

## Évolution / Evolution

## Le système vestibulaire : anatomie fonctionnelle et comparée, évolution et développement

Werner Graf\*, François Klam

*Laboratoire « physiologie de la perception et de l'action »,  
CNRS/Collège de France, 11 place Marcelin-Berthelot, 75231 Paris cedex 05, France*Reçu et accepté après révision le 1<sup>er</sup> décembre 2005

Disponible sur internet le 29 mars 2006

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

## Résumé

Les canaux semi-circulaires du labyrinthe des Vertébrés représentent une des solutions biologiques pour la détection du mouvement dans l'espace tridimensionnel. La forme aboutie du labyrinthe comprend six canaux, trois de chaque côté de la tête. Les canaux verticaux (deux paires) sont orientés diagonalement par rapport à la tête, les canaux horizontaux (une paire) sont parallèles à l'horizontale terrestre. Leur arrangement suit trois principes généraux : (i) une symétrie bilatérale, (ii) une orthogonalité deux à deux et (iii) un mode opératoire excitatoire–inhibitoire (*push-pull*). Les systèmes moteurs reliés aux réflexes vestibulaires, comme les muscles extraoculaires ou l'appareil des muscles nucaux, partagent la même géométrie fonctionnelle. Cette géométrie est aussi reflétée par les réseaux anatomiques responsables des mouvements compensatoires des yeux et de la tête, qui relie chacun des canaux semi-circulaires à un ensemble particulier de muscles extraoculaires. Cette architecture est aussi représentée dans les réseaux anatomiques qui servent les mouvements compensatoires des yeux et de la tête, et qui lient chacun des canaux semi-circulaires à un ensemble particulier de muscles extraoculaires (connexions principales du réflexe vestibulo-oculaire aux muscles de jonction) et également de muscles nucaux. L'orientation spatiale singulière des canaux semi-circulaires verticaux est retrouvée chez les Ostracodermes fossiles, mais ces animaux ne possèdent pas de canaux horizontaux. Il existe des différences évidentes de types de labyrinthes aboutis lorsqu'on compare ceux de sous-embranchements comme les Elasmobranches à ceux des autres Vertébrés. En particulier, des Téléostéens aux Mammifères, la partie commune (*crus commune*) est formée entre les canaux antérieur et postérieur, alors qu'elle relie le canal antérieur au canal horizontal chez les Elasmobranches. Mais, malgré ces différences morphologiques, ces deux prototypes de labyrinthe représentent une solution fonctionnelle identique. Cette solution est partagée par certaines espèces d'Invertébrés (calmar, pieuvre, crabe), à partir d'organisations morphologiques encore plus variées que chez les Vertébrés. Bien que l'implémentation physique des systèmes de détection du mouvement varie au sein du règne animal, les solutions fonctionnelles (permettant un rapport signal/bruit optimal) suivent toujours les principes de symétrie bilatérale, d'orthogonalité mutuelle et de *push-pull*, et elles sont de ce fait essentiellement identiques. En outre, l'architecture de cette solution fonctionnelle est reflétée par l'organisation intrinsèque des systèmes moteurs qui participent aux principales fonctions vestibulaires. **Pour citer cet article :** *W. Graf, F. Klam, C. R. Palevol 5 (2006).*

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

## Abstract

**The vestibular system: functional and comparative anatomy, evolution and development.** The semicircular canals of the labyrinth of vertebrates provide one way of motion detection in a three-dimensional space. The fully developed form of the

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [werner.graf@college-de-france.fr](mailto:werner.graf@college-de-france.fr) (W. Graf).

vertebrate labyrinth consists of six semicircular canals, three on each side of the head, whose spatial arrangement (two pairs of vertical canals is placed diagonally in the head, one pair of horizontal canals is oriented earth horizontally) follows three interconnected principles: (i) bilateral symmetry, (ii) mutual orthogonality, (iii) push-pull operational mode. Motor systems related to the vestibular reflexes such as the extraocular muscles, or the neck muscles, share the same geometrical framework. This framework is also reflected in the anatomical networks mediating compensatory eye and head movements, linking each one of the semicircular canals to a particular set of extraocular muscles (so-called principal vestibulo-ocular reflex connections to yoke muscles) and to particular head-neck muscles. The particular spatial arrangement of the vertical semicircular canals is already present in fossil ostracoderms, however, lacking horizontal canals. Horizontal canals appear in gnathostomes. Their occurrence coincides with the expression of the *Otx1* gene in the inner ear. The fully developed vertebrate labyrinth, with its six semicircular canals, displays distinct differences, which are obvious when comparing different taxa (e.g., elasmobranchs versus other vertebrates). Whereas the common crus of the semicircular canals in teleosts through mammals is formed between the anterior and the posterior semicircular canals, it occurs between the anterior and the horizontal canals in elasmobranchs. However, despite this morphological difference, these two vertebrate labyrinth prototypes constitute a functionally identical solution. A similar analysis holds for certain invertebrate species (squid, octopus, crab), which display an even wider variety in the physical expression of movement detection systems when compared to vertebrates. During morphogenesis, expression of certain genes guides the formation of particular inner ear structures, notably the development of hair cells by the *Math1*, and primary vestibular neurons by *ngn1*. A number of vertebrate genes are homologues of *Drosophila* genes. An exception is the *Otx1* gene, which only occurs in vertebrates and is responsible for the formation of horizontal semicircular canals. Although the physical expressions of motion detection systems differ in the animal kingdom, the functional solutions (providing the best signal-to-noise ratio) with adherence to bilateral symmetry, mutual orthogonality and push-pull operational mode are identical. Furthermore, this functional principle is reflected in the intrinsic organization of related motor systems. **To cite this article:** W. Graf, F. Klam, C. R. Palevol 5 (2006).

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Labyrinthe ; Orientation spatiale ; Bipédie ; Coordination du mouvement ; Canaux semi-circulaires ; Hominidés ; Vertébrés ; Invertébrés

**Keywords:** Labyrinth; Spatial orientation; Bipedalism; Movement coordination; Semicircular canals; Hominids; Vertebrates; Invertebrates

## 1. Introduction

Le sens de l'équilibre, le système vestibulaire, est un sens qui nous échappe. On ne prend conscience de son existence que dans certaines situations « pathologiques », comme le mal de mer, l'intoxication alcoolique, les vertiges etc. Dans la description classique des cinq sens, la vision, le goût, l'odorat, le toucher et l'audition, le sens de l'équilibre ne figure point. Très souvent, ce sens n'est considéré que comme une sorte d'appendice rattaché à l'audition, du fait de l'unité anatomique de la cochlée et de l'appareil vestibulaire, qui constitue l'oreille interne (Fig. 1). Cette dernière est un magnifique exemple des capacités d'« ingénierie » de la nature et de l'évolution, en ce qu'elle est une des structures anatomiques les plus complexes de la hiérarchie des Vertébrés. Chez l'homme, deux organes sensoriels très précis et hypersensibles – les supports de l'audition et du sens de l'équilibre – sont regroupés dans un volume équivalent à celui d'un cachet d'aspirine. Le sens de l'équilibre peut assurément être considéré comme notre sixième sens, en particulier parce qu'il joue un rôle dans au moins quatre fonctions vitales : (i) le contrôle de la posture, (ii) les mouvements réflexes, (iii) la per-

ception du mouvement du corps dans l'espace (mouvement propre) et (iv) le contrôle autonome.

## 2. Coordonnées spatiales

Une large partie de notre activité journalière est constituée de déplacements d'un endroit à un autre. Pour ce faire, nous disposons de divers moyens de transport, de la locomotion individuelle (marche, course, nage) à l'utilisation d'appareils mécaniques (bicyclette, voiture, train, ascenseur, etc.). Tous ces déplacements dynamiques sont accompagnés d'une sensation de mouvement propre, que nous attribuons largement aux entrées sensorielles visuelles. Le rôle du sens de l'équilibre dans cette fonction est généralement méconnu, alors que les mouvements réflexes rapides, comme certains mouvements des yeux ou les ajustements posturaux, se font essentiellement par l'intermédiaire de ce système sensoriel. Ainsi, déclencher un mouvement rapide des yeux à partir du sens de l'équilibre (autrement dit, déclencher le réflexe vestibulo-oculaire ou VOR) ne demande que 16 ms, alors que le déclenchement d'un réflexe équivalent par le système visuel (le réflexe optocinétique) prend de 80 à 150 ms.

Même si l'homme se déplace rarement dans les trois dimensions de l'espace, notamment par rapport à de nombreuses espèces d'oiseaux ou de poissons, voire même de primates non humains, notre sens de l'équilibre est prévu pour détecter les mouvements du corps dans les trois dimensions.

Deux catégories de mouvements fondamentalement différents doivent être distinguées : les translations et les rotations. Chacune possède trois degrés de liberté. Généralement, on décompose ces mouvements à l'aide d'un système de coordonnées cartésiennes, ancré sur la tête. Celui-ci possède un axe vertical (parallèle à la gravité), et deux axes horizontaux : l'un naso-occipital (sagittal) et l'autre interaural (transverse). Ces trois axes se coupent en un point imaginaire au centre du crâne. Remarquons toutefois que le système de coordonnées cartésiennes est, comme son nom l'indique, une création humaine (de René Descartes, 1596–1650), et il n'apporte de ce fait aucune information particulière sur la manière dont les systèmes biologiques se sont développés au cours de l'évolution.

### 3. Anatomie

L'oreille interne est un organe bilatéral. Il est localisé dans l'os pétreux de la région temporale du crâne (Fig. 1A). L'organe de l'équilibre fait partie de l'oreille interne, et il comporte les canaux semi-circulaires et les otolithes (Fig. 1B). À première vue, la structure tridimensionnelle quelque peu tordue de l'oreille interne paraît compliquée, ce qui a valu à l'organe de l'équilibre d'être nommé *labyrinthe*.

Les canaux semi-circulaires et les otolithes sont des organes sensoriels qui détectent l'accélération. Les canaux perçoivent les accélérations angulaires (rotations) et les otolithes les accélérations linéaires (translations). Un exemple d'accélération linéaire, que nous subissons en permanence, est la gravité terrestre. Dans la vie quotidienne, nous y pensons rarement. Mais lorsque la gravité disparaît, notamment lors de vols spatiaux ou paraboliques, les effets sensoriels de son absence sont drastiques, et conduisent souvent au mal de l'espace.

#### 3.1. Les canaux semi-circulaires

Le fonctionnement des canaux semi-circulaires est indépendant de la gravité. Les canaux sont remplis d'un fluide appelé endolymphe ; lors d'un mouvement de la tête, un courant endolymphatique est généré. Ce courant infléchit les cils des cellules réceptrices, les cellules ciliées, qui sont regroupées dans une région parti-

culière du canal, l'ampoule [22,79]. Une des caractéristiques anatomiques macroscopiques remarquables des canaux semi-circulaires est leur configuration tridimensionnelle. L'ensemble des six canaux, trois de chaque côté, forme un système de coordonnées physiques particulièrement adapté à la détection des accélérations angulaires dans l'espace tridimensionnel. De chaque côté de la tête, on trouve un canal horizontal (ou latéral), et deux canaux verticaux (l'un antérieur, l'autre postérieur) (Fig. 1C). Le canal horizontal est légèrement incliné vers le haut (d'environ 30° chez l'homme) lorsque la tête est en position de repos (Fig. 2A ; voir également Fig. 2B). Les canaux verticaux sont orientés à environ 45° du plan médio-sagittal du crâne (Fig. 1C).

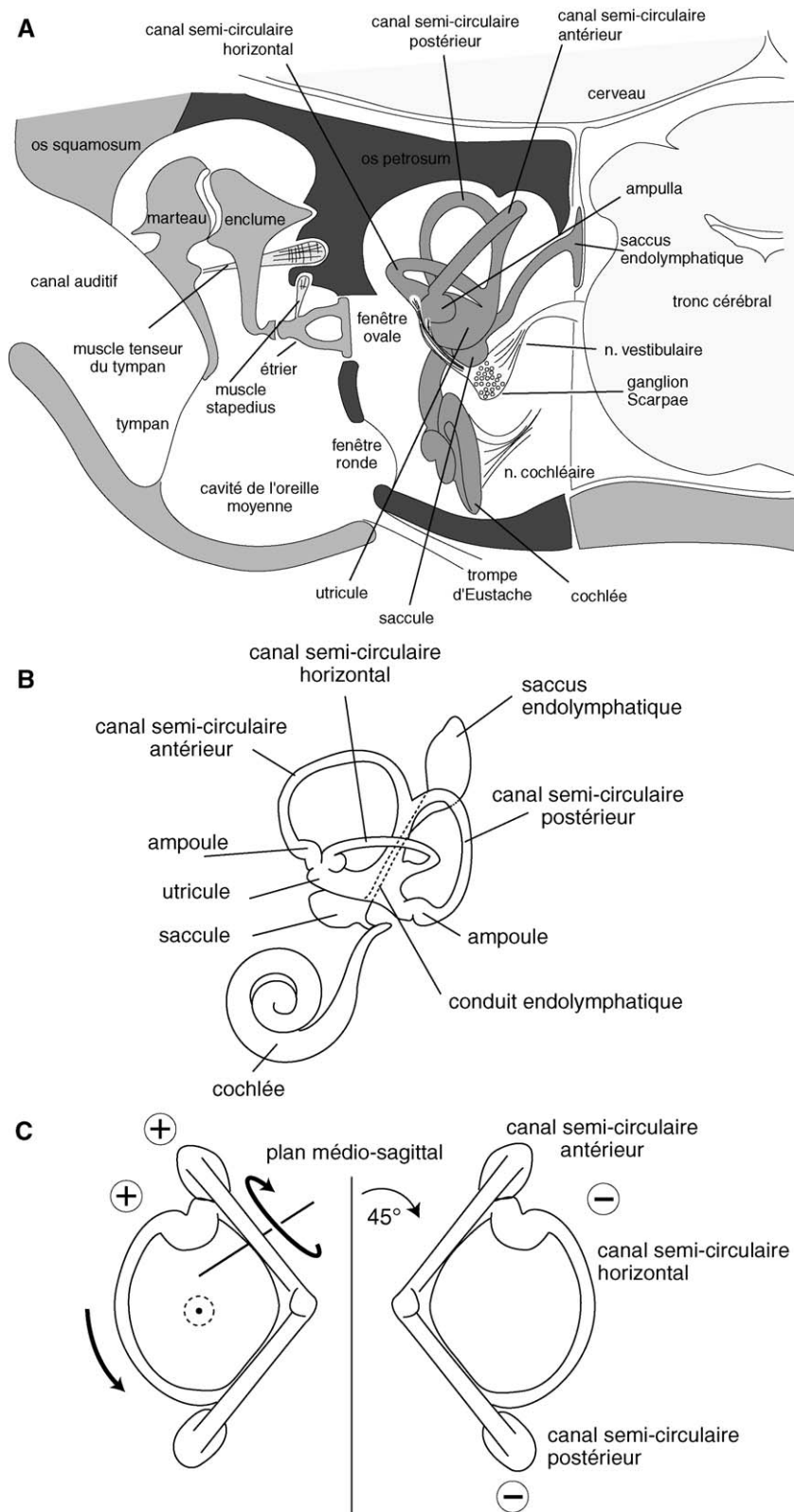
L'orientation des canaux semi-circulaires suit trois principes fonctionnels indépendants : (i) une symétrie bilatérale, les deux labyrinthes étant en miroir l'un de l'autre ; (ii) un mode opératoire réciproque – lors d'une rotation de la tête, les récepteurs d'un canal donné sont excités, et ceux du canal controlatéral coplanaire inhibés (mode de fonctionnement en *push-pull*) – ; (iii) une orthogonalité mutuelle des canaux – les angles entre les plans qui les contiennent sont de 90° environ (Fig. 1C). Ainsi, le système canalaire est un système de coordonnées sensorielles intrinsèque qui constitue un cadre spatial pour la coordination de nombreux réflexes et d'interactions sensorielles [9,21,25,36,55,59–61].

#### 3.2. Les otolithes

Contrairement aux récepteurs canaux, le fonctionnement des otolithes dépend de la gravité (gravicepteurs). Ils détectent les accélérations linéaires, et ne fonctionnent pas en microgravité. L'homme et la plupart des Vertébrés possèdent deux otolithes de chaque côté de la tête, l'utricule (horizontal) et le saccule (vertical). En position de repos, l'utricule est orienté parallèlement à l'horizontale terrestre (Fig. 2B). Les cellules réceptrices des otolithes sont incluses dans la membrane otolithique, qui contient également les otoconies (sorte de cristaux solides). Lors d'une déviation de la tête de sa position de repos, les otoconies glissent sur la membrane otolithique et produisent une force de cisaillement sur les cellules réceptrices, qui la transforment en message nerveux.

### 4. Évolution

L'origine phylogénétique du labyrinthe des Vertébrés n'est pas connue. Le seul protochordé encore vivant aujourd'hui, l'*Amphioxus*, possède des organes



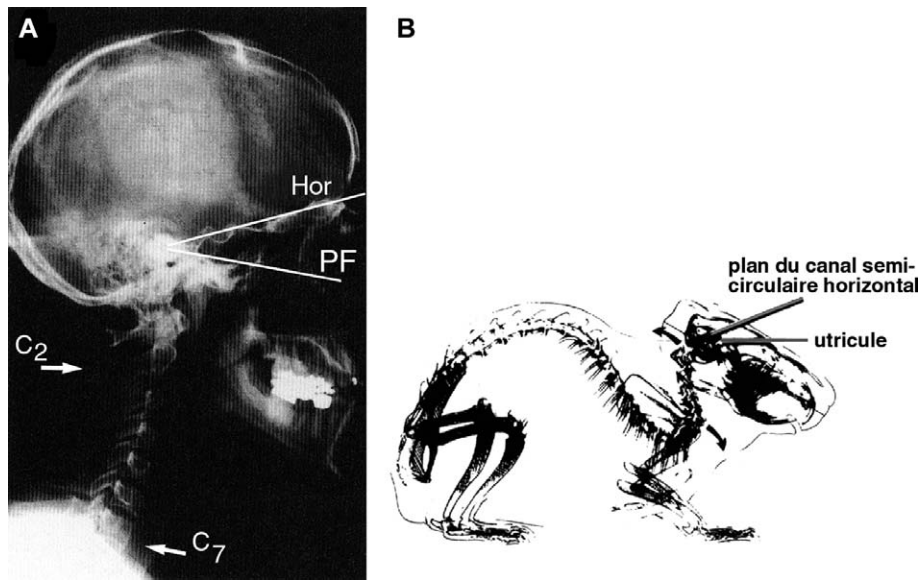


Fig. 2. Vue latérale de l'orientation de la tête et du labyrinthe en posture de repos chez un bipède et un quadrupède. (A) Radiographie d'un crâne humain. C<sub>2</sub>–C<sub>7</sub> : deuxième et septième vertèbres cervicales. PF : plan de Francfort (plan de référence). Hor : canal semi-circulaire horizontal (modifié d'après Graf et al., [28]). (B) Esquisse d'une radiographie latérale d'un cobaye éveillé et libre de ses mouvements (modifié d'après Graf et al., [26]). Remarquez le maintien à la verticale de la colonne cervicale. Les flèches indiquent les directions des mouvements des articulations : au niveau de la colonne cervicale supérieure (jonction crânio-cervicale), seules des extensions sont possibles, puisque la tête est maintenue en flexion maximale. Au niveau de la jonction cervico-thoracique, seuls des mouvements de flexion peuvent être réalisés, puisque les vertèbres sont maintenues en extension totale. Pour le bipède comme pour le quadrupède, la colonne vertébrale cervicale est maintenue à la verticale et les canaux semi-circulaires horizontaux sont inclinés vers le haut de 20 à 30°. Dans cette posture, les utricules sont orientés à l'horizontale.

Fig. 2. Lateral views of head and labyrinth orientation during normal head posture at rest in a biped and a quadruped. (A) Radiograph of a human skull. C<sub>2</sub>, C<sub>7</sub>, second and seventh cervical vertebrae; PF, Frankfurt plane; Hor, plane of horizontal semicircular canals (modified after Graf et al. [28]). (B) Artist's rendering of a lateral radiograph of an awake and unrestrained guinea pig (modified after Graf et al. [26]). Note vertical orientation of the cervical vertebral column. Arrows indicate the direction of possible movement, i.e., at the upper cervical columns, only extension movements are possible, since the head is held in the extreme flexed position at the atlanto-occipital articulation, and at the cervico-thoracic junction only flexion movements are possible, since here the vertebrae are held at extreme extension. In both cases, the cervical vertebral columns are held vertically with the horizontal canals kept tilted upward by approximately 20°–30°. At this position, the utricles would be positioned about earth horizontally.

Fig. 1. Anatomie de l'organe du sens de l'équilibre humain. (A) Position du labyrinthe dans le crâne. Coupe transversale de l'os pétreux, montrant une vue frontale du labyrinthe droit et des structures avoisinantes. (B) Vue latérale du labyrinthe humain gauche, qui montre les composantes de l'organe de l'équilibre (canaux semi-circulaires et otolithes) et l'organe de l'audition (cochlée). (C) Orientation spatiale idéalisée du système des canaux semi-circulaires (vue de dessus). Les canaux antérieur et postérieur sont verticaux, et les canaux latéraux horizontaux. Les canaux verticaux sont orientés à 45° du plan médio-sagittal (orientation « diagonale »). Remarquez la symétrie bilatérale, l'orthogonalité deux à deux des différents canaux et leur mode opératoire en *push-pull* entre, par exemple, le canal postérieur droit et l'antérieur gauche ou entre les canaux horizontaux droit et gauche. Lorsque l'un des canaux de la paire est excité (+), le second est inhibé (–). Les directions canalaire préférentes sont indiquées par les flèches autour des axes de rotation des canaux. La combinaison des réponses activatrices et inhibitrices des canaux pendant un mouvement de la tête produit un ensemble de signaux nerveux, qui arrive aux noyaux centraux et qui représente parfaitement le vecteur de mouvement dans l'espace physique (modifié d'après Werner [77]).

Fig. 1. Anatomy of the organ of the sense of balance. (A) Position of the labyrinth in the cranium. Cross-section of the right os petrosus with a frontal view of the right labyrinth and its topographical neighbourhood. (B) Lateral view of the left human labyrinth showing the portions of the sense of balance (semicircular canals and otoliths) and of the sense of hearing (cochlea). (C) Spatial orientation of an idealized semicircular canal system (top view). Anterior and posterior canals are oriented vertically, horizontal canals are oriented horizontally. The vertical canals are oriented 45° off the midsagittal axis ('diagonal' orientation). Note bilateral symmetry, mutual orthogonality between canals, and the push-pull operational mode illustrated the right posterior and the left anterior canals, and the right and left horizontal canals. When one canal becomes excited (+), its coplanar counterpart becomes inhibited (–). Canal on-directions are indicated by the directions of the arrows about the canal rotation axes. The combined excitatory and inhibitory responses of all canals during head movements produce a meaningful activity pattern in the afferent nerves and recipient brain nuclei to represent a movement vector in physical space (figures modified after Werner [77]).

sensoriels, à savoir un œil médian et un organe d'équilibre bilatéral, mais aucune donnée fonctionnelle n'est disponible [33–35] (Fig. 3). Par ailleurs, des études moléculaires chez la drosophile et les Vertébrés suggèrent un ancêtre commun des mécanorécepteurs, c'est-à-dire les cellules ciliées [16,19] (voir également Fig. 6).

Il n'existe que des données fossiles fragmentaires sur l'émergence des Vertébrés au Cambrien, il y a plus de 500 Ma. Les données sont plus complètes pour le milieu de l'ère Paléozoïque, la période du Dévonien (–400 à –350 Ma). Le premier fossile qui montre l'existence de canaux semi-circulaires provient d'un Vertébré sans mâchoires, qui appartient à un groupe d'Agnathes du Dévonien et du Silurien, les Ostracodermes. Ceux-ci possèdent des canaux verticaux, mais pas de canal horizontal (Fig. 4). L'orientation de leurs canaux verticaux dans le crâne est identique à celle décrite plus haut [66] (Fig. 1C). Le labyrinthe des Ostracodermes est similaire au système canalaire des lampiroies, les seuls représentants actuels de leurs nombreux ancêtres.

La période dévonienne marque également l'apparition des premiers Vertébrés avec mâchoires (Gnathostomes), les poissons cartilagineux et osseux (Chondrichthyes et Osteichthyes, respectivement, Fig. 5). Nous ne savons rien du labyrinthe des ancêtres de ces animaux nouvellement apparus, mais leurs descendants actuels possèdent une nouvelle acquisition par rapport aux Agnathes : les canaux semi-circulaires horizontaux. De ce fait, le labyrinthe des Vertébrés couvre alors les trois dimensions de l'espace physique. Même si les circonstances ayant conduit au développement du système ca-

#### Amphioxus (protochordate)

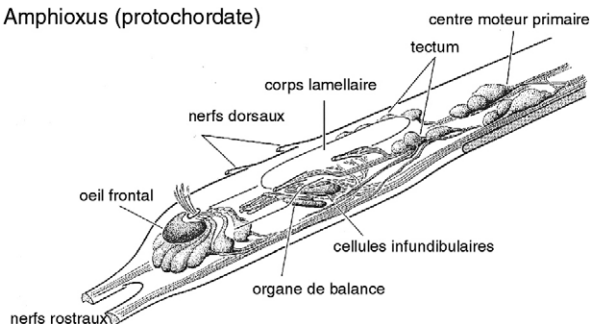


Fig. 3. Vésicule cérébrale de l'*Amphioxus*. Principales structures de la vésicule cérébrale d'un *Amphioxus* larvaire, comprenant la capsule pigmentaire antérieure avec son œil médian, le bulbe cilié, qui constitue probablement l'organe de l'équilibre, et le corps lamellaire, qui est un analogue de l'épiphyse (courtoisie de T. Lacalli).

Fig. 3. Amphioxus cerebral vesicle. Principal landmarks in the larval cerebral vesicle of amphioxus, showing the anterior pigment cup with the median eye, the ciliary bulb cells of the putative bilateral balance organ, and the lamellar body, which is supposed to be a pineal homologue (courtesy of T. Lacalli).

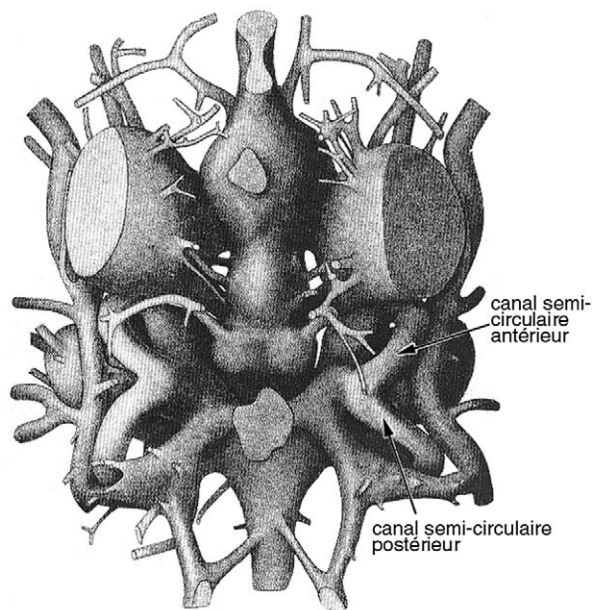


Fig. 4. Reconstruction en cire de la cavité crânienne de l'ostracoderme fossile *Kiaeraspis auchenaspidoides* montrant le labyrinthe avec les canaux antérieur et postérieur (illustration originale d'après Stensiö [66]). Notez l'orientation « diagonale » des canaux, très similaire à celle de leurs homologues chez les Vertébrés actuels. Les canaux horizontaux ne sont pas encore apparus à ce stade de l'évolution des Vertébrés.

Fig. 4. Photograph of a wax model of the cranial cavity of the fossil ostracoderm *Kiaeraspis auchenaspidoides*, including labyrinths with anterior and posterior semicircular canals (after Stensiö [66]). Note 'diagonal' orientation of the canals similar to the situation in extant vertebrates. Horizontal canals have not yet appeared.

nalair horizontal sont inconnues, nous pouvons supposer que l'apparition d'un système détectant les mouvements dans les trois dimensions de l'espace a introduit un avantage conséquent par rapport au système à quatre canaux des Agnathes.

L'acquisition de canaux horizontaux coïncide avec l'expression d'un gène spécifique aux Vertébrés, *Otx1* [17,18] (Fig. 6). Les mutants *knock-out* qui n'expriment pas *Otx1* ne développent pas de canaux horizontaux [12]. On pourrait avancer l'hypothèse que l'apparition du système canalaire horizontal, qui constitue une solution optimale (meilleure et plus économique [20], bon rapport signal/bruit [21,46,47] pour détecter des mouvements tridimensionnels), est l'une des raisons du succès subséquent des Vertébrés. En tout cas, ce nouveau système a certainement procuré un avantage supplémentaire aux espèces qui l'ont développé.

Par la suite, on trouve deux lignées distinctes d'évolution du labyrinthe, représentées par les lignées actuelles des poissons osseux, d'une part, et des poissons

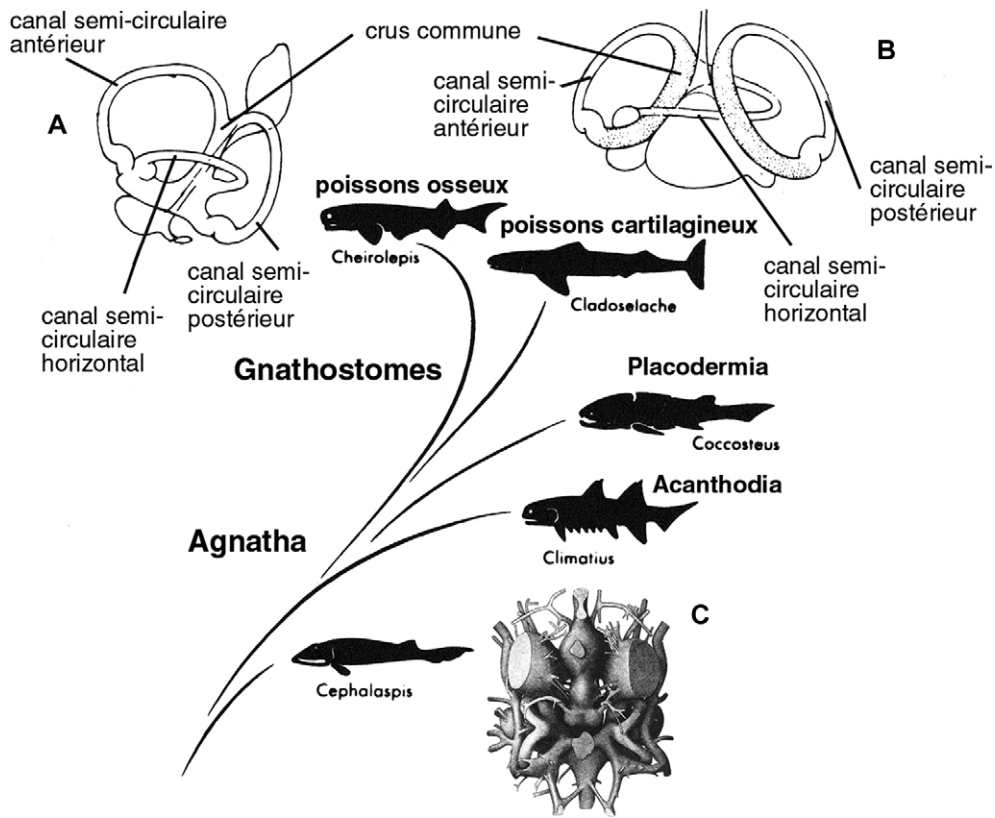


Fig. 5. Phylogénie des premiers Agnathes et Gnathostomes (poissons cartilagineux et osseux, placodermes et acanthodiens) (modifié d'après Colbert [10]), ainsi que les principaux types de labyrinthes des Vertébrés. (A) Labyrinthe humain (d'après Werner [77]). (B) Labyrinthe du requin, *Chlamydoselachus* (d'après Werner [76]). (C) Labyrinthe d'un ostracoderme (d'après Stensiö [66]). Les canaux semi-circulaires horizontaux apparaissent chez les poissons cartilagineux et osseux. Des poissons osseux à l'homme, les canaux antérieur et postérieur ont une partie en commun, ce qui n'est pas le cas chez les poissons cartilagineux. Tous les labyrinthes ont le même type d'orientation « diagonale » dans la tête.

Fig. 5. Phylogenetic relationship of early agnathans and gnathostomes (bony fishes, cartilaginous fishes, placoderms, and acanthodians) (modified after Colbert [10]), including prototypical vertebrate labyrinth characteristics. (A) Human labyrinth (after Werner [77]). (B) Shark labyrinth, *Chlamydoselachus* (after Werner [76]). (C) Ostracoderm labyrinth without horizontal canals (after Stensiö [66]). Horizontal semicircular canals appear in bony fishes and cartilaginous fishes. In bony fishes through humans, the anterior and the posterior canal form a common crus. In cartilaginous fishes there is no common crus between the anterior and the posterior canal. All labyrinths display a similar ('diagonal') orientation of the vertical semicircular canals in the head.

cartilagineux, de l'autre (Fig. 5). Malheureusement, nous ne disposons d'aucun fossile témoignant de la structure labyrinthique des lignées éteintes aujourd'hui (comme les Acanthodiens ou les Placodermes).

L'observation d'un labyrinthe typique de la lignée des poissons osseux, en l'occurrence celui de l'homme (Fig. 5A), montre qu'il est constitué de trois canaux, antérieur, postérieur et horizontal. Les canaux antérieur et postérieur forment une *crus commune*, autrement dit, ils partagent un segment de leur structure circulaire [37, 77]. Le labyrinthe de la lignée des poissons cartilagineux, comme celui du requin (Fig. 5B), possède également des canaux antérieur, postérieur et latéral, ceux-ci ayant la même orientation dans la tête que leurs homologues du labyrinthe des poissons osseux. En revanche,

il n'y a pas de *crus commune* entre les canaux antérieur et postérieur. Le canal postérieur est à part, communiquant avec le saccule, et ce sont les canaux antérieur et horizontal qui sont reliés par une sorte de *crus commune* [3,11,76]. Ces différences notables de structure labyrinthique des lignées des poissons osseux et cartilagineux conduisent à se demander si la phylogénèse des canaux horizontaux chez les Vertébrés est monophylétique ou polyphylétique.

## 5. Anatomie comparée

On trouve une grande variété de détecteurs de mouvement (appelés statorécepteurs) chez les Invertébrés

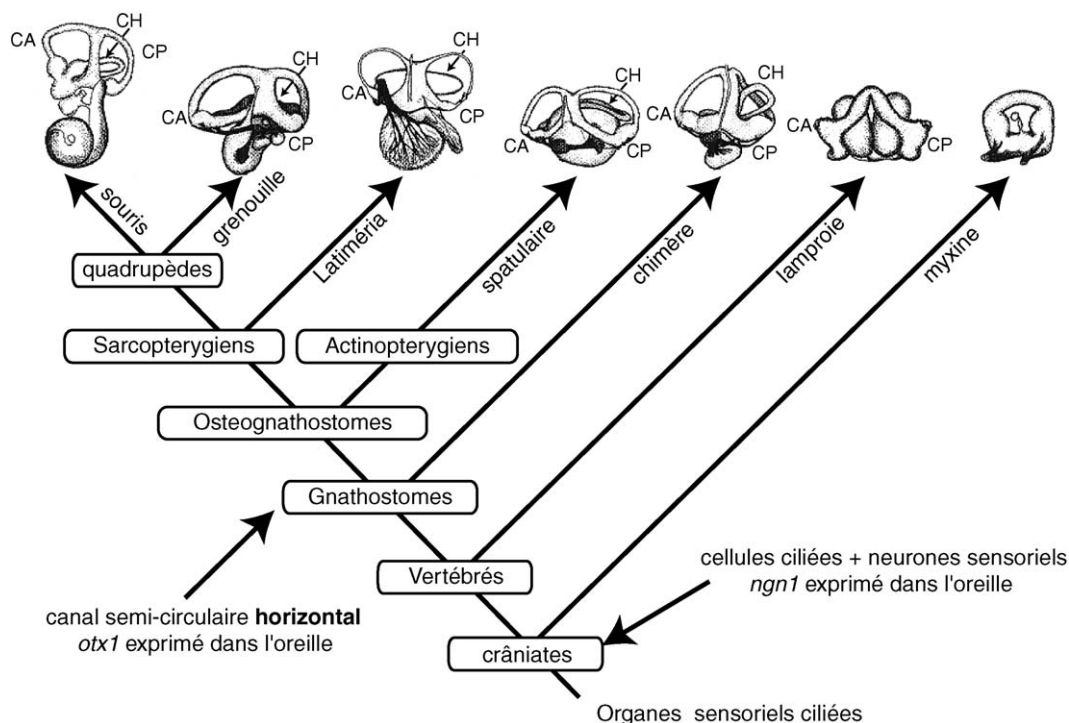


Fig. 6. Évolution de la morphogénèse de l'oreille interne des Vertébrés. Les cellules mécano-sensorielles ciliées sont probablement à l'origine de l'apparition de l'oreille interne des Vertébrés. Le gène *ngn1* est nécessaire au développement des neurones primaires. Un des événements morphogénétiques majeurs de l'évolution de l'oreille interne est l'émergence de canaux horizontaux chez tous les Gnathostomes. Le développement des canaux horizontaux semble avoir coïncidé avec l'expression du gène *Otx1* (modifié d'après Fritzsche et Beisel [17,18]). CA : Canal semi-circulaire antérieur ; CH : canal semi-circulaire horizontal ; CP : canal semi-circulaire postérieur.

Fig. 6. Morphogenic evolution of the vertebrate ear. Ciliated mechanosensory cells, so-called hair cells are now thought to be at the phylogenetic origin of the vertebrate inner ear. For the development of primary neurons, *ngn1* is necessary. One of the major morphogenetic events in vertebrate ear evolution was the appearance of horizontal semicircular canals in all gnathostomes. The development of horizontal semicircular canals coincides with the expression of the *Otx1* gene (modified after Fritzsche and Beisel [17,18]). CA: Anterior semicircular canal; CH: horizontal semicircular canal; CP: posterior semicircular canal.

[7,39], et seuls les exemples les plus pertinents seront retenus dans ce qui suit.

Les statocystes des calmars et des seiches (Fig. 7A-1) sont composés de sortes de gorges ou pseudo-torons (*toroids*), qui dirigent le flux d'endolymphe vers une zone sensorielle où se trouve une cupule, et sont donc ainsi très similaires aux canaux semi-circulaires des Vertébrés [67]. Les « canaux » des statocystes sont disposés selon une organisation tridimensionnelle comprenant trois plans quasi orthogonaux [6,67] (Fig. 7A-2). Mais, contrairement à l'organisation observée chez les Vertébrés, il y a quatre canaux de chaque côté, et ceux-ci sont orientés dans les plans principaux du corps [6, 60]. Les capteurs sensoriels du plan transversal (frontal) sont excités lors d'un mouvement de roulis ipsilatéral vers le haut, ceux du plan longitudinal (sagittal) par des rotations de tangage vers le haut ou le bas, et les capteurs du plan horizontal détectent les rotations horizontales contralatérales (Fig. 7A-3, droit). D'autres récep-

teurs sont sensibles également aux accélérations linéaires [67]. Ainsi, le système canalaire du calmar est capable de détecter les accélérations angulaires tridimensionnelles, tout comme les canaux semi-circulaires des Vertébrés, et il possède aussi les propriétés de symétrie bilatérale, d'orthogonalité mutuelle et de fonctionnement *push-pull*. Si l'orthogonalité permet un rapport signal/bruit optimal [46,47], l'exemple des calmars montre que cette propriété n'est pas forcément réalisée exclusivement par l'arrangement diagonal des Vertébrés : l'autre possibilité (et la seule autre) est l'organisation avec des plans frontal, parasagittal et horizontal décrite sur la Fig. 7A-3. Pour son organisation, le système canalaire du calmar pourrait être qualifié de « système d'axes principaux », par opposition au « système diagonal » des Vertébrés.

Chez la pieuvre (Fig. 7B-1), le capteur sensoriel bilatéral est divisé en neuf sous-sections regroupées dans trois plans principaux approximativement orthogonaux

deux à deux [81]. L'organisation spatiale des sous-sections rappelle le système de détection de l'accélération angulaire des Vertébrés [6,81] et, parallèlement, que l'organisation des muscles extraoculaires des pieuvres ressemble fort à celle des Vertébrés possédant des yeux latéraux [41] (Fig. 7B-2).

Le troisième exemple de « système canalaire » des Invertébrés est celui du crabe (Fig. 7C). Il est composé d'une structure bilatérale qui comprend une sorte de tore horizontal et un autre vertical. En fonction des espèces, ces tores peuvent être ouverts, ou bien fermés [15,50,51]. Chez un crabe libre de ses mouvements, les canaux horizontaux sont orientés parallèlement à l'horizontale terrestre, et puisque les canaux verticaux leur sont presque perpendiculaires, ils sont proches de la verticale. Chaque canal vertical est orienté à 45° du plan médio-sagittal, à l'instar des canaux antérieurs des Vertébrés. Bien qu'il n'y ait qu'un seul canal vertical de chaque côté, les deux canaux verticaux répondent préférentiellement à des mouvements selon des axes quasi orthogonaux et, par conséquent, les quatre canaux du crabe peuvent percevoir collectivement les accélérations angulaires dans les trois dimensions de l'espace [15].

La comparaison des solutions trouvées par les Invertébrés et les Vertébrés pour « construire » un système de détection du mouvement montre une remarquable uniformité, avec une organisation proche d'une géométrie tridimensionnelle idéale, qui permet une décomposition optimale de n'importe quel vecteur de rotation. Les systèmes canaux des Vertébrés et des Invertébrés constituent en cela un bel exemple d'évolution convergente.

## 6. Morphogenèse du labyrinthe

Le labyrinthe se développe à partir d'une excroissance de l'ectoderme, la placode otique, qui s'évagine pour former la cupule otique (précurseur de l'oreille interne ; pour plus de détails, voir [45,48]). Un certain nombre de gènes et de molécules d'induction jouent un rôle dans la morphogenèse complexe du labyrinthe. Certains de ces gènes participent également à la différenciation de divers organes, d'autres ont des rôles parallèles ou sont redondants. Il faut également prendre en considération la duplication, même multiplication des certains gènes au cours du processus de l'évolution [16]. En revanche, la différenciation des structures labyrinthiques principales est guidée par des gènes indépendants, que nous allons détailler par la suite.

De nombreux gènes des Vertébrés possèdent des homologues chez la drosophile, mais leur labyrinthe provient d'une nouvelle acquisition des chordés, sans précurseur chez d'autres groupes animaux. Ainsi, les homologues avec d'autres groupes animaux semblent se restreindre au développement des cellules réceptrices, lesquelles transforment des stimuli mécaniques en impulsions électriques (transduction mécano-électrique). Les récepteurs labyrinthiques sont au centre de la question plus générale de l'origine de la transduction mécano-électrique. Pendant longtemps, on pensait que le labyrinthe était dérivé des cellules neuromastes de l'organe de la ligne latérale des Vertébrés aquatiques. Or, des similarités fonctionnelles et morphologiques ont été décrites entre, d'une part, les récepteurs à la pression du nématode *C. elegans*, ainsi que les récepteurs des soies sensorielles et les propriocepteurs de la mouche *Drosophila* et, d'autre part, les cellules ciliées des Vertébrés [16,19]. L'existence d'un mécanisme de transduction mécano-électrique chez les Invertébrés (*Drosophila* et *C. elegans*) prouve que des récepteurs mécaniques se sont développés tôt dans l'évolution, notamment avant l'apparition de la ligne latérale des Vertébrés. Ces récepteurs originels étaient probablement composés d'un analogue de structure ciliaire et de cellules de support.

Ainsi, si les cellules réceptrices sont vraisemblablement une composante importante du développement de l'organe de l'équilibre des Vertébrés au cours de l'évolution, leur structure ne suffit pas, à elle seule, à expliquer l'émergence d'organes sensoriels analogues.

La morphogenèse de l'oreille interne est gouvernée par de nombreux gènes, dont certains participent également au développement des poumons, des reins ou des extrémités. La genèse des organes sensoriels fait partie de processus généraux de structuration et de spécification positionnelle, au cours desquels des gènes proneuronaux sont activés. Leur activité détermine les précurseurs des organes sensoriels tels que les cellules de support, la glie, et des parties des cellules sensorielles proprement dites. Le gène *Pax8* est le plus ancien marqueur connu des précurseurs des cellules de l'oreille interne, qui apparaissent pendant la neurulation et le début de la segmentation. Deux gènes mécano-sensoriels bHLH (*basic helix-loop-helix*) sont exprimés dans l'oreille interne, *Neurogenin1* (*ngn1*) et *mammalian atonal homologue* (*Math1*). Chez les Insectes, l'expression de *atonal* (*ato*) est nécessaire, et celle de son homologue chez les Vertébrés (*Math1*) est indispensable au développement des cellules ciliées. Les mutants *knock-out Math1* possèdent des cellules de support et

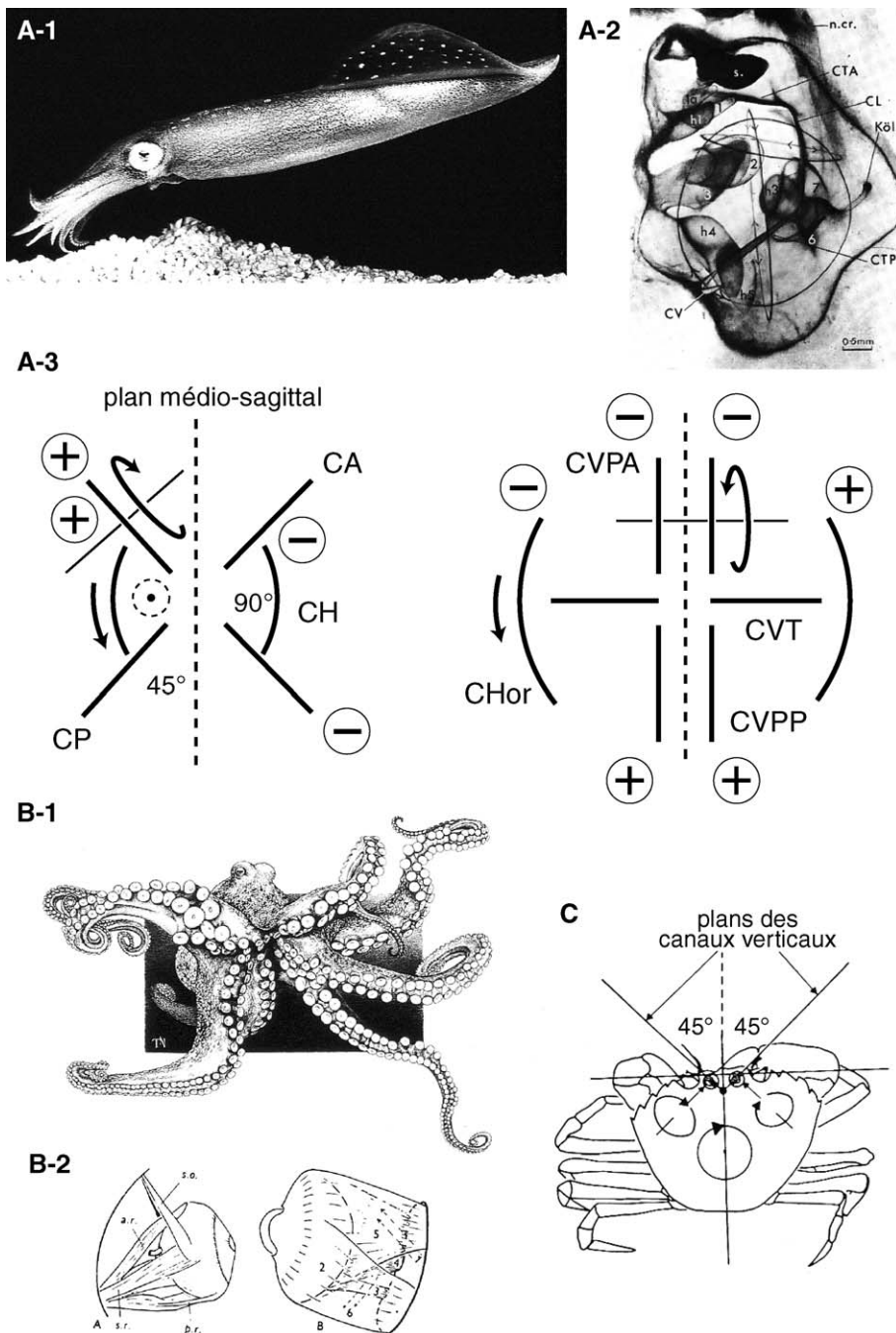


Fig. 7. Évolution convergente des systèmes de détection du mouvement. (A) Calmar. **A-1** : Photographie de l'animal. Les calmars se propulsent rapidement vers l'arrière, en projetant un jet d'eau. **A-2** : Photographie retouchée d'un statocyste (organe de l'équilibre) ; vue de dessus indiquant l'orientation des pseudo-tori (équivalents des canaux semi-circulaires) (illustration originale d'après Stephens et Young [67]). **A-3** : Comparaison du système canalaire « diagonal » des Vertébrés (à gauche) et du système avec « axes principaux » du calmar (à droite). Ce dernier suit également les trois principes d'orthogonalité mutuelle, de symétrie bilatérale et de mode opératoire en *push-pull*. En revanche, au lieu de six canaux, le statocyste possède huit pseudo-tori et les directions préférées de leurs récepteurs sont presque à l'opposé de celles des récepteurs des Vertébrés. Lorsque l'un des canaux des paires complémentaires est excité (+), le second est inhibé (–). Les directions canalaire préférées sont indiquées par les flèches autour des axes de rotation des canaux. CA : Canal semi-circulaire antérieur ; CH : canal semi-circulaire horizontal ; CP : canal semi-circulaire postérieur ; CVPA : canal vertical parasagittal antérieur ; CVT : canal vertical transversal ; CVPP : canal vertical parasagittal postérieur ; CHor : canal horizontal. (B) Pieuvre. **B-1** : dessin de l'animal. En dépit de la structure apparemment amorphe de son corps, la pieuvre possède un

des neurones primaires, mais pas de cellules ciliées. L'autre gène bHLH (*ngn1*), un des trois gènes de type *neurogenin*, est quant à lui nécessaire au développement ultérieur des neurones primaires.

Pour le développement ultérieur du labyrinthe, les gènes FGF et FGF-R entrent en jeu (FGF, *fibroblast growth factor*: facteur de croissance des fibroblastes; FGF-R, *tyrosine kinase receptor family*: un récepteur au FGF, de la famille des tyrosine-kinases). En particulier, FGF19 semble être un élément fondamental à l'induction du développement de l'oreille interne, activé conjointement avec *Wnt8c*. C'est l'interaction de FGF et FGF-R qui, chez les Vertébrés, semble induire le bourgeonnement des zones de croissance des poumons, des extrémités et de la placode otique.

Le gène FGF-R2(IIIb) est nécessaire au développement des canaux semi-circulaires, du conduit endolymphatique et de la cochlée. En dehors de la famille des FGF, des gènes tels que BMP, *Pax*, POU et des gènes *zinc finger* sont également exprimés dans l'oreille interne. Les mutants *knock-out* pour POU4f3 forment un labyrinthe sans cellules ciliées, alors que les mutants *Pax2-* ont une oreille interne sans cochlée, mais avec des canaux semi-circulaires et des otolithes [12]. Tous ces gènes ont des homologues chez les Insectes, à l'exception de *Otx1*, responsable du développement des canaux semi-circulaires horizontaux, spécifique aux Vertébrés (Fig. 6). Remarquons, en outre, que les Vertébrés sans canaux horizontaux n'expriment pas ce gène dans l'oreille interne.

Par ailleurs, mentionnons le gène *mindbomb*, qui intervient à la fois dans la genèse de l'oreille interne et celle du névraxe. Des travaux sur les poissons et les oiseaux ont montré que ce gène était particulièrement

important pour la régénération des cellules ciliées de l'oreille interne. *Mindbomb* semble induire la transformation des précurseurs des cellules ciliées en cellules de support. Les mutants privés de ce gène produisent des cellules ciliées en abondance, mais aucune cellule de support [12]. Certains gènes homéotiques participent aussi à la différenciation de l'oreille interne. Ainsi, l'inactivation de *HoxA1* entraîne diverses malformations, comme le développement d'un kyste épithélial [12].

## 7. Les effecteurs de la réaction sensorielle : muscles oculaires et nucaux

L'appareil des muscles extraoculaires et le système de mouvement tête-cou peuvent être considérés comme des exemples représentatifs de l'efficacité des systèmes biologiques. En particulier, l'orientation spatiale des muscles des yeux illustre, d'une manière presque idéale, la manière dont l'évolution a résolu un problème complexe de transformation sensori-motrice.

Les six muscles extraoculaires déplacent les yeux, selon un système de coordonnées en étroite correspondance avec la géométrie spatiale des canaux semi-circulaires, ce qui a pour conséquence de simplifier le problème de changement de coordonnées entre les deux systèmes. Ainsi, l'orientation diagonale des canaux verticaux, à 45° du plan médio-sagittal, est reflétée par les directions de traction des muscles verticaux des yeux [1,35] (Fig. 8), qui sont le *droit supérieur*, le *droit inférieur*, ainsi que les *obliques supérieur* et *inférieur*. Les muscles horizontaux, quant à eux, sont les *droits latéral* et *médian*. Les dénominations anatomiques « droit » et « oblique » donnent l'impression d'une distinction claire entre les muscles « droits » et « obliques ». Or,

système de détection du mouvement tridimensionnel semblable à celui des Vertébrés. **B-2** : Comparaison de l'organisation des muscles extraoculaires du requin (à gauche) et de la pieuvre (à droite) (illustration originale d'après Packard [41]). Remarquez l'arrangement spatial « diagonal » similaire chez les deux animaux. **(C)** Crabe. Organisation spatiale du système des canaux semi-circulaires (illustration originale modifiée d'après Fraser [15]). Bien que le crabe ne possède que quatre canaux, les canaux verticaux et horizontaux sont orientés à l'image les canaux antérieurs et horizontaux des Vertébrés.

Fig. 7. Convergent evolution of movement detection systems. **(A)** Squid. **A-1**: Photograph of a squid. The animal shoots off rapidly backwards by ejection of a jet of water. **A-2**: Retouched photograph of a squid statocyst indicating the orientations of the toroid planes (from Stephens and Young [67]). **A-3**: Comparison of the 'diagonal' vertebrate semicircular canal system (on the left), and the 'principal axes' system of squids (on the right). The squid system also fulfils the three criteria of orthogonality, bilateral symmetry, and push-pull operational mode. However, instead of six canals, it has eight toroid structures, and the on-directions of the sensory receptors are just about opposite to that of vertebrates. In any case, when one of the canals of the complementary pairs is excited (+), the other one is inhibited (-). The on-direction of the canals is indicated by the arrows around the respective canal symbols. Nevertheless, the squid movement detection system functions according to the same operational principles as the vertebrate semicircular canal system. CA: Anterior semicircular canal; CH: horizontal semicircular canal; CP: posterior semicircular canal; CVPA: anterior vertical parasagittal canal; CVPP: posterior vertical parasagittal canal; CVT: transverse vertical canal; CHor: horizontal canal. **(A)** Octopus. **B-1**: Drawing of an octopus. Despite its seemingly amorphous body structure, the octopus possesses a well-defined three-dimensional movement detection system similar to vertebrates. **B-2**: Comparison of the extraocular muscles in a shark (left) and in the octopus (right). Note similar 'diagonal' spatial arrangement in the two animals (from Packard [41]). **(C)** Crab. Spatial arrangement of the semicircular canal system in crabs. Although there are only four canals in crabs, the vertical canals are oriented just like the anterior canals of vertebrates, as are the horizontal canals (after Fraser [15]).

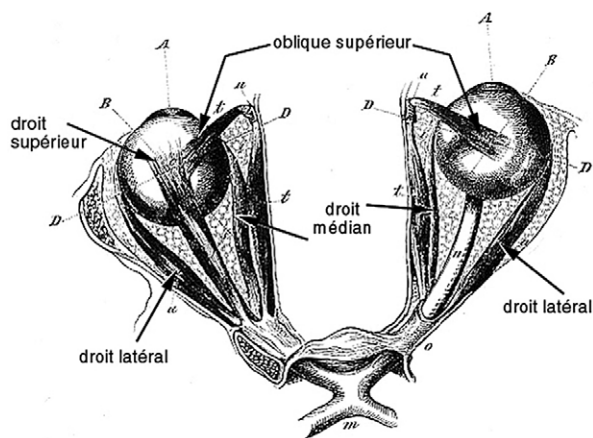


Fig. 8. Orientation spatiale des muscles extraoculaires (illustration originale d'après Helmholtz [31]). Notez l'arrangement « diagonal » des muscles verticaux (droit et oblique supérieurs).

Fig. 8. Spatial orientation of extraocular muscles in man (after Helmholtz [31]). Note 'diagonal' orientation of vertical eye muscles, e.g., superior rectus and superior oblique.

seuls les droits latéral et médian sont des muscles « droits » au sens propre, et tous les muscles verticaux, droits ou obliques, sont en réalité « obliques ». La reproduction d'une gravure de Hermann von Helmholtz [31] montre clairement ces derniers points (Fig. 8). Malheureusement, pendant longtemps, une figure « idéalisée » mais fautive de sir Charles Bell [5] a prévalu dans la littérature et a perturbé la compréhension de la coordination spatiale des mouvements des yeux.

Le système musculaire tête-cou, responsable des mouvements céphaliques, est bien plus complexe que celui des muscles des yeux, d'une part, à cause du nombre de muscles impliqués (20 paires environ) et, d'autre part, parce que ces muscles réalisent en parallèle des fonctions de contrôle postural. En effet, l'une des tâches principales des muscles tête-cou est d'assurer le maintien de la position de la tête. Sans le support actif des muscles nucaux, la tête ne pourrait pas rester en équilibre sur la colonne cervicale. Bien que cette dernière soit intrinsèquement relativement rigide, elle doit néanmoins être maintenue droite, solidement avec la tête.

Au sein du système tête-cou, nous avons pu démontrer l'existence d'un référentiel basé sur la géométrie vestibulaire [29,54]. Ceci dit, les caractéristiques cinématiques des muscles nuco-céphaliques sont complexes, et plusieurs groupes de muscles coopèrent et se co-contractent généralement pour produire un mouvement particulier. Ceci explique pourquoi la géométrie intrinsèque au référentiel tête-cou n'est pas apparue immédiatement évidente, malgré les premières expériences systématiques de Flourens [13,14] dans le premier

quart du XIX<sup>e</sup> siècle, qui avaient donné un aperçu de son existence (voir ci-dessous).

## 8. Message vestibulaire et contrôle postural

Les voies tecto-spinales et vestibulo-spinales sont parmi les plus anciens systèmes de contrôle moteur des Vertébrés. Le circuit tecto-spinal réalise les mouvements d'orientation guidés par la vision. La voie vestibulo-spinale se charge du contrôle tonique de la posture et de l'équilibre. Ces fonctions sont mises en évidence de manière spectaculaire par l'ablation d'un labyrinthe (hémi-labyrinthectomie) ou de l'une de ses parties [26, 75]. Plus précisément, les canaux semi-circulaires horizontaux permettent le maintien de la position de la tête et les utricules assurent le maintien de la posture de l'ensemble tête-cou dans le plan médio-sagittal, tout au moins chez les Oiseaux et les Mammifères. Les saccules jouent un rôle similaire pour les orientations latérales de la tête [26]. Soulignons, par ailleurs, que les Mammifères, quadrupèdes autant que bipèdes, maintiennent leur colonne vertébrale cervicale à la verticale [28,73] (Fig. 2). La transition d'une marche quadrupède à une marche bipède requiert d'amener la colonne thoracique à la verticale, ce qui demande des modifications de la jonction cervico-thoracique et de la région lombaire, mais la colonne cervicale et la jonction crânio-cervicale restent inchangées.

Lorsqu'on considère la géométrie intrinsèque de l'appareil tête-cou dans le plan médio-sagittal, on observe qu'au repos, les Mammifères quadrupèdes maintiennent l'articulation crânio-cervicale et le haut de la colonne cervicale en flexion complète, et le bas de la colonne cervicale ainsi que les premières vertèbres thoraciques en extension complète [27] (Fig. 2B). L'axe tête-cou adopte par là une géométrie précise, maintenue par le système vestibulaire [74].

La colonne vertébrale cervicale étant naturellement rigide, elle ne peut guère se plier latéralement. L'inclinaison latérale de l'ensemble tête-cou chez les Mammifères quadrupèdes est alors réalisée par la rotation des vertèbres au niveau de la jonction cervico-thoracique. Là encore, c'est le message vestibulaire qui guide la modification de la posture [26,27].

L'architecture semi-rigide et l'organisation posturale de la colonne cervicale sont conservées au cours de l'évolution, comme semblent l'indiquer certains travaux sur les Dinosaures [52]. Dans le cadre de la structure générale des mécanismes posturaux, les voies vestibulaires et leurs coordonnées tridimensionnelles intrinsèques fournissent probablement un guide pour l'organi-

sation de divers systèmes sensoriels et moteurs, ainsi que de transformations sensori-motrices [9,21,25,36,55,59–61].

## 9. Connectivité vestibulo-oculaire et vestibulo-collique

Nous avons décrit plus tôt la géométrie tridimensionnelle de la périphérie sensorielle, les canaux semi-circulaires, ainsi que celle de leurs effecteurs moteurs. Il se dégage de toute évidence une grande similarité entre ces deux géométries. Les directions de traction des muscles extraoculaires correspondent à l'orientation des canaux semi-circulaires horizontaux, celles des droits verticaux à l'orientation du canal antérieur ipsilatéral, et celles des muscles obliques sont alignées avec l'orientation du canal ipsilatéral postérieur (Fig. 9). Ce principe de parallélisme est identique depuis les Poissons jusqu'à l'Homme.

La conservation de la coïncidence des géométries spatiales canalaire et extraoculaire au cours de l'évolution des Vertébrés s'accompagne d'une conservation des principales connexions neuronales responsables de la production des mouvements oculaires compensatoires (réflexe vestibulo-oculaire). On retrouve des connexions excitatrices entre le canal antérieur, d'une part, et les muscles droit supérieur ipsilatéral et oblique inférieur controlatéral, d'autre part. De même, le canal postérieur est connecté à l'oblique supérieur ipsilatéral et au droit inférieur controlatéral, et enfin le canal horizontal est relié aux muscles droit médian ipsilatéral et droit latéral controlatéral. Puisque les muscles antagonistes doivent se relâcher lorsque les agonistes se contractent, on observe, à partir des mêmes canaux semi-circulaires, des projections inhibitrices vers les muscles antagonistes (Fig. 10). Ce schéma d'innervation a été nommé « arc tri-neuronal » [38], ou encore « arc réflexe vestibulo-oculaire élémentaire » [70,71] par les pionniers de ce champ de recherche.

Les connexions qui sous-tendent le réflexe vestibulo-collique exhibent des architectures de connectivité stéréotypées équivalentes [29,56–58,78]. La seule différence importante est que, dans ce cas-ci, il y a davantage de muscles impliqués.

Par ailleurs, un autre élément qui vient confirmer la similarité des référentiels des systèmes de mouvement des yeux et de la tête est l'existence de neurones vestibulo-oculo-spinaux [23]. Ces neurones transmettent leurs signaux aux deux centres oculomoteur et spinal simultanément, ainsi qu'à d'autres cibles, par exemple les muscles des oreilles (Fig. 11). Ainsi, l'information

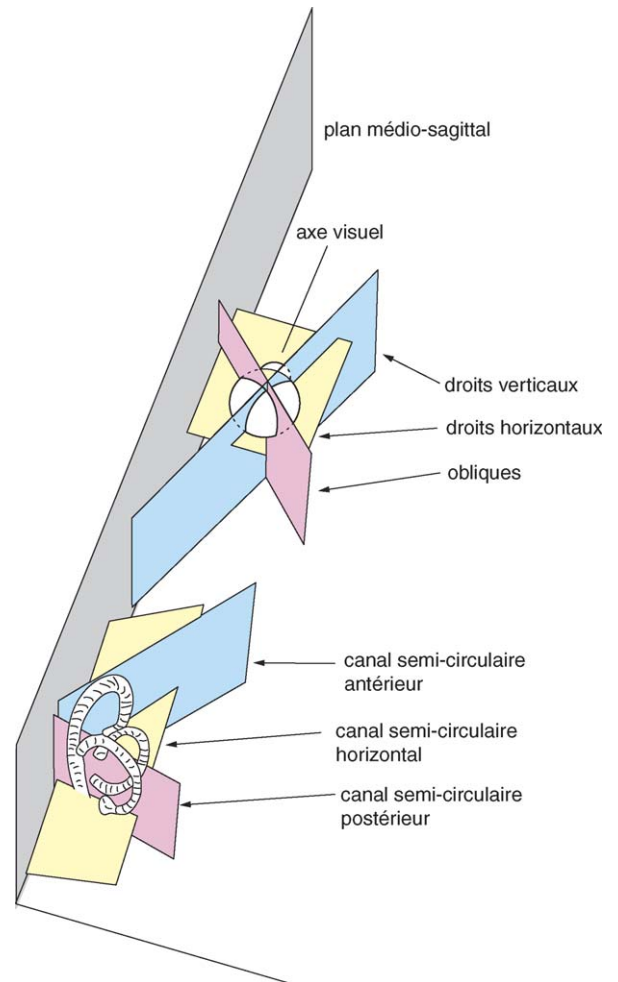


Fig. 9. Orientation tridimensionnelle des plans des canaux semi-circulaires et des directions de traction des muscles extraoculaires chez l'homme. Remarquez l'alignement deux à deux des directions de traction des muscles, d'une part, et des plans canaux, d'autre part, ces correspondances formant un système de coordonnées intrinsèques commun aux canaux et aux muscles.

Fig. 9. Three-dimensional orientation of semicircular canal planes and extraocular muscle pulling directions in man. Note alignment of certain eye muscle pulling directions with particular canal planes, forming an intrinsic reference frame system.

spatiale pertinente pour le système de mouvement des yeux doit également porter un message significatif pour le système moteur spinal, etc.

## 10. Les débuts de la recherche vestibulaire

Nous devons la première description du labyrinthe vestibulaire à Antonio Scarpa en 1789, dans sa monographie sur les systèmes sensoriels des animaux [53].

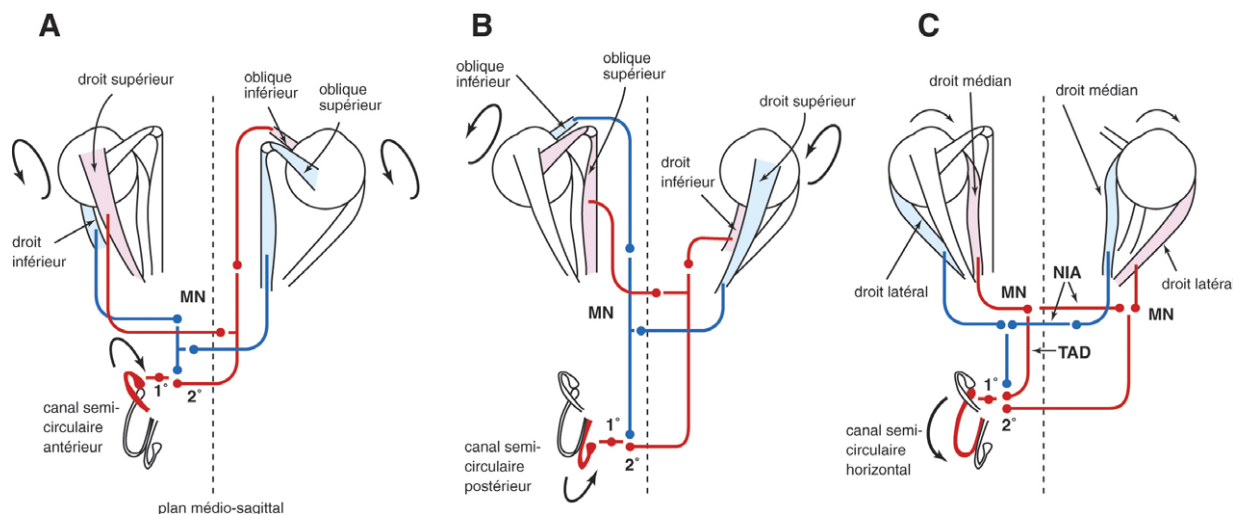


Fig. 10. Coordination spatiale des mouvements des yeux compensatoires. Les éléments en relation sont illustrés avec les mêmes couleurs (rouge et bleu). Les canaux semi-circulaires et les muscles extraoculaires forment un système de coordonnées intrinsèque pour la production des réflexes vestibulo-oculaires. L'arc réflexe se compose de trois neurones, le neurone primaire (1°, neurone ganglionnaire vestibulaire dont l'axone est dans le nerf vestibulaire), le neurone secondaire (2°, neurones des noyaux vestibulaires) et le neurone oculomoteur (MN, dans les noyaux oculomoteur, trochléaire et abducens). Les connexions excitatrices et inhibitrices sont représentées en rouge et en bleu, respectivement. En règle générale, les neurones vestibulaires qui projettent leurs axones vers des noyaux controlatéraux sont excitateurs et ceux qui possèdent des projections ipsilatérales sont inhibiteurs. Les canaux semi-circulaires (A : antérieur, B : postérieur et C : horizontal) et leurs efférences sont représentés en rouge. Les directions préférées des canaux sont indiquées par les flèches noires en gras. La connectivité du système horizontal présente quelques particularités, comme la connexion ipsilatérale excitatrice (le tractus ascendant de Deiters, TAD) et la voie internucléaire de l'abducens (NIA).

Fig. 10. Spatial coordination of compensatory eye movements. Corresponding elements are illustrated in the same colours (red and blue). Semicircular canals and extraocular muscles form a three-dimensional intrinsic reference frame system for the production of vestibulo-ocular reflexes. The reflex arc consists of three neurons, the primary neuron (1°, vestibular nerve), the second-order vestibular neuron (2°, vestibular nucleus neurons), and the oculomotor neuron (MN, in oculomotor, trochlear and abducens nuclei). Excitatory connections are shown in red, inhibitory connections are shown in blue. Contralaterally projecting vestibular neurons are in general excitatory, ipsilaterally projecting ones inhibitory. The respective semicircular canals (A: anterior canal; B: posterior canal; C: horizontal canal) and their efferent nerve pathways are marked in red. The on-directions of the semicircular canals are illustrated by thick black arrows. The connectivity of the horizontal system has a few peculiarities, such as an ipsilaterally projecting excitatory connection, the 'Ascending Tract of Deiters' (TAD), and the abducens internuclear neuron pathway (NIA).

Pendant de nombreuses années, les scientifiques ont tenté de trouver la fonction des canaux semi-circulaires. Leur première étude systématique a été conduite par Pierre Flourens<sup>1</sup> au début du XIXe siècle. La coordination spatiale des mouvements des yeux et de la tête fut un des premiers modèles d'étude de la coordination des mouvements en général. En 1825, Flourens publie ses résultats sur la transection des canaux semi-circulaires chez le pigeon [13]. Il décrit que ces lésions conduisent les animaux à produire des mouvements dans le plan du canal lésé. Ces mouvements peuvent inclure les yeux, la tête, voire le corps entier (Fig. 12). La démonstration définitive de la validité du

concept de coordonnées intrinsèques vestibulaires pour les mouvements des yeux a été apportée plus tard par les travaux de János Szentágothai [70,71] et le groupe de Bernard Cohen [69] en utilisant des stimulations électriques sélectives des récepteurs des canaux semi-circulaires.

## 11. La « nouvelle vague » de recherche vestibulaire

La géométrie singulière et l'organisation tridimensionnelle du labyrinthe vestibulaire ont fasciné les scientifiques dès le début de la science moderne, c'est-à-dire depuis Antonio Scarpa [53]. De nombreuses études comparatives se sont attachées à décrire la structure labyrinthique de presque tous les Vertébrés connus [30,37,42–44,77]. Alors que ces études ont employé des méthodes d'intrusion pour visualiser les structures de l'oreille interne, les méthodes modernes

<sup>1</sup> \*Marie-Jean-Pierre Flourens était le prédécesseur d'Étienne-Jules Marey au poste de professeur de biologie au Collège de France. Tous deux ont détenu la chaire de biologie intitulée « Histoire naturelle des corps organisés », de 1855 à 1867 pour Flourens, et de 1869 à 1904 pour Marey.

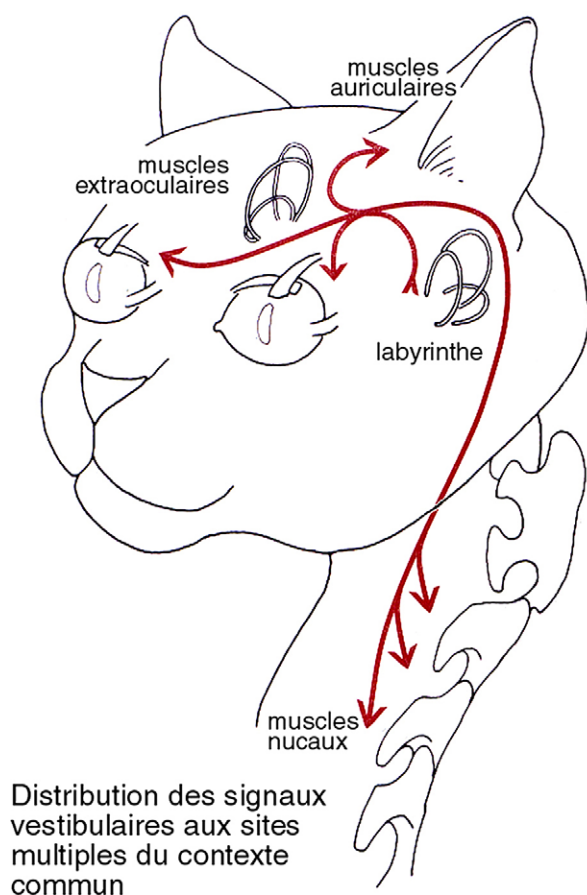


Fig. 11. Schéma des connexions du système vestibulaire avec les centres moteurs qui lui sont reliés. Les connexions neuronales communes du labyrinthe avec les muscles des yeux, des oreilles et du cou permettent la distribution directe d'une commande motrice identique pour les différentes populations de motoneurones impliqués dans les mouvements d'orientation.

Fig. 11. Schematic of vestibular neuron connectivity to motor centres of related architecture and common behavioural context. The shared neuronal pathway to eye-, ear- and neck-muscles would provide an economical distribution of an identical motor control signal to motoneuron pools involved in orienting behaviour.

d'imagerie permettent d'étudier le labyrinthe sur des tissus vivants sans aucune intrusion [2,62]. Par ailleurs, de nombreuses structures céphaliques fossilisées sont devenues récemment disponibles, permettant des études comparatives à grande échelle [8,63–65,80]. Ces nouvelles possibilités d'investigation ont conduit à de nouvelles découvertes, qui sont venues s'ajouter à l'ensemble déjà conséquent des données disponibles.

Ces études récentes ne réservent aucune surprise quant à l'orientation des canaux semi-circulaires : ceux-ci suivent le schéma habituel (voir Fig. 1C), même si certains auteurs semblent surpris par cette organisation [63]. Par ailleurs, ces auteurs ont cherché, à l'aide des

nouveaux outils d'investigation, à réinterpréter le fonctionnement vestibulaire à travers une perspective exclusivement motrice [63–65,80]. L'idée d'une telle réinterprétation provient des travaux classiques de Jones et Spells [32], lesquels ont montré une relation entre la dimension des canaux semi-circulaires et la masse corporelle de plusieurs vertébrés, i.e. entre le poids du corps et le rayon de le lumen du canal ( $r$ ) et également le rayon de courbure du canal ( $R$ ). Alors que Jones et Spells [32] n'ont suggéré qu'une relation entre la taille des canaux et masse corporelle, les auteurs précédents [63–65,80] suggèrent que la seule morphologie des canaux semi-circulaires donne une estimation des capacités locomotrices des individus qui les possèdent. À partir de cette hypothèse, des conclusions sur la nature exclusivement bipède de la locomotion de certains hominidés ou sur l'agilité des hommes de Neandertal ont été avancées [63,65]. En nous basant sur certaines caractéristiques du système vestibulaire, nous argumentons contre ce type d'interprétation [24]. En particulier, ces auteurs ont largement basé leur démonstration sur l'étude de l'amplitude des différences de circonférence des canaux semi-circulaires au sein d'une espèce et entre espèces. Or, la dynamique du fluide canalaire qui influe sur la sensibilité du capteur dépend également fortement du diamètre de la lumière (section) des canaux, ce dont ces auteurs n'ont pas tenu compte. De plus, inférer les capacités motrices uniquement à partir de la morphologie des capteurs revient à ignorer tous les mécanismes connus d'adaptation des récepteurs sensoriels, ainsi que la dynamique des canaux ioniques et, de façon encore plus importante, la machinerie neuronale qui utilise les informations vestibulaires, du tronc cérébral au cortex, en passant par le cervelet. Enfin, se baser uniquement sur la locomotion conduit également à négliger toutes les autres fonctions importantes que réalise le système vestibulaire, comme les mouvements oculaires compensatoires et la perception du mouvement de la tête. Sans mouvements des yeux compensatoires, par exemple, nous serions incapables d'avoir une vision nette pendant un mouvement. De plus, lors d'un mouvement actif, de nombreux réflexes sont réprimés, ce qui est reflété par la suppression des signaux vestibulaires dans les noyaux vestibulaires [40,49]. Les thèses de Spoor et al. [64] et de Wittmer et al. [80] ont été également employées pour expliquer l'agilité et le comportement des Cétacés et des Ptérosaures. Bien que leurs résultats aient reçu un accueil très favorable dans la littérature [68,72], leurs arguments « vestibulaires » ne sont, à notre avis, que peu plausibles. Une idée a été même avancée que les Ptérosaures étaient les meilleurs animaux volants de tous les temps, meilleur que certains oiseaux modernes ou que

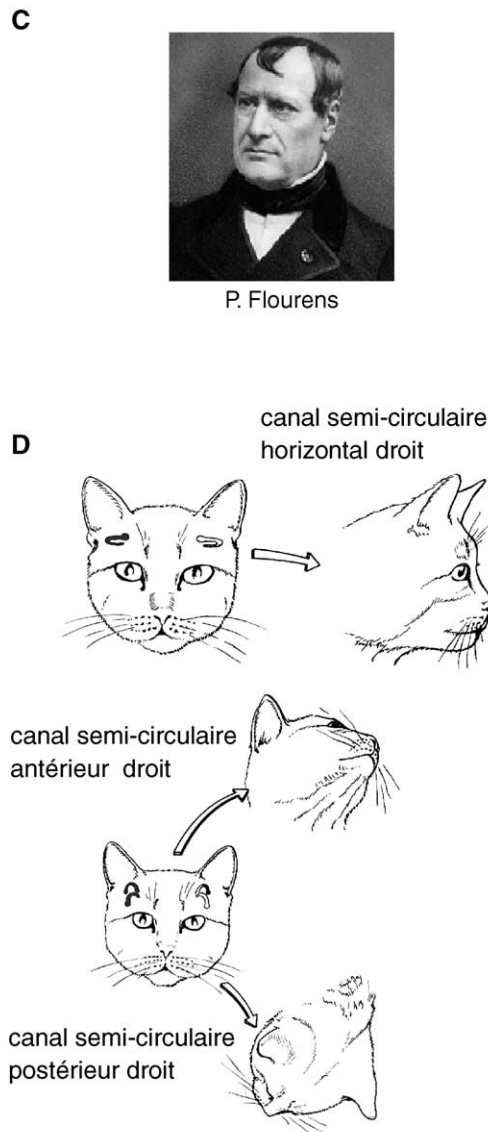
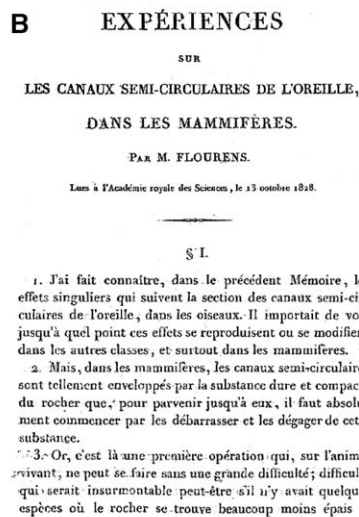
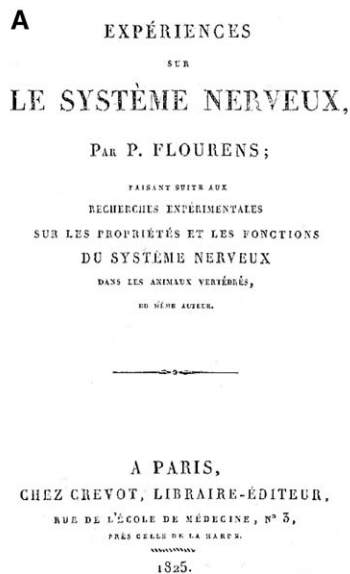


Fig. 12. Début de la recherche vestibulaire. (A) et (B). Couvertures des premières publications de Flourens, qui le premier rapporte des lésions individuelles des canaux semi-circulaires [13,14]. (C) P. Flourens (1796–1867), professeur au Collège de France de 1855 à 1867. (D) Mouvements de la tête provoqués chez le chat par la stimulation électrique des canaux semi-circulaires individuels, reproduisant les aspects spatiaux décrits par Flourens (modifié d'après Suzuki et Cohen [69]).

Fig. 12. The beginning of vestibular research. (A) and (B). Front pages of the first publications of Flourens, who performed the first lesion experiments of individual semicircular canals [13,14]. (C) P. Flourens (1796–1867) was professor at the 'Collège de France' from 1855 to 1867. (D) Head movements in the cat following electrical stimulation of individual semicircular canal nerves, reproducing the spatial movement characteristics described by Flourens (modified after Suzuki and Cohen [69]).

les chauves-souris! Le cervelet des Ptérosauroiens ressemble beaucoup à celui de certaines chauves-souris [4]. Le cervelet est impliqué dans la coordination et le contrôle du mouvement.

En tout cas, comme nous l'avons vu, le fait que le contrôle postural, la locomotion et certains mouvements des yeux dépendent étroitement du système vestibulaire

montre que sa fonction est plus compliquée qu'on ne pourrait le penser de prime abord.

## 12. Conclusions

L'évolution du sens de l'équilibre des Vertébrés et de ses analogues chez les Invertébrés suggère certaines

caractéristiques du développement et du fonctionnement du cerveau. Nous avons mentionné que l'organisation vestibulo-motrice et sa circuiterie neuronale ont été conservées au cours de l'évolution des Vertébrés, qu'une solution optimale a été obtenue. Si l'on compare le labyrinthe aux nombreux développements de l'œil, qui est estimé avoir été « réinventé » entre 40 et 65 fois au cours de l'évolution, seuls deux types principaux de détecteurs de mouvement tridimensionnels ont été retenus, le type « diagonal » des Vertébrés, du poulpe et du crabe, et le type « axes principaux » des calmars. Chacune de ces deux solutions constitue un capteur idéal d'un point de vue physique, avec un rapport signal/bruit optimal.

Par ailleurs, une caractéristique importante du fonctionnement du système nerveux central est l'emploi de mécanismes périphériques pour simplifier les calculs centraux. Cette caractéristique fonctionnelle est illustrée élégamment par les systèmes de coordonnées communs aux appareils vestibulaire, oculomoteur et céphalomoteur. Cette communauté de cadres de référence permet de diminuer la charge de calcul du cerveau, au profit de fonctions plus avancées comme l'apprentissage, l'attention etc. Lorsqu'on s'intéresse à la compréhension du fonctionnement du cerveau, on se doit d'analyser les traits communs des différences apparentes d'expression ou de comportement. Négliger les analogies évidentes entre les modes opératoires des différentes espèces reviendrait à se priver d'appréhender certains des aspects fondamentaux du fonctionnement du cerveau.

## Remerciements

Ce travail a bénéficié du soutien de l'Union européenne (QLK6-CT-2002-00151: Eurokinesis) et d'une bourse de la Fondation Fyssen à F. Klam. Les auteurs remercient également France Maloumian pour son assistance pour les illustrations.

## Références

- [1] M. Alpern, Movements of the eyes, in: H. Daveson (Ed.), *The Eye*, Vol. 3, 2nd Ed, Academic Press, New York, 1962, pp. 1–214.
- [2] C.R. Archer, M.H. Cooper, J.F. Kveton, Correlation of high-resolution computed tomography and gross anatomic sections of the temporal bone. II. Vestibular apparatus, *Am. J. Otol.* 9 (1988) 276–281.
- [3] I.L. Baird, Some aspects of the comparative anatomy and evolution of the inner ear in submammalian vertebrates, *Brain Behav. Evol.* 10 (1974) 11–36.
- [4] G. Baron, H. Stephan, H.D. Frahm, Comparative Neurobiology in Chiroptera, Vol. 1, in: *Macromorphology, Brain Structures, Tables and Atlases*, Birkhäuser Verlag, Bâle, Suisse, 1996.
- [5] C. Bell, On the motions of the eye, in the illustration of the uses of the muscles and the nerves in the orbit, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Part I* (1823) 166–186.
- [6] B.U. Budelmann, Structure and function of the angular acceleration receptor systems in the statocysts of cephalopods, *Symp. Zool. Soc. Lond.* 38 (1977) 309–324.
- [7] T.H. Bullock, G.A. Horridge, Structure and Function in the Nervous System of Invertebrates, Vol. I/II, W.H. Freeman, San Francisco, London, 1965.
- [8] A.H. Clarke, On the vestibular labyrinth of the *Brachiosaurus brancai*, *J. Vest. Res.* 15 (2005) 65–71.
- [9] B. Cohen, K. Goto, S. Shanzer, A.H. Weiss, Eye movements induced by electric stimulation of the cerebellum in the alert cat, *Exp. Neurol.* 13 (1965) 145–165.
- [10] E.H. Colbert, Evolution of the Vertebrates, 3rd ed, John Wiley & Sons, New York, 1980.
- [11] J.F. Daniel, The Elasmobranch Fishes, University of California Press, Berkeley, 1928.
- [12] D.M. Fekete, Development of the vertebrate ear: insights from knockouts and mutants, *Trends Neurosci.* 22 (1999) 263–269.
- [13] P. Flourens, Expériences sur le système nerveux, Crevot, Paris, 1825.
- [14] P. Flourens, Expériences sur les canaux semi-circulaires de l'oreille, dans les mammifères, *Mém. Acad. R. Sci. Inst. Fr.* 9 (1828) 467–477.
- [15] P.J. Fraser, Semicircular canal morphology and function in crabs, in: T. Gualtierotti (Ed.), *The vestibular system: function and morphology*, Springer Verlag, New York – Heidelberg – Berlin, 1981.
- [16] B. Fritzsche, K.W. Beisel, N.A. Bermingham, Developmental evolutionary biology of the vertebrate ear: conserving mechanoelectric transduction and developmental pathways in diverging morphologies, *Neuroreport* 11 (2000) R35–R44.
- [17] B. Fritzsche, K.W. Beisel, Evolution and development of the vertebrate ear, *Brain Res. Bull.* 55 (2001) 711–721.
- [18] B. Fritzsche, K.W. Beisel, Molecular conservation and novelties in vertebrate ear development, *Curr. Top. Dev. Biol.* 57 (2003) 1–44.
- [19] B. Fritzsche, J. Piatigorsky, Ancestry of photic and mechanic sensation?, *Science* 308 (2005) 1113–1114.
- [20] S.J. Gould, Size and shape, from churches to brains to planets, in: *Ever since Darwin*, W.W. Norton, New York, 1977.
- [21] W. Graf, Motion detection in physical space and its peripheral and central representation, *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 545 (1988) 154–169.
- [22] W. Graf, Der Gleichgewichtssinn, in: R.F. Schmidt, K. Unsicker (Eds.), *Lehrbuch der Vorklinik. Teil B: Anatomie, Biochemie und Physiologie des Nervensystems und des Bewegungsapparates*, Deutscher Ärzte-Verlag, Cologne, Allemagne, 2003, pp. 207–222.
- [23] W. Graf, K. Ezure, Morphology of vertical canal related second order vestibular neurons in the cat, *Exp. Brain Res.* 63 (1986) 35–48.
- [24] W. Graf, P.P. Vidal, Semicircular canal size and upright stance are not interrelated, *J. Hum. Evol.* 30 (1995) 175–181.
- [25] W. Graf, J.I. Simpson, C.S. Leonard, Spatial organization of visual messages of the rabbit's cerebellar flocculus. II. Complex and simple spike responses of Purkinje cells, *J. Neurophysiol.* 60 (1988) 2091–2121.

- [26] W. Graf, D.H. Wang, C. de Waele, P.P. Vidal, The role of otoliths in maintaining the upright posture of the head-neck system in the guinea pig, in: H. Shimazu, Y. Shinoda (Eds.), *Vestibular and Brain Stem Control of Eye, Head and Body Movements*, Japan Scientific Societies Press, Tokyo/S. Karger, Basel, 1992, pp. 79–90.
- [27] W. Graf, C. de Waele, P.P. Vidal, Functional anatomy of the head-neck movement system of quadrupedal and bipedal mammals, *J. Anat.* 186 (1995) 55–74.
- [28] W. Graf, C. de Waele, P.P. Vidal, D.H. Wang, L.C. Evinger, The orientation of the cervical vertebral column in unrestrained awake animals. II. Movement strategies, *Brain Behav. Evol.* 45 (1995) 209–231.
- [29] W. Graf, E. Keshner, F.J.R. Richmond, Y. Shinoda, Y. Uchino, How to construct and move a cat's neck?, *J. Vest. Res.* 7 (1997) 219–237.
- [30] A.A. Gray, *The Labyrinth of Animals*, Vol., I/II, J. and A. Churchill, London, 1907.
- [31] H.v. Helmholtz, *Handbuch der physiologischen Optik*, Dritte Auflage, Band 3, Voss, Hamburg – Leipzig, 1910.
- [32] G.M. Jones, K.E. Spells, A theoretical and comparative study of the functional dependence of the semicircular canal upon its physical dimensions, *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 157 (1963) 403–419.
- [33] T. Lacalli, New perspectives on the evolution of protochordate sensory and locomotory systems, and the origin of brains and heads, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 356 (2001) 1565–1572.
- [34] T. Lacalli, T.H. Gilmour, S.J. Kelly, The oral nerve plexus in amphioxus larvae: function, cell types and phylogenetic significance, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 266 (1999) 1461–1470.
- [35] T. Lacalli, N.D. Holland, J.E. West, Landmarks in the anterior central nervous system of amphioxus larvae, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 344 (1994) 165–185.
- [36] C.S. Leonard, J.I. Simpson, W. Graf, Spatial organization of visual messages of the rabbit's cerebellar flocculus. I. Typology of inferior olivary neurons of the dorsal cap of Kooy, *J. Neurophysiol.* 60 (1988) 2073–2090.
- [37] E.R. Lewis, E.L. Leverenz, W.S. Bialek, *The Vertebrate Inner Ear*, CRC Press, Boca Raton, 1985.
- [38] R. Lorente de Nó, Vestibulo-ocular reflex arc, *Arch. Neurol. Psychiatr.* 30 (1933) 245–291.
- [39] H. Markl, The perception of gravity and of angular acceleration in invertebrates, in: H.H. Kornhuber (Ed.), *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. VI/1, Vestibular System Part 1: Basic Mechanisms, Springer Verlag, Berlin – Heidelberg – New York, 1974, pp. 19–74.
- [40] R.A. McCrea, G.T. Gdowski, R. Boyle, T. Belton, Firing behavior of vestibular neurons during active and passive head movements: vestibulo-spinal and other non-eye-movement-related neurons, *J. Neurophysiol.* 82 (1999) 416–428.
- [41] A. Packard, Cephalopods and fish: the limits of convergence, *Biol. Rev.* 47 (1972) 241–307.
- [42] G. Retzius, Studien über den Bau des Gehörlabyrinths. Erste Abtheilung. Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Anatomische Untersuchungen, Erste Lieferung, Klemmings Antiquariat, Stockholm, 1872.
- [43] G. Retzius, *Das Gehörorgan der Wirbelthiere: morphologisch-histologische Studien. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien*, Samson & Wallin, Stockholm, 1881.
- [44] G. Retzius, *Das Gehörorgan der Wirbelthiere: morphologisch-histologische Studien. II*, in: *Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere*, Samson & Wallin, Stockholm, 1884.
- [45] S. Rinkwitz, E. Bober, R. Baker, Development of the vertebrate inner ear, *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 942 (2001) 1–14.
- [46] D.A. Robinson, The use of matrices in analyzing the three-dimensional behavior of the vestibulo-ocular reflex, *Biol. Cybern.* 46 (1982) 53–66.
- [47] D.A. Robinson, The coordinates of neurons in the vestibulo-ocular reflex, in: A. Berthoz, G. Melvill Jones (Eds.), *Adaptive Mechanisms in Gaze Control*, Reviews in Oculomotor Research, Vol. 1, Elsevier, Amsterdam, 1985, pp. 297–311.
- [48] R. Romand, I. Varela-Nieto, Development of Auditory and Vestibular systems-3. Molecular development of the inner ear, *Curr. Top. Dev. Biol.* 57 (2003) 1–481.
- [49] J.E. Roy, K.E. Cullen, Selective processing of vestibular reafference during self-generated head-motion, *J. Neurosci.* 21 (2001) 2131–2142.
- [50] D.C. Sandeman, The balance and visual systems of the swimming crab – their morphology and interaction, in: E. Horn (Ed.), *Fortschr. Zool.* 28 (1983).
- [51] D.C. Sandeman, A. Okajima, Statocyst induced eye movements in the crab *Scylla serrata*. I. The sensory input from the statocyst, *J. Exp. Biol.* 57 (1972) 187–204.
- [52] C. dal Sasso, M. Signore, Exceptional soft-tissue preservation in a theropod dinosaur from Italy, *Nature* 392 (1998) 383–387.
- [53] A. Scarpa, *Anatomicae disquisitiones de auditu et olfacto*, Pavia, 1789.
- [54] K.-P. Schaefer, D.L. Meyer, Eye and head movements as specialized functions of vestibular circuits, in: A. Berthoz, W. Graf, P.P. Vidal (Eds.), *The Head-Neck Sensory Motor System*, Oxford University Press, New York – Oxford, 1992, pp. 241–243.
- [55] K.-P. Schaefer, D. Schott, D.L. Meyer, On the organization of neuronal circuits involved in the generation of the orienting response (visual grasp reflex), *Fortschr. Zool.* 23 (1975) 199–212.
- [56] Y. Shinoda, Y. Sugiuchi, T. Futami, N. Ando, T. Kawasaki, Input patterns and pathways from the six semicircular canals to motoneurons of neck muscles. I. The multifidus muscle group, *J. Neurophysiol.* 72 (1994) 2691–2702.
- [57] Y. Shinoda, Y. Sugiuchi, T. Futami, S. Kakei, Y. Izawa, J. Na, Four convergent patterns of input from the six semicircular canals to motoneurons of different neck muscles in the upper cervical cord, *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 781 (1996) 264–275.
- [58] Y. Shinoda, Y. Sugiuchi, T. Futami, N. Ando, J. Yagi, Input patterns and pathways from the six semicircular canals to motoneurons of neck muscles. II. The longissimus and semispinalis muscle groups, *J. Neurophysiol.* 77 (1997) 1234–1258.
- [59] J.I. Simpson, W. Graf, Eye muscle geometry and compensatory eye movements in lateral-eyed and frontal-eyed animals, *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 374 (1981) 20–30.
- [60] J.I. Simpson, W. Graf, The selection of reference frames by nature and its investigators, A. Berthoz, G. Melvill Jones (Eds.), *Adaptive Mechanisms in Gaze Control*, Rev. Oculomotor Res. 1 (1985) 3–16.
- [61] J.I. Simpson, W. Graf, C. Leonard, The coordinate system of visual climbing fibers to the flocculus, in: A. Fuchs, W. Becker (Eds.), *Progress in Oculomotor Research*, Developments in Neuroscience. Vol. 12, Elsevier/North-Holland Biomed. Press, New York – Amsterdam – Oxford, 1981, pp. 475–484.

- [62] F. Spoor, F. Zonneveld, Morphometry of the primate bony labyrinth: a new method based on high-resolution computed tomography, *J. Anat.* 186 (1995) 271–286.
- [63] F. Spoor, B. Wood, F. Zonneveld, Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion, *Nature* 369 (1994) 645–648.
- [64] F. Spoor, S. Bajpal, S.T. Hussain, K. Kumar, J.G.M. Thewissen, Vestibular evidence for the evolution of aquatic behavior in early cetaceans, *Nature* 417 (2002) 163–166.
- [65] F. Spoor, J.-J. Hublin, M. Braun, F. Zonneveld, The bony labyrinth of Neanderthals, *J. Hum. Evol.* 44 (2003) 141–165.
- [66] E.A. Stensiö, The Downtonian and Devonian vertebrates of of Spitsbergen, Part 1. Family Cephalaspididae. Skr. om Svalbard og Nordischavet Nr. 12, Norske Vidensk. Akad; Oslo Arbok, 1927.
- [67] P.R. Stephens, J.Z. Young, Semicircular canals in squids, *Nature* 271 (1978) 444–445.
- [68] E. Stokstad, Peering into ancient ears, *Science* 302 (2003) 770–771.
- [69] J.-I. Suzuki, B. Cohen, Head, eye, body and limb movements from semicircular canal nerves, *Exp. Neur.* (1964) 393–405.
- [70] J. Szentágothai, Die zentrale Innervation der Augenbewegungen, *Arch. Psychiatr. Nervenkr.* 116 (1943) 721–760.
- [71] J. Szentágothai, The elementary vestibulo-ocular reflex arc, *J. Neurophysiol.* 13 (1950) 395–407.
- [72] D.M. Unwin, Smart-winged pterosaurs, *Nature* 425 (2003) 910–911.
- [73] P.P. Vidal, W. Graf, A. Berthoz, The orientation of the cervical vertebral column in unrestrained awake animals. I. Resting position, *Exp. Brain Res.* 61 (1986) 549–559.
- [74] P.P. Vidal, D.H. Wang, W. Graf, C. de Waele, Vestibular control of skeletal geometry in the guinea pig: a problem of good trim?, J.H.J. Allum, D.J. Allum-Mecklenburg, F.P. Harris, R. Probst (Eds.), *Natural and Artificial Control of Hearing and Balance*, Prog. Brain Res. 97 (1993) 229–243.
- [75] C. de Waele, W. Graf, P. Josset, P.P. Vidal, A radiological analysis of the postural syndromes following hemilabyrinthectomy and selective canal and otolith lesions in the guinea pig, *Exp. Brain Res.* 77 (1989) 166–182.
- [76] C.F. Werner, Das Ohrlabyrinth der Elasmobranchier, *Z. Wiss. Zool.* 136 (1930) 485–579.
- [77] C.F. Werner, Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen, VEB Georg Thieme, Leipzig, 1960.
- [78] V.J. Wilson, M. Maeda, Connections between semicircular canals and neck motoneurons in the cat, *J. Neurophysiol.* 37 (1974) 346–357.
- [79] V.J. Wilson, G. Melvill Jones, *Mammalian Vestibular Physiology*, Plenum Press, New York – London, 1979.
- [80] L.M. Wittmer, S. Chatterjee, J. Franzosa, T. Rowe, Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour, *Nature* 425 (2003) 950–953.
- [81] J.Z. Young, The statocysts of *Octopus vulgaris*, *Proc. R. Soc. Lond. B., Biol. Sci.* 152 (1960) 3–29.