# Chapitre 14

# Morphométrie géométrique et archéozoologie : Concepts, méthodes et applications

Thomas Cucchi[1, 2], Michel Baylac[3], Allowen Evin[1,2],
Olivier Bignon-Lau[4], Jean-Denis Vigne[1]
1- UMR MNHN-CNRS 7209 « Archéozoologie, Archéobotanique : sociétés, pratiques et environnement », Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.
2-Department of Archaeology, University of Aberdeen, United Kingdom.
3- UMR MNHN-CNRS 7205 OSEB et plate-forme Morphométrie UMS MNHN-CNRS 2700.
4- UMR 7041 « ArScAn, Equipe Ethnologie préhistorique », Maison René-Ginouvès Archéologie et Ethnologie, Nanterre, France.

## 14.1 Introduction

Comparer les caractéristiques anatomiques des vestiges d'animaux (vertébrés ou invertébrés) issus des contextes archéologiques est au cœur de l'approche archéozoologique. Les archéozoologues utilisent des critères morphologiques et morphométriques pour effectuer une classification taxinomique, c'est-à-dire l'identification de la famille, du genre ou de l'espèce, des vestiges animaux. Mais aussi pour identifier, à l'échelle intraspécifique, les différences entre individus liées à l'âge (croissance), au sexe (dimorphisme), aux conditions environnementales (alimentation, maladies, climat) ou encore à l'espace et au temps (chrono-populations). Ces informations participent à la reconstitution de scénarios passés sur les stratégies de subsistances des sociétés de chasseurs-cueilleurs, les processus de domestication anciens (canidés, ongulés) ou plus récents (lapin, poulet), la diffusion des taxons domestiques et le début des invasions biologiques (murinés commensaux), l'amélioration zootechnique des lignées domestiques, la gestion saisonnière des ressources ou leur surexploitation.

L'identification taxinomique s'appuie, en général, sur une comparaison des caractéristiques visibles (morphoscopie) du spécimen archéologique avec celles de la collection de référence moderne. En revanche, la distinction de taxons morphologiquement proches, ainsi que les facteurs de variation intrinsèques (génétique, ontogénétique) et extrinsèques (géographie, climat, maladie, alimentation,. . .) au sein d'une espèce, requiert l'exploration quantifiée de ces variations et co-variations entre facteurs et formes biologiques et ne peut s'effectuer qu'à l'aide de la morphométrie.

Malgré l'étendue des problématiques archéozoologiques reposant sur l'étude des formes, l'archéozoologie n'a profité que tardivement des grandes avancées de la morphométrie, qu'elle soit traditionnelle ou géométrique. Durant les trente dernières années du XX$^{e}$ siècle, l'archéozoologie a, pour l'essentiel, continué de traiter l'information ostéométrique à l'aide de simples histogrammes et diagrammes bivariés, limitant le traitement des données aux statistiques descriptives classiques (moyenne, écart type, coefficient de variation) et, dans le meilleur des cas (voir [1]), à des tests de comparaison de variance ou de moyenne. Très rares furent les tentatives d'utiliser des outils multivariés (voir par ex. [2-4]). Ce retard est probablement dû au fait que l'archéozoologie est longtemps restée une science descriptive, basée sur des données qualitatives, très éloignée de la biologie. Mais depuis une dizaine d'année, l'archéozoologie s'est approprié les avancées méthodologiques de la morphométrie, en particulier géométrique, notamment pour mieux aborder les processus à l'échelle intra-spécifique [5-14].

Ce chapitre a pour objectif de présenter l'historique de la morphométrie avec l'apport des principaux concepts et techniques de la morphométrie géométrique ainsi que deux exemples d'applications dans le domaine de l'archéozoologie des ongulés.

## 14.2 La morphométrie géométrique : historique, concept et techniques

### 14.2.1 Historique

La morphométrie est une partie de la biométrie (étude quantitative du vivant) qui a pour but d'étudier la variation de la géométrie des formes biologiques et ses covariations avec d'autres variables [15] ou des facteurs biologiques potentiellement explicatifs [16]. Cette science remonte au XIX$^{e}$ siècle avec les travaux des biométriciens Karl Pearson et Francis Galton et s'appuie sur des procédures statistiques pour analyser les variations de taille et de forme des organes et des organismes.

À partir des années 1960 et 1970, les morphométriciens appliquent l'ensemble des outils des statistiques multivariés aux mesures de distances, de ratios et d'angles pour décrire les patrons de variations au sein et entre les groupes biologiques : c'est la *morphométrie multivariée* [17] également appelée *morphométrie classique ou traditionnelle* [18]. Les travaux de Mosimann à partir des années 1970 [18-20] définissent le cadre et la signification géométrique des ratios également utilisés par la morphométrie géométrique [16]. Elle permet d'étudier séparément les deux composantes principales des formes biologiques, taille et conformation [19, 20], ce qui offrait, dès cette époque, la possibilité de discuter les déterminismes environnementaux et génétiques des formes biologiques.

Avec les années 1980, la morphométrie connaît une « révolution » [21] apportée par l'introduction de la morphométrie géométrique qui substitue les coordonnées de points biologiques aux distances [22]. Leur utilisation se fera au travers de méthodes spécifiques, superpositions [16, 23] et plaques minces (*thin plate splines)*, [16, 24] (voir paragraphe « La visualisation graphique des différences de conformations »). Par rapport aux données de la morphométrie traditionnelle, les coordonnées de points

prennent en compte la géométrie 2D ou 3D des objets étudiés, et permettent de visualiser les résultats des analyses statistiques directement en terme de différences de conformation (voir paragraphe « La visualisation graphique des différences de conformations »), ce qui était impossible auparavant.

### 14.2.2 Taille, forme et conformation

La morphométrie, par définition, est une étude de la forme. Ce terme de « forme » comprend à la fois la taille et la conformation (proportions des différentes parties) d'un objet étudié. Les notions de taille, conformation et forme interviennent dans toutes les études morphométriques et leurs relations ont été formalisées par l'équation suivante : « *Form= size + shape* » [25] qui peut se traduire en français par « *Forme = taille + conformation* » (Boitard et Lefebvre, *in litt*, in [26]).

En morphométrie traditionnelle, il n'y a pas de définition standard de la taille. Elle peut être décrite par différents paramètres (une longueur, un périmètre, la racine carré d'une aire, ou celle cubique d'un volume etc. . . ) qui sont souvent propres à un groupe taxonomique et spécifique à une analyse donnée [27]. La morphométrie traditionnelle ne permet qu'une représentation partielle de la forme en sous-estimant leur représentation géométrique. Au contraire, l'utilisation de points repères homologues (i.e. comportant une explication biologique [16]) a été privilégiée par les morphométriciens afin de maximiser l'information biologique (Figure 1). Mais bien souvent les structures biologiques ne portent pas ou trop peu de points repères. Il faut alors se contenter de pseudos points repères (*semilandmarks*) qui sont par exemple des points construits sur une courbe ou une surface (Figure 1).

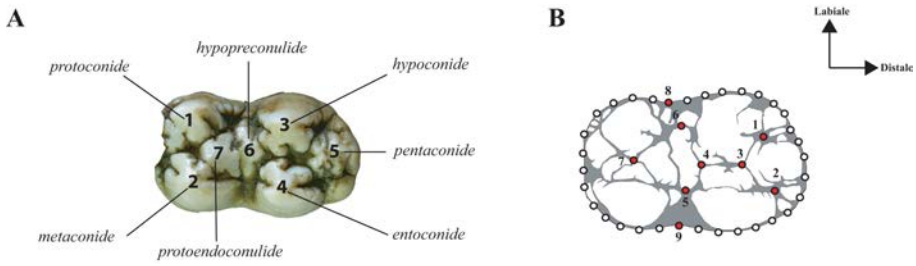



Figure 1 – A. Vue occlusale d'une deuxième molaire inférieure droite de suiné (Sus scrofa) avec la nomenclature de ses différentes cuspides. B. Positions des points-repères homologues (cercle noir et fond gris) et pseudo point repères (fonds blancs). Les points homologues sont situés entre les différentes cuspides et aux maximums de courbure des faces labiales et linguales du contour de la couronne. Les pseudo points repères sont mesurés le long du contour externe de la couronne. Modifié d'après [9].

Ainsi, la morphométrie géométrique, en accord avec le cadre des ratios de Mosimann précité, caractérise la forme d'un objet par l'ensemble des coordonnées des points mesurés et sa taille est définie de manière unique par la taille centroïde (Figure 2) sur l'ensemble des points. La taille centroïde d'un objet correspond à la racine carrée de la somme des carrés des distances entre son centre de gravité et chacun des ses points. Pour calculer cette taille géométrique il faut tout d'abord calculer le centre de gravité (centroïde) d'une forme (ici un triangle) définie par ses points homologues (landmarks) et calculer la distance entre chacun de ces points et le centroïde. La

valeur de la taille géométrique ou « taille centroïde » est ensuite obtenue par la racine carrée de la somme des carrés de chaque distance (Figure 2).

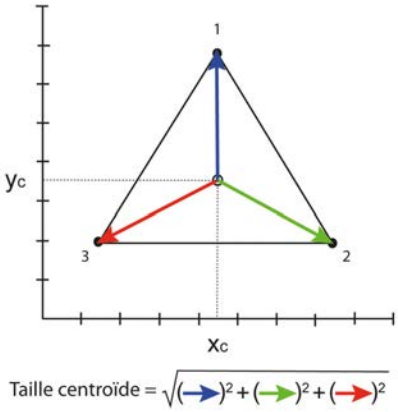



Figure 2 – Visualisation du concept de la taille centroïde calculée à partir des trois points repères d'un triangle équilatéral. Les distances entre le centre de gravité du triangle (Xc, Yc) et les points repères 1 à 3 figurées par des flèches de couleurs sont les distances utilisées pour calculer la taille centroïde selon la formule décrite sous le triangle.

Les conformations correspondront aux coordonnées superposées divisées par cette taille individuelle et qui renferment la totalité des informations géométriques après que les effets de localisation, d'échelle et d'orientations aient été ex-filtrés » [28]. La conformation d'un objet correspond à ses proportions propres (i.e. sa géométrie), hors effets de sa taille, de sa position et de son orientation.

### 14.2.3 Analyse des points repères homologues

La méthode des points homologues repose sur le principe de la superposition Procruste qui permet de placer tous les individus dans un même espace morphologique. Pour supprimer les effets de position, de taille et d'orientation, la procédure de la superposition Procruste consiste en trois étapes (Figure 3) :

a. La translation de toutes les configurations de points homologues de l'échantillon afin de les faire converger sur leur centre de gravité ou centroïde (moyenne des coordonnées des points homologues de toutes les configurations). Cette première étape supprime les effets de position.

b. La normalisation de toutes les configurations de l'échantillon afin qu'ils partagent la même taille centroïde. De façon conventionnelle, toutes les configurations de points sont standardisées avec une taille centroïde de 1. Cette seconde étape supprime les effets de taille mais conserve intégralement les proportions des objets, y compris les différences de conformations liées à la taille (allométries).

La rotation de toutes les configurations de points sur leur centroïde afin de minimiser les distances entre les points homologues deux à deux. Pour plus de deux formes, la méthode s'appelle la *Generalized Procrustes Analyses* ou l'étape de rotation repose sur un algorithme itératif (voir [23] pour plus de détails). L'itération est répétée jusqu'à

obtenir une convergence. Cette étape supprime les effets de rotation et minimise en même temps les différences entre tous les objets.

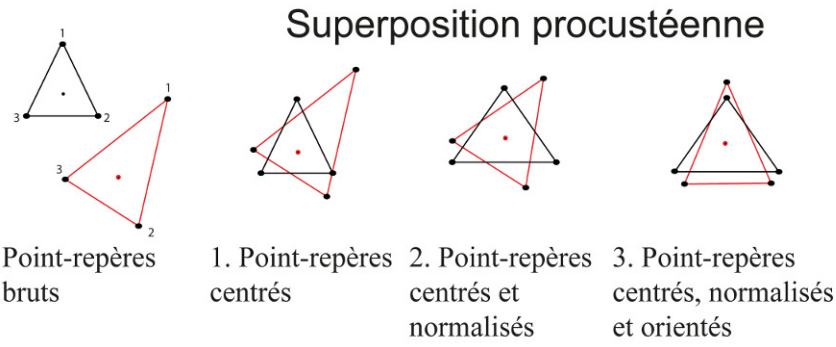



FIGURE 3 – Les trois étapes de la superposition Procrustes : centrage sur une origine commune (centroïde), normalisation par la taille centroïde et rotation pour minimiser la somme des carrés des écarts entre les points repères homologues

Les nouvelles coordonnées cartésiennes des points homologues centrés, mis à l'échelle et orientés après superposition Procrustes sont appelés les coordonnées Procrustes (*Procrustes shape coordinates*). La moyenne des coordonnées Procrustes représente la conformation moyenne (*Consensus*). Les distances entre deux configurations de coordonnées Procrustes dans l'espace des conformations (*Shape space*) [29] sont appelées les distances Procrustes (*Procrustes distances*) et permettent de mesurer la (dis)similarité entre deux ou plusieurs conformations (Figure 9).

### 14.2.4 La visualisation graphique des différences de conformations

Deux modes de visualisation principaux sont utilisés : soit directement à partir des différences entre coordonnées des points qui sont par définitions superposés, soit en faisant appel aux plaques minces (*thin plate splines*) qui ont permis de quantifier et de supprimer la subjectivité des grilles de déformation (Figure 4) de d'Arcy Thompson [30].

Dans le premier cas, l'interprétation se traduit par l'observation des différences entre deux configurations de points. Dans le deuxième cas, les différences entre une conformation de départ, l'objet moyen (consensus), et un l'objet d'intérêt (cible), sont visualisés par la déformation d'une grille à mailles carrées retraçant les différences en tous points de cette grille. La continuité de ce type de représentation vient de la fonction des plaques minces qui est une fonction d'interpolation. Ce type de représentation évite d'interpréter les différences de manière strictement locale au profit d'une interprétation globale et suggère en même temps différentes échelles de variation clinales ou non. Bookstein[16], qui a appliqué les plaques minces à la morphométrie géométrique défend fortement ce deuxième mode de visualisation qui est le seul à prendre en compte le lien entre tous les points résultant de la superposition Procruste. Les deux combinés permettent cependant deux échelles complémentaires de visualisation.

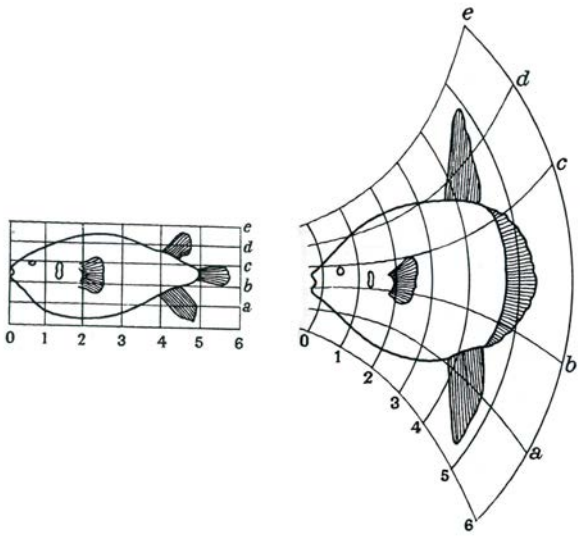



Figure 4 – Grille de déformation de D'Arcy Thompson's (1917) montrant les changements de conformation entre le Diodon et le poisson lune Mola.

La figure 5 illustre ces deux modes de visualisation utilisables pour comparer directement deux ou plusieurs objets (ici des molaires de suinés sauvages et domestiques). Ils le sont également pour visualiser les résultats d'analyses multivariées comme l'analyse en composantes principales ou l'analyse factorielle discriminante qui calculent des directions dans l'espace des objets qui maximisent la variance entre individus ou entre groupes d'objets prédéfinis.

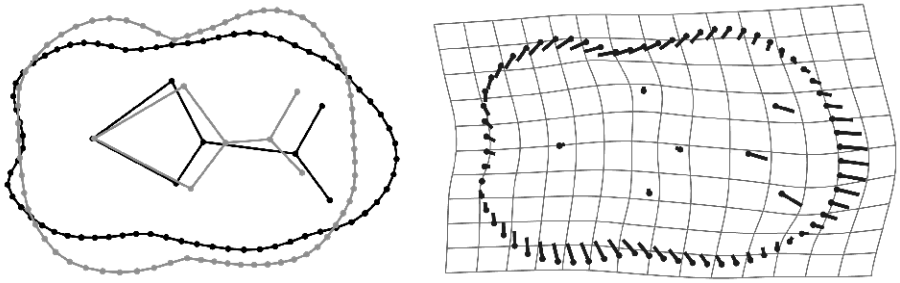


Figure 5 – Visualisation des changements de conformation de la deuxième molaire inférieure chez les populations actuelles de (*Sus Scrofa*) sauvages et domestiques le long de l'axe 1 de l'ACP. A gauche, le contraste entre deux conformations hypothétiques situées aux extrêmes négatives (gris) et positives (noir) de l'axe 1 selon un facteur de 0.1. A droite, la différence entre le consensus (les points) et la conformation hypothétique située sur l'extrémité positive de l'axe 1 est figurée par des vecteurs (lignes noires). La grille de déformation (plaque mince) représentée en gris clair est le résultat de la transformation vers la conformation hypothétique à partir d'une grille rectangulaire à mailles carrées plaquée sur le consensus.

Dans les deux cas, la visualisation contrastera deux conformations extrêmes calculées par régression multivariée. Ce type de régression correspond simplement ici à

l'ensemble des régressions entre des coordonnées de conformations des objets et leur position sur l'axe factoriel considéré ou tout autre variable d'intérêt caractérisant chacun des objets. Le calcul de ces régressions permet de prédire les coordonnées de deux objets hypothétiques correspondant par exemple aux deux extrémités de l'axe. Le graphe produit retrace les différences sur cet axe. Dans le cas des plaques minces, le calcul est opéré directement sur les différents paramètres individuels des plaques minces de la même manière. Les grilles illustreront les deux extrêmes des transformations associées à l'axe considéré.

Dans le cas des visualisations sur les seules conformations, le graphe contraste ici le « déplacement » orienté entre le consensus et l'extrémité positive ou négative de l'axe par des vecteurs reliant leurs positions respectives en chaque point. Une dernière application importante des régressions multivariées permet de visualiser les différences allométriques, c'est-à-dire les différences de proportions entre objets associés à leurs différences de taille. Dans ce cas, la régression multivariée est calculée entre les conformations et l'ensemble des tailles transformées en logarithmes.

### 14.2.5 Espaces des formes et espaces des conformations

En même temps que les avancées méthodologiques pour quantifier et visualiser les formes, des statisticiens-mathématiciens ont développé une rigoureuse théorie statistique des conformations [15]. Pour résumer et simplifier, les formes mesurées à partir d'ensembles de points-repères sont situées dans un espace euclidien simple : l'espace 2D ou 3D habituel des mesures entre points. Les conformations calculées à l'issue des opérations de normalisation sont par contre situées dans un espace courbe [15]. Cette complexité de l'espace des conformations était déjà présente avec les ratios de distances, ce qui justifiait la transformation logarithmique des distances afin de corriger la courbure de l'espace des ratios [19]. Dans le contexte de la morphométrie géométrique, les travaux de Kendall ont montré par exemple que les conformations géométriques les plus simples (triangles) sont situés dans un espace sphérique (si on tient compte des symétries possibles) ou hémisphériques (hors symétrie). Dans de tels espaces non linéaires, les analyses statistiques classiques et multivariées ne sont plus possibles. C'est ce qui justifie l'opération supplémentaire après la superposition qui consiste à projeter l'ensemble des conformations dans un espace tangent « *tangent space* » (Figure 6).

Le terme « tangent » traduit simplement que les deux espaces sont tangents au point correspondant à la conformation moyenne (consensus). La comparaison avec les projections cartographiques est ici totalement justifiée et permet de comprendre facilement le but de cette projection. Les cartes géographiques sont des représentations planes partielles ou totales du globe terrestre obtenues par différents projections cartographiques. On pourra à juste titre objecter que ces cartes sont d'autant plus déformées que la surface couverte est importante. Il n'en va pas de même en morphométrie car l'espace des conformations biologiques étudié n'occupe qu'une faible proportion de l'espace des conformations : d'expérience, les distances entre objets dans l'espace tangent diffèrent très peu de celle calculées dans l'espace des conformations et les corrélations observées sont toujours très élevées et très proches de 1. Les analyses statistiques s'effectueront donc avec les coordonnées des objets dans

l'espace tangent qu'il s'agisse de tests uni-, bi- ou multivariés ou d'analyses factorielles (Figure 9). La taille centroïde utilisée en morphométrie géométrique est celle calculée sur les coordonnées brutes. Elle devra être transformée en logarithme pour être compatible avec les projections dans l'espace des analyses statistiques effectuées (Figure 9).

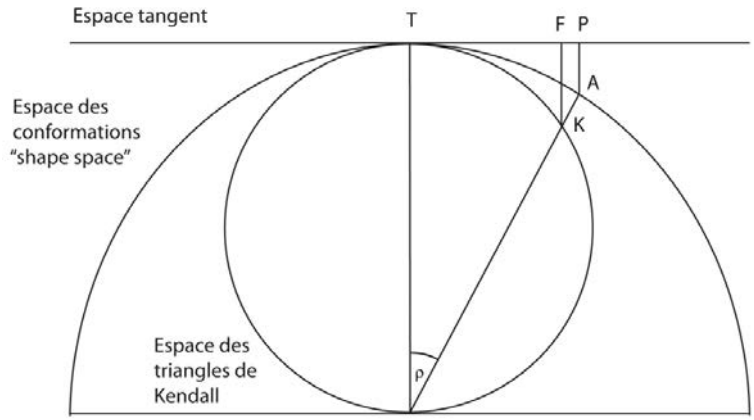



Figure 6 – Relation entre l'espace des triangles de Kendall, l'espace des conformations normalisés après la superposition Procrustes (« shape space » ) et l'espace tangent à l'espace de conformations d'après [15, 31, 32]. Le diagramme montre une coupe passant par la conformation Procrustes moyenne (consensus), qui est également le point tangent T. Le point F et P sont des projections orthogonales de A sur l'espace tangent à partir d'une seule conformation.

### 14.2.6 Analyses de contours et surfaces

Les méthodes d'analyses de contour doivent leur développement en partie aux nombreux cas d'organismes biologiques qui ne possèdent pas un nombre suffisant de points homologues mais aussi parce que des différences de forme peuvent se situer entre ces derniers [33]. Dans ces cas nombreux, ce sont les structures biologiques elles-mêmes, telles que la surface occlusale d'une dent, une surface articulaire ou le bord antérieur d'une scapula qui sont considérés comme homologues d'un spécimen à l'autre. Les points cartésiens construits et collectés sur ces structures n'ont quant à eux aucunes correspondances nettes.

Les premières approches appliquèrent une fonction mathématique à ces courbes pour extraire des coefficients de conformations. C'est ce que nous verrons avec les méthodes dite de « transformations de Fourier » qui sont encore régulièrement utilisées. Ensuite nous verrons les plus récentes approches qui correspondent à une extension des méthodes des analyses Procrustes aux courbes et aux surfaces.

#### *14.2.6.1 Appliquer une fonction mathématique à une courbe : les Transformées de Fourier Elliptiques*

Rappelons tout d'abord que les transformées de Fourier (Figure 7A) permettent de décrire une fonction périodique en la décomposant en une série infinie de fonctions trigonométriques de longueur d'onde décroissante (les harmoniques) définit par

des termes *sinus* et *cosinus*, eux-mêmes pondérés par des coefficients $a_n$ et $b_n$ (les coefficients de Fourier). Plus la longueur d'onde décroît, plus l'harmonique décrit un détail de cette fonction. Ainsi, plus on cumule d'harmoniques, plus on obtient une description précise de la fonction d'origine et donc de la forme de départ. Plusieurs fonctions ainsi décomposées peuvent donc être comparées.

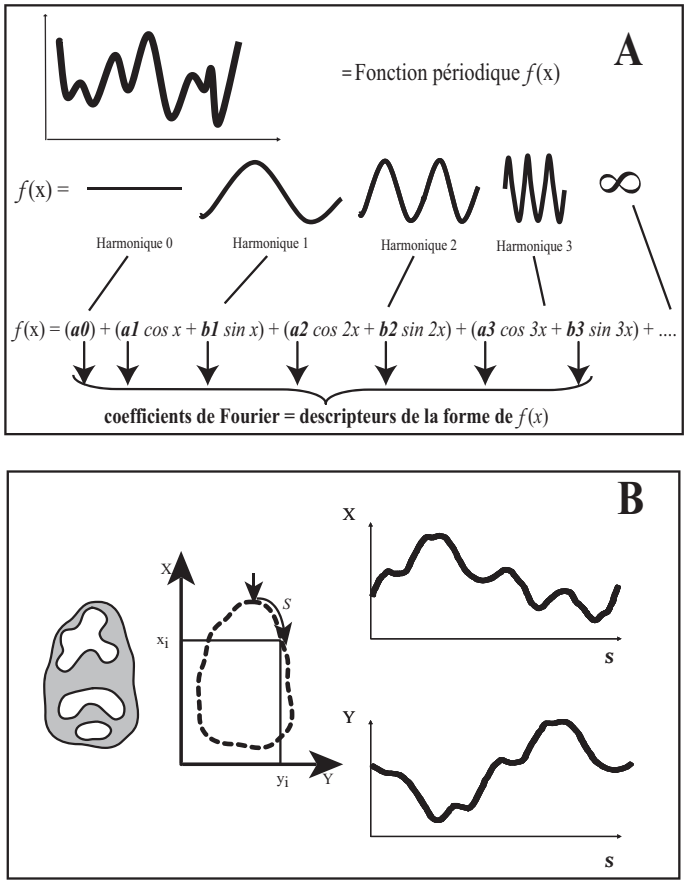



Figure 7 – A. Principe de la Transformée de Fourier. B. Le contour externe de la vue occlusale d'un molaire bunodonte (ici première molaire inférieure de muriné) génère deux fonctions périodiques d'après l'abscisse curviligne (S) selon X et Y.

La transformée elliptique de Fourier (TFE) d'un contour fermé en 2D effectue tout d'abord une « paramétrisation » qui consiste à décomposer ce contour dans ses projections selon $x$ et $y$ (Figure 7B). La variation de l'abscisse curviligne ($S$) (distance parcourue par un point le long du contour) selon $x$ et $y$ permet d'obtenir deux fonctions périodiques une fois $S$ revenue à son point de départ. Ces deux fonctions peuvent être alors décomposées en série de Fourier avec $a_n$ et $b_n$, les coefficients des harmoniques du contour selon $x$ et $c_n$ et $b_n$, les coefficients des harmoniques du contour selon $y$. D'après Kuhl et Giardina [34], la contribution de chaque harmonique, en prenant en compte à la fois la contribution selon $x$ et selon $y$ est une ellipse. Pour

chaque harmonique, les quatre coefficients de Fourier $a_n$, $b_n$, $c_n$, et $b_n$ contiennent donc l'information géométrique correspondant à cette ellipse (excepté l'harmonique 0 qui ne contient que deux coefficients). L'ellipse de l'harmonique 1 sera utilisée pour filtrer les effets de position, taille et orientation des configurations de points [35, 36]. D'après Kuhl et Giardina [34], les coefficients de Fourier et les paramètres de tailles (périmètre ou racine carrée de la surface) de l'harmonique 1 seront utilisés respectivement comme variables de conformation et de taille pour les analyses statistiques (Figure 9).

Bien que cette approche soit extrêmement efficace pour quantifier les formes sans points homologues, il est important de noter ici que les conformations décrites par les coefficients de Fourier ne sont pas des conformations (*shape*) au sens de la théorie de Kendall [28]. Ces configurations ont bien été centrées, mises à l'échelle et orientées à l'aide de l'ellipse de la première harmonique mais pas selon le principe la superposition Procrustes, puisque les points ne sont pas homologues. Par conséquent, l'espace des conformations des transformées de Fourier n'est pas celui défini par Kendall. Ces deux approches ne peuvent donc pas être combinées pour qui voudrait quantifier dans une même analyse les courbes et les points homologues d'une structure. Pour combiner dans la même analyse points homologues et points de contours il faut appliquer la méthode des points-glissants (*sliding semilandmarks).*

#### *14.2.6.2 Etendre le concept des points homologues et de la superposition Procrustes aux courbes et surfaces : les points-glissants (sliding semilandmarks)*

Pour étendre les outils statistiques basés sur la méthode des points homologues et de la superposition Procrustes aux courbes et aux surfaces, le concept des *sliding semilandmarks* fut conçut et présenté par Bookstein [33].

Bien qu'il soit impossible de définir une correspondance point à point entre *landmarks* sur une courbe ou une surface, l'approche par *semilandmarks* ne nécessite qu'une homologie de structure, i.e. le contour de l'émail dentaire d'un carnassière, la voute crânienne d'un suidé ou le contour d'un otolithe.

Grâce à cet algorithme, il est possible d'analyser pour une même structure, des points homologues et des points le long d'une courbe ou d'une surface. Alors que la localisation d'un point sur la courbe n'est pas clairement identifiable due à l'absence d'homologie, ses coordonnées à la perpendiculaire de la courbe sont définies par la morphologie observée. Pour combiner *landmarks* et *semilandmarks* dans la même analyse, l'algorithme contraint les *semilandmarks* à glisser le long d'une courbe ou d'une surface jusqu'à ce que les différences de conformations entre les structures soient minimisées.

Dans la procédure, les *semilandmarks* ne glissent pas sur la courbe ou la surface elle-même mais le long d'une tangente à la courbe ou sur un plan tangent à la surface (Figure 8). Il existe deux algorithmes de « glissement » qui diffèrent dans leur mode d'optimisation : le premier minimise la *Bending Energy* (mesure de dissimilarité calculée par les plaques minces entre les spécimens cibles et la forme de référence (consensus) alors que la seconde minimise leurs distances Procrustes [33].

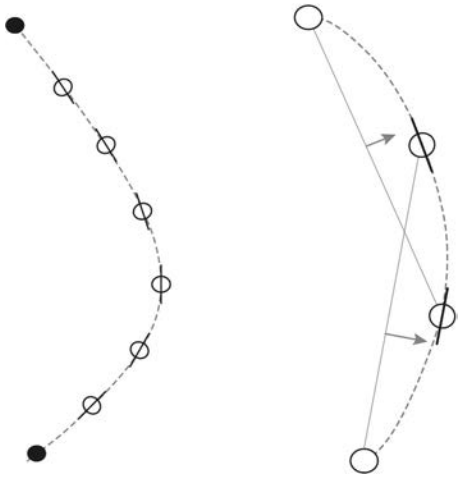


FIGURE 8 – A gauche, une courbe entre deux points repères homologues (cercles à fond noir) échantillonnés par des pseudo points-repères (semilandmarks) équidistants représentés avec leur tangente à la courbe. A droite, élargissement de la vue montrant l'estimation des tangentes à partir des lignes reliant les semilandmarks adjacents. D'après Zelditch *et al.* [37].

La méthode de la superposition Procrustes avec *sliding semilandmarks* est une méthode itérative où les trois étapes suivantes se répètent :

a. Calcul d'une conformation moyenne par superposition Procrustes où les points homologues et les *semilandmarks* sont traités comme équivalents et calcul des vecteurs tangents pour chaque *semilandmarks*. Cette conformation moyenne sert de référence pour les étapes 2 et 3.

b. Les *semilandmarks* sont contraints de glisser le long des vecteurs tangents afin de correspondre au mieux au point correspondant sur la référence en minimisant soit la *Bending Energy*, soit la *distance Procrustes.*

c. Les *semilandmarks* glissés sont projetés sur la courbe dans le cas où ils seraient sortis de celle-ci.

Les *semilandmarks* doivent être égaux en nombre sur l'ensemble des spécimens et le point de départ devrait correspondre géométriquement. Pour obtenir un nombre équivalent de *semilandmarks* sur une courbe il suffit de collecter des points équidistants par un ré-échantillonnage automatique de la courbe à l'aide d'une approximation polygonale. Pour les surfaces, il n'y a pas de notion claire d'équidistance entre les points et plusieurs techniques sont possibles (voir [38]).

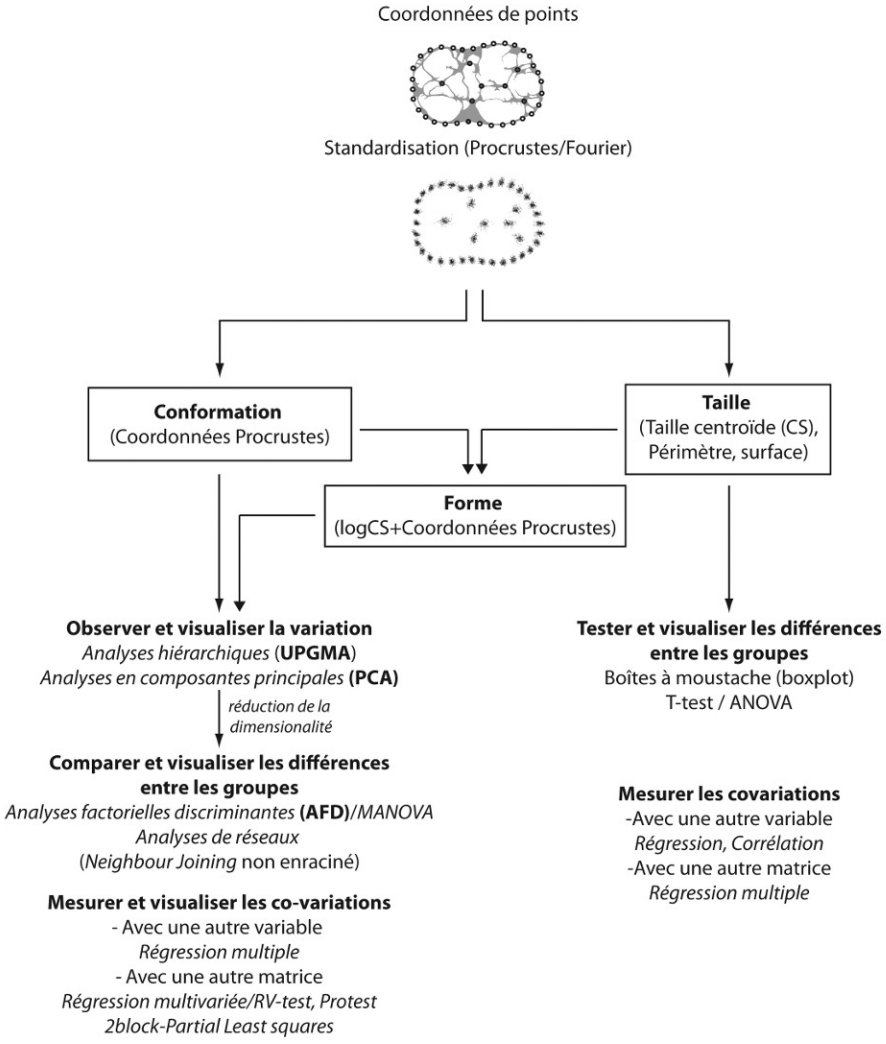



FIGURE 9 – Analyses statistiques des données de la morphométrie géométrique

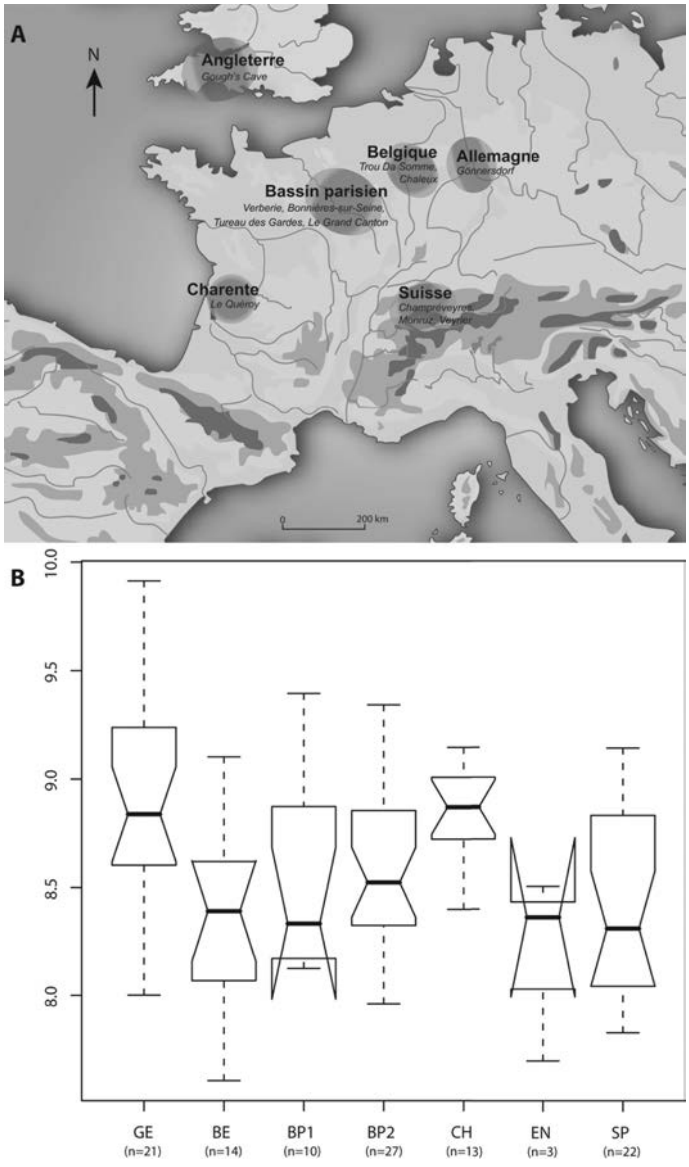



FIGURE 10 – A) localisation des régions et des sites archéologiques à chevaux Tardiglaciaires ; B) Variation de la taille centroïde des métatarses représentées par un boxplot (GE = Allemagne ; BE = Belgique ; BP1 et BP2 = Bassin parisien, morphotypes 1 et 2 ; EN = Angleterre ; SP = Suisse).

## 14.3 Applications archéozoologiques

### 14.3.1 Fragmentation des populations de chevaux au Tardiglaciaire en Europe

Durant le Paléolithique supérieur en Eurasie, les peuplements très diversifiés de la Steppe à mammouth ont développé des écosystèmes à pâturage sans équivalents actuels, formant des paysages en mosaïque [39-41]. Au sein de ces communautés paléoécologiques, les quatre espèces animales récurrentes sont les mammouths, les rennes, les bisons et les chevaux [42]. Jusqu'au milieu du Tardiglaciaire (15 000-10 000 BP), la variabilité des caractéristiques morphologiques des mammouths [42, 43] et des rennes [43] suggèrent une fragmentation régionale des populations. Espèce récurrente à cette période et généraliste alimentaire, le cheval a eu un impact prépondérant sur la diversité et la distribution des espèces végétales [44, 45], et donc finalement sur l'ensemble de la communauté animale. C'est donc pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes et la géographie de ces paysages en mosaïque, que l'étude de la fragmentation régionale des populations de chevaux tardiglaciaires en Europe a été entreprise à partir de marqueurs morphologiques analysés en morphométrie géométrique.

Cette étude a été développée en utilisant la méthode des points repères homologues sur les extrémités distales des métacarpes et métatarses de chevaux [5], choisis pour leur pouvoir discriminant en morphométrie conventionnelle [46, 47], leur rôle crucial du point de vue biomécanique et leurs effectifs relativement larges dans le registre fossile. Quinze points homologues tri-dimensionnels ont été sélectionnés de façon à rendre compte de l'ensemble du condyle distal. La variation des tailles centroïdes des métacarpes (n = 94) ou des métatarses (n = 110) est comparée par les boîtes à moustaches (*boxplot*) et les différences testées par ANOVA. La variation des conformations a été explorée par les analyses factorielles discriminantes (AFD) afin de déterminer l'étendue des différences entre les groupes régionaux.

Les comparaisons des tailles centroïdes (Figure 10), ont montré, tant pour les métacarpes que pour les métatarses, que les chevaux de Charente et d'Allemagne étaient significativement plus grands que toutes les autres régions [47].

La visualisation des conformations sur les axes discriminants (AFD) met en évidence la structuration régionale des morphotypes et l'existence de deux morphotypes propres au Bassin parisien (Figure 11).

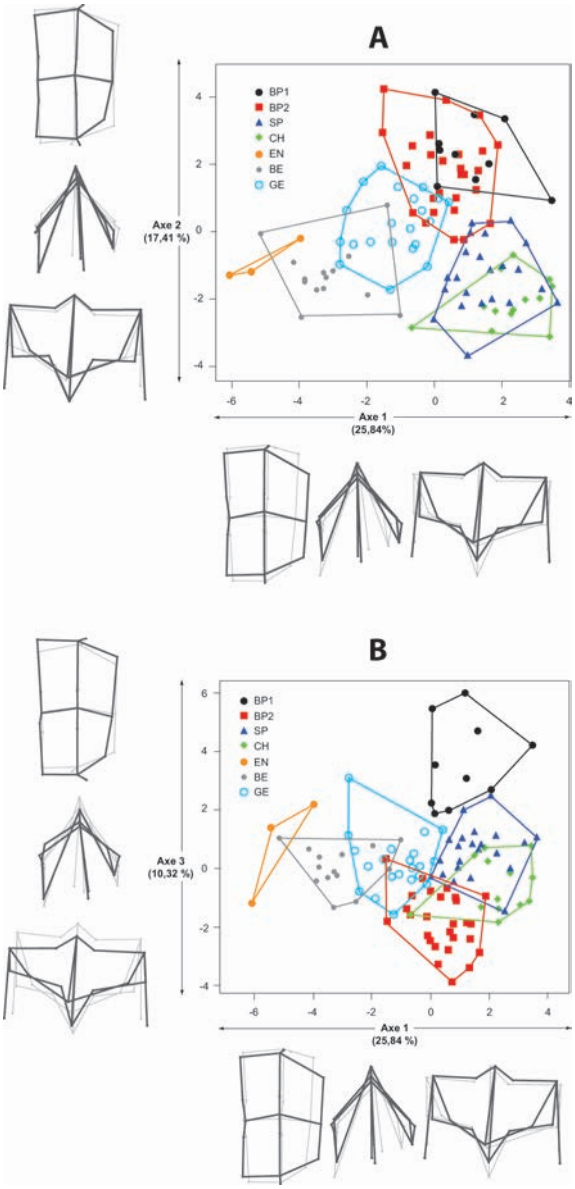



FIGURE 11 – Analyses factorielles discriminantes des métatarses d'après [10] : A) Axes 1-2 ;B) Axes 1-3. Les conformations extrêmes sont représentées pour chacun des axes (en bas pour l'axe 1 et à gauche pour les axes 2 ou 3). Les conformations grises correspondent aux extrémités négatives (à droite pour l'axe 1, en bas pour les axes 2 ou 3), tandis que les conformations noires renvoient aux extrémités positives. De la gauche vers la droite ou de haut en bas, les conformations des condyles distaux expriment respectivement les vues distales, médiale et dorsale. (GE = Allemagne ; BE = Belgique ; BP1 et BP2 = Bassin parisien, morphotypes 1 et 2 ; EN = Angleterre ; SP = Suisse).

En dépit de leur diversité, plus ces populations de chevaux sont proches géographiquement, plus elles partagent une certaine proximité morphométrique. Finalement, la structuration des paysages en mosaïque de la Steppe à mammouth paraît confirmée par la fragmentation des populations de chevaux tardiglaciaires. En revanche, ces recherches invalident la proposition d'une tendance chez les populations des chevaux européens à une réduction de taille linéaire et homogène [48, 49].

### 14.3.2 Début de la domestication du sanglier (*Sus scrofa*) en Chine

L'importance socioculturelle du cochon dans les sociétés de l'Asie du Sud-Est continentale et insulaire a toujours fasciné les chercheurs et c'est toujours en Chine qu'ils ont cherché les preuves des débuts de sa domestication. Les premières indications de la domestication du cochon ont été proposées pour le sud de la Chine vers 8 000 BC avec le site de *Zengpiyan* dans la province du *Guanxi* [50-52]. Cette première domestication fut réfutée au profit d'un centre de domestication porté par les premières cultures néolithiques de la région du fleuve jaune vers 6 000 BC [53, 54]. Ce modèle d'un centre unique de domestication fut ensuite abandonné pour un modèle à centres multiples [53, 54], avec, à la même période, une domestication dans l'embouchure du Yangtze avec le site *Kuahuqiao* [55] et dans la Chine du Nord avec le site de *Xinlongwa* [56].

L'objectif était de tester les différentes hypothèses des processus historiques de la domestication du porc et de déceler les premiers signes de divergence phénotypique liés au processus de domestication. Les sites étudiés comprennent celui de *Jiahu*, l'un des plus anciens sites néolithiques de Chine situé dans la région du fleuve jaune avec une occupation du site en trois phases entre 7 000 et 5 700 cal B.C. [57, 58]. En plus d'un référentiel de comparaison actuel, la série dentaire de suinés domestiques de *Xishuipo*, site du Néolithique moyen/final de culture Yangshao ont été inclus afin d'avoir un référentiel néolithique du morphotype domestique.

Les populations actuelles et archéologiques ont été comparées sur la base de la taille et conformation de leur forme dentaire avec comme marqueur la deuxième molaire inférieure ($M_2$). La forme de la $M_2$ en vue occlusale a été quantifiée par une approche combinant des *landmarks* positionnés à l'intersection des cuspides et des *semilandmarks* sur le contour externe de l'émail dentaire. Les morphotypes dentaires furent comparés à l'aide d'analyses discriminantes et la visualisation des similarités phénotypiques fut réalisée à l'aide d'une approche en réseau à partir des distances Procrustes et l'algorithme du *Neighbour Joining* non enraciné (Figure 12).

Cette approche a permis de démontrer que l'analyse des conformations dentaires par la morphométrie géométrique permettait de quantifier des divergences fines et de les relier aux pressions de sélection liées à la domestication. Grâce à cette étude, des caractères dentaires propres aux populations domestiques modernes et archéologiques ont pu être identifiés ainsi qu'une dichotomie dans l'espace des formes dentaires séparant les phénotypes sauvages et domestiques (Figure 12). Ce signal a permis ainsi d'obtenir les premières indications d'une domestication du porc en Chine à *Jiahu* vers 6 600 BC, et peut-être plus tôt, mais l'échantillon de la phase 1 (7 000-6 600 BC) est trop petit pour être fiable. Ces résultats font ainsi reculer de près d'un millénaire

les premières signatures morphologiques de la domestication du porc en Chine et replacèrent la vallée du fleuve jaune comme un des premiers foyers de domestication du porc avant celle du Yangtze, en attendant les prochaines découvertes dans cette région.

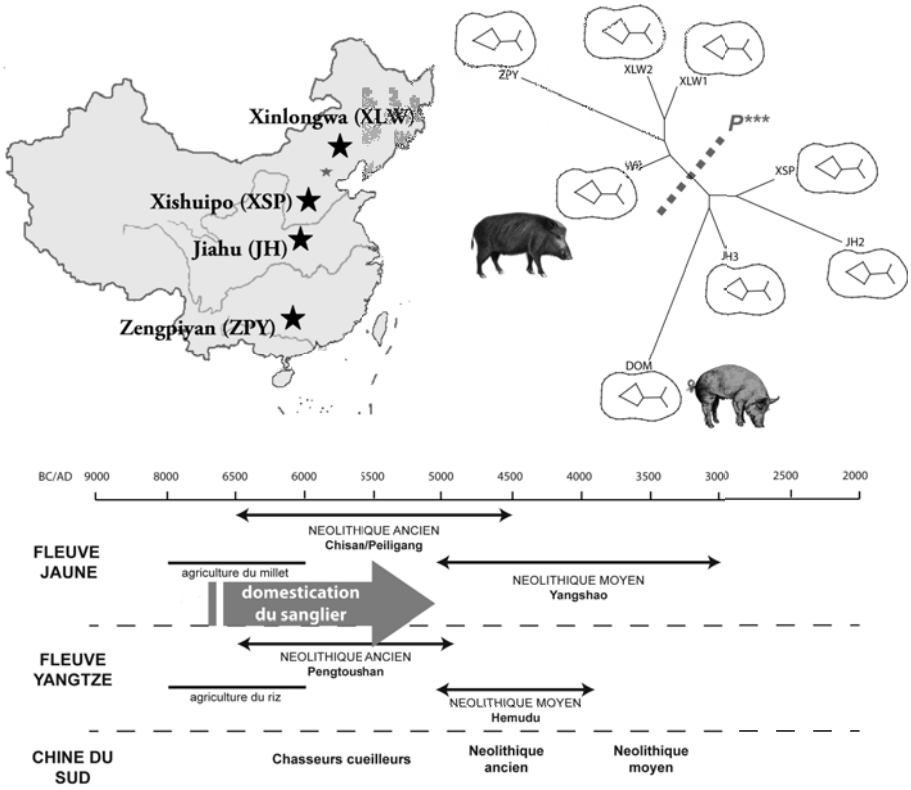



FIGURE 12 – Synthèse des résultats sur l'étude de la variabilité de la morphologie dentaires des séries actuelles et archéologiques de Chine (d'après [9]). En haut à gauche : localisation des sites archéologiques étudiés. En haut à droite : relations phénotypiques entre les conformations dentaires des populations actuelles sauvages (WB) et domestiques (DOM) et les populations archéologiques représentées par un arbre non enraciné construit sur les distances Procrustes avec l'algorithme du neighbour joining. Début de la domestication des suinés en Chine en regard de la chronologie de la néolithisation en Chine.

## 14.4 Conclusion et perspective

Comme le montre ce chapitre, la morphométrie géométrique fournit à l'archéozoologie un ensemble de techniques lui permettant de pratiquer une biométrie à l'échelle intraspécifique pour aborder pleinement des recherches basées sur la population et accéder aux processus évolutifs de la morphologie. La quantification automatisée des formes en 3D [59] est une perspective réelle qui devrait permettre de ramener la morphométrie dans la course à l'élucidation des processus évolutifs, au même titre que la génomique. L'archéozoologie doit maintenant s'approprier ces nouvelles avancées, tant dans les techniques d'acquisition que dans l'analyse d'images 3D, pour une quantification toujours plus globale des formes osseuses et l'exploration

toujours plus fines des variations morphologiques des vestiges animaux. Grâce à ces nouvelles approches, l'archéozoologie pourra contribuer de façon significative à l'exploration des processus évolutifs liés aux nouvelles pressions de sélection et de diffusion portées par l'essor des premières sociétés humaines qui restent à documenter et comprendre.

## Bibliographie

[1] Ducos, P., *L'origine des animaux domestiques en Palestine*. Bordeaux : Institut de Préhistoire de l'Université de Bordeaux, Mémoire 6. 1968

[2] Buitenhuis, H., *Aşikli Höyük :* A "protodomestication site. *Anthopozoologica*, 25-26 : p. 655-662, 1997

[3] Vigne, J.-D., Archéozoologie et biosystématique (Paris, Muséum, 16-17 janvier 1997). *Bull. Soc. Fr. Systématique*, 18 : p. 5-7, 1997

[4] Vigne, J.-D., C. Biju-Duval, R. Soriguer, N. Dennebouy, M. Monnerot, Multiple characterization of a reference population of european rabbit (Oryctolagus cuniculus) : Las Lomas (Southern Spain). *Polish Ecological Studies*, 20 (3-4) : p. 583-596, 1994

[5] Bignon, O., M. Baylac, J. Vigne, V. Eisenmann, Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (Equus caballus arcelini) : phylogeographic and anthropological implications. *Journal of Archaeological Science*, 32(3) : p. 375-391, 2005

[6] Cucchi, T., Uluburun shipwreck stowaway house mouse : molar shape analysis and indirect clues about the vessel's last journey. *Journal of Archaeological Science*, 35(11) : p. 2953-2959, 2008

[7] Cucchi, T., A. Balasescu, C. Bem, V. Radu, J.D. Vigne, A. Tresset, New insights into the invasive process of the eastern house mouse (*Mus musculus musculus) :* Evidence from the burnt houses of Chalcolithic Romania. *Holocene*, 21(8) : p. 1195-1202, 2011

[8] Cucchi, T., M. Fujita, K. Dobney, New Insights into Pig Taxonomy Domestication and Human Dispersal in Island South East Asia : Molar Shape Analysis of Sus Remains from Niah Caves, Sarawak. *International Journal of Osteoarchaeology*, 2009. 19(4) : p. 508-530, 2009

[9] Cucchi, T., A. Hulme-Beaman, J. Yuan, K. Dobney, Early Neolithic pig domestication at Jiahu, Henan Province, China : clues from molar shape analyses using geometric morphometric approaches. *Journal of Archaeological Science*, 2011. 38(1) : p. 11-22, 2011

[10] Cucchi, T., Z.E. Kovacs, R. Berthon, A. Orth, F. Bonhomme, A. Evin, R. Siahsarvie, J. Darvish, V. Bakhshaliyev, C. Marro, On the trail of Neolithic mice and men towards Transcaucasia : zooarchaeological clues from Nakhchivan (Azerbaijan). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(4) : p. 917-928, 2013

[11] Cucchi, T., J.D. Vigne, J.C. Auffray, P. Croft, E. Peltenburg, Passive transport of the house mouse (Mus musculus domesticus) to Cyprus at the Early Preceramic Neolithic (late 9th and 8th millennia cal. BC). *Comptes Rendus Palevol*, 1(4) : p. 235-241, 2002

[12] Evin, A., T. Cucchi, A. Cardini, U.S. Vidarsdottir, G. Larson, and K. Dobney, The long and winding road : identifying pig domestication through molar size and shape. Journal of Archaeological Science, 2013. 40(1) : p. 735-743.

[13] Larson, G., T. Cucchi, M. Fujita, E. Matisoo-Smith, J. Robins, A. Anderson, B. Rolett, M. Spriggs, G. Dolman, T.-H. Kim, N.T.D. Thuy, E. Randi, M. Doherty, R.A. Due, R. Bollt, T. Djubiantono, B. Griffin, M. Intoh, E. Keane, P. Kirch, K.-T. Li, M. Morwood, L.M. Pedrina, P.J. Piper, R.J. Rabett, P. Shooter, G. Van den Bergh, E. West, S. Wickler, J. Yuan, A. Cooper, K. Dobney, Phylogeny and ancient DNA of *Sus* provides insights into neolithic expansion in island southeast Asia and Oceania. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, 104(12) : p. 4834-4839, 2007

[14] Ottoni, C., L.G. Flink, A. Evin, C. Geoerg, B. De Cupere, W. Van Neer, L. Bartosiewicz, A. Linderholm, R. Barnett, J. Peters, R. Decorte, M. Waelkens, N. Vanderheyden, F.-X. Ricaut, C. Cakirlar, O. Cevik, A.R. Hoelzel, M. Mashkour, A.F.M. Karimlu, S.S. Seno, J. Daujat, F. Brock, R. Pinhasi, H. Hongo, M. Perez-Enciso, M. Rasmussen, L. Frantz, H.-J. Megens, R. Crooijmans, M. Groenen, B. Arbuckle, N. Benecke, U.S. Vidarsdottir, J. Burger, T. Cucchi, K. Dobney, G. Larson, Pig Domestication and Human-Mediated Dispersal in Western Eurasia Revealed through Ancient DNA and Geometric Morphometrics. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4) : p. 824-832, 2013

[15] Dryden, I.L., K.V. Mardia, *Statistical Shape Analysis*. Nature Publishing Group, a division of Macmillan Publishers Limited. All Rights Reserved, 1998

[16] Bookstein, F.L., Morphometric tools for landmark data. *Geometry and biology*. Cambridge Press, 1991

[17] Blackith, R.E., R.A. Reyment, *Multivariate morphometrics*. London, New York : Academic Press, 1971

[18] Marcus, L.F., Traditionnal morphometrics, *in Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*, F.J. Rohlf and F.L. Bookstein (eds.), p. 77-122, 1990

[19] Mosimann, J.E., Size Allometry : Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 65(330) : p. 930-945, 1970

[20] Jolicoeur, P., The generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19 : p. 497-499, 1963

[21] Rohlf, F.J., L.F. Marcus, A Revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology end Evolution*, 8(4) : p. 129-132, 1993

[22] Bookstein, F., *The measurement of biological shape and shape change*. New York : Springer-Verlag, 1978

[23] Rohlf, F.J., D. Slice, Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Biology*, 39(1) : p. 40-59, 1990

[24] Duchon, J., Interpolation des fonctions de deux variables suivant le principe de la flexion des plaques minces. R.A.I.R.O. *Analyse numérique*, 10 : p. 5-12, 1976

[25] Needham, A.E., The form transformation of the abdomen of the female pea-crab Pinnnotheres pisum Leach. *Procedings of the Royal Society B*, 137 : p. 115-136, 1950

[26] Baylac, M., Morphométrie géométrique et systématique. *Biosystema*, 14 : p. 73-89, 1996

[27] Corruccini, R., Shape in morphometrics : comparative analyses. *Americal Journal of Physical Anthropology*, 73 : p. 289-303, 1987

[28] Kendall, D., The diffusion of shape. *Advances in applied Probability*, 9 : p. 428-430, 1997

[29] Mitteroecker, P., P. Gunz, M. Bernhard, K. Schaefer, F.L. Bookstein, Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution*, 46(6) : p. 679-698, 2004

[30] d'Arcy Thompson, W., *On Growth and Form*. Collection Canto ed., New York : Cambridge University Press. 346, 1961

[31] Rohlf, F.J., Shape statistics : Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification*, 16 : p. 197-223, 1999

[32] Slice, D.E., Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space. *Systematic Biology*, 50 : p. 141-149, 2001

[33] Bookstein, F.L., Landmark methods for forms without landmarks : morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1 : p. 225-243, 1997

[34] Kuhl, F.P., C.R. Giardina, Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, 18 : p. 259-278, 1982

[35] Crampton, J.S., Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves : some practical considerations. *Lethaia*, 28 : p. 179-186, 1995

[36] Ferson, S., F.J. Rohlf, R.K. Koehn, Measuring shape variation of two dimensional outlines. *Systematic Zoology*, 34 : p. 59-68, 1985

[37] Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, A.D. Sheets, W.L. Fink, *Geometric Morphometrics for Biologists. A Primer.* Berlin : Elsevier. 443, 2004

[38] Mitteroecker, P., P. Gunz, Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2) : p. 235-247, 2009

[39] Guthrie, R.D., Mammals of the mammoth steppe as paleoenvironmental indicators, *in Paleoecology of Beringia*, D.M. Hopkins, *et al.* (eds.), Academic Press : New York, Londres. p. 307-328, 1982

[40] Guthrie, R.D., Mosaïcs, allelochemics and nutrients. An ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions, *in Quaternary Extinctions - A Prehistoric Revolution*, P.S. Martin, R.G. Klein (eds.), University of Arizona Press : Arizona p. 259-298, 1984

[41] Guthrie, R.D., *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe : The Story of the Blue Babe*. Chicago : University of Chicago Press, 1990

[42] Bignon, O., *Chasser les chevaux à la fin du Paléolithique dans le Bassin parisien. Stratégies de subsistance et des modes de vie au Magdalénien et à l'Azilien ancien*. Oxford BAR, International Series 1747, 2008

[43] Lister, A.M., A.V. Sher, The origin and evolution of the woolly mammoth. *Science*, 294 : p. 1094-1097, 2001

[44] McNaughton, S., Grazing lawns : animals in herbs, plant form and coevolution. *The American Naturalist*,124(6 ) : p. 863-886, 1984

[45] McNaughton, S.J., Bioldiversity and function of grazing ecosystems, *in Biodiversity and Ecosystem Function*, E.D. Schulze, H.A. Mooney eds.), Springer-Verlag : New York. p. 361-383, 1994

[46] Eisenmann, V., S. Beckouche, Identification and discrimination of metapodials from Pleistocene and modern Equus, wild and domestic, *in Equids in the Ancient World*, R.H. Meadow, H.P. Uerpmann (eds.), Dr. Ludwig Reichert Verlag : Weisbaden. p. 117-164, 1986

[47] Bignon, O., R. Cornette, and M. Baylac, From bones to behaviours : a morphometrical approach to horse palaeoecology, *in The Faunal Remains from Gönnersdorf*, M. Street, E. Turner (eds.), Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums : Mainz. p. 253-275, 2013

[48] Forsten, A.N.N., The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 105(1-6) : p. 161-176, 1988

[49] Guadelli, J.-L., Les chevaux de Solutré (Saône et Loire, France), *in Datation et caractérisation des milieux pléistocènes.* Actes des Symposiums 11 et 17 de la 11e RST, Clermont-Ferrand, 1986, J.-P. Raynal, D. Miallier (eds.), CNRS Éditions, coll. Cahiers du Quaternaire : Paris. p. 261-336, 1991

[50] Nelson, S.M., (ed.), *Ancestors for the Pigs : Pigs in prehistory*. Vol. 15, MASCA Researc Papers in Science and Archaeology : Philadelphia, 1998

[51] Pearson, R., Underhill, A., The Chinese neolithic : recent trends in research. *American Anthropologist*, 89 : p. 807, 1987

[52] Yan, W., Origins of Agriculture and Animal Husbandry in China, *in Pacific Northeast Asia in Prehistory. Hunter-Fisher-Gatherers, Farmers, and Sociopolitical Elites*, C.M. Aikens, S.N. Rhee (eds.), WSU Press : Washington. p. 113-123, 1992

[53] Yuan, J., *The origin of the ancient* Sus domestica *in China (in chinese).* Vol. 1, Xi'an : Sanqin Publishing House, 2006

[54] Yuan, J., R.K. Flad, Pig domestication in ancient China. *Antiquity*,76 : p. 724-732, 2002

[55] Jiang, L., (ed.), *Kuahuqiao*. Wenwu Press : Beijing, 2004

[56] Shelach, G., The earliest Neolithic cultures of northeast China : recent discoveries and new perspectives on the beginning of agriculture. *Journal of World Prehistory*, 14(4) : p. 363-413, 2000

[57] Yang, X.-Y., A. Kadereit, G.A. Wagner, I. Wagner, J.-Z. Zhang, TL and IRSL dating of Jiahu relics and sediments : clue of 7th millenium BC civilization in Central China. *Journal of Archaeological Science*, 32 : p. 1045-1051, 2005

[58] Zhang, J., X. Wang, Notes on the recent discovery of ancient cultivated rice at Jiahu, Henan Province : a new theory concerning the origin of Oryza japonica in China. *Antiquity*, 72 : p. 897-901, 1998

[59] Boyer, D.M., Y. Lipman, E. St. Clair, J. Puente, B.A. Patel, T. Funkhouser, J. Jernvall, I. Daubechies, Algorithms to automatically quantify the geometric similarity of anatomical surfaces. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011. 108(45) : p. 18221-18226, 2011