

Production et perception du langage chez les Néandertaliens

HUBLIN Jean-Jacques

Action “ Origine de l’Homme, du Langage et des Langues ”

A. FICHE ADMINISTRATIVE

Titre du projet :

Production et perception du langage chez les Néandertaliens

Mots-clés :

Néandertal, Homo sapiens, crâne, larynx, croissance, oreille moyenne, modélisation

Résumé du projet (10 lignes maximum) :

Le projet se propose de réaliser une étude comparative de l'évolution et du développement ontogénique de la base du crâne et des parties molles qui lui sont liées dans la lignée préneandertaliens/Néandertaliens et chez les hommes modernes. Il sera fait largement appel à l'utilisation d'imagerie médicale. La reconstitution par imagerie virtuelle des organes de production de la parole permettra une simulation des possibilités acoustiques du système et une révision critique des travaux antérieurs. Cette recherche sera menée avec le souci d'intégrer les différentes fonctions des régions anatomiques concernées et leur rôle adaptatif. Une étude parallèle sera menée chez l'enfant en s'attachant à comprendre la mise en place de ces structures et à apprécier leur variation individuelle. Par ailleurs, l'analyse par scanographie à rayon X de l'oreille moyenne et externe des fossiles néandertaliens et préneandertaliens permettra d'évaluer d'éventuelles différences entre leurs caractéristiques acoustiques et celles des hommes modernes.

1. Responsable scientifique du projet

Nom ...HUBLIN..... Prénom.....Jean-Jacques.....

Grade.....DR2.....

Discipline du responsable scientifique:.....Paléoanthropologue.....

Établissement de rattachementCNRS.....

Adresse professionnelle : UPR 2147, Dynamique de l'Evolution Humaine
44, rue de l'Amiral Mouchez

Code postal 75014 Commune .Paris.....

Tél 01 43 13 56 26

Fax 01 43 13 56 30

E-Mail : jj.hublin@anthropologie.u-bordeaux.fr

2. Laboratoire ou organisme de rattachement de l'équipe de recherche

Intitulé Dynamique de l'Evolution Humaine : Individus, Populations, Espèces

Type de formation (*cocher la case utile*)

- Unités CNRS : unité propre du CNRS unité associée ou mixte du CNRS

Préciser le code unité .UPR 2147.....

Préciser la délégation régionale : ...Paris A.....

- Unités hors CNRS : unité universitaire (*Préciser l'université*)

Autre (*Préciser : EPST, Association, équipe étrangère...*)

Nom du directeur de l'organisme : Jean-Jacques Hublin

Adresse : 30, Douzième Avenue.....

Code postal : 60260 Commune : Lamorlaye.....

Tél 03 44 21 91 34

Fax I _ _ _ _ _ I

3. Autre(s) laboratoires ou organisme(s) partenaires

Listes des participants :

Paléoanthropologues :

Juan Luis ARSUAGA FERRERAS, Dpto. Paleontologia, Fac. CC. Geologicas, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, Spain
Tel : 34-91-3944846, Fax : 34-91-3944849, e-mail : arsuaga@geo.ucm.es

José BRAGA, Laboratoire d'Anthropologie, Université de Bordeaux I, Avenue des Facultés, 33405 Talence, Tel : (05) 57.96.25.46, e-mail : j.braga@anthropologie.u-bordeaux.fr

Steven CHURCHILL, Biological Anthropology and Anatomy, Box 90383, Duke University, Durham NC 27708 USA, e-mail : churchy@mail-ch.acpub.duke.edu

Silvana CONDEMI, Centre de Recherche Français de Jérusalem, 5, Shimshon St., BP 547, 91004 Jerusalem, Israel, Tel : (972) 2 671 6441, Fax : (972) 2 673 5325, e-mail : silvana@md2.huji.ac.il

Robert G. FRANCISCUS, Department of Anthropology, 114 Macbride Hall, University of Iowa, Iowa City, IA 52242-1322 USA, Tel : (319) 335-1421, Fax : (319) 335-0653, e-mail : robert-franciscus@uiowa.edu

Anatomistes et Radiologistes :

Marc BRAUN, Service de Neuroradiologie Hôpital St Julien, 1 rue Foller, F- 54000 Nancy
Tel : 33.(0)3.83.85.16.18, Fax : 33.(0)3.83.85.22.36, e-mail : m.braun@chu-nancy.fr

Jacques TREIL, Clinique Pasteur, 45 avenue Lombez, 31000 Toulouse
Tel : 05.62.21.16.61, Fax : 05.62.21.16.50, e-mail : jtreil@cadrus.fr

Informaticien :

Pierre BOUCHET, UMR 7503-CNRS-LORIA-Univ Henri Poincaré- Nancy II, INPL, 23 Bld Albert 1^{er}, 54000-Nancy, Tel : 03.83.59.30.38, e-mail : Pierre.Bouchet@loria.fr

Linguiste :

Jean-Marie HOMBERT, Institut des Sciences de l'Homme, 14 Avenue Berthelot, 69363 Lyon CEDEX 07, Tel : 04.72.72.64.94, e-mail : hombert@univ-lyon2.fr

Acousticiens :

René CARRE, Département TSI, ENST, 46 rue Barrault, 75634 Paris cedex 13
Tel : (33) 01.45.81.71.90, Fax : (33) 01.45.88.79.35, e-mail : carre@tsi.enst.fr

Shinji MAEDA (consultant), Département TSI, ENST, 46 rue Barrault, 75634 Paris cedex 13
Tel: (33) 01.45.81.71.90, Fax: (33) 01.45.88.79.35, e-mail : maeda@tsi.enst.fr

Doctorants :

Rolf M. QUAM, Dept. of Anthropology, SUNY Binghamton, Binghamton, NY 13902-6000, USA
Tel : h. (607)722-1691, e-mail : br00555@binghamton.edu

Marilyne SAPALLY, Laboratoire d'Anthropologie, Université de Bordeaux 1, Avenue des facultés, 33405 Talence Cedex

M. TOLL, Biological Anthropology and Anatomy, Box 90383, Duke University, Durham NC 27708 USA

B. PROJET SCIENTIFIQUE

Introduction :

Dès les débuts de la paléoanthropologie, la capacité des différents Hominidés fossiles à produire un langage articulé complexe comparable à celui de l'homme moderne a été débattue. Cette capacité dépend avant tout de capacités neurologiques mais aussi des possibilités anatomiques de l'appareil phonatoire. L'approche de cette question s'est initialement fondée uniquement sur la paléoneurologie. Ce n'est que plus récemment que des tentatives de reconstruction des parties molles impliquées dans la production du langage ont été menées notamment par J.Laitman, E. Crelin et Ph. Lieberman dans les années 1970. Ces recherches se fondaient sur l'anatomie comparée et sur l'étude du développement ontogénique de la base du crâne et des régions anatomiques qui lui sont connectées. Elles proposaient une évaluation des capacités phonatoires de divers groupes fossiles et en particulier des Néandertaliens. La base du crâne est affectée, au cours de l'évolution du genre humain, comme au cours de son développement ontogénique d'un phénomène de flexion, en relation avec l'accroissement de la taille de l'encéphale. Chez l'enfant ce phénomène s'accompagne d'un remaniement anatomique qui aboutit à la mise en place d'un larynx en position basse propice à la production du langage articulé. La relation proposée par ces auteurs entre flexion basicraniennne et descente du larynx les a mené à une reconstitution des voies respiratoires supérieures chez certaines espèces fossiles. Dans ces reconstitutions, les néandertaliens présentent une morphologie sensiblement différente de la morphologie moderne et leur capacité à produire certains sons a pu être mise en doute. Ce modèle a été largement discuté et souvent critiqué, mais il reste une hypothèse de référence, base de toute étude de cette zone anatomique. Pour sa part l'appréciation des capacités acoustiques de l'oreille moyenne des Hominidés fossiles a été peu étudiée.

Les deux dernières décennies ont vu une augmentation très spectaculaire du matériel paléontologique disponible pour l'étude de ces problèmes. C'est ainsi par exemple que le gisement d'Atapuerca (Espagne) a livré, au sein d'une exceptionnelle série de restes préneandertaliens, des vestiges basicraniens, des vertèbres cervicales, des os hyoïdes très bien conservés et plusieurs séries d'ossicules de l'oreille moyenne. Une grande partie de ce matériel est encore inédite. Par ailleurs les progrès de l'imagerie médicale et de l'imagerie virtuelle a permis de développer les techniques de simulations anatomiques en 3D et plusieurs participants à ce projet ont joué un rôle pionnier dans la mise au point de ces techniques informatiques pour la reconstitution et l'analyse des structures internes chez les Hominidés fossiles.

Il est donc possible aujourd'hui de réexaminer les hypothèses développées par Ph. Lieberman, J. Laitman et E. Crelin en mettant en œuvre des techniques de reconstruction anatomique nouvelle et en intégrant un matériel plus abondant et mieux conservé. L'étude du système de réception acoustique sur des fossiles est, elle aussi, devenue accessible. Les éventuelles différences mises en évidence entre néandertaliens et hommes anatomiquement modernes ne présagent en rien de la capacité des premiers à élaborer un langage complexe. La mise en évidence de différences significatives, qui demanderaient à être mises en perspective à l'échelle de l'évolution du genre *Homo*, n'en demeurerait pas moins d'une grande importance pour apprécier la nature des interactions possibles entre les deux groupes.

Trois axes de recherches complémentaires seront envisagés par ce projet :

AXE 1 : RECONSTITUTION DE LA BASE DU CRANE CHEZ LES NEANDERTALIENS. CAPACITES PHONATOIRES.

La reconstruction de l'appareil vocal à partir de pièces fossiles demeure une des approches les plus importantes pour aborder la question de la capacité de parole des néandertaliens. Le premier axe de recherche sera consacré à la reconstruction en trois dimensions par ordinateur de la morphologie des voies respiratoires supérieures (du larynx aux cavités nasales et buccales) à partir d'images en 2D et 3D de crânes, de mandibules, de vertèbres cervicales et d'os hyoïdes de néandertaliens et en utilisant les principes de la reconstruction anatomique. En parallèle, l'analyse quantitative d'un certain nombre de paramètres sera menée, notamment ceux qui sont liés à la vascularisation et à l'innervation de la région basicrânienne.

La réalisation de telles reconstitutions suppose que l'on intègre les informations sur le système dans son ensemble : cavité nasale, cavité buccale, région supérieure de la gorge, et les os corrélés à ces tissus. Ces reconstructions 3D doivent nécessairement être basées sur un ou deux des crânes les plus complets de Néandertaliens. Toutefois, pour aborder le problème dans une perspective populationnelle et évolutive, il est important d'intégrer à l'étude de nombreux spécimens moins complets. Un des spécimens les plus complets (La Chapelle-aux-Saints) sur lequel on a déjà effectué des reconstructions de l'appareil vocal (Lieberman et Crelin, 1971) représente en fait une version extrême de variation cranio-faciale chez les Néandertaliens (Kidder et al., 1992 ; Yarock, 1996). Notre étude s'appuiera sur l'analyse d'un échantillon suffisant de pièces fossiles.

Nous procéderons aux travaux suivants:

1 - Scanographie des pièces néandertaliennes et préneandertaliennes disponibles en Europe et au Proche-Orient (crânes complets, base du crâne isolément, os hyoïde et de certaines pièces vertèbres cervicales) (Arsuaga, Braun, Condemi, Hublin). Une partie des données a déjà été recueillie dans le cadre de travaux déjà en cours, mais elle demande à être complétée. Cette partie du travail représente un fort investissement en temps et en ressources financières (missions et frais en milieu hospitalier) et devra être étalée au moins sur les deux premières années de la réalisation du projet. Les données numériques recueillies seront converties et stockées à des fins d'analyse morphométrique. En outre, la transformation des voxels par l'algorithme " marching cube " en triangulation de surface permettra l'utilisation du logiciel de déformation 3D Gocad dont nous avons la maîtrise .

2 - Analyse morphométrique de la relation entre l'ectobasicranion et les vertèbres cervicales (Franciscus, Toll). L'angle ectobasicranien (staphylion-hormion-basion) est un des aspects le plus dérivé de l'anatomie craniofaciale des Néandertaliens (Franciscus, 1995, 1999b) même si les raisons n'en sont pas encore comprises. Etant donnée la relation anatomique, fonctionnelle et ontogénique de l'ectobasicranion en général (et la surface du foramen magnum en particulier) par rapport aux vertèbres cervicales (surtout la C1 et la C2), nous pouvons nous attendre à des différences concomitantes dans la région du cou des Néandertaliens. Certains auteurs (Trinkaus, 1983) suggèrent des longueurs de cou relativement plus courtes chez les Néandertaliens, mais il n'y a pas eu d'analyse complète de la morphométrie d'ensemble des vertèbres cervicales. Une modélisation satisfaisante de l'anatomie des voies respiratoires supérieures nécessite des données de comparaisons sur : l'angle ectobasicrânien, la forme du *foramen magnum*, la forme et la taille de chaque vertèbre cervicale, la courbure des éléments cervicaux.

3 - Evaluation des variations de la morphologie de la fosse nasale interne et de l'ectobasicranion chez les Néandertaliens, pré-Néandertaliens (Arsuaga, Churchill, Franciscus). Une base de données des mesures de la fosse nasale interne et de l'ectobasicranion existe déjà pour le genre *Homo* (y compris les néandertaliens) et les hommes modernes de l'Ancien Monde occidental (Franciscus, 1995). Ces données ont déjà fourni des informations critiques relatives au degré de spécialisation de l'ectobasicranion en relation avec la fosse nasale interne chez les Néandertaliens (Franciscus, 1999a, 1999b). Ces données consistent en mesures linéaires standards qui aideront à délimiter les reconstructions en 3-D des voies respiratoires supérieures du petit nombre des spécimens fossiles les plus complets disponibles. Toutefois, cet ensemble de données n'inclut pas le grand échantillon d'Atapuerca (Sima de Los Huesos) dont l'importance est critique pour n'importe quelle étude de la capacité de parole chez les Néandertaliens. En plus des mesures standards linéaires, on rassemblera des données 3-D grâce à un digitaliseur (Microscribe 3 D-X : Immersion Corp.) en vue d'une comparaison à venir avec d'autres éléments fragmentaires d'autres sites.

4 - Reconstitution virtuelle des voies respiratoires supérieures des Néandertaliens (Bouchet, Braun, Churchill, Franciscus, Hublin,). Notre reconstitution se fondera

essentiellement sur un morphing de structure anatomique moderne. Il est important de considérer l'ensemble des structures de manière unique (dans un même volume) en construisant ainsi des liens paramétriques et spatiaux entre la position de la base du crâne et celle des différentes pièces laryngées et des parties molles du pharynx. La scanographie de la base du crâne, de l'appareil pharyngo-laryngé et de la colonne cervicale complète chez un échantillon d'hommes modernes permettra la constitution d'un fichier crânio-cervical type, après acquisition et choix du ou des seuils optimums pour permettre l'utilisation du logiciel Gocad. Compte tenu des résultats obtenus dans l'analyse morphométrique des spécimens néandertaliens, une adaptation morphologique virtuelle sera réalisée pour les spécimens les plus complets grâce aux grilles de déformation 3D dont certains membres de l'équipe ont une assez grande maîtrise. Ces grilles sont intéressantes parce qu'elles permettent à tout moment une maîtrise complète de la déformation et du déplacement des structures. Elles nécessitent la détermination de facteurs spatiaux de localisation entre le pharyngo-larynx et la colonne cervicale d'une part, la base du crâne et l'appareil pharyngo-laryngé d'autre part. Ces liens spatiaux étant déterminés, les déformations homothétiques seront alors appliquées à la base du crâne moderne avec pour perspective finale la réalisation d'une reconstitution la plus exacte possible des parties molles correspondant à la morphologie néandertalienne, cette modification de la base. Les résultats obtenus pourront être validés grâce à la réalisation de modèles solides par stéréolithographie.

5 - Modélisation des voies respiratoires supérieures et de leurs propriétés acoustiques) (Carre, Churchill, Franciscus, Hombert, Maeda). Une compréhension exhaustive des capacités à produire de la parole nécessite une connaissance de la taille des divers espaces de résonance des voies respiratoires supérieures (cavité nasale, sinus paranasaux, nasopharynx, cavité orale), de la résistance du flux d'air à travers ces structures, et des chemins et des régimes des flux d'air circulant à travers ces espaces. La reconstruction de l'anatomie fournit une première étape dans l'acquisition de cette information, et nous permettra d'estimer les effets de la taille des orifices nasaux (voir Franciscus et Trinkaus, 1988 vs. Schwartz et al., 1999) ainsi que la taille de la langue et sa position en phonation (e.g. Laitman et al., 1990 vs. Arensburg et al., 1990). Les reconstitutions 3D seront transformées en fonction d'aires, lesquelles correspondent à la variation de la section du conduit vocal de la glotte aux lèvres. Le passage de 3D à 2D qui est effectué ici ne pose naturellement pas de problème : en effet, d'une part, les données 3D sont des hypothèses donc relativement imprécises et d'autre part, on sait que le passage 3D vers 2D n'apporte que de légères modifications en ce qui concerne les valeurs des fréquences de formants (Motoki, et al., 2000) A partir de ces fonctions d'aire, on calculera les fréquences de résonance du conduit au moyen de l'algorithme de Badin et Fant en tenant compte des pertes classiquement admises chez l'homme (Badin and Fant, 1984). On pourra aussi retrouver la structure générale du conduit vocal et en particulier le rapport entre la longueur de la cavité buccale par rapport à celle de la cavité du pharynx. Les résultats obtenus pourront être comparés à ceux obtenus récemment par Boë et al. (1999) à partir de données géométriques cranio-faciales (Honda and Tiede, 1998). A partir de ces données, on évaluera les possibilités de production de voyelles en déterminant la dimension du triangle vocalique. Pour ceci, nous nous inspirerons des travaux de Fant (1966) et de nos propres travaux (Carré, et al., 1994; Carré, et al., 1995; Maeda and Carré, 1996). Nous avons, en particulier, mis en évidence les caractéristiques d'un conduit vocal permettant un triangle vocalique de dimension maximale. Dans ce cas, les déformations du conduit doivent être antisymétriques. Mais les déformations dissymétriques que l'on observe chez la femme (et chez l'enfant) ne conduisent pas à des réductions notables de la dimension du triangle vocalique. La communication parlée chez la femme et chez l'enfant ne paraît d'ailleurs pas être d'efficacité inférieure à celle de l'homme. La théorie de Lieberman et Crelin (1971) conduisant à la nécessité d'une cavité de pharynx de dimension égale à celle de la bouche nous paraît pour le moins discutable.

En plus du bénéfice direct d'une meilleure compréhension des capacités à parler des Néandertaliens, la recherche proposée dans l'Axe 1 nous aidera à poser deux importantes questions concernant la recherche actuelle sur la physiologie respiratoire des Néandertaliens. La première concerne la nature précise des similitudes ou des différences de l'anatomie des voies respiratoires supérieures chez les néandertaliens et les hommes modernes. Différents points de vue existent d'ores et déjà (Schwartz et Tattersall, 1996; Schwartz et al., 1999 vs. Franciscus, 1999, Yokley, 1999) et sont en partie liés à des problèmes de définition des différences, différences dans les mesures utilisées, différences dans l'échantillonnage, et souvent dépendantes de spécimens moins complets. La seconde concerne les explications fonctionnelles et adaptatives qui sont sous-jacentes au schéma morphologique des voies supérieures respiratoires des Néandertaliens. L'interprétation des différences entre Néandertaliens et Hommes modernes dans l'anatomie orale et nasale a été difficile en raison de la compréhension insuffisante de ce que sont exactement ces différences et de la nature multifonctionnelle de la région des voies respiratoires supérieures. Elles sont impliquées dans la production de parole, la respiration, la thermorégulation la mastication et la déglutition et les interactions entre leur développement et celle du cerveau et de la zone basicrânienne. Essayer de

comprendre la production de la parole sans connaître ces autres exigences fonctionnelles est nécessairement incomplet. Nous nous attacherons à une meilleure compréhension des fonctions et du rôle que joue la production de la parole dans l'évolution des voies respiratoires supérieures chez les Néandertaliens.

AXE 2 : DEVELOPPEMENT ONTOGENIQUE DE LA BASE DU CRANE (Braga, Hublin, Sapally, Treil) :

La phonation implique plusieurs structures anatomiques : le larynx et son armature cartilagineuse, un ensemble de muscles reliant les cartilages du larynx à l'os hyoïde et à la base du crâne, à la mandibule et à la ceinture scapulaire, la langue, le palais osseux, ainsi que des nerfs et vaisseaux. La majeure partie est en fait constituée de structures molles, non conservables après la mort, ce qui représente un handicap pour l'étude du langage chez les fossiles. Or, les paléoanthropologues ne peuvent accéder qu'aux structures osseuses. Celles impliquées dans le langage sont : la mandibule, le palais, la base du crâne et l'os hyoïde.

Des travaux (Laitman et *al.*, 1976 ; Laitman et *al.*, 1978) se fondent sur l'existence d'un lien entre la position du larynx et du pharynx et le degré de flexion de la base du crâne chez les Primates actuels. Ces études, établies sur des mesures de distances dans le plan sagittal, au niveau de la base du crâne, décrivent, en effet, que parallèlement au phénomène de flexion de la base du crâne au cours de la croissance de l'enfant, le larynx passe d'une position haute à une position basse. Les chimpanzés conservent, par contre, un larynx en position haute.

Il faut cependant noter que la plupart des travaux mettant en relation une morphologie particulière à la capacité, ou incapacité, au langage concernent les adultes et que les critères retenus ne sont souvent que très indirectement liés à la phonation elle-même. Laitman et *al.* (1978) ne considèrent que des distances au niveau de la base du crâne. La taille de la section du canal hypoglosse, considérée par Kay et *al.* (1998) s'est avérée ne pas être corrélée à une capacité au langage (De Gusta et *al.*, 1999). Il faut prendre en compte des critères morphologiques qui sont reliés, d'une part, au développement du cerveau (qui est l'élément majeur intervenant dans la capacité cognitive au langage), et d'autre part à des structures en rapport direct avec le langage, telles que l'os hyoïde, le palais et la base du crâne (par sa forme et par la présence de foramens par où transitent nerfs et vaisseaux et de zones d'insertion de muscles du larynx).

Un élément-clé des discussions qui ont entouré les travaux sur le développement du langage chez les néandertaliens est la question de la mise en place de la flexion basi-crânienne et de son influence sur un certain nombre de parties molles. Le phénomène de flexion intervient très tôt au cours de l'ontogenèse, pendant la période prénatale. La base du crâne constitue une zone charnière dont la morphologie est dépendante de celle du palais, et de la taille de l'encéphale. Deshayes (1986) montre qu'il existe une relation entre la base du crâne et le massif facial, les mouvements des os de la base, au cours du développement induiraient ceux des os de la face et du palais : "Il existe un équilibre entre la base du crâne et son degré de flexion, la charnière crânio-cervicale et le palais osseux" (Deshayes M.J., 1986, p. 18).

L'analyse du développement de la région sphéno-occipitale est donc d'un intérêt capital pour nous éclairer sur les liens existant entre l'aptitude physique au langage et, la morphologie et l'organisation spatiale du squelette basicrânien. De plus, pour mieux comprendre l'évolution morphologique de la base, reliée à celle de la face et à la position de l'os hyoïde et du larynx, il est nécessaire de s'intéresser aux premières étapes du développement, dès le stade foetal.

Nous utiliserons pour cela les moyens de l'imagerie médicale (tomodensitométrie). Nous proposons **une analyse tridimensionnelle de l'évolution architecturale de la base du crâne et de la face, au cours de l'ontogenèse, en relation avec la position de l'os hyoïde**. Nous nous proposons de d'analyser les changements morphologiques intervenant au niveau de la base et de la face au cours de la croissance relativement à l'os hyoïde, chez des foetus et chez l'enfant, et de comparer les résultats à ceux que nous obtiendrons chez les chimpanzés immatures (*Pan paniscus*).

En ce qui concerne les enfants, il s'agit d'examen *in vivo* sur des échantillons pour lesquels nous connaissons l'âge, le sexe et l'origine ethnique des sujets. Nous disposons déjà d'une trentaine d'examen d'enfants. D'autres acquisitions nous permettrait d'augmenter la taille de cet échantillon. En ce qui concerne le stade foetal, nous disposons d'ores et déjà d'une quarantaine d'examen de foetus, d'autant de chimpanzés nains immatures (*Pan paniscus* provenant du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Bruxelles)

Les données seront recueillies et analysées grâce au module céphalométrique du logiciel C2000 (CIRAD, Montpellier). Cet outil informatique permet d'appliquer une méthode de biométrie tridimensionnelle (Treil et *al.*, 1997 et 1999) qui utilise les axes d'inertie d'objets sélectionnés (ex : os ou dents). Les axes d'inertie permettent de définir la forme (par leur orientation) et la taille (par leur intensité) de ces objets. Il sera ainsi possible de mesurer des distances, surfaces et volumes ainsi que des angles, et surtout de calculer l'orientation dans l'espace des os les uns par rapport aux autres. La

reconstruction céphalométrique est effectuée à partir de la sélection de points de repère anatomiques significatifs. Cela signifie qu'ils ne sont pas choisis arbitrairement. Ils sont au contraire liés aux afférences et efférences vasculo-nerveuses, nous suivons ainsi le modèle des matrices fonctionnelles de Moss (1969). Soulignons ici qu'un lien entre la position de l'os hyoïde et le complexe maxillo-mandibulaire a été mis en évidence chez l'Homme, par le Docteur Treil, grâce à l'outil decéphalométrie 3D.

Une telle approche quantitative de la croissance représente un atout car l'évolution architecturale du crâne au cours de l'ontogenèse chez l'Homme et les Grands Singes n'a, jusqu'ici, pas fait l'objet d'une étude tridimensionnelle. Ce travail pourra déboucher sur une analyse et une interprétation plus pertinentes des restes de Néandertaliens juvéniles dont nous disposons. De la même façon que chez l'adulte une ou plusieurs reconstitutions pourront être établies et leurs possibilités phonatoires établies par les acousticiens. Dans cette étude, comme précédemment, l'obtention d'un triangle vocalique de dimension maximale ne sera pas la condition essentielle pour évaluer les capacités de production de parole.

AXE 3 : L'AUDITION CHEZ LES NEANDERTALIENS (Arsuaga, Carre, Hublin, Quam)

Le rôle de l'oreille moyenne est d'effectuer une adaptation d'impédance entre le milieu extérieur et le milieu liquide de l'oreille interne ceci par l'intermédiaire des osselets. C'est aussi un organe de protection de l'oreille interne grâce aux muscles tympaniques qui peuvent atténuer l'amplitude de vibration de la membrane tympanique. Les études précédentes sur les osselets de l'oreille des hommes fossiles ont été peu nombreuses et espacées à cause de leur rareté (Angel, 1972, Arensburg et Nathan, 1972 ; Arensburg et al., 1981 ; Arensburg et al., 1996, Rak et Clarke, 1979; Heim, 1982 ; Tillier, 1999). La nature fragile de ces os fait qu'ils ne sont presque jamais conservés et l'échantillon total des osselets de l'oreille du pléistocène est d'environ 20 spécimens. Il y a eu davantage d'études consacrées aux populations récentes (Heron, 1923; Arensburg et al., 1981; Blumer et al., 1982; Lisonek et al., 1986; Siori et al., 1995). Toutefois ces dernières ont donné lieu à des résultats contradictoires : certains auteurs déclarant que des affiliations de populations pouvaient s'établir grâce aux dimensions des os de l'oreille (Blumer et al., 1982; Siori et al., 1995) et d'autres ne trouvant aucune différence importante entre les populations. De même, les quelques études effectuées sur des osselets de l'oreille des *Homo* du Pléistocène n'ont suggéré que peu de différences avec les populations actuelles (Angel, 1972; Arensburg et Nathan, 1972; Arensburg et al., 1996; Heim, 1982; Tillier, 1999). La seule étude publiée sur un os d'oreille d'Australopithèque (Rak et Clarke, 1979), montre que cet os est très différent de ceux des hommes modernes. En fait, plus différent que ne le sont des os modernes de ceux des chimpanzés et des gorilles. Les études d'osselets chez les différents groupes de primates suggèrent que l'osselet le plus externe, le malleus, est le plus variable, tandis que le plus interne, stapes, est le plus stable (Hershkovitz, 1977; Masali et Chiarelli, 1967; Masali, 1971). L'insertion du stapes dans la fenêtre ovale limite la variation aux dimensions de cet os, alors que l'insertion de la membrane tympanique du malleus permet une plus grande variabilité.

Les études portant sur les hommes actuels ont établi que les osselets sont complètement formés et atteignent leur taille adulte durant le développement intra-utérin (Arione, 1923; Bouchet et Giraud, 1968). A la naissance, ils montrent déjà une morphologie adulte. On n'a pas montré de dimorphisme sexuel à partir de la taille des osselets. La morphologie de ces os semble être essentiellement déterminée génétiquement.

L'étude que nous proposons repose à la fois sur des observations morphologiques et des prises de mesures sur les osselets de l'oreille moyenne des Hominidés Pleistocènes afin de déterminer les différences d'anatomie et de capacités auditives entre groupes fossiles et hommes actuels. Une série de 26 mesures prises sur les trois osselets de spécimens pléistocènes sera comparée à des données recueillies sur un grand échantillon d'osselets d'hommes modernes (conservés en Israël) afin de tenter d'identifier des différences taxonomiques. Les osselets proviennent de spécimens de préneandertaliens, néandertaliens et d'hommes modernes. Trois des mesures (longueurs du manubrium du malleus, longueur du long crus de l'incus, et la surface du plateau du stapes) seront utilisées pour élaborer un modèle morphométrique qui permettra d'étudier les capacités auditives de l'oreille externe et moyenne. De plus, les observations morphologiques sur le malleus, l'incus et le stapes permettront d'éclaircir la nature des changements survenus à travers le temps. C'est la première recherche effectuée sur le grand échantillon d'osselets inédits d'une population de préneandertaliens du site pléistocène moyen de Sima de los Huesos dans la Sierra d'Atapuerca au nord de l'Espagne (Arsuaga, et al. 1997; Bischoff et al., 1997). L'échantillon de ce site nous fournit un très grand nombre d'osselets bien conservés et élargit notre connaissance des structures anatomiques jusqu'au Pléistocène moyen. Pour la première fois nous pouvons étudier les capacités auditives de différents groupes d'hominidés et leurs implications dans l'apparition de la parole.

Modélisation morphométrique et capacités auditives

Un modèle morphométrique pour déterminer les capacités auditives a été élaboré (Masali et al., 1991) ; il est basé sur les aspects anatomiques fondamentaux de l'oreille moyenne et externe (Liston et Duvall, 1988; Rosowski, 1996; Gelfand, 1998). Ce modèle a déjà été appliqué au spécimen néandertalien de Monté Circeo 1 (Masali et al., 1991).

Transmission sonore :

Quand les ondes sonores passent de l'air environnant à la cochlée (remplie de liquide) dans l'oreille interne, 99% de l'énergie sonore (environ 30 décibels) est perdue en raison du changement de milieu (Masali et al., 1991; Gelfand, 1998). Deux mécanismes compensatoires agissent. La chaîne des osselets produit une augmentation de l'intensité de l'énergie sonore frappant la membrane tympanique (Liston et Duvall, 1988; Rosowski, 1996; Gelfand, 1998). Par ailleurs une amplification résulte de la disparité de taille entre la membrane tympanique et le plateau du stapes qui transmet l'énergie jusqu'à l'oreille interne et la cochlée à travers la fenêtre ovale (Liston et Duvall, 1988; Rosowski, 1996; Gelfand, 1998).

Une formule reposant sur quatre mesures simples peut déterminer quel pourcentage d'énergie sonore est perdu entre l'environnement extérieur et l'oreille interne (Masali et al., 1991)(figure 2). La proportion des bras de levier du malleus et de l'incus qui transmettent l'énergie de la membrane tympanique au stapes, donne une estimation de l'augmentation de l'intensité. La proportion de la surface de la membrane tympanique par rapport à la zone du plateau de l'étrier donne une estimation de l'augmentation de la pression. Combinés, ces deux indices nous renseignent sur des capacités auditives de l'oreille moyenne (Liston et Duvall, 1988; Rosowski, 1996; Gelfand, 1998).

L'application préliminaire du modèle aux grands singes, aux hommes modernes et à quelques néandertaliens suggère des implications intéressantes (Masali et al., 1991; Masali, 1992). Tous les grands singes transmettent un pourcentage beaucoup plus important d'énergie sonore à l'oreille interne, de l'ordre de 90%, tandis que les hommes modernes souffrent d'une perte d'énergie beaucoup plus grande, en transmettant seulement un peu de la moitié (53-58%) à l'oreille interne. Les néandertaliens inclus dans cette étude montrent une perte de transmission d'énergie un peu plus importante que chez les hommes modernes. Cependant la surface de la membrane tympanique est légèrement plus grande chez les néandertaliens (Masali et al., 1991).

Fréquence fondamentale :

Le second volet du modèle morphométrique suppose de calculer la fréquence fondamentale de résonance du canal auditif externe. La longueur du canal est directement liée à sa fréquence fondamentale de résonance (Masali et al., 1991; Gelfand, 1998). Un tel canal résonne à une fréquence dont la longueur d'onde est 4 fois la longueur du canal, et Gelfand (1998) suggère une fréquence fondamentale de résonance d'un canal auditif d'homme moderne d'environ 3800Hz. Des études cliniques suggèrent que les caractéristiques de résonance du canal de l'oreille créent une amplification de niveau des sons de 15 décibels à environ 4000 Hz, proche de la fréquence fondamentale de résonance (Gelfand, 1998). Pour les grands singes Masali et coll. (1991) font état d'une fréquence fondamentale de résonance allant de 1560Hz pour le gorille à environ 2150Hz chez le chimpanzé. Un lien existe entre la gamme des fréquences émises durant la communication et les fréquences au seuil auditif le plus bas (Shaw, 1974). En général, aux fréquences plus basses les anthropoïdes tendent à avoir une plus grande acuité auditive que les prosimiens (Eisenman, 1978; Stebbins, 1983). Une analyse acoustique des cris produits par les grands singes démontre un lien entre leur gamme de fréquences et la fréquence fondamentale des différents conduits auditifs (Schaller, 1963; MacKinnon, 1974; Goodall, 1986). Les deux spécimens néandertaliens étudiés par Masali et al. (1991) ont des fréquences fondamentales de résonance qui peuvent se classer dans la gamme des hommes modernes mais au-dessus de la moyenne. Il est intéressant de noter que les précédentes reconstructions de l'appareil auditif des Néandertaliens (Lieberman, 1975; Laitman et Heimbuch, 1982; Laitman et al., 1979) laissaient supposer la production de fréquences émises un peu plus hautes.

Matériel et Méthodes :

L'application du modèle morphométrique décrit ci-dessus aux spécimens fossiles est rendue difficile par l'état fragmentaire et incomplet des pièces. Heureusement, l'enfant néandertalien de La Ferrassie 3 et l'os temporal du Paléolithique moyen de Darra-i-Kur présentent une chaîne complète d'osselets et des méats auditifs externes complets du même côté (Heim, 1982; Angel, 1972). De plus, la surface du plateau du stapes est fortement corrélée aux dimensions de la fenêtre ovale. Des spécimens comme celui de Qafzeh 11 peuvent aussi être inclus dans l'analyse (Arensburg et Nathan, 1972; Tillier, 1999). L'application de la seconde partie du modèle est moins problématique étant donnée que la seule mesure nécessaire est la longueur du canal auditif et cette structure est conservée sur de nombreux spécimens. Les restes pré-néandertaliens encore inédits de Sima de los Huesos

représentent le plus grand échantillon connu au monde d'osselets de l'oreille. Les osselets conservés de ce site comprennent trois spécimens de malleus et d'incus et un stapes. La chaîne osseuse la plus complète de ce site est le malleus et le stapes du Crâne 5 dont le canal auditif externe est lui aussi conservé. La substitution des trois incus conservés de ce même échantillon à une chaîne ossiculaire hypothétique nous donnerait une idée de la variation d'énergie transmise jusqu'à l'oreille interne. L'échantillon disponible (Prénéandertaliens, Néandertaliens et hommes modernes) est réduit. Il peut cependant permettre d'apprécier l'évolution de ces structures sur 300 000 ans.

L'utilisation du modèle morphométrique suppose l'acquisition de cinq dimensions conservées sur un seul spécimen pour déterminer les capacités auditives de l'os temporal. Les longueurs de bras-levers du malleus et de l'incus, la surface du plateau du stapes et la longueur du canal auditif peuvent être mesurés directement à partir des fossiles. Toutefois calculer les surfaces de la membrane tympanique et de la fenêtre ovale (comme substitut pour les dimensions du stapes quand celui-ci n'est pas conservé) nécessite l'utilisation du scanner. Le crâne 5 d'Atapuerca, La Ferrassie 3, Qafzeh 11 et Darra-i-Kur seront scannés pour nous donner une estimation de la surface de la membrane tympanique.

L'étude de néandertaliens isolés (12) sera complétée par l'analyse de deux séries importantes. La série de Simas de los Huesos comporte 3 crânes complets et 13 temporaux isolés (Martinez et Arsuaga, 1997). Il y a également 13 spécimens de Krapina convenablement conservés. Ces deux échantillons sont ce que nous avons de plus proche des populations pléistocène et représentent des individus apparentés. Nous étudierons également un échantillon minimum de 30 hommes modernes

Les travaux menés sur l'oreille moyenne et sur le conduit auditif externe seront comparés au résultats obtenus dans les axes 1 et 2 et le cas échéant se valider mutuellement.

Bibliographie

- Angel, L. (1972). A Middle Paleolithic temporal bone from Darra-i-Kur, Afghanistan. *Trans. Am. Phil. Soc.* 62(4) : 54-56.
- Arensburg, B. et Nathan, H. (1972). A propos de deux osselets de l'oreille moyenne d'un Néandertaloïde trouvés à Qafzeh (Israël). *L'Anthropologie*, Paris, 76(3-4) : 301-08.
- Arensburg, B., Nathan, H. and Ziv, M. (1977). Malleus fixed (ossified) to the tegmen tympani in an ancient skeleton in Israel. *Ann. Otol. Rhin. Laryng.* 86 : 1-5.
- Arensburg, B., Harell, M. and Nathan, H. (1981). The human middle ear ossicles : morphometry and taxonomic implications. *J. Hum. Evol.* 10 : 199-205.
- Arensburg B, Schepartz LA, Tillier AM, Vandermeersch B, Rak Y. (1990). A reappraisal of the anatomical basis for speech in Middle Palaeolithic hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 83:137-146.
- Arensburg, B., Pap, I., Tillier, A.-M. and Chech, M. (1996). The Subalyuk 2 middle ear stapes. *Int. J. Osteoarchaeol.* 6 : 185-88.
- Arione, L. (1923). Variazioni della grandezza degli ossicini dell'udito nel periodo di accrescimento e nell'adulto. *Monitore Zoologica Italiano* 34 : 3-7.
- Arsuaga, J., Martinez, I., Gracia, A. and Lorenzo, C. (1997). The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *J. Hum. Evol.* 33(2/3) : 219-82.
- Birkby, W. and gregg, J. (1975). Otosclerotic stapedial footplate fixation in an 18th century burial. *Am. J. phys. Anthropol.* 42 : 81-84.
- Bischoff, J., Fitzpatrick, J., leon, L., Arsuaga, J.L., falgueres, C., Bahain, J. and Bullen, T. (1997). Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *J. Hum. Evol.* 33(2/3) : 129-54.
- Blumer, W., Freedman, L. and Lofgren, M. (1982). Middle ear ossicles of Australian aborigines. *Archaeol. Oceania* 17 : 127-31.
- Bouchet, A. et Giraud, M. (1968). Contribution à l'étude morphologique et radiologique des osselets de l'ouïe. *C.R. Assoc. Anatom.* 53 : 588-600.
- Braga, J. et Hublin, J.-J. (1998). What do carotid canals tell us about human brain evolution ? *Am. J. Phys. Anthropol.* (Suppl.26), p.112.
- Braun, M. (1996). Applications de la scanographie à RX et de l'imagerie virtuelle en paléontologie humaine. Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Bruinjtes, T. (1990). The auditory ossicles in human skeletal remains from a leper cemetery in Chichester, England. *J. Archaeol. Sci.* 17 : 627-33.

- Carré, R., Lindblom, B. and MacNeilage, P. (1995). Rôle de l'acoustique dans l'évolution du conduit vocal humain. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, t. 30, série IIB : 471-476.
- Churchill SE, Shackelford LL, Georgi JN, Black MT. (1999). Morphological variation in the upper respiratory tract and airflow dynamics. *Am J Phys Anthropol Suppl.* 28:107 (abs.).
- Daniel, H., Schmidt, R., Fulghum, R. and Ruckriegel, L. (1988). Otitis media : a problem for the physical anthropologists. *Yrbk. Phys.Anthropol.* 31 : 143-67.
- DeGusta D., Gilbert W.H. et Turner S.P. (1999). Hypoglossal canal size and hominid speech. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96 : 1800-1804.
- Deshayes M.J. (1986). Croissance craniofaciale et orthodontie. Apports de la biodynamique crânienne. Masson (ed).
- Eisenman, L. (1978). Vocal Communication in Primates. In C. Noback (ed.) : *Sensory Systems of Primates*. New York, Plenum Press : 93-108.
- Elder, J. (1934). Auditory acuity of the chimpanzee. *J. Comp. Psychol.* 17 : 157-83.
- Franciscus RG, Trinkaus E. (1988). The Neandertal nose. *American Journal of Physical Anthropology* 75:209-210.
- Franciscus RG. (1995). Later Pleistocene Nasofacial Variation in Western Eurasia and Africa and Modern Human Origins. Ph.D. Dissertation, University of New Mexico, Albuquerque.
- Franciscus RG. (1999a). Neandertal nasal structures and upper respiratory tract "specialization". *Proc Natl Acad Sci* 96:1805-1809.
- Franciscus RG (1999b). Unique vs. non-unique aspects of Neandertal upper respiratory anatomy. *J. Hum. Evol.* 36:A7.
- Gelfand, S. (1998). *Hearing. An Introduction to Psychological and physiological Acoustics*. Third Edition. New York : Marcel Dekker, Inc.
- Georgi JN, Churchill SE, Shackelford LL, Black MT. 1999. Nasal valve function and location as determined by *in vitro* fluid flow studies. *Am J Phys Anthropol Suppl.* 28:133-134.
- Goodall, J. (1986). *The Chimpanzees of Gombe. Patterns of Behavior*. Cambridge, Mass. : Harvard University Press.
- Heim, J.L. (1982). *Les Enfants Néandertaliens de La Ferrassie*. Paris : Masson.
- Heron, I. (1923). Measurements and observations upon the human auditory ossicles. *Am. J. Phys. Anthropol.* 6(1) 11-26.
- Hershkovitz, I. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini) with an Introduction to Primates*. Vol. I. Chicago : University of Chicago Press.
- Holzhueter, A., Gregg, J. and Clifford, S. (1965). A search for stapes footplate fixation in an Indian population, prehistoric and historic. *Am. J. Phys. Anthropol.* 23 : 35-40.
- Hublin, J.J., Spoor, F., Braun, M., Zonneveld, F., Condemi, S. (1996). A late Neandertal associated with Upper Paleolithic artefacts. *Nature* 381 : 224-226.
- Hublin, J-J. (1998). Climatic Changes, Paleogeography, and the Evolution of the Neandertals. In T. Akazawa, K. Aoki, and O. Bar-Yosef. *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*. Plenum press New York : 295-310.
- Kay R.F., Cartmill M et Ballow M. (1998). The hypoglossal canal and the origin of human vocal behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95 : 5417-5419.
- Kidder JH, Jantz RL, and Smith FH (1992). Defining modern humans: A multivariate approach. In G Bräuer and FH Smith (eds.): *Continuity or Replacement: Controversies in Homo sapiens Evolution*. Rotterdam: A.A. Balkema, pp. 157-177.
- Laitman J.T., Phil M. et Crelin E.S. (1976). Postnatal development of the basicranium and vocal tract region in man. in Bosma J. (ed), *Symposium on development of the basicranium*, DHEW Publication, Bethesda, pp206-219.
- Laitman J.T., Heimbuch R.C. et Crelin E.S. (1978). Developmental change in a basicranial line and its relationship to upper respiratory system in living primates. *Am. J. Anat.*, 152 : 467-482.
- Laitman, J., Heimbuch, R. and Crelin, E. (1979). The basicranium of fossil hominids as an indicator of their upper respiratory system. *Am. J. Phys. Anthropol.* 51 : 15-34.
- Laitman, J. and Heimbuch, R. (1982). The basicranium of Plio-Pleistocene hominids as an indicator of their upper respiratory system. *Am. J. Phys. Anthropol.* 559 : 323-43.
- Laitman JT, Reidenberg JS, Gannon PJ, Johanson B, Landahl K, Lieberman P. (1990). The Kebara hyoid: What can it tell us about the evolution of the hominid vocal tract? *Am J Phys Anthropol* 81:254 (abs.).

- Laitman JT, Reidenberg JS, Friedland DR, Gannon PJ. (1991). What sayeth thou Neandertal? A look at the evolution of their vocal tract and speech. *Am J Phys Anthropol* [Suppl] 12:109 (abs.).
- Laitman JT, Reidenberg JS, Friedland DR, Reidenberg BE, Gannon PJ. (1993). Neandertal upper respiratory specializations and their effect upon respiration and speech. *Am J Phys Anthropol* [Suppl] 16:129 (abs.).
- Lieberman P, Crelin ES. (1971). On the speech of Neanderthal man. *Linguistic Inquiry* 2:203-222.
- Lieberman, P. (1975). *On the Origin of Language*. New York : Macmillan.
- Lieberman P. (1992). On Neanderthal speech and Neanderthal extinction. *Curr Anthropol* 33:409-410.
- Lisonek, P., Kutal, M., Peske, L. and Kubinek, R. (1986). Auditory ossicles from archaeological finds. *Anthropologie* (Brno) 24(2-3) : 185-88.
- Liston, S. and Duvall, A. (1988). Embryology, anatomy and physiology of the ear. In G. Adams, L. Boies and P. Hilger (eds.) : *Boies Fundamentals of Otolaryngology. Sixth Edition*. Philadelphia : W.B. Saunders Co. : 27-38.
- MacKinnon, J. (1974). The behavior and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Animal behavior* 22 : 3-74.
- Martinez, I. and Arsuaga, J.L. (1997). The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. *J. Hum. Evol.* 33(2/3) : 283-318.
- Masali, M. and Chiarelli, B. (1967). The ear bones of Old World primates. In D. Starck, R. Schneider and H. Kuhn (eds.) : *Neue Ergebnisse der Primatologie*. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag : 145-49.
- Masali, M. (1971). Morphometry of ear bones of some New World primates : *Proceedings of the 3rd International Congress of Primatology*. Zurich : 226-32.
- Masali, M., Maffei, M. and Tarli, S. (1991). Application of a morphometric model for the reconstruction of some functional characteristics of the external and middle ear in Circeo 1. In M. Piperno and G. Scichilone (eds.) : *The Circeo 1 Neandertal Skull : Studies and Documentation*. Rome : Istituto Poligrafico e Zecca Dello Stato : 321-38.
- Masali, M. (1992). The ear ossicles and the evolution of the primate ear : a biomechanical approach. *Hum. Evol.* 7(4) : 1-5.
- Moss M.L et Salentijn L. (1969). The primary role of functional matrices in facial growth. *Orthodontics*, 55 : 566-574.
- Price, J. and Milleson, T. (1974). A radiographic examination of the left temporal bone of Kabwe man, Broken Hill Mine, Zambia. *J. Archaeol. Sci.* 1 : 285-89.
- Quam, Rolf M. and Smith, Fred H. (1998). A Reassessment of the Tabun C2 Mandible. In : T. Akazawa, K. Aoki, and O. Bar-Yosef. *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*. Plenum press New York : 405-422.
- Rak, Y. and Clarke, R. (1979). Ear ossicles of *Australopithecus robustus*. *Nature* 279 : 62-63.
- Rosowski, J. (1996). Models of external- and middle-ear function. In H. Hawkins, T. McMullen, A. Popper and R. Fay (eds.) : *Auditory Computation*. New York : Springer-Verlag : 15-61.
- Schaller, G. (1963). *The Mountain Gorilla : Ecology and Behavior*. Chicago : University of Chicago Press.
- Schreck S, Sullivan KJ, Ho CM, Chang HK. (1993). Correlations between flow resistance and geometry in a model of the human nose. *J Applied Physiol* 75:1767-1775.
- Schwartz JH, Tattersall I. (1996). Significance of some previously unrecognized apomorphies in the nasal region of *Homo neanderthalensis*. *Proc Natl Acad Sci* 93:10852-10854.
- Schwartz JH, Tattersall I, Laitman JL. (1999). New thoughts on Neanderthal behavior: evidence from nasal morphology. In: Ullrich H, editor. *Hominid Evolution: Lifestyles and Strategies*. Gelsenkirchen/Schwelm: Edition Archaea. p 166-186.
- Shaw, A. (1974). The external ear. In W. Keidel and W. Neff (eds.) : *Handbook of Sensory Physiology*. Berlin : Springer : 455-90.
- Siori, M., Monchietto, M. and Masali, M. (1995). Morphometrics of human auditory ossicles from Antinoe Necropolis (Egypt). *Int. J. Anthropol.* 10 (1) : 29-36.
- Stebbins, W. (1983). *The Acoustic Sense of Animals*. Cambridge, Mass. : Harvard University press.
- Subramaniam RP, Richardson RB, Morgan KT, Kimbell JS, Guilmette RA. (1998). Computational fluid dynamic simulations of inspiratory airflow in the human nose and nasopharynx. *Inhalation Toxicology* 10:473-502.
- Tillier, A.M. (1999). *Les Enfants Moustériens de Qafzeh : Interpretation Phylogénétique et Paléoaurologique*. Paris : CNRS Editions.
- Treil J., Madrid C., Jaeger M., Casteigt J. et Borianne P. (1997). Biométrie tridimensionnelle maxillo-faciale. *Biom. Hum. et Anthropol.*, 15 (1-2) : 65-73.

- Treil J., Casteigt J., Borianne P., Madrid C., Jaeger M. et de Bonnecaze P. (1999). L'équilibre architectural de la face : un concept céphalométrique 3D. *Rev. Stomatol. Chir. Maxillofac.*, 100 (3) : 111-122.
- Trinkaus E. (1983). *The Shanidar Neandertals*. New York: Academic Press.
- Yaroch LA. (1996). Shape analysis using the thin-plate spline: Neandertal cranial shape as an example. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 39:43-89.
- Yokley TR. (). Variation in Neandertal internal nasal morphology: evidence from Krapina and Vindija. *Am J Phys Anthropol Suppl.* 28:283 (abs.).
- Ziemann-Becker, B., Pirsig, W., Teschler-Nicola, M. and Lenders, H. (1994). Stapedial footplate fixation in a 4,000-year-old temporal bone from Franzhausen II, Austria. *Int. J. Osteoarchaeol.* 4 : 241-46