 6. All variables are logged prior to the analyses. Bolded values of R² indicate significant regression models. **p. 79**

Table 3 Akaike Information Criterion (AIC.c) for Brownian-motion and OU models. Five of the OU models concerned a specific infraorder: OU.cata: Catarrhini, OU.platy: Platyrrhini, OU.tars: Tarsiiformes, OU.lemur: Lemuriformes, OU.loris: Lorisiformes. The sixth model takes into account all the infraorders together (OU.infra). **p. 81**

Table 3.S1 Specimen characteristics: **Id.**: specimen identification, Collection (MCZ: Museum of Comparative Zoology - Harvard University; AMNH: American Museum of Natural History, New York; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), **Genus, Species, Species index, Sex** (F: Female, M: Male, U: Undetermined), **Ear**: ear side (L: Left, R: Right), **Scan source** (Ms MCZ: morphosource.org; Museum of Comparative Zoology, Harvard University; X-Tek HMXST225; Ms AMHN: morphosource.org; American Museum of Natural History, New York, Duke University, NYCEP, MIF; Mo: MorphOptics Biogeosciences, microCT Skyscan 1174 Bruker; AST-RX: AST-RX, MNHN, microCT "V/TOME/x 240L"), **Res. (mm)**: Scan resolution, **MES pneumatization, TC pneumatization, Cochlear length (mm), Oval window area (mm²), Low-frequency sensitivity 250 Hz SPL (dB), High-frequency sensitivity 32 kHz SPL (dB)**. **p. 91**

Table 3.S2 Species body mass estimates in our study: based on mean body mass values (BM) from Mittermeier *et al.* (2013); for specimens of undetermined sex, we averaged BM values for male and female body mass. **p. 95**

Chapitre 4

Table 4.1 Skull characteristics for *Adapis parisiensis* specimens **p. 108**

Table 4.2 Radius of semicircular canal (in mm) and body mass estimates (in g). **p. 109**

Table 4.3 Body mass estimates (BM) based on data from the literature, general values for the species, or based on skull length (Jerison, 1973; Radinsky, 1977; Ramdarshan et al., 2016), postcranial elements (Dagosto and Terranova, 1992), molar proportions (Ramdarshan and Orliac, 2016), and molar measurements (Lanèque, 1990, equation from Gingerich et al., 1982). The check marks indicates that the values are used to estimate the mean for the corresponding specimen. NA indicates the Not Available information. **p. 110**

Table 4.4 Coefficient of agility estimates using the mean of the semicircular radius and body mass mean from the literature and molar measurement (Table 3c). **p. 111**

Table 4.5 Characteristics of semicircular canals (angles, LOG90VAR and LOGAVM). **p. 111**

Table 4.6 Characteristics of hearing sensitivity based on cochlear length and oval window area. **p. 111**

Chapitre 5

Table 5.1 Sample including Strepsirrhini, Haplorhini, extant and extinct species. Species id are used in the following figures. **p. 135**

Table 5.2 Ecological traits including: Activity pattern (Diurnal, Nocturnal, and Cathemeral which includes both night activity and diurnal activity); Social groups (Monogamous (one male and one female), Polygynous (one male and several females), Promiscuous (several males and several females)); Group size (small < 4 individuals, medium = 4-20 individuals, large < 20 individuals); Diet type expresses the main diet of each species, which may be a combination of several types (Fa: Faunivorous; Fr: Frugivorous; Fo: Folivorous; Gu: Gummivorous). Sources: Kappeler & Heymann, 1996; Kappeler & Pereira, 2003; Mittermeier et al., 2013. **p. 139**

Table 5.3 Statistical results for multiple regression without phylogenetic framework, or taking the phylogenetic framework into account. Significant results are indicated in bold. **p. 148**

Table 5.4 Predictions for ecological traits for *Adapis parisiensis*, with percentage (%) and prediction interval (\pm) at 5%. **p. 151**

Table 5.5 Predictions for environmental categories for *Adapis parisiensis*, with percentage (%) and prediction interval (\pm) at 5%. **p. 151**

Table 5.S1 Results of each measurement for the five morphological variables (with cochlear length, skull length, interaural distance and tympanic diameter expressed in mm, and oval window area expressed in mm²), and for the climatic distribution: **Af** (tropical rainforest); **Am** (tropical monsoon); **Aw** (tropical wet savanna); **As** (tropical dry savanna); **BWh** (arid climate, and hot desert); **Bsk** (arid climate, and cold steppe); **BSh** (arid climate, and hot steppe); **Cfa** (temperate climate, without dry season, with hot summer); **Cfb** (temperate climate, without dry season, with warm summer); **Csb** (temperate climate, with dry and warm summer); **Cwa** (temperate climate, with dry winter and hot summer); **Cwb** (temperate climate, with dry winter and warm summer). **p. 175**

Chapitre 6

Tableau 6.1 Présentation de l'échantillon permettant d'estimer les corrélations entre la fréquence dominante (caractéristique du répertoire vocal) et plusieurs fréquences perçues (caractéristiques des capacités auditives). Ces valeurs sont issues de la littérature (Zimmermann, 1985 ; Hauser, 1993 ; Heffner, 2004 ; Coleman, 2009 ; Nadhurou *et al.*, 2015 ; Charlton & Reby, 2016, Bowling *et al.*, 2016). Les valeurs manquantes sont indiquées par l'abréviation NA (« not available »). **p. 184**

Tableau 6.2 Spécimens utilisés pour construire la relation entre la longueur du crâne et la longueur des tractus vocaux (oral et nasal). Au total, 24 individus répartis dans quinze espèces ont été utilisées. **p. 187**

Tableau 6.3 Moyennes obtenues pour chaque espèce et pour les trois groupes de variables : **OREILLE**) Sensibilités auditives ; **TRACTUS**) Quartiles issus de la longueur des tractus vocaux ; **REPertoire**) Quartiles issus des répertoires vocaux. **p. 191**

Tableau 6.4 Degré d'airorhynchie mesuré sur les images de crânes de 51 genres de primates actuels et cinq genres de primates fossiles. Un spécimen mâle a été mesuré pour chaque genre de primate actuel, 20 spécimens (de sexe indéterminé) pour les genres fossiles. La spécialisation de l'appareil vocal est indiquée pour chaque genre actuel (d'après Dixson, 2013) et notée « ? » pour les genres fossiles. **p. 202**

Tableau 6.S1 Caractéristiques des spécimens: **Id.**: code d'identification; **Collection** (MCZ: Museum of Comparative Zoology - Harvard University; AMNH: American Museum of Natural History, New York; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; Montpellier: Université de Montpellier; Basel: Museum d'Histoire naturelle de Basel; Montauban: Museum d'Histoire naturelle de Montauban; Munich: Institut de paléontologie et de géologie de Munich; Louvain: Université catholique de Louvain; Brit. MNH: Museum d'Histoire naturelle de Londres); **Genre**; **Espèce**; **Index**; **Sexe** (F: Femelle, M: Mâle, I: Indéterminé); **Oreille**: Oreille étudiée (G: Gauche, D: Droite), **Scan source** (Ms MCZ: morphosource.org; Museum of Comparative Zoology, Harvard University; X-Tek HMXST225; Ms AMNH: morphosource.org; American Museum of Natural History, New York, Duke University, NYCEP, MIF; Mo: MorphOptics Biogeosciences, microCT Skyscan 1174 Bruker; ESRF: Scan fournis par Renaud Lebrun et Paul Tafforeau et les équipes ID19 et ID17 de l' European Synchrotron Radiation Facility; EPHEG: Scans fournis par Marc Godinot de l'EPHE), Res. (mm): résolution des scans cubiques. **p. 221**

Tableau 6.S2 Enregistrements et leurs caractéristiques, utilisés pour la construction des répertoires vocaux. Le contexte et le type de signal ont été laissés comme décrit dans les bases de données initiales (rédigées en anglais). Certains répertoires ont déjà été construits par Marco Gamba, à partir d'enregistrements réalisés lors d'études de terrain. **p. 224**

Table des matières

Remerciements

Sommaire

Chapitre 1 : Introduction, ordre des primates et anatomie de l'oreille

Chapitre 1.1 - Histoire du groupe	p. 3
<u>1.1.1 Phylogénie des Primates</u>	p. 3
<u>1.1.2 Diversité des primates</u>	p. 5
Chapitre 1.2 - Structures internes du basicrâne : anatomie, fonctions et diversité	p. 6
<u>1.2.1 Anatomie de l'oreille des primates</u>	p. 6
<u>1.2.2 Ontogénie</u>	p. 7
<u>1.2.3 Diversités morphologiques au sein des primates</u>	p. 8
Chapitre 1.3 - Les fonctions de l'oreille : audition et locomotion	p. 12
<u>1.3.1 Audition : transmission du son et perception</u>	p. 12
<i>1.3.1.1 Inférences auditives à partir de la morphologie</i>	p. 12
<i>1.3.1.2 Inférences éco-biologiques à partir de la morphologie et de la fonction</i>	p. 14
<u>1.3.2 Locomotion : équilibre et orientation</u>	p. 15
<i>1.3.2.1 Inférences locomotrices à partir de la morphologie</i>	p. 16
Chapitre 1.4 - Objectifs et problématiques	p. 17
Chapitre 1 - Références	p. 19

Chapitre 2 : Matériel et Méthodes

Chapitre 2 - Contexte	p. 27
Chapitre 2.1 - Matériel	p. 29
Chapitre 2.2 - Méthodes	p. 30
<u>2.2.1 Rayonnements électromagnétiques et microtomographie</u>	p. 30
<u>2.2.2 Traitement des fichiers et segmentation</u>	p. 32
<i>2.2.2.1 La segmentation manuelle</i>	p. 33
<i>2.2.2.2 La segmentation automatique</i>	p. 35
<i>2.2.2.3 Application à Biogéosciences</i>	p. 37
<u>2.2.3 Biomécanique</u>	p. 40
Chapitre 2.3 - Données morphologiques	p. 42
<u>2.3.1 Structures de l'oreille moyenne</u>	p. 43
<i>2.3.1.1 Anneau tympanique</i>	p. 43
<i>2.3.1.2 Pneumatisation des cavités de l'oreille moyenne</i>	p. 43
<u>2.3.2 Structures de l'oreille interne</u>	p. 44
<i>2.3.2.1 Fenêtre ovale</i>	p. 44
<i>2.3.2.2 Cochlée</i>	p. 45
<i>2.3.2.3 Canaux semi-circulaires</i>	p. 46
<u>2.3.3 Crâne</u>	p. 47
Chapitre 2.4 - Applications fonctionnelles	p. 47
Chapitre 2.5 - Données environnementales	p. 48
Chapitre 2.6 - Modes de vie	p. 49
Chapitre 2.7 - Résolutions, mesures et fiabilité du protocole	p. 53
Chapitre 2 - Discussion	p. 54
Chapitre 2 - Références	p. 58

Chapitre 3 : Caractérisation des structures internes de l'oreille et de leur diversité

Chapitre 3 - Contexte	p. 67
Publication : Middle-ear pneumatization in nonhuman primates: a comparative analysis	p. 69
<u>Introduction</u>	p. 71
<u>Materials and Methods</u>	p. 72

2.1 <i>Specimens and scanning</i>	p. 72
2.2 <i>Comparative middle ear anatomy</i>	p. 74
2.3 <i>Middle ear segmentation, MES, and TC dimensions, and the effect of body mass</i>	p. 74
2.4 <i>Degree of pneumatization, phylogeny, and statistical tests</i>	p. 76
2.5 <i>Inner ear segmentation, dimensions, and hearing sensitivity</i>	p. 76
2.6 <i>Accuracy and measurement error</i>	p. 76
<u>Results</u>	p. 77
3.1 <i>Body mass and allometries</i>	p. 78
3.2 <i>Shape and phylogeny</i>	p. 79
3.3 <i>Evolutionary models</i>	p. 81
3.4 <i>Hearing sensitivity</i>	p. 81
<u>Discussion</u>	p. 82
4.1 <i>Body mass, pneumatization and phylogeny</i>	p. 82
4.1.1 <i>Body mass, pneumatization, and allometry</i>	p. 82
4.1.2 <i>Degree of pneumatization and phylogeny</i>	p. 82
4.1.3 <i>Evolutionary models</i>	p. 82
4.2 <i>Functional roles of pneumatization</i>	p. 82
4.2.1 <i>Pressure regulation mechanisms</i>	p. 82
4.2.2 <i>Frequency modulation</i>	p. 83
4.2.3 <i>Auditory bulla size reduction</i>	p. 83
<u>Conclusion</u>	p. 84
<u>Acknowledgments</u>	p. 84
<u>References</u>	p. 84
<u>Supporting Information</u>	p. 89
Chapitre 3 - Discussion	p. 97
Chapitre 3 - Références	p. 99

Chapitre 4 : Modèle de prédiction à partir de la morphologie de l'oreille et application fossile

Chapitre 4 - Contexte	p. 103
Publication : Eocene paleoecology of <i>Adapis parisiensis</i> (Primate, Adapidae): From inner ear to lifestyle	p. 105
<u>Introduction</u>	p. 107
<u>Material and Methods</u>	p. 108
<i>Locomotor behaviors</i>	p. 110
<i>Coefficient of agility</i>	p. 110
<i>Angular velocity magnitude (AVM)</i>	p. 110
<i>Hearing sensitivity</i>	p. 113
<u>Results</u>	p. 113
<i>Locomotor Behaviors</i>	p. 113
<i>Body mass</i>	p. 113
<i>Coefficient of agility</i>	p. 113
<i>Angular Velocity magnitude</i>	p. 113
<i>Hearing sensitivity</i>	p. 113
<u>Discussion</u>	p. 114
<i>Locomotor behaviors</i>	p. 114
<i>Body mass</i>	p. 114
<i>Coefficient of agility</i>	p. 114
<i>Angular velocity magnitude</i>	p. 115
<i>Hearing sensitivity</i>	p. 115
<u>Conclusion</u>	p. 117
<u>Addendum</u>	p. 117
<u>Acknowledgements</u>	p. 117
<u>Literature cited</u>	p. 117

Chapitre 4 - Discussion	p. 121
Chapitre 4 - Références	p. 123
Chapitre 5 : Morphologie des structures de la bulle auditive et niche acoustique	
Chapitre 5 - Contexte	p. 127
<u>Introduction</u>	p. 133
<u>Material and methods</u>	p. 134
<i>Sample, scan and resolution</i>	p. 134
<i>Segmentation</i>	p. 135
<i>Measurements</i>	p. 136
<i>Ecological traits</i>	p. 138
<i>Habitat</i>	p. 140
<i>Data analysis process</i>	p. 141
Principal Component Analysis and Multiple Correspondence Analysis	p. 141
Two-block Partial Least-Squares	p. 141
Partial Least-Squares Regression and phylogeny	p. 141
Prediction	p. 142
<u>Results</u>	p. 143
<i>Scan and resolution</i>	p. 143
<i>Principal Component Analysis and Multiple Correspondence Analysis</i>	p. 144
<i>Two-block Partial Least-Squares</i>	p. 146
<i>Phylogeny and Partial Least Square Regression</i>	p. 148
<i>Predictions</i>	p. 149
<u>Discussion</u>	p. 152
<i>Acoustic niches, variable analyses and selections</i>	p. 152
<i>Phylogenetic effect</i>	p. 154
<i>Predictions</i>	p. 155
<u>Acknowledgments</u>	p. 159
Chapitre 5 - Discussion	p. 161
Chapitre 5 - References	p. 163
Chapitre 5 - Supporting Information	p. 173
Chapitre 6 : Communication orale, perception et vocalisations	
Chapitre 6 - Contexte	p. 179
Chapitre 6.1 - Paramètres acoustiques	p. 180
Chapitre 6.2 - Fréquences perçues, sensibilités auditives et fréquence dominante	p. 184
Chapitre 6.3 - Caractérisation du répertoire vocal et liens avec la fonction auditive	p. 185
<u>6.3.1 Structures de l'oreille et sensibilités auditives</u>	p. 186
<u>6.3.2 Tractus vocaux, longueur du crâne, quartiles et formants</u>	p. 187
<i>Longueur des tractus vocaux</i>	p. 187
<i>Estimations des quartiles et des formants</i>	p. 189
<u>6.3.3 Répertoires vocaux, quartiles et formants</u>	p. 189
<u>6.3.4 Relations entre les différents groupes de variables</u>	p. 190
Chapitre 6.4 - Modélisation 3D des tractus vocaux	p. 194
Chapitre 6.5 - Vocalisations chez les espèces fossiles	p. 197
Chapitre 6 - Discussion	p. 207
Chapitre 6 - Références	p. 211
Chapitre 6 - Tableaux supplémentaires	p. 219
Discussion générale	p. 227
Annexes	
Fiches espèces	p. 239
Marque page	p. 269
Liste des figures	p. 273

RÉSUMÉ

Ce travail de thèse, basé sur la micro-tomographie, a permis de mettre en évidence des relations fortes entre la forme des structures de l'oreille, leurs fonctions et l'histoire phylogénétique de l'ordre des Primates, ordre composé d'espèces dont les traits d'histoire de vie, les comportements et les morphologies sont très diversifiés. L'étude de la sensibilité auditive et de la pneumatisation des cavités de l'oreille moyenne montrent des différences significatives entre Strepsirrhini et Haplorhini. À partir de l'étude du mode et du milieu de vie d'espèces actuelles, nous avons construit un modèle de prédiction de niche acoustique, basé sur la forme de l'oreille. Ce modèle de prédiction a été testé pour une espèce fossile largement étudiée (*Adapis parisiensis*) et valide l'utilisation de l'oreille comme un proxy permettant de proposer des paléo-reconstructions. Nos travaux préliminaires suggèrent également un lien entre la forme de l'oreille, celle du crâne et les vocalisations.

MOTS CLÉS

Primate, Oreille, Morphologie, Audition, Vocalisations, Paléoécologie

ABSTRACT

This thesis, based on micro-tomographic data, highlights the strong relationships between ear shape, function and the phylogenetic history of the Primates order, with very diverse life history traits, behaviors and morphologies. The study of hearing sensitivity and pneumatization of middle ear cavities shows significant differences between Strepsirrhini and Haplorhini. We studied the lifestyle and habitat of extant species to build a model of acoustic niche based on ear shape. This predictive model was tested for a largely studied fossil species (*Adapis parisiensis*) and validated the use of the ear as a proxy in paleo-reconstructions. Some of our preliminary work also suggests a link between ear shape, skull shape and vocalizations.

KEYWORDS

Primate, Ear, Morphology, Hearing, Vocalizations, Paleoecology

