
Étude comparative de la morphologie du crâne d'artiodactyles périssodactyles : une approche écomorphologique

Auteur : Quiblier, Lauriane

Promoteur(s) : Parmentier, Eric; 8878

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/9887>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Étude comparative de la morphologie du crâne d'artiodactyles et de périssodactyles : une approche écomorphologique



Mémoire de Master 2 en Biologie des organismes et écologie,
à finalité approfondie

Réalisé au sein du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
Supervisé par Anthony Herrel, Helder Gomes Rodrigues et Éric Parmentier

Lauriane Quiblier

Septembre 2020

Table des matières

Remerciements	3
Abstract	4
1. Introduction	5
2. Matériel et méthode	10
2.1. Matériel	10
2.2. Méthode	12
2.2.1. Photogrammétrie	13
2.2.2. Morphométrie Géométrique	15
2.2.3. Analyses statistiques	20
2.2.3.1. Jeu de données	20
2.2.3.2. Analyse en composante principale.....	20
2.2.3.3. Test de répétabilité	21
2.2.3.4. Analyse en composante principale sur l'ensemble des spécimens	21
2.2.3.5. Données moyennées.....	21
2.2.3.6. Déformation moyenne	22
2.2.3.7. Phylogénie	22
2.2.3.8. Analyse en composante principale incluant la phylogénie	24
2.2.3.9. Allométrie	24
2.2.3.10. Signal phylogénétique	24
2.2.3.11. Disparité.....	24
2.2.3.12. Manova et post hoc.....	25
2.2.3.13. Neighbour-joining	26
2.3. Résultats	26
2.3.1. Test de répétabilité	26
2.3.2. Allométrie.....	27
2.3.3. Signal phylogénétique.....	27
2.3.4. Déformation moyenne.....	27
2.3.5. Variabilité morphologique.....	29
2.3.6. Disparité	32
2.3.7. Manova.....	34
3. Discussion	37
3.1. Influence de la taille sur la morphologie crânienne	37
3.2. Influence de la phylogénie	38
3.2.1. Signal phylogénétique.....	38
3.2.2. Analyse en composante principale.....	39
3.3. Étude comparée de la diversité morphologique crânienne	39
3.3.1. Arbre des distances morphologiques	39
3.3.2. Disparité	40
3.4. Influence de l'alimentation sur la morphologie crânienne	41
3.4.1. Déformations crâniennes associées	42
3.4.2. Manova.....	42
3.4.3. Disparité et écologie	43
4. Conclusion	44
Bibliographie	46

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement mon encadrant, Monsieur Anthony Herrel. Sa patience et sa joie de vivre ont été d'un grand soutien malgré les conditions difficiles de mon stage en raison de la crise sanitaire. Sa grande expérience m'a permis d'acquérir de nombreuses connaissances à ses côtés et notamment le goût de la recherche.

Je remercie également chaleureusement mon second encadrant, Monsieur Helder Gomes Rodrigues qui a su prendre le temps pour me porter conseil au mieux et qui m'a toujours positivement soutenue. Les conditions d'encadrement de ce stage ont vraiment été une chance pour moi et je leur en suis très reconnaissante.

Je remercie Monsieur Éric Parmentier pour m'avoir donné le goût de la morphologie et pour son encadrement au sein de l'Université de Liège.

J'adresse un remerciement particulier à Anne-Claire Fabre et Colline Brassard qui ont su me guider lors de mes études statistiques. Leur patience, leur gentillesse et leur pédagogie m'ont énormément appris et ont été d'une grande aide.

Je remercie également toute l'équipe du Muséum d'histoire Naturelle, tous très accueillants et toujours à l'écoute, particulièrement Joséphine, Aurélie et Céline, qui m'ont permis d'accéder aux collections et m'ont aiguillée dans mes recherches. J'ai beaucoup appris à leur contact. Ils ont su me conseiller quant à mon avenir et me rassurer. Enfin, j'adresse un remerciement tout personnel à ma collègue Laurie qui a supporté mes sautes d'humeurs et mes coups de stress durant ce stage, et qui a toujours été présente pour m'aider et m'aiguiller lors de mes questionnements.

J'ai espoir de pouvoir collaborer à nouveau avec toutes ces merveilleuses personnes que j'ai eu la chance de découvrir durant mon stage.

Abstract

La nutrition des herbivores joue un rôle essentiel dans les écosystèmes. En retour, l'environnement influe sur leur écologie. Les régimes alimentaires des herbivores sont variés. Cela induit des contraintes mécaniques particulières qui peuvent avoir un impact sur la morphologie. La présente étude a pour objet de quantifier l'influence de ces régimes sur la conformation crânienne des périssodactyles et des artiodactyles. Une étude comparative doit permettre de déterminer quelles sont les différences significatives de morphologie crânienne entre les deux ordres. Pour cela, la morphométrie géométrique basée sur la photogrammétrie a été utilisée. Cette étude démontre que le régime omnivore influence significativement la conformation crânienne. Une grande différence de disparité entre les deux ordres a été observée. La disparité au sein des régimes alimentaires est relativement élevée, mis à part pour le régime mangeurs mixtes où la disparité retrouvée est très faible. Les régimes alimentaires montrent bien une influence sur la conformation crânienne. L'étude des mandibules associées aux crânes étudiés permettrait d'augmenter la robustesse de ces résultats et de les compléter avec une étude de covariation.

The nutrition of herbivores plays an essential role in the functioning of biodiversity. In turn, the environment influences their ecology. The diets of herbivores are varied. They induce particular mechanical constraints which could have an impact on the morphology. The purpose of this study is to quantify whether these diets indeed influence the cranial conformation of perissodactyls and artiodactyls. A comparative study would make it possible to determine which differences exist in cranial morphology between the two orders. To do so, geometric morphometrics based on photogrammetry was used. This study demonstrates that the omnivorous diet significantly influences cranial conformation. A large difference in disparity between the two orders was observed. The disparity within the diets is relatively high, except for the mixed-feeders diet for which the disparity found is very low. Diets clearly show an influence on cranial conformation. The study of the mandibles associated with the skulls studied would make it possible to increase the robustness of these results and to complement them with a study of co-variation.

1. Introduction

Les mammifères herbivores actuels jouent un rôle majeur au niveau de l'environnement du fait de leurs relations étroites avec les animaux et les végétaux qui les entourent (Skarpe, 1990).

Les ongulés sont un maillon important de la chaîne alimentaire animale car ils constituent la majeure partie des ressources nutritionnelles des grands carnivores (Ewer, 1998). Leur propre nutrition joue elle aussi un rôle déterminant au travers de son impact sur les végétaux. En mangeant tous types de plantes, ils régulent les populations végétales (Hobbs, 1996). L'ingestion d'une grande partie des végétaux permet la reproduction de ceux-ci par la dispersion des graines (zoochorie) et le contrôle de leurs quantités (Malo & Suárez, 1995). Les déjections des herbivores permettent aussi de réguler le niveau de gaz présent au niveau des sols et contribuent à une croissance plus longue de la tige et à un accroissement de la taille des feuilles. La litière des plantes broutées se décompose plus rapidement que celle des plantes non broutées, augmentant ainsi la disponibilité des nutriments pour la communauté végétale environnante (Molvar et al., 1993). Des recherches ont montré que la décomposition de la carcasse d'un grand herbivore favorise la quantité de macronutriments dans les sols et de nitrogène présent dans les feuilles pour une durée d'au moins deux ans (Bump et al., 2009). Une densité élevée d'ongulés peut ainsi avoir un impact profond sur les populations végétales, la structure forestière et les processus écosystémiques (Danell et al., 2003). La présence de grands herbivores au niveau d'un écosystème induit donc la modulation des paysages.

Il y a une coévolution entre les plantes et les ongulés. Pour exemple, la période déterminante de coévolution des espèces de plantes et des ongulés des Grandes Plaines d'Amérique du Nord se situe au cours des 12 000 dernières années (Mack & Thompson, 1982). McNaughton (1984) a montré que l'hétérogénéité du paysage a joué un rôle majeur dans la distribution et l'abondance d'ongulés indigènes. En Europe occidentale, l'histoire des ongulés à la transition Eocène-Oligocène est marquée par différentes phases d'extinction et d'apparition liées aux changements climatiques et environnementaux (Blondel, 2001). Il a été démontré que des changements adaptatifs

importants se sont produits dans le schéma morphologique des ongulés au cours de cette période. Ces modifications morphologiques coïncidaient avec des changements environnementaux, qui ont eu un impact sur les régimes alimentaires des ongulés (Blondel, 2001).

L'écomorphologie étudie les rapports entre les caractéristiques physiques de l'animal dans son ensemble et les variations environnementales liées à l'écologie de l'espèce (van der Klaauw, 1948). L'écologie d'une espèce permet d'étudier son environnement, ainsi que les échanges au sein de celui-ci. Les oscillations des facteurs écologiques contribuent, conjointement avec des facteurs évolutifs et comportementaux à la variation morphologique des espèces. Par exemple, une analyse écomorphologique sur les chevaux montre les différences adaptatives de ceux-ci avec l'environnement et la corrélation entre la taille corporelle, la robustesse des os et la mobilité ainsi que les adaptations alimentaires avec l'environnement (habitat et climat) (van Asperen, 2010).

Les rapports qui sont analysés dans la présente étude sont ceux entre les ongulés et les ressources alimentaires issues de leur environnement. Le facteur écologique sur lequel cette étude a été centrée est le régime alimentaire. Le traitement des aliments chez les mammifères inclut obligatoirement une action de l'appareil masticateur. Les mâchoires agissent comme un système de levier, avec le pivot au niveau de l'articulation temporo-mandibulaire, les muscles masticateurs situés sur le crâne et les mandibules fournissant la force exercée sur les aliments (Cassini & Vizcaíno, 2012). Ces mécanismes créent un jeu de contraintes différentes suivant les caractéristiques physiques des végétaux, qui ont logiquement des implications sur la morphologie.

Une partie de l'information concernant la nutrition d'une espèce, peut donc être apportée via l'étude du crâne de celle-ci (Hall & Hanken, 1993: p1-36). Il a été prouvé par exemple que la forme du crâne chez les mammifères, tels les mustéloïdes est influencée par le régime alimentaire (Law et al., 2018). Une comparaison entre les formes du crâne des carnivores et des herbivores révèle de réelles différences. Par rapport aux carnivores, les herbivores présentent une position plus haute de l'articulation de la mâchoire et une crête zygomatique plus prononcée. Les appareils masticateurs sont ainsi bien distincts entre les carnivores et les herbivores (Schwenk,

2000). Mais existe-t-il également des différences entre les espèces herbivores en fonction de leurs spécialisations alimentaires ?

Les types de prise alimentaire peuvent être très diversifiés au sein des herbivores. C'est le cas chez les ongulés qui représentent la majeure partie des grands herbivores terrestres. La grande diversité d'espèces d'ongulés montre des spectres alimentaires et morphologiques très larges. L'étude de ceux-ci permet donc de balayer un champ très large au niveau environnemental.

Les euongulés forment un clade qui comprend les ordres des cetartiodactyles (cétacés+artiodactyles) et des périssodactyles (Waddell et al., 2001). La distinction entre ces deux ordres se fait principalement par le nombre et la disposition des doigts (Clifford, 2010). Le nom périssodactyles signifie « doigts impairs » ; dans cet ordre, le doigt central est plus large que les autres et le plan de symétrie du pied passe au milieu de celui-ci. On appelle cette condition mésaxonique. Les artiodactyles eux possèdent un nombre de doigts pair et sont paraxoniques, c'est-à-dire que le plan de symétrie de chaque pied passe entre le troisième et quatrième doigt. Ce modèle leur a valu leur nom, artiodactyles, qui signifie « à bout égal ».

Les deux ordres montrent des convergences évolutives considérables. Cependant ils diffèrent profondément dans leurs adaptations morphophysologiques suivant le type de végétaux consommés. La baisse des températures dans les latitudes plus élevées à la fin de l'Éocène a essentiellement entraîné l'extinction de formes omnivores plus petites et généralisées parmi tous les groupes d'ongulés, et une augmentation du nombre de folivores plus spécialisés parmi les lignées artiodactyles et périssodactyles survivantes (Janis et al., 2000). Les archives fossiles de l'Éocène tardif montrent un glissement général de l'omnivorie vers la folivorie (en termes de morphologies dentaires adaptatives) chez les rongeurs ainsi que chez les ongulés (Collinson et al., 1991). Le broutage, probablement avec l'incorporation d'une bonne quantité de fruits, est le régime alimentaire primitif des ongulés (Bodmer et Ward, 2006).

Au début du tertiaire, les périssodactyles étaient un groupe dominant avec 14 familles et de nombreuses espèces. Mais désormais, on ne retrouve que trois familles

dont 18 espèces dans cet ordre. Les trois familles qui les composent sont : les équidés, les rhinocerotidés et les tapiridés. Celles-ci sont aujourd'hui présentes en Amérique centrale et Amérique du Sud, en Afrique orientale, australe et centrale et dans le sud et sud-est asiatique. Leur déclin s'est accéléré pendant l'oligocène et coïncide avec la diversification d'un autre large groupe d'herbivores : les artiodactyles (Cifelli, 1981). Les artiodactyles sont un ordre très large, dont la phylogénie a évolué car ils ont été récemment regroupés avec les cétacés pour former le groupe des cetartiodactyles (Naylor & Adams, 2001). Ils comprennent dix familles : les camélidés, les suidés, les tayassuidés, les hippopotamidés, les tragulidés, les bovidés, les cervidés, les moschidés, les antilocapridés et les giraffidés. La plus grande majorité des artiodactyles vit principalement dans des habitats relativement ouverts, y compris des systèmes aquatiques et sur tous les continents, exceptés l'Australie et l'Antarctique (Seamons, 2003). En raison de leur histoire évolutive, les artiodactyles et les périssodactyles sont deux ordres de mammifères herbivores qui montrent une très grande variété de morphologie et de régime alimentaire (ex : graminivores, folivores, frugivores, omnivores).

Il est question ici d'étudier les différentes morphologies au niveau du crâne d'un échantillon représentatif de ces deux ordres. On pourra ainsi quantifier et caractériser les différences de morphologie crânienne entre les deux ordres, puis au sein même de ces ordres. Une différence entre les disparités des conformations de ces deux ordres pourrait être expliquée en raison de l'importante différence de diversité spécifique entre artiodactyles et périssodactyles actuels.

Dans un second temps, il s'agira d'examiner s'il existe un lien entre la forme crânienne et le type de régime alimentaire.

Les études de l'écomorphologie des ongulés utilisent habituellement diverses méthodologies. Pour les études paléontologiques notamment, les régimes alimentaires sont principalement étudiés au niveau des dents, car ce sont des tissus minéralisés qui se conservent bien et qui apportent beaucoup d'informations (Rivals & Semprebon, 2011). Les préférences alimentaires sont elles aussi beaucoup étudiées chez les ongulés afin de déterminer quels types de plantes ceux-ci préfèrent (Forsyth et al., 2002). Les plantes riches en cellulose étant difficiles à digérer, les deux ordres retenus dans la présente étude sont plus généralement comparés au niveau de la

digestion que l'on sait complexe chez ces espèces (Langer, 2009). Chez les grands herbivores, des études ont déjà démontré que les stratégies de prise de nourriture sont associées à des adaptations comportementales et morphophysiques (Kartzinel & Pringle, 2020). Elles ont exploré la relation entre la morphologie et le régime alimentaire. Cette relation a été étudiée grâce à des mesures linéaires chez 94 espèces d'ongulés actuels comprenant des espèces herbivores à omnivores (Pérez-Barbería & Gordon, 1998). Il a pu être ainsi établi que les espèces omnivores sont dotées des processus coronoïdes plus courts ainsi que d'une hauteur occipitale plus grande que les herbivores (Pérez-Barbería & Gordon, 1999). L'influence des régimes alimentaires sur la morphologie crânienne a donc été partiellement étudiée sur ces groupes par (Pérez-Barbería & Gordon, 2001)

A la différence des études citées précédemment, on étudie ici la relation entre la morphologie et le mode d'alimentation en utilisant la morphométrie géométrique plutôt que les mesures linéaires. L'utilisation de celle-ci permet d'avoir de meilleures informations concernant la conformation en trois dimensions d'un objet. Elle permet la représentation des objets en coordonnées géométriques cartésiennes plutôt qu'en variables linéaires. Par cette approche, des analyses statistiques plus poussées peuvent être effectuées pour répondre à de nombreuses questions, notamment concernant l'évolution (Lawing & Polly, 2010).

Une étude écomorphologique plus récente est basée également sur la morphométrie géométrique de l'appareil masticateur (Cassini 2013). Elle concerne 618 spécimens des ordres Artiodactyla, Perissodactyla, Hyracoidea et Diprotodontia. Au travers de l'analyse de la forme crânienne et mandibulaire via la pose de points-repères en trois dimensions, elle a fait ressortir un fort signal phylogénétique et a montré également des corrélations entre les formes de la mandibule et le type d'habitat. Une corrélation a pu ainsi être établie entre la morphologie crânienne et mandibulaire et l'environnement, démontrant l'influence de l'habitat sur la morphologie.

La présente étude vise, elle, à établir une corrélation entre la morphologie et le type de régime alimentaire avec la prise en compte des aspects fonctionnels, notamment par la représentation des zones d'insertion musculaires impliqués dans la prise alimentaire via la pose de points-repères. Mon étude apporte aussi une approche

nouvelle dans l'étude des morphologies et de l'écologie de ces espèces. Elle permet aussi l'étude des disparités entre les deux ordres et entre les différents régimes alimentaires. Cette étude n'avait jamais été réalisée.

En revanche, l'influence des régimes alimentaires sur la morphologie crânienne avait déjà été étudiée par (Pérez-Barbería & Gordon, 2001).

Au vu des informations acquises des études précédentes, les hypothèses testées dans la présente étude sont que (1) les contraintes imposées par les régimes alimentaires sont retrouvées au niveau de la conformation crânienne, que (2) la disparité retrouvée entre les ordres est différente, et que (3) les espèces ayant le même régime possèdent des conformations crâniennes proches.

2. Matériel et méthode

2.1. Matériel

Les modèles d'études sont des crânes issus de collections d'anatomie comparée conservées au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN, Paris). Cette étude se base sur des individus appartenant aux ordres des périssodactyles et des artiodactyles. L'ordre des périssodactyles est relativement restreint en diversité actuelle. En effet, il ne contient que trois familles. Afin de pouvoir bien représenter cet ordre, plusieurs spécimens de la même espèce ont été utilisés. Les artiodactyles sont eux un ordre bien plus divers qui compte dix familles. Un maximum d'espèces différentes représentant toutes les familles ont été utilisées. Seule la famille des antilocapridés n'a pas été représentée. Cette famille ne comprend qu'une seule espèce qui n'était pas disponible dans les collections du Muséum. Les 115 mandibules ont été photographiées et partiellement modélisées, mais seuls les crânes ont été utilisés dans les analyses par manque de temps. Elles pourront être étudiées par la suite.

Les spécimens dont le crâne était incomplet ou endommagé ont dû être écartés. L'échantillon est donc constitué de 115 spécimens pour 93 espèces (voir Annexe n°1). On y retrouve 82 espèces d'artiodactyles et 11 espèces de périssodactyles. La famille majoritairement représentée est la famille des bovidés dont 27,9% des espèces ont

été étudiées, suivie des cervidés avec 44,7%, des suidés avec 43,8%, des camélidés avec 80%, des tapiridés avec 100%, des rhinocerotidés avec 80%, des tragulidés avec 100%, des équidés avec 33,3%, des tayassuidés avec 66,7%, des hippopotamidés avec 100%, des giraffidés avec 100% et enfin des moschidés avec 25% des espèces étudiées.

Les régimes alimentaires des herbivores sont habituellement limités à deux catégories principales les « grazers » (ici paiseurs) et les « browsers » (ici brouteurs) (Gordon & Prins, 2008: p1-9). Pour comprendre les différences d'alimentation des ongulés, il est nécessaire d'avoir une classification qui incorpore de manière réaliste la gamme complète de leurs stratégies d'alimentation (Bodmer, 1990). La plupart du temps, de par le manque de précision à leurs sujets, les régimes sont assez mal définis (Hofmann & Stewart, 1972). C'est pourquoi une grande partie des études ajoutent désormais les « mixed-feeder » (définis ici comme mangeurs mixtes) (ex :(Merceron et al., 2004). Pour la présente étude, les régimes alimentaires des espèces ont été classés en cinq catégories différentes sur la base de catégories pré-existantes (Pérez-Barbería et Gordon 1999): les paiseurs (« Grazer »), les brouteurs (« Browser »), les mangeurs mixtes (Mixed-feeder), les généralistes (« Generalist ») et les omnivores (« Omnivorous »).

Les paiseurs ou « brouteurs d'herbes » (Hofmann & Stewart, 1972) sont les animaux qui prennent leur nourriture au niveau du sol et qui se nourrissent exclusivement d'herbacées. Les brouteurs (« browser ») ou aussi appelés « mangeurs de feuillage » (Hofmann & Stewart, 1972), se nourrissent principalement de feuillages en tous genres présents sur les arbres ou les arbustes. Il a été montré que les espèces paiseuses tout comme les espèces brouteuses peuvent être à la fois spécialistes et non spécialistes (Clauss et al., 2010).

Les mangeurs mixtes sont capables de se nourrir des deux façons citées précédemment. Ce régime est le résultat des contraintes saisonnières notamment en ce qui concerne les espèces se trouvant en altitude (Sanon et al., 2007). En effet lorsque les conditions météorologiques ne permettent plus de se nourrir d'herbes, ces espèces doivent adopter une technique différente. Se nourrir d'arbustes plus résistants aux variations météorologiques que les herbages est donc l'alternative qu'ils trouvent

pour faire face à ces contraintes (Shrestha et al., 2005). Ce type de régime est rencontré uniquement chez les artiodactyles.

Les espèces ayant la capacité de manger des fruits dans des quantités telles qu'elles ne constituent pas la majeure partie de leur régime, ont été regroupées aux seins des « généralistes ». Ils se rapprochent fortement des brouteurs, mais cependant, contrairement à eux, ils peuvent également se nourrir de fruits. Une étude fait la distinction entre les « fruit/leaf browser »(Brouteurs de fruit/feuille) et les « leaf browsers »(brouteurs de feuille) (Merceron et al., 2004). Cette distinction est la même que celle entre les généralistes et les brouteurs dans la présente étude.

Les omnivores eux peuvent se nourrir de tous ce qu'ils trouvent que ce soit animal ou végétal (Hofmann & Stewart, 1972), bien que dans la présente étude les espèces ont une forte composante végétale dans leur alimentation. Les fruits font eux aussi partie du régime alimentaire des omnivores. Les représentants de ce régime se retrouvent essentiellement chez les familles des suidés et des tayassuidés. Cependant, on retrouve également deux espèces omnivores chez les cervidés et une chez les tragulidés. Ce régime s'observe, tout comme celui des mangeurs mixtes, uniquement chez les artiodactyles.

Le tableau reprenant tous les spécimens comprend, leurs numéros de collections, leurs ordres, leurs familles, leurs noms d'espèces, leurs catégories alimentaires déterminées sur la base des informations trouvées sur Animal Diversity Web (Myers et al., 2020) (Annexe n°3), et enfin les noms d'espèces similaires à ceux présents dans la phylogénie définie par (Upham et al., 2019) afin de pouvoir s'y appuyer dans la suite des analyses (Annexe n°1). Certains noms d'espèces, comme *l'Equus asinus* par exemple, n'étaient pas présents dans cette phylogénie. Le nom d'espèce la plus proche ou simplement une homologie du nom de cette espèce ont été utilisés. Toutes les espèces utilisées pour cette étude seront retrouvées dans la phylogénie.

2.2. Méthode

Les modélisations en trois dimensions des crânes d'artiodactyles et de périssodactyles ont été réalisées via photogrammétrie, afin d'étudier la forme

crânienne des spécimens. La photogrammétrie est un moyen très utile et peu cher d'utilisation pour la réalisation de mesures de morphométrie géométrique. La modélisation des conformations réalisée après la pose de points-repères a permis de travailler sur des coordonnées Procruste. La superposition Procruste permet de s'affranchir de la taille ; ainsi l'étude de la forme a été établie uniquement via les conformations. L'utilisation des coordonnées cartésiennes autorise une meilleure vision des conformations et des différences entre celles-ci. Contrairement à la plupart des études qui ont suivi une approche univariée pour caractériser la relation entre le régime alimentaire et la structure crâniodentale chez les ongulés existants (voir Pérez-Barbería & Gordon, 2001), la présente étude est multivariée suivant la méthodologie décrite par Mendoza (Mendoza et al., 2002). Cette approche innovante n'avait encore jamais été utilisée pour comparer la disparité des crânes chez ces deux ordres.

2.2.1. Photogrammétrie

La photogrammétrie est un des outils couramment utilisés pour la construction de modèles tridimensionnels (3D). Une étude a montré que la photogrammétrie peut produire des modèles 3D avec des niveaux de détails morphologiques satisfaisants en termes de texture, de coloration et de géométrie (Evin et al., 2016) et avec une précision similaire au CT scan (Giacomini et al., 2019). La photogrammétrie, par conséquent, offre une alternative peu coûteuse, facilement transportable et simple à exécuter comparée au CT scan. C'est en effet la procédure d'acquisition de modèles 3D la moins coûteuse à l'heure actuelle (Buzi et al., 2018). La photogrammétrie reconstruit des modèles 3D à partir d'un ensemble de photographies prises sous différents angles. Ces images doivent couvrir toute la surface de l'objet avec un chevauchement important entre elles. Elles sont ensuite analysées par de puissants algorithmes capables de reconstruire un modèle 3D. La couleur et la texture des objets peuvent ainsi elles aussi être modélisées (Buzi et al., 2018).

Les images ont été acquises dans une grande pièce offrant une lumière très abondante et diffuse. Les lampes néons réduisaient la présence d'éblouissements ou d'ombres directionnelles et dures sur l'objet. L'appareil photo utilisé était un Nikon D3100 à objectif Nikkor (18-55mm, 1 :3.5-5.6) de 14.2 mégapixels. Il a été utilisé en réglages automatiques et sans flash. Pour assurer une bonne convergence des algorithmes d'orientation du logiciel, les photographies étaient centrées principalement sur l'objet d'intérêt, tout en incluant également une bonne partie de l'environnement

dans le cadre. Les crânes ont été placés au centre d'une table sur un fond de cartes géographiques, avec un motif référentiel calibré afin d'établir une échelle. Les supports sur lesquels les objets étaient déposés se devaient d'être très variés afin que le logiciel se concentre plus facilement sur l'objet lors de la reconstruction, d'où l'utilisation de cartes géographiques. Les mandibules et les crânes ont été photographiés séparément en tant qu'objet propre, chacun sous deux vues : dorsale et ventrale. Une moyenne de 60 images par vue ont été acquises sous trois angles différents (0°, 15°, 40°) tout autour de l'objet. Pour construire un objet entier cela a donc nécessité une moyenne de 120 images environ. Le nombre d'images n'est pas identique pour chaque objet, car la différence de taille et d'épaisseur entre les objets a nécessité une adaptation à chaque cas (Evin et al., 2016).

Chaque ensemble d'images a été importé dans AgiSoft PhotoScan Professional (Version 1.2.6, 2016), pour le traitement photogrammétrique. Les algorithmes du logiciel créent un nuage de points en 3D à partir de photographies prises sous différents angles de vue, sans contrainte d'ordre ou de nombre (le nombre minimal est 2). Ils identifient les caractéristiques communes à chaque paire d'images, puis calculent les paramètres de position de la caméra. Il faut cependant recréer une deuxième construction 3D ("reconstruction dense") car le nuage de points obtenu à l'aide de l'algorithme précédent ne présente pas une quantité suffisante de points pour générer une surface (maillage polygonal 3D) (Fau et al., 2016). À partir de ce nuage dense de points, un maillage polygonal est généré. Sur celui-ci une texture est ajoutée qui apporte ainsi une plus grande lisibilité du modèle. AgiSoft PhotoScan Professional (Version 1.2.6, 2016) offre plusieurs niveaux de détails (très bas, bas, moyen, haut et ultra-haut) à l'utilisateur au début de chaque étape de la reconstruction. L'option « moyen » a été utilisée pour cette étude. Les options « haut » et « ultra-haut » étant meilleures, leur utilisation aurait créé une contrainte temporelle trop forte. Les deux vues (ventrale et dorsale) de l'objet ont été ensuite assemblées. Pour cela des marqueurs homologues ont été posés manuellement sur chacune des vues. Une fois les marqueurs superposés, un nuage dense de points a été généré et un nettoyage manuel a suivi afin de pouvoir former un maillage polygonal auquel a été appliquée la texture (Fau et al., 2016). La modélisation obtenue a ainsi permis la pose de points-repères (« Landmarks ») et le commencement des analyses morphométriques. L'annexe n° 2 reprend de façon très simple les grandes étapes de la photogrammétrie.

Les modèles 3D générés ont été par la suite « nettoyés » à l'aide du Logiciel Meshlab (Cignoni et al., 2008). Le but principal de l'utilisation de ce logiciel a été d'alléger et de combler les défauts des modèles. Pour cela, une option incluse dans le logiciel a une première fois nettoyé le modèle de manière automatique. Une fonction du logiciel consistant à décimer le modèle a ensuite permis de réduire le nombre de triangles qui le compose à 100 000 pour le rendre plus léger et donc plus facile d'utilisation. L'échelle a été vérifiée grâce à ce logiciel et la texture fut fixée sur le maillage pour qu'elle soit bien visible lors des prochaines utilisations. Une fois nettoyés, tous les modèles sont importés sous format PLY dans le logiciel Landmark version 3.0 (Willey, 2005).

2.2.2. Morphométrie Géométrique

La morphométrie géométrique est considérée comme une révolution dans l'étude morphologique. La représentation des objets est obtenue en coordonnées géométriques cartésiennes. Celles-ci peuvent alors subir une superposition procruste et ensuite servir de base pour des analyses statistiques (Lawing & Polly, 2010). La forme d'un objet est définie, selon l'équation de Needham, par sa conformation géométrique ainsi que sa taille. La morphométrie géométrique vise à quantifier la conformation géométrique d'un objet. Cette conformation peut être décrite suivant trois moyens : les points-repères (« Landmarks »), les courbes de contours et les points de surfaces (Bookstein, 1997). Ici, la technique des points-repères a été utilisée.

Le protocole de points-repères s'est inspiré de plusieurs études (Cassini, 2013) (Gomes Rodrigues et al., 2018). Le test de répétabilité, ici réalisé sur trois spécimens d'*Equus caballus*, a permis de s'assurer que le protocole était bien réalisé. L'espèce *Equus caballus* a été choisie car cette espèce est celle qui comprend le plus de spécimens différents modélisés.

Les points-repères sont précis et homologues, c'est-à-dire que l'on peut tous les retrouver sur l'ensemble des spécimens (Gomez-Robles et al., 2008). La conformation géométrique des objets a ainsi été décrite par les coordonnées procrustes des points-repères, tout en restant indépendante de la taille, de la localisation dans l'espace et de la rotation de l'objet (Bookstein, 1997).

L'utilisation de 31 points-repères anatomiques, couvrant l'entièreté du crâne et particulièrement la partie caudale, a permis de décrire la conformation géométrique (Tableau 1, Figure 1). La partie caudale a été particulièrement représentée, car celle-ci quantifie la majeure partie des insertions des muscles en lien avec la mastication, comme le muscle temporal (Weijjs, 1980). La rangée dentaire ainsi que l'arcade zygomatique ont été marquées au vu de leurs rôles dans l'alimentation. La zone d'articulation mandibulaire a été délimitée par deux points-repères (11 et 12) car elle pourra servir pour étudier ultérieurement la covariation entre le crâne et la mandibule. Ce jeu de points-repères a été principalement inspiré par la littérature (Cassini, 2013). Seuls les côtés droits des crânes ont été utilisés car ceux-ci étaient le mieux conservés pour la plupart des spécimens. Si les crânes étaient endommagés du côté droit, les côtés gauches ont été utilisés après les avoir symétrisés avec le Logiciel Meshlab (Cignoni et al., 2008).

Tableau 1 : Tableau descriptif des 31 points-repères utilisés

Point repère	Définition
0	Point de suture du prémaxillaire et du maxillaire le plus ventral et latéral
1	Point le plus mésial des dents jugales
2	Point le plus rostral de l'arcade zygomatique
3	Point le plus dorsal de la suture entre le lacrymal et le jugal sur le bord de l'orbite
4	Point le plus dorsal du foramen infra-orbitaire
5	Point situé sur le processus post-orbitaire de l'arcade zygomatique
6	Point le plus latéral du tuberculum articulaire
7	Point le plus postérieur et dorsal de l'arcade zygomatique
8	Point le plus dorsale du méat acoustique externe
9	Point le plus ventral du processus paracondyalaire
10	Point de courbure le plus dorsal entre condyle occipital et processus paracondyalaire
11	Point le plus caudal et dorsal de la fosse glénoïde
12	Point le plus rostral et médial de la fosse glénoïde
13	Point le plus caudal du ptérygoïde
14	Point le plus caudal du foramen incisif
15	Point le plus ventral et caudal de la suture du palatin
16	Point le plus ventral du foramen magnum
17	Point le plus ventral du condyle occipital
18	Point le plus dorsal du foramen magnum
19	Point le plus caudal et médian de l'os occipital
20	Point médian situé sur la suture entre les os frontaux et pariétaux
21	Point médian situé sur la suture entre les os nasaux et les os frontaux
22	Point le plus caudal de la zone d'insertion du muscle temporal
23	Point le plus médian et dorsal de la zone d'insertion du muscle temporal
24	Point le plus rostral et dorsal de la zone d'insertion du muscle temporal
25	Point le plus rostral et ventral de la zone d'insertion du muscle temporal
26	Point le plus rostral sur la suture du nasal et du maxillaire
27	Point le plus dorsal de l'orbite
28	Point le plus distal de la rangée dentaire
29	Point le plus caudal d'insertion du masséter sur le maxillaire
30	Point le plus ventral et latéral de l'arcade zygomatique

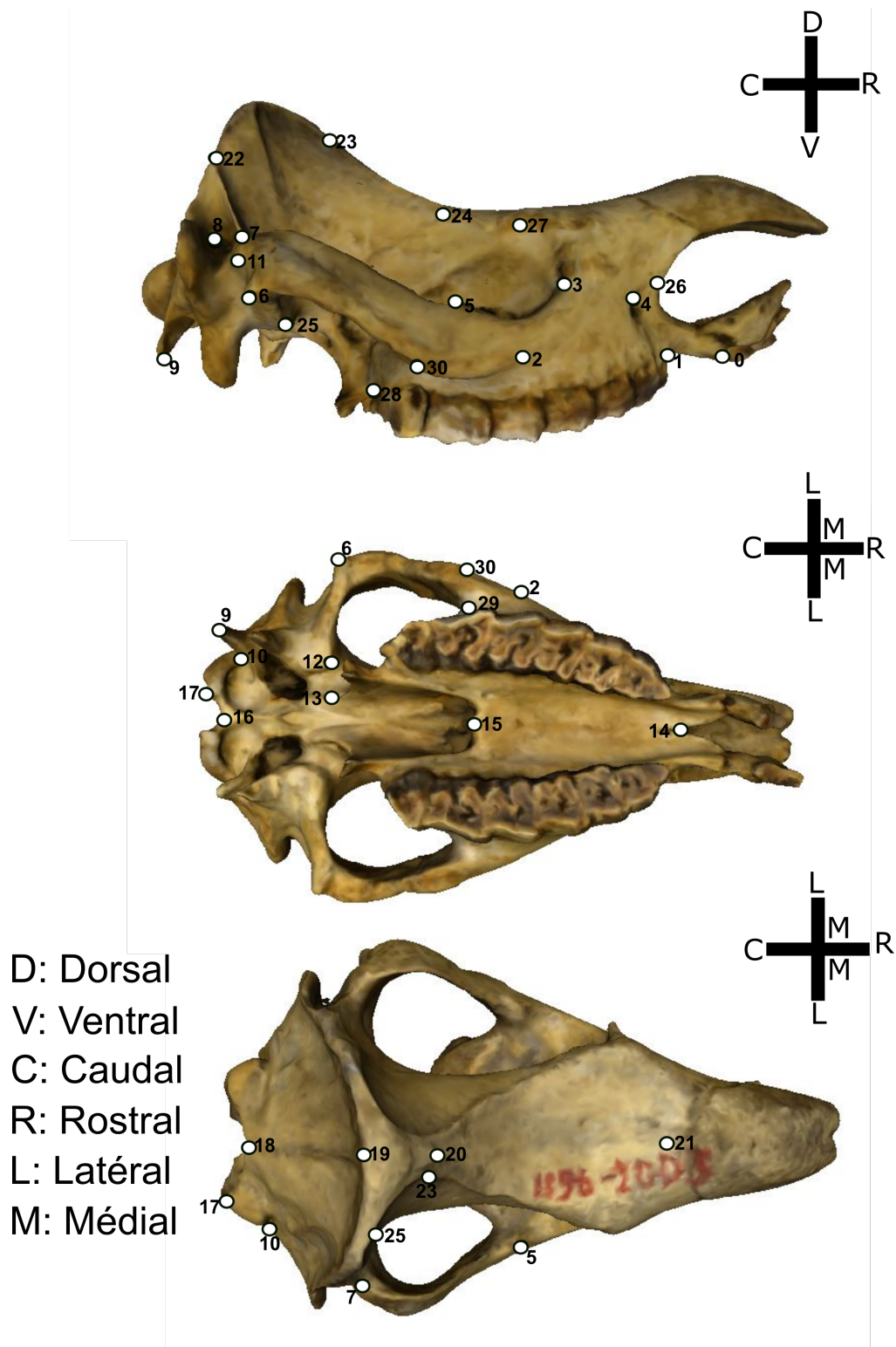


Figure 1 : Points-repères utilisés lors de l'étude positionnés sur un crâne de *Rhinoceros sondaicus*

Une fois les points-repères choisis, la conformation géométrique de chaque objet a été définie par l'ensemble des coordonnées relatives entre les différents points-

repères. Afin de comparer les différentes conformations obtenues, il est nécessaire de les placer dans un même référentiel. La superposition procruste ou GPA (« generalized Procrustes analysis ») permet ainsi l'uniformisation du référentiel. Cette méthode est composée de trois étapes : une superposition, une normalisation et enfin une rotation des modèles (Figure 2).

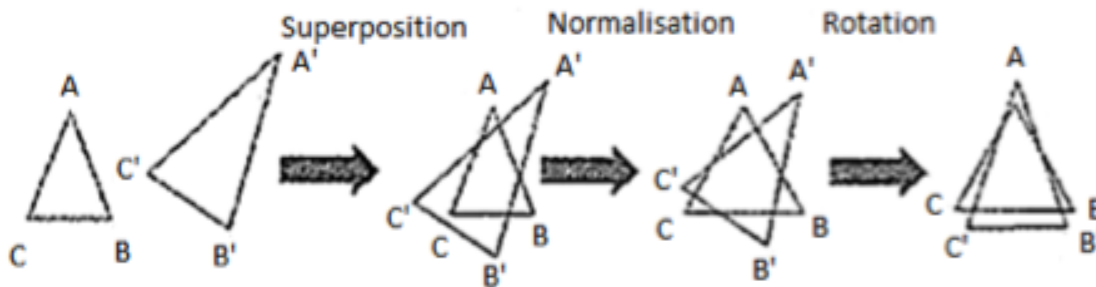


Figure 2 : Les étapes de la superposition procruste (d'après (Evin et al., 2008))

La première étape de superposition est une translation qui va centrer toutes les conformations sur leurs « centroïdes ». Le « centroïde » correspond à la moyenne des coordonnées des différents points-repères constituant une configuration.

La seconde étape de normalisation représente une mise à l'échelle de toutes les conformations, avec comme unité de taille « la racine carrée de la somme de chaque distance (point repère-centroïde) » (taille centroïde) (Evin et al., 2008).

La dernière étape de superposition procruste est en réalité un ajustement généralisé qui consiste en la rotation des conformations les unes par rapport aux autres, ou la rotation de toutes les conformations par rapport à une conformation consensus (Evin et al., 2008).

Suite à la superposition procruste, les points-repères sont définis par de nouvelles coordonnées dites « procruste » qui vont ainsi être comparables entre elles (Evin et al., 2016). C'est sur ces nouvelles coordonnées que les analyses statistiques seront basées.

2.2.3. Analyses statistiques

L'analyse des données est menée sur le logiciel statistique R (R Development Core Team (2005). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL:).

2.2.3.1. Jeu de données

Dans un premier temps, les coordonnées issues du logiciel Landmark (Willey, 2005) sont importées dans R. Un tableau est créé au sein duquel on retrouve toutes les coordonnées pour chaque point-repère de chacun des spécimens. Cela est réalisé avec le Package geomorph (Collyer et al., 2018). Les coordonnées des 31 points-repères sont symétrisées grâce au package paleomorph (Lucas & Goswami, 2017), afin de pouvoir modéliser par la suite le consensus et les déformations sur l'ensemble du crâne. Cette symétrisation de repères bilatéraux rend les informations de forme et d'allométrie plus précises (Cardini, 2017). Le tableau comprend, à partir de cette étape, les coordonnées de 62 points-repères des 115 spécimens. Une superposition procruste est réalisée sur ce dernier à l'aide du Package Morpho (Schlager, 2017) afin d'uniformiser les coordonnées.

2.2.3.2. Analyse en composante principale

L'analyse en composante principale (ACP) est une analyse multivariée qui réduit les variables corrélées en composantes non corrélées capable d'expliquer la variance au sein de l'échantillon (Lawing & Polly, 2010). Les fonctions nécessaires pour effectuer les différentes ACP sont incluses dans le package Morpho (Schlager, 2017). La fonction « ggplot » incluse dans le package ggplot2 (Wickham, 2016) permet de visualiser les résultats de l'ACP et le package ggrepel (Slowikowski, 2020) permet d'améliorer visuellement les graphiques réalisés avec « ggplot ». La représentation graphique permet de visualiser dans l'espace morphologique les conformations des espèces les unes par rapports aux autres, et d'évaluer lesquelles sont les plus proches morphologiquement. Dans le cadre de cette étude plusieurs ACP ont été réalisées sur des jeux de données différents : une première sur le jeu de données créé pour le test de répétabilité afin de voir la justesse du protocole (Figure 4) et une seconde sur le jeu de données total qui ne sera pas présentée ici car elle est

équivalente à la troisième, qui elle est réalisée sur les données moyennées permettant de visualiser un espace morphologique (Figure 6, Figure 7).

2.2.3.3. Test de répétabilité

Un jeu de données isolé a été réalisé, à partir de la pose des points-repères sur trois spécimens d'*Equus Caballus* répétés 10 fois pour chacun. Les modèles utilisés sont les spécimens 1977-84, 1897-328, 1926-301. Cette espèce est celle pour laquelle un plus grand nombre de spécimens était présent dans le jeu de données global et sur laquelle le protocole de points-repères s'est basé. Une étape de superposition procruste est réalisée sur ces coordonnées, suivie d'une analyse en composante principale. Le but de cette analyse est d'évaluer l'impact des erreurs de positionnement des points-repères intra observateur (Guyomarc'h & Bruzek, 2010).

2.2.3.4. Analyse en composante principale sur l'ensemble des spécimens

Une première analyse en composante principale est réalisée afin d'étudier la répartition dans l'espace morphologique des individus à l'aide de la fonction « procSym » au sein du package Morpho (Schlager, 2017). Une première représentation est réalisée grâce au package ggplot2 (Wickham, 2016). Cette représentation va ainsi servir de base pour la présente étude. Elle permet de visualiser les axes de variation et les formes associées.

2.2.3.5. Données moyennées

Le nombre d'individus n'est pas équivalent suivant les espèces. Cela pourrait biaiser les résultats de l'analyse précédente. C'est pour cela que, pour la suite, une moyenne des coordonnées procrustes des individus par espèce a été réalisée. En effet, comme les analyses suivantes incluent la phylogénie, des coordonnées uniques par espèce sont nécessaires. Un nouveau tableau est créé à partir de ces moyennes et comprend désormais les coordonnées procrustes de 95 espèces. Les noms des espèces ont été redéfinis dans ce tableau, à l'aide du package readxl (Wickham & Bryan, 2019), pour correspondre à ceux que l'on retrouve dans la phylogénie de Upham (Upham et al., 2019).

2.2.3.6. Déformation moyenne

Le crâne du spécimens *Bos Taurus* (1883-715) se situe approximativement au centre de l'espace morphologique, celui-ci a été utilisé pour représenter la forme moyenne de l'ensemble des spécimens (Figure 5). Sur la base de cette forme moyenne, les représentations des formes extrêmes ont été ajoutées en fonction de chacune des trois premières composantes. Les packages utilisés pour cela sont ggplot2 (Wickham, 2016), rgl (Adler et al., 2020), ggplotify (Yu, 2020), gridExtra (Auguie, 2017) et magick (Ooms, 2020) (Figure 6, Figure 7).

2.2.3.7. Phylogénie

Une phylogénie de l'ensemble de l'échantillon a été créée à partir d'un arbre phylogénétique issu de l'article (Upham et al., 2019). L'arbre phylogénétique utilisé est un arbre calibré dans le temps (« time-tree ») expliquant la distance phylogénétique des espèces en fonction du temps. A l'aide des packages ape (Paradis & Schliep, 2019) et geiger (Pennell et al., 2014), les espèces concernées ont été extraites de cet arbre afin d'en créer un qui soit adapté au jeu de données.

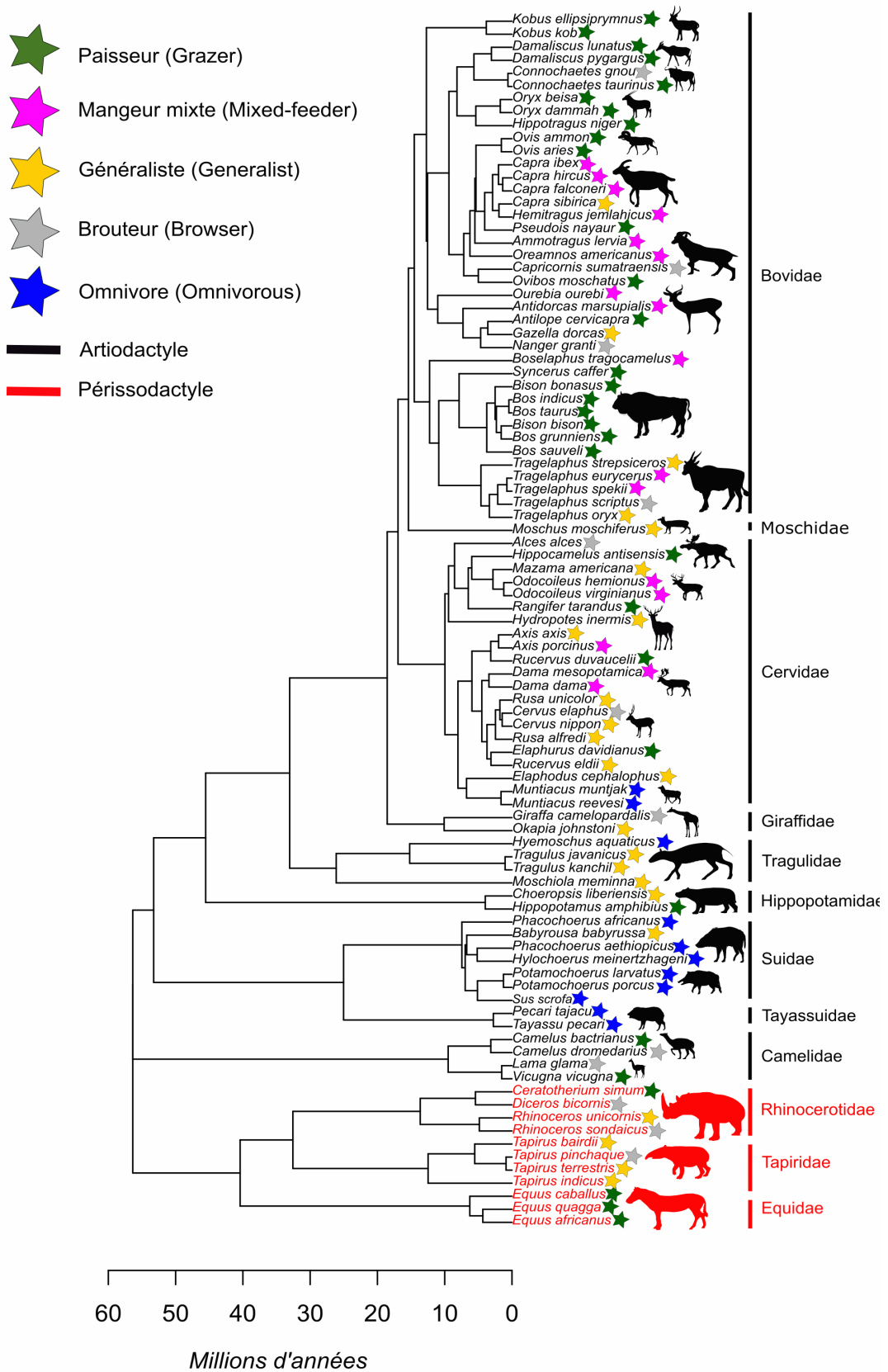


Figure 3 : Arbre phylogénétique (d'après (Upham et al., 2019)) des espèces d'artiodactyles et de périssodactyles étudiées avec les longueurs de branches en millions d'années

2.2.3.8. Analyse en composante principale incluant la phylogénie

Une nouvelle analyse en composante principale est réalisée sur les données moyennées par espèces, à l'aide la fonction « procSym » du package Morpho (Schlager, 2017). Les relations phylogénétiques de l'arbre calculées précédemment sont projetées au sein de l'ACP, grâce au package phytools (Revell, 2012) (Figure6, Figure7). Ici, la phylogénie n'est pas prise en compte dans le calcul des composantes, elle est simplement projetée dans l'espace morphologique.

2.2.3.9. Allométrie

La superposition procruste a permis d'affranchir les données de l'effet de taille. Malgré cela, la taille et la conformation restent fortement liées. Le principe d'allométrie décrit l'influence de la taille sur la forme (Gould, 1966). Le calcul d'allométrie sur les coordonnées procrustes va aider à identifier s'il existe un effet de la taille sur la conformation. Une régression des coordonnées procrustes sur le logarithme de la taille centroïde a été réalisée grâce à la fonction « procD.lm » du package geomorph (Collyer & Adams, 2018).

2.2.3.10. Signal phylogénétique

Le signal phylogénétique suggère que deux espèces phylogénétiquement proches sont davantage susceptibles de présenter des morphologies ou formes similaires que deux espèces prises au hasard (Garamszegi, 2014). À l'aide de la fonction « physignal » du package geomorph (Collyer & Adams, 2018), le signal phylogénétique au niveau des conformations a été testé.

2.2.3.11. Disparité

La disparité morphologique est désormais utilisée pour compléter la composante taxinomique (diversité), notamment dans les études macroévolutives qui ont pour objet les changements évolutifs concernant le stade supérieur à celui de l'espèce tels que les ordres étudiés ici (Mayr, 2020). En effet, la disparité est aujourd'hui un support quasi incontournable à l'analyse macroévolutive : elle permet d'exprimer des différences morphologiques, de quantifier ces différences et de suivre

précisément l'émergence, l'augmentation ou l'érosion de la diversité des formes au cours du temps (Neige, 2003).

La disparité entre les deux ordres, les périssodactyles et les artiodactyles, a été comparée. Cela a permis de distinguer la variabilité morphologique au sein de chaque ordre, sans prendre en compte le nombre d'espèces de chaque ordre dans un premier temps, puis en le prenant en compte (Figure 8). Le nombre d'espèces des périssodactyles actuels est très faible en comparaison avec les artiodactyles, il est donc intéressant de tester les deux méthodes afin de voir si la taille de l'échantillon a une influence sur la disparité. Secondairement, la disparité en fonction des régimes alimentaires est calculée au sein de chaque ordre. Le calcul de disparité se fait via la fonction « morphol.disparity » comprise dans le package geomorph (Collyer & Adams, 2018). Les représentations graphiques des disparités ont été réalisées à l'aide des packages pals (Wright, 2019) et ggthemes (Jeffrey, 2019) (Figure 8, Figure 9).

2.2.3.12. Manova et post hoc

L'analyse de variance multivariée (MANOVA) permet de prendre en compte plusieurs variables dépendantes et compare les moyennes entre groupes définis *a priori*. Utiliser une Manova plutôt que plusieurs Anova est préférable car celle-ci prend en compte les corrélations entre les variables réponses et permet une meilleure utilisation des informations provenant des données (Keselman et al., 1998). On teste si des animaux avec des régimes alimentaires différents ont des morphologies qui diffèrent elles aussi. Pour cela, la fonction « manova.gls » du package mvMORPH (Clavel et al., 2015) est utilisée. Cependant, la manova permet de déterminer si le régime alimentaire a une influence sur la morphologie. Mais quels régimes influencent la morphologie ?

Les tests post hoc permettent de déterminer cela. Ils permettent d'identifier les sous-groupes qui ne diffèrent pas les uns des autres (Sokal & Rohlf, 1982). Les différents régimes alimentaires ont été testés par rapport au 5 premières composantes de l'ACP via la fonction « phylANOVA » comprise dans le package phytools (Revell, 2012). Le but des tests posthoc a été d'identifier quels régimes alimentaires impactent la morphologie.

2.2.3.13. Neighbour-joining

Un arbre de plus proches voisins (neighbour-joining tree) est une méthode de reconstruction d'arbre de similarité morphologique basée sur des distances morphologiques. L'arbre obtenu avec cette méthode est un arbre non enraciné et non ultra métrique (Saitou & Nei, 1987). Il a été réalisé à partir des données procrustes de l'échantillon, pour évaluer la distance morphologique entre chaque espèce. La fonction « nj » comprise dans le package ape (Paradis & Schliep, 2019) a été utilisée.

2.3. Résultats

2.3.1. Test de répétabilité

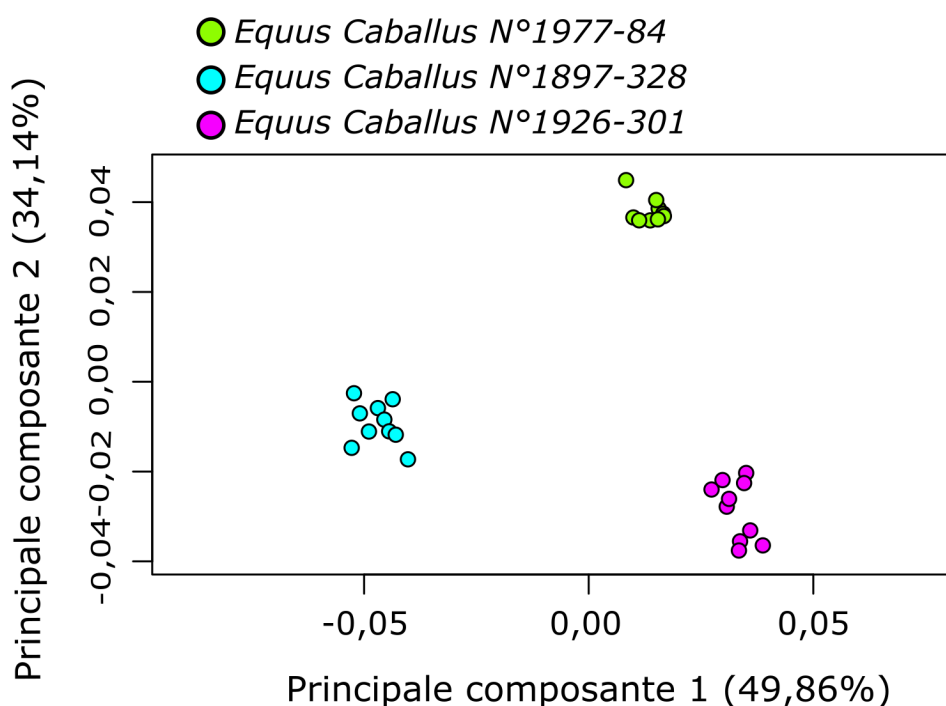


Figure 4 : Représentation des deux premières composantes de l'analyse en composante principale de trois spécimens (1977-84,1897-328,1926-301) d'Equus caballus utilisés pour le test de répétabilité

Une analyse en composantes principales sur les coordonnées procrustes des 31 points-repères de 30 conformations a été réalisée (Figure 4). Les résultats de l'analyse montrent que la première composante principale explique 49,9% de la variance de l'échantillon, et la seconde 34,1%. Les deux premières composantes

expliquent donc à elles seules 84,0% de la variance totale. On visualise clairement trois clusters, chacun comprenant les 10 répétitions pour le même spécimen. Ce graphique montre que les points-repères ont donc bien été placés de façon homogène sur toutes les conformations. De plus, la variabilité intra-individuelle étant inférieure à la variabilité inter-individuelle (les clusters sont très éloignés sans chevauchement), l'imprécision liée à l'opérateur lors de la prise de points-repères est négligeable puisque le protocole permet quand même de distinguer des individus de la même espèce.

2.3.2. Allométrie

L'allométrie est calculée sur les coordonnées moyennées des individus. Ce test montre qu'il n'y a pas d'influence significative ($P = 0,6$) de la taille centroïde sur les conformations.

2.3.3. Signal phylogénétique

Un signal phylogénétique significatif ($P = 0,001$) est mis en évidence, bien qu'il reste assez faible (0,29). Les espèces apparentées ont donc tendance à avoir des formes similaires.

2.3.4. Déformation moyenne

Bos Taurus:



Consensus:



Figure 5 : Crâne de Bos Taurus (1883-715) (gauche), qui a été déformé jusqu'au consensus (conformation moyenne) sur base de l'analyse en composante principale réalisée sur l'ensemble des spécimens (droite)

Un consensus de toutes les conformations a été réalisé à partir d'un crâne de *Bos taurus* pour visualiser la forme moyenne pour l'ensemble des espèces (Figure 5). Le consensus présente un crâne fuselé avec rostre allongé et fin. La partie caudale du consensus est, elle, arrondie, donc différente du *Bos taurus* qui est angulaire. L'arcade zygomatique est bien développée, ce qui favorise l'insertion des muscles masséters. Cette particularité ainsi qu'un allongement du crâne sont caractéristiques des herbivores (Cassini, 2013). De même que dans les études faites précédemment (Pérez-Barbería & Gordon, 1999), la présente étude n'examine pas la relation entre les muscles et la conformation du crâne. Cependant, les point-repères utilisés pourraient permettre de faire un lien avec la position des insertions musculaires (Figure 1).

2.3.5. Variabilité morphologique

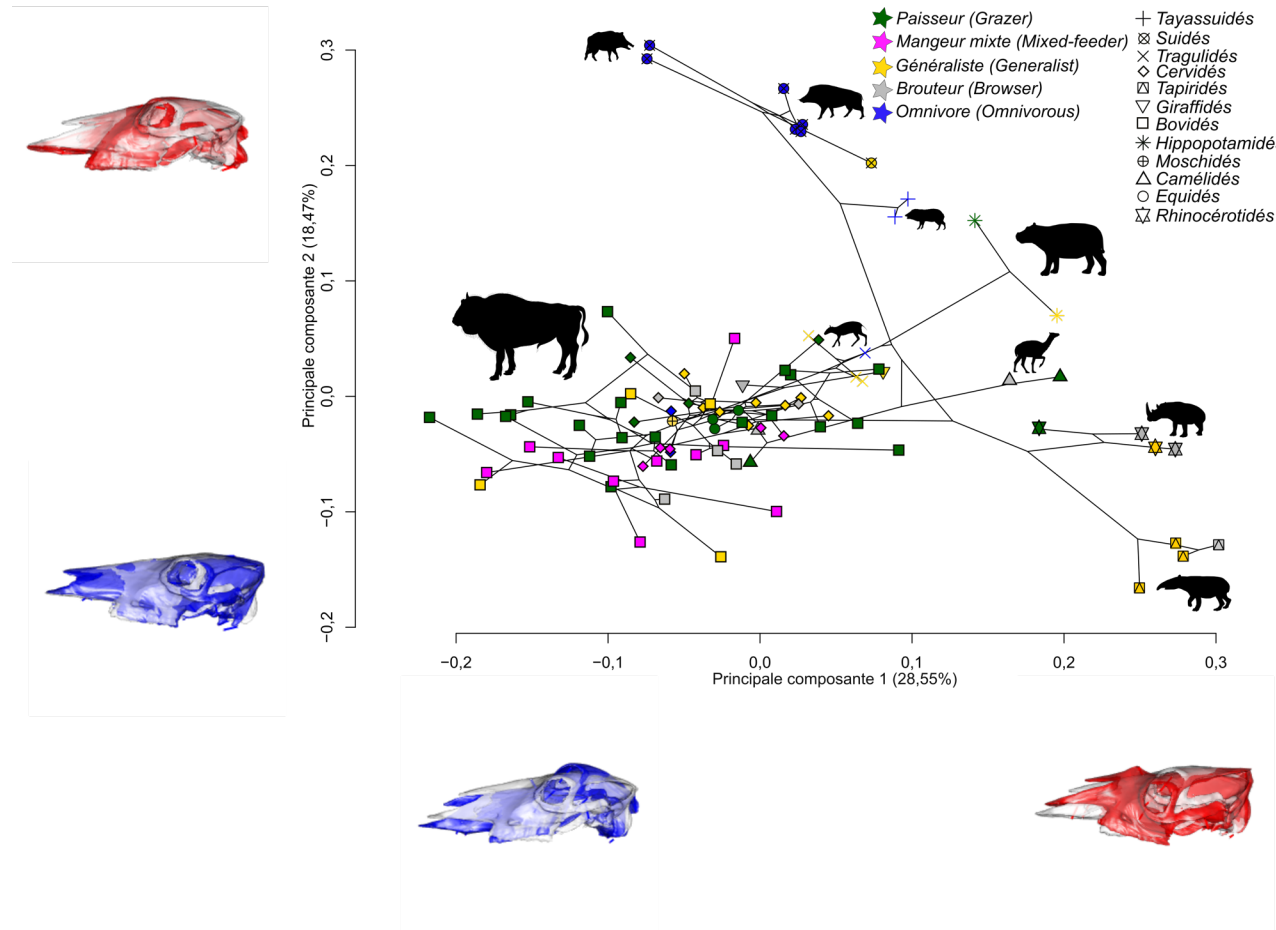


Figure 6 : Représentation des deux premières composantes de l'analyse en composante principale avec projection de la phylogénie dans l'espace morphologique (phylomorphospace) et les déformations extrêmes associées

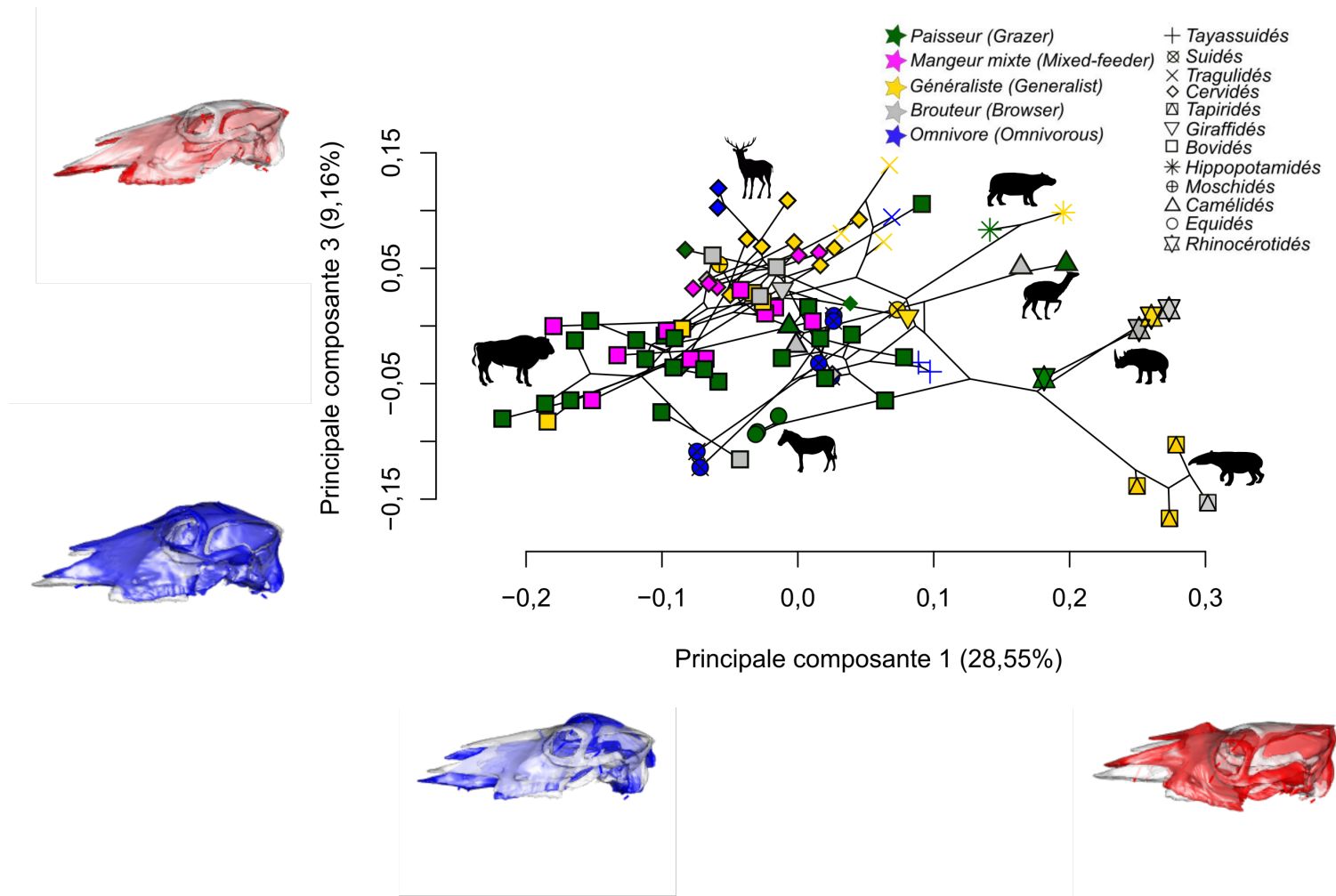


Figure 7 : Représentation des deux premières composantes de l'analyse en composante principale avec projection de la phylogénie dans l'espace morphologique (phylomorphospace) et les déformations extrêmes associées

La première composante explique 28,6% de la variance, la seconde 18,5% et la troisième 9,2%. A elles trois, elles expliquent 56,2% de la variance totale. Sur l'ensemble des trois axes, on remarque que les conformations sont regroupées par famille. Les familles les moins représentées en termes d'espèces (excepté pour les équidés, les moschidés et les giraffidés) ont tendance à se retrouver vers l'extérieur de l'espace morphologique. Cela n'est pas surprenant car ces familles sont morphologiquement très différentes les unes des autres. A contrario, les familles les plus représentées, c'est-à-dire les bovidés et les cervidés, tendent à se regrouper au centre de l'espace morphologique. Les familles des équidés, des moschidés et des giraffidés possèdent des morphologies très similaires aux cervidés et aux bovidés et se retrouvent au centre de l'espace morphologique.

La partie positive de l'axe 1 tend à regrouper les familles les plus différentes morphologiquement par rapport à l'ensemble des spécimens (Figure 6, Figure 7). On retrouve notamment sur la partie positive de l'axe, deux des trois ordres des périssodactyles : les tapiridés et les rhinocérotidés. Les conformations présentes dans cette partie de l'axe sont associées à un crâne large, haut et plus court avec des orbites latérales proches de la rangée dentaire et une fosse temporale très élargie. La partie caudale du crâne est plus angulaire et plus large que celle observée sur le consensus. Les crânes associés aux valeurs négatives de la composante principale 1 sont caractérisés par une forme longue et étroite avec une fosse temporale relativement réduite et le haut du neurocrâne assez courbe. Dans cette partie de l'axe on retrouve principalement des bovidés mais aussi quelques cervidés. Au niveau de la partie centrale de l'axe1, on retrouve les équidés. Cette famille de périssodactyles est totalement confondue au milieu des familles des artiodactyles, comme les ruminants.

La partie positive de l'axe 2 explique principalement les morphologies retrouvées chez les omnivores (Figure 6, Figure 7). En effet, on retrouve la majeure partie de ceux-ci, c'est-à-dire les suidés et tayassuidés. Les hippopotamidés et les tragulidés se trouvent également dans la partie positive. La partie positive de cet axe décrit une conformation beaucoup moins large que le consensus et plus allongé au niveau de la partie caudale. Toutes les autres familles, mis à part les tapiridés qui eux se retrouvent dans la partie négative, se rassemblent au centre de l'axe et sont ainsi

difficiles à distinguer. La partie négative montre un crâne avec un rostre beaucoup plus allongé, un crâne plus large au niveau des parties rostrales et caudales. La partie caudale est, elle, bien plus haute et angulaire que celle observée sur le consensus.

La partie positive de l'axe 3, regroupe les cervidés, les moschidés, les tragulidés, les hippopotamidés et les camélidés (Figure 7). La déformation associée à la partie positive de cet axe montre un rostre plus long et un crâne globalement plus fin, surtout au niveau de sa partie dorsale. Dans la partie centrale on retrouve les bovidés, les giraffidés et les rhinocerotidés. Les équidés, les tapiridés, les suidés et tayassuidés sont situés sur la partie négative de l'axe. A l'inverse de la conformation observée dans la partie positive de l'axe, le crâne observé est plus court mais bien plus large que le consensus, en effet celui-ci n'est plus visible en dessous de la conformation.

2.3.6. Disparité

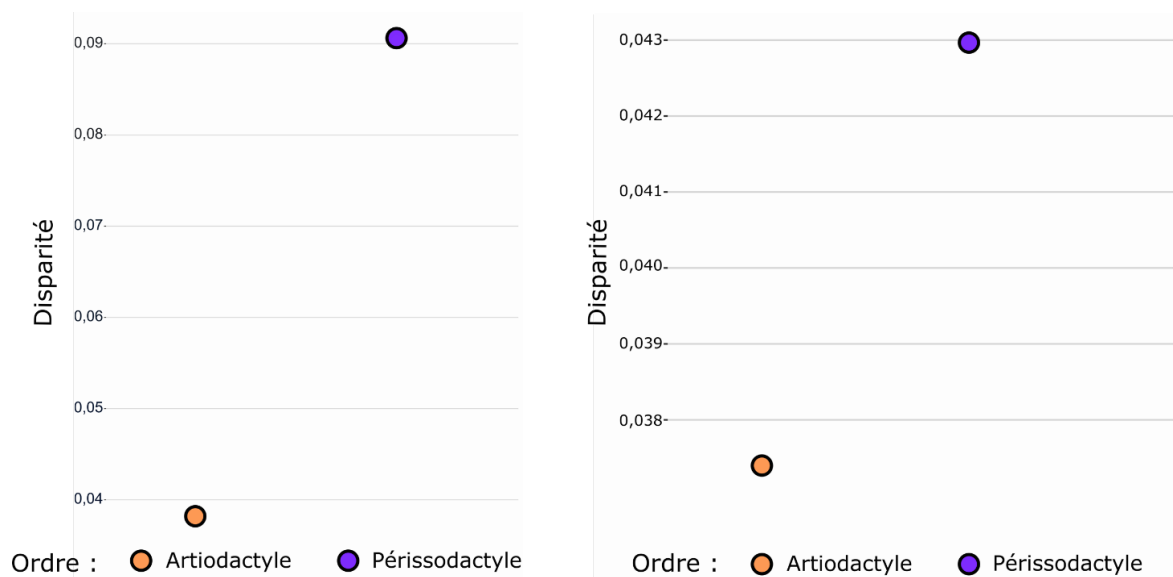


Figure 8 : Graphique représentant la disparité des conformations du crâne chez les artiodactyles et les périssodactyles, sans prendre en compte la taille des ordres (gauche) et en prenant en compte la taille des ordres (droite)

La disparité des artiodactyles est significativement inférieure à celle des périssodactyles lorsque la disparité est calculée sur les 95 espèces ($P < 0,001$) (Figure 8). Il existe donc une variabilité importante de conformation entre les deux ordres.

Dans l'échantillon, la variabilité au sein des périssodactyles est trois fois plus grande que celle existant au sein des artiodactyles.

La disparité entre les deux ordres est ici non significative ($P = 0,47$). Le groupe des périssodactyles contient moins d'espèces que le groupe des artiodactyles, ce qui peut expliquer la différence avec l'analyse précédente. Cependant, la variabilité au sein des groupes est toujours plus élevée pour les périssodactyles que pour les artiodactyles.

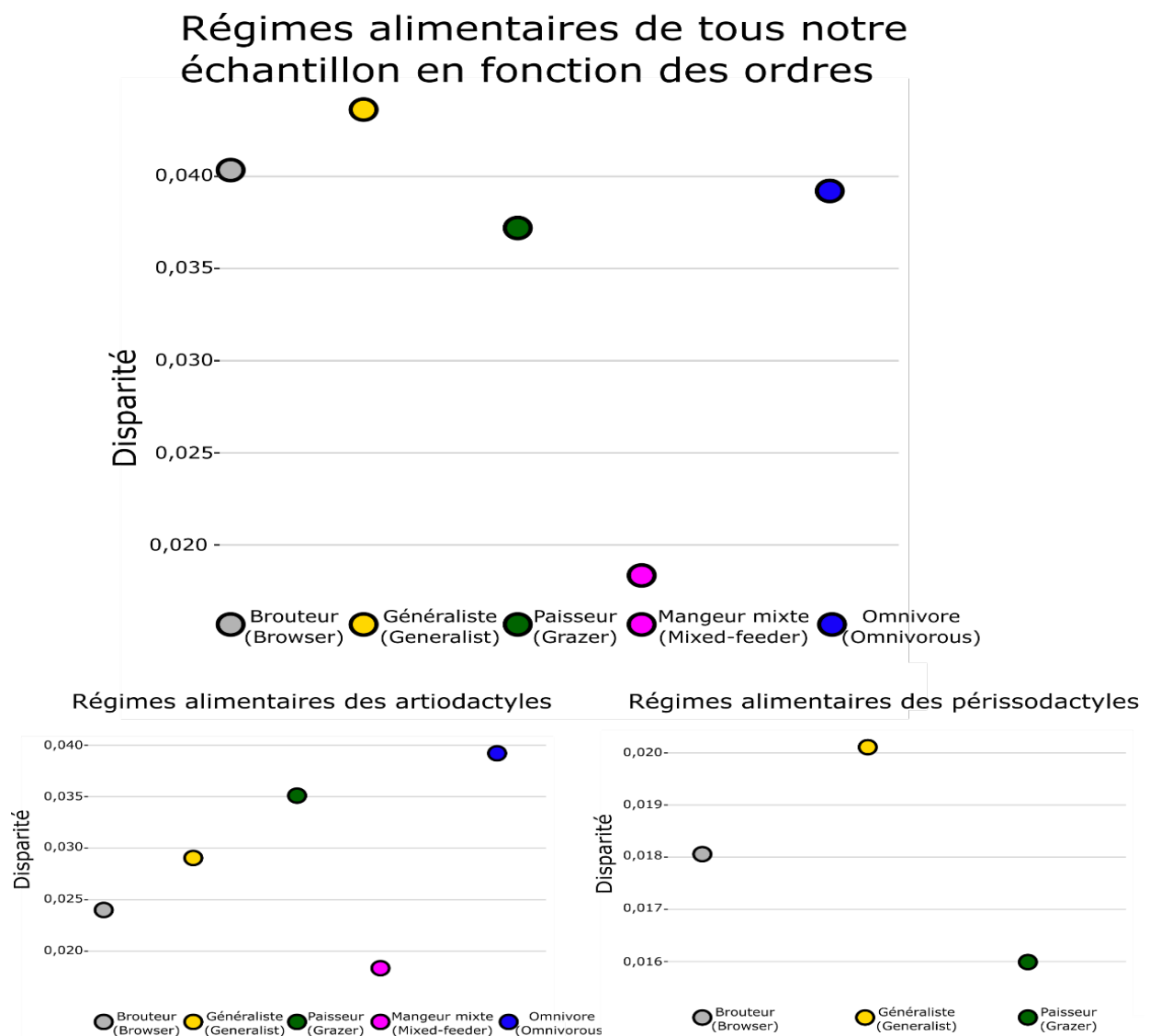


Figure 9 : Disparité de conformation du crâne chez les artiodactyles et les périssodactyles en fonction de leurs régimes alimentaires : ensemble de l'échantillon (en haut), et chez les artiodactyles (en bas à gauche) et chez les périssodactyles (en bas à droite)

Le premier graphique montre des résultats significatifs au niveau des mangeurs mixtes uniquement (avec les brouteurs $P = 0,032$, avec les généralistes $P = 0,005$, avec les pisseurs $P = 0,015$ et avec les omnivores $P = 0,036$) (Figure 9). Les régimes alimentaires ne montrent pas de grosses différences de disparité de forme, sauf avec le groupe des mangeurs mixtes. Alors que la disparité est autour de 0,040 pour tous les régimes, la disparité au sein des mixtes est plus faible.

Le graphique en bas à gauche montre la disparité pour les différents groupes de régimes alimentaires chez les artiodactyles (Figure 9). Des différences significatives existent entre les pisseurs et les mangeurs mixtes ($P = 0,011$), et entre les mangeurs mixtes et les omnivores ($P = 0,012$). Les mangeurs mixtes montrent une disparité de conformation très faible. Les omnivores sont ceux qui possèdent la plus grande disparité de forme.

Le graphique en bas à droite montre la disparité de conformations pour les différents groupes de régimes alimentaires chez les périssodactyles (Figure 9). Ceux-ci sont un ordre bien plus restreint, au sein duquel tous les régimes alimentaires ne sont pas représentés, notamment les régimes « mangeurs mixtes » et « omnivores ». Aucune différence de disparité n'est significative entre les trois régimes alimentaires.

Les tendances ne sont pas les mêmes entre la totalité de l'échantillon et les ordres. En effet, pour la totalité de l'échantillon, ce sont les mangeurs mixtes qui se distinguent avec une disparité très faible, et les généralistes, avec une disparité forte. Chez les artiodactyles, les omnivores présentent la plus grande variabilité alors que les mangeurs mixtes ont la plus faible. Chez les périssodactyles, les généralistes présentent la plus grande variabilité alors que les pisseurs ont une disparité très faible. Il existe donc une différence en fonction des ordres étudiés.

2.3.7. Manova

Une manova est réalisée afin de voir si les régimes alimentaires expliquent la variance de forme au sein de l'échantillon. Un résultat significatif est trouvé ($P = 0,04$). Les régimes alimentaires ont donc une influence sur la forme du crâne. Des ANOVAs couplées à des tests post-hoc ont été réalisées afin de déterminer quel(s) régime(s) alimentaire(s) diffère(nt). Les résultats ne sont significatifs que pour l'axe 2 ($P = 0,02$)

et le test post-hoc montre que la forme du crâne des omnivores est différente de la forme des animaux avec un autre régime alimentaire (Tableau 2). Le crâne des espèces omnivores est principalement représenté par les suidés. Celui-ci est assez caractéristique : le rostre est très allongé et fin alors que la partie caudale est également fine, mais très haute avec une crête sagittale bien développée. La partie caudale du crâne auxquels s'attachent les muscles temporaux est particulièrement développée chez les omnivores.

Tableau 2 : P-valeurs du test post Hoc réalisé sur base de l'axe 2

	Brouteur	Généraliste	Paisseur	Mangeur Mixte	Omnivore
Brouteur	1,00	1,00	1,00	1,00	0,020
Généraliste	1,00	1,00	1,00	1,00	0,027
Paisseur	1,00	1,00	1,00	0,444	0,042
Mangeur Mixte	1,00	1,00	0,444	1,00	0,027
Omnivore	0,02	0,027	0,042	0,027	1,00

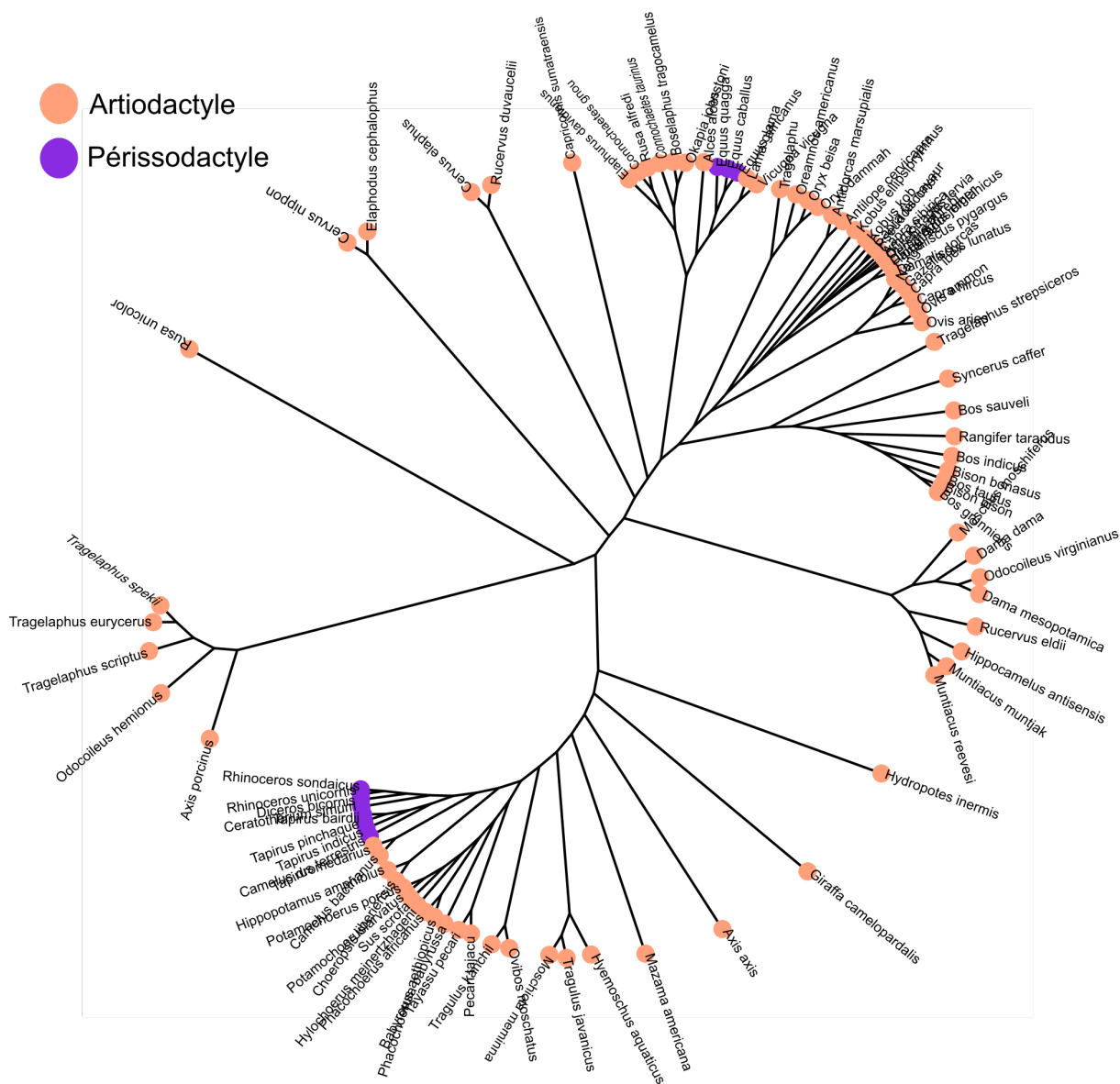


Figure 10 : Arbre de distances morphologiques de l'ensemble des conformations

L'arbre ci-dessus montre les distances morphologiques observées entre les conformations (Figure 10). La distance morphologique ne permet pas de distinguer les deux ordres de façon claire. Les équidés appartenant aux périssodactyles se retrouvent éloignés morphologiquement du reste de cet ordre. Les familles ne sont également pas regroupées par les distances morphologiques. On retrouve cependant les sous-ordres proches en termes de distance morphologique (ex : les *Tragelaphus* à gauche de l'arbre ou les *Bos* à droite). Certaines espèces appartenant à la même

famille sont éloignées morphologiquement, par exemple les giraffidés (*Okapia Johnstoni* et *Giraffa camelopardalis*).

3. Discussion

L'écologie des périssodactyles et des artiodactyles est bien documentée (ex :(Geist 1974; Leuthold 2012)). Certaines espèces utilisées pour l'agriculture comme les vaches, les moutons, les chevaux, les porcs ou encore les chèvres, suscitent un intérêt particulier. Le domaine de l'archéozoologie est particulièrement porté sur ces espèces notamment pour l'étude de la domestication (Evin et al., 2015) (Larson & Fuller, 2014). En revanche, la morphologie fonctionnelle concernant ces ordres est, elle, moins documentée. La présente étude prend en compte à la fois la morphologie et l'écologie de ces espèces. Elle a pour objet principal d'étudier si les contraintes imposées par les régimes alimentaires induisent des morphologies crâniennes spécialisées et si la disparité est similaire entre les artiodactyles et les périssodactyles.

3.1. Influence de la taille sur la morphologie crânienne

Le poids ou la taille sont des caractères importants à prendre en compte, notamment pour mieux comprendre l'écologie des mammifères en particulier leur mode d'alimentation (Santana & Cheung, 2016). Les artiodactyles comprennent un nombre d'espèces actuelles très élevé avec une importante gamme de poids et de taille. Ces différences sont visuellement flagrantes, par exemple entre l'espèce *Giraffa camelopardalis* qui peut atteindre 5,7 mètres et *Tragulus javanicus* qui mesure jusqu'à 48 centimètres. Chez les périssodactyles, des différences similaires sont observées malgré le fait que cet ordre soit beaucoup plus restreint en termes d'espèces. Par exemple, *Cerathotherium simmum* peut peser jusqu'à 3600 kilogrammes alors que *Tapirus pinchaque* atteint au plus 180 kilogrammes. La question se pose de savoir si les différences entre les individus induites par la taille ont une influence sur la morphologie crânienne (allométrie). Pour répondre à cette question dans un premier temps, l'allométrie a été analysée après superposition Procruste.

Les résultats du calcul d'allométrie ne démontrent pas d'effet significatif de la taille sur les conformations des crânes étudiés.

Ce résultat diffère de celui obtenu par des études réalisées précédemment. Notamment Cassini et Pérez ont mis en lumière un lien entre le choix alimentaire et la taille. L'article de Cassini montre en effet que les pousseurs sont plus gros que les espèces des autres régimes alimentaires considérés et que les brouteurs sont plus gros que les frugivores (Hofmann et Stewart 1972; Pérez-Barbería & Gordon 2001). Cependant, ces différences peuvent être expliquées du fait que la relation étudiée n'est pas exactement la même. En effet, ils ont étudié la relation entre la taille et l'écologie alors que la présente étude s'intéresse elle sur la relation entre la taille et la morphologie.

3.2. Influence de la phylogénie

Les études précédentes sur le sujet ont montré un effet de la phylogénie sur la morphologie tellement important que l'influence des régimes alimentaires n'était pas visible (Cassini, 2013; Pérez-Barbería & Gordon, 2001). Il était donc important de savoir si les résultats obtenus dans la présente étude seraient influencés par la phylogénie.

3.2.1. Signal phylogénétique

Un signal phylogénétique significatif a été trouvé. Il confirme donc que la phylogénie joue un rôle dans les différences de conformations observées et dans l'explication de celles-ci. Contrairement aux autres études (Pérez-Barbería & Gordon, 1999), le signal phylogénétique est relativement bas. La phylogénie n'a donc qu'une influence modérée sur les résultats.

Les différences entre les résultats de la présente étude et ceux observés dans l'études de (Cassini, 2013; Pérez-Barbería & Gordon, 1999) peuvent s'expliquer par différents facteurs, notamment la composition de l'échantillon qui joue un rôle majeur dans la détermination d'un signal phylogénétique. Cassini a étudié 162 espèces existantes dont 5 appartenant à l'ordre des hyracoïdes et des espèces fossiles qui ne font partie de l'échantillon de la présente étude (Cassini, 2013). Le fait que les échantillons soient différents implique des phylogénies qui ne sont pas identiques, ce qui conduit à un signal phylogénétique différent. Dans l'étude de (Pérez-Barbería & Gordon, 1999) l'échantillon utilisé est lui aussi différent, mais la différence par rapport

à cette étude pourrait aussi provenir de la méthode utilisée pour comparer les morphologies.

3.2.2. Analyse en composante principale

L'analyse en composante principale sur l'ensemble des coordonnées procustes moyennées montre que les familles se distinguent facilement au sein de l'espace morphologique, les espèces appartenant à la même famille étant très proches le long des axes conforme au signal phylogénétique significatif. Les premiers axes sont donc en partie structurés par la phylogénie, et ceci est confirmé en visualisant la phylogénie projetée au sein de l'espace morphologique (Figure 6, Figure7). En revanche, les ordres ne sont pas directement visibles au sein de l'espace morphologique. Les équidés appartenant aux périssodactyles par exemple, se fondent au milieu des artiodactyles.

3.3. Étude comparée de la diversité morphologique crânienne

3.3.1. Arbre des distances morphologiques

La similarité morphologique au niveau des espèces a été examinée en utilisant un arbre de 'neighbour joining' qui montre les distances morphologiques (Figure 10). Ceci permet de constater que la distance morphologique entre les équidés et le reste des périssodactyles est importante. Les équidés sont situés aux côtés d'artiodactyles comme les ruminants, ce qui confirme ce qui a déjà été observé au niveau de l'ACP. Les équidés sont donc plus proches morphologiquement des artiodactyles que des autres espèces de périssodactyles d'après les conformations modélisées ici.

Cette proximité peut résulter du fait que le jeu de données utilisé pour la présente étude caractérise principalement la relation entre l'alimentation et la morphologie, du fait que des points-repères utilisés sont situés dans les zones d'insertions musculaires impliquées dans la prise alimentaire. De ce fait, ce sont donc essentiellement les caractéristiques crâniennes impliquées dans la prise alimentaire des équidés qui sont similaires à celles retrouvées chez les artiodactyles suggérant une convergence de forme.

3.3.2. Disparité

L'ordre des périssodactyles est restreint en termes de nombres d'espèces actuelles, mais ces dernières possèdent des caractéristiques morphologiques très différentes. C'est en effet ce qui a été retrouvé en étudiant la disparité des conformations de ceux-ci (Figure 9). Les trois familles représentant les périssodactyles sont très éloignées dans l'espace morphologique en dépit du fait que cet ordre comprend un nombre d'espèces restreint. En outre, malgré leur proximité phylogénétique (Norman & Ashley, 2000), les morphologies crâniennes des périssodactyles sont très différentes.

Les artiodactyles sont un ordre bien plus diversifié actuellement. La disparité est relativement faible en dépit du nombre important d'espèces qu'il comprend. Cela traduit des conformations similaires entre les espèces. Cet ordre est principalement représenté dans l'échantillon par la famille des bovidés et des cervidés qui montrent des conformations similaires. Ceci pourrait expliquer pourquoi la disparité est si faible malgré le fait que visuellement des espèces comme les hippopotames et les suidés paraissent très éloignés du point de vue morphologique.

Ceci pourrait également s'expliquer par le fait que l'analyse de disparité ne prend pas en compte les effectifs de chacune des familles, influençant ainsi le résultat de celle-ci. Cependant, les familles qui ne comptent qu'un nombre restreint d'espèces sont globalement très bien représentées dans l'échantillon en termes de pourcentage. En effet, un tiers des familles est représenté à 100%. Les moschidés sont la famille la moins représentée, car elle est constituée d'espèces peu communes. Les familles représentées inférieurement à 50% sont celles qui comptent un nombre d'espèces élevé. La famille des bovidés par exemple, même si elle n'est représentée que par 39 espèces différentes au sein de la présente étude, comprend environ 140 espèces. Les cervidés eux, comptent 47 espèces au sein de leur famille et les suidés 16. Malgré le fait que les familles soient globalement bien représentées en termes de pourcentage, le nombre important d'espèces de bovidés et de cervidés influence certainement la disparité de cet ordre. Cette supériorité en nombre est celle présente dans la nature en termes de répartition d'espèces, il est donc normal de retrouver cette majorité dans la présente étude. Il y a en effet plus de chance de retrouver des conformations

similaires et donc une disparité plus faible au sein d'un ordre lorsqu'il est majoritairement représenté par une ou deux familles. Cette explication est donc peu vraisemblable.

Les résultats montrent une différence de disparité entre les artiodactyles et les périssodactyles. La différence des disparités entre les deux ordres est significative quand les effectifs de ces ordres ne sont pas pris en compte. La différence de disparité entre les deux ordres aurait donc pu provenir du fait que les périssodactyles sont représentés par un nombre d'espèces bien plus petit. C'est pour cela qu'une deuxième analyse de disparité a été réalisée en tenant en compte des effectifs des deux ordres. Après cette prise en compte, la différence de disparité n'est plus significative, mais la tendance reste la même. Les périssodactyles présentent donc une grande disparité malgré une diversité spécifique réduite, et les artiodactyles une disparité faible malgré une diversité spécifique élevée. Des résultats similaires ont été retrouvés chez d'autres ordres comme chez les rongeurs : riches en espèces mais pauvre en disparité, ou chez les mammifères afrothériens : pauvre en espèces mais riche en disparité (Guillerme et al., 2020). Ces phénomènes suggèrent que la diversité taxinomique et la disparité phénotypique ne sont pas inextricablement liées.

3.4. Influence de l'alimentation sur la morphologie crânienne

Chaque régime alimentaire est défini par un certain type de ressources à acquérir. La façon d'acquérir ces ressources induit des contraintes mécaniques plus ou moins fortes en fonction des régimes. Par exemple, les caractéristiques qui distinguent les pisseurs des brouteurs sont liées aux différentes exigences physiques de l'alimentation en herbe par rapport au broutage. L'herbe est en général plus fibreuse et abrasive que les aliments ingérés par les brouteurs (ex : feuillage), et un régime plus fibreux et abrasif nécessite un apport plus important et un plus grand degré de mastication (Gordon & Prins, 2008: p47-77). En conséquence, les pisseurs ont des muscles masséters plus gros que les brouteurs, ce qui se traduit en outre par une fosse massétérique plus longue sur le crâne. Les brouteurs sont des mangeurs sélectifs comme le sont la plupart des mangeurs mixtes (Gordon & Illius, 1988), et ces deux types d'alimentation ont un museau étroit par rapport aux pisseurs, qui ont un

museau large pour l'ingestion de grande quantité de nourriture (Gordon & Prins, 2008: p47-77).

3.4.1. Déformations crâniennes associées

La conformation moyenne (consensus), obtenue à partir de l'analyse en composante principale permettant de replacer les conformations dans un espace morphologique, présente un crâne fuselé avec un rostre allongé et fin (Figure 5). La partie caudale est, elle, arrondie et montre une large fosse temporale. L'arcade zygomatique est bien développée, ce qui favorise l'insertion des muscles masséters. Cette particularité ainsi qu'un allongement du crâne sont caractéristiques des herbivores (Cassini, 2013).

Les déformations associées aux valeurs positives et négatives des composantes principales sont très différentes de celles retrouvées au niveau de l'étude de Cassini (2013) (Figure 6, Figure 7). Par exemple, au niveau de la première composante, celui-ci retrouvait un crâne haut et étroit avec une fosse temporale élargie au niveau des valeurs négatives, alors que dans la présente étude le crâne est très étroit et bas avec une fosse temporale peu large. Le crâne retrouvé à ce niveau serait ainsi plus descriptif des mangeurs mixtes ou des brouteurs car, comme vu précédemment, ceux-ci sont caractérisés par un museau étroit. Quant à la partie positive de l'axe, les orbites se retrouvent sur le bord dorsal du crâne dans l'étude de Cassini (2013) alors que dans la présente étude, celles-ci sont parfaitement latérales et proches de la rangée dentaire. Ces différences peuvent être expliquées par les différences d'échantillon et de méthode de la même façon que les différences retrouvées au niveau de la taille et de la phylogénie.

3.4.2. Manova

Une analyse manova ainsi que des tests post hoc permettent d'avoir une explication plus directe quant à l'influence des régimes alimentaires sur la conformation. Les résultats de la Manova montrent qu'il existe une différence significative entre les conformations moyennes correspondant aux différents régimes alimentaires. Il y a donc bien une influence du régime alimentaire sur la conformation des crânes. Cependant cette analyse donne uniquement une vision générale de

l'influence des régimes sur les conformations. Les tests post hoc permettent d'identifier le ou les régimes alimentaires qui ont une influence sur la conformation. Les résultats de ces tests au niveau de 5 premier axes de l'ACP, sont significatifs seulement au niveau de l'axe deux. Au niveau de cet axe, seuls les omnivores montrent une influence significative du régime sur la conformation des crânes (Tableau 2). En effet, seule la conformation moyenne des omnivores se distinguent des conformations moyennes des autres régimes. La majeure partie des conformations des omnivores se retrouvent ainsi sur la partie positive de cet axe, ce qui se traduit par un crâne avec un rostre fin et avec une partie caudale plus étroite et plus allongée que le consensus.

Le résultat obtenu rejoint celui trouvé dans l'étude de (Pérez-Barbería & Gordon, 1999) qui montre, par défaut, que lorsque les omnivores sont exclus du jeu de données, aucun résultat significatif n'est observé. Seul le régime omnivore se démarque des autres et donc montrent un impact significatif sur la morphologie du crâne. Les conformations moyennes des autres régimes n'ayant pas montré de différences significatives entre elles, leurs impacts sur les morphologies ne peuvent être démontrées ici. Cela s'explique par le fait, que ces régimes présentent beaucoup de similarités entre eux. Par exemple, le régime mangeurs mixtes doit faire face à la fois aux contraintes qu'impose le régime pisseur et celles imposées par le régime brouteur. Il est donc logique que ceux-ci montrent une conformation moyenne très similaire.

3.4.3. Disparité et écologie

Une disparité moyenne est retrouvée chez les brouteurs et les pisseurs sur l'ensemble de l'échantillon (Figure 9). La disparité des deux ordres est équivalente en ce qui concerne les brouteurs, alors qu'elle ne l'est pas du tout pour les pisseurs. Concernant les pisseurs, celle-ci est très faible chez les périssodactyles alors qu'elle est le double chez les artiodactyles.

Le fait que les conformations soient très similaires chez les périssodactyles et pas chez les artiodactyles concernant ce régime peut être expliqué par le fait que tous les pisseurs de cet ordre sont des équidés mis à part une espèce de rhinocéros.

Les généralistes montrent une disparité importante (Figure 9). Ils ont un régime alimentaire très large car ils peuvent manger tous types de plantes, herbacées ou non, et en plus des fruits. Comme ils ne possèdent pas un régime fixe, les généralistes doivent pouvoir s'adapter facilement à tous types de prises de nourritures, notamment au niveau morphologique, ce qui peut expliquer la grande disparité observée. La très grande disparité observée chez les généralistes, pourrait être expliquée également par le fait que cette catégorie prend un échantillon trop large de spécialisation et qu'elle mériterait d'être subdivisée.

La disparité des omnivores est la plus élevée au sein des artiodactyles (Figure 9). Il y a une forte différence entre les conformations observées chez les espèces omnivores. Ceux-ci incluent des suidés, des tayassuidés, des cervidés et des tragulidés. Le fait que ce régime soit présent au sein chez toutes ces familles d'aspects différents peut expliquer pourquoi la disparité retrouvée est élevée.

Les disparités des régimes alimentaires ci-dessus sont donc relativement importantes ce qui induit que les conformations retrouvées au sein de ces régimes sont très différentes entre elles. L'étude révèle au contraire une disparité très faible chez les mangeurs mixtes ce qui traduit des conformations très similaires au sein de ce régime (Figure 9). Le régime est pourtant largement représenté dans l'échantillon (16 espèces) et présent chez deux familles : les cervidés et les bovidés. Cette disparité très faible sous-entend que les espèces possédant ce régime ont convergé au fil du temps vers un type de forme particulier. Cette convergence est sans doute expliquée par les contraintes mécaniques induites par ce régime alimentaire.

4. Conclusion

La présente étude avait pour objet principal d'étudier si les contraintes imposées par les régimes alimentaires induisent des morphologies crâniennes spécialisées chez les artiodactyles et les périssodactyles. Cette hypothèse a été vérifiée : il a été démontré que le régime alimentaire induit des conformations spécifiques en ce qui concerne les omnivores.

Dans un second temps, il s'agissait de savoir si les disparités étaient différentes entre les deux ordres et entre les différents régimes alimentaires. Deux résultats très intéressants sont ressortis des analyses de disparités : les périssodactyles possèdent une disparité très élevée et bien plus importante que celle retrouvée chez les artiodactyles et les mangeurs mixtes tendent à converger vers une seule forme.

Un élargissement de l'échantillon à d'autres espèces pourrait éventuellement renseigner sur l'influence d'autres régimes que celui des omnivores. Ces conclusions pourraient en outre être utilement appuyées par une étude des mandibules qui n'a pas été possible dans le temps imparti mais pour laquelle la présente étude a permis de collecter les données. Une étude supplémentaire de covariation entre le crâne et les mandibules pourrait ensuite être réalisée.

Bibliographie

- Adler, D., D. Murdoch and others. 2020. rgl: 3D Visualization Using OpenGL. R package version 0.100.54. <https://CRAN.R-project.org/package=rgl>.
- AgiSoft PhotoScan Professional (Version 1.2.6) (Software). 2016*. Retrieved from <http://www.agisoft.com/downloads/installer/>.
- Asperen, E. N. van. 2010. « Ecomorphological Adaptations to Climate and Substrate in Late Middle Pleistocene Cabaloid Horses ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297 (3-4): 584-96. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.09.007>.
- Auguie, B. 2017. gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics. R package version 2.3. <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>.
- Blondel, C. 2001. « The Eocene–Oligocene Ungulates from Western Europe and Their Environment ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 168 (1-2): 125-39. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00252-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00252-2).
- Bodmer, R. 1990. « Responses of Ungulates to Seasonal Inundations in the Amazon Floodplain ». *Journal of Tropical Ecology* 6 (2): 191-201. <https://doi.org/10.1017/S0266467400004314>.
- Bodmer, R., D. Ward. 2006. « Frugivory in Large Mammalian Herbivores ». In *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*, édité par Kjell Danell, Roger Bergstrom, Patrick Duncan, et John Pastor, 232-60. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511617461.010>.
- Bookstein, F. L. 1997. « Landmark Methods for Forms without Landmarks: Morphometrics of Group Differences in Outline Shape ». *Medical Image Analysis* 1 (3): 225-43. [https://doi.org/10.1016/S1361-8415\(97\)85012-8](https://doi.org/10.1016/S1361-8415(97)85012-8).
- Bump, J.K., R. O. Peterson, J.A. Vucetich. 2009. « Wolves Modulate Soil Nutrient Heterogeneity and Foliar Nitrogen by Configuring the Distribution of Ungulate Carcasses ». *Ecology* 90 (11): 3159-67. <https://doi.org/10.1890/09-0292.1>.
- Buzi, C., I. Micarelli, A. Profico, J. Conti, R. Grassetti, W. Cristiano, F. Di Vincenzo, Mary Anne Tafuri, et Giorgio Manzi. 2018. « Measuring the Shape: Performance Evaluation of a Photogrammetry Improvement Applied to the Neanderthal Skull Saccopastore 1 ». *ACTA IMEKO* 7 (3): 79. https://doi.org/10.21014/acta_imeko.v7i3.597.
- Cardini, A. 2017. « Left, Right or Both? Estimating and Improving Accuracy of One-Side-Only Geometric Morphometric Analyses of Cranial Variation ». *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55 (1): 1-10. <https://doi.org/10.1111/jzs.12144>.
- Cassini, G. H. 2013. « Skull Geometric Morphometrics and Paleoecology of Santacrucian (Late Early Miocene; Patagonia) Native Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata) ». *Ameghiniana* 50 (2): 193-216. <https://doi.org/10.5710/AMGH.7.04.2013.606>.
- Cassini, G. H., S. F. Vizcaíno. 2012. « An Approach to the Biomechanics of the Masticatory Apparatus of Early Miocene (Santacrucian Age) South American Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): Moment Arm Estimation Based on 3D Landmarks ». *Journal of Mammalian Evolution* 19 (1): 9-25. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9179-5>.
- Christiansen, P., S. Wroe. 2007. « BITE FORCES AND EVOLUTIONARY ADAPTATIONS TO FEEDING ECOLOGY IN CARNIVORES ». *Ecology* 88 (2): 347-58. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[347:BFAEAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[347:BFAEAT]2.0.CO;2).

- Cifelli, R. L. 1981. « Patterns of Evolution Among the Artiodactyla and Perissodactyla (Mammalia) ». *Evolution* 35 (3): 433. <https://doi.org/10.2307/2408192>.
- Cignoni, P., M. Callieri, M. Corsini, M. Dellepiane, F. Ganovelli, G. Ranzuglia. 2008. « MeshLab: An Open-Source Mesh Processing Tool ».
- Clavel, J., G. Escarguel, G. Merceron. 2015. mvMORPH: an R package for fitting multivariate evolutionary models to morphometric data. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11):1311-1319. doi: 10.1111/2041-210X.12420.
- Clauss, M., I. D. Hume, J. Hummel. 2010. « Evolutionary Adaptations of Ruminants and Their Potential Relevance for Modern Production Systems ». *Animal* 4 (7): 979-92. <https://doi.org/10.1017/S1751731110000388>.
- Clifford, A. B. 2010. « The Evolution of the Unguligrade Manus in Artiodactyls ». *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (6): 1827-39. <https://doi.org/10.1080/02724634.2010.521216>.
- Collyer, M. L., D. C. Adams. 2018. RRPP: RRPP: An R package for fitting linear models to high-dimensional data using residual randomization. *Methods in Ecology and Evolution*. 9(2): 1772-1779. <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.13029>.
- Danell, K., R. Bergström, L. Edenius, G. Ericsson. 2003. « Ungulates as Drivers of Tree Population Dynamics at Module and Genet Levels ». *Forest Ecology and Management* 181 (1-2): 67-76. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00116-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00116-6).
- Evin, A., M. Baylac, J-M. Pons, R. Cornette. 2008. Apports de la morphométrie géométrique à l'étude du crâne de chauves-souris : l'exemple d'un complexe d'espèces du genre *Myotis*. *Symbioses*, 2008, nouvelle série, n°21:7-9.
- Evin, A., K. Dobney, R. Schafberg, J. Owen, U. Vidarsdottir, G. Larson, T. Cucchi. 2015. « Phenotype and Animal Domestication: A Study of Dental Variation between Domestic, Wild, Captive, Hybrid and Insular *Sus Scrofa* ». *BMC Evolutionary Biology* 15 (1): 6. <https://doi.org/10.1186/s12862-014-0269-x>.
- Evin, A., T. Souter, A. Hulme-Beaman, C. Ameen, R. Allen, P. Viacava, G. Larson, T. Cucchi, Keith Dobney. 2016. « The Use of Close-Range Photogrammetry in Zooarchaeology: Creating Accurate 3D Models of Wolf Crania to Study Dog Domestication ». *Journal of Archaeological Science: Reports* 9 (octobre): 87-93. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.06.028>.
- Ewer, R. F. 1998. *The Carnivores*. Comstock Book. Comstock Pub. Associates. <https://books.google.fr/books?id=IETMd3-ISIkC>.
- Fau, M., R. Cornette, A. Houssaye. 2016. « Photogrammetry for 3D Digitizing Bones of Mounted Skeletons: Potential and Limits ». *Comptes Rendus Palevol* 15 (8): 968-77. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2016.08.003>.
- Forsyth, D. M., D. A. Coomes, G. Nugent, G. M. J. Hall. 2002. « Diet and Diet Preferences of Introduced Ungulates (Order: Artiodactyla) in New Zealand ». *New Zealand Journal of Zoology* 29 (4): 323-43. <https://doi.org/10.1080/03014223.2002.9518316>.
- Collinson, M. E., J. J. Hooker, P. W. Skelton, P.D. Moore, J. Ollerton, R. Alexander McN. 1991. Fossil Evidence of Interactions between Plants and Plant-Eating Mammals . 1991. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 333 (1267): 197-208. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0068>.
- Garamszegi, L. Z. 2014. *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology: Concepts and Practice*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-43550-2>.

- Geist, V. 1974. « On the Relationship of Social Evolution and Ecology in Ungulates ». *American Zoologist* 14 (1): 205-20. <https://doi.org/10.1093/icb/14.1.205>.
- Giacomini, G., D. Scaravelli, A. Herrel, A. Veneziano, D. Russo, R. P. Brown, C. Meloro. 2019. « 3D Photogrammetry of Bat Skulls: Perspectives for Macro-Evolutionary Analyses ». *Evolutionary Biology* 46 (3): 249-59. <https://doi.org/10.1007/s11692-019-09478-6>.
- Gomes Rodrigues, H., R. Cornette, J. Clavel, G. Cassini, S. Bhullar, M. Fernández-Monescillo, A. Herrel, G. Billet. 2018 « Shape Diversity of Extinct South American Notoungulates », 12.
- Gómez-Robles, A., M. Martín-Torres, J. Bermúdez de castro, L. Prado, S. Sarmiento, J. Arsuaga. 2008. « Geometric Morphometric Analysis of the Crown Morphology of the Lower First Premolar of Hominins, with Special Attention to Pleistocene Homo ». *Journal of Human Evolution* 55 (4): 627-38. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.03.011>.
- Gordon, I. J., A. W. Illius. 1988. « Incisor Arcade Structure and Diet Selection in Ruminants ». *Functional Ecology* 2 (1): 15. <https://doi.org/10.2307/2389455>.
- Gordon, I. J., H. H. T. Prins. 2008. *The Ecology of Browsing and Grazing*. Ecological Studies, v. 195. Berlin: Springer.
- Gould, S. J. 1966. « ALLOMETRY AND SIZE IN ONTOGENY AND PHYLOGENY ». *Biological Reviews* 41 (4): 587-638. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1966.tb01624.x>.
- Guillerme, T., N. Cooper, S. L. Brusatte, K. E. Davis, A. L. Jackson, S. Gerber, A. Goswami, et al. 2020. « Disparities in the Analysis of Morphological Disparity ». *Biology Letters* 16 (7): 20200199. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0199>.
- Guyomarc'h, P., et J. Bruzek. 2010. « Dimorphisme sexuel du crâne de sujets identifiés (collection Olivier, MNHN, Paris): évaluation par morphométrie géométrique ». *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* 22 (3-4): 216-29. <https://doi.org/10.1007/s13219-010-0019-6>.
- Hall, J.H.B.K., J. Hanken, et B.K. Hall. 1993. *The Skull, Volume 3: Functional and Evolutionary Mechanisms*. The Skull. University of Chicago Press. <https://books.google.fr/books?id=1FnJQVpl3w4C>.
- Willey, D. F. 2005. Copyright (C) 2002-2005 by Institute for Data Analysis and Visualization (IDAV). All Rights reserved. David F. Willey Version: 3.0.0.6
- Hobbs, N. Thompson. 1996. « Modification of Ecosystems by Ungulates ». *The Journal of Wildlife Management* 60 (4): 695. <https://doi.org/10.2307/3802368>.
- Hofmann, R., et D. R. M. Stewart. 1972. « GRAZER OR BROWSER: A CLASSIFICATION BASED ON THE STOMACH-STRUCTURE AND FEEDING HABITS OF EAST AFRICAN RUMINANTS ». *Mammalia* 36 (2). <https://doi.org/10.1515/mamm.1972.36.2.226>.
- Janis, C. M., J. Damuth, J. M. Theodor. 2000. « Miocene Ungulates and Terrestrial Primary Productivity: Where Have All the Browsers Gone? » *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (14): 7899-7904. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.14.7899>.
- Jeffrey, B. Arnold. 2019. ggthemes: Extra Themes, Scales and Geoms for 'ggplot2'. R package version 4.2.0. <https://CRAN.R-project.org/package=ggthemes>
- Kartzinel, T. R., R. M. Pringle. 2020. « Multiple Dimensions of Dietary Diversity in Large Mammalian Herbivores ». *Journal of Animal Ecology*, mars, 1365-2656.13206. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13206>.

- Keselman, H J, C. J Huberty, L. M Lix, S. Olejnik, R. A Cribbie, B. Donahue, R. K Kowalchuk, et al. 1998. « Statistical Practices of Educational Researchers: An Analysis of Their ANOVA, MANOVA, and ANCOVA Analyses », 37.
- Klaauw, C.J. van der. 1948. *Ecological Morphology*. Bibliotheca biotheoretica. E.J. Brill. <https://books.google.fr/books?id=DtbRAAAAMAAJ>.
- Langer, P. 2009. « Evolutionary Patterns of Perissodactyla and Artiodactyla (Mammalia) with Different Types of Digestion ». *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 25 (3): 212-36. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1987.tb00605.x>.
- Larson, G., D. Q. Fuller. 2014. « The Evolution of Animal Domestication ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45 (1): 115-36. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135813>.
- Law, C. J., E. Duran, N. Hung, E. Richards, I. Santillan, R. S. Mehta. 2018. « Effects of Diet on Cranial Morphology and Biting Ability in Musteloid Mammals ». *Journal of Evolutionary Biology* 31 (12): 1918-31. <https://doi.org/10.1111/jeb.13385>.
- Lawing, A. M., P. D. Polly. 2010. « Geometric Morphometrics: Recent Applications to the Study of Evolution and Development ». *Journal of Zoology* 280 (1): 1-7. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00620.x>.
- Leuthold, W. 2012. *African Ungulates: A Comparative Review of Their Ethology and Behavioral Ecology*. Zoophysiology. Springer Berlin Heidelberg. <https://books.google.fr/books?id=ynLtCAAQBAJ>.
- Lucas, T., A. Goswami. 2017. paleomorph: Geometric Morphometric Tools for Paleobiology. R package version 0.1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=paleomorph>
- Mack, R. N., et J. N. Thompson. 1982. « Evolution in Steppe with Few Large, Hooved Mammals ». *The American Naturalist* 119 (6): 757-73. <https://doi.org/10.1086/283953>.
- Malo, J. E., et F. Suárez. 1995. « Herbivorous Mammals as Seed Dispersers in a Mediterranean Dehesa ». *Oecologia* 104 (2): 246-55. <https://doi.org/10.1007/BF00328589>.
- Mayr, E. 2020. « Speciation and Macroevolution », 15. *Evolution*, Nov., 1982, Vol. 36, No. 6 (Nov., 1982), pp. 1119-1132. Society for the Study of Evolution
- McNaughton, S. J. 1984. « Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant Form, and Coevolution ». *The American Naturalist* 124 (6): 863-86. <https://doi.org/10.1086/284321>.
- Mendoza, M., C. M. Janis, et P. Palmqvist. 2002. « Characterizing Complex Craniodental Patterns Related to Feeding Behaviour in Ungulates: A Multivariate Approach ». *Journal of Zoology* 258 (2): 223-46. <https://doi.org/10.1017/S0952836902001346>.
- Merceron, G., C. Blondel, M. Brunet, S. Sen, N. Solounias, L. Viriot, E. Heintz. 2004. « The Late Miocene Paleoenvironment of Afghanistan as Inferred from Dental Microwear in Artiodactyls ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207 (1-2): 143-63. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.02.008>.
- Molvar, E. M., R. T. Bowyer, V. Van Ballenberghe. 1993. « Moose Herbivory, Browse Quality, and Nutrient Cycling in an Alaskan Treeline Community ». *Oecologia* 94 (4): 472-79. <https://doi.org/10.1007/BF00566961>.
- Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond, and T. A. Dewey. 2020. The Animal Diversity Web (online). Accessed at <https://animaldiversity.org>.

- Neige, P. 2003. « Le débat macroévolutif : apports de la disparité morphologique ». *Comptes Rendus Palevol* 2 (6-7): 423-33. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2003.09.019>.
- Norman, J. E., et M. V. Ashley. 2000. « Phylogenetics of Perissodactyla and Tests of the Molecular Clock ». *Journal of Molecular Evolution* 50 (1): 11-21. <https://doi.org/10.1007/s002399910002>.
- Ooms, J. 2020. magick: Advanced Graphics and Image-Processing in R. R package version 2.4.0. <https://CRAN.R-project.org/package=magick>
- Paradis, E., K. Schliep. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528.
- Pennell, M. W., J. M Eastman, G. J Slater, J. W Brown, J. C Uyeda, R. G FitzJohn, M. E Alfaro, L. J Harmon. 2014. Geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics* 30:2216-2218.
- Pérez-Barbería, F. J., et I. J. Gordon. 1998. « Factors Affecting Food Comminution during Chewing in Ruminants: A Review ». *Biological Journal of the Linnean Society* 63 (2): 233-56. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb01516.x>.
- Pérez-Barbería, F. J., I. J. Gordon. 2001. « Relationships between Oral Morphology and Feeding Style in the Ungulata: A Phylogenetically Controlled Evaluation ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268 (1471): 1023-32. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1619>.
- Pérez-Barbería, F. J., I. J. Gordon. 1999. « The Functional Relationship between Feeding Type and Jaw and Cranial Morphology in Ungulates ». *Oecologia* 118 (2): 157-65. <https://doi.org/10.1007/s004420050714>.
- Revell, L. J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things).
- Rivals, F., G. M. Semprebon. 2011. « Dietary Plasticity in Ungulates: Insight from Tooth Microwear Analysis ». *Quaternary International* 245 (2): 279-84. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.08.001>.
- Saitou, N., M. Nei. 1987. « The Neighbor-Joining Method: A New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees. » 1987. *Molecular Biology and Evolution*, juillet. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454>.
- Sanon, H.O., C. Kaboré-Zoungrana, et I. Ledin. 2007. « Behaviour of Goats, Sheep and Cattle and Their Selection of Browse Species on Natural Pasture in a Sahelian Area ». *Small Ruminant Research* 67 (1): 64-74. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2005.09.025>.
- Santana, S. E., E. Cheung. 2016. « Go Big or Go Fish: Morphological Specializations in Carnivorous Bats ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (1830): 20160615. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0615>.
- Schlager, S. 2017. "Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R." In Zheng G, Li S, Székely G(eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis*, 217-256. Academic Press. ISBN9780128104934.
- Schwenk, K. 2000. *Feeding: Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates*. Elsevier Science. <https://books.google.fr/books?id=f7exUolnxugC>.
- Seamons, D. 2003. « Grzimek's Animal Life Encyclopedia (2nd edition) ». *Reference Reviews* 17 (4): 41-41. <https://doi.org/10.1108/09504120310473605>.
- Shrestha, R., P. Wegge, R. A. Koirala. 2005. « Summer Diets of Wild and Domestic Ungulates in Nepal Himalaya ». *Journal of Zoology* 266 (2): 111-19. <https://doi.org/10.1017/S0952836905006527>.

- Skarpe, C. 1990. « Shrub Layer Dynamics Under Different Herbivore Densities in an Arid Savanna, Botswana ». *The Journal of Applied Ecology* 27 (3): 873. <https://doi.org/10.2307/2404383>.
- Slowikowski, K. 2020. ggrepel: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with 'ggplot2'. R package version 0.8.2. <https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>.
- Sokal, R., et F. James Rohlf. 1982. « Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research (2nd Ed.). » *Journal of the American Statistical Association* 77 (380): 946. <https://doi.org/10.2307/2287349>.
- Upham, N. S., J. A. Esselstyn, W. Jetz. 2019. « Inferring the Mammal Tree: Species-Level Sets of Phylogenies for Questions in Ecology, Evolution, and Conservation ». Édité par Andrew J. Tanentzap. *PLOS Biology* 17 (12): e3000494. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494>.
- Waddell, B. L., S. Hoar Zahm, D. Baris, D. D Weisenburger, F. Holmes, L. F Burmeister, K. P Cantor, A Blair. 2001. « Agricultural Use of Organophosphate Pesticides and the Risk of Non-Hodgkin's Lymphoma among Male Farmers (United States) ». *Hodgkin's Lymphoma*, 9.
- Weijjs, W. A. 1980. « Biomechanical Models and the Analysis of Form: A Study of the Mammalian Masticatory Apparatus ». *American Zoologist* 20 (4): 707-19. <https://doi.org/10.1093/icb/20.4.707>.
- Wickham, H., J. Bryan. 2019. readxl: Read Excel Files. R package version 1.3.1. <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.
- Wickham, H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016.
- Wright, K. 2019. pals: Color Palettes, Colormaps, and Tools to Evaluate Them. R package version 1.6. <https://CRAN.R-project.org/package=pals>.
- Yu, G. 2020. ggplotify: Convert Plot to 'grob' or 'ggplot' Object. R package version 0.0.5. <https://CRAN.R-project.org/package=ggplotify>.