



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
ÉCOLE DOCTORALE « SCIENCES DE LA NATURE ET DE L'HOMME » (ED 227)

Année 2010

N° attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□□□□□□□

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Discipline :

Physiologie et biologie des organismes – Populations – Interactions

Présentée et soutenue publiquement par

Cyprien BOLE

Le 23 septembre 2010

ÉTUDE OSTÉO-MORPHOMÉTRIQUE

DES TORTUES MARINES DE LA SUPER-FAMILLE DES *CHELONIOIDEA*

Sous la direction de : **Monsieur le Professeur Alain DUBOIS**

JURY

M. Claude MIAUD	Professeur	Université de Savoie, Le Bourget du Lac (73)	Président
M. Marc GIRONDOT	Professeur	Université Paris Sud – Orsay (91)	Rapporteur
M. Hussam ZAHER	Professeur	Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia (Brésil)	Rapporteur
Mme Marie-Christine MARINVAL	Maître de Conférences	Université Paris X – Nanterre (92)	Examineur
M. Michel BAYLAC	Maître de Conférences	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (75)	Examineur
M. Roger BOUR	Maître de Conférences	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (75)	Examineur
M. Alain DUBOIS	Professeur	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (75)	Directeur de thèse

Résumé - La taxonomie de la super-famille des *Chelonioidea* (toutes les tortues marines actuelles, excepté la tortue luth) a beaucoup fluctué depuis sa création en 1811 par Oppel. Si de nombreuses études ont été réalisées, concernant d'une part la description de caractères qualitatifs et quantitatifs permettant de distinguer les espèces, et d'autre part le génome, aucune n'a été véritablement menée dans l'optique de quantifier les conformations géométriques du squelette et d'exposer leurs particularités. Les crânes, les mandibules et cinq os longs de 307 spécimens des collections du Chelonian Research Institute (USA) ont été numérisés à l'aide de trois méthodologies différentes de morphométrie géométrique : positionnement de points repères 2D, positionnement de points repères 3D et relevés de contours 3D. Pour tous les spécimens, nous connaissons l'espèce, le stade de développement, la provenance et le sexe. Ainsi, nous avons pu étudier la variabilité liée à ces quatre facteurs au sein de ces structures osseuses. La morphométrie géométrique permet de faire la synthèse, à l'échelle de précision souhaitée, de la géométrie d'un objet dans sa globalité. Elle bénéficie d'un fondement mathématique rigoureux qui garantit des statistiques robustes. Plusieurs champs d'analyses ont été développés et tout particulièrement au sein du genre *Chelonia* où nous avons estimé, comparé et visualisé la variabilité des individus de l'Atlantique ouest, de la région Indo-Pacifique et du Pacifique aux différents stades de développement. Ces populations présentent en effet des différences importantes au niveau de la géométrie de leur squelette pouvant expliquer en partie la fluctuation de la taxonomie du genre *Chelonia* et la discussion du paraphylétisme de *Chelonia mydas*. La géométrie de tous les os étudiés est différemment corrélée avec les facteurs retenus, excepté le sexe pour lequel la variabilité des conformations semble moins structurée. Ceci permet d'envisager de nombreuses applications pratiques : amélioration des connaissances générales de la biologie de ces reptiles (le suivi satellite étant très coûteux en raison des fortes mortalités naturelles et autres), mais aussi détermination de spécimens, voire de restes archéologiques de tortues marines qui aujourd'hui ne sont pas étudiés, bien qu'il soit fréquent d'en retrouver sur des sites littoraux de nombreuses régions du monde.

Abstract - The taxonomy of the super-family *Chelonioidea* (all the extant marine turtles except the leatherback) has changed many times since its creation in 1811 by Oppel. Today numerous studies have been carried out both on the descriptive characters (qualitative and quantitative) for distinguishing species and about their genomes. But none has really been devoted to quantifying the bone's geometrical shape and conformations that should better their knowledge. The skulls, lower jaws and five long bones of 307 specimens belonging to the Chelonian Research Institute (USA) were digitized using three different geometric morphometrics methods: 2D landmarks, 3D landmarks, 3D outlines. For each specimen, we had information about the species, stage of development, origin and sex. We studied the shape variability related to these four factors in the bony structures. Geometric morphometrics allow to synthesis the global geometry of an object. It has a rigorous mathematical background and ensures robust statistics. We tested several hypotheses, especially among the genus *Chelonia* where we compared and visualized the shape variability of western Atlantic, Indo-Pacific and Pacific individuals, including the three stages of development. As these populations presented significant differences in the bony structure geometry, thus may partly explain the fluctuation of the taxonomy of the genus *Chelonia* and the discussion of the paraphyletism of the current species *Chelonia mydas*. The geometry of all the bones we studied was correlated with the different factors we tested, except for the sex for which the shape variability seems to be less structured. This allows to consider several practical applications: to improve the general knowledge of the biology of these reptiles (as satellite tracking is very expensive because of the high natural level of mortality), but also to make determinations of specimens or of archaeological sea turtles remains, which are fairly frequent.

Sommaire

Sommaire	1
Sommaire des tables	6
Sommaire des figures	8
PARTIE I	12
Introduction	12
1-Problématique	14
2-Présentation des animaux.....	16
2-1-Rapide historique de la taxonomie des tortues marines	16
2-2-La taxonomie des tortues marines, 200 ans après sa première formulation (tableau 1)	16
2-3-Sept ou huit espèces ?.....	17
3-Bibliographie.....	18
3-1-Mesure de la croissance et de l'âge des tortues marines	19
3-1-1-Définition des termes.....	19
3-1-2- Les difficultés pour mesurer la croissance	20
3-1-3-Estimation de l'âge d'une tortue marine : méthodes, critiques et alternatives ...	21
a-Méthodes indirectes	21
b-Méthodes directes	23
3-1-4-La morphométrie géométrique pour l'estimation de l'âge	24
3-2-Le lien entre le génome et la morphométrie : comprendre les relations phylogénétiques chez les tortues marines	25
3-2-1-Méthodes pour la construction d'arbres phylogénétiques	25
3-2-2-Notion de tribu chez les tortues marines (tableau 2)	28
3-2-3-Populations ou sous-espèces ?.....	28
3-3-Le lien entre la croissance et la morphométrie : comprendre les processus de croissance et d'allométrie	30
3-4-Le lien entre l'environnement et la morphométrie : comprendre le mode de vie des tortues marines	31
3-4-1-Cycle de vie	32
3-4-2-Notion de population chez les tortues marines.....	34
PARTIE II	35
Matériel et méthode.....	35

1-Matériel : le choix des os	36
1-1-Critères de sélection.....	36
1-2-Quels os retenir ?	36
1-3-Présentation des os retenus	38
2-Méthode	42
2-1-Méthode de prise des points :	42
2-2-Choix des points repères	44
2-2-1-Nature des points envisagés.....	44
2-2-2-Détails des points repères retenus sur les os (figures 6 à 10, tableaux 3 à 12) ...	46
2-3-Préparation des données avant les analyses statistiques	56
2-3-1-Pourquoi préparer les données ?	56
2-3-2-Cas des points repères : la superposition Procuste	57
a-Superposition par translation à partir des centres de tous les objets à comparer (figure12)	58
b-Mise à l'échelle (figure 13)	59
c-Rotation (figure 14)	61
2-3-3-Cas des points contours : modélisation et superposition	63
a-Centrage réduction des contours discrets (figure 17)	64
b-Superposition des contours (figure 18)	65
c-Ajustement d'une fonction continue à un contour discret	67
2-4-analyses statistiques	72
2-4-1-Analyse en composantes principales sur les os superposés.....	73
2-4-2-Analyse de la variance multivariée	74
2-4-3-Analyse factorielle discriminante	75
2-4-4-Analyse des similitudes : arbres de classification	75
a-Calcul des distances	75
b-Arbres de classification	76
2-4-5-Etude comparative des formes aux extrémités des axes factoriels de l'AFD.....	77
2-4-6-Analyse des allométries	78
PARTIE III	79
Résultats	79
1-La base de données obtenue après CRI.....	80
1-1-Les données dans leur ensemble.....	81

1-2-Les données par espèces et facteurs : ce qu'il est convenable de tester statistiquement	83
2-Estimation de la variabilité opératoire	85
2-1-Pour les photographies.....	85
2-2-Pour les relevés au Microscribe	88
2-3-La variabilité opératoire est plus faible que la variabilité recherchée	91
3-Recherche des formes spécifiques os par os et méthode par méthode.....	92
3-1-Mise en garde en relation avec le plan d'expérience	92
3-2-Effets des facteurs sur les conformations	93
3-2-1-Effet de l'espèce sur les conformations.....	94
3-2-2-Effets des autres facteurs sur les conformations.....	94
a-Effet de la localité.....	95
b-Effet du sexe	95
c-Effet du stade de développement.....	95
3-3-Publications	96
3-3-1-Première publication.....	96
3-3-2-Seconde publication.....	117
PARTIE IV	133
DISCUSSION	133
1-Premier thème : les limites de la structure de la base de données telle qu'elle a été établie	134
1-1-Difficulté de disposer de certains spécimens.....	134
1-2-Difficulté de disposer de spécimens mâles.....	134
1-3-L'analyse de l'effet des facteurs avec toutes les espèces	135
2-Second thème : la nécessité de connaître plus précisément les modalités des facteurs ..	136
2-1-Détermination de l'âge	136
2-2-Détermination plus précise des localités	140
PARTIE V	142
PERSPECTIVES.....	142
1-Premier thème : apport de la morphométrie géométrique à la connaissance des sous-espèces.....	143
2-Second thème : apport de la morphométrie géométrique pour la compréhension des phylogénies.....	144
3-Troisième thème : utilisation des modèles pour estimer l'identité d'un individu.....	145

3-1-Identification des populations et des types de migration.....	145
3-2-Perspectives en archéologie	147
3-2-1-Le point sur les espèces concernées	147
3-2-2-Le point sur les types de restes	148
3-2-3-Le point sur les principales localités des restes archéologiques.....	150
3-2-4-Etude taphonomique : processus naturels et humains	152
3-2-5-Diversité actuelle des relations culturelles entre les hommes et les tortues marines	153
4-Conclusion	154
Bibliographie	155
Annexes	171

Sommaire des tables

Tableau 1. Taxonomie et nomenclature des sept ou huit espèces de tortues marines actuelles au sein de l'hyper-famille des <i>Chelonioides</i>	17
Tableau 2. Nomenclature des six ou sept espèces de tortues marines actuelles appartenant à la famille des <i>Cheloniidae</i> et consensus actuel sur les tribus (Zangerl, 1958 ; Gaffney et Meylan, 1988 ; Zangerl <i>et al.</i> , 1988 ; Bowen,	28
Tableau 3. Résumé des méthodologies choisies par type d'os.	46
Tableau 4. Points repères choisis pour le crâne.	47
Tableau 5. Points repères choisis pour la mandibule.	49
Tableau 7. Points repères choisis pour l'humérus en vue ventrale.	51
Tableau 8. Points repères choisis pour le coracoïde.....	52
Tableau 9. Points repères choisis pour la scapula.	52
Tableau 10. Points repères choisis pour le fémur en vue dorsale.....	53
Tableau 11. Points repères choisis pour le fémur en vue ventrale.	54
Tableau 12. Points repères choisis pour le pubis.	55
Tableau 13. Résumé des programmes, langages et logiciels utilisés pour notre étude.....	56
Tableau 14. Résumé des croisements « raisonnables » de facteurs pour les analyses statistiques (vert foncé, les croisements inter-spécifiques – vert clair, les croisements intra-spécifiques : ne figurent pas tous les croisements inter-spécifiques). M, mâles ; F, femelles ; AO, Atlantique ouest ; OI, Océan Indien ; PE, Pacifique est ; PO, Pacifique ouest ; j, juvéniles, sa, sub-adultes ; a, adultes ; Cm, <i>Chelonia mydas</i> ; Ca, <i>Chelonia agassizii</i> ; Cc, <i>Caretta caretta</i> ; Ei, <i>Eretmochelys imbricata</i> ; Nd, <i>Natator depressus</i> ; Lk, <i>Lepidochelys kempii</i> ; Lo, <i>Lepidochelys olivacea</i>	84
Tableau 15. Détails des spécimens utilisés pour la mesure de la variabilité opératoire.	85
Tableau 16. Résumé des indices statistiques calculés pour évaluer la variabilité opératoire. .	87
Tableau 17. Détails des spécimens utilisés pour la mesure de la variabilité opératoire.	89
Tableau 18. Résumé des indices statistiques calculés pour évaluer la variabilité opératoire. .	90
Tableau 19. Importance des sites archéologiques sur lesquels différents types de restes de tortues marines ont été mis au jour. Chaque site n'est pris en compte que dans une seule colonne.	151

Sommaire des figures

Figure 1. Arbres phylogénétiques établis selon différentes méthodologies : 1, approche multi-locus fondée sur les ADN mitochondriaux et nucléaires (Iverson <i>et al.</i> , 2007) ; 2, approche multi-locus fondée sur deux ARN de transferts mitochondriaux (Dutton <i>et al.</i> , 1996) ; 3, approche multi-locus fondée sur les ADN mitochondriaux (Naro-Maciel <i>et al.</i> , 2008) ; 4, approche fondée sur la morphologie (Zangerl <i>et al.</i> , 1988).....	27
Figure 2. Os du plastron en place les uns par rapport aux autres pour deux espèces : A, <i>Chelonia mydas</i> ; B, <i>Lepidochelys olivacea</i> . D'après Zangerl (1958).....	37
Figure 3. Schéma d'un squelette de <i>Cm</i> en vue ventrale, plastron ôté, montrant les os étudiés en place.....	39
Figure 4. Schéma du détail des pièces osseuses du crâne en vues dorsale, latérale et ventrale.	39
Figure 5A. Schéma du détail des os longs retenus avec les termes utilisés pour décrire les régions considérées (ceinture scapulaire).....	40
Figure 5B. Schéma du détail des os longs retenus avec les termes utilisés pour décrire les régions considérées (ceinture pelvienne).....	41
Figure 6. Points repères choisis pour le crâne et la mandibule.	47
Figure 7. Points repères choisis pour l'humérus en vues dorsales (à gauche) et ventrale (à droite).	50
Figure 8. Points repères choisis pour le coracoïde (à gauche) et la scapula (à droite) en vues dorsales.	52
Figure 9. Points repères choisis pour le fémur en vues dorsale (à gauche) et ventrale (à droite).	53
Figure 10. Points repères choisis pour le pubis.....	55
Figure 11. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) comme elles ont été mesurées.	58
Figure 12. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) après translations.	59
Figure 13. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) après translations et mise à l'échelle.	61
Figure 14. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) après translations, mise à l'échelle et rotations.	62

Figure 15. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) après translations, mise à l'échelle et rotations ET graphique consensus (vert).	63
Figure 17. Graphique des coordonnées des contours des facettes articulaires de l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 centrés réduits (rouge : 5713 ; bleu : P38).....	65
Figure 18. Projections des coordonnées des contours de l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 centrés réduits selon les trois axes principaux de l'ACP (rouge : 5713 ; bleu : P38).....	66
Figure 19. Projections des coordonnées des contours de l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 centrés réduits selon les trois axes principaux de l'ACP avec correction des symétries miroirs (rouge : 5713 ; bleu : P38).....	67
Figure 20. Graphiques de l'évolution du Fourier elliptique (rouge) en fonction du nombre d'harmoniques retenues pour les facettes articulaires de l'os coracoïde gauche du spécimen 5713. Le contour relevé au Microscribe est représenté en bleu par les 48 points mesurés.	70
Figure 21. Fourier elliptique (rouge) calculé avec exemple de 24 harmoniques sur les facettes articulaires de l'os coracoïde gauche du spécimen 5713 du spécimen P18.	71
Figure 22. Fourier elliptiques calculés à partir des projections des coordonnées des contours des facettes articulaires l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 centrés réduits selon les trois axes principaux de l'ACP avec correction des symétries miroirs (rouge : 5713 ; bleu : P38).....	72
Figure 23. Projection sur les deux premières composantes principales de l'ACM des différentes modalités de la base de données.....	81
Figure 24. Projections sur les deux premières composantes principales de l'ACP des trois individus et leurs répétitions (photographie).....	86
Figure 25. Projection des 15 répétitions de prise de point sur les 3 humérus gauches des spécimens : <i>Lk</i> , 5708 (bleu foncé) ; <i>Cc</i> , 12557 (bleu) ; <i>Cm</i> , 12637 (bleu clair) et forme consensus.....	88
Figure 26. Projections sur les deux premières composantes principales de l'ACP des deux individus et leurs répétitions (Microscribe).....	90
Figure 27. Vues supérieure (à gauche) et de face (à droite) des coordonnées des 16 répétitions sur 2 crânes. Bleu foncé, <i>Cc</i> , 12481 ; bleu clair, <i>Ei</i> , 5686 et crâne consensus.....	91

Figure 27. Histogramme des effectifs par modalités relevées dans le tableau 14 (toutes variables confondues et leurs modalités. Exemple : 29 des 63 combinaisons possibles présentent des effectifs inférieurs à 5).....	92
Figure 29. Représentation graphique du logarithme de la taille centroïde (gauche ; $r^2 = 0.91$) en fonction du stade de développement (droite ; avec du « bruit » pour espacer les points) en fonction de la première composante principale de l'ACP sur les coordonnées 3D des 31 crânes de <i>Cm</i>	138
Figure 30. Représentation graphique du logarithme de la taille centroïde (gauche) en fonction de la première composante principale de l'ACP sur les coordonnées 3D des 71 crânes de <i>Cc</i> . Coefficient de corrélation de Pearson, $r^2 = 0.89$	139
Figure 31. Histogramme de fréquence de présence des différentes pièces osseuses de tortues marines retrouvées sur 12 sites (Asie, péninsule Arabique et Amérique) d'après Frazier (2003). OL, os longs ; <i>Ca</i> , carapace ; P, plastron ; Cr, crâne ; V, vertèbre ; I, indéterminé.	149
Figure 32. Histogramme de fréquence de présence des différentes pièces osseuses de tortues marines retrouvées sur 34 sites d'après Frazier (2003). OL, os longs ; <i>Ca</i> , carapace ; P, plastron ; Cr, crâne ; V, vertèbre ; I, indéterminé.....	150

PARTIE I

Introduction

Si les tortues marines font aujourd'hui l'objet de très nombreuses études en écologie et éthologie, leurs descriptions morphologiques et morphométriques par des outils et méthodes modernes restent encore assez limitées.

La priorité a en effet été placée sur la connaissance de la biologie de ces reptiles marins menacés d'extinction. Les tortues marines souffrent des activités humaines et notamment de l'exploitation non durable des ressources halieutiques par des pêcheries intensives, qui engendrent des captures accidentelles. Les aménagements urbains à proximité des sites de pontes (mauvaise gestion des éclairages publics et privés, construction de stations balnéaires, détérioration de la végétation côtière), la présence de chiens et de rats qui détruisent les nids parfois par curiosité ou pour se nourrir, la détérioration des aires d'alimentation en mer et le braconnage, sont d'autres causes actuelles de leur régression.

Protégées à l'échelle internationale par des conventions telles que la Convention de Washington (CITES), la Convention sur les Espèces migratrices (CMS) ou des conventions régionales (Barcelone, Carthagène, Abidjan, etc.), la plupart des états concernés (pour la ponte, la croissance ou l'alimentation des tortues marines) adaptent aujourd'hui leur législation qui conduit à une protection absolue des espèces et de leurs habitats.

S'il est difficile d'estimer les véritables stocks en mer de ces animaux, on assiste depuis quelques années, grâce aux efforts fournis par les membres de programmes de recherche et par de nombreux groupes et associations de protection des tortues marines, à une augmentation importante du nombre de pontes et de naissances sur les sites protégés.

Dans ce contexte nouveau où les priorités ont changé, les thématiques de recherche s'élargissent et prennent de nouvelles directions pour approfondir la connaissance de la biologie des tortues marines. Kamezaki (1995, 2003) a mis par exemple en évidence des caractéristiques morphométriques propres aux tortues provenant d'origines géographiques différentes chez deux espèces, la tortue franche (*Chelonia mydas*) et la caouane (*Caretta caretta*), à l'aide de mesures biométriques.

En effet l'étude de la forme d'un os peut apporter de précieuses informations fonctionnelles et taxonomiques (Gould, 1966 ; Zangerl *et al.*, 1988 ; Rohlf et Marcus, 1993 ; Adams, *et al.*, 2004 ; Wiens, 2001).

Le rapprochement récent entre mathématiciens et biologistes a fait naître une discipline rigoureuse permettant de mettre en évidence avec plus de précision ces

informations contenues dans la forme d'objets biologiques : la morphométrie géométrique. Ses champs d'applications sont tels que Rohlf et Marcus ont annoncé en 1993 une « véritable révolution de la morphométrie ».

Pour ne citer que des exemples de travaux sur les tortues, la géométrie des os d'une partie de la ceinture scapulaire a par exemple permis de mieux comprendre les relations entre la morphologie et les comportements de déplacement chez les Chéloniens actuels (Depecker *et al.*, 2006). D'autres études ont permis d'identifier et de distinguer les variations de forme spécifiques liées à l'environnement ou encore à la cladogenèse en comparant les crânes et carapaces de tortues de la super-famille des *Testudinoidea*. Cette dernière regroupe trois familles, chacune d'entre elles comportant des espèces aquatiques et terrestres (Claude *et al.*, 2003, 2004). Valenzuela *et al.* (2004) ont montré que la précision de la morphométrie moderne permet d'évaluer correctement le dimorphisme sexuel chez des juvéniles de tortues aquatiques, à partir de l'écaillage.

Toutefois, aucune étude reposant sur l'utilisation de ces méthodologies récemment mises au point n'a été menée au sein exclusivement de l'hyper-famille des tortues marines et c'est à partir de ce constat que les travaux présentés dans cette thèse ont été initiés.

1-Problématique

Depuis sa première reconnaissance taxonomique (en 1800 par Brongniart, en tant que genre *Chelonia*), puis son individualisation au niveau supra-générique (en 1811 par Oppel, en tant que famille des Chelonii), l'hyper-famille des *Chelonioides*, qui comprend notamment toutes les tortues marines actuelles, a toujours suscité de nombreuses interrogations quant aux relations entre les différentes espèces qui lui ont été rattachées. Son partitionnement a démesurément fluctué, compte tenu du petit nombre d'espèces reconnues aujourd'hui : sept ou huit.

Pendant de nombreuses années, le regroupement des taxons a été exclusivement réalisé sur des critères morphologiques et biométriques. La comparaison des formes des individus a depuis toujours joué un grand rôle dans la description des spécimens et la nomination des espèces, des populations, etc. (Dubois, 1897 ; Lamicque, 1898 ; Huxley et Teissier, 1936 ; Gould, 1966 ; Wiens, 2001). Si l'avènement de la génétique a réduit l'utilisation des caractères morphologiques en taxonomie, la morphométrie conserve toujours

un large intérêt pour répondre à des problématiques que l'analyse des génomes ne saurait justifier.

Cette thèse a pour objectif de déterminer et quantifier les mensurations osseuses du squelette des tortues marines qui pourraient s'avérer caractéristiques de « groupes » d'individus donnés. Nous nous sommes donc intéressés à comparer l'ostéo-morphométrie d'individus par groupes d'espèces, d'âges (plus particulièrement aux trois stades de développement : juvénile, sub-adulte et adulte), de localités et de sexes. Au travers de nos recherches, nous espérons donc élargir les connaissances sur le squelette des tortues marines et les informations qu'il renferme.

Pour cela nous avons utilisé plusieurs méthodologies modernes regroupées sous l'appellation de « morphométrie géométrique ». Elles permettent toutes de synthétiser avec différentes échelles de précision la géométrie d'un os.

L'application de telles méthodologies est rendue possible aujourd'hui par la grande capacité de calcul des ordinateurs et l'intérêt croissant porté ces dernières années à ces approches dans différents domaines et par différents spécialistes : mathématiciens, statisticiens et biologistes. La bibliographie concernant la morphométrie géométrique est aujourd'hui largement commentée dans ses différents aspects et redonne à l'analyse des formes une considération moderne.

La morphométrie géométrique regroupe un ensemble de protocoles de mesure très différents les uns des autres (scanner 2D, scanner 3D, photographie, etc.). Il nous a donc fallu, avant tout, déterminer le niveau de précision souhaité pour notre étude, afin de ne pas sélectionner une méthodologie inappropriée aux questions posées.

Nous avons donc dû dans un premier temps étudier les différentes méthodes de morphométrie géométrique existantes en rapport avec les structures osseuses des tortues marines.

Dans un second temps nous avons réalisé une synthèse bibliographique des relations taxonomiques de l'hyper-famille des *Chelonioides* pour appréhender nos recherches.

Enfin, nous nous sommes intéressés aux connaissances de l'ostéologie-ostéométrie de ces animaux en relation avec leur biologie : discrimination spécifique de certains os, hiérarchisation de ces os, compréhension des mécanismes de croissance et description des phénomènes pouvant l'affecter qualitativement et quantitativement.

2-Présentation des animaux

2-1-Rapide historique de la taxonomie des tortues marines

La taxonomie des tortues marines a beaucoup fluctué mais a aussi fait l'objet de confusions dans les termes utilisés. Schweigger en 1812 décrivait six espèces dans un genre unique : *Chelonia*, incluant tous les *Cheloniidae* actuellement rattachées à 6 genres dont la tortue luth. Ce n'est que plus tard que le genre *Chelonia* a été partitionné. Fitzinger (1835) a distingué *Dermochelys* (2 espèces) de *Chelonia*, lui même divisé en deux « sections » : *Chelonia* (5 espèces) et *Thalassochelys* (3 espèces). Mertens et Müller (1928), Mertens et Wermuth (1955) ont ensuite reconnu l'individualité d'*Eretmochelys*, tout en incluant *Chelonia depressa* et *Chelonia agassizii* dans la synonymie de *Chelonia mydas*. Plus tard encore, Gaffney et Meylan (1988) ont imbriqué par erreur l'un dans l'autre des taxons rapportés au même rang nomenclatural (super-famille) : les *Dermochelyoidea* au sein des *Chelonioidea*.

2-2-La taxonomie des tortues marines, 200 ans après sa première formulation (tableau 1)

En reprenant la nomenclature ordinale et familiale proposée par Bour et Dubois (1984), les tortues marines appartiennent à l'hyper-famille de *Chelonioides* Oppel, 1811, qui regroupe plusieurs super-familles, dont les *Dermochelyoidea* Fitzinger, 1843 et les *Chelonioidea* Oppel, 1811 auxquelles sont rattachées les sept ou huit espèces de tortues marines actuelles, représentant elles-mêmes deux familles :

- Les *Dermochelyidae* Fitzinger, 1843 avec un genre actuel et une seule espèce, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761).
- Les *Cheloniidae* Oppel, 1811 avec cinq genres actuels et six ou sept espèces, *Chelonia mydas* (Linné, 1758), *Chelonia agassizii* Bocourt, 1868, *Lepidochelys kempii* (Garman, 1880), *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829), *Caretta caretta* (Linné, 1758), *Eretmochelys imbricata* (Linné, 1766) et *Natator depressus* (Garman, 1880) ; l'individualité spécifique de *Chelonia agassizii* étant contestée.

Elles font partie du sous-ordre des Cryptodires (*Cryptodira* Cope, 1868), regroupant les tortues dont la flexion du cou se fait dans un plan vertical.

Tableau 1. Taxonomie et nomenclature des sept ou huit espèces de tortues marines actuelles au sein de l'hyper-famille des *Chelonioides*.

Hyper-famille	Super-famille	Famille	Genre	Espèce	Nom commun	Abréviation dans le texte
<i>Chelonioides</i>	<i>Dermochelyoidea</i>	<i>Dermochelyidae</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>coriacea</i>	Tortue luth	<i>Dc</i>
	<i>Chelonioidea</i>	<i>Cheloniidae</i>	<i>Chelonia</i>	<i>mydas</i>	Tortue franche (verte)	<i>Cm</i>
				<i>(agassizii)</i>	Tortue franche du Pacifique	<i>Ca</i>
			<i>Lepidochelys</i>	<i>kempii</i>	Tortue de Kemp	<i>Lk</i>
				<i>olivacea</i>	Tortue olivâtre	<i>Lo</i>
			<i>Caretta</i>	<i>caretta</i>	Caouane	<i>Cc</i>
			<i>Eretmochelys</i>	<i>imbricata</i>	Tortue imbriquée ou Caret	<i>Ei</i>
			<i>Natator</i>	<i>depressus</i>	Chélonée à dos plat	<i>Nd</i>

2-3-Sept ou huit espèces ?

Si aujourd'hui la taxonomie des tortues marines n'est plus controversée dans son ensemble, elle le reste pour le statut de la tortue franche du Pacifique. Pour certains il s'agit d'une sous-espèce de *Chelonia mydas*, *Chelonia mydas agassizii*, tandis que d'autres la considèrent comme une espèce du genre *Chelonia*, *Chelonia agassizii*.

Cette discussion et ses origines seront discutées plus loin dans cette thèse à la suite des résultats que nous avons obtenus.

3-Bibliographie

La comparaison des tailles et des conformations des organismes vivants est une approche fondamentale en biologie depuis des siècles. Historiquement, les premières classifications du vivant ont été établies presque exclusivement sur ces critères. Ainsi, les tortues ont d'abord été classées à partir de la conformation de leurs pattes, qui correspond à leur mode de vie : doigts séparés et palmés chez les tortues d'eau douce (*Emys*), doigts réunis et pattes transformées en battoirs chez les tortues marines (*Chelonia*), doigts courts formant des pattes « éléphantines » chez les tortues terrestres (*Testudo*) (Duméril, 1806).

Si aujourd'hui la génétique prend une importance accrue et souvent supérieure aux caractères morphologiques pour la construction des phylogénies (l'ensemble des gènes est très souvent une structure plus stable et conservée et leur analyse est plus pertinente face aux convergences évolutives), l'analyse des formes conserve toujours une part importante en biologie dans la mesure où ces dernières sont en relation plus directe avec les fonctions. Les études génétiques sont toutefois la plupart du temps accompagnées de mesures biométriques et qualitatives (coloration, nombre de vertèbres, etc.) qui permettent de renforcer les conclusions mais aussi de redonner un aspect concret à la formulation des rangs taxonomiques. Si le concept d'espèce reste fondé sur la possibilité de se reproduire et d'engendrer une descendance interféconde, la pratique ne permet souvent pas de tester cette hypothèse et les rangs sont formulés dans la quasi-totalité des cas sur des critères morphogénétiques de manière à satisfaire les règles de nomenclature (Bour et Dubois, 1984 ; Wiens et Servideo, 2000 ; Wiens, 2001). L'espèce, dans un contexte de systématique devient alors une catégorie taxonomique : c'est la plus petite lignée monophylétique définie par des caractères diagnostiques et des différences propres (Dubois, 2007 ; Lherminier, 2007).

Dans notre étude, nous avons choisi de regrouper une partie des caractères diagnostiques quantitatifs en nous intéressant à la forme géométrique des objets biologiques.

La forme simplifiée au sens géométrique d'un objet biologique au temps t est la somme de deux facteurs : forme = taille + conformation.

L'évolution de la forme d'un objet biologique au cours de sa vie est sous la dépendance :

- des informations génétiques de son génome, que l'on peut décrire par sa position phylogénétique et son appartenance à une population ou sous-population,

- de l'âge mais aussi du stade de croissance qui modifie les formes à la fois dans ses composantes de taille et de conformation,
- des conditions de l'environnement qui peuvent aboutir à l'expression d'un phénotype particulier, mais aussi bloquer ou accélérer la croissance.

Ainsi la variabilité de forme, notée Δ , peut se décomposer de la manière suivante :

$$\Delta \text{ forme} = \Delta \text{ génétique} + \Delta \text{ âge} + \Delta \text{ environnement} + \Delta \text{ résiduelle}$$

3-1-Mesure de la croissance et de l'âge des tortues marines

Bjorndal *et al.* (1998) et Zug *et al.* (2002) ont mentionné la nécessité urgente de mieux connaître les grandes lignes des processus de la croissance des tortues marines dans le cadre des programmes de conservation des espèces. Dans ses travaux sur les stocks de tortues marines à Madagascar, Petit (1930) a fait état d'une diminution nette de la taille des *Ei* pêchées, qu'il a utilisée comme indice très évocateur de leur exploitation destructrice.

Les programmes de recherche ont mis l'accent sur la mesure des taux de croissance mais aussi sur un ensemble de méthodes fondées sur des mesures de la carapace, permettant d'estimer l'âge d'un animal lors des deux passages d'un stade de développement à un autre. Mais ces recherches se sont heurtées à des difficultés pratiques (Bjorndal *et al.*, 1998) et mathématiques (Day et Taylor, 1997) importantes.

La bibliographie est donc conséquente sur ce sujet mais la confrontation avec des données morphométriques autres que celles réalisées sur des carapaces n'a été que rarement faite.

3-1-1-Définition des termes

Les tortues marines font partie de la classe des Reptiles qui regroupe des animaux exothermes à croissance indéfinie (Case, 1978). Elle s'effectue durant toute la vie des individus, même après l'obtention de la maturité sexuelle pour les deux sexes (Carr et Goodman, 1970) et avec un taux théorique monotone et décroissant. Toutefois la réalité est beaucoup plus complexe car les taux de croissance sont très variables d'un individu à l'autre

au sein d'une même espèce et dépendent de la température (Marquez, 1972, dans Frazer et Richardson, 1986 ; Bustard, 1979), de la qualité (Wood, 1981, dans Frazer et Richardson, 1986) et de la quantité de nourriture (Nuitja, 1982, dans Frazer et Richardson, 1986), mais aussi des phases de reproduction et de stress liées à une maladie ou à un jeûne prolongé (Castanet, 1982).

Les expériences de Diez et Van Dam (2002) ont montré par exemple un rapport de taux de croissance de 2.1 entre deux populations d'*Ei* ayant deux aires de ponte proches mais des aires d'alimentation où les concentrations en éponges, qui constituent leur alimentation principale, sont différentes. Ils ont aussi remarqué que les deux groupes présentent des comportements de recherche des aliments différents, avec des temps de plongée inférieurs pour le groupe s'alimentant dans la zone très dense en éponges.

Enfin la taille des individus serait en relation avec les distances parcourues entre les aires d'alimentation et de reproduction ; à âge égal, les individus seraient d'autant plus grands qu'ils ont plus de kilomètres à parcourir (Carr et Goodman, 1970).

Par conséquent la taille n'est pas directement corrélée à l'âge des individus ni à leur stade de développement.

3-1-2- Les difficultés pour mesurer la croissance

De nombreuses études portent sur la mesure de la croissance, des taux de croissance et l'estimation du passage à l'âge adulte dans les différentes régions du monde. Mais toutes se heurtent au problème de l'échantillonnage, rendu extrêmement complexe en raison de l'écologie particulière de ces animaux.

La technique de capture-marquage-recaptures (CMR) a été décrite chez les tortues marines pour la première fois par Schmidt (1916, dans Watson, 2006). A chaque capture les tortues sont mesurées selon différents critères puis relâchées *in situ*.

Toutefois, la technique de CMR pose beaucoup de problèmes techniques en raison :

- de la faible probabilité de recapter plusieurs fois un même animal, directement liée aux déplacements importants des tortues marines au cours de leur vie pour gagner leurs aires de reproduction, de ponte et d'alimentation (Bjorndal *et al*, 2001),
- de leur croissance lente et de leur longévité impliquant des travaux sur des dizaines d'années (Balazs, 1982 ; Bjorndal *et al*, 2001),
- de l'importance des mortalités juvéniles (Bjorndal *et al*, 2001).

De plus, le marquage des nouveau-nés n'étant pas raisonnable en raison des mortalités naturelles avoisinant les 99,65 % (Frazer et Richardson, 1985), les connaissances sur la croissance des premières années de vie sont presque inexistantes.

Quelques études ont été menées pour contourner ces contraintes en mesurant la croissance d'animaux en captivité. Toutefois elles ne permettent pas de transposer les mesures observées aux animaux dans leur milieu de vie naturel (Bustard, 1972 ; Zug, 1990).

Une autre méthode consiste à capturer les tortues femelles pendant les pontes. Toutefois, même s'il est couramment admis que les femelles reviennent toujours sur le même lieu de ponte toute leur vie, les résultats restent dans la pratique toujours difficiles à exploiter et ils ne s'appliquent évidemment qu'à l'un des sexes.

A titre d'exemple, Carr et Goodman (1970) ont pratiqué 3912 marquages sur des *Cm* femelles lors des pontes dans le parc naturel de Tortuguero au Costa Rica. Sur une durée totale de 15 ans, ils ont observé 447 retours de tortues, dont 42 sont revenues deux fois et 2 trois fois.

3-1-3-Estimation de l'âge d'une tortue marine : méthodes, critiques et alternatives

De manière générale, il existe deux ensembles de méthodes de l'estimation de l'âge d'un organisme vivant :

- méthodes indirectes : fondées sur la mesure d'un paramètre en relation avec l'organisme qui le recèle, comme dans la biométrie classique,
- méthodes directes : fondées sur la mesure d'un paramètre indépendant de l'organisme qui le recèle, comme les marques naturelles de croissance qui dépendent des cycles saisonniers.

a-Méthodes indirectes

Elles sont fondées sur la quantification de paramètres mesurables rapidement sur des animaux capturés, marqués puis relâchés. Ces paramètres sont nombreux (Wyneken, 2001) et font souvent l'objet de confusions sous de mêmes appellations.

Pour la mesure de la croissance, les paramètres les plus couramment utilisés sont la longueur et la largeur linéaires et curvilignes de la carapace ainsi que le poids (Carr et Goodman, 1970, Frazer et Richardson, 1986 ; Bjorndal *et al.*, 1995 ; Limpus et Chaloupka, 1997 ; Chaloupka et Limpus, 1997 ; Bjorndal *et al.*, 2000 ; Watson, 2006). La plupart de ces travaux ont été recensés par Chaloupka et Musick (1997).

Ces mesures sont ensuite ajustées de différentes manières : soit à des fonctions connues dans une hypothèse de monotonie du taux de croissance en fonction du temps, soit par des modèles de régression non linéaires.

Les premières tentatives de modélisations ont été fondées sur une déclinaison de Fabens (1965, dans Frazer et Richardson, 1985) à partir des équations de Von Bertalanffy. Elles permettaient de modéliser les variations des taux de croissance en fonction des variations des tailles des carapaces au cours du temps. Ces fonctions ont depuis été largement utilisées en raison de leur facilité d'emploi : trois paramètres sont à ajuster et le résultat permet d'avoir une relation directe entre un paramètre biométrique comme la longueur curviligne de la carapace et l'âge de l'individu. Elles ont notamment beaucoup servi pour déterminer les âges de passage des différents stades de développement (de juvénile à sub-adulte puis sub-adulte à adulte) en supposant l'existence de variations importantes des taux de croissances lors de ces moments clés.

Toutefois, Day et Taylor (1997) ont recommandé de ne pas utiliser les équations de Von Bertalanffy pour modéliser les deux âges de passage d'un stade de développement au suivant chez des individus à croissance indéterminée : en effet, l'équation a été originellement formulée pour décrire la croissance par la différence entre l'anabolisme et le catabolisme et n'a jamais été adaptée à des situations où les taux de croissance varient brusquement.

De plus, la réalité semble donner des fonctions loin d'être monotones (Bjorndal *et al.*, 2000) et les âges d'obtention de la maturité sexuelle paraissent démesurément élevés lorsqu'ils sont prédits à partir de ces lois (Zug *et al.*, 2002), ce qui a conduit les recherches vers des modèles de régression non linéaires. Mais ces derniers sous-estiment fortement les valeurs aux âges extrêmes (Bjorndal *et al.*, 1995).

b-Méthodes directes

La squelettochronologie, reposant sur le dénombrement de marques morphologiques ou histologiques saisonnières apparaissant naturellement dans les tissus durs en croissance a donné des résultats très satisfaisants sur nombreuses espèces de reptiles (Castanet, 1982). Cette classe regroupant des animaux exothermes, leur croissance est théoriquement directement liée aux variations cycliques de l'environnement. Il ne s'agit donc plus comme dans les méthodes indirectes de mesurer l'ampleur de la croissance mais de déterminer directement l'âge des individus en dénombrant les marques de croissance correspondant à un dépôt de tissu osseux initié par des conditions saisonnières favorables.

Si, sur les tortues terrestres et aquatiques, il est souvent possible d'estimer l'âge à l'aide des stries de croissance annulaires sur le plastron ou la carapace, il n'en est pas de même avec les tortues marines chez lesquelles la carapace est sujette à des agressions plus importantes (sel, algues, coquillages, balanes, etc.). De plus, les migrations saisonnières de grandes distances déclenchent la plupart du temps des arrêts-reprises aléatoires de la croissance.

Les recherches menées sur des coupes d'os longs ont permis de montrer que l'humérus des tortues marines présentait des marques de croissance chez presque toutes les espèces (*Cm* : Zug et Balaz, 1985 ; *Cc* : Klinger et Musick, 1995, Zug *et al.*, 1986 ; *Lk* : Zug *et al.*, 1997 ; *Lo* : Zug *et al.*, 2006).

Toutefois, si cette méthode a donné de très bons résultats sur différentes familles de reptiles (*Testudinidae*, *Viperidae*, *Sphenodontidae*, Castanet, 1982 ; *Iguanidae*, Nouria *et al.*, 1987 ; *Agamidae*, Pal *et al.*, 2009) elle demeure difficile à mettre en œuvre sur les tortues marines pour de multiples raisons, à la fois pratiques mais aussi biologiques : Bjornal *et al.* (1998) la qualifient de « coûteuse et entachée de biais ».

Les tortues marines fréquentent en effet souvent des milieux où les saisons ne sont pas toujours très marquées (Bjornal *et al.*, 2001) et les déplacements peuvent les faire fréquenter des milieux qui rendent la lecture des marques de croissance difficiles à interpréter. De plus, les femelles n'ont pas des fréquences de ponte régulières, entre un à trois ans d'écart pouvant exister entre deux pontes. Les arrêts de croissance peuvent aussi correspondre à des maladies ou à des jeûnes prolongés pendant des longs déplacements alors que toutes les conditions climatiques favoriseraient une reprise active de la croissance.

Klinger et Musick (1992) ont tenté de combiner la technique de CMR (capture-marquage-recaptures) avec l'introduction de marqueurs dans l'os (tétracycline) pour identifier plus précisément ces biais. Ils ont obtenu des résultats concluants. Toutefois Bjorndal *et al.* (1998) ont obtenu des résultats non significatifs et insisté sur l'aspect non répétable de telles expériences.

Enfin, si l'humérus demeure l'os qui préserve le plus de marques de croissance, il n'en n'est pas moins très touché par le remaniement interne de la diaphyse. Les stries de croissance en sont relativement affectées et les calibrages à effectuer pour la détermination précise de l'âge d'un individu nécessitent un nombre conséquent d'individus d'âges différents de la même population (Zug *et al.*, 1986).

3-1-4-La morphométrie géométrique pour l'estimation de l'âge

La squelettochronologie nécessite donc un investissement considérable pour arriver à estimer précisément l'âge d'une tortue marine sur la base des marques de croissance. Il faut disposer d'un grand nombre d'individus d'âges différents pour obtenir un schéma continu théorique des marques de croissances et s'affranchir des processus de remaniement osseux faisant disparaître certaines marques de croissance. De plus, les modèles ne peuvent être universels pour toutes les populations d'une même espèce dans la mesure où les déplacements spécifiques d'une population peuvent initier des arrêts-reprises de croissance qui ne se retrouveront pas dans des populations voisines.

Enfin, d'un point de vue pratique, il n'est pas concevable de sectionner les os d'une collection ostéologique.

Aussi, l'estimation de l'âge des individus a dû être dans cette étude réalisée sur la base d'une autre méthodologie, la morphométrie géométrique, qui a donné des résultats convaincants sur des crânes humains (Franklin *et al.*, 2007).

3-2-Le lien entre le génome et la morphométrie : comprendre les relations phylogénétiques chez les tortues marines

De nombreuses études ont été consacrées à la phylogénie des sept ou huit espèces de tortues marines actuelles et aux nombreuses espèces fossiles. Cette thèse n'a pas pour but de reformuler un arbre phylogénétique fondé sur d'autres critères que ceux qui ont été utilisés jusqu'ici.

D'ailleurs les travaux récents montrent que la construction d'arbres phylogénétiques à partir de données de morphométrie géométrique s'avère, contrairement aux intuitions, relativement difficile (Rohlf, 1998, Monteiro, 2000 ; 2002 ; Bookstein, 2002 ; Adams *et al.*, 2004). Le caractère continu de la mesure géométrique de formes tient compte de l'ensemble des possibilités tandis que les procédures en systématique phylogénétiques reposent sur l'utilisation de critères discrets pouvant se traiter séparément. S'il existe aujourd'hui des méthodes permettant de discrétiser les variables selon des critères spécifiques des données (Rohlf, 2002 ; Swiderski *et al.*, 2002 ; MacLeod, 2002), il n'existe toujours pas de méthodes types répondant à toutes les questions posées.

De plus, l'utilisation de la géométrie dans sa globalité, ne permet pas de réaliser des discriminations en relation directe avec des caractères biologiques (Monteiro, 2000).

Il est en revanche nécessaire de faire le point sur les différents résultats obtenus, les rapprochements effectués par les différents auteurs et leurs conclusions, afin d'envisager des comparaisons avec les critères morphométriques retenus.

Nous nous intéresserons donc uniquement aux espèces actuelles de *Cheloniidae* qui sont issues d'une même lignée unique ayant survécu à l'extinction du Crétacé-Tertiaire puis à celle de l'Eocène (Bowen, 2003).

3-2-1-Méthodes pour la construction d'arbres phylogénétiques

Les premiers travaux concernant la phylogénie des tortues marines remontent à Fitzinger (1835), Cope (1871, dans Carr, 1952), Boulanger (1889), Nick (1912), et ont permis de bien distinguer, à partir d'éléments du crâne, les *Dermochelyidae* (initialement classées dans le genre *Chelonia* puis dans le sous-ordre des *Athecae* et plus récemment dans la super-famille des *Dermochelyoidea*) et les *Cheloniidae*.

Mais les relations phylogénétiques au sein même des *Cheloniidae* sont difficiles à établir à partir de critères morphologiques en raison des fortes ressemblances entre les différents genres (Frazier, 1985 ; Limpus *et al.*, 1988 ; Zangerl *et al.*, 1988 ; Gaffney et Meylan, 1988) et les différentes espèces (Pritchard, 1969).

D'autres approches plus récentes ont donné de bons résultats en accord avec les observations d'espèces fossiles. Ces résultats donnent un aperçu de l'évolution des caractéristiques morphologiques avec le temps (Carr, 1942 ; Weems, 1988).

Les différentes approches se sont appuyées sur l'albumine (Chen *et al.*, 1980 dans Bowen, 1993), les distances immunologiques (Frair, 1979), des électrophorèses sérologiques (Frair, 1982) et d'enzymes (Limpus *et al.*, 1988).

Les arbres phylogénétiques qui en découlent se contredisent et ce n'est que depuis l'apparition des techniques d'étude de séquences d'ADN que les auteurs s'entendent sur les arbres : ADN mitochondrial (Dutton *et al.*, 1996 ; Bowen, 2003 ; Iverson *et al.*, 2007 ; Naro-Maciel *et al.*, 2008) puis nucléaire (Bowen et Karl, 1996 ; Iverson *et al.*, 2007 ; Naro-Maciel *et al.*, 2008). Ces méthodes donnent des résultats congruents et ont permis de construire des arbres robustes des relations cladistiques entre taxons. Toutefois la position d'une espèce comme *Nd* pose encore des problèmes.

Ces arbres (Dutton *et al.*, 1996 ; Naro-Maciel, 2008) mettent aussi en valeur que *Chelonia mydas (sensu stricto)* du Pacifique est le groupe-frère de *Chelonia agassizii* et que ce groupe de tortues du Pacifique est le groupe-frère de rang supérieur de *Chelonia mydas (sensu stricto)* de l'Atlantique.

La figure 1 présente quatre arbres phylogénétiques établis selon différentes méthodologies (morphologie, ADN mitochondriaux et ADN nucléaires).

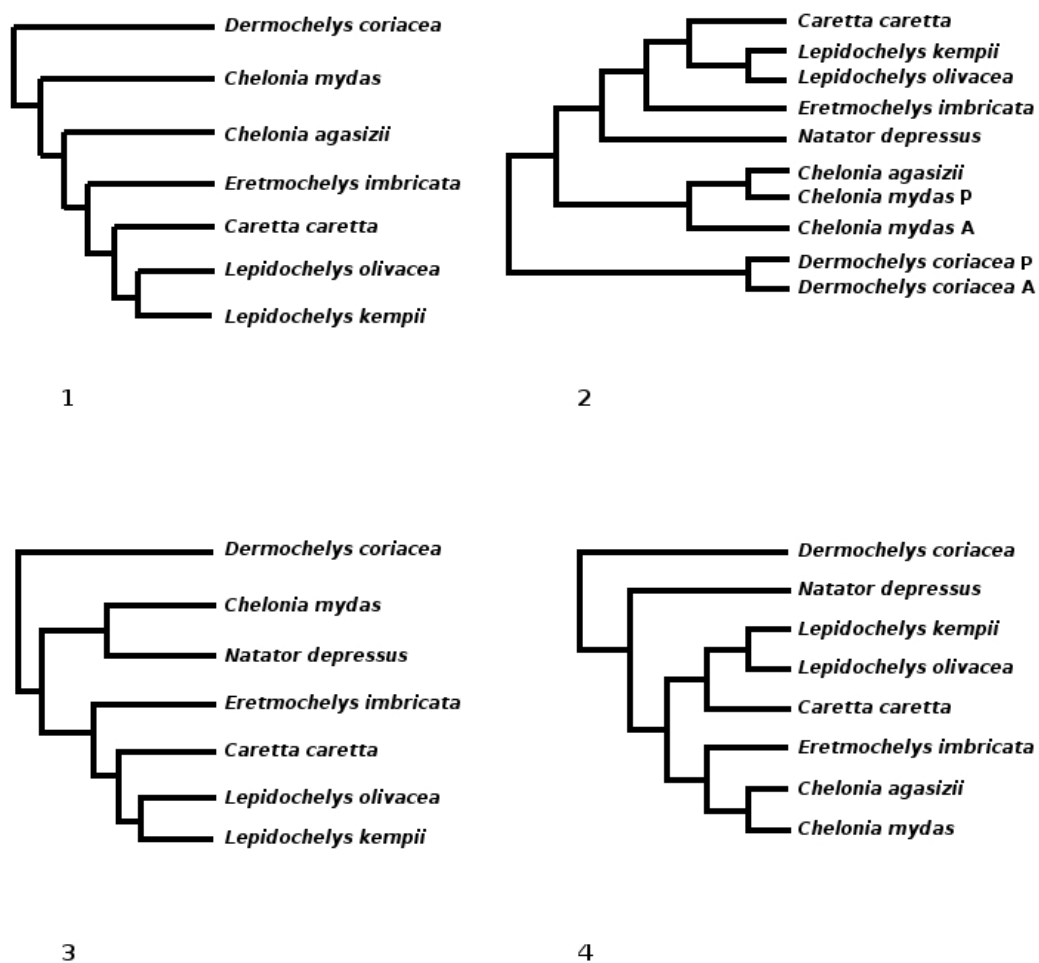


Figure 1. Arbres phylogénétiques établis selon différentes méthodologies : 1, approche multi-locus fondée sur les ADN mitochondriaux et nucléaires (Iverson *et al.*, 2007) ; 2, approche multi-locus fondée sur deux ARN de transferts mitochondriaux (Dutton *et al.*, 1996) ; 3, approche multi-locus fondée sur les ADN mitochondriaux (Naro-Maciel *et al.*, 2008) ; 4, approche fondée sur la morphologie (Zangerl *et al.*, 1988).

3-2-2-Notion de tribu chez les tortues marines (tableau 2)

Les analyses génétiques les plus récentes (Bowen et Carl, 2007) séparent trois lignées au sein des *Cheloniidae*, correspondant aux « tribus » *Natatorini*, *Cheloniini* et *Carettini*, initialement définies sur des critères morphologiques (Zangerl, 1958 ; Gaffney et Meylan, 1988 ; Zangerl *et al.*, 1988) sans mentionner le niveau hiérarchique intermédiaire de sous-famille, ce qui est incorrect du point de vue nomenclatural. Les *Carettini* regroupent 4 espèces dont *olivacea*, déjà rapportée au genre *Caretta* dans des travaux plus anciens (Deraniyagala, 1934, 1939 ; Carr, 1942) qui faisaient de *Caretta* un genre polytypique. Aujourd'hui *Caretta* est défini comme monotypique et les *Carettini* comme polytypiques, regroupant trois genres : *Caretta*, *Lepidochelys* et *Eretmochelys*.

Dutton *et al.* ont placé (1996) *Natator* dans les *Cheloniini* et donc ne reconnaissaient pas les *Natatorini*. Aujourd'hui, la tribu des *Natatorini* est adoptée et ne contient qu'un seul genre et une seule espèce (Bowen, 2003, Bowen et Carl, 2007), et les *Cheloniini* un seul genre et une ou deux espèces.

Tableau 2. Nomenclature des six ou sept espèces de tortues marines actuelles appartenant à la famille des *Cheloniidae* et consensus actuel sur les tribus (Zangerl, 1958 ; Gaffney et Meylan, 1988 ; Zangerl *et al.*, 1988 ; Bowen, 2007).

Famille	Tribu	Genre	Espèce
Cheloniidae	<i>Cheloniini</i>	<i>Chelonia</i>	<i>mydas</i>
			<i>agassizii</i>
	<i>Carettini</i>	<i>Lepidochelys</i>	<i>kempii</i>
			<i>olivacea</i>
			<i>caretta</i>
		<i>Eretmochelys</i>	<i>imbricata</i>
	<i>Natatorini</i>	<i>Natator</i>	<i>depressus</i>

3-2-3-Populations ou sous-espèces ?

Si, pour certains genres ou espèces, la taxonomie n'a jamais été sujette à confusion, pour *Caretta* et *Chelonia agassizii*, les différents auteurs ne s'entendent pas toujours. Les travaux de Zangerl et Hendrickson (1988) sur *Natator depressus* montrent que la morphologie

fait apparaître de nombreux caractères partagés par différents groupes, la rapprochant pour un caractère donné d'une espèce et pour un second caractère d'une autre.

Le caractère monotypique de *Caretta* vient d'être discuté au paragraphe 3-2-2. Mais au sein même du genre *Caretta*, monotypique, les différences morphologiques entre des animaux de l'océan Atlantique et de l'océan Indien ont conduit à la nomination de deux sous-espèces, *Caretta caretta caretta* et *Caretta caretta gigas* Deraniyagala, 1933.

Plus tard d'autres études sur la génétique des populations ont montré que le statut de sous-espèce ne se justifiait pas et qu'il convenait mieux de parler de populations de l'Atlantique et de l'océan Indien (Pritchard et Trebbau, 1984 ; Dodd, 1988, Kamezaki et Matsui, 1997).

Le statut du nom *Chelonia agassizii* fait toujours aujourd'hui partie des débats scientifiques. Baur (Pritchard, 1999) considérait qu'il n'y avait aucun doute sur le fait que les *Chelonia* du Pacifique constituaient une espèce à part entière.

La tortue franche du Pacifique présente une morphologie proche de *Chelonia mydas* mais montre une plus petite taille, une carapace foncée et souvent voûtée. Son aire de répartition se situe exclusivement dans le Pacifique est et ses migrations sont réduites à quelques centaines de kilomètres.

Les débats opposent des systématiciens qui fondent principalement leurs analyses sur des critères génétiques et considèrent *Chelonia agassizii* comme sous-espèce de *Chelonia mydas* (Parham et Zug, 1996 ; Karl et Bowen, 1999) et les biologistes morphométriciens qui observent les comportements migrateurs et alimentaires et des caractères morphologiques partagés, et font de *agassizii* une espèce à part entière du genre *Chelonia* (Kamezaki et Matsui, 1997 ; Pritchard, 1999 ; López-Mendilaharsu *et al.*, 2003 ; Amorocho et Reina, 2007).

Bien que la majorité des chercheurs soit en faveur de sept espèces, il est intéressant de comprendre que l'origine du débat provient du fait qu'au sein même d'une espèce, la variabilité génétique et morphologique entre les populations est telle que l'on discute encore la pertinence de la formulation des rangs de sous-espèce et de sous-population. Les travaux de Kamezaki (1995, 2003) ont mis en évidence cette variabilité de manière quantitative sur la base de mesures biométriques sur les crânes de tortues franches et des caouanes.

Karl et Bowen (1999, 2007) ont exposé la complexité de la situation évolutive au sein du genre *Chelonia* dans les stocks d'une dizaine de régions du monde et de toutes les espèces dans l'Atlantique et la Méditerranée, montrant toute l'importance de mieux connaître le comportement migratoire et de reproduction des populations pour analyser la valeur des données fondées sur des similitudes génomiques. En effet, Bjorndal *et al.* (2006) ont observé

des similitudes génétiques entre des *Chelonia mydas* séparées de 1800 kilomètres, mais aucune entre des *Chelonia mydas* séparées de seulement 120 kilomètres.

3-3-Le lien entre la croissance et la morphométrie : comprendre les processus de croissance et d'allométrie

Partant d'une forme initiale au temps t_0 , à t_{+1} , un objet biologique en croissance verra sa forme modifiée à la fois dans sa taille (proportions globales), mais aussi dans ses conformations (proportions relatives : vitesses de croissances respectives de différentes régions de l'objet), ces deux changements étant étroitement corrélés.

La découverte, la description et la formulation de ce phénomène appelé « allométrie » est souvent attribuée à Julian Huxley et Georges Teissier (Huxley et Teissier, 1936).

Toutefois, la croissance relative d'un organe par rapport à la taille totale d'un organisme avait déjà été étudiée un demi siècle plus tôt (Dubois, 1897 ; Lapique, 1898, dans Gayon, 2003). Huxley et Teissier publièrent en 1936 un article dans lequel ils s'entendent sur les termes et les notations mathématiques de l'équation d'allométrie dans sa définition la plus générale. Les anciens termes « hétérogonie » ou encore « dysharmonie » ont alors disparu.

Soient deux distances x et y prises sur un objet biologique. On peut formuler l'équation d'allométrie suivante : $y = by^\alpha$ (Huxley et Teissier, 1936) où α représente le ratio de la croissance spécifique entre x et y (par exemple : l'ampleur de la différence de vitesse de croissance entre x et y) et b un paramètre représentant le ratio de taille initiale (interprété comme la valeur de y quand $x = 1$).

Ainsi quand :

- $\alpha = 1$ on parle d'isométrie (x et y croissent à la même vitesse),
- $0 < \alpha < + \infty$ on parle d'allométrie majorante ou minorante selon le cas (respectivement : $0 < \alpha < 1$ ou $1 < \alpha < + \infty$),
- $\alpha < 0$ on parle d'énantiométrie : croissance négative de x .

Cette équation peut se généraliser aux surfaces ainsi qu'aux volumes. Elle ne change pas de formulation mathématique, seules les limites de α données ci-dessus sont affectées d'un coefficient :

- 2 pour les surfaces,
- 3 pour les volumes.

L'analyse des formes a été longtemps critiquée pour sa dimension exclusivement qualitative. Avec la formulation récente de nouvelles approches statistiques comme les analyses factorielles, l'apparition et la puissance croissante des calculateurs informatiques, la morphologie ou biométrie « traditionnelle » ou « multivariée » s'est vue dotée de tests et d'estimateurs statistiques quantitatifs plus fiables. Au-delà de la simple analyse qualitative, il devient alors possible de réaliser des analyses multivariées quantitatives permettant d'évaluer la qualité des mesures effectuées.

Toutefois, dans les années 1960-1970, les débuts ont été difficiles dans la mesure où les fondements mathématiques des analyses quantitatives restaient encore flous pour les biologistes (Marcus, 1990 ; Monteiro, 2000 ; Rohlf, 2002 ; Adams *et al.*, 2004) : utilisation à mauvais escient de ratios et d'angles notamment. Le problème correction des tailles liées à l'âge a posé de nombreux problèmes lors de ces débuts.

La biométrie traditionnelle a donc été petit à petit révisée et se voit aujourd'hui largement améliorée par l'apparition de méthodes géométriques plus fiables et d'analyses statistiques bien plus robustes, permettant notamment une gestion plus cohérente des tailles au sein de la forme. La morphométrie géométrique est née de ces recherches et demeure la technique la plus largement utilisée pour l'analyse des formes.

Elle repose sur le positionnement au sein de l'objet de « points repères » ou « landmarks » en anglais, ayant un sens biologique et synthétisant la forme, la surface, le contour ou encore le volume d'un objet.

3-4-Le lien entre l'environnement et la morphométrie : comprendre le mode de vie des tortues marines

Il ne serait pas concevable de décrire précisément le mode de vie des tortues marines en relation avec leur environnement. Au sein d'une même espèce existent des populations avec des comportements de déplacement, recherche de nourriture, cycles de reproduction,

etc., très différents. Les mâles et les femelles d'une même population ont eux aussi des comportements différents. Il est en revanche possible d'en décrire les grandes lignes comme l'attestent les travaux de Plotkin (2003) et de mentionner des cas de comportements extrêmes qui pourraient avoir un impact significatif sur la forme des différentes parties du squelette.

L'acquisition de données écologiques est un travail coûteux devant s'étaler sur plusieurs dizaines d'années en ce qui concerne les tortues marines. En raison des fortes mortalités des juvéniles, la connaissance de leurs comportements demeure encore floue. La technique donnant les meilleurs résultats est la pose d'une balise Argos sur la carapace d'un animal capturé soit en mer (les deux sexes), soit directement sur une plage (Luschi *et al.*, 2007) lors des pontes (les femelles seulement, les accouplements se pratiquant dans l'eau). En raison du coût élevé de ces balises, la pose de bagues demeure la technique la plus utilisée : elle ne permet en réalité de ne suivre significativement que les femelles lors des pontes dans la mesure où les captures en mer comportent une part d'aléatoire trop importante.

3-4-1-Cycle de vie

Les nouveaux nés ou juvéniles regagnent immédiatement la mer après éclosion. De manière générale ils mèneraient une vie pélagique à la surface pendant une durée allant de 2 à 12 ans selon les espèces (Zug et Glor, 1998 ; Bjørndal *et al.*, 2003). Ils regagnent ensuite les baies et les estuaires et ce passage marque un second stade de développement : sub-adulte. Ils restent alors dans des zones limitées de prédilection (Musik et Limpus, 1997) jusqu'à leur maturité sexuelle pour devenir des adultes. Ces zones peuvent être séparées par de grandes distances : les juvéniles effectuent des migrations saisonnières et évitent ainsi les eaux trop froides. Mais Zug et Glor (1998) ont observé des juvéniles de *Cm* en Floride dans des eaux à 8°C, attestant de leur capacité à supporter des températures faibles.

Il arrive que d'une saison à l'autre les juvéniles regagnent les mêmes zones d'alimentation (Shoop et Kenney, 1992 ; Avens et Lohmann, 2004) et si pendant leur période de moindres déplacements ils sont pêchés et relâchés plus loin dans une direction aléatoire, leur retour au point de départ est statistiquement significatif (Avens et Lohmann, 2003).

Des expériences dédiées à ce phénomène ont même montré qu'après capture puis un trajet en bateau complexe et aléatoire dans un conditionnement fermé, les juvéniles de *Cc*, maintenus en captivité loin des rivages dans des bacs équipés d'un système de repérage du

positionnement, nageaient significativement plus fréquemment contre le bord des bacs en direction de leur point de capture (Avens et Lohmann, 2004). Seule la fixation d'un aimant sur la tête des animaux maintenus dans les bacs vient perturber cette capacité à se positionner en temps réel par rapport au globe terrestre sans utiliser la mémoire du trajet qui les y a conduits.

A maturité sexuelle, les migrations saisonnières continuent et peuvent chez certaines espèces comme *Cm* atteindre plusieurs milliers de kilomètres. Elles sont entrecoupées par des migrations de reproduction où les accouplements se produisent à proximité des rivages entre des mâles et des femelles du même stock. Les mâles effectueraient cette migration tous les ans, tandis que les femelles ne pondent que tous les un à trois ans. Durant les périodes de reproduction, les individus ne s'alimentent plus ou peu et fonctionnent sur les réserves de graisse qu'ils ont accumulées avant migration.

Le niveau de philopatrie demeure encore mal connu pour toutes les espèces et semble différent d'un stock à l'autre au sein d'une même espèce. Une philopatrie absolue induit le problème de la colonisation de nouveaux espaces. Pourtant ces phénomènes ont été observés (Benhamou et Bourja, 2008, données non publiées ; communication personnelle) sans que l'on puisse en expliquer la raison : fatigue, hasard, nécessité, etc.

Carr (1974) émet une théorie fondée sur la tectonique des plaques que Le Gall (1989) argumente par la succession des épisodes mio-pliocènes et pléistocènes qui pourrait expliquer la diversité géographique des sites de ponte de *Cm* en accord avec le niveau de philopatrie. Le nombre de sites de pontes et les parcours importants des individus pourraient s'expliquer par le remaniement des continents et les possibilités pour des individus de revenir sur un même site ou de devoir en coloniser un nouveau.

La fidélité est donc générale et relative. Aujourd'hui des chiffres expriment les difficultés à mesurer et comprendre réellement ces phénomènes : pour *Cm*, des sites de pontes situés entre 100 et 250 kilomètres de distance regrouperaient des individus d'un même stock (Bourja, 2008, données non publiées ; communication personnelle). Durant les expériences de suivi, une femelle aurait à un an d'intervalle pondu à Mayotte puis au Mozambique.

Seules les femelles abordent les plages, pour y pondre en plusieurs fois. *Cm*, par exemple, pond 2 à 5 fois dans des nids différents sur une période de un mois, chaque ponte étant composée de 75 à 200 œufs (Carr, 1952). Ce nombre dépend de l'espèce et de la taille de la femelle.

La durée d'une ponte avoisine les 2 heures : la morphologie très adaptée à la nage rend les déplacements sur le sable et l'élaboration du nid relativement difficile. En lui-même de dépôt des œufs ne dure qu'une vingtaine de minutes.

Lors de la ponte les femelles sont très vulnérables et leur capture par des humains qui les surveillent est extrêmement aisée.

3-4-2-Notion de population chez les tortues marines

Le concept de population chez les tortues marines est né d'observations d'individus bagués (principalement des femelles) et s'est étendu par l'analyse de données génétiques (Carr, 1967, Carr *et al.*, 1978, Avise, 2007, Bowen et Karl, 2007).

Il n'est encore une fois pas véritablement possible de présenter cette notion comme précise, dans la mesure où certaines observations ont montré que des individus ne respectaient pas toujours les hypothèses et les modèles formulés.

Au stade adulte, les tortues marines d'une même population sont les individus qui s'alimentent sur une aire géographique commune et effectuent des migrations saisonnières similaires pour gagner la même aire géographique de reproduction (accouplements et pontes). D'une population à l'autre et d'une espèce à une autre, l'étendue des deux « aires » peut varier fortement sans que l'on puisse véritablement les délimiter (Carr, 1967).

Tous les individus d'une même population sont donc sujets à des milieux de vie presque identiques (qualité et quantité d'alimentation, température, courants marins, etc.) tout au long de leur existence. La variabilité de ces conditions de vie provient du fait que les deux aires peuvent être parsemées de sous-aires différentes et que les tortues marines sont des animaux au comportement solitaire.

PARTIE II

Matériel et méthode

1-Matériel : le choix des os

1-1-Critères de sélection

Le squelette des tortues marines comprend plus de 300 pièces osseuses. Le choix des os pour cette étude a été orienté par différents aspects biologiques et pratiques :

- Propriété des os à apporter des informations de forme permettant de répondre à la problématique de discrimination.
- Impossibilité de mesurer les 300 pièces osseuses sur un grand nombre d'individus.
- Rareté des squelettes entiers de tortues marines.

1-2-Quels os retenir ?

Les plaques osseuses de la carapace sont les éléments les plus variables en termes de nombre et de forme chez les tortues marines, comme le montrent par exemple les travaux de Kamezaki sur la caouane (*Caretta caretta*) qui possède la plupart du temps de 7 à 11 plaques neurales sur la carapace (Kamezaki, 2003). Ils sont donc difficilement identifiables et n'ont pas été retenus pour cette étude.

Les phalanges, métacarpes et carpes des quatre membres n'ont pas été sélectionnées pour les mêmes raisons : les squelettes étudiés étant en quasi-totalité préparés en déconnection ligamentaire, l'attribution du nom des phalanges entre elles (distales, moyennes et proximales) ainsi que les métacarpes et les carpes ferait apparaître de nombreuses erreurs en raison des fortes ressemblances.

Les plaques osseuses du plastron et notamment les hyoplastrons, l'entoplastron et les hypoplastrons (Fig 2) présentent des propriétés de forme qui permettent de bien distinguer les espèces (Zangerl, 1958, 1969, Wyneken, 2001). Toutefois les hyoplastrons et hypoplastrons sont de grosses pièces osseuses et sont souvent très endommagés (fractures, érosion avec les années). D'autre part les variations de forme des entoplastrons sont bien documentées et leur importance est telle que l'utilisation de la morphométrie géométrique n'apporterait pas beaucoup d'informations par rapport à l'examen visuel.

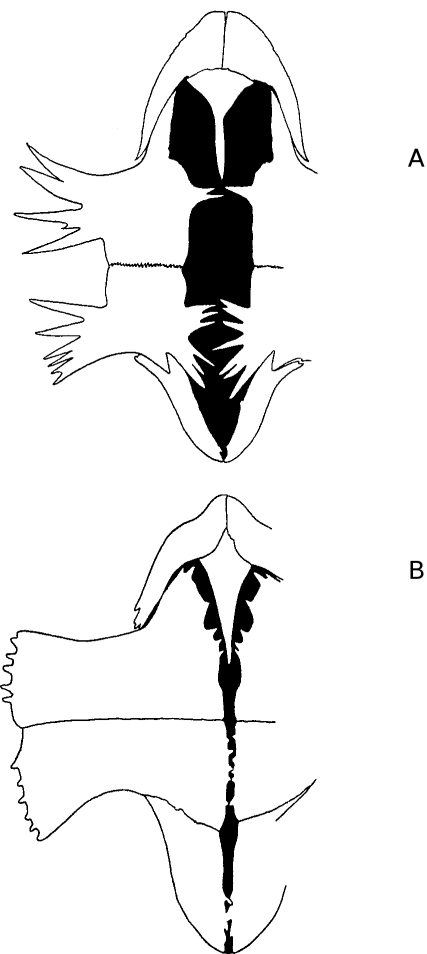
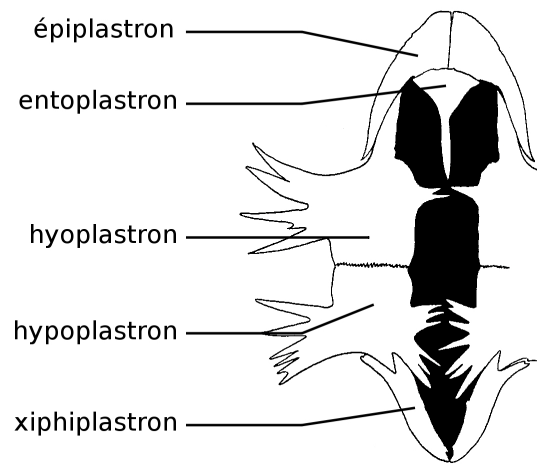


Figure 2. Os du plastron en place les uns par rapport aux autres pour deux espèces : A, *Chelonia mydas* ; B, *Lepidochelys olivacea*. D'après Zangerl (1958).

Enfin les radius, ulna, tibia et fibula n'ont pas été retenus pour des contraintes de temps. Les mesures étant longues à réaliser sur les spécimens, nous avons préféré maximiser les répétitions sur peu d'os plutôt que maximiser le nombre d'os pour cette analyse et n'avoir que peu de répétitions. En effet, les collections de squelettes de tortues marines sont rares et les mesures ont été prises en une seule fois dans la collection privée du Professeur P.C.H. Pritchard en Floride, sur une durée de 30 jours.

Cette collection regroupe plus de 2000 squelettes. Il s'agit de la deuxième plus grande collection du monde avec plus de 13000 spécimens de tortues et la première plus grande collection pour les squelettes de tortues marines.

En tenant compte de ces différents critères, le crâne et la mandibule et 5 os longs, l'humérus gauche, le fémur gauche, la scapula et le coracoïde gauches, et le pubis gauche ont retenu notre attention pour cette étude.

Même si parmi ces pièces osseuses les crânes ne sont pas les plus fréquemment retrouvés, nous avons porté une attention toute particulière à cette structure qui a déjà largement contribué à l'identification des espèces. La morphologie des crânes a longtemps été une source importante de données pour décrire les relations taxonomiques des tortues marines, aussi bien par l'examen visuel (Duron-Dufrenne et Bour, 1988) que par des mesures biométriques (Zangerl, 1988 ; Kamezaki et Matsui, 1995 ; Kamezaki, 2003).

1-3-Présentation des os retenus

Le squelette des tortues marines présentant une symétrie bilatérale, il n'est pas nécessaire de réaliser les mesures sur les os des deux plans de symétrie. Nous avons choisi les os gauches pour toute cette étude.

La figure 3 présente le squelette d'une jeune *Chelonia mydas* en vue ventrale, le plastron ôté et indique la position des os retenus ainsi que le crâne et la mandibule. Les détails des pièces osseuses et les termes anatomiques utilisés pour les décrire sont donnés dans les figures 4 (crâne et mandibule) et 5 (os longs).

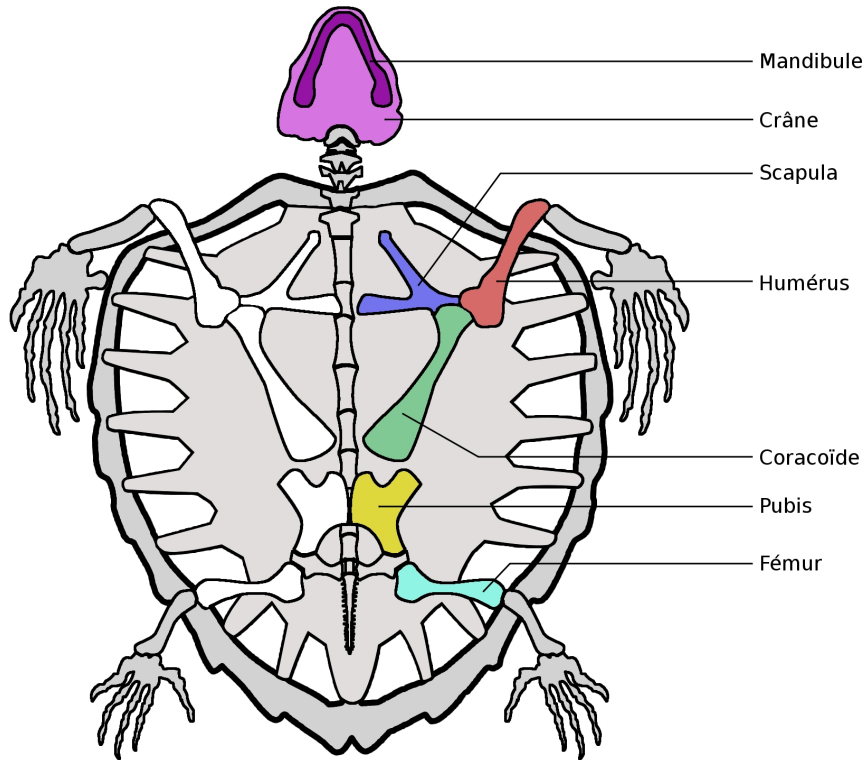


Figure 3. Schéma d'un squelette de *Cm* en vue ventrale, plastron ôté, montrant les os étudiés en place.

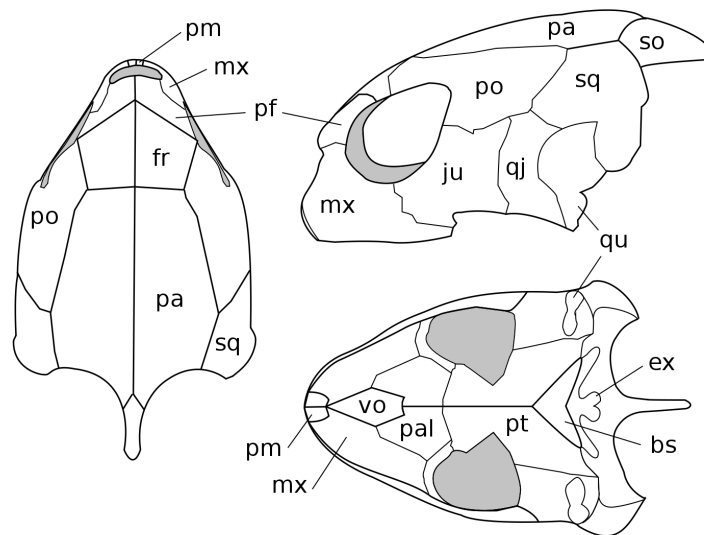


Figure 4. Schéma du détail des pièces osseuses du crâne en vues dorsale, latérale et ventrale.

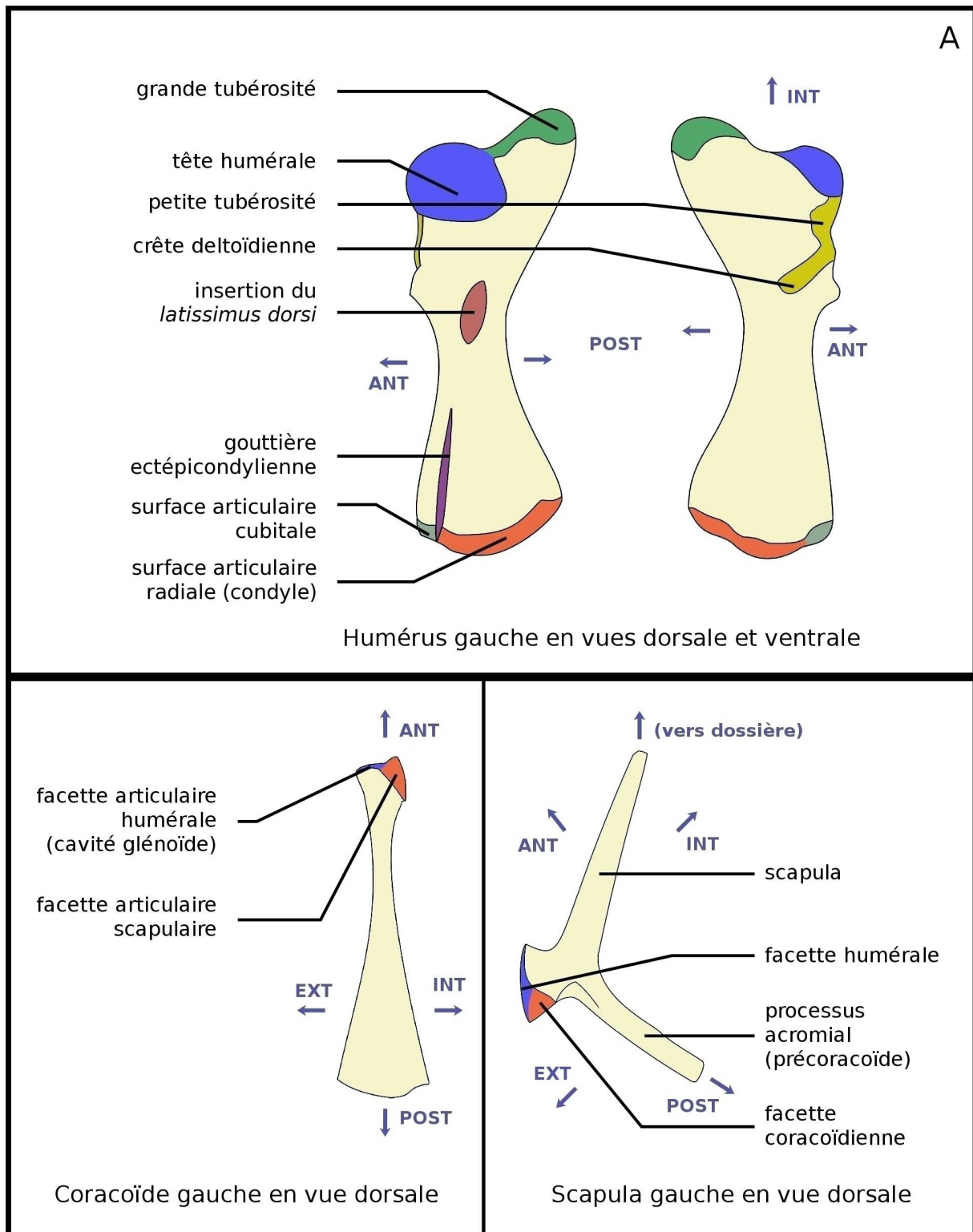


Figure 5A. Schéma du détail des os longs retenus avec les termes utilisés pour décrire les régions considérées (ceinture scapulaire).

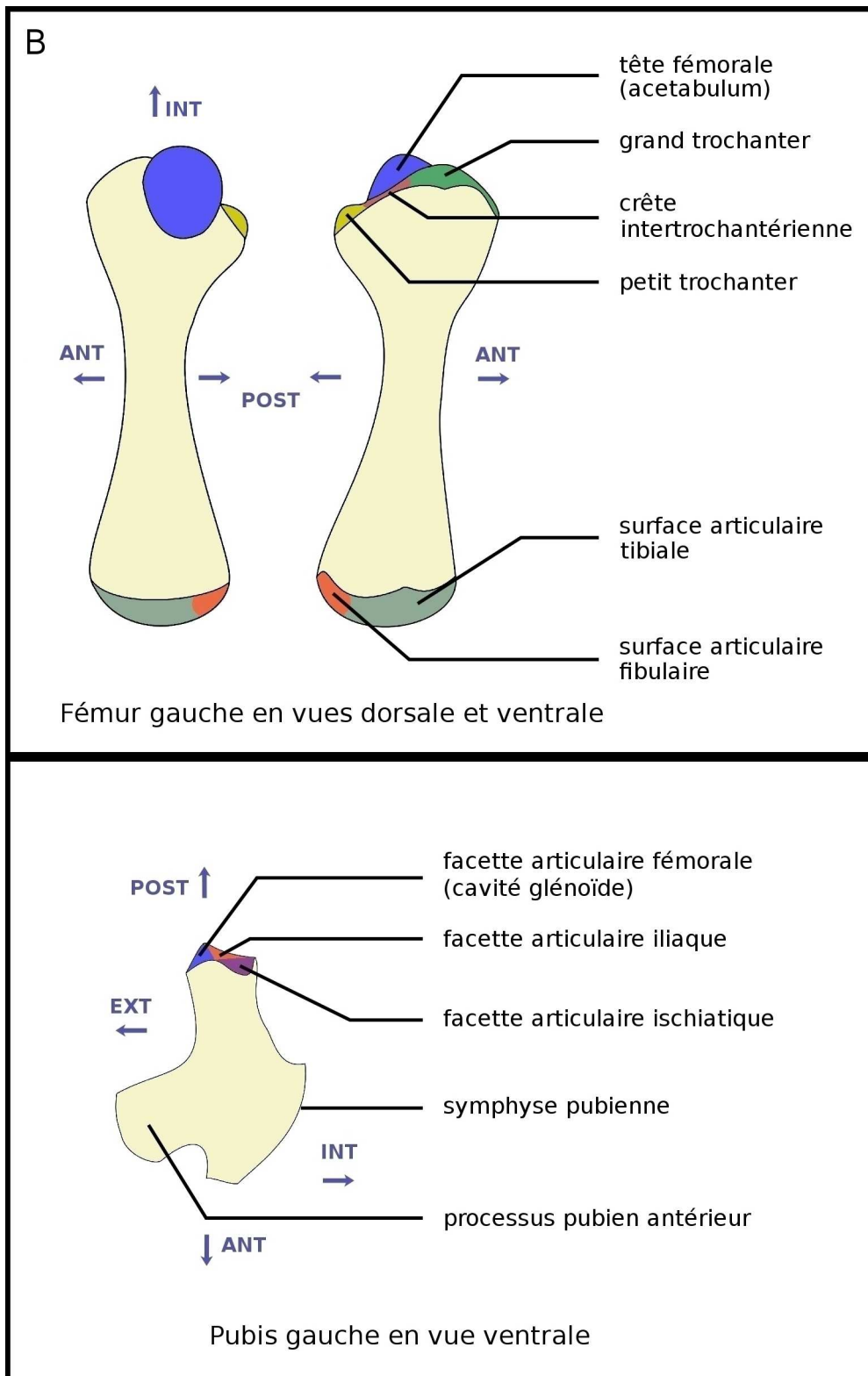


Figure 5B. Schéma du détail des os longs retenus avec les termes utilisés pour décrire les régions considérées (ceinture pelvienne).

2-Méthode

2-1-Méthode de prise des points :

La géométrie d'un objet biologique peut être numérisée de différentes manières et à différentes résolutions. Par définition elle consiste à relever un nombre p de points en deux dimensions (2D) ou trois dimensions (3D) de manière à le décrire au niveau de précision souhaité.

La méthode des points repères, qui consiste à relever les coordonnées des p points homologues sur un objet statique, permet de synthétiser rapidement un ensemble d'objets similaires (même type de structure pour différents individus par exemple). Elle garantit aussi la possibilité de d'obtenir des statistiques robustes pour comparer ensuite les objets entre eux (Adams *et al.*, 2004).

Une autre technique consiste à relever le contour d'un objet sans se préoccuper de ne numériser que des points homologues mais en considérant l'ensemble des structures entre elles comme homologues. Cette méthodologie est plus complexe et moins utilisée pour des raisons pratiques. Nous avons souhaité la mettre en place pour comparer entre eux les contours des épiphyses et des facettes articulaires afin de multiplier les méthodes et répondre le plus possible à notre problématique.

• 2D

La méthode la plus utilisée pour positionner des points repères en deux dimensions sur un objet biologique est l'application des points choisis sur une photographie de l'objet avec une échelle de mesure. Elle est à la fois rapide et précise.

On pose dans notre cas l'os voulu sur une surface plane noire afin d'augmenter les contrastes des contours. Pour les objets épais, l'échelle doit être élevée au niveau du plan de mise au point afin de minimiser les effets de parallaxe de l'objectif.

Plus la photo est prise de loin et moins les effets de parallaxe seront importants : il faut donc trouver un compromis de distance lentille – objet pour convenir à toutes les tailles des os et minimiser la parallaxe.

Les photos sont ensuite directement importées dans la suite de logiciels de Stony Brook Morphometrics de James Rohlf : Tps (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Elle permet

de positionner les points repères sur les photos et de leur donner une dimension par rapport à l'échelle.

Nous obtenons un fichier texte (.txt) qui regroupe en lignes les coordonnées de tous les points repères positionnés sur les photos. Ce format texte permet d'importer directement les coordonnées dans le logiciel R (<http://cran.r-project.org/>) avec lequel toutes les statistiques seront par la suite réalisées.

• 3D

Les coordonnées 3D des crânes et des mandibules sont relevées à l'aide d'un appareil permettant des mesures extrêmement rapides et précises : le Microscribe de NextEngine. Il s'agit d'un bras articulé terminé par un stylet que l'on actionne avec la main. On positionne l'extrémité du stylet sur les points repères choisis et une pression au pied sur une pédale permet d'obtenir immédiatement les coordonnées (x, y, z) du point et de les importer dans un logiciel tableur.

L'objet doit être maintenu fermement afin d'éviter un « jeu » qui parasiterait les analyses statistiques. Il faut aussi le positionner afin de pouvoir relever tous les points sans avoir à bouger l'objet sur son support.

Pour maintenir les crânes en position ferme, nous nous sommes servi d'un statif utilisé pour les montages de chimie. Les crânes sont glissés sur la tige du statif par le *foramen magnum* jusqu'à la cloison postérieure des fosses nasales et maintenus par plusieurs pinces appuyées sur la crête supraoccipitale.

Les fichiers de coordonnées sont ensuite importés directement dans le logiciel R pour analyses.

• Relevé des contours

Les relevés des contours des épiphyses sont aussi réalisés à l'aide du Microscribe. Les os sont maintenus fermement sur le statif à l'aide de pinces. Tous les contours d'un même os sont pris à partir d'une origine commune. Elle sera le premier point repère pour aligner par la suite tous les contours. Il est aussi nécessaire de relever les points du contour dans le même sens topologique : ici, le sens des aiguilles d'une montre.

On déplace alors le stylet le long du contour de l'épiphyse jusqu'à revenir au point initial. Pour avoir une résolution la plus fine possible, sans pour autant relever trop de points (afin de limiter la taille des fichiers), les points sont pris de manière régulière en essayant d'augmenter leur densité pour les parties les plus courbées.

Les contours sont ensuite « fermés » à l'aide d'un programme (ligne de commande en Bash sous Linux effectuée en boucle) qui copie les coordonnées du premier point à la suite du dernier point relevé.

2-2-Choix des points repères

2-2-1-Nature des points envisagés

Le choix des points repères repose sur une théorie précise qui a été énoncée de manière exhaustive par Bookstein (1991), après plusieurs années de recherches. Un point repère est un point d'un objet biologique dans un repère cartésien. Pour l'étude de la covariance des objets biologiques, ces points repères doivent être localisables sur tous les individus et être en correspondance d'un point de vue biologique (évolutif, embryologique et génétique) : il s'agit d'homologie. Dans notre cas où l'on compare des individus d'une même famille (*Cheloniidae*), l'homologie est plus « directe » que si l'on avait par exemple à comparer les arcs branchiaux d'un poisson et l'oreille interne d'un Mammifère entre lesquelles existe une homologie.

Mais il ne s'agit pas de points homologues pris au hasard sur l'objet : un point repère est aussi choisi en fonction de la quantité d'information qu'il « concentre » d'un point de vue des variations de formes et de leur importance d'un point de vue structurel.

On distingue 3 grands types de points concentrant ces informations. Ces points ont une signification à la fois biologique et géométrique (Bookstein, 1991) :

- **type I** : jonction entre 2 tissus biologiques pouvant être de même nature ou non. Dans notre cas, les sutures osseuses à l'intersection de 2 os ou plus (exemple : sur le bord externe de la mâchoire supérieure, jonction entre les 2 prémaxillaires),
- **type II** : maximum de courbure d'une structure résultant de processus morphogénétiques locaux (exemple : sur la voûte palatine, maximum de courbure de la jonction des 2 prémaxillaires),
- **type III** : point extrême (exemple : extrémité postérieure du processus osseux de la crête supra-occipitale).

Le choix des points repères pour notre étude a été guidé par la bibliographie détaillant des éléments de morphométrie des différents os de tortues marines, ou de reptiles en général. Il existe très peu d'études sur le sujet : à notre connaissance, seuls les travaux de Claude *et al.* (2004) traitent des variations morphologiques du crâne de plusieurs tortues, ceux de Kamezaki (1995, 1997), Duron-Dufrenne et Bour (1988) des variations morphologiques du crâne des tortues marines et ceux de Zangerl (1988) des variations des différentes parties du squelette des tortues marines. De nombreux ouvrages traitent de morphologie, mais non de morphologie comparative (Carr, 1952 ; Romer, 1956 ; Gaffney, 1979 ; Hirayama, 1992).

Claude *et al.* (2004) ont proposé une approche géométrique portant exclusivement sur le crâne, ne comprenant pas la mandibule. Ils ont comparé les variations de formes, en relation principalement avec le régime alimentaire, de 85 espèces de tortues comprenant des *Emydidae* et des *Testudinidae* aquatiques et terrestres.

Kamezaki (1995, 1997) a publié 2 articles sur les variations morphologiques du crâne de *Chelonia mydas* et *Caretta caretta* en relation avec leur aires géographiques de ponte dans le monde. Il s'agit d'une approche plus morphométrique classique que morpho-géométrique, qui donne cependant un bon aperçu des distances sur le crâne qui permettent le mieux de discriminer les individus.

Duron-Dufrenne et Bour (1988) ont décrit d'un point de vue qualitatif les variations observées sur les crânes de toutes les espèces de tortues marines. Cette approche permet aussi de cibler les éléments les plus significatifs pour la discrimination.

Zangerl (Zangerl 1948, 1953, 1958, 1969 ; Zangerl *et al.*, 1988), dans ses nombreux travaux, a le premier proposé des mesures sur l'humérus, le fémur, les ceintures pelvienne et scapulaire, le plastron, permettant de séparer les différentes espèces de tortues marines. Il s'agit là aussi de morphométrie : il utilise plusieurs mesures, des angles et des ratios.

Ces approches ont montré leurs limites dans la mesure où d'un point de vue statistique leur traitement est relativement complexe et souvent réalisé sans tester les hypothèses nécessaires à l'application des analyses. En morphométrie géométrique, on exclut souvent ce type de mesures pour ne pas rentrer dans des calculs souvent faux, étant donnée la difficulté de tester les hypothèses qui autorisent ces calculs.

Enfin, Depecker et Berge (2006) et Depecker et Renous (2006) présentent deux analyses de morphométrie géométrique sur l'ordre des *Chelonii* en y incluant des spécimens de tortues marines, parmi respectivement 57 et 69 espèces de tortues. L'une porte sur la ceinture scapulaire en connexion ligamentaire ou osseuse (la scapula et le coracoïde ne sont pas séparés) et l'autre sur le fémur.

A partir de ces informations, il a été possible de choisir les points repères. La pratique a ensuite permis de réorienter quelque peu le choix des points.

Dans la collection de squelettes de tortues marines étudiée, nombre de ces squelettes ne sont pas entiers. Certains os présents sont parfois même cassés. Il a donc fallu, pour maximiser le nombre d'individus complets et éviter les données manquantes, ne sélectionner que certains os et supprimer / ajouter / reformuler des points repères.

Le temps dont nous avons disposé pour étudier cette collection de référence a aussi réduit la quantité de matériel que nous avons pu étudier.

2-2-2-Détails des points repères retenus sur les os (figures 6 à 10, tableaux 3 à 12)

Tableau 3. Résumé des méthodologies choisies par type d'os.

<p>Structures Pour les structures paires, le choix par défaut s'est porté sur la gauche, à moins qu'elle ne soit absente</p>	<p>Méthodologie sélectionnée</p>
crâne	3D, Microscribe : 50 points repères
mandibule	3D, Microscribe : 12 points repères
humérus	2D, photographie : x points repères sur face ventrale, x points repères sur face dorsale + 3D, Microscribe : contour des épiphyses
scapula	2D, photographie : x points repères + 3D, Microscribe : contour de l'épiphyse
coracoïde	2D, photographie : x points repères + 3D, Microscribe : contour de l'épiphyse
fémur	2D, photographie : x points repères sur face ventrale, x points repères sur face dorsale + 3D, Microscribe : contour des épiphyses
pubis	2D, photographie : x points repères + 3D, Microscribe : contour de l'épiphyse

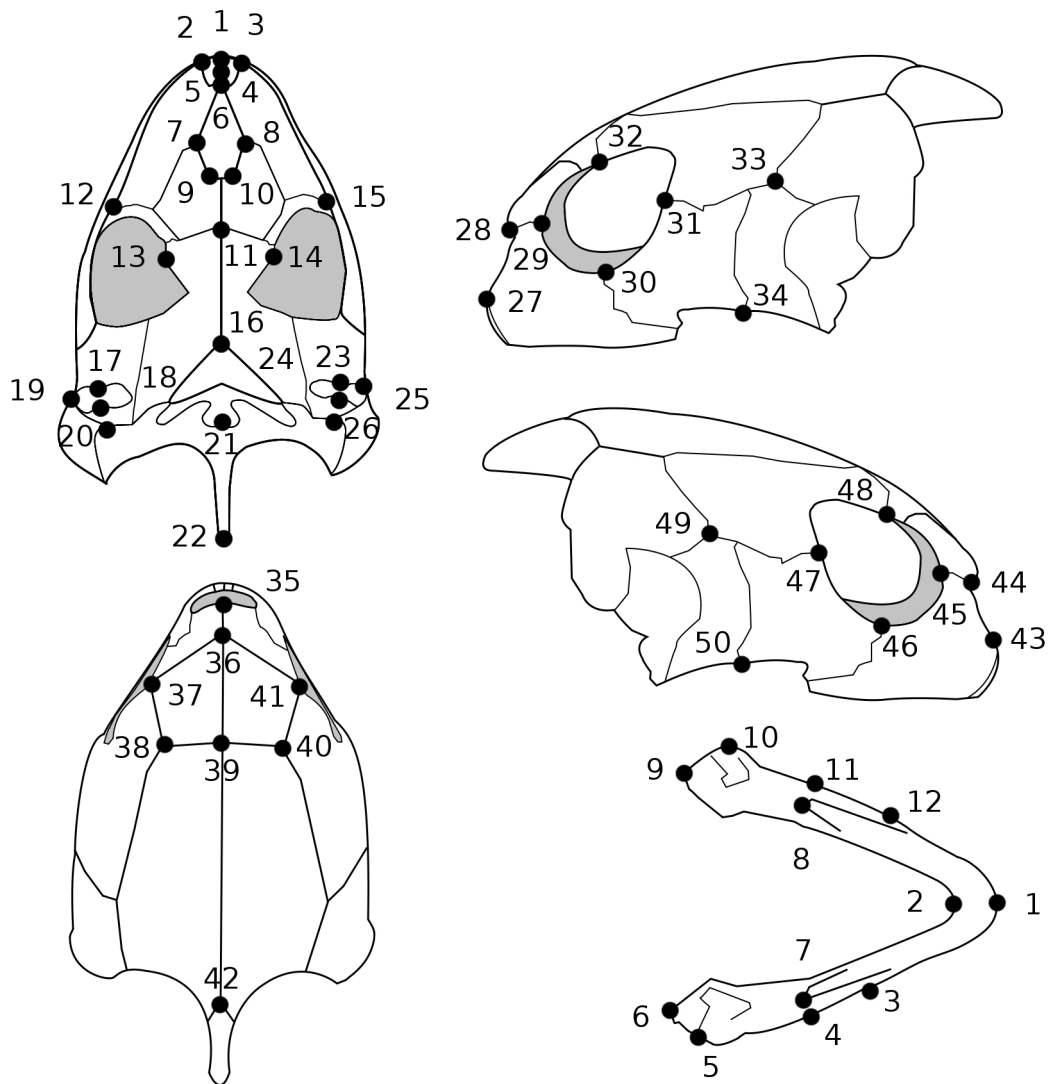


Figure 6. Points repères choisis pour le crâne et la mandibule.

Tableau 4. Points repères choisis pour le crâne.

Num.	Description	Type (Bookstein, 1991)
1	sur le bord externe de la mâchoire supérieure : suture entre les 2 prémaxillaires	I
2,3	sur le bord externe de la mâchoire supérieure : <ul style="list-style-type: none"> • suture entre prémaxillaire droit et maxillaire droit • suture entre prémaxillaire gauche et maxillaire gauche 	I
4	sur la voûte palatine : maximum de courbure de la suture des 2 prémaxillaires	II
5,6	sur la voûte palatine : <ul style="list-style-type: none"> • suture entre les 2 maxillaires et les 2 prémaxillaires • suture entre le vomer et les 2 maxillaires 	I

	rem. : 5 et 6 sont confondus sur certaines espèces et relevés au même endroit	
7,8	sur la voûte palatine : <ul style="list-style-type: none"> ● suture entre le vomer, le maxillaire droit et le palatin droit ● respectivement gauche 	I
9,10	sur la voûte palatine et bord cavité nasale : <ul style="list-style-type: none"> ● suture entre le vomer et le palatin droit ● respectivement gauche 	I
11	sur la voûte palatine : suture entre les 2 ptérygoïdes et le vomer	I
12,15	sur le bord externe de la mâchoire supérieure : <ul style="list-style-type: none"> ● suture entre le jugal droit et le maxillaire droit ● respectivement gauche 	I
13,14	sur la voûte palatine : <ul style="list-style-type: none"> ● processus ptérygoidien externe ● respectivement gauche 	III
16	maximum de courbure du basisphénoïde	II
17,23	maximum de courbure antérieur de la surface articulaire mandibulaire droite <ul style="list-style-type: none"> ● respectivement gauche 	II
18,24	maximum de courbure postérieur de la surface articulaire mandibulaire droite <ul style="list-style-type: none"> ● respectivement gauche 	II
19,25	suture entre le quadratojugal et le processus articulaire du carré droit <ul style="list-style-type: none"> ● respectivement gauche 	I
20,26	suture entre l'opisthotique, le squamosal et le processus articulaire du carré droit <ul style="list-style-type: none"> ● respectivement gauche 	I
21	maximum de courbure postérieur du basioccipital	II
22	extrémité postérieure du supraoccipital	III
27,43	en vue dorsale, sur le bord de l'ouverture externe des narines : <ul style="list-style-type: none"> ● suture entre le prémaxillaire droit et maxillaire droit ● respectivement gauche 	I
28,44	en vue dorsale, sur le bord de l'ouverture externe des narines : <ul style="list-style-type: none"> ● suture entre le préfrontal droit et maxillaire droit ● respectivement gauche 	I
35	en vue dorsale, sur le bord de l'ouverture externe des narines : suture entre les 2 préfrontaux	I
29,45	en vue latérale, sur le bord de la cavité orbitaire : <ul style="list-style-type: none"> ● suture entre le préfrontal droit et le maxillaire droit ● respectivement gauche 	I
30,46	en vue latérale, sur le bord de la cavité orbitaire : <ul style="list-style-type: none"> ● suture entre le jugal droit et le maxillaire droit ● respectivement gauche 	I
31,47	en vue latérale, sur le bord de la cavité orbitaire : <ul style="list-style-type: none"> ● suture entre le jugal droit et le postorbitaire droit ● respectivement gauche 	I
32,48	en vue latérale, sur le bord de la cavité orbitaire : suture entre le postorbitaire droit et le préfrontal droit	I

	• respectivement gauche	
33,49	en vue latérale : • suture entre le quadratojugal droit, le postorbitaire droit et le squamosal droit • respectivement gauche	I
34,50	en vue latérale, sur le bord inférieur et postérieur de la mâchoire supérieure : • suture entre le quadratojugal droit et le jugal droit • respectivement gauche	I
36	en vue dorsale : suture entre les deux frontaux et préfrontaux	I
37,41	• suture entre le préfrontal droit, le frontal droit et le postorbitaire droit • respectivement gauche	I
38,40	suture entre le pariétal droit, le frontal droit et le postorbitaire droit • respectivement gauche	I
39	suture entre les 2 pariétaux et les 2 frontaux	I
42	suture entre les pariétaux et le supraoccipital	I

Tableau 5. Points repères choisis pour la mandibule.

Num.	Description	Type (Bookstein, 1991)
1	extrémité antérieure de la mandibule	III
2	sommet de l'angle formé par le bord postérieur des branches mandibulaires	III
3,12	maximum de courbure du foramen dentofaciale majus droit de l'os dentaire vers l'avant • respectivement gauche	III
4,11	angle inférieur formé par le dentaire droit à la suture du surangulaire droit • respectivement gauche	III
5,10	extrémité de la suture entre le processus articulaire droit et le surangulaire droit • respectivement gauche	III
6,9	limite antérieure de la fosse de Meckel droite en contact avec le coronoïde droit • respectivement gauche	III
7,8	limite postérieure de la fente formée par l'angulaire droit et le préarticulaire droit • respectivement gauche	III

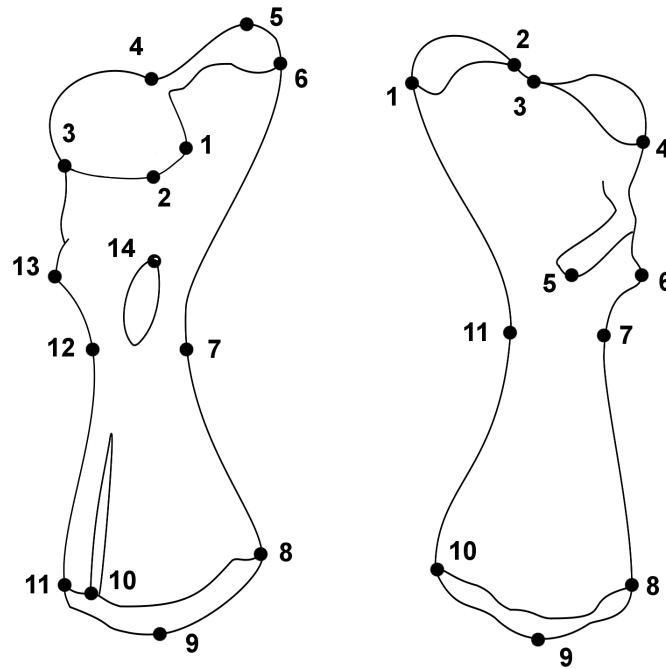


Figure 7. Points repères choisis pour l'humérus en vues dorsale (à gauche) et ventrale (à droite).

Tableau 6. Points repères choisis pour l'humérus en vue dorsale.

Num.	Description de la vue dorsale	Type (Bookstein, 1991)
1	maximum de courbure dorsale et postérieure de la tête humérale	II
2	maximum de courbure dorsale et distale de la tête humérale	II
3	bord antérieur de la tête humérale	III
4	bord postérieur de la tête humérale à la limite de la grande tubérosité	II
5	maximum de courbure de la grande tubérosité	II
6	extrémité postérieure de la grande tubérosité	III
7	maximum de courbure du bord postérieur de la diaphyse	II
8	extrémité antérieure du condyle radial	III
9	maximum de courbure du bord distal du condyle radial	II
10	bord antérieur de la gouttière ectépicondylienne sur le condyle radial	I
11	limite antérieure du condyle radial	III
12	maximum de courbure du bord antérieur de la diaphyse	II
13	limite proximale du processus médial	III
14	limite proximale de l'insertion du <i>latissimus dorsi</i>	I

Tableau 7. Points repères choisis pour l'humérus en vue ventrale.

Num.	Description de la vue ventrale	Type (Bookstein, 1991)
1	bord postérieur de la grande tubérosité	III
2	limite antérieure de la grande tubérosité	III
3	limite postérieure de la petite tubérosité	III
4	extrémité antérieure de la petite tubérosité	III
5	bord distal du processus latéral (crête deltoïdienne)	III
6	maximum de courbure du processus médial	II
7	maximum de courbure du bord antérieur de la diaphyse	II
8	extrémité antérieure du condyle radial	III
9	maximum de courbure du bord distal du condyle radial	II
10	extrémité postérieure du condyle radial	III
11	maximum de courbure du bord postérieur de la diaphyse	II

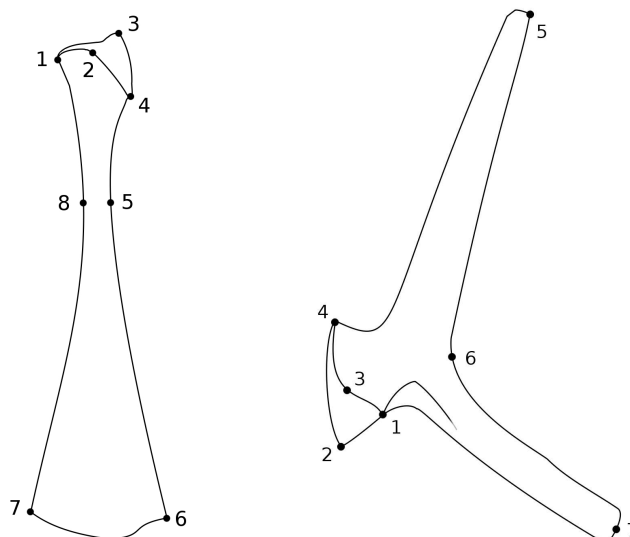


Figure 8. Points repères choisis pour le coracoïde (à gauche) et la scapula (à droite) en vues dorsales.

Tableau 8. Points repères choisis pour le coracoïde.

Num.	Description	Type (Bookstein, 1991)
1	limite externe de la facette articulaire humérale	III
2	limite interne dorsale de la facette articulaire humérale	III
3	limite interne ventrale de la facette articulaire humérale	III
4	limite interne de la facette articulaire scapulaire	III
5	maximum de courbure du bord interne du corps	II
6	extrémité postérieure interne du corps	III
7	extrémité postérieure externe du corps	III
8	maximum de courbure du bord externe du corps du coracoïde	II

Tableau 9. Points repères choisis pour la scapula.

Num.	Description	Type (Bookstein, 1991)
1	limite interne de la facette articulaire coracoïdienne	II
2	limite externe de la facette articulaire coracoïdienne	III
3	limite postérieure interne de la facette humérale	II
4	limite antérieure de la facette humérale	III
5	extrémité interne dorsale de la scapula	III
6	maximum de courbure interne formé par la scapula et le processus acromial	II
7	extrémité inférieure du processus acromial	III

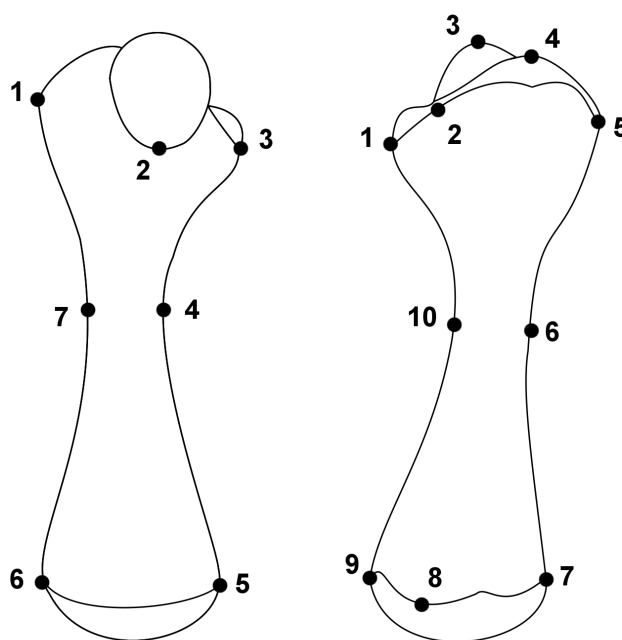


Figure 9. Points repères choisis pour le fémur en vues dorsale (à gauche) et ventrale (à droite).

Tableau 10. Points repères choisis pour le fémur en vue dorsale.

Num.	Description en vue dorsale	Type (Bookstein, 1991)
1	limite antérieure du grand trochanter	III
2	maximum de courbure distale de la tête fémorale	II
3	limite postérieure du petit trochanter	III
4	maximum de courbure du bord postérieur de la diaphyse	II
5	limite postérieure de la surface articulaire fibulaire	III
6	limite antérieure de la surface articulaire tibiale	III
7	maximum de courbure du bord antérieur de la diaphyse	II

Tableau 11. Points repères choisis pour le fémur en vue ventrale.

Num.	Description de la vue ventrale	Type (Bookstein, 1991)
1	limite antérieure du petit trochanter	III
2	dépression de la crête intertrochantérienne	III
3	maximum de courbure de la tête fémorale	III
4	maximum de courbure du grand trochanter	III
5	limite antérieure du grand trochanter	III
6	maximum de courbure du bord antérieur de la diaphyse	II
7	limite antérieure de la surface articulaire tibiale	III
8	limite postérieure de la surface articulaire tibiale	II
9	limite postérieure de la surface articulaire fibulaire	III
10	maximum de courbure du bord postérieur de la diaphyse	II

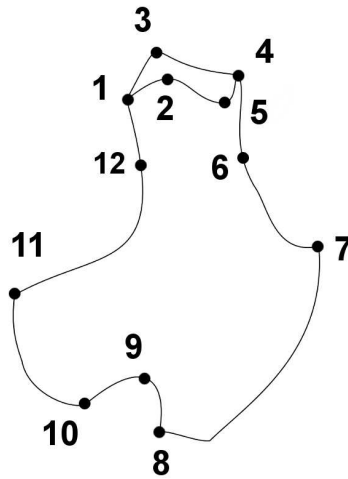


Figure 10. Points repères choisis pour le pubis.

Tableau 12. Points repères choisis pour le pubis.

Num.	Description	Type (Bookstein, 1991)
1	limite externe de la facette articulaire fémorale (acetabulum)	III
2	limite interne de la facette articulaire fémorale (acetabulum)	III
3	limite externe de la facette articulaire iliaque	III
4	limite interne de la facette articulaire iliaque	II
5	limite ventrale de la facette articulaire ischiatique	III
6	maximum de courbure du bord interne du corps osseux	II
7	extrémité postérieure de la symphyse pubienne	III
8	extrémité antérieure externe de la symphyse pubienne	III
9	maximum de courbure de l'extrémité interne du processus pubien antérieur	III
10	extrémité antérieure du processus pubien antérieur	II
11	extrémité postérieure du processus pubien antérieur	III
12	maximum de courbure du bord externe du corps du pubis	III

2-3-Préparation des données avant les analyses statistiques

Dans toute cette partie, nous avons utilisé de nombreux programmes informatiques pour répondre à différents objectifs. Le tableau 13 indique les langages de programmation utilisés et les auteurs de ces programmes qui nous ont servi pour cette étude.

Tableau 13. Résumé des programmes, langages et logiciels utilisés pour notre étude.

Objectifs des programmes	détails	langage	auteurs
manipulation des fichiers	génération automatique des listes de noms de spécimens par type d'os	Bash / Linux	C. Bole
	fermeture des contours 3D	Bash / Linux	C. Bole
méthodes de superposition	points repères (2D et 3D)	R	M. Baylac
	alignement des contours 3D selon les axes principaux	R	C. Bole
	suppression automatique des cas de symétrie miroir après superposition	R	C. Bole
modélisation visualisation des objets	points repères (2D et 3D)	R	M. Baylac
	calcul des coefficients de Fourier 3D	R	C. Bole (à partir des travaux de J. Claude en 2D)

2-3-1-Pourquoi préparer les données ?

Les analyses statistiques pour l'étude de comparaison des formes faisant suite au positionnement des points repères ou des relevés de contours nécessitent au préalable des transformations géométriques. En effet, pour pouvoir comparer non pas des distances mais la conformation, il est nécessaire d'aligner les objets et de calculer leur composante de taille.

Pour les os dont les formes ont été relevées sur la base de points repères, la méthode la plus couramment utilisée et donnant les meilleurs résultats est la « superposition Procruste » (parfois appelée « Procruste », d'après l'étymologie) qui tient compte de la variance entre les points homologues.

Dans le cas particulier des contours, comme il s'agit par définition de formes continues fermées dont le relevé est pratiqué par le positionnement d'un nombre fini de points aléatoires, il est nécessaire de réaliser une modélisation après l'alignement. A partir d'une estimation discrète du contour par un nombre fini de point, la décomposition en Fourier elliptiques permet d'obtenir des fonctions continues qui synthétisent le contour. C'est ensuite la géométrie même du contour qui permet de les superposer.

2-3-2-Cas des points repères : la superposition Procuste

La superposition Procuste permet de mettre les points repères à une même échelle et de séparer d'un côté les variations liées à la taille indépendamment des proportions relatives et d'un autre côté celles liées aux proportions relatives indépendamment des variations de taille. Elle se déroule en trois étapes :

Pour illustrer graphiquement la superposition Procuste, nous présentons ici, pour chacune des trois étapes, le résultat graphique sur 4 coordonnées que nous avons-nous même relevées sur 2 cavités orbitaires gauche (points repères : 29, 30, 31 et 32) de *Caretta caretta*, l'une juvénile (P34) et l'autre adulte (P39). La figure 11 représente les coordonnées des cavités orbitaires des deux spécimens dans le même repère avant superposition.

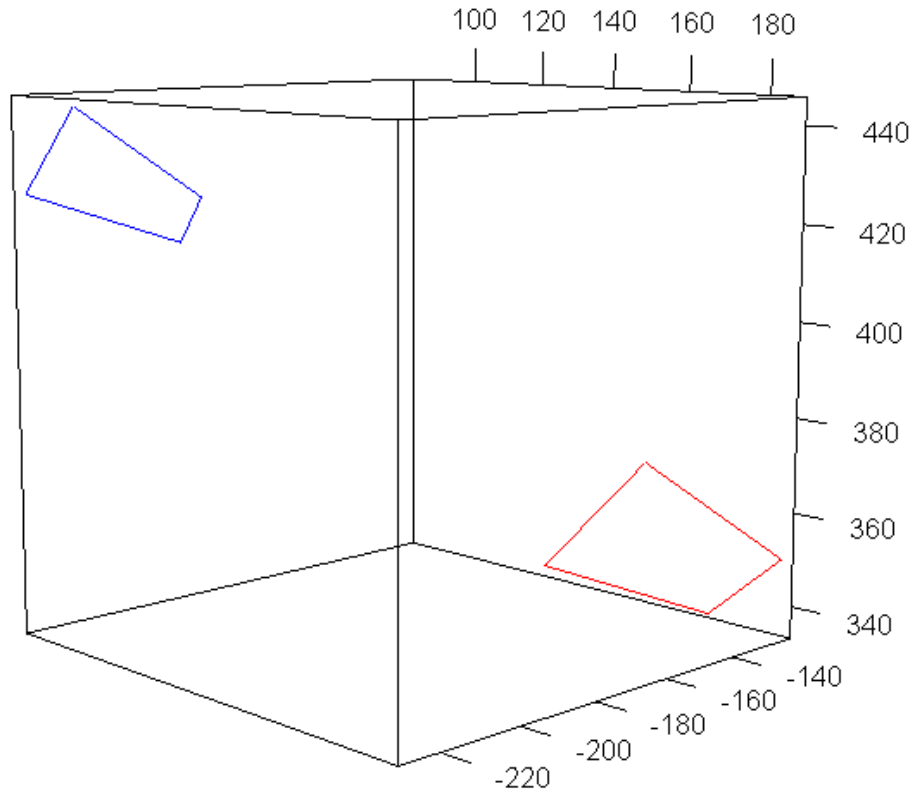


Figure 11. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) comme elles ont été mesurées.

a-Superposition par translation à partir des centres de tous les objets à comparer (figure12)

Il s'agit d'appliquer une opération de translation à tous les individus afin de les centrer sur un même point. Pour chaque objet, le vecteur de translation est calculé comme le vecteur allant du centre de l'objet (barycentre) à l'origine du repère (0, 0, 0).

Ce centre est défini mathématiquement pour chaque objet par le point C où la somme des carrés des écarts de tous les points repères à ce point est minimale.

En trois dimensions :

$$C(x,y,z) = \min\left(\sum_{i=1}^{npr} Pr(x_i, y_i, z_i) - c(a,b,c)\right)$$

avec :

- $C(x,y,z)$ les coordonnées du centre C ,
- npr le nombre de points repères,
- $Pr(x_i, y_i, z_i)$ les coordonnées du $i^{\text{ème}}$ point repère,
- $c(a,b,c)$ le centre c de coordonnées a,b,c lors de la recherche itérative de $C(x,y,z)$.

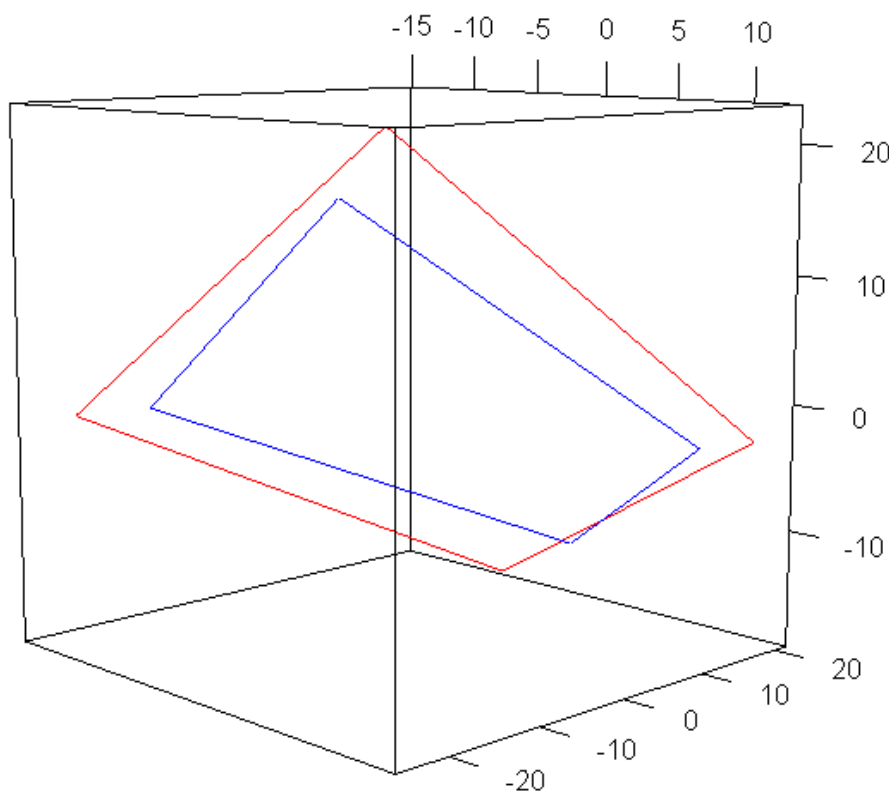


Figure 12. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) après translations.

b-Mise à l'échelle (figure 13)

Pour extraire l'information de taille et isoler les informations de conformation, il convient de mettre tous les objets centrés à la même échelle.

Toutes les coordonnées de tous les objets superposés sont divisées par la racine carrée de la somme des carrés des écarts entre le centre C et chacun de leurs points :

$$y'_1 = \frac{y_1}{\sqrt{\sum_{i=1}^{npr} (\text{Pr}(xi, yi, zi) - C)^2}}$$

avec :

- y_1 la coordonnée y du point repère 1,
- y'_1 la coordonnée centrée y du point repère 1.

Chacune des composantes des coordonnées de Pr' (Pr mis à l'échelle) est donc dépendante de tous les x_i , y_i et z_i .

Le nombre $\sqrt{\sum_{i=1}^{npr} (\text{Pr}(xi, yi, zi) - C)^2}$ caractéristique de chaque objet est appelé la taille centroïde. Il représente l'information de taille supprimée pour la mise à l'échelle.

On remarque au travers de cette formule deux points notables de méthodologie :

- i- l'importance de marquer sur les objets les mêmes points repères, sans quoi la mise à l'échelle n'aurait plus autant de sens. Chaque objet est divisé par la taille centroïde qui prend en compte la totalité des coordonnées x , y et z , ce qui donne un aperçu global de la taille.
- ii- l'importance de bien mesurer tous les points sur chaque objet (objets entiers : soit pas de valeur manquante), sans quoi il serait nécessaire de rajouter à la formule le nombre de points mesurés sur chaque objet pour pondérer la taille centroïde. Cette taille centroïde représente donc l'écart type non pondéré de la variabilité des coordonnées en x , y et z . Le nombre de points repères étant le même, il n'est donc pas nécessaire de le pondérer : cela reviendrait à diviser chaque coordonnée par le même nombre npr , rajoutant au résultat une composante inutile.

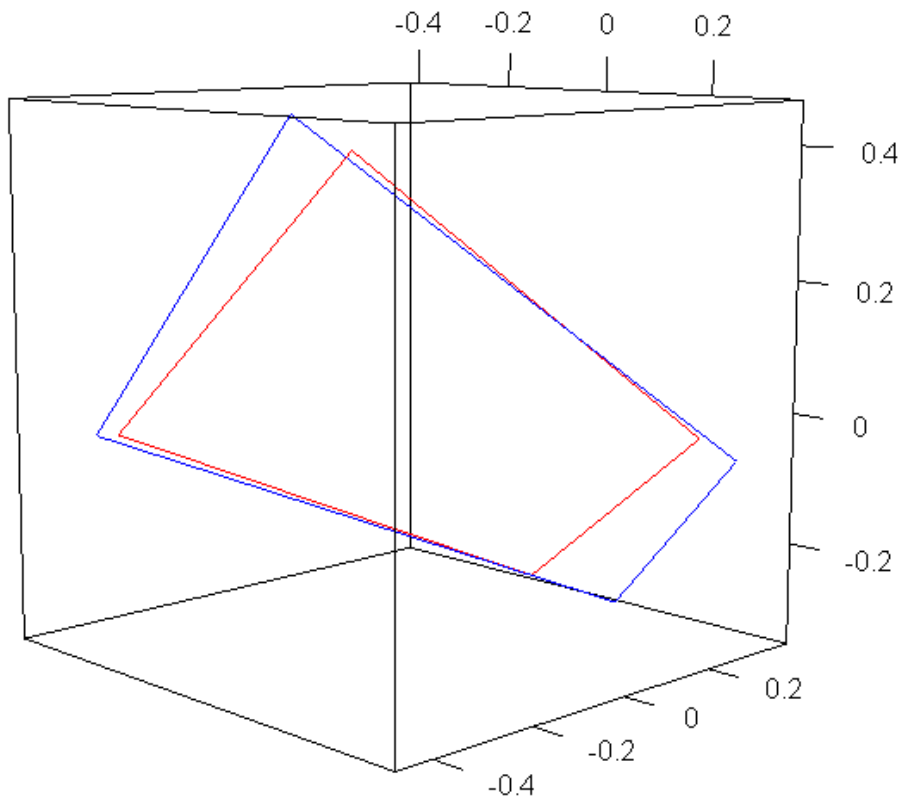


Figure 13. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitales de P34 (bleu) et P39 (rouge) après translations et mise à l'échelle.

c-Rotation (figure 14)

Tous les objets sont mis en rotation autour de leur centre C et positionnés de manière à minimiser la somme des carrés des écarts entre chaque point homologue.

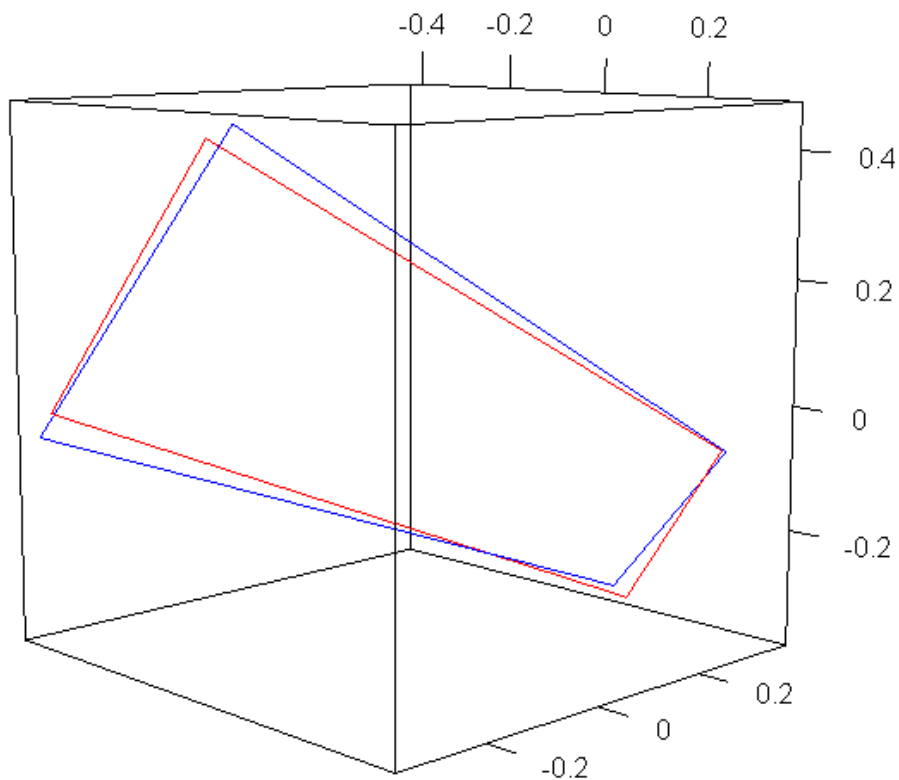


Figure 14. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) après translations, mise à l'échelle et rotations.

Ces trois étapes réalisées, les coordonnées des objets peuvent être comparées directement car elles sont dans un même repère. Les variations mesurées sont celles liées aux différences de conformations dans la mesure où le facteur de taille a été supprimé et stocké dans un vecteur de dimension égale au nombre d'objets et appelé le vecteur des tailles centroïdes.

Un graphique « consensus » peut être calculé à partir de l'ensemble des coordonnées après superposition (figure 15). Il s'agit de la moyenne sur x , y et z de chaque point repère homologue. Il donne la conformation moyenne de l'objet.

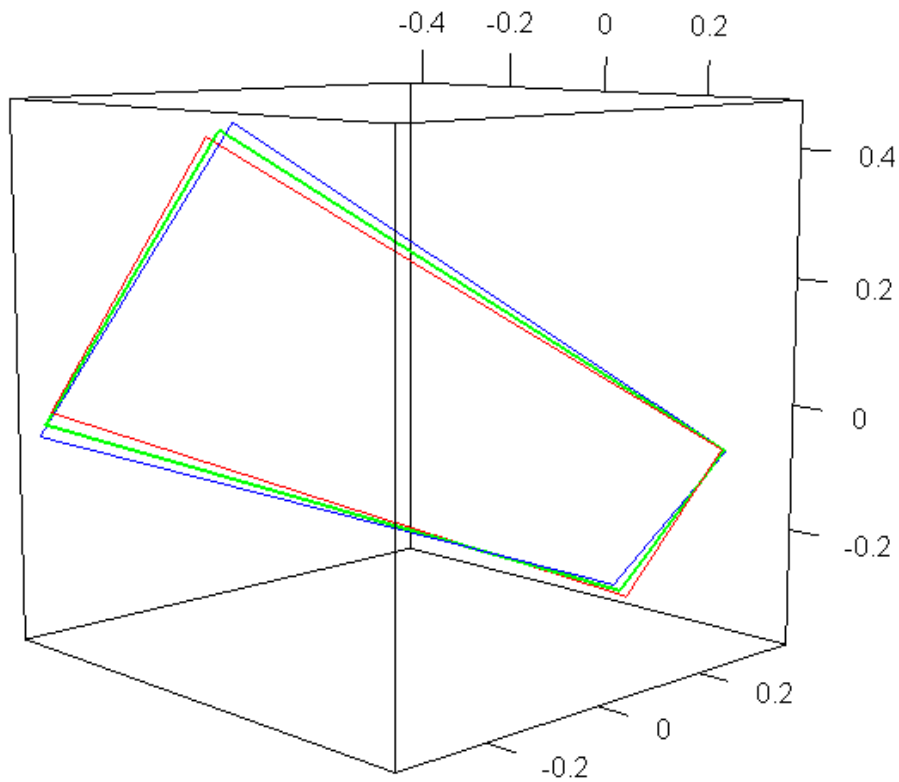
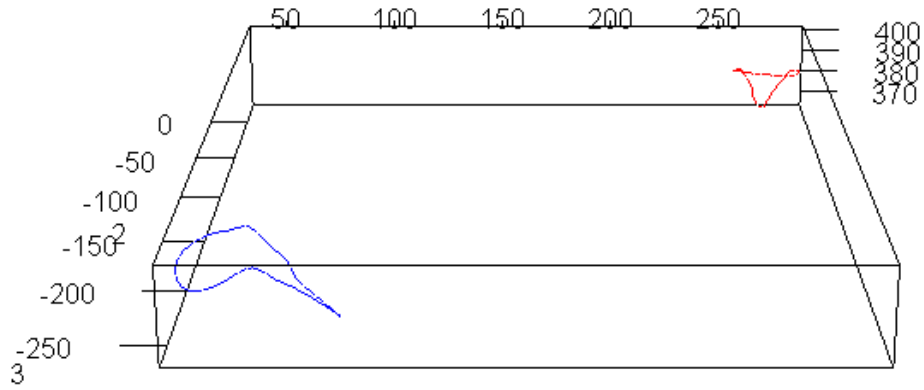


Figure 15. Représentation graphique des coordonnées des cavités orbitaires de P34 (bleu) et P39 (rouge) après translations, mise à l'échelle et rotations ET graphique consensus (vert).

2-3-3-Cas des points contours : modélisation et superposition

Pour illustrer graphiquement la méthode de superposition appliquée aux contours, nous présentons ici pour chacune des trois étapes, le résultat graphique obtenu pour les contours des facettes articulaires de l'os coracoïde des spécimens 5713 (*Chelonia agassizii* adulte) et P38 (*Caretta caretta* adulte). La figure 16 représente les coordonnées des contours des deux spécimens dans le même repère avant superposition.

Initialement, la projection des coordonnées fait apparaître les deux contours dans deux référentiels différents.



1

Figure 16. Graphique des coordonnées des contours des facettes articulaires de l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 tels qu'ils ont été mesurés au Microscribe (rouge : 5713 ; bleu : P38).

a-Centrage réduction des contours discrets (figure 17)

Pour mettre tous les contours à une même échelle et ainsi pouvoir comparer indépendamment les tailles et les conformations, les coordonnées mesurées des contours sont centrées sur le point (0,0,0) puis réduites par leur périmètre. Cette valeur de réduction reflète la taille de la structure mesurée et porte aussi le nom « taille centroïde ».

Soit X , Y et Z les vecteurs des n coordonnées en x , y et z , relevées sur un contour donné, avec $X = [x_1, x_2, \dots, x_n]$ et respectivement la même définition en Y et Z , les vecteurs coordonnées centrées réduites X_{cr} , Y_{cr} et Z_{cr} se calculent :

$$X_{cr} = \frac{X - \mu(X)}{\sqrt{\sum_{i=2}^n [(x_i - x_{i-1})^2 + (y_i - y_{i-1})^2 + (z_i - z_{i-1})^2] + (x_1 - x_n)^2 + (y_1 - y_n)^2 + (z_1 - z_n)^2}}$$

$$Y_{cr} = \frac{Y - \mu(Y)}{\sqrt{\sum_{i=2}^n [(x_i - x_{i-1})^2 + (y_i - y_{i-1})^2 + (z_i - z_{i-1})^2] + (x_1 - x_n)^2 + (y_1 - y_n)^2 + (z_1 - z_n)^2}}$$

$$Z_{cr} = \frac{Z - \mu(Z)}{\sqrt{\sum_{i=2}^n [(x_i - x_{i-1})^2 + (y_i - y_{i-1})^2 + (z_i - z_{i-1})^2] + (x_1 - x_n)^2 + (y_1 - y_n)^2 + (z_1 - z_n)^2}}$$

avec : $\mu(X)$, $\mu(Y)$ et $\mu(Z)$ les moyennes des coordonnées en x , y et z respectivement.

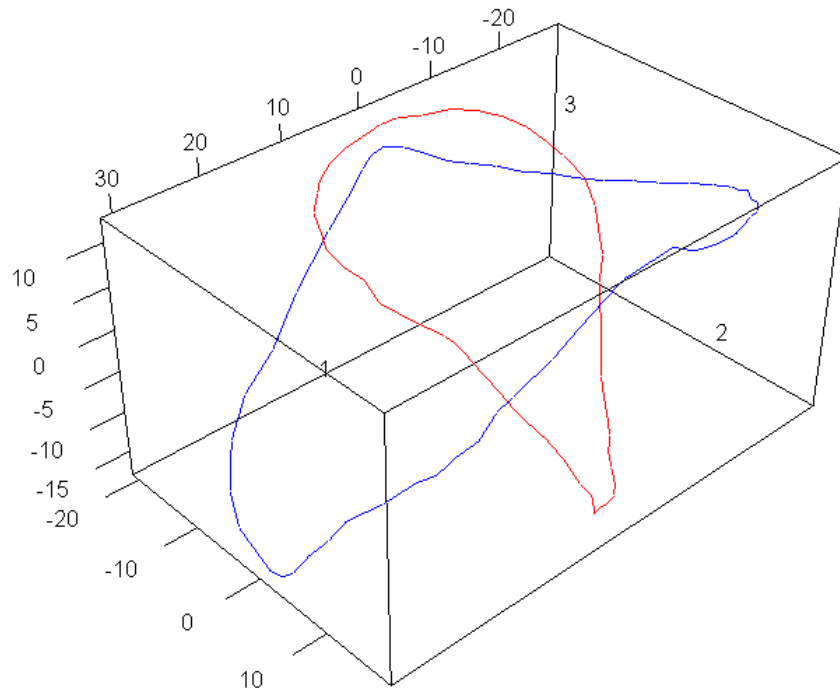


Figure 17. Graphique des coordonnées des contours des facettes articulaires de l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 centrés réduits (rouge : 5713 ; bleu : P38).

b-Superposition des contours (figure 18)

Pour tous les contours des épiphyses et facettes articulaires d'un même type d'os, la méthode de superposition des contours que nous avons utilisée est fondée sur leur orientation le long des axes principaux de variation. Cette technique donne des résultats satisfaisants pour les objets présentant un petit nombre d'axes de symétrie.

Les axes principaux des contours sont calculés à partir d'analyses en composantes principales sur les coordonnées centrées réduites des contours discrets.

L'ACP sur un jeu de données à n colonnes permet de rechercher une base de n vecteurs propres orthogonaux dans lesquels les projections de ces données présentent des variances des plus élevées aux plus basses.

Dans notre cas, les données sont les coordonnées x , y et z des contours des épiphyses (et facettes articulaires) et leurs projections dans la base des vecteurs propres orientent les

contours le long des axes principaux de variation que l'on suppose similaires pour un os donné. Cette supposition se justifie par les ressemblances entre géométries des contours d'un même type d'os.

Toutefois, cette méthode peut échouer sur des structures ayant une symétrie radiale (cas des cercles, carrés, triangles, etc.). Nous avons rencontré ce type de symétries pour un petit nombre de facettes articulaires de pubis et ces structures ont dû être superposées « à l'œil ».

Les valeurs des projections par l'ACP n'ayant pas de sens topologique particulier, une correction, réalisée à partir du signe du premier point du contour sur les trois axes principaux, est réalisée. Elle évite les effets de symétrie miroir potentiellement générés par l'ACP.

Dans certains cas particuliers où les coordonnées projetées des premiers points des contours se trouvent trop proches de 0, une correction sur le signe de la moyenne du premier quart des points est réalisée.

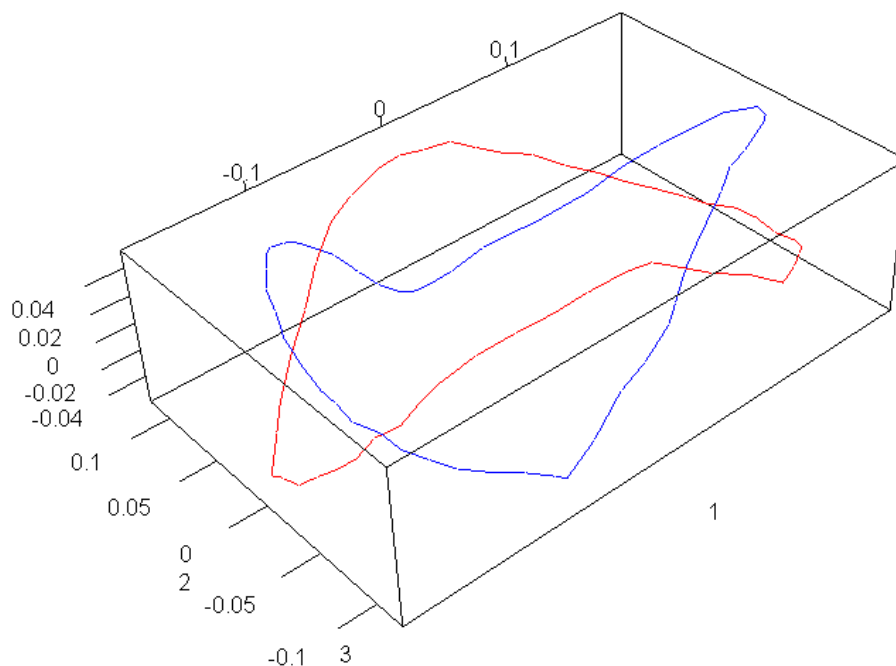


Figure 18. Projections des coordonnées des contours de l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 centrés réduits selon les trois axes principaux de l'ACP (rouge : 5713 ; bleu : P38).

Sur cet exemple, les deux contours sont bien alignés le long de leurs axes principaux de variation. Mais on remarque entre eux deux symétries miroirs sur l'axe 1 et l'axe 3 (figure 18) de l'ACP. Ces symétries sont liées à l'ACP et nécessitent un changement de signe sur les coordonnées x et z (figure 19). Toutes ces symétries sont repérées à l'aide d'un programme qui évalue et compare le signe du premier point de chaque contour et contraint les contours à être superposés.

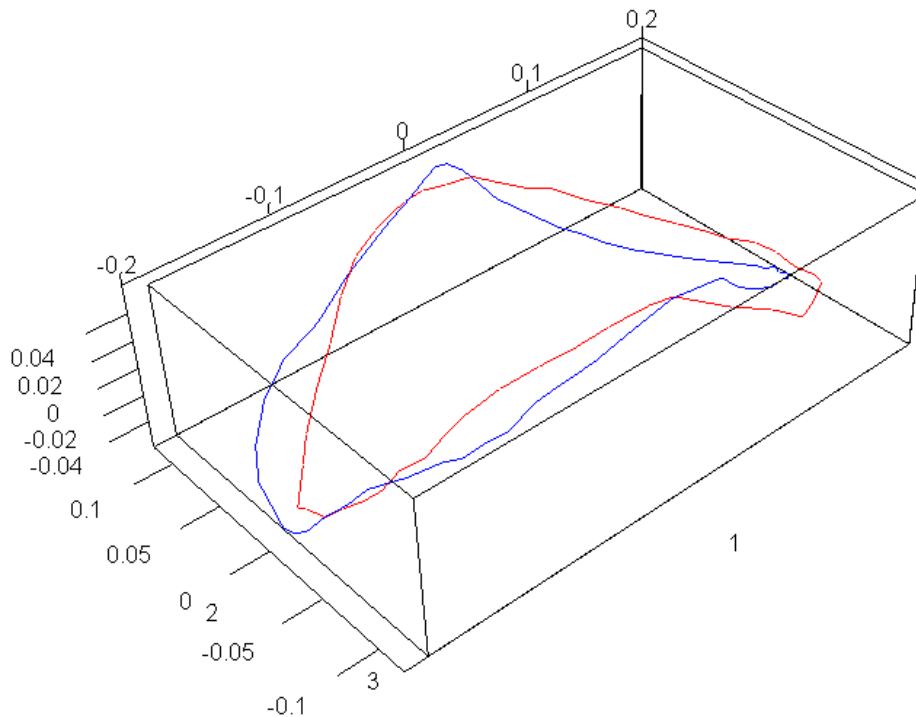


Figure 19. Projections des coordonnées des contours de l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 centrés réduits selon les trois axes principaux de l'ACP avec correction des symétries miroirs (rouge : 5713 ; bleu : P38).

c-Ajustement d'une fonction continue à un contour discret

Un contour fermé peut être modélisé par une fonction périodique de période égale à son périmètre P . La méthode de prise des points impose au contour d'être discret (nombre fini de n points). A partir de n points définis par des coordonnées cartésiennes (x, y, z) , on cherche donc une fonction périodique continue capable de décrire au mieux la forme du contour.

Les travaux de Kuhl et Giardana (1982, dans Frieß et Baylac, 2003) décrivent une méthode fondée sur les séries de Fourier qui permet de répondre correctement à cette problématique : l'utilisation des Fourier elliptiques. Contrairement à d'autres approches fondées sur d'autres modèles mathématiques comme les fonctions de Bézier, les Fourier simple sur rayons, les Fourier simple sur tangentes, les Fourier elliptiques apportent de nombreux avantages. Elles permettent notamment de simplifier la prise des points, d'envisager une normalisation par rapport à la taille et aussi d'obtenir des fonctions qui s'ajustent plus aisément aux contours, qu'ils soient simples ou complexes (Rohlf et Archie, 1984 ; Crampton, 1995, dans Claude, 2008 ; Loy *et al.*, 2000 ; Schmittbuhl *et al.*, 2002 ; Frieß et Baylac, 2003 ; Claude, 2008).

La modélisation par les Fourier elliptiques consiste à décomposer la forme du contour en une somme d'ellipses (appelées « harmoniques ») de formalisation mathématique plus simple. Plus le nombre d'harmoniques est élevé et plus l'ajustement au contour est précis et en théorie l'ajustement parfait correspond à un nombre infini d'harmoniques.

Le contour se définit par le vecteur fonction :

$$V(t) = \begin{bmatrix} x(t) = \frac{a_0}{2} + \sum_{h=1}^H a_h \cos\left(\frac{2h\pi t}{T}\right) + b_h \sin\left(\frac{2h\pi t}{T}\right) \\ y(t) = \frac{c_0}{2} + \sum_{h=1}^H c_h \cos\left(\frac{2h\pi t}{T}\right) + d_h \sin\left(\frac{2h\pi t}{T}\right) \\ z(t) = \frac{e_0}{2} + \sum_{h=1}^H e_h \cos\left(\frac{2h\pi t}{T}\right) + f_h \sin\left(\frac{2h\pi t}{T}\right) \end{bmatrix}$$

où $x(t)$, $y(t)$ et $z(t)$ sont les coordonnées de x , y et z à l'abscisse curviligne t , avec $t \in [0, T]$, T , le périmètre du contour, H le nombre total d'harmoniques et (a_0, c_0, e_0) , (a_h, b_h) , (c_h, d_h) , et (e_h, f_h) les coefficients de Fourier avec $h \in [1, H]$.

La résolution des coefficients donne pour (a_h, b_h) :

$$a_h = \frac{2}{T} \int_0^T x(t) \cos\left(\frac{h2\pi t}{T}\right) dt$$

$$b_h = \frac{2}{T} \int_0^T x(t) \sin\left(\frac{h2\pi t}{T}\right) dt$$

On obtient les mêmes expressions en $y(t)$ et $z(t)$ pour (c_h, d_h) et (e_h, f_h) .

Dans notre cas où le contour d'une épiphyse (ou des facettes articulaires) est synthétisé par un nombre fini de P points, l'intégrale de 0 à P peut être remplacée par une somme discrète.

$$a_h = \frac{2}{T} \sum_{n=1}^P (x(t_n) - x(t_{n-1})) \times \left(\cos\left(\frac{2h\pi t_n}{T}\right) - \cos\left(\frac{2h\pi t_{n-1}}{T}\right) \right)$$

En transformant cette égalité pour faire apparaître les coordonnées cartésiennes en x et plus curvilignes, on obtient :

$$a_h = \frac{T}{2\pi^2 h^2} \sum_{n=1}^P \frac{x_n - x_{n-1}}{t_n - t_{n-1}} \left(\cos\left(\frac{2h\pi t_n}{T}\right) - \cos\left(\frac{2h\pi t_{n-1}}{T}\right) \right)$$

Quand $n = 1$, la différence $x_1 - x_0$ est mesurée avec le dernier point : $x_1 - x_0 = x_1 - x_p$ dans la mesure où le contour est fermé.

Les coefficients b_h , c_h , d_h , e_h et f_h sont obtenus de manière analogue.

Enfin, a_0 , c_0 et e_0 , qui représentent le barycentre du contour 3D, sont calculés à partir des coordonnées cartésiennes en x , y et z comme suit :

$$a_0 = \frac{2}{T} \sum_{n=1}^P x_n, \quad c_0 = \frac{2}{T} \sum_{n=1}^P y_n \quad \text{et} \quad e_0 = \frac{2}{T} \sum_{n=1}^P z_n$$

Plus les formes seront complexes et plus le nombre H d'harmoniques devra être élevé pour arriver à un bon ajustement. Le nombre de coefficients C étant directement lié au nombre d'harmoniques par la relation $C = 3 + 6H$, afin de limiter les calculs par la suite il faut donc déterminer H le plus petit possible tel que le contour soit bien représenté.

La figure 20 montre l'évolution de la qualité de l'ajustement entre le Fourier elliptique calculé et le contour de l'os coracoïde gauche du spécimen 5713 (*Chelonia agassizii* adulte) relevé au Microscribe pour les 12 premières harmoniques.

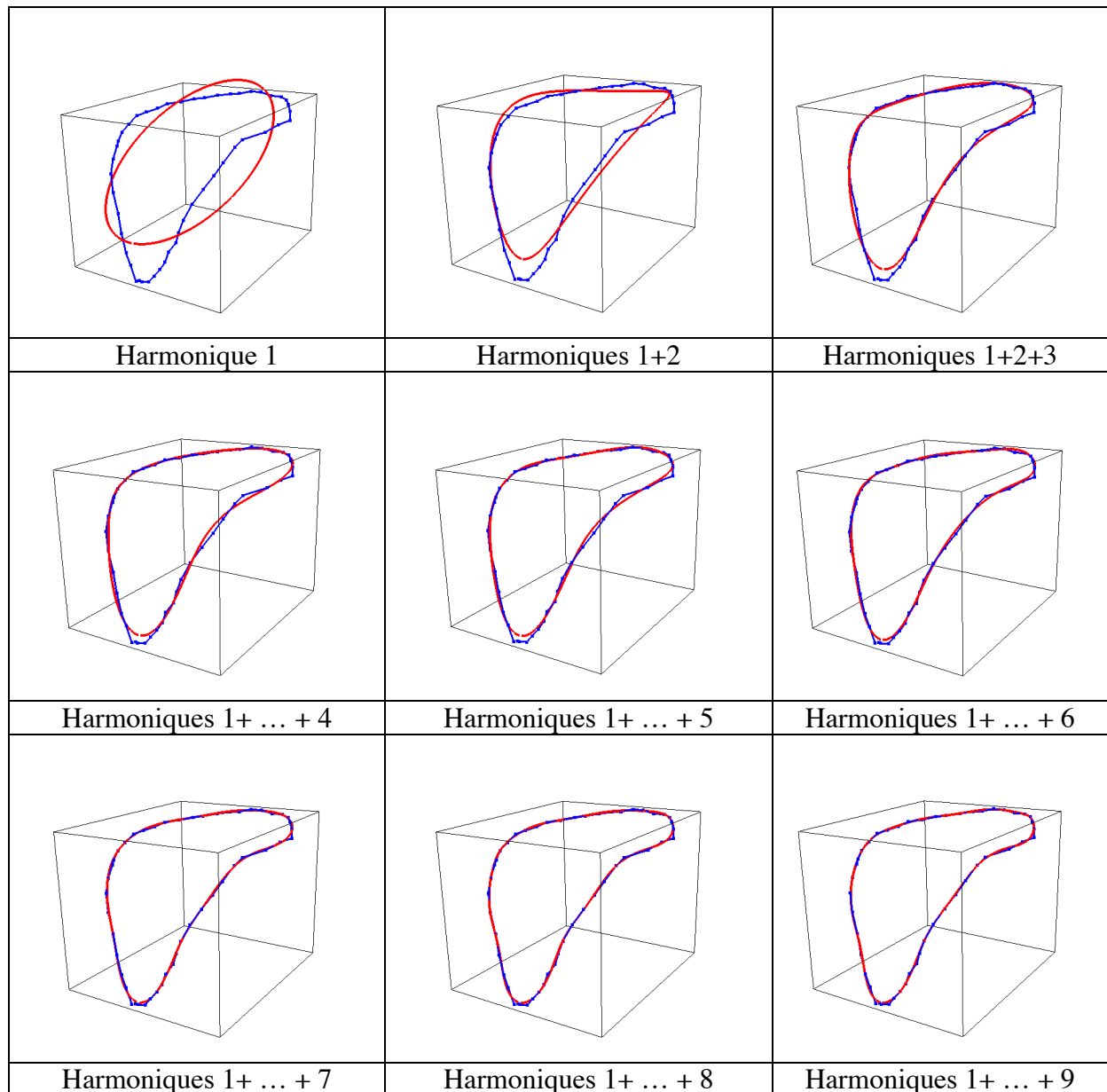


Figure 20. Graphiques de l'évolution du Fourier elliptique (rouge) en fonction du nombre d'harmoniques retenues pour les facettes articulaires de l'os coracoïde gauche du spécimen 5713. Le contour relevé au Microscribe est représenté en bleu par les 48 points mesurés.

Pour 9 harmoniques, 66 coefficients sont nécessaires. On voit que l'ajustement n'est pas parfait en tous points du contour mais qu'il synthétise bien les régions fortement courbées. Les problèmes locaux sur les coordonnées mesurées peuvent venir d'erreurs de manipulation mais peuvent être liés aussi à l'usure du contour ou des anomalies du spécimen.

Il serait possible de prendre beaucoup plus d'harmoniques pour obtenir un ajustement tenant compte de toutes les particularités du contour.

Par exemple, pour 24 harmoniques, nous obtenons un ajustement qui tient compte des régions les plus complexes (figure 21).

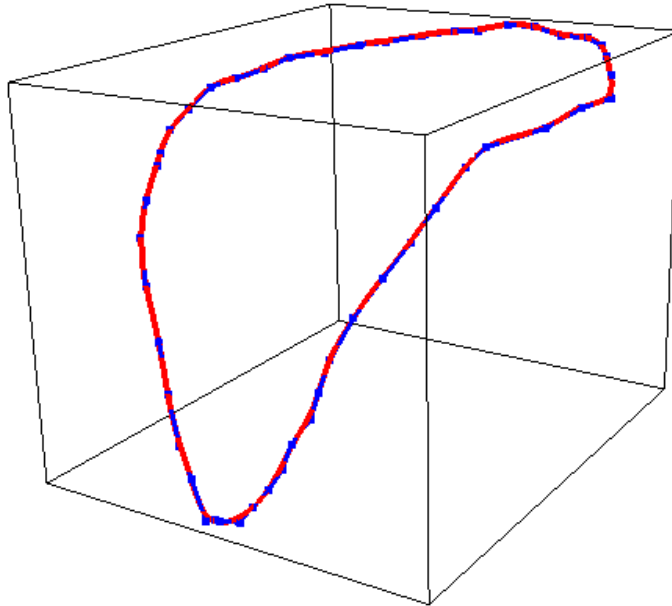


Figure 21. Fourier elliptique (rouge) calculé avec exemple de 24 harmoniques sur les facettes articulaires de l'os coracoïde gauche du spécimen 5713 du spécimen P18.

Mais ce modèle regroupe 147 coefficients pour un seul spécimen et fait plus que synthétiser la forme de l'épiphyse : il épouse sa forme avec ses moindres variations. Ceci, d'une part augmente considérablement les temps de calcul, et d'autre part réduit l'intérêt des analyses statistiques dont l'objectif est de mettre en valeur la variance globale de tous les contours et non pas celle de régions limitées de contours particuliers ou « variabilité individuelle ».

Dans notre étude, compte tenu de la moyenne complexité des formes, nous avons décidé de prendre le nombre d'harmoniques maximum qui conditionne un nombre d'harmoniques strictement inférieur au nombre d'individus, afin de toujours pouvoir réaliser les analyses statistiques de manière robuste.

La figure 22 est l'équivalent de la figure 19 après calcul des coefficients de Fourier avec un choix de 10 harmoniques

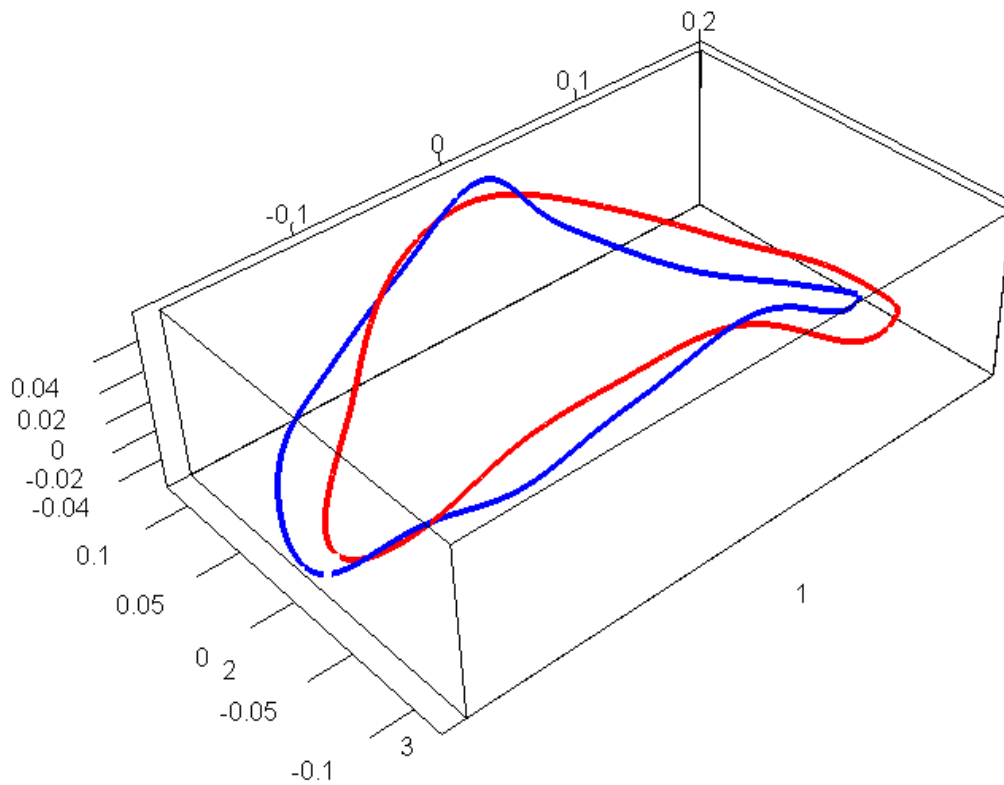


Figure 22. Fourier elliptiques calculés à partir des projections des coordonnées des contours des facettes articulaires de l'os coracoïde des spécimens 5713 et P38 centrés réduits selon les trois axes principaux de l'ACP avec correction des symétries miroirs (rouge : 5713 ; bleu : P38).

2-4-analyses statistiques

Quel que soit le type de données en entrée, points repères 2D superposés, points repères 3D superposés, coefficients de Fourier sur des contours superposés, la procédure statistique d'analyse reste la même :

- analyse en composantes principales sur la matrice des points repères ou des coefficients de Fourier,
- analyse de variance multiple sur les projections des points ou coefficients sur les axes principaux de l'analyse en composantes principales contre les données qualitatives d'espèces, âges, sexes et localisations,

- analyse factorielle discriminante sur les projections des coordonnées le long des axes principaux de l'analyse en composantes principales en sélectionnant les spécimens par classes d'espèces, d'âges, sexes et localisations selon les résultats des analyses de la variance multiple,
- analyse des similitudes entre les différents spécimens à l'aide d'arbres de classification,
- étude comparative des formes des os aux extrémités des axes de l'analyse factorielle discriminante et au sein des groupes.

2-4-1-Analyse en composantes principales sur les os superposés.

Dans la mesure où les superpositions sont non déformantes, toutes les coordonnées en x , y , z , des os étudiés en points repères, et au même titre les coefficients de Fourier des contours étudiés, peuvent être considérés comme des variables aléatoires dont les distributions et les valeurs statistiques associées ont un sens biologique direct avec les objets : dans leurs formes objet par objet et dans leurs ressemblances type de structure par type de structure.

L'analyse en composantes principales (ACP) a pour objectif d'ordonner des combinaisons linéaires de descripteurs quantitatifs d'un ensemble d'individus selon leur variabilité et de mettre en valeur les combinaisons pour lesquelles on observe le plus de variabilité (ou composantes principales). Ces composantes sont calculées de manière à être indépendantes (ou orthogonales).

Dans notre cas, un descripteur est par exemple le vecteur des abscisses x du point repère 4 de l'humérus pour tous les individus.

L'ACP nous permet donc d'identifier les points repères ou les régions d'un os qui présentent une grande variabilité sur l'ensemble des individus mesurés.

Elle nous donne une description globale de la manière dont les formes s'organisent et se différencient sans tenir compte des informations qualitatives d'espèces, d'âges, de sexes ou de provenances géographiques.

L'ACP a pour nous une autre grande utilité : elle permet de réduire considérablement la dimension des tableaux statistiques en identifiant et ordonnant les sources de variabilité.

Par exemple, dans le cas des crânes, on réalise une ACP sur un tableau qui décrit chaque individu par 50×3 valeurs numériques (les coordonnées x , y et z des 50 points

repères). L'ACP, en identifiant les combinaisons linéaires de ces 150 variables qui décrivent un maximum de variabilité, nous permet de réduire la variabilité résiduelle liée aux erreurs de mesures ou aux malformations des os en supprimant les dernières composantes qui ne décrivent qu'un très faible pourcentage de la variabilité totale.

Le tableau obtenu par l'ACP sur les données brutes superposées dont les dernières colonnes présentant une faible variabilité ont été supprimées (réduction de la dimension) sera appelé par la suite le « tableau synthétique réduit ». Il contient les valeurs des projections de chaque individu sur les composantes retenues.

Avant donc de s'intéresser à l'analyse de la variabilité des os, selon différents critères, il sera donc indispensable de comparer et de quantifier la variabilité résiduelle sur un certain nombre de mesures répétées sur un même objet.

2-4-2-Analyse de la variance multivariée

L'analyse de la variance multivariée (MANOVA) est une généralisation de l'analyse de la variance pour n variables quantitatives dépendantes. Comme la forme d'un os est synthétisée par un certain nombre de points repères ou de coefficients de Fourier, il est nécessaire de tester l'effet des facteurs espèce, âge, sexe et localité sur l'ensemble de ces mesures et non pas sur une seule comme le ferait l'analyse de variance.

Un individu est donc défini par un vecteur contenant les projections de ses coordonnées superposées ou de ses coefficients de Fourier sur les axes principaux de l'ACP. Sous l'hypothèse H_0 on teste donc l'égalité de vecteurs contenant les moyennes des groupes d'espèces, d'âges, de sexes et de localités.

Par exemple, pour 10 composantes principales et pour simplifier dans le cas du facteur « sexe » à deux modalités, on aura :

$$H_0 : \begin{bmatrix} \mu(C_{1,m\grave{a}le}) \\ \mu(C_{2,m\grave{a}le}) \\ \dots \\ \mu(C_{10,m\grave{a}le}) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mu(C_{1,femelle}) \\ \mu(C_{2,femelle}) \\ \dots \\ \mu(C_{10,femelle}) \end{bmatrix}$$

Comme pour l'analyse de variance, on décompose la variabilité totale en la somme de la variabilité inter-facteurs et intra-facteurs. Mais cette fois-ci ces valeurs sont exprimées sous la forme de matrices, respectivement appelées matrices factorielle H et résiduelle E . La variabilité totale s'exprime donc en somme matricielle : $T = H + E$.

Le test de Wilk, fondé sur le calcul du déterminant des matrices H et E , permet de retrouver une valeur F de Fischer et de valider ou non l'hypothèse H_0 .

La procédure MANOVA permet de tester l'influence d'un paramètre quantitatif sur la forme globale d'un os. La significativité d'un des facteurs nous impose de découper le jeu de données en autant de groupes qu'il possède de modalités pour le traiter à part afin d'éviter d'ajouter de la variabilité résiduelle dans les analyses ultérieures.

2-4-3-Analyse factorielle discriminante

L'analyse factorielle discriminante (AFD) est très similaire à l'ACP. Elle se différencie sur le critère d'ordonnement des composantes qui est fondé non plus sur la variabilité mais sur l'étude conjointe des mesures sur les variables et de données qualitatives (formant des groupes) dans l'objectif de maximiser la séparation entre des groupes connus à l'avance.

Il ne s'agit donc plus d'une méthode descriptive mais prédictive.

L'AFD cherche et ordonne les combinaisons linéaires des variables qui optimisent les différences entre les groupes d'espèces, d'âges de sexes et de localisations géographiques.

Il est donc indispensable avant de réaliser une ACP de réaliser des sous-groupes de données selon les résultats des MANOVA, afin de ne pas accumuler les sources de variabilité.

Les AFD sont réalisées sur le tableau synthétique réduit obtenu par ACP sur les données superposées. Cela permet de réduire le bruit lié aux mesures et de réduire le temps de calcul sans pour autant limiter la pertinence des résultats.

2-4-4-Analyse des similitudes : arbres de classification

a-Calcul des distances

Les projections des individus sur les premières composantes de l'AFD étant centrées et réduites, les distances entre les individus sont directement calculées sur ces valeurs.

La matrice de distances entre les individus tient compte des projections sur les p premières composantes retenues de l'AFD. La distance euclidienne $d(i,j)$, entre l'individu i et j , s'écrit :

$$d(i, j) = \sqrt{\sum_{k=1}^p (X_{ik} - X_{jk})^2}$$

avec X_{ik} la valeur de la projection de l'individu i sur la $k^{\text{ème}}$ composante (k étant un nombre entier compris entre 1 et P).

On obtient donc une matrice symétrique carrée de dimension égale au nombre d'individus, avec des valeurs nulles sur la diagonale (correspondant à la distance entre un individu et lui-même).

A partir de cette matrice de distance, on peut chercher une représentation graphique « en arbre » pour évaluer plus facilement les proximités entre chaque individu.

b-Arbres de classification

L'élaboration d'un arbre de classification fondé sur les distances entre les individus présente l'avantage, par rapport aux graphiques des projections des coordonnées de l'AFD sur deux composantes choisies, de prendre en compte la totalité des informations calculées par l'AFD.

Il s'agit d'une méthode itérative fondée sur un critère d'assignation de branche qui vise à minimiser la longueur totale de l'arbre à partir de la matrice de distance initiale (Saitou et Nei, 1967).

A chaque itération, l'algorithme calcule, pour toutes les combinaisons possibles de paires de deux individus, une matrice de longueur totale de l'arbre. Cette matrice est diagonale et de même dimension que la matrice des distances.

À la position i, j de cette matrice, on retrouve la longueur totale de l'arbre L_t estimée sur le regroupement des individus i et j . Elle se calcule comme :

$$L_t(i, j) = d(i, j) - \frac{1}{n-2} \sum_{k=1}^n d(i, k) - \frac{1}{n-2} \sum_{k=1}^n d(k, j)$$

avec n , le nombre d'individus à la première itération, puis la somme du nombre d'individus non traités avec le nombre de paires traitées après itérations.

La combinaison de paires retenue est celle pour laquelle la valeur de la longueur totale L_t de l'arbre est la plus petite. Le nœud de cette paire est alors considéré comme un nouvel individu (regroupant deux individus) pour recalculer la matrice des longueurs totales des différents arbres lors de l'itération suivante.

L'originalité de cette méthode repose sur le fait que l'arbre se construit itérativement à partir d'un arbre initial (avant itération) en étoile qui représente la topologie où la longueur totale est maximale. Les paires, puis les paires de paires sont ensuite déterminées à partir des données de distances.

L'arbre final est obtenu après $n-2$ itérations et par nature n'est pas enraciné.

Il ne représente en aucun cas une phylogénie. Il s'agit pour nous uniquement d'une représentation graphique des similitudes entre individus sur la base des informations globales des formes des os, tenant compte des informations les plus significatives (premières composantes de l'AFD) aux plus fines (dernières composantes de l'AFD retenues).

Elle présente donc l'avantage, par rapport à un graphique d'AFD ne figurant que deux composantes, de tenir compte de la totalité des composantes retenues.

2-4-5-Etude comparative des formes aux extrémités des axes factoriels de l'AFD

Dans la mesure où l'AFD optimise la séparation entre les groupes connus, l'analyse des formes vraies des os pour les individus dont les projections sur les composantes présentent des valeurs extrêmes (minimum et maximum) nous permet de repérer les structures caractéristiques des groupes.

Pour chaque composante de l'AFD, on compare les formes centrées, réduites et superposées des deux individus ayant respectivement la plus petite et la plus grande valeur de projection.

2-4-6-Analyse des allométries

Quelle que soit la méthodologie (points repères ou contours), la composante de taille qui a été retirée de tous les objets lors des superpositions donne une indication de la taille d'un objet.

L'analyse des corrélations entre les variations de conformations (premières composantes principales des ACP) et cette composante de taille (tailles centroïdes) nous informe de l'importance des variations de formes liées à la taille des individus.

La base de données contenant des informations qualitatives comme le stade de développement (à trois modalités), il est aussi possible de comparer les tailles et les conformations avec ce paramètre pour envisager de comprendre l'évolution de l'acquisition des formes au cours de la croissance.

PARTIE III

Résultats

1-La base de données obtenue après CRI

Au total, la forme des pièces osseuses de 303 spécimens appartenant à la collection du CRI a été numérisée en un mois de mission. Cela représente 395 fichiers contenant les coordonnées 3D de 395 crânes et mandibules, 931 fichiers contenant les coordonnées 3D de 660 os longs (les humérus et fémurs sont numérisés sur les épiphyses proximales et distales), et 931 photographies de 660 os longs (les fémurs et humérus sont photographiés sur leur face ventrale et dorsale).

Le détail, par espèce, stade de développement, sexe et par provenance des squelettes est donné en annexe 2.

Les données ne sont pas correctement équilibrées vis-à-vis de ces critères qualitatifs. Pour remédier partiellement à ce problème, la mission s'est déroulée en deux phases :

- une première où les squelettes étaient pris au hasard pour obtenir un grand nombre de spécimens numérisés,
- une seconde où les squelettes étaient choisis pour renforcer les classes d'espèces, d'âge, de provenance et de stades de développement qui présentaient une insuffisance d'individus.

Il n'a toutefois pas été possible d'obtenir une répartition équitable des différentes classes dans la mesure où certaines d'entre elles étaient peu voire non représentées dans la collection.

De manière générale et pour toutes les espèces, les squelettes d'individus mâles sont plus rares que les individus femelles : 2,1 fois plus de femelles pour les individus déterminés, auxquels il faut rajouter 40 % d'individus dont le sexe n'a pas été déterminé.

Le CRI se trouvant en Floride, une majeure partie des spécimens proviennent des côtes ouest de l'Atlantique (Floride et Géorgie : 83,5 %) et sont dans l'ordre décroissant de fréquence d'échouage des *Caretta caretta* (38 %), *Lepidochelys kempii* (23 %) et *Chelonia mydas* (14,5 %).

Les squelettes de *Natator depressus* et *Chelonia agassizii* sont très peu nombreux dans toutes les collections du monde et se trouvent donc ici fortement sous-représentés (respectivement 0,65 % du total des espèces soit 2 squelettes et 3,3 % soit 10 squelettes).

1-1-Les données dans leur ensemble

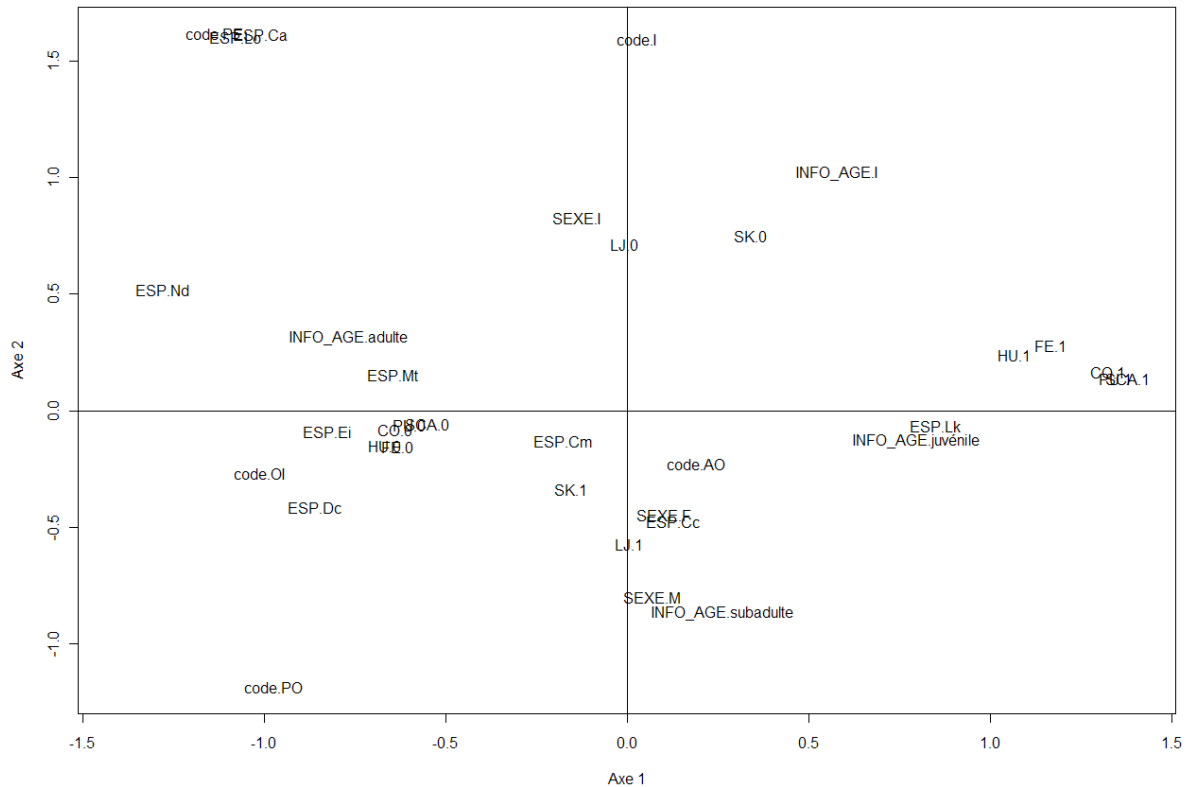


Figure 23. Projection sur les deux premières composantes principales de l'ACM des différentes modalités de la base de données.

Une analyse des correspondances multiples (ACM) sur la base de données complète donne un aperçu global de l'ensemble des mesures relevées sur les spécimens (figure 23). Son principe est de projeter dans un plan les libellés des variables de manière à mettre en évidence les occurrences communes rencontrées dans la variable présence / absence. Si par exemple tous les os avaient été disponibles et mesurés pour les individus sélectionnés, les libellés « os.1 » (« 1 » pour « présence » / « 0 » pour absence) se retrouveraient tous proches les uns des autres.

Pour limiter le nombre de classes de localités et rendre la lecture de l'ACM visible, un recodage en 4 modalités géographiques a été nécessaire : océan Pacifique ouest, océan Pacifique est, océan Atlantique ouest et océan Indien (ceci permet de réduire de 35 à 4 variables si l'on considère les plages et de 14 à 4 si l'on considère les pays).

Les deux premières composantes de l'ACM regroupent 30,90 % d'inertie totale, ce qui témoigne d'une bonne projection étant donné le grand nombre de variables (35) permettant de construire le modèle.

Le groupe [Co.1 PU.1 SCA.1 Hu.1 Fe.1 *Lk*] contribue beaucoup à la construction de l'axe 1 (51,5 % de contribution) et s'oppose au groupe [*Nd Ca Lo*]. Il est intéressant de remarquer que les trois modalités Co.1, PU.1 et SCA.1 sont très proches les unes des autres, ce qui signifie que globalement lorsqu'une mesure sur un spécimen a été possible sur le coracoïde elle s'accompagne aussi d'une mesure sur la scapula et le pubis et vice versa. Ces os sont fréquemment retrouvés l'un avec l'autre et il est donc rare de disposer de l'un de ces os sans les deux autres dans notre base de données. Ce groupe de trois os se trouve aussi proche de Hu.1 et Fe.1 sur la projection, ce qui signifie que globalement les spécimens conservés au CRI sont souvent complets en ce qui concerne ces 5 os.

L'opposition des deux groupes sur l'axe 1 indique que la base contient beaucoup de mesures de coracoïdes, de pubis, de scapulas, d'humérus et de fémurs pour l'espèce *Lk* et en revanche peu de mesures de ces os pour les espèces *Nd*, *Lo* et *Ca*. Ces résultats ne sont pas surprenants compte tenu du fait que *Nd* et *Ca* sont des spécimens rares en collection (les *Lo* le sont moins) et que le CRI se trouvant à proximité des côtes de Floride, la présence des *Lk* (espèce inféodée au golfe du Mexique) est importante.

Cc et *Cm* se trouvent au milieu de cette opposition, ce qui signifie que pour les spécimens étudiés, nous n'avons pas toujours les 5 os disponibles.

Ca et *Lo* se trouvent très proches de la modalité code.PE, ce qui nous confirme la qualité de la projection dans la mesure où les quelques spécimens étudiés ont été retrouvés sur des plages du Pacifique est, *Ca* ne se rencontrant que dans cette région du monde. De plus, par leurs propriétés voisines d'un point de vue des variables dans la base, ce sont les 3 modalités qui contribuent le plus à la construction de la seconde composante (21,1 % de contribution).

Les modalités SK.1 et LJ.1 sont elles aussi très proches l'une de l'autre mais moins bien projetées. Cela signifie que globalement les crânes sont complets. Elles se trouvent aussi à distance du groupe [Co.1 PU.1 SCA.1 Hu.1 Fe.1 *Lk*], ce qui signifie que la base contient beaucoup de mesures sur les crânes et est sans mesures sur les autres os et vice versa. Les os ne sont pas toujours disponibles en même temps, et sur seulement 20 % des spécimens de la base de données toutes les mesures ont été possibles.

La modalité *Cm* se retrouve proche de SK.1 et LJ.1, ce qui traduit le fait que pour les *Cm*, plus de mesures de crânes ont été prises que pour les 5 autres os. La modalité *Lk* se

retrouve sur la projection au centre du segment formé par les groupes [SK.1 LJ.1] et [Co.1 PU.1 SCA.1 Hu.1 Fe.1], indiquant que les nombres d'os mesurés sont en même proportion (autant de crânes que d'os longs)

Les modalités SK.1, LJ.1 et SK.0, LJ.0 contribuent fortement (27,7 %) à la construction de l'axe 2. Les modalités d'âge se distinguent nettement sur la composante 1 (5,1 % et 3,9 % de contribution à l'axe 1 pour respectivement adultes et juvéniles). La modalité juvénile est très proche de *Lk*, indiquant que la majorité des *Lk* mesurées sont des juvéniles tandis que la modalité adulte est plus proche de *Nd*, *Ei* et *Dc*, ce qui traduit le fait que pour ces espèces nous n'avons presque que des adultes. Par ailleurs la modalité adulte est proche du groupe [Co.0 PU.0 SCA.0 Hu.0 Fe.0], ce qui confirme que la base de données est pauvre en mesures pour ces os, pour ces 4 espèces.

Les restes de *Nd* sont en effet bien plus rares dans les collections, dans la mesure où les populations sont exclusivement localisées sur les côtes nord, nord-est et nord-ouest de l'Australie.

Dc n'a pas retenu notre attention pour cette étude mais quelques spécimens ont été mesurés et photographiés afin d'opposer des spécimens de deux familles (*Cheloniidae* et *Dermochelyidae*) d'une même super-famille (*Chelonioidea*).

Les deux modalités de sexe se trouvent distantes l'une de l'autre sur la composante 2 mais pas en opposition. *Cc* est très proche de SEXE.F, nous indiquant que plus de *Cc* femelles que de mâles ont été mesurées. Pour les autres espèces, la projection vis-à-vis du sexe n'est pas aussi simple que pour *Cc*, mais toutes espèces confondues, nous observons qu'en moyenne plus de femelles ont été mesurées que de mâles : 121 femelles contre 59 mâles et 122 tortues de sexe indéterminé.

1-2-Les données par espèces et facteurs : ce qu'il est convenable de tester statistiquement

Le tableau 14 montre l' « état des lieux » de la base de données, élaborée à partir des spécimens du Chelonian Research Institute. En couleurs sont représentées les combinaisons de facteurs qui peuvent raisonnablement être étudiées d'un point de vue statistique.

Tableau 14. Résumé des croisements « raisonnables » de facteurs pour les analyses statistiques (vert foncé, les croisements inter-spécifiques – vert clair, les croisements intra-spécifiques : ne figurent pas tous les croisements inter-spécifiques). M, mâles ; F, femelles ; AO, Atlantique ouest ; OI, Océan Indien ; PE, Pacifique est ; PO, Pacifique ouest ; j, juvéniles, sa, sub-adultes ; a, adultes ; *Cm*, *Chelonia mydas* ; *Ca*, *Chelonia agassizii* ; *Cc*, *Caretta caretta* ; *Ei*, *Eretmochelys imbricata* ; *Nd*, *Natator depressus* ; *Lk*, *Lepidochelys kempii* ; *Lo*, *Lepidochelys olivacea*.

ESP	TOT	sexes \ ESP		localités \ ESP				Stade de développement \ ESP		
		M	F	AO	OI	PE	PO	j	sa	a
<i>Cm</i>	44	4	21	35	1	1	7	17	3	25
<i>Ca</i>	10	?	2	0	0	10	0	?	?	?
<i>Cc</i>	116	42	48	113	0	0	0	34	38	27
<i>Ei</i>	22	1	11	20	0	0	0	0	0	21
<i>Nd</i>	2	?	?	0	0	0	2	?	?	?
<i>Lk</i>	71	11	34	71	0	0	0	43	16	11
<i>LO</i>	32	?	1	8	0	24	0	0	0	32
TOT	297	58	117	251	1	35	9	94	57	116

S'il apparaît ici que tous les effets des facteurs ne peuvent pas être significativement testés, ce tableau ne reflète pas les possibilités réelles des analyses dans la mesure où pour chaque combinaison choisie (par exemple l'effet du sexe chez les *Cm*), les données par type d'os ne sont pas toujours complètes. Pour reprendre l'effet du sexe chez *Cm*, nous avons pu étudier 4 mâles et 21 femelles au total, mais pas 4 humérus de mâles et 21 humérus de femelles, ni relever les contours des facettes articulaires des scapulas de 4 mâles et 21 femelles. Ces nombres représentent donc les spécimens étudiés quels que soient les types d'os qui ont pu être analysés et les méthodologies qui ont pu être appliquées (2D, 3D).

C'est pourquoi, bien qu'il apparaisse raisonnable de l'étudier au sein des *Cm* et *Lo*, le facteur « localité » ne permet pas de réaliser des analyses statistiques robustes sur d'autres os que les crânes. En effet ces chiffres, et ceux de tout le tableau de manière générale, sont assez représentatifs des données sur les crânes, structure osseuse qui est, avec les carapaces, la plus fréquemment présente dans les collections.

Pour une espèce donnée, la somme des modalités d'un facteur est rarement égale au nombre total de spécimens pour des raisons de problème de détermination : TOT = (somme des individus par facteur) + (individus indéterminés).

2-Estimation de la variabilité opératoire

2-1-Pour les photographies

Dans l'optique de mesurer et de comparer la variabilité intra-spécimen (liée à la répétabilité opérateur : prise des points sur les photographies) et inter-spécimen (liée aux différences de conformation des spécimens), 5 répétitions des mesures Microscribe ont été réalisées sur 3 humérus de *Lk*, *Cc* et *Cm* (tableau 15).

On considère ensuite chaque couple (répétition, humérus) comme un individu défini par les coordonnées (x, y) de chacun de ses points.

On applique la superposition Procuste à ces 15 humérus dans le but de pouvoir les comparer dans un référentiel commun.

Tableau 15. Détails des spécimens utilisés pour la mesure de la variabilité opératoire.

N° spécimen	Espèce
5708	<i>Lk</i>
12557	<i>Cc</i>
12637	<i>Cm</i>

On réalise ensuite une analyse en composantes principales (figure 24) sur les coordonnées alignées. On cherche ainsi les plans de l'espace formés par les 13*2 variables (13 points * 2 dimensions : x, y) sur lesquels on retrouve un maximum de variabilité.

Cette opération mathématique, ne prenant pas en compte la nature des individus (ici *Lk*, *Cc* et *Cm*), permet de caractériser et de quantifier l'importance de la variabilité sans a priori.

L'ensemble des répétitions formant un groupe, on peut alors calculer plusieurs paramètres témoignant de (tableau 16) :

- la répétabilité des mesures sur chaque axe : variabilité intra-groupe exprimée par l'écart-type σ ,
- l'intervalle regroupant 99,7 % des individus (les répétitions suivant une loi normale de paramètres μ et σ calculés sur les répétitions) : $[\mu-3*\sigma ; \mu+3*\sigma]$,

- la variabilité inter-groupe rapportée à l'intra-groupe : $\sum_1^{axe} \frac{\sigma \text{ inter groupe}}{\sigma \text{ intra groupe}}$
- le rapport de non recouvrement entre les groupes :

$$\sum_1^{axe} \frac{2 * (\text{distances entre 2 intervalles à } 3\sigma)}{(\sigma \text{ intra groupe 1}) + (\sigma \text{ intra groupe 2})}$$

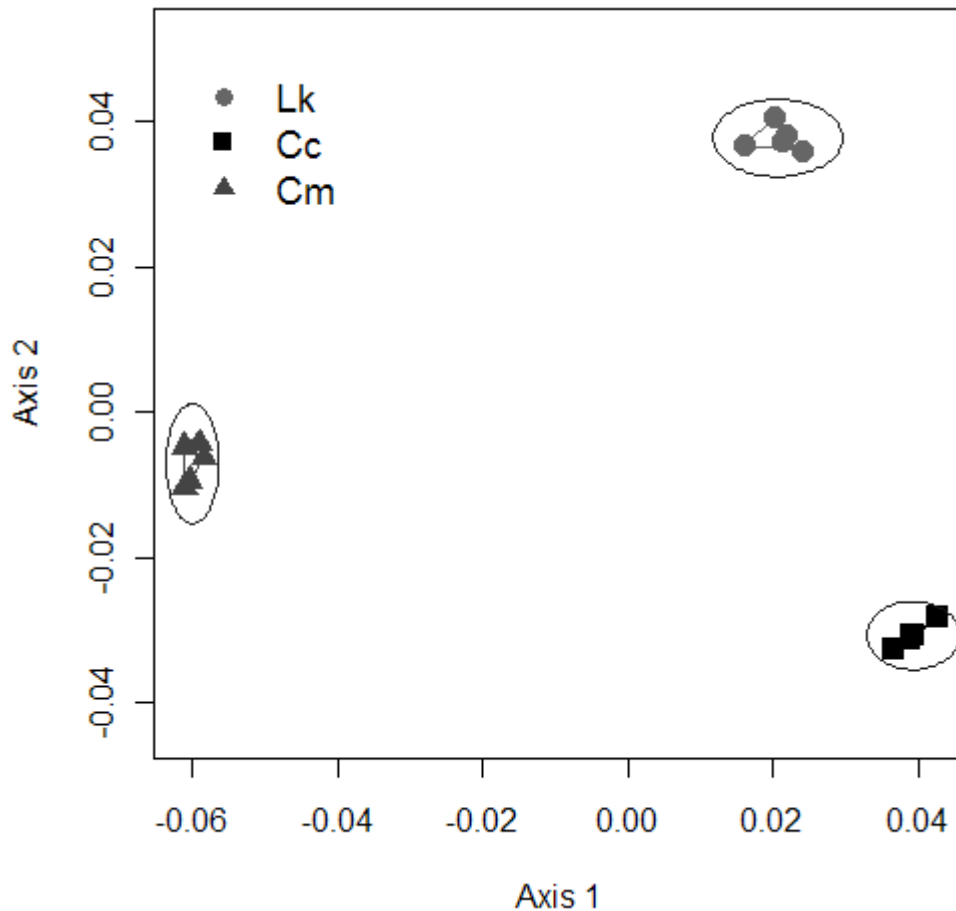


Figure 24. Projections sur les deux premières composantes principales de l'ACP des trois individus et leurs répétitions (photographie).

L'axe 1 résume à la fois la variabilité liée au mode opératoire (positionnement des points pour les répétitions) et la variabilité de conformation osseuse. Il sépare nettement 3 groupes comprenant chacune des 5 répétitions.

L'axe 2 résume peu la variabilité liée au mode opératoire mais permet de séparer d'une part les *Lk* et *Cm* et d'autre part les *Cc*.

Tableau 16. Résumé des indices statistiques calculés pour évaluer la variabilité opératoire.

		Espèce		
Descripteur	Axe	<i>Lk</i>	<i>Cc</i>	<i>Cm</i>
σ_{intra}	1	0.072	0.0391	0.074
	2	0.008	0.011	0.015
Intervalle de confiance à 99,7 %	1	[-1.18 ; -0.74]	[-0.07 ; 0.16]	[0.69 ; 1.13]
	2	[-0.18 ; -0.13]	[0.31 ; 0.37]	[-0.23 ; -0.14]
Non-recouvrement	1, 2	5.59 σ_{intra}		
$\sigma_{\text{inter}} / \sigma_{\text{intra}}$	1	10.36 σ_{intra}		
	2	16.5 σ_{intra}		

En projetant les coordonnées des points dont les mesures ont été répétées 5 fois sur les 3 os, on observe sur chaque point repère la proximité des coordonnées d'un même spécimen et des différences variables entre les spécimens (figure 25).

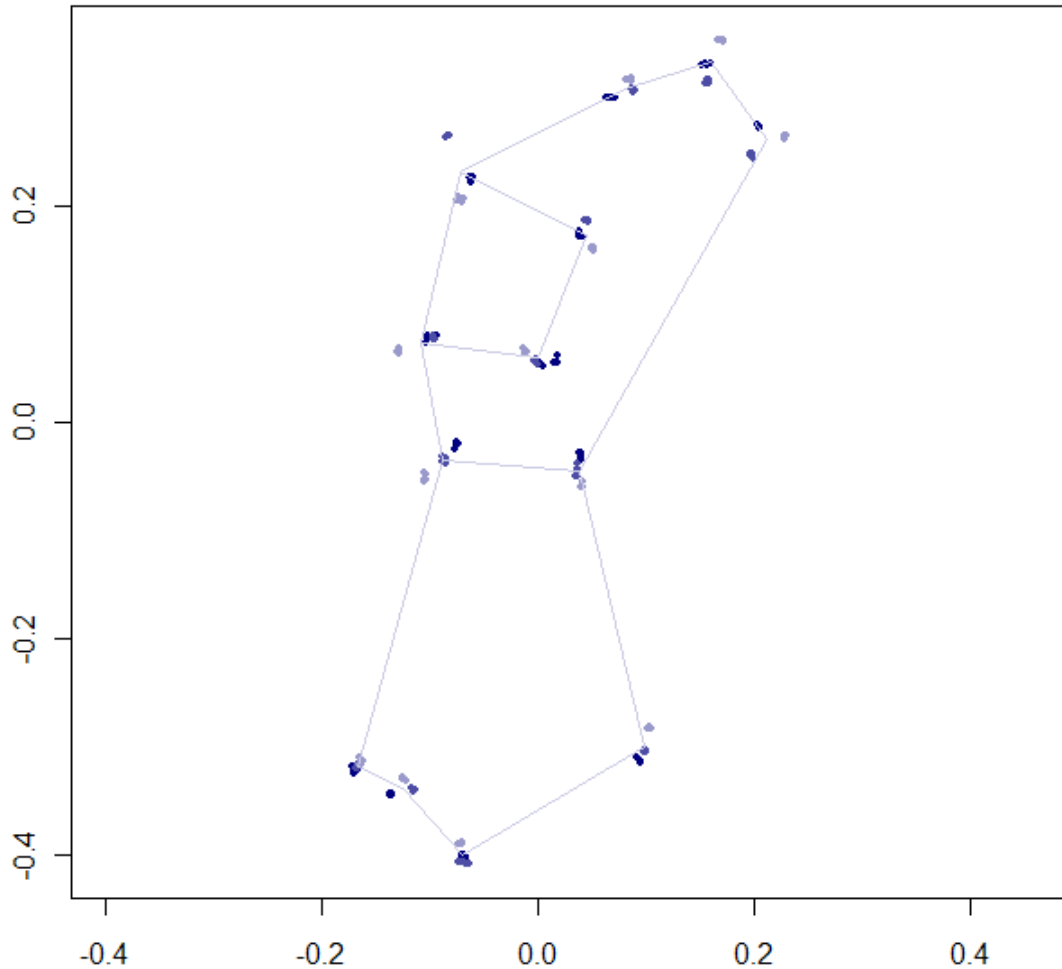


Figure 25. Projection des 15 répétitions de prise de point sur les 3 humérus gauches des spécimens : *Lk*, 5708 (bleu foncé) ; *Cc*, 12557 (bleu) ; *Cm*, 12637 (bleu clair) et forme consensus.

2-2-Pour les relevés au Microscribe

Dans l'optique de mesurer et de comparer la variabilité intra-spécimen (liée à la répétabilité opérateur) et inter-spécimen (lié aux différences de conformation des spécimens), on réalise 8 répétitions des mesures Microscribe sur 2 crânes de *Ei* et *Cc*.

On considère ensuite chaque couple (répétitions, crâne) comme un individu défini par les coordonnées (x, y, z) de chacun de ses points.

On applique la superposition Procuste à ces 16 crânes dans le but de pouvoir les comparer dans un référentiel commun. Ce qui nous intéresse ici ne sont pas les variations liées à la taille des crânes dans la mesure où il s'agit de répétitions, mais c'est bien de

quantifier la variabilité liée à l'expérience et la variabilité liée à l'identité spécifique du crâne : *Ei* ou *Cc* (tableau 17).

Dans le souci de réduire au maximum les biais d'échelles, les deux crânes ont été choisis de manière à présenter une valeur de csoHL proche.

Tableau 17. Détails des spécimens utilisés pour la mesure de la variabilité opératoire.

N° spécimen	Espèce	csoHL (Microscribe) en cm
5686	<i>Ei</i>	20,1
12481	<i>Cc</i>	18,2

On réalise ensuite une analyse en composantes principales sur les coordonnées alignées (figure 26). On cherche ainsi les plans de l'espace formés par les 50*3 variables (50 points * 3 dimensions : x, y, z) sur lesquels on retrouve un maximum de variabilité.

Cette opération mathématique, ne prenant pas en compte la nature des individus (*Ei* ou *Cc*), permet de caractériser et de quantifier l'importance de la variabilité intra- et inter-individuelle.

Le graphique des individus (axe 1, axe 2) montre deux groupes nettement séparés sur l'axe 1 : chacun des groupes comprend la totalité des individus des deux espèces.

L'intervalle séparant les bornes des 2 intervalles de confiance à 99,7 % de chacun des deux groupes est 73,5 fois supérieur à la variabilité sur chacun des groupes sur l'axe 1 : le choix des points repères, la répétabilité de prise des points sur un même crâne n'entraînent donc pas de recouvrement statistiquement significatif des deux groupes : une *Ei* n'est pas confondue avec une *Cc* par cette méthodologie.

Les individus (au sens statistique) étant des répétitions, l'axe 2 donne une valeur de la variabilité liée au mode opératoire exclusivement (indépendamment de la variabilité liée à l'espèce). La variabilité liée au mode opératoire et décrite par l'axe 2 est 31,8 fois inférieure à la variabilité liée aux variations de forme des crânes et décrite par l'axe 1 (tableau 18).

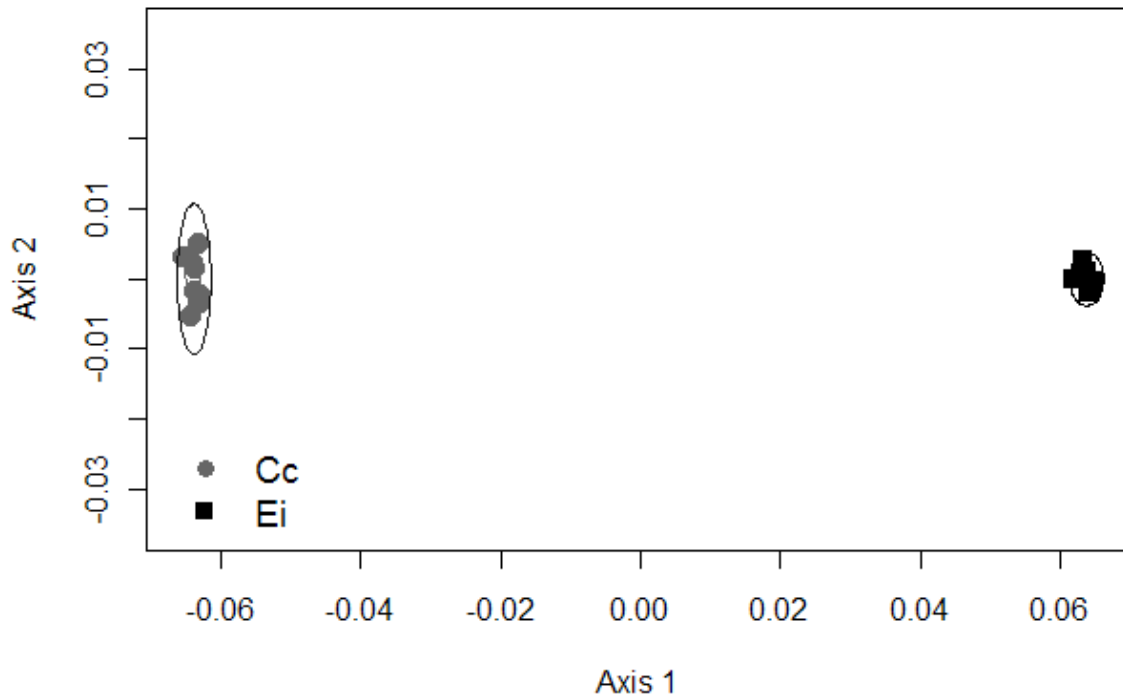


Figure 26. Projections sur les deux premières composantes principales de l'ACP des deux individus et leurs répétitions (Microscribe).

Tableau 18. Résumé des indices statistiques calculés pour évaluer la variabilité opératoire.

Axe	1	
Espèce	<i>Cc</i>	<i>Ei</i>
σ (intra)	0.0041	0.00498
Intervalle de confiance à 99,7 %	[-0.361 ; -0.336]	[0.333 ; 0.363]
Non recouvrement	73,5 σ	
$\sigma_{inter} / \sigma_{intra}$	31,8 σ	

Les crânes alignés montrent sur chaque point repère une variabilité intra- inférieure à la variabilité inter- : pour les 50 points pris un par un, les coordonnées des 8 répétitions d'un même crâne se trouvent groupées entre elles et distantes des 8 répétitions de l'autre crâne (figure 27).

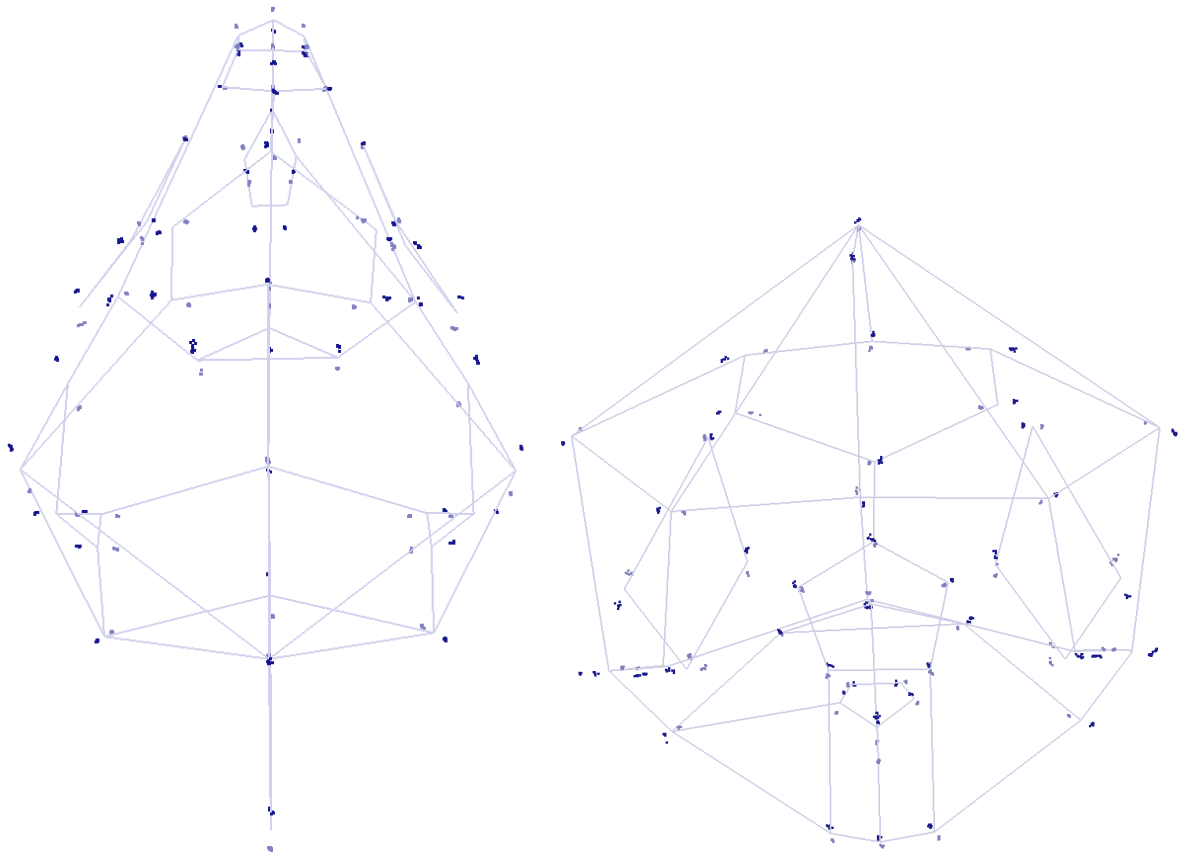


Figure 27. Vues supérieure (à gauche) et de face (à droite) des coordonnées des 16 répétitions sur 2 crânes. Bleu foncé, *Cc*, 12481 ; bleu clair, *Ei*, 5686 et crâne consensus.

2-3-La variabilité opératoire est plus faible que la variabilité recherchée

Ces différents aspects de la variabilité nous permettent de conclure que la variabilité inter-spécimens est supérieure à la variabilité opératoire.

La variabilité opératoire reste une composante qui ajoute du bruit à la variabilité inter-spécimens, mais il devient possible après ces calculs de la négliger sans trop réduire la pertinence des analyses.

3-Recherche des formes spécifiques os par os et méthode par méthode

3-1-Mise en garde en relation avec le plan d'expérience

Etant donnée l'étendue des fréquences des différentes combinaisons de modalités et le nombre important de combinaisons avec peu d'effectif (figure 28), les tests statistiques ne peuvent pas être aussi pertinents que ce que laissent paraître les ACP et les AFD.

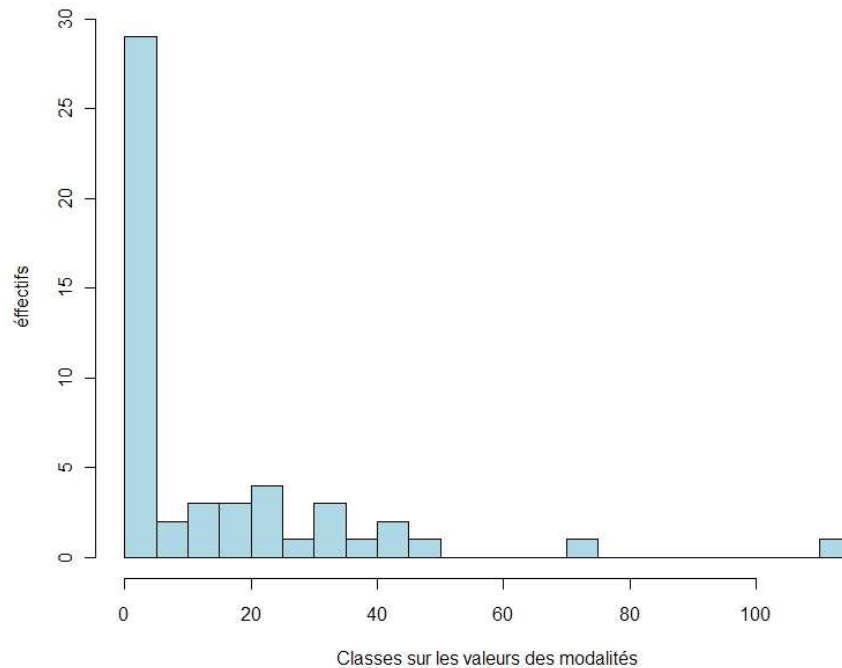


Figure 27. Histogramme des effectifs par modalités relevées dans le tableau 14 (toutes variables confondues et leurs modalités. Exemple : 29 des 63 combinaisons possibles présentent des effectifs inférieurs à 5).

Les analyses pour lesquelles les facteurs sont suffisamment balancés donnent un véritable sens biologique aux AFD réalisées sur les coordonnées des ACP qui leur sont associées. En revanche, lorsqu'une modalité d'un facteur n'est présente qu'une seule fois, les conclusions deviennent moins pertinentes. Il est en effet souvent possible de trouver une combinaison linéaire des variables pour laquelle un unique individu (appartenant à un groupe dont la variabilité est inconnue) se distingue graphiquement d'un groupe d'autres individus. Dans ce cas, l'ACP prend plus de poids pour l'interprétation dans la mesure où elle ne vise pas à optimiser la séparation des individus de modalités différentes, mais tient seulement compte de la variabilité totale de tous les individus.

Ce mauvais balancement des facteurs, au sein des individus, provient du fait que les fréquences de présence en collection d'un spécimen d'espèce E, de sexe S, de localité L et au stade de développement M sont très variables, en raison de la biologie des tortues marines. Les spécimens déterminés sont pour 67 % des femelles (mortalités lors des pontes), pour 63 % des *Lk* ou *Cc* (tortues les plus fréquentes sur les plages de Floride) et pour 85 % des tortues provenant de l'Atlantique ouest.

Le facteur « stade de développement » est, quant à lui, balancé sur les différentes modalités pour les *Cc* et *Lk*. Toutefois, il est sujet à un biais lié à l'imprécision de sa détermination (cf. 3-2-2_c de cette partie).

3-2-Effets des facteurs sur les conformations

Dans beaucoup d'analyses et tout particulièrement pour le traitement des contours 3D, les graphiques ACP ne présentent que des groupes totalement imbriqués les uns dans les autres, tandis que les AFD permettent de les séparer nettement. En ce qui concerne les contours 3D, il s'agit d'une structuration attendue et dans tous les cas, ceci signifie que la variabilité individuelle de la géométrie des os au sein des groupes est supérieure à celle qui permet de séparer les groupes. L'observation de tels résultats confirme l'utilité des AFD qui permettent de trouver une source de variabilité, concernant la géométrie des os, typique d'un groupe d'individus que l'ACP masquait en raison d'une autre source de variabilité plus importante. Une configuration de cette nature suggère que les plans de l'ACP et de l'AFD sont proches de l'orthogonalité et donc que ces deux sources de variabilité sont indépendantes. L'AFD met donc bien en valeur une source de variation de la géométrie d'un os qui est caractéristique des groupes.

Les graphiques correspondant à chaque analyse sont donnés en annexe 2, toutes espèces confondues, espèces par espèce et selon tous les facteurs.

Les structures pour lesquelles les données sont le plus balancées sont le crâne et la mandibule. L'analyse de ces pièces osseuses permet d'identifier les origines de la variabilité des conformations entre toutes les espèces, et sur certaines espèces (*Cm*, *Cc*, *Ei*, *Lk* et *Lo*) la variabilité liée au sexe, à la localité et à l'âge.

Pour les autres structures, une analyse des effets des facteurs sur les conformations n'est possible que pour les *Cm*, *Cc* et *Lk*, car pour les autres espèces nous ne disposons pas de suffisamment (voire pas du tout) d'individus pour calculer les espaces de discrimination.

Le terme « effet » est à comprendre dans toute cette thèse comme effet au sens statistique. Si par exemple on parle d' « effet de la localité » sur les conformations, ceci signifie que les conformations sont significativement différentes les unes des autres pour les différentes modalités du facteur localité. Ce terme ne fait donc pas référence à une influence directe d'un facteur sur une mesure, mais informe de la pertinence d'un test statistique.

3-2-1-Effet de l'espèce sur les conformations

Sur tous les os et quelle que soit la méthodologie appliquée, les AFD visant à séparer les espèces donnent de très bons résultats. Les meilleures discriminations obtenues se rencontrent sur les crânes et les mandibules, pour lesquelles d'ailleurs la variabilité est telle que la discrimination est déjà visible sur les ACP.

Pour la plupart des os étudiés, les discriminations ne présentent que très peu de recouvrement et s'opèrent dans les deux dimensions de l'espace (composantes 1 et 2). Ceci suggère que la variabilité de conformation est fonction de différentes régions des pièces osseuses ou présente des caractéristiques différentes. Plusieurs critères de discrimination sont donc envisageables pour la détermination de l'espèce.

On remarque que, pour beaucoup de structures, les AFD rapprochent les groupes *Cm* de *Ca* et les groupes *Lo* de *Lk*.

Les individus *Ei* et *Nd*, quand ils sont présents, se rattachent souvent à des groupes différents selon la pièce osseuse considérée. Parfois ils se trouvent même à l'écart de tous les autres groupes.

3-2-2-Effets des autres facteurs sur les conformations

Les effets liés à la localité, du sexe et du stade de développement sur les conformations présentent moins de variabilité que ceux liés à l'espèce. Il est donc nécessaire de les traiter séparément pour chaque espèce.

a-Effet de la localité

L'effet de la localité donne de très bons résultats sur les seules deux espèces qui ont pu être analysées : *Cm* et *Lk*. Les ACP témoignent déjà d'une grande variabilité entre des individus d'un océan à l'autre. Toutefois cet effet n'est mesurable que sur les crânes et mandibules.

Les analyses de formes caractéristiques associées à la localité pourront être prises en compte dans l'étude du statut de sous-espèce proposé par certains auteurs pour certains groupes de populations.

L'effet de la localité peut être poussé plus loin au sein du genre *Chelonia* en réalisant les mêmes analyses sur un tableau contenant les *Cm* et les *Ca*. L'AFD de ce tableau, en optimisant la discrimination selon le facteur « localité », permet de mettre en évidence et d'évaluer les variations de forme entre ces deux espèces ou sous-espèces.

b-Effet du sexe

Aucune ACP ne met réellement en valeur de différence de conformation en relation avec le sexe. Si les AFD font apparaître des groupes bien distincts, il est intéressant de voir que, la plupart du temps, le groupe des « indéterminés » est lui aussi souvent totalement isolé avec un recouvrement nul aussi bien avec le groupe des mâles qu'avec celui des femelles.

Un dimorphisme sexuel existe au sein des tortues marines (importance des vertèbres caudales, présence de griffes sur les membres antérieurs, etc.) et il est important de ne pas le négliger. Mais les données publiées font état d'un dimorphisme sexuel inexistant sur les os longs.

c-Effet du stade de développement

Cet effet est relativement difficile à étudier dans la mesure où les trois modalités des facteurs sont fixées par une appréciation humaine sur des individus morts et dans des états de conservation différents. L'appréciation de l'âge est donc difficile à réaliser et, même s'il a été simplifié à trois niveaux de facteurs, il faut s'attendre à un niveau élevé d'erreur introduit par la taille des individus pouvant fortement varier pour un stade de développement identique.

Sur les différentes pièces osseuses on distingue quelques variations plus ou moins marquées, qui se caractérisent souvent par une variabilité plus importante chez les juvéniles que les adultes, les adultes apparaissant souvent totalement inclus dans le groupe des juvéniles.

A ce niveau, l'analyse du contour des épiphyses et des facettes articulaires apporte des éléments plus précis témoignant de comportements de vie différents (nage, migration, etc.), comme le montrent les résultats sur les *Cc* et *Lk* pour les différents os et tout particulièrement sur l'os coracoïde avec des discriminations correctes selon les modalités.

3-3-Publications

La totalité des résultats (annexe 2) n'a pas pu pour l'instant faire l'objet de publication. Les résultats obtenus à partir de l'analyse des contours 3D, pour tous les os sélectionnés, seront traités par la suite ainsi que les méthodologies liées à la prise de ces contours (programmes d'alignement, Fourier elliptique, etc.). Nous nous sommes donc concentré à publier une partie des résultats sur les points repères 2D et 3D, laissant pour le futur des publications pour lesquelles les résultats ont été obtenus.

3-3-1-Première publication

L'acception du genre *Chelonia* a beaucoup fluctué depuis sa création en 1800 par Brongniart. Pendant plusieurs décennies il inclut jusqu'à 6, 7 ou 8 espèces selon les auteurs, pour progressivement être réduit : il est généralement considéré aujourd'hui comme étant monotypique avec plusieurs sous-espèces.

Malgré les récents progrès conceptuels et l'étendue des possibilités technologiques qui s'accroît, la définition du genre suscite toujours des mésententes. Dans certains travaux (Carr, 1952; Pritchard, 1967; Parham and Zug, 1996; Dutton *et al.*, 1996), les variations morphologiques des individus des différentes populations du monde appartenant au genre *Chelonia* sensu stricto ont occasionné à la fois la reconnaissance de sous-espèces, la sous-espèce nominative (océan Atlantique) et *Chelonia mydas japonica* (océan Indien, océan Pacifique), et d'une espèce distincte *Chelonia agassizii* (océan Pacifique oriental).

Aujourd'hui, seul le statut de la tortue du Pacifique oriental pose encore des problèmes de taxonomie. Les données de génétique sont en faveur de la reconnaissance d'un statut de sous-espèce, alors que les observations biologiques privilégient un statut d'espèce. Carr (1961) affirmait qu'un « novice dans le domaine serait capable de distinguer avec 95 à 98 % de réussite les *Chelonia* du Pacifique et celles de l'Atlantique ». De plus, dans plusieurs régions du monde et notamment les Galápagos les *mydas* et les *agassizii* sont sympatriques et restent identifiables les unes des autres (Pritchard, 1998).

Deux études morphométriques ont été menées pour estimer le degré de différenciation entre ces deux populations (Kamezaki et Matsui, 1995, Figueroa et Alvarado, 1991), mais la précision des méthodologies utilisées ne permettait pas véritablement d'obtenir des résultats suffisamment précis pour conclure quant au statut de ces taxons.

Dans cette publication, nous n'avons pas cherché à prendre partie sur le statut d'espèce ou de sous-espèce. Nous avons tenté de réaliser une synthèse statistiquement robuste fondée sur la géométrie des crânes de tortues du genre *Chelonia* du monde entier pour véritablement identifier les variations de formes au sein de ce genre.

Geographic variations in skull geometry of the *Chelonia* (Reptilia, Chelonii) populations of the world, with a taxonomic discussion.

INTRODUCTION

The accepted meaning of the genus *Chelonia* Brongniart, 1800 has changed many times since its creation. Schweigger (1812) identified six turtle species, including the leatherback. Some years later, Fitzinger (1835) separated *Dermatochelys* from *Chelonia* and recognized inside the latter two sections with respectively three and five species.

Today, even with the progress of genetic, oppositions are still going on among scientists : the genus *Chelonia* seems to contain about eight important nesting populations, each of them showing specific morphological features, but not sufficiently and consistently different to consider them as species, except for the black turtle from the eastern Pacific (Carr, 1986). This turtle was initially described as a distinct species, *Chelonia agassizii* Bocourt, 1868, with a modest range of distribution. Since this original description, authors are still in dispute about the full species or subspecies status (Parham and Zug, 1996; Dutton *et al.*, 1996). Carr in 1952 considered it as a subspecies, but changed his mind later (Carr, 1972). The external characteristics of this form, in terms of size, shape and pigmentation (Carr, 1961; Ernst and Barbour, 1989; Pritchard, 1999), strengthened by morphological analysis (Figueroa and Alvarado, 1990; Kamesaki and Matsui, 1995), support full species status, whereas genetic studies on several mtDNA regions (Bowen *et al.*, 1992; Karl *et al.*, 1992; Karl and Bowen, 1999) rather suggest a subspecific level. Some authors consider the full species status as a “geopolitical” designation (Karl and Bowen, 1998; Seminoff, 2000).

Morphometric analyses are often important elements in clarifying taxonomic problems (Zug *et al.*, 1988; Wiens and Penkrot, 2002; Adams *et al.*, 2004). A few authors used traditional morphometric comparisons and morphology to discuss the validity of *Chelonia agassizii* (Figueroa and Alvarado, 1990; Kamesaki and Matsui, 1995), but encountered problems as they did not distinguish properly the morphological variations related to size and those related to shape (Rohlf, 1998). To eliminate the size factor, they used principal component analysis with deletion of the first component. But this method does not evaluate correctly the variability related to conformation that is mixed with the variability related to size (Rohlf, 1999; Adams *et al.*, 2004).

Due to its large variation within the genus *Chelonia*, size is a very important parameter to take into the most exact account. The green turtle is known to have a straight carapace length of about 120 cm, whereas the black turtle is rarely longer than about 90 cm.

Nowadays, as the field of statistics has developed, geometric morphometric methods can complement the traditional ones: they allow studying the geometry of real three dimensional shapes and not only ratios or angles, which often generate complex working hypotheses and problems for visualization (Marcus, 1990; Rohlf, 2002; Adams *et al.*, 2004).

Here we present an integrative three dimensional method on *Chelonia* skulls from different oceans, based on Procrustes superimposition. This method allows to separate size and shape, allometry being a result of their combination. The aim is to underline and summarize the real shape and size variations, in order to obtain an objective knowledge of a few morphological features of specimens of this genus and to identify the characteristics that can offer functional or systematic interest.

MATERIALS AND METHODS

- Sample

The skulls and lower jaws of respectively 39 and 26 sea turtles belonging to the collection at the Chelonian Research Institute (Florida) were measured (table 1). We studied turtles of both sexes and of the two taxa currently recognized in the genus *Chelonia*. They correspond to *Chelonia* from 19 different beaches of 4 oceans: East Pacific, West Pacific, West Atlantic and Indian Oceans (figure 1). The 26 sea turtles belonged to the 39 sea turtles. All of them were tagged with their taxon names: either *Chelonia mydas* (Cm) or *Chelonia agassizii* (Ca). We tried to select juveniles, subadults and adults specimens that refer to the maturity in order to represent all this three stages which correspond to three different navigation behaviours.

Table 1. The specimens studied. Ca, *Chelonia agassizii*; Cm, *Chelonia mydas*; PE, East Pacific; AO, West Atlantic; OI, Indian Ocean; PO, West Pacific; F, female; M, male; NA, sex unknown; 0, without lower jaw; 1, with lower jaw.

Species	Ocean origin	Beach/Island origin	Maturity	Sex	LJ
Ca	PE	Ecuador: Santa Cruz	adult	NA	0
Ca	PE	Mexico: Guerrero	adult	F	0
Ca	PE	Ecuador, Galápagos : Baltra Island	adult	F	0
Ca	PE	Ecuador, Galápagos : Santa Cruz	adult	NA	1
Ca	PE	Ecuador, Galápagos : Santa Cruz	adult	NA	1
Ca	PE	Peru: Ica	adult	NA	0
Ca	PE	Ecuador: NA	adult	NA	0
Ca	PE	Ecuador, Galápagos : Santa Cruz	adult	NA	1
Cm	AO	Guiana: Pointe Isare	adult	F	1
Cm	AO	Guiana: Almond beach	adult	NA	1
Cm	AO	Guiana: Almond beach	adult	NA	1
Cm	AO	Guiana: Almond beach	adult	F	1
Cm	AO	Guiana: Almond beach	adult	F	1
Cm	AO	Guiana: Shell beach	adult	F	1
Cm	AO	Costa Rica: Tortuguero	adult	F	0
Cm	AO	Costa Rica: Tortuguero	adult	F	1
Cm	AO	Florida, USA: NA	juvenile	NA	1
Cm	AO	Georgia, USA: Cumberland Island	juvenile	M	0
Cm	AO	Georgia, USA: Cumberland Island	juvenile	M	1
Cm	AO	Georgia, USA: Cumberland Island	juvenile	M	1
Cm	AO	Georgia, USA: Cumberland Island	juvenile	NA	1
Cm	AO	Georgia, USA: Cumberland Island	juvenile	F	1
Cm	AO	Georgia, USA: Cumberland Island	juvenile	M	1
Cm	AO	Georgia, USA: Cumberland Island	juvenile	F	1
Cm	AO	Georgia, USA: Cumberland Island	subadult	F	1
Cm	AO	Mexico: Tamaulipas	subadult	NA	1
Cm	OI	Western Indian Ocean: Europa	adult	F	0
Cm	OI	Western Indian Ocean: Aldabra	adult	F	0
Cm	OI	Western Indian Ocean: Tromelin	adult	F	0
Cm	OI	Western Indian Ocean: Aldabra	adult	F	0
Cm	OI	Tanzania,: Dar el Salaam	adult	F	0
Cm	PO	PROVINCE, Australia: Inskip Bay	adult	M	1
Cm	PO	New Caledonia, France: Ile Leteixour	adult	F	1
Cm	PO	New Caledonia, France: Ile Surprise	adult	F	1
Cm	PO	New Caledonia, France: Ile Surprise	adult	F	1
Cm	PO	New Caledonia, France: Ile Surprise	adult	F	1
Cm	PO	New Caledonia, France: Ile Huon	adult	F	0
Cm	PO	New Caledonia, France: Ile Huon	adult	F	1
Cm	PO	New Caledonia, France: Ile Huon	subadult	F	1

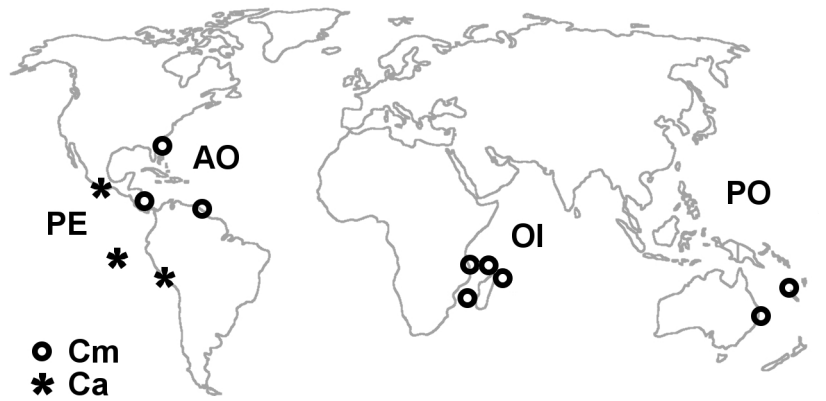


Figure 1. Map showing the geographical origins of the specimens studied. Number of localities refer to Table 1.

• Landmarks

To capture the geometry of the skulls and lower jaws, we used landmark-based methods. They allow to statistically compare shape variations once the non-shape variations (size and residual) have been removed by superimposition (Adams *et al.*, 2004). As the skull and lower jaw are made respectively of 23 and 7 joined bones, what appears to be a uniform structure can be in fact described as the intersections of bony structures. Moreover, these bones are the same in all sea turtle species in term of number, but dissent in shape (Gaffney, 1979; Wyneken, 2001), thus allowing species identification or understanding features that have functional or systematic interest. Respectively fifty and twelve landmarks (figure 2) were defined following different earlier biometric studies (Duron-Dufrenne and Bour, 1988; Figueroa and Alvarado, 1990; Kamezaki and Matsui, 1995; Claude *et al.*, 2004), original work carried here, and study of the levels of homology : type I, juxtaposition of tissues; type II, maxima of curvature; type III, defined by phrases like “the most anterior” or “the farthest from” (Bookstein, 1991).

We used a Microscribe 3-D digitizer to analyze the morphological variation of skulls and lower jaws geometry, synthesized by the landmarks.

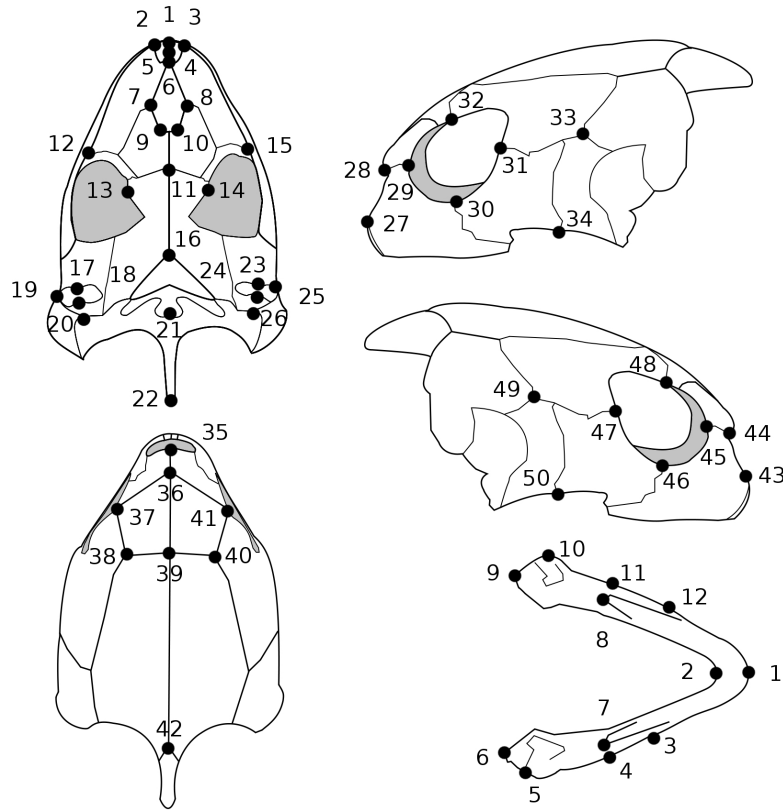


Figure 2. Locations of landmarks on skull in palatine view (upper left), lateral view (upper and lower right), dorsal view (lower left) and lower jaw in dorsal view (lower right).

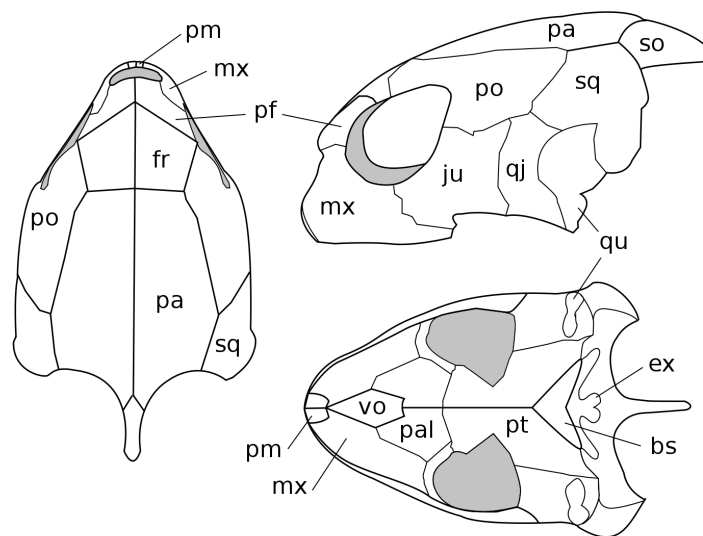


Figure 3. Names and locations of the different bones on a sea turtle skull. bs, basioccipital; ex, exoccipital; fr, frontal; ju, jugal; mx, maxilla; pa, parietal; pal,

palatine; pf, prefrontal; pm, premaxilla; po, postorbital; pt, pterigoid; qj, quadratojugal; qu, quadrate; so, supraoccipital; sq, squamosal; vo, vomer.

- Superimposition procedure

All specimens defined by their landmarks were superimposed following the Procrustes method of generalized least squares superimposition. It works by translating the objects all together on their centre of gravity, then scale using the least square criteria and rotate the objects. This allows to compare all the specimens in terms of shape and size as two independent components (Rohlf and Slice, 1990; Bookstein, 1991).

As the objects show bilateral symmetry, we used the Rmorph library with the symmetrisation parameter in order to minimize the operating variance and isolate the morphological variance only (Baylac, unpublished).

- Statistical procedure

Once superimposition have removed the non-shape variation, the new 3D landmarks coordinates become variables that can be used to compare our samples statistically. Size and residual components also become variables and allow to emphasis respectively allometry and the accuracy of the measurements.

We performed principal component analysis (PCA) on the variance-covariance matrix of the specimens coordinates corrected for size and non-symmetric residual variability. This allows to take into account and to order the shape variations between objects defined by their landmarks. As we know species, sex, maturity and origin of each specimen, we can evaluate on PCA coordinates the intra- and inter-groups variations and determine the shape specificity of each. Then it becomes possible to visualize the particular geometry of a group that appears to be different from another: we choose to display the landmarks of the two specimens that are in opposition on the PCA components.

In order to optimize the separation between the known groups, we performed linear discriminant analysis (LDA) followed by visualisations of the two specimens that are in

opposition on the components. Like all factorial analyses, in LDA, components are uncorrelated among them. Then all shape variations observed on the different components are independents.

Based on the results of these analyses, we calculated the species, sex, maturity and origin factor's effects with multivariate analysis of variance (MANOVA), in order to account for the visual discrimination's conclusions.

Allometry is a component of shape related to size. Superimposition procedure determinates a scaling size factor called centroid size (CS). We performed MANOVA tests to determinate if size is still related to shape variations after size reduction. This requires testing together the decomposition of shape order by PCA against both logarithm of CS and species to evaluate whether or not allometries are different between the attested groups. We used logarithm of size in order to linearize the aspect of the curve.

This may strengthen the shape variation's comprehension related to geographic origin and provide elements to evaluate morphological differences in skull and lower jaw between turtles within the genus *Chelonia*.

RESULTS

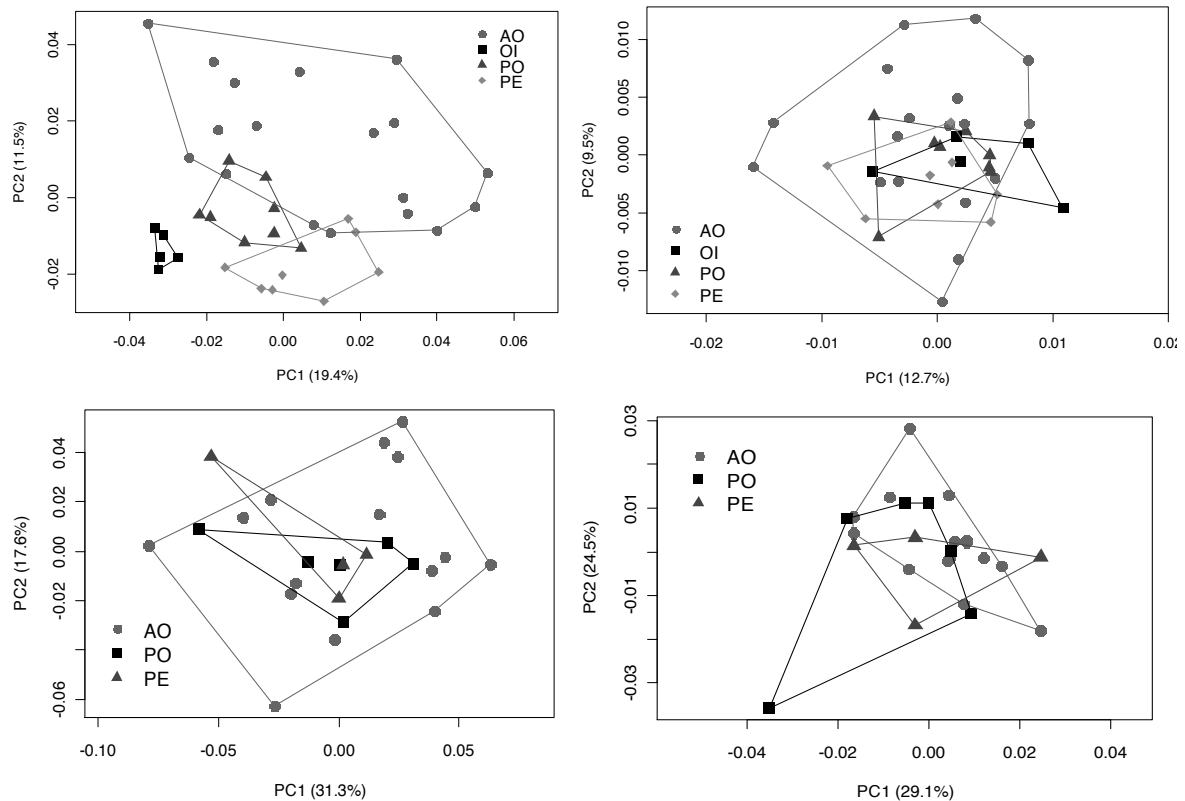


Figure 4. Plot of the PCA on skulls (top) and lower jaws (bottom) shape coordinates versus origins. Left: symmetric part of shape variation; right: asymmetric part of shape.

PCA on asymmetric parts of both skull and lower jaw coordinates (figure 4) confirmed that there was neither specific asymmetric shape nor particular measurement error among groups: specimens from the different oceans were blended randomly altogether (Fischer test: $P > 0.1$). PCA on symmetric part (figure 4) revealed specific shape patterns only on skull (Fischer test for skulls: $P < 0.001$; for lower jaws: $P > 0.1$). On lower jaws, superimposed coordinates did not separate the three groups: therefore the principal variability on PC1 and PC2 (respectively 31.3 % and 17.6 % of total variance) concerned individual shape differences. The skull morphology appeared to be fairly affected by the locality. PC1 and PC2 accounted for 30.9 % of the total variability (respectively 19.4 % and 11.5 %) and separated quite correctly the four localities groups of turtles. Only PC1 allowed to separate exactly two groups: the turtles from the Indian Ocean and the East Pacific Ocean. For the other groups, the two first PCs were

needed. This means that specific and independent shape patterns were present but not very pronounced.

On PC1, turtles from the West Atlantic Ocean presented a shape standard deviation up to 11.7, 2.9 and 1.9 times higher than those measured on turtles from OI, PO and PE (3.8, 2.2 and 2.3 on PC2), attesting a stronger morphology variance inside this group.

Allometry

Before analysing the shape variations along the LDA components, we looked for allometries in order to know if the study of skull shape needed to be factorized by age groups.

MANOVA procedure on the first 15 components of PCA against species factor and CS factor in logarithm (table 2), revealed a strong influence of both these factors (Fischer tests: $P < 0.001$). This means that the shape variations were also depending on ages and that allometry plays an important role to determine the final adult skull shape patterns.

Allometries were mainly represented by PC1: it accounted for 78 % of total sum squares against 0.2 % on PC2 that accounted mainly for species (26 % of total sum squares).

Interaction was not significant with this procedure.

Table 2. MANOVA of shape represented by the first 15 PC's against species factor and CS logarithm factor.

Effect	df	Pillai test	F	Num df	Den df	P
Species	1	0.8587	8.5105	15	21	7.767e-06
Size	1	0.9473	25.1574	15	21	4.413e-10
Interaction	1	0.5305	1.5822	15	21	0.1633
Residual	35					

The plot of shape on PC1 against CS showed the measured effect of size (figure 5). We separated the three ages groups with a non-linear evolution of shape related to maturity. The elongated shape of the adult group was in part explained by the presence in this group of turtles from different origins. We noticed above that all the OI turtle displayed extreme values

on PC1. As we did not digitize OI juvenile turtles, it was not possible to conclude that this curve would fit the entire turtle genus *Chelonia*. But as the specimens with extreme values are both Cm from AO, we can visualise and compare them.

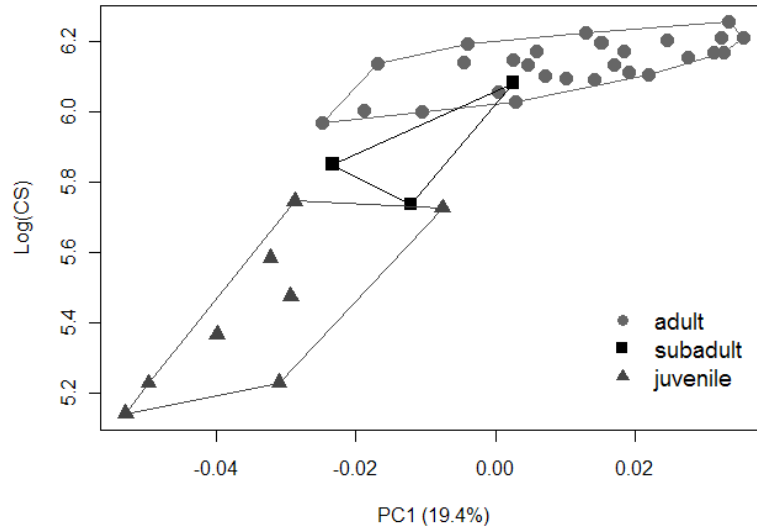


Figure 5. Plot of the shape coordinates on PC1 versus logarithm of CS.

Figure 6 presents the two conformations for specimens with higher and smaller value on PC1. Allometries concern principally the frontal and temporal bones. Juvenile turtles show longer and more curved skull around the prefrontals, maxillae and premaxillae but thinner skull around the distance formed by the two junctions of the postorbitals, quadratojugals and jugals. The junction between the parietals and the supraoccipital on the top of the skull is more posterior on adults. The orbital cavities are quite bigger on juveniles as compared with the entire skull.

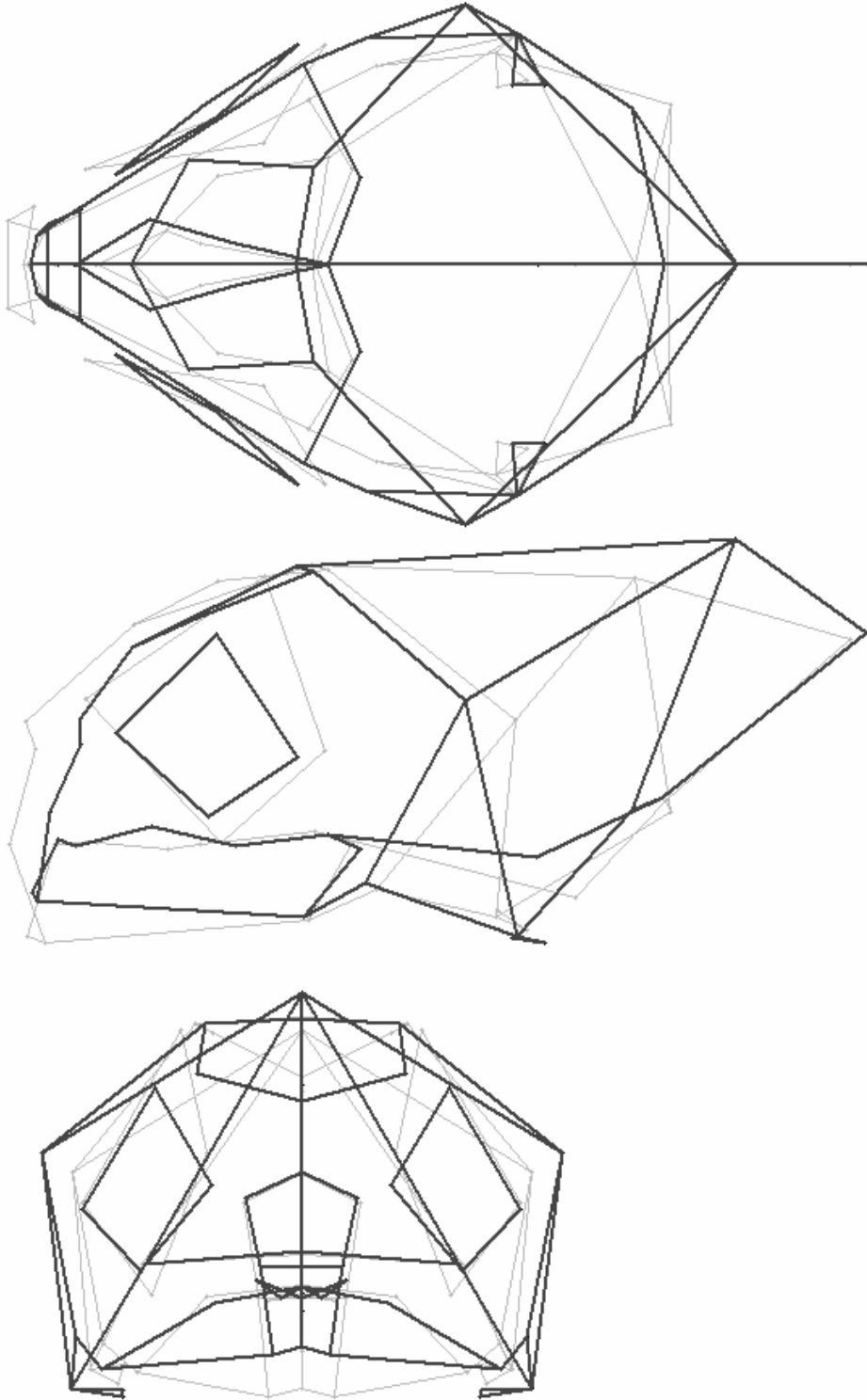


Figure 5. Dorsal, lateral and frontal views of the two specimens with the biggest (black) and smallest (grey) centroid sizes.

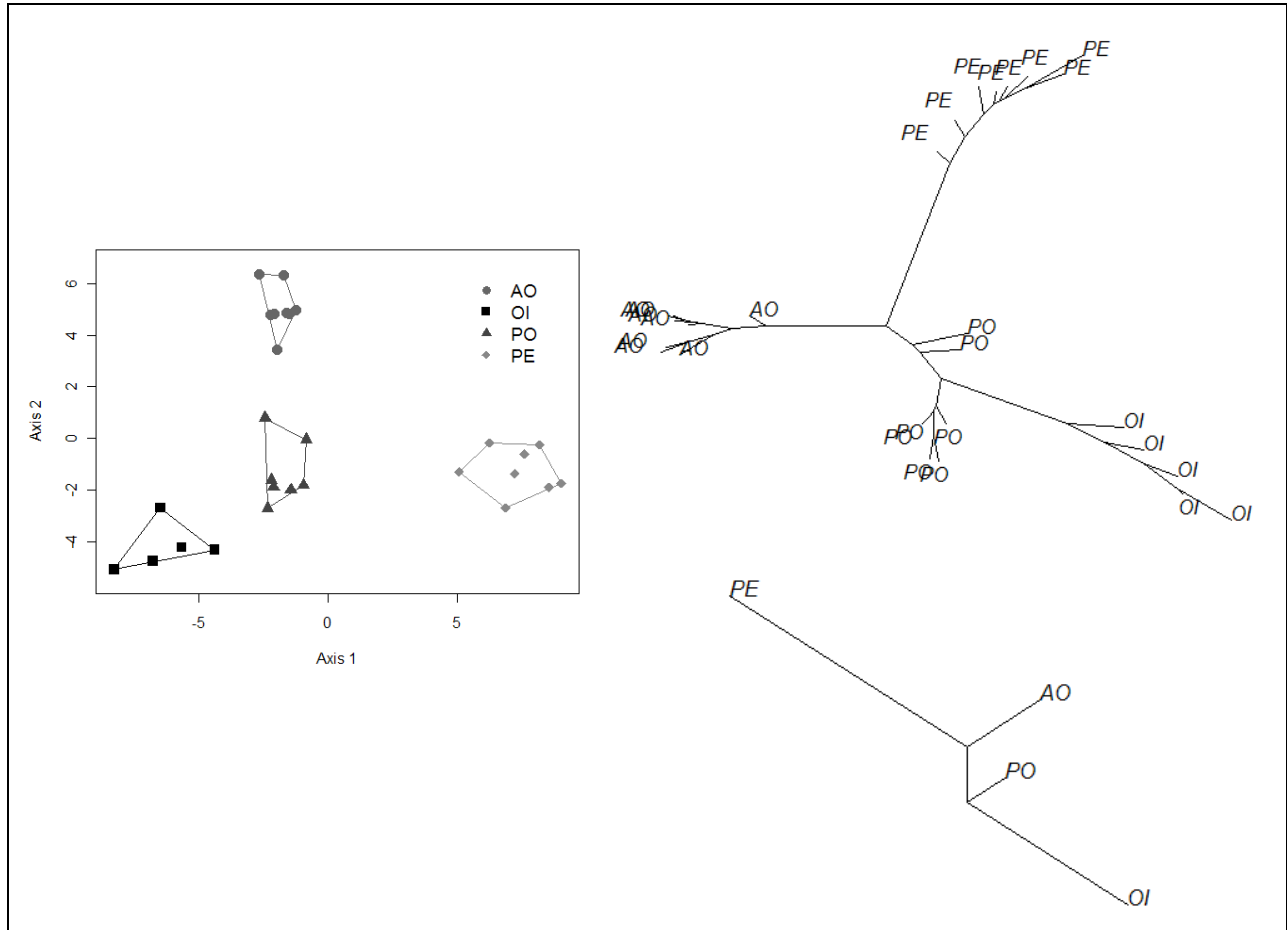


Figure 6. Plot of the LDA on adults skulls's symmetric shape coordinates versus origins (left) and associated unrooted trees based respectively on Mahalanobis distances (bottom-right) and Euclidian distances (top-right).

As PC1 contained information of allometry, we decided to perform the LDA on adult specimens and thus to document shape variation in connection with the geographic origin only.

Plot of the LDA skull symmetric shape coordinates versus origins (figure 6) separated the four groups without any overlap. The topology of the plot (figure 6) suggested the existence of three skulls shape patterns distributed on three extremes plot positions: turtles from AO

(top-left-middle), from OI (bottom-left) and from PE (bottom-right). Turtles from PO (middle-middle) were intermediate in both PC1 and PC2, suggesting a middle shape pattern according to the two first components. As PCs are not correlated, we conclude that the skull morphological differences between AO and PE turtles specifically separate from the ones between both AO and OI turtles.

Standard deviation among AO turtles on both PC1 and PC2 was similar than on PCA, indicating a robust separation between groups in spite of little size sample.

The unrooted trees based on Mahalanobis and Euclidian distances confirmed these results. PO turtles were intermediate between groups formed by OI turtles and both PE and AO turtles. PE strongly diverged from a first node that connected [AO, PO] turtles and OI turtle diverged from a second node that connected [PO] and the first node.

Figures 7 and 8 present the two conformations for specimens with higher and smaller value on PC1 and PC2. Specific shapes patterns brought to light on PC1 between OI and PE turtles concerned different regions of the skull. OI turtles presented a global skull shape thinner around the snout but larger around the temporal bones than PE turtles. In turtles from OI, all the snout's bones: maxillae, premaxillae and prefrontals appeared to be tight and progressively larger along jugals and up to the junction of jugals, quadratojugals and postorbitals that was higher positioned on the skull. As the junction of supraoccipital and parietals are behind that observed in turtles from PE, and the distance between the opisthotics bones is shorter, the global shape of the back skull was also thinner in OI turtle than in PE turtles. The overall shape of the occipital crest in PE turtles was quite small due to the high position of the exoccipitals.

We also observed a very distinct position of the junction between the prefrontals and postorbitals at the rear of the orbit that makes the plans formed by the orbitals cavities less parallels in OI than in PE turtles. The more external position in OI turtles of the back of the orbital rim confirmed this statement.

Finally, the junction between parietal and frontal was closer to the snout in OI turtles.

As PC1 quite clearly separated turtles from OI and AO, we had to focus our analysis on parts of the skull that we still not discussed. Differences concerned mainly the palatine bones and the orbital's shape that was smaller in its top part among turtles from AO. The back part of the maxillae was smaller in AO turtles than in OI turtles and upper positioned on the skull. This results in the vomer appearing shorter but similarly positioned at the junction with the pterygoids. In turtles from AO, the position of quadrates is also centered and posterior in comparison to the position observed in OI turtles.

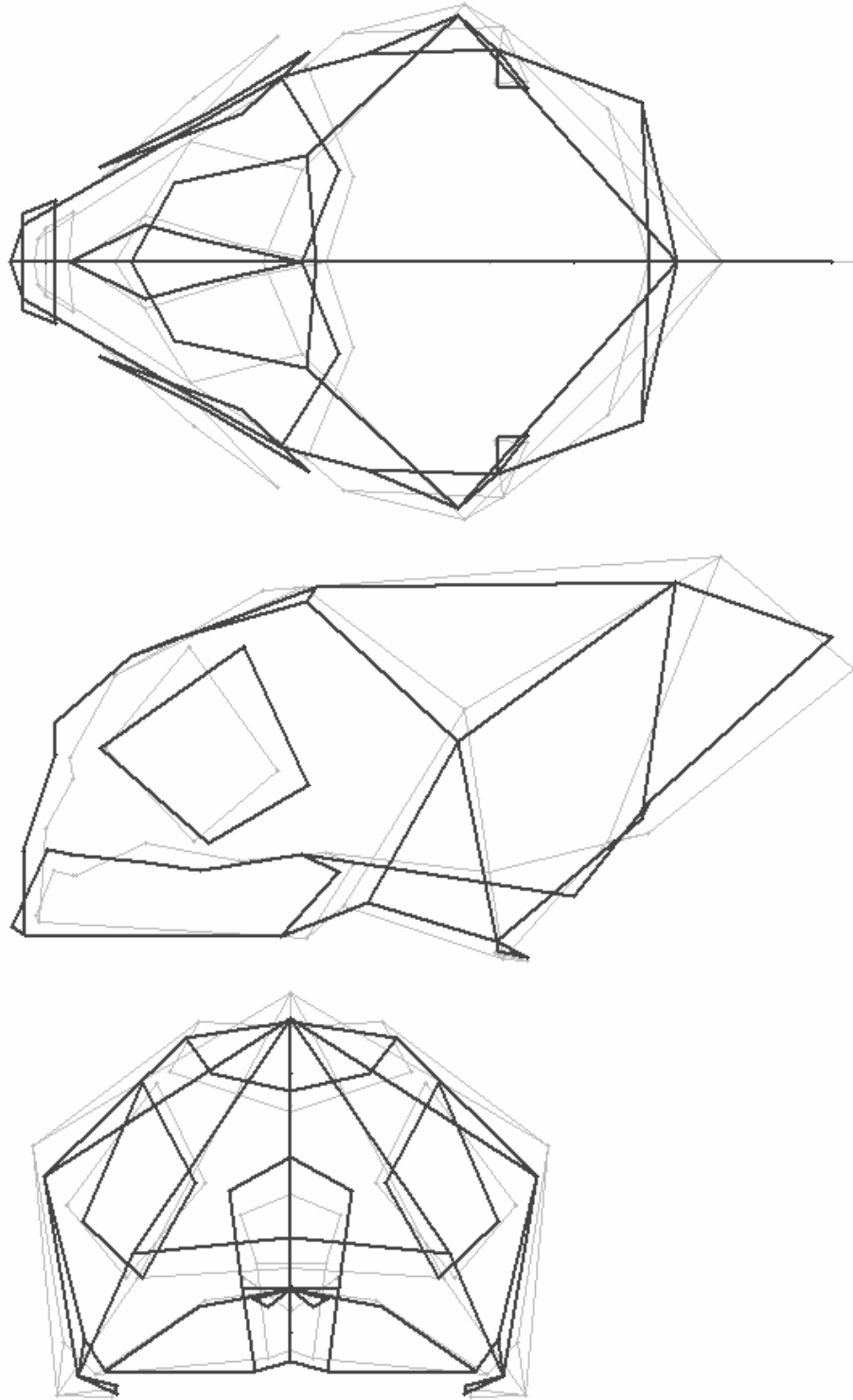


Figure 7. Dorsal, lateral and frontal views of the most distant two specimens along first principal component (PC1) of LDA. Black, specimen with biggest value along PC1 (among PE turtles); grey, specimen with smallest value along PC1 (among OI turtles).

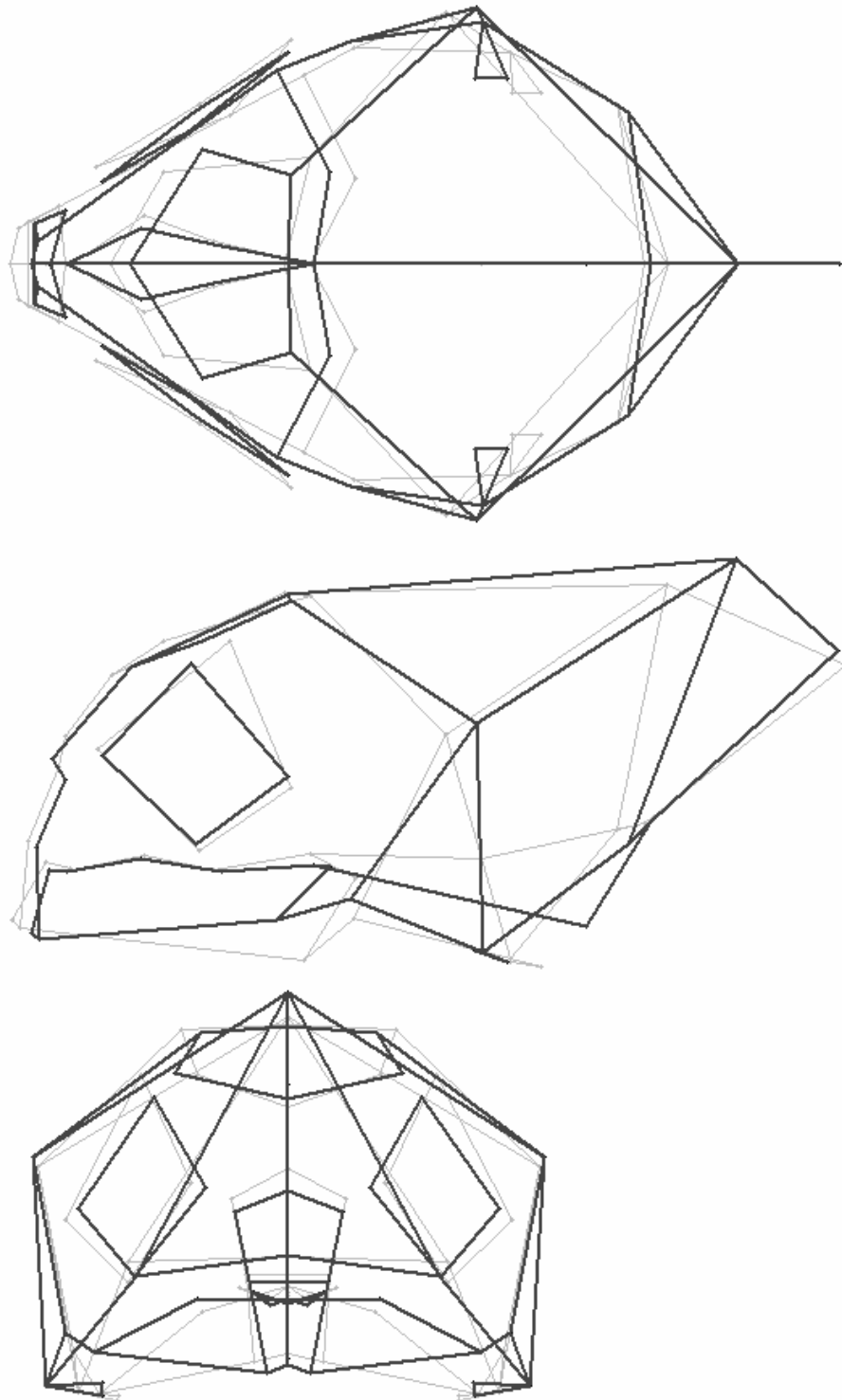


Figure 8. Dorsal, lateral and frontal views of the most distant two specimens along first principal component (PC2) of LDA. Black, specimen with biggest value along PC2 (among AO turtles); grey, specimen with smallest value along PC2 (among OI turtles).

DISCUSSION

Over the last centuries, several scientists studied the genus *Chelonia* and defined several species or subspecies like *Chelonia mydas japonica* (Thunberg, 1787) (Japan), *Chelonia agassizii* Bocourt, 1868 (Pacific coast of Guatemala) and *Chelonia mydas carrinegra* Caldwell, 1962 (Gulf of California). Today, these names are no more in use, except for the black turtle from East Pacific whose species status is still debated.

In 1986, Carr wrote that if one made a comparative statistical analysis of features of every important nesting population, differences could probably be found to distinguish each of them. But if he also stated that, although zoologists will probably one day describe them as species, he personally recognized only three species, *Chelonia mydas*, *Chelonia agassizii* and *Chelonia depressa*. The latter species was a little later separated in a separate genus, *Natator* (Zug *et al.*, 1988).

In this study, we documented the geographic variation of skull morphology using powerful statistical tools: geometric morphometrics. Our sample was not as consequent as the 145 sea turtles of the genus *Chelonia* used by Kamezaki and Matsui (1995); however these authors did not use the skull geometry, but independent measurements. They also used a statistical procedure to reduce the size effect that is nowadays widely criticized (Adams *et al.*, 2004). So our method took into account information about the spatial relationships among the measured variables and had great statistical power (Rohlf, 2002). It should be more accurate than past studies, even with such little samples.

Skull of turtles from OI was more different than we expected. In plot of PCA they appeared more distinct from AO turtles than PE turtles were. This means that the strongest skull geometry variation observed in our sample was between AO and OI turtles. But this could not be interpreted as phylogenetic differences but just morphometrical differences. As stressed by many authors (Rohlf, 1998, 2002; Bookstein, 2002; Adams *et al.*, 2004), there is no reason why continuous characters should be correlated with genetic distances.

So this observation could result from two reasons. First we were just interested in the skull and other studies that described genus *Chelonia* using many other characters like coloration's patterns, scute's patterns (Pritchard, 1967), carapace's shapes, etc. may have found more

distinctions between AO and PE turtles than between AO and OI ones. Furthermore the green turtle *Chelonia mydas japonica*, found both in OI and west Pacific was first described by Thunberg (1787) from non robust statistical data, but just qualitative observations that should have guided him toward a wrong way. Second, recent authors (Figuerola and Alvarado, 1990; Kamezaki and Mastui, 1995) may have encountered the size reduction problem: as PE turtle are smaller than AO and OI ones (Carr, 1986), if the size reduction was not correctly realized in order to compare the real shape variations, PE turtles may appear more distinct than AO appeared to OI turtles. Indeed, size reduction was often wrongly made by deleting the first component of the PCA on biometric measurements. This action hypothesize that the first component represents only the size variation and even if it often present bigger standard deviation than other variables, by deleting the first component they miss a lot of statistical information. Procuste superimposition we used is a accepted way to size reduction and our conclusions should be more accurate.

Bowen and Karl (2007) summarized the available genetic data and confirmed that there were fixed genetic differences between two green turtle populations both from AO with two distinct breeding habitats despite extensive overlap on feeding habitats. It is therefore important to know the exact origin of the specimens studied and the reasons of their death before being accessed in collections. It would be indeed very different to study a specimen dead by fisheries on its feeding habitat and another one dead during the breeding season. A similar experiment but with opposite biogeographical phenomenon was observed by Diez and Van Dam (2002) among two *Eretmochelys imbricata* populations that shared the same breeding habitat but with two distinct feeding habitats which caused a ratio of growth rate around 2.

The differences observed may be reinforced by the allometry effect that remained present among adult turtles due to the indefinite growth of these reptiles. We did not dispose of a method to determine precisely the age of these turtles except the qualitative variable with three classes (juveniles, subadults, adults). As the size should not be used to determine ages and therefore the centroid sizes we calculated, we encountered an irreversible problem that should be solved in the future using data from a well known population to reduce the variability related to age after maturity and the one related to the environment.

This phenomenon may explain the large variability observed in our AO group. We did not know the exact cause of death for each specimen but we just knew their geographic origin of collecting: Mexico, Guiana, Florida, Georgia and Costa Rica. This reinforces the idea to the

acquisition of specific morphology related to both the feeding and breeding habitats and the high phenotypic variability within the genus. It is now generally admitted that adult sea turtles keep during their life regular feeding and breeding habitats (Bowen and Karl, 2007), although if precise natal homing still needs more research (Luschi *et al.*, 2007). Specimens from our other groups, OI, PE and PO, were all specimens from the same locations and this supports the idea that our AO group consists of several subgroups in the future.

Biological and phylogenetic species concept (de Queiroz, 1998) describes a lineage which is unified primarily by sexual reproduction or gene flow among its constituent parts. Subspecies generally evolved as a result of geographical isolation and is a rank subordinate to species (Wiens, 2000). But most of species continue to be recognized by morphological qualitative and qualitative measurements that present no overlap (Wiens, 2001).

However, although geometric morphometrics data provide a rich description of morphological shape, such data should not be included when estimating phylogenetic trees neither to conclude whether individuals from different area should be considered as species or subspecies. Many authors proposed some ways to build phylogenies from geometric morphometrics data, but still encountered problem with such interpretations (Rohlf, 1998; Zelditch *et al.*, 2000; Bookstein, 2002; Adams *et al.* 2004) partly because data are continuous. As our aim was not to establish a phylogeny, but just to emphasize the morphological differences within the turtle genus *Chelonia*, we did not try to code as discrete values.

But we decided to be in favour of the name *Chelonia mydas japonica* for the *Chelonia* from OI as far as the subspecies *Chelonia mydas agassizii* is accepted. OI turtles presented in our study show as many differences as did PE turtles related to AO ones.

We hope to test this result in the future on other bones with the same methodology in order to confirm this assessment.

3-3-2-Deuxième publication

La morphométrie géométrique est un outil véritablement puissant permettant d'identifier et de visualiser les changements de conformations au sein d'une population. Ses applications sont multiples et nous avons décidé de mettre en valeur l'apport de cette méthodologie à la connaissance des tortues marines en archéologie.

En effet, les tortues marines sont depuis des millénaires des proies très convoitées par les populations humaines proches des rivages (Frazier, 2004 ; Galipaud, 2006 ; Allen, 2007). On recense dans le monde de nombreux sites archéologiques avec des pourcentages élevés d'os de tortues marines parmi l'ensemble des restes animaux.

La plupart des comptes rendus archéologiques de fouilles sur des sites où ont été mis au jour des restes de tortues marines ne contiennent que peu d'informations sur ces animaux. Souvent les indications se limitent à « présence d'os de tortues marines » et quelques rares fois « présence de fragments de carapaces, os longs ». Les archéologues ne disposent donc pas de moyens accessibles pour identifier les tortues marines.

Pourtant la connaissance des espèces, du sexe, des origines et des stades de développement apporterait des informations cruciales pour comprendre les relations hommes et tortues marines dans le passé : gestion des stocks, fréquences et types de pêche, consommation après conservation et transport des viandes, etc.

Nous avons donc décidé de travailler avec une méthodologie géométrique simple, fondée sur le positionnement de points repères homologues sur des photos, pour tenter de mettre en évidence la possibilité d'identifier ces os. Pour cela, nous avons choisi deux os de la ceinture scapulaire que l'on peut retrouver sur des sites archéologiques : la scapula et l'os coracoïde.

Geometric morphometrics of the coracoid and scapula in living sea turtles (*Cheloniidae* Oppel, 1811): an archaeological perspective.

INTRODUCTION

Because of the current rapid decline of sea turtles, due to human exploitations and fisheries, the investigations concerning these reptiles are focused on the urgency to know their biology. Here we present a geometric morphometric study bringing to light the interest of shape variations to identify precisely sea turtles from bones.

Sea turtles' archaeological remains are frequently excavated from different regions of the whole world where the turtles interacted with human societies (Kirch and Yen, 1982; Kirch, 1988; Frazier, 2003; Woodrom-Luna, 2003; Allen, 2006).

Published accounts include detailed illustrations, measurements, stratigraphic interpretations, but identification is in most cases only made at the general level "turtle". However, sex, size, weight and age are very important pieces of information for archaeological studies. Sea turtle's remains from archaeological sites are very useful to characterize ancient human activities. Due to their particular ethology and ecology, these leavings become more than just remains. For example, only females reach beaches: so, knowing the sex of sea turtle's bones on an archaeological site initiates inquiries about the ancient human fisheries activities, and in addition provides information on human migrations.

This means that the interpretation of sea turtle's bones cannot be carried out without being associated with typical faunal assemblages (waste deposit areas) or human's artefacts (burns and cut marks, scars or damages left by capture techniques, worked bones). This ensures that sea turtles did not die during nesting, a very common phenomenon according to Frazier (2003) and Allen (2006), who defined the kinds of faunal assemblages or human's artefacts that must be found associated with sea turtle remains before initiating archaeological interpretations.

To draw up an evaluation of all the archaeological sites where sea turtle's bones were excavated is not the aim of this paper. Frazier (2003, 2005) and Allen (2006) reviewed this

information (table 1) in many papers dealing with it in different places: Mexico, Arabian Peninsula, Africa (Frazier, 2005), Melanesia and Polynesia (Kirch and Yen, 1982; Kirch, 1988; Frazier, 2003; Woodrom-Luna, 2003; Allen, 2006; Galipaud, 2006).

Table 1. Number of archaeological sites compared to kinds of human use: aha, bones associated with human activity; wb, worked bones (cut marks, burns, hole, etc.), ahb, bones associated with human burials.

	aha	wb	ahb
Caribbean, Yucatan, Florida	?	26	9
Polynesia	13	?	?
Arabian Peninsula	6	4	1

Over the last century, several studies have been devoted to sea turtle's biometry (Duron-Dufrenne and Bour, 1988; Zangerl, 1988; Hirayama, 1992; Kamezaki, 1995, 2003; Pritchard, 1997). Nowadays, as the field of statistics has developed, geometric morphometric methods can complement the traditional ones: they allow studying the geometry of real three dimensional shapes and not only ratios or angles, which often generate complex working hypothesis and problems for visualization.

Here we present one such method, 2D landmarks, based on Procrustes superimposition. It allows to separate size and shapes, allometry being a result of their combination. Landmarks method allows to statistically compare shape variations once the non-shape variations (size and residual) has been removed by superimposition (Adams *et al.*, 2004).

The aim is to underline and summarize the real shape and size variations to get an objective knowledge of bones morphological features and identify the characteristics that can offer functional and identification interest. During the growth, bones are changing with a shape component (in different directions) and a size component (respecting the initial shape). Allometries are the shape variation during the growth correlated to size.

MATERIAL AND METHODS

• Sample

Although carapace's bones constitute the most frequent kind of remains, we decided to exclude them. They are often fragmented, isolated and furthermore variable in terms of number and even shape within species, i.e., not useful for species determination.

We measured skulls, lower jaws, humeri, femora, scapulae, coracoids and pubes of 303 recent specimens, corresponding to the 8 living species of marine turtles, and kept in Peter C.H. Pritchard's Chelonian Research Institute (CRI, Oviedo, Florida, USA).

In the present paper, we present analyses concerning two bones: the left coracoid in dorsal view and the left scapula in dorsal view (figure 1). They were measured respectively on 98 and 86 sea turtles (82 duplicates) (tables 2 and 3). Together, these two bones constitute the half shoulder girdle. In an archaeological context, as the remains are from turtles that have often been eaten, it is more significant to study these bones separately, even if they were found joined by cartilage, which gives information in three dimensions (Depecker, 2006).

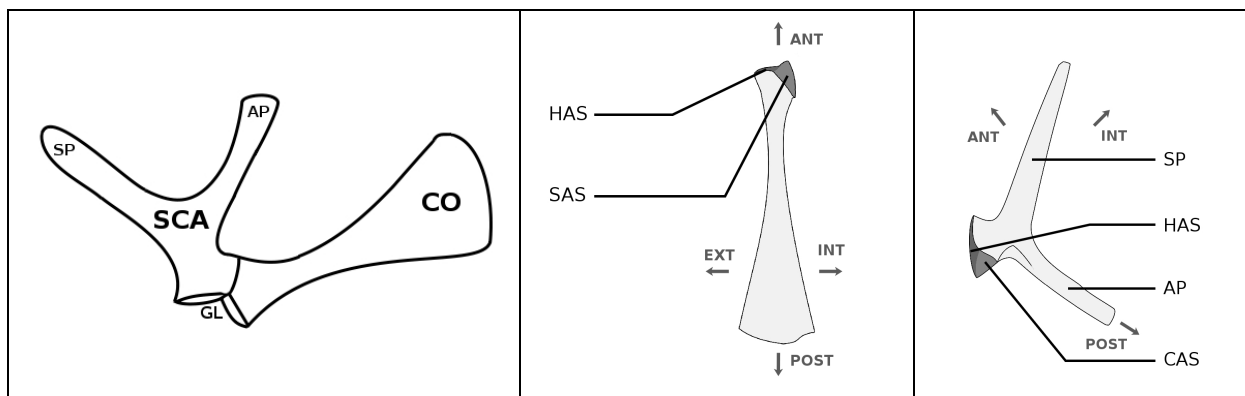


Figure 1. Left sea turtle's shoulder girdle in dorsal view (left); left coracoid in dorsal view (middle); scapula in dorsal view (right). SCA, scapula; CO, coracoid, SP, scapular prong; AP, acromial process or precoracoid; GL, glenoid cavity (toward humerus); ANT, anterior; POST, posterior; EXT, external or lateral; INT, internal or medial; HAS, humeral articular surface; CAS, coracoidal articular surface; SAS, scapular articular surface.

Table 2. Numbers of specimens studied: *Ca*, *Chelonia agassizii*; *Cc*, *Caretta caretta*, *Cm*, *Chelonia mydas*; *Dc*, *Dermochelys coriacea*; *Ei*, *Eretmochelys imbricata*; *Lk*, *Lepidochelys kempii*; *Lo*, *Lepidochelys olivacea*; *Nd*, *Natator depressus*.

	<i>Ca</i>	<i>Cc</i>	<i>Cm</i>	<i>Dc</i>	<i>Ei</i>	<i>Lk</i>	<i>Lo</i>	<i>Nd</i>
SCA	1	29	13	0	1	42	0	0
CO	1	38	11	0	1	47	0	0

Table 3. Numbers of specimens studied according to origin: wpo, west Pacific Ocean; epo, east Pacific Ocean, wao, west Atlantic Ocean, io, Indian Ocean; ?, unspecified. Numbers of specimens studied according to sex: F, female; M, male. Numbers of specimens studied according to age and maturity: j, juveniles; sa, sub-adults; a, adults.

	wpe	epo	wao	io	?	F	M	?	j	sa	a	?
SCA	1	0	85	0	0	40	14	32	54	21	6	5
CO	1	0	97	0	0	44	17	37	58	23	8	9

- Landmarks

Respectively eight and seven landmarks (figures 2 and 3; table 4) were defined following a traditional biometric study with calliper's measurements (Zangerl, 1988), personal attempts, and study of the levels of homology : type I, juxtaposition of tissues, type II, maxima of curvature, type III, defined by phrases like “the most anterior” or “the farthest from” (Bookstein, 1991).

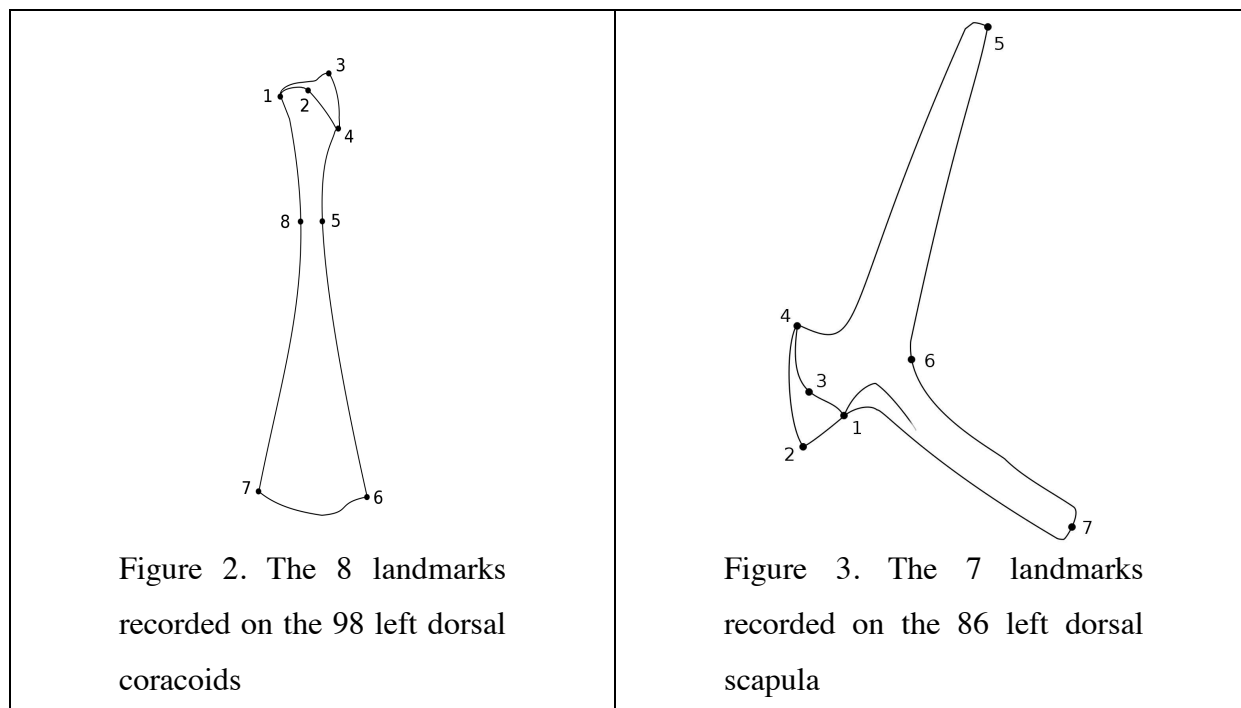


Table 4. Coracoid. No.: Numbers of landmarks (definitions in Fig. 2). Types: homology according to Bookstein (1991)

No.	Definition	Type
1	external border of the humeral articular surface	III
2	dorsal internal border of the humeral articular surface	III
3	ventral internal border of the humeral articular surface	III
4	external border of the scapular articular surface	II
5	maximum bend of the internal rim of the body's bone	III
6	posterior internal extremity of the body's bone	I
7	posterior external extremity of the body's bone	I
8	maximum bend of the external rim of the body's bone	II

Table 5. Scapula. No.: Numbers of landmarks (definitions in Fig. 3). Types: homology in Bookstein (1991)

No.	Definition	Type
1	internal border of the coracoidal articular surface	III
2	external border of the coracoidal articular surface	III
3	internal posterior border of the humeral articular surface	III
4	anterior border of the humeral articular surface	III
5	dorsal internal extremity of the scapular prong	I
6	maximum bend between the scapular prong and the acromial process	II
7	extremity of the acromial process	I

- Why are geometric morphometrics better than traditional morphometrics?

Traditional morphometrics, including linear distance measurement, ratios and angles, generate difficulties in term of statistical and biological interpretation (Adams, Rohlf and Slice, 2004). As a matter of fact, linear distance measurements including shapes are usually highly correlated with size. But for meaningful biological information, shape alone is more important. Indeed as growth is defined as a function of size variation equal in all directions and shape variation different according to the object region, the specific final shape and its evolution during the growth discriminates more than size only. Ratios and angles are very difficult to analyse due to their particular mathematical nonlinear space representation. Many methods of size correction were proposed but often appeared indefinite and biased: for example, as size is usually the variable with the highest variance, principal component analysis has been used behind the hypothesis that the first axe represents only it, and deleting this axe may conserve only shape.

Data that capture the geometry of the morphological structure seem to be more powerful to study shape and size independently (Rohlf and Marcus, 1993). They also allow a direct visualization of biological form. With the development of rigorous statistical theories for shape analysis, geometric morphometrics realized what morphometricians called “the morphometric revolution” (Rohlf and Marcus, 1993).

Here, we used Procrustes superimposition that translates scales and rotates the figure defined by all the landmarks (Rohlf and Slice 1990). This allows comparing the geometry of the bones without any size constraint: size and conformations are separated in two matrices. Then it is possible to study the variation of the shape according to age and maturity (allometry), species, sex, using principal component analysis (PCA), which emphasizes principal differences between bones, multiple variance analysis (MANOVA) which allows to evaluate the significance level of each variable independently, and linear discriminant analysis (AFD) which calculates robust discriminate model among known groups.

RESULTS

- The three different patterns in coracoid

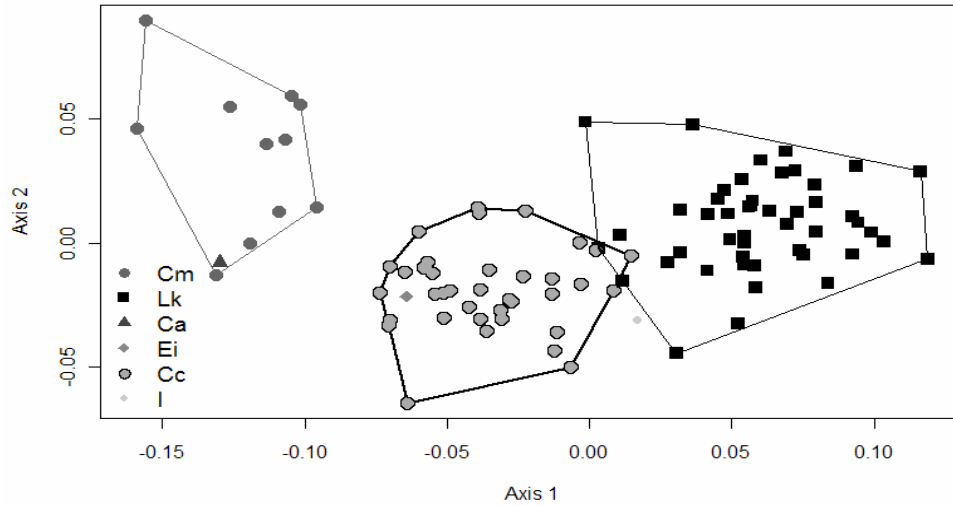


Figure 4. Projection of all the superimposed coracoid coordinates on first and second components axes using PCA.

The two first components of PCA (figure 4) account for a large part (89.3 %) of total shape variance: They clearly separate three distinct groups: Group I contains *Cm* and *Ca*, group II *Cc* and *Ei*, and group III *Lk*. Group I is widely separated from the other two, whereas groups II and III appear closer.

As each turtle's bone is defined by its coordinates, to compute a linear discriminant analysis, we chose to use the PCA consensus. It allows reducing the dimension of data without deleting landmarks coordinates.

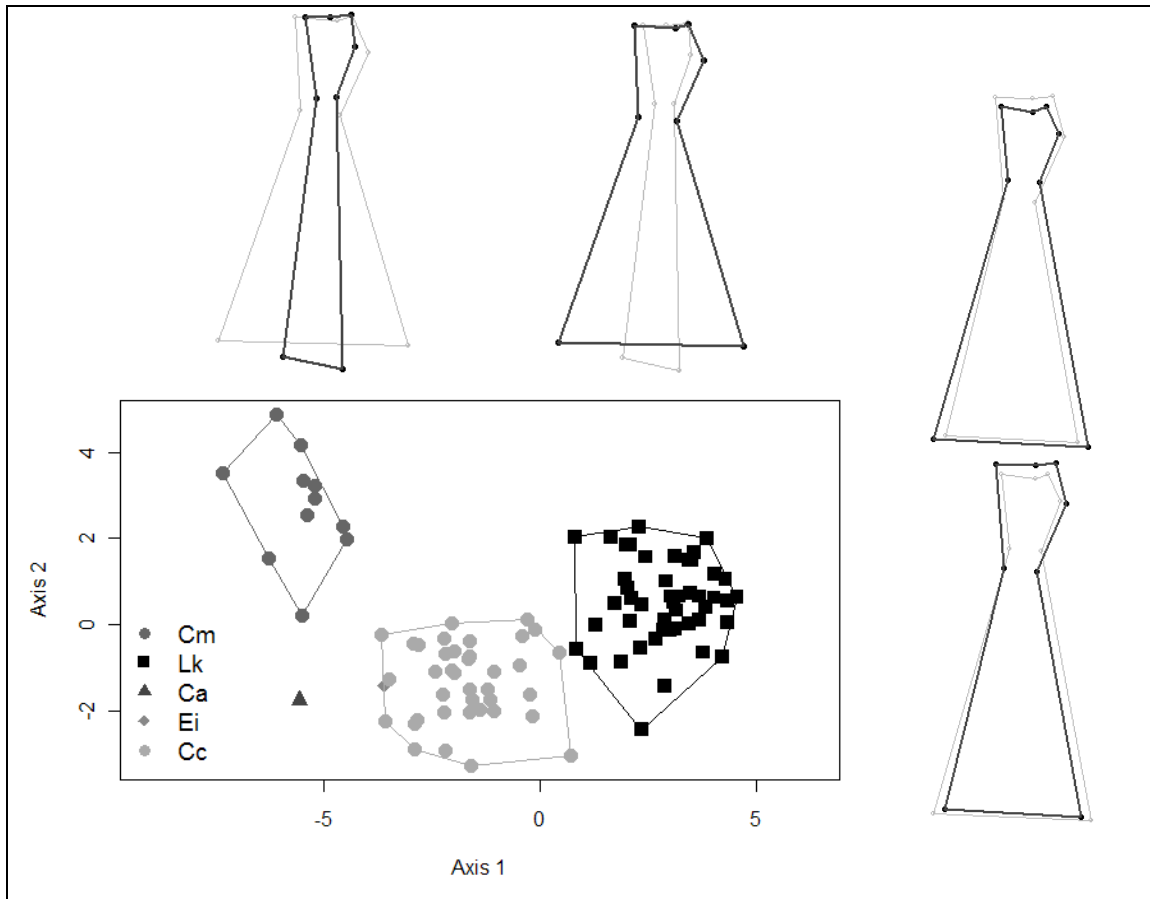


Figure 5. Projection of all the superimposed coracoid coordinates on first and second components axes using AFD on PCA coordinates and associated shape on axis's limits.

The separation gives five groups without overlap (figure 5). The first component separates (*Cm/Ca*), *Cc*, *Ei* and *Lk* as the second separates *Cm* from *Ca* and also *Cm* from (*Ei*, *Cc*).

Bootstrap on these data using each specimen one by one for the sample gives 96 correct predictions and only 2 bad ones. But bad predictions concern *Ca* an *Ei* that are predicted as *Ei* and *Ca* as we only had one specimen on each species.

Differences on PC1 (figure 5) concern the width of the whole coracoid and particularly the anterior part (which is very thin in *Cm* and *Ca*, large in *Lk* and intermediate in *Cc* and *Ei*). In *Cm* and *Ca*, the total length of coracoid is higher than on the other species. PC2, that separates *Cm* and *Ca*, indicates that the difference between these two species of the same genus concern principally the shape of the scapulo-humeral epiphysis. In ratio *Cm* comparing to total length it is longer in *Ca* than in *Cm*. Landmark 2 makes an angle in *Cm* that does not exist in *Ca*. The same pattern in scapulo-humeral epiphysis is observed in *Cc* and in a few specimens of *Lk*.

- The three different patterns in scapula

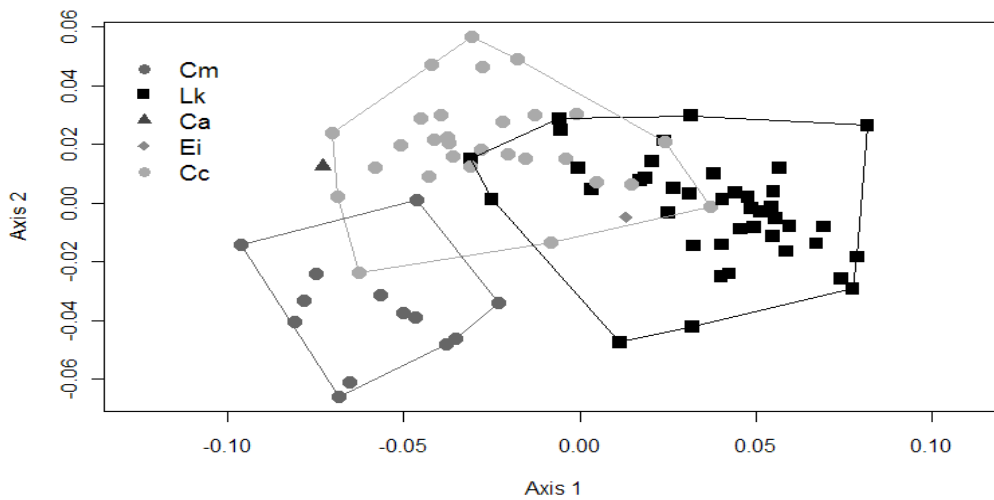


Figure 6. Projection of all the superimposed scapula coordinates on first and second component axes using PCA.

As the two first components account for 78.0 % of total shape variance, it is more difficult to define distinct groups based on scapula landmarks coordinates (figure 6). *Lk* and *Cc* seem to be more similar whereas *Cm* is closer to *Cc*. The specimen of *Ca* studied belongs in an isolated group and is closer to *Cc* than to *Cm*. However, *Cm* and *Lk* groups are separated. *Ei* fits both *Lk* and *Cc*.

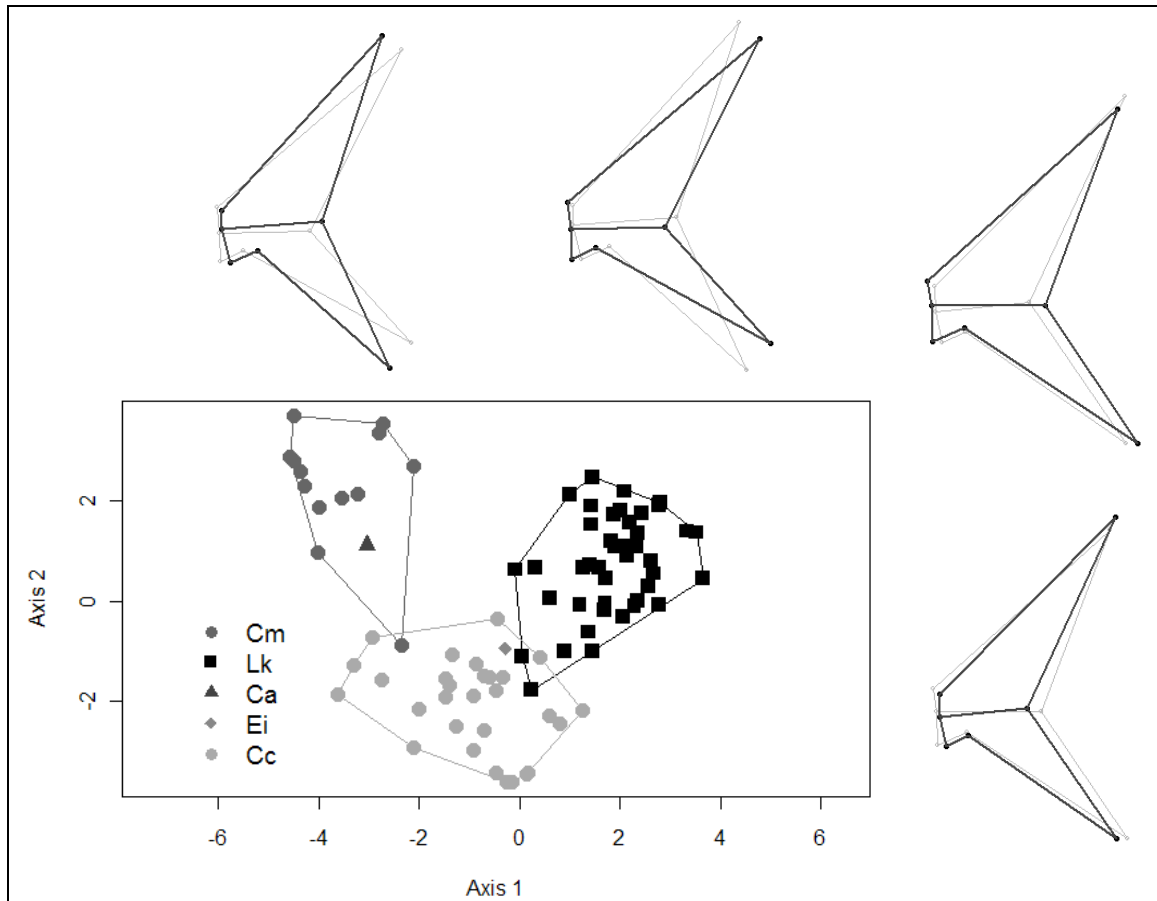


Figure 7. Projection of all the superimposed scapula coordinates on first and second components axes using AFD on PCA coordinates and associated shape on axis's limits.

The AFD on PCA consensus (figure 7) allows discriminating correctly the different specimens. Bootstrap gives 78 correctly assigned and 8 incorrectly assigned specimens. We obtained the same triangular pattern than with PCA except that *Ca* belongs to the *Cm* group. This means that with scapula it would be difficult to assign an unknown specimen to a *Cm* or a *Ca*. This triangular disposition of the 3 groups on PC1 and PC2 means that both of them participated together to discrimination. PC1 concerns (figure 7) the angle between the acromial process and the scapular prong (landmarks: 5, 6, 7) : it is more concave in *Lk* than in *Cm* and *Ca*. Landmarks 1 and 2 show important variances that give two different shape patterns on coracoido-humeral epiphysis.

PC2 contrasts larger acromial process and scapular prong on their basis for *Cm* and *Ca* than for *Cc*, principally due to the position of landmarks 4 and 6. In *Cm* and *Ca*, and also in most of the *Lk*, the angle formed by landmarks 2, 3 and 4 is concave whereas it is convex for *Cc*.

- Maturity, sex and locality effects on total shape variance

Multiple variance analysis (MANOVA, R procedure) on PCA coordinates for all the turtles indicate that coracoid and scapula do not involve the same shape variance information as do locality, maturity and sex. Table 6 shows the P-value on F test for each bone on each parameter.

Table 6. Significant levels of the factor in multiple variance analysis. ESP, species; MAR, maturity, LOC, locality, SEX, sex, Ns, non significant factor.

Factor	Pv on coracoid factors	Pv on scapula factors
SP	< 2e-16	4e-15
MAT	1.3e-3	4e-2
LOC	Ns.	8.9e-3
SEX	7.4e-3	2.3e-4

Manova procedures on just a species show that only *Cc* in these data involves shape variance according to maturity and sex (table 7). We do not dispose of sufficient balanced data to compute Manova for *Cm*, *Ca* and *Ei*. Moreover, all the specimens tested are from the same location.

Table 7. Significant levels of the factor in multiple variance analysis for *Cc*. MAR, maturity, LOC, locality, SEX, sex, Ns, non significant factor.

Factor	Pv on coracoid factors	Pv on scapula factors
MAT	8.2e-3	5.8e-3
SEX	Ns.	1.1e-2

Cc presents a significant shape variance according to maturity on each bone. AFD computed on PCA consensus shows a triangular grouping structure for coracoid which suggests three patterns that characterize the maturity with non linear allometry and a linear grouping structure for scapula which suggests two patterns with linear allometry. Figure 8 show the coracoid and scapula shapes observed at the axis AFD limits.

Although Manova calculated a significant effect for sex, AFD prediction gave many mistakes that suggest that shape differences between male and female are not real in these two bones.

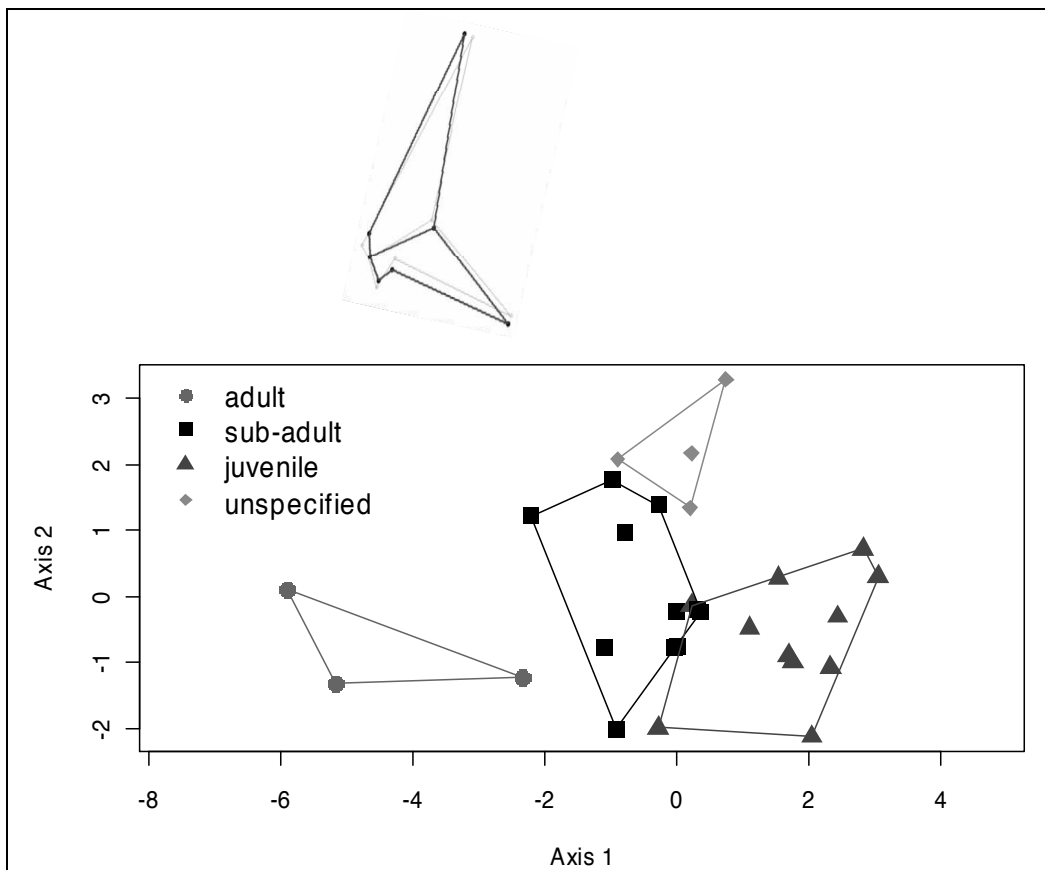
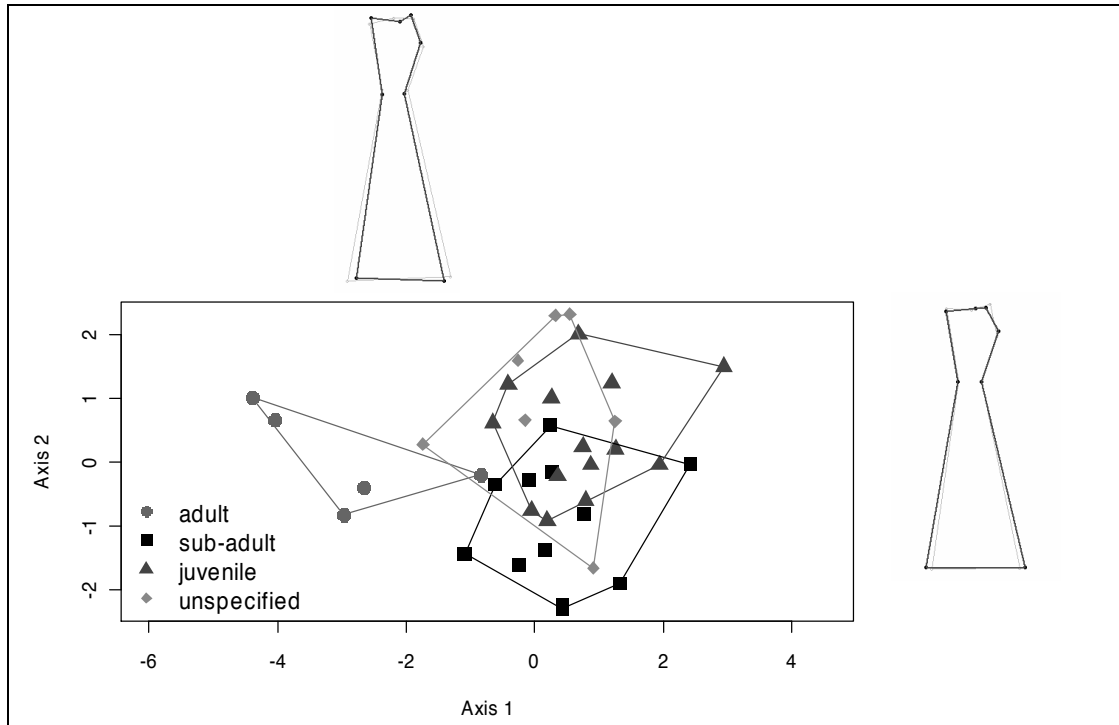


Figure 8. Projection of all the superimposed Cc coracoid (A) and scapula (B) coordinates on first and second components axes using AFD on PCA coordinates and associated shape on axis's limits.

PC1 separates adults and juveniles for coracoid: the angle formed by landmarks 1, 2 and 3 is convex for juveniles and concave for adults. The length ratio of the anterior part of coracoid is smaller in juveniles than in adults. PC2 separates juveniles and subadults for coracoid. The variance concern only landmark 3 on the scapulo-humeral epiphysis and the length ratio of the anterior part of coracoid which is larger in subadults.

PC1 separates gradually adults, subadults and juveniles for scapula. The shape variance affects principally the angle formed by landmarks 5, 6 and 7 which is larger in juveniles and gradually smaller toward adults. The coracoido-humeral epiphysis is also changed and mainly in landmark 1 that makes the acromial process thinner among adults. Landmarks 2 and 4, that correspond to respectively the humeral and coracoido-humeral epiphysis, present a more developed process among adults and make the angle formed by landmarks 2, 3 and 4 concave among adults and convex in juveniles.

Discussion

The shape variance measured on the two bones of the shoulder girdle allows knowing better morphometric changes in the sea turtle family *Cheloniidae*. For a first attempt we decided to take just a few landmarks. This allowed us to summarize a simplified geometry and to determinate whether or not, these bones should be used to species, age or location identifications with this methodology. Both shapes, size reduced, of coracoid and scapula can be used to identify the genus without any use of other bone. It is very important in archaeological context to be able to withhold several models in case of finding just one bone. Moreover, different parts of the two bones contain species characteristics that suggest the possibility of future models based just on fragments that will still allow species identification. Our results suggested that using a few more landmarks on particular bony process or more sophisticated methodologies, like 2D or 3D outlines (Rohlf and Slice, 2004) should be more accurate in the future and especially on fragments.

The angle formed by the scapular prong and the acromial process, like the width of the posterior part of the coracoid held species information while on *Cc*, the shape of the articular

surfaces of both coracoid and scapula seemed to be related to age. Future investigations may be done towards this direction in order to dispose of models with a better accuracy.

In spite of the efforts to dispose of controlled data (regarding the variance), the database is unbalanced regarding the numbers of specimens according to maturity and origin information. We were not able to manage our experiment design and this had consequences on the statistics we performed.

In fact, maturities and origins of the specimens present probably reflect mortality rates on the nearness of shores as no sea turtle was killed for skeletal collection.

In the same way, if finding sea turtle's skeletons is not frequent, we observed that adult specimens seem even more difficult: we got more than one adult specimens only for *Cc* (no one for *Cm* and *Nd* and just one for *Ca*, *Ei*, *Lk* and *Lo*).

So if we described correctly the shape variance according to the species, it was hard to observe it inside one species according to maturities (except for *Cc*).

The results we obtained when confronting shape and maturity bring up important questions about age determination and morphometric changes related to size change. For example, when plotting *Cc* centroid sizes regarding to maturity, we observed respectively 17.2 % subadults and 10.3 % juveniles for which centroid sizes were higher than the smallest among adults. Moreover we detected no significant correlation's coefficient between shape variance and centroid sizes. This suggests no specific allometries between the landmarks we used to define the geometry of the bones.

Procrustes alignments scale the coordinates to study independently size and shape. It calculated a centroid size per bone and this factor becomes quantitative. Unfortunately there is no other method to specify exactly the age of a sea turtle except a qualitative external appreciation of maturity with three modalities: juvenile, subadult and adult. This may explain the uncorrelated maturity and size factors.

As mentioned by Diez and Van Dam (2002), who measured growth rates 2.1 different on two hawksbill turtle populations (*Ei*), ages are difficult to estimate with size only. Bjorndal et al. (1998) dealt with the methods that try to estimate sea turtle age and confirm that the skeletochronology should be the best method, particularly with humerus. But skeletochronology generates lots of difficulties to interpret the ages as growth marks may be hidden or affected by ecology (Castanet, 1988; Parham and Zug, 1998; Zug, 1998). Then it requires correction and estimation methods on lot of material that is long and hard to obtain.

Skeletochronology also requires to cut bones and it would have been impossible for us to cut 98 coracoids and 86 scapulas belonging to the CRI collection.

The result we obtained with both coracoid and scapula among *Cc* specimens was very promising. Unfortunately *Cc* was the only species for which we measured the bones on more than one adult specimen and we were not able to test the same hypothesis on other species. This was due to the difficulty to dispose of the specimens we needed.

The graphical pattern we obtained from AFD, using the maturity as the grouping factor, suggest that shape variance, that should come from a large part from allometry as we worked on only one species, may be useful for maturity determination.

Sea turtles change radically their navigation behaviors according to stages of development. After a period of years spent in the pelagic environment, juveniles swim to bays and estuaries where they take up residence for a few years. After that, they start seasonal migrations from feeding area to breeding habitats (Arens and Lohmann, 2004).

So the bone's shapes variations in relation to ages may be both determinate by genetic and by physical forces that act differently according to the navigational behaviors. But what we measured on wild sea turtles will never allow us to separate the genetic and behavioral components (or other, if it exists). However, those results showed that it is not necessary to separate in order to conclude regarding stages of development.

PARTIE IV
DISCUSSION

1-Premier thème : les limites de la structure de la base de données telle qu'elle a été établie

1-1-Difficulté de disposer de certains spécimens

Le Chelonian Research Institute dispose de la plus grande collection au monde de squelettes de tortues marines. Ces tortues sont pour la plupart des individus retrouvés morts le long des côtes sud-est des Etats-Unis. Des dons de muséums et de particuliers ont aussi permis l'entrée en collection de quelques autres individus d'autres régions du monde. Aussi ces collections ne sont pas représentatives de toutes les populations de tortues marines du monde. La base de données que nous avons constituée à partir de ce matériel regroupe donc des individus à caractères particuliers et les variations de formes que nous avons pu observer, mais cet échantillonnage est biaisé.

D'une part, nous avons manqué de spécimens entiers de *Nd* (seulement 2 crânes), de *Ca*, d'os longs d'*Ei*, mais, d'autre part, les spécimens en collections regroupent des caractéristiques géographiques singulières qui conduisent dans l'exemple des *Cc* à ne pouvoir conclure que sur ces spécimens de l'Atlantique ouest et pas sur l'ensemble des spécimens de la planète.

Le facteur « localité » présente sur les spécimens du genre *Chelonia* et les *Lo* un balancement convenable ; les occurrences des différentes modalités étant élevées et statistiquement comparables.

Nous avons vu que la variabilité morphométrique au sein du genre *Chelonia* est relativement importante et nous ne pouvons que suggérer une variabilité aussi importante au sein des autres genres. Les conclusions que nous pouvons tirer dans les comparaisons des conformations inter-spécifiques ne concernent donc pas l'ensemble des tortues marines mais seulement l'ensemble des *Cm*, *Lo*, *Nd* et un sous-ensemble des *Cc*, *Lk* et *Ei* appartenant à une région du monde bien spécifique : l'Atlantique ouest.

1-2-Difficulté de disposer de spécimens mâles

La plupart des tortues de la collection du CRI sont des femelles mortes lors des pontes sur les plages. Les individus mâles proviennent de captures accidentelles en mer par des

pêcheurs ou d'autres interactions humaines. La fréquence des femelles est donc plus importante car, aux individus retrouvés sur les plages, il faut ajouter les individus capturés en mer dont la fréquence est a priori proche de celle des mâles.

Les analyses nous ont montré que le facteur sexe n'avait pas beaucoup d'effet sur les conformations. L'effet d'un facteur à deux modalités est plus difficile à mettre en évidence avec les AFD qu'un facteur à plus de deux modalités. D'ailleurs la procédure statistique ne permet techniquement pas de réaliser une telle analyse et c'est pourquoi nous avons décidé de conserver la modalité « indéterminé ». Mais la structuration des composantes principales, qui montre une fréquente disjonction de ces individus, suggère que le facteur « sexe » a peu d'effet sur les conformations que nous avons étudiées.

Il n'est donc pas gênant de disposer d'un mauvais balancement du facteur « sexe » au sein de la base de données avec une prédominance des femelles.

Toutefois, ces résultats ne permettent pas de conclure quant à l'absence totale d'un dimorphisme sexuel pour les os que nous avons étudiés. En revanche, au degré de précision choisi, l'effet du sexe est négligeable. Par ailleurs, pour ces structures osseuses, aucun résultat de cet ordre n'a été signalé dans le passé.

1-3-L'analyse de l'effet des facteurs avec toutes les espèces

Pour des raisons de simplification de la lecture, nous avons choisi de ne présenter que les résultats de l'effet des facteurs sur les conformations espèce par espèce. Pourtant, il est très intéressant aussi de les analyser au sein d'une décomposition commune de la variabilité pour savoir si une modalité d'un facteur peut chez toutes les espèces déterminer une même particularité de conformation géométrique. Le mauvais balancement des modalités pour les différents spécimens entraîne l'apparition de faux positifs.

Par exemple, une procédure MANOVA sur les crânes, prenant en compte toutes les espèces et le facteur localité, nous indiquait à tort que la localité avait une influence (au sens statistique) commune chez les différentes espèces : effet de l'espèce très significatif (test de Fischer : $P < 0,0011$), effet de la localité très significatif ($P < 0,001$) et interaction non significative. Ceci suggérerait par exemple que toutes les espèces de l'Atlantique ouest partageaient des caractéristiques propres et différentes des caractéristiques de toutes les espèces du Pacifique est. En d'autres termes, la localité aurait eu un effet sur les

conformations de toutes les espèces de tortues marines. Elle aurait fait apparaître, par sélection naturelle, des formes d'adaptations convergentes inter-spécifiques et inter-génériques pour répondre à des contraintes identiques (alimentation, déplacements, température, etc.).

Ce résultat surprenant traduit en fait la sous-représentation de spécimens provenant de différentes régions du monde. La MANOVA à plusieurs facteurs teste l'effet des facteurs dans leur globalité mais ne tient pas compte des proportions de chaque modalité d'un facteur en fonction des autres.

En imbriquant le facteur localité dans le facteur espèce (MANOVA à facteurs imbriqués), on contourne alors le problème en tenant compte des variations géographiques espèce par espèce en une seule fois. En réalisant ce modèle, l'interaction espèces*localité est devenue très significative ($P < 0,001$), indiquant alors que l'effet de la localité reste significatif mais demeure différent chez les différentes espèces.

La structure de la base de données au sein des *Cm* et *Lo* permettait aussi de calculer, sans imbriquer les facteurs, le véritable effet de la localité sur les conformations. Les facteurs espèce et localité restent très significatifs ($P < 0,001$) au même titre que l'interaction espèce*localité. Ceci confirme bien que l'effet de la localité est important sur les conformations mais qu'il se traduit différemment sur les *Cm* et *Lo*, donc qu'il est significatif en intra-spécifique.

Cependant, la base de données ne nous permet pas de confirmer réellement cette hypothèse sur toutes les espèces. Avec des données plus complètes, il serait même intéressant de faire des tests inter-genres, inter-tribus (*Carettini* et *Cheloniini*) pour comprendre comment se comporte la morphologie d'espèces dont les affinités génétiques sont plus proches.

2-Second thème : la nécessité de connaître plus précisément les modalités des facteurs

2-1-Détermination de l'âge

La détermination de l'âge d'une tortue marine a mis en œuvre des techniques très différentes mais aucune d'entre elles ne permet vraiment d'obtenir des résultats précis.

Chez les tortues terrestres, on rencontre aussi ces problèmes lorsque les espèces étudiées vivent dans des régions où les saisons ne sont pas nettement marquées. Dans ce cas, il ne devient plus possible de compter les stries de croissance sur la carapace écailleuse, ou le nombre de stries est indépendant d'une unité de temps. La squelettochronologie devient aussi imprécise dans ces conditions (Zug et Balaz, 1985 ; Zug *et al.*, 1986 ; Klinger et Musick, 1995 ; Zug *et al.*, 1997, 2006 ; Bjornal *et al.*, 1998, 2001 ; Avens, 2007). Il n'est donc pas concevable d'adapter ces méthodes aux tortues marines qui effectuent des déplacements considérables dans des eaux dont les températures parfois froides peuvent ralentir la croissance.

Dans notre base de données, le critère d'âge a été discrétisé en un facteur à trois modalités [juvénile, sub-adulte, adulte] et déterminé sur les spécimens par l'appréciation visuelle de plusieurs personnes. Ces appréciations peuvent avoir été renforcées par des informations qualitatives comme le lieu de découverte du spécimen, les causes de sa mort, etc. En effet, le mode de vie des tortues marines change radicalement lors des passages au stade de développement de rang supérieur : elles suivent à l'état juvénile une vie pélagique, puis rejoignent les baies et estuaires à l'état sub-adulte. Les migrations saisonnières peuvent à ce stade commencer mais ce n'est qu'au passage à l'état adulte qu'elles réalisent véritablement ces déplacements qui peuvent dépasser les milliers de kilomètres par an.

La détermination de l'âge d'un spécimen à partir d'un squelette est fortement influencée par la taille des individus. Dans nos analyses, nous avons utilisé et croisé ces informations qualitatives de stade de développement avec un paramètre de taille calculé : la taille centroïde. Par ailleurs, nous avons mesuré la part allométrique des conformations pour toutes les structures.

Comme en témoignent les résultats de Diez & Van Dam (2002) sur des *Ei*, les taux de croissance peuvent être très différents d'une population à une autre en raison de la fréquentation de milieux différents. L'utilisation brute des tailles centroïdes devrait donc, pour plus de précision, être pondérée par la connaissance des localités ; pour obtenir des résultats significatifs il faudrait n'utiliser que des spécimens d'une même population et par conséquent suivant les « mêmes » modèles de migration. Mais, dans la pratique, cette manipulation est difficile car nous ne pouvons pas véritablement planifier notre plan d'expérience statistique et nous sommes donc contraints d'utiliser les spécimens naturalisés existants.

Nos résultats sur les *Cm* (figure 29) peuvent donc ne pas refléter la réalité dans la mesure où, pour des raisons d'effectifs, nous avons dû utiliser, afin d'évaluer la composante

allométrique, des tortues provenant de différentes régions du monde. Mais nous ne connaissons pas pour les *Cm* l'effet véritable de la localité sur les taux de croissance.

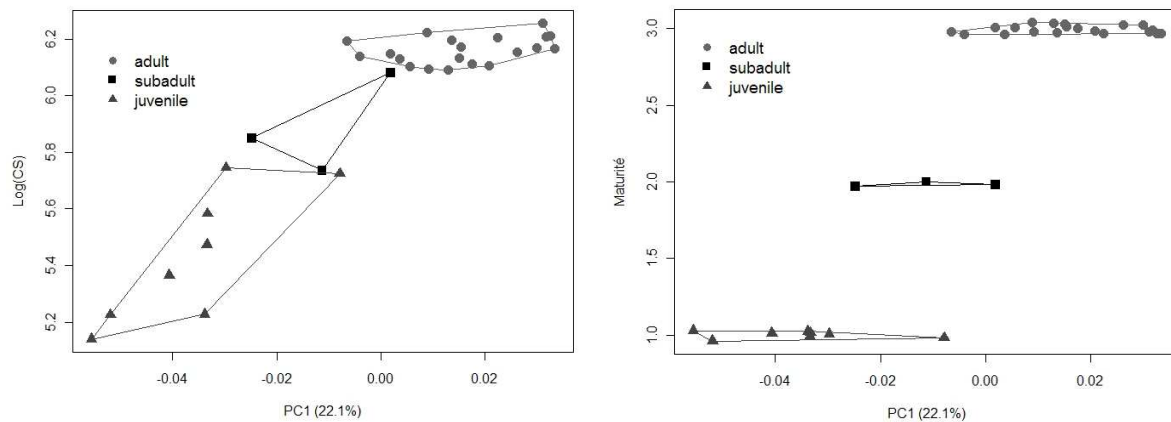


Figure 29. Représentation graphique du logarithme de la taille centroïde (gauche ; $r^2 = 0.91$) en fonction du stade de développement (droite ; avec du « bruit » pour espacer les points) en fonction de la première composante principale de l'ACP sur les coordonnées 3D des 31 crânes de *Cm*.

L'analyse de ces corrélations ne permet pas véritablement de comparer les techniques d'estimation de l'âge par l'appréciation visuelle d'une part et par la mesure de la taille centroïde d'autre part. En effet, la composante 1 de l'ACP rend compte d'un pourcentage indéterminé des variations de formes liées à l'âge (tout de même élevé, puisque une corrélation s'observe). Dans les deux cas, on observe des changements de conformation graduels en forte relation avec le stade de développement ou la taille centroïde.

Il est intéressant de remarquer que des individus classés « sub-adulte » présentent des conformations typiques d'adultes (ou le contraire) et que des individus classés « juvénile » présentent aussi des conformations typiques de sub-adultes (ou le contraire).

Cette remarque suggère deux hypothèses :

i- les appréciations visuelles du stade de développement n'ont pas toujours été bien réalisées pour des raisons qui peuvent être différentes : elles n'ont pas été déterminées par les mêmes personnes, il existe un biais lié à la taille des individus, les spécimens peuvent être retrouvés dans des états de conservation très variables, l'appréciation peut être faussée pour les raisons de l'hypothèse 2.

ii- les appréciations visuelles du stade de développement sont en moyenne correctes mais les conformations géométriques des crânes seraient plus corrélées avec la taille qu'elles ne le seraient avec le stade de développement. Ceci impliquerait que les variations de formes des crânes seraient plus liées à la croissance qu'au changement radical de mode vie et qu'au passage au stade de développement de rang supérieur, et donc que les termes « juvénile », « sub-adulte » et « adulte », ne se caractérisent pas par des transformations importantes du crâne.

Sur 71 *Cc* récoltées, dont 95,8 % sur une même plage de l'Etat de Géorgie (Cumberland Island), les résultats génèrent une discussion plus délicate (figure 30) : certains individus dont les conformations et les tailles suggèrent un adulte sont notés « juvénile » dans la base de données du CRI et respectivement le contraire.

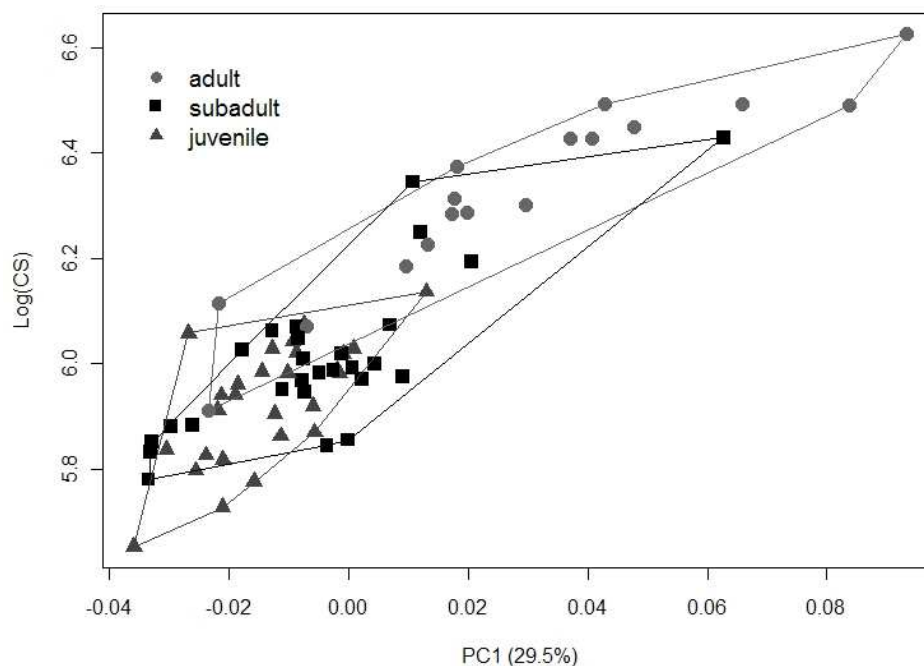


Figure 30. Représentation graphique du logarithme de la taille centroïde (gauche) en fonction de la première composante principale de l'ACP sur les coordonnées 3D des 71 crânes de *Cc*. Coefficient de corrélation de Pearson, $r^2 = 0.89$.

Sur les crânes, la croissance s'effectuerait donc à son rythme en suivant des processus graduels sur chacune des pièces osseuses (les allométries) et les stades de développement s'acquerraient indépendamment, sans modification brutale des conformations géométriques.

Ceci signifie que l'on ne pourrait pas retrouver une tortue marine de grande taille présentant des conformations géométriques d'un juvénile. De plus, s'il existe des modifications de formes des pièces osseuses lors des passages de l'état juvénile à sub-adulte, puis de sub-adulte à adulte, celles-ci seraient négligeables par rapport aux modifications liées à l'augmentation de la taille.

Sur les autres os, les corrélations entre les conformations et la taille sont bien plus difficiles à mettre en évidence, ce qui suggère des niveaux d'allométrie négligeables par rapport aux autres conformations : sur les humérus de *Cc* en vue dorsale, la composante principale la plus corrélée avec le logarithme de la taille centroïde était la composante 1, avec un coefficient de corrélation r^2 très faible de 0.26 ($r^2 = 0.89$ pour les crânes de *Cc* et $r^2 = 0.91$ pour les crânes de *Cm*). Les os que nous avons retenus ne permettent donc pas de mieux comprendre les processus de croissance et de passage aux stades de développement de rang supérieur observés sur les crânes.

La détermination de l'âge d'une tortue marine continue donc à poser problème puisque les conformations des pièces osseuses ne nous ont pas permis de mieux cerner le processus. La croissance semble dominer l'acquisition progressive de la forme et nous ne sommes pas en mesure de donner l'étendue des corrélations entre l'âge et le stade de développement. L'approche par les formes du squelette est de plus tributaire des animaux retrouvés morts : un véritable plan d'expérience, assurant un balancement optimal des modalités les unes par rapport aux autres, demeure aujourd'hui une pratique utopique.

Le suivi et les mesures d'individus en captivité et en milieu naturel n'ayant pas non plus donné de meilleurs résultats (Bustard, 1972 ; Zug, 1990), il faudrait envisager des méthodes de recherche dans une toute autre direction.

2-2-Détermination plus précise des localités

Les travaux de Diez et Van Dam (2002) et de Bowen et Karl (2007) montrent la véritable importance de la connaissance exacte des déplacements des tortues marines et des populations auxquelles elles appartiennent. L'analyse de séquences d'ADN mitochondriaux

de deux populations de *Cm* partageant la même aire d'alimentation mais fréquentant deux aires de reproductions différentes (le Suriname et l'île de l'Ascension) a montré que les haplotypes étaient à 100 % différents entre les deux populations. Ces séquences servent aujourd'hui à estimer le nombre de sites potentiels de reproduction chez les différentes espèces de tortues marines.

Dans la mesure où les processus de croissance sont intimement liés à l'environnement dans lequel les tortues se déplacent (qualité et quantité de l'alimentation, température de l'eau, distances à parcourir), l'unique connaissance de la localité où le spécimen a été retrouvé mort sans en connaître les raisons ajoute nécessairement beaucoup de bruit statistique (variabilité résiduelle) dans les modèles.

La multiplication du nombre de spécimens pourrait permettre de rendre décomposable ce bruit en une série de facteurs qualitatifs plus complexe que « Atlantique ouest, Géorgie, plage de Cumberland Island » – ceci dans la supposition que l'appartenance à une population particulière ait des conséquences mesurables sur les conformations géométriques des pièces osseuses et que le caractère sédentaire des tortues marines ne rende pas inaccessibles ces informations.

En réalité, les informations que nous avons utilisées ne permettent pas de savoir si l'individu est mort sur son aire d'alimentation ou sur son site de reproduction, et encore moins à quelle population il appartient.

PARTIE V
PERSPECTIVES

Outre les perspectives qui ont été suggérées dans la partie discussion lors de la critique de notre de base de données, plusieurs applications pratiques pourraient suivre et compléter ce travail. Bien que les données actuelles ne permettent pas encore d'obtenir une précision suffisante pour chacune d'entre elles, au vu des résultats que nous avons obtenus, la multiplication des mesures promet des résultats satisfaisants.

1-Premier thème : apport de la morphométrie géométrique à la connaissance des sous-espèces.

L'intérêt porté à la systématique a soulevé dans les différentes régions du monde des confusions pour la désignation des espèces. Il existe des règles de nomenclature bien définies (régies par un code) et des définitions précises des concepts « d'espèces », « sous-espèce », etc. Pourtant apparaît dans la littérature une grande diversité de noms pour les mêmes taxons, et les changements et débats continuent concernant les 7 ou 8 espèces de tortues marines.

Le concept d'espèce « géopolitique » a même été recommandé par Karl & Bowen (1999) pour désigner le statut de *Chelonia agassizii* pour laquelle le statut de sous-espèce ne devrait plus être remis en question ; les auteurs suggèrent ce statut pour envisager une protection politique plus conséquente.

Si nous ne nous sommes penchés que sur la question des variations géographiques au sein du genre *Chelonia*, d'autres interrogations se sont posées dans le passé, même si elles ont moins suscité de travaux jusqu'ici.

C'est le cas notamment pour les genres *Eretmochelys* et *Caretta*, dont les individus sont de taille, de forme et de couleurs différentes dans les différentes régions du monde. Le nom *Eretmochelys imbricata bissa* Smith et Taylor, 1950 (localité type : mer Rouge) est encore aujourd'hui utilisé pour caractériser les populations de la région Indo-Pacifique de tortues imbriquées. De même, la sous-espèce *Caretta caretta gigas* Deraniyagala, 1933, (localité type : Sri Lanka) a longtemps été reconnue dans les océans Indien et Pacifique, bien qu'aujourd'hui cette sous-espèce ne soit plus admise.

Dans la mesure où ces décisions taxonomiques sont issues principalement d'observations sur la biologie et la morphologie externe des tortues, la morphométrie géométrique, couplée à des études génétiques, constituerait un nouvel élément pour appréhender le véritable statut de ces populations.

La répartition cosmopolite de *Lepidochelys olivacea* suggère aussi une investigation morphométrique importante sur les différentes populations du monde, afin de préciser leur statut.

2-Second thème : apport de la morphométrie géométrique pour la compréhension des phylogénies

Endémique des eaux australiennes, la Chélonée à dos plat a longtemps posé des problèmes de systématique. Initialement proposée comme espèce du genre *Chelonia*, *Chelonia depressa* Garman, 1880, puis suggérée incompatible avec ce genre (McCulloch, 1908 ; Pritchard et Trebbau, 1984) elle a été récemment renommée *Natator depressus* (Zangerl *et al.*, 1988). Aujourd'hui les études génétiques soulèvent encore des problèmes d'affiliation phylogénétique et rapprochent *Natator* tantôt de *Chelonia*, tantôt de *Lepidochelys*.

Zangerl *et al.* (1988), dans leur travail entièrement dédié à cette tortue, faisaient déjà remarquer que leurs mesures biométriques incitaient à affilier *Nd* à différents genres selon les parties du squelette considérées : « *Natator depressus* combines characteristic structures of both the tribus *Chelonini* (*Eretmochelys* and *Chelonia*) and the tribus *Carettini* (*Lepidochelys* and *Caretta*), but it shows the greater morphological similarity to *Lepidochelys* ... Scute patterns of head, shell, and limbs resemble, but are not identical to those of *Chelonia mydas* or *Eretmochelys imbricata* ... Skeleton, in contrast to epidermal scute patterns, resembling *Lepidochelys* or *Caretta* in most respects ».

Ils ont réalisé des observations similaires sur les os longs, posant alors pour la première fois la question du « caractère primitif » du genre *Natator*. Ils ont ensuite tenté de confirmer cette hypothèse en comparant leurs mesures avec celles de fossiles de tortues marines de l'Eocène (genre *Pupiggerus*, famille de *Cheloniidae*) et du Crétacé (famille des *Toxochelyidae*).

Ces observations suggèrent l'importance de réaliser dans le futur des mesures morphométriques d'une grande précision pour tenter de comprendre les affiliations phylogénétiques d'animaux que nous observons aujourd'hui ; ceci d'autant plus que les travaux génétiques ne sont pas réalisables sur des fossiles et que seules ces informations de morphométrie peuvent apporter de nouveaux éléments.

Il serait donc très intéressant de reprendre les données de Zangerl *et al.* et de réaliser une étude plus poussée avec des outils de morphométrie géométrique, afin de mieux comprendre les caractères qui se trouvent partagés entre les différents genres, familles, etc.

Dans notre cas, l'ACP sur les crânes (seuls os de *Nd* dont nous avons disposé) a montré sur les deux premières composantes principales un rapprochement singulier des individus *Nd* avec les *Lo* et *Lk*.

3-Troisième thème : utilisation des modèles pour estimer l'identité d'un individu

Dans notre étude nous avons travaillé avec des méthodes statistiques dites « d'apprentissage ». Leur principe était le suivant : connaissant un certain nombre de facteurs qualitatifs et quantitatifs comme l'espèce, le sexe, le stade de développement et la localité de collecte des tortues, nous recherchions les conformations géométriques, sur la base de mesures fixées, qui se révélaient caractéristiques de ces facteurs.

Ces modèles une fois établis, il est alors possible de travailler dans « l'autre sens », ce qui équivaut à relever les mêmes mesures sur des os dont on cherche à estimer les facteurs : l'espèce, le sexe, le stade de développement et la localité des tortues. Les coordonnées des nouveaux individus mesurés sont alors projetées dans les différents espaces d'apprentissage, nous donnant la probabilité d'appartenance à un facteur.

Plusieurs perspectives s'ouvrent alors au-delà des identifications d'espèces d'animaux morts retrouvés en mer ou sur des plages.

3-1-Identification des populations et des types de migration.

La connaissance de l'appartenance d'un individu à une population particulière et par conséquent de ses origines « approximatives » (aire de reproduction, aire d'alimentation et voies de migrations d'une aire à l'autre) offrent de nombreuses perspectives dans des domaines relativement différents.

Même si les déplacements des tortues marines ont un caractère semi-aléatoire comme l'indiquent les données de suivi satellite (Luschi *et al.*, 2007 ; Benhamou, comm. pers. ;

Bourjea, comm. pers.), les individus d'une population partagent un certain nombre de points communs dans leur déplacements. Et si les données génétiques confirment ce fait, les variations environnementales des milieux aquatiques fréquentés sont responsables des caractéristiques propres aux individus.

Certaines tortues qui ont fait l'objet de suivi satellite ont montré des comportements de déplacement très originaux allant jusqu'à la colonisation de nouveaux milieux. L'étude des conformations liées aux localités devrait permettre de juger du niveau de philopatrie des individus ainsi que la probabilité qu'ils ont de coloniser un nouveau milieu.

Cette étude pourrait aussi nous informer sur la vitesse à laquelle une nouvelle population acquiert des caractéristiques morphométriques particulières suite à des changements radicaux de comportement de déplacement. Cette thématique renseigne sur la capacité d'adaptation et de spéciation et apporterait des éléments nouveaux pour comprendre les processus passés ayant influencé l'apparition d'un petit nombre de nouvelles espèces.

Il arrive fréquemment que des tortues marines s'échouent sur des plages en raison de blessures (naturelles causées par les prédateurs, ou non naturelles causées par les bateaux, les activités de pêcheries), d'épuisement et même du froid (Duguy *et al.*, 1998).

A titre d'exemple, l'Aquarium de La Rochelle recensait 53 échouages de tortues marines (*Dc*, *Cc* et *Lk*) sur les côtes atlantiques françaises en 2007 (Duguy *et al.*, 2008) avec 11 d'entre elles retrouvées mortes.

Sur les individus morts, la recherche de l'appartenance à une population pourrait faciliter le diagnostic et permettre d'émettre des arguments sur la présence « anormale » de l'individu dans cette zone.

Connaître l'origine d'un individu accidentellement capturé lors de pêcheries permettrait de mieux contrôler et limiter ces actes. En effet, à moins qu'il ne s'agisse d'un individu présent de manière totalement imprévisible, il est possible de limiter d'autres pêches du même ordre en imposant temporairement des règles strictes dans la zone identifiée comme voie de migration.

Par ailleurs, l'identification permettrait aussi de sanctionner des captures provoquées par le non respect des règles de pêche dans des aires désignées à risques.

3-2-Perspectives en archéologie

Les tortues marines sont depuis des millénaires des proies très recherchées par les populations humaines proches des rivages (Frazier, 2005). Elles sont tout d'abord aisément capturables en mer près des côtes, et plus encore sur les plages lors des pontes. Elles peuvent ensuite atteindre des poids conséquents : jusqu'à 235 kg pour la tortue franche (*Cm*), près de la tonne pour la tortue luth (*Dc*). A l'exception de *Dc* et *Ei* considérées comme toxiques, elles sont très appréciées pour leur goût (viande, sang, graisse, peau), de même que leurs œufs. Enfin, les carapaces se révèlent être des trophées très recherchés, entières pour la décoration ou les plaques pour la beauté et la plasticité de la matière écaille.

Parfois même, et tout particulièrement pour la tortue imbriquée (*Ei*), elles ne sont pêchées que dans l'optique d'exploitation de l'écaille, leur consommation étant jugée à risques en raison de la présence potentielle de toxines mortelles dans leur chair et provenant de leur alimentation (Brodin, 1992).

De nombreuses études archéologiques à travers le monde font référence à l'importance des restes osseux de tortues marines issus de l'activité humaine. Situés entre les tropiques ou à proximité, il s'agit pour la plupart de sites archéologiques correspondant à des aires de dépôts de déchets alimentaires, parfois même accompagnés d'anciens foyers.

Toutefois rares sont les comptes rendus de fouilles qui mentionnent les caractéristiques de ces animaux capturés : espèce, information d'âge, de poids, sexe. Ils sont comptabilisés sous l'appellation : « tortue marine », ne reflétant pas ainsi que très partiellement l'identité des animaux.

Pourtant ces données se révèlent indispensables pour une connaissance plus approfondie des pratiques humaines dans le passé et concernant notamment l'écologie, la gestion des stocks et leur maîtrise.

3-2-1-Le point sur les espèces concernées

Comme il est actuellement parfois difficile, voire impossible, d'identifier précisément l'origine d'un fragment osseux de tortue marine trouvé sur un site, seuls quelques éléments sont véritablement connus :

- La totalité des restes ont été identifiés comme appartenant à la l'hyper famille des *Chelonioides* (familles des *Cheloniidae* et des *Dermochelyidae*).

- Aucun reste, quand il a pu être identifié jusqu'au genre voire l'espèce, n'a été rapporté à d'autres espèces que les 7 ou 8 actuelles.
- Il existe pour 6 des 7 ou 8 espèces au moins une accession d'un os sur un site archéologique dans le monde : *Nd* seule fait exception. Les archéologues pensent qu'il s'agit d'un biais lié à l'aire de répartition de *Nd* (uniquement nord, nord-est et nord-ouest de l'Australie), entraînant d'une part une probabilité faible de découvrir un site archéologique avec des restes de cette espèce. D'autre part, le manque de connaissance de son ostéologie pourrait aussi jouer dans le sens des erreurs d'identification.
- Il n'existe des accessions d'os présentant des témoignages de surface que pour *Cc*, *Cm*, *Ei* et *Lk*.
- *Cm* est de loin l'espèce la plus couramment retrouvée en site archéologique.
- Les accessions pour *Lo* et *Dc* sont réduites à respectivement un et trois sites pour chacune des espèces : Anuradhapura au Sri Lanka pour *Lo* (Chandraratne, 1997) et 2 sites au Panama et 1 dans les îles Vierges américaines pour *Dc*.

3-2-2-Le point sur les types de restes

Les publications centrées autour des relations traditionnelles et culturelles entre les hommes et les tortues marines dans le passé font référence à cinq types de matériel archéologique :

- i- les restes osseux de tortues marines non associés à l'activité humaine, qu'il est parfois difficile de discerner des restes associés à une activité humaine tant leur présence et concentration locales sont importantes.
- ii- les restes correspondant à des déchets alimentaires, déposés au sol par l'homme après consommation.
- iii- Les restes présentant des témoignages de surface liés à la fois à la consommation (brûlures, traces d'outils ou de dents, etc.) et à la fabrication / utilisation explicite d'objets décoratifs, culturels (os percé pour passer un cordon, etc.) ou utiles (hameçon, « ouvre coquillages », racloir, herminette, aiguille de couverture, etc.). L'anthropologie actuelle

apporte beaucoup d'informations sur l'utilisation de ces objets, ces derniers étant parfois localement utilisés ou connus comme faisant partie des traditions.

iv- les restes correspondant à une activité exclusivement culturelle sans qu'il y ait eu consommation explicite des tortues au préalable : restes associés aux pratiques funéraires,

v- Les représentations de tortues sur un support qui, par choix, peut être un reste de tortue, mais le plus souvent un tout autre matériel.

Les travaux de Frazier (2003) et Allen (2007) permettent de se rendre compte de l'importance des restes et des types de restes dans différentes régions du monde.

Ce sont principalement les fragments de carapace et de plastron qui sont retrouvés sur des sites correspondant à des aires de dépôt de déchets alimentaires.

Sur 12 sites répartis dans le monde, Frazier a trouvé des proportions légèrement différentes (figure 31) où les crânes sont très présents ainsi que les os longs.

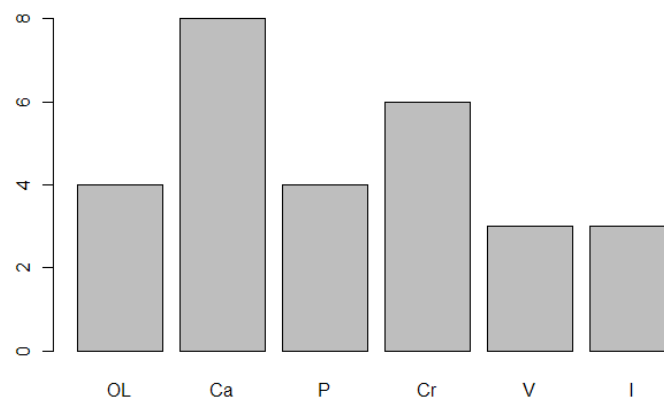


Figure 31. Histogramme de fréquence de présence des différentes pièces osseuses de tortues marines retrouvées sur 12 sites (Asie, péninsule Arabique et Amérique) d'après Frazier (2003). OL, os longs ; Ca, carapace ; P, plastron ; Cr, crâne ; V, vertèbre ; I, indéterminé.

Mais ces sites d'intérêt ne contiennent que peu de restes au total. Dans ses travaux sur le site de Ra's al-Hadd dans l'état d'Oman, Mossieri-Marlio (1998) a obtenu 85 % de fragments de carapaces et plastrons sur un total de 5000 fragments mis au jour. Des résultats analogues ont été obtenus dans le Pacifique sur l'île de Santo au Vanuatu (Galipaud, 2006).

Sur des sites où l'on retrouve des os travaillés par l'homme, les proportions sont différentes et souvent encore moins connues en raison de problèmes d'identification des fragments. Sur 34 sites localisés dans le monde (péninsule Arabique, océans Indien,

Atlantique et Pacifique), Frazier a obtenu des proportions témoignant d'un choix des os pour fabriquer les différents outils, objets d'art, etc. (figure 32).

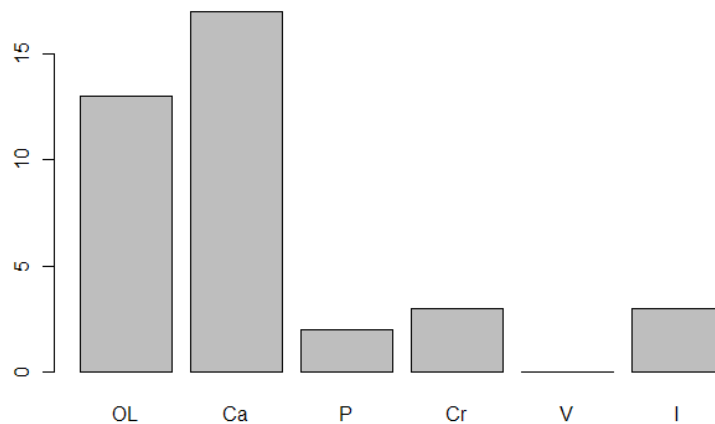


Figure 32. Histogramme de fréquence de présence des différentes pièces osseuses de tortues marines retrouvées sur 34 sites d'après Frazier (2003). OL, os longs ; Ca, carapace ; P, plastron ; Cr, crâne ; V, vertèbre ; I, indéterminé.

On retrouve toujours l'importance des éléments de la carapace et des os longs, mais moins du plastron et une absence totale de vertèbre.

Sur le site de Sandy Grove de l'île Anguilla dans l'espace Caraïbe, Carder (2003) a mentionné la découverte de 203 fragments d'os longs, de crânes et vertèbres dont un est coupé et deux sont brûlés.

3-2-3-Le point sur les principales localités des restes archéologiques

Aujourd'hui, les restes archéologiques de tortues marines ne sont pas recherchés expressément. Les régions du monde dans lesquels on les trouve correspondent pour la plupart à des espaces dont les fouilles sont motivées par d'autres intentions : compréhension des mécanismes de colonisation du Pacifique, nombreuses études sur l'Orient, etc.

L'observation globale des régions du monde où l'on trouve ces restes ne reflète donc pas exhaustivement la répartition véritable des localités dans lesquelles des hommes ont pu dans le passé pêcher, utiliser et consommer des tortues marines.

Bien que des études locales aient pu mettre en évidence l'utilisation ancienne de tortues marines par les hommes dans des pays particuliers du monde : Afrique du Sud, Mudida (Frazier 2005) ; Sri Lanka (Chandraratne, 1997) ; Mélanésie (Galipaud et Swete Kelly, 2007), etc., les trois régions les plus riches en restes de tortues marines (tableau 19) sont à ce jour l'espace Caraïbes (en y incluant la Floride), la Polynésie et les côtes des golfes Persique et d'Oman (Mosseri-Marlio, 1998 ; Regina-Woodrom, 2003 ; Frazier, 2005 ; Allen, 2006).

Tableau 19. Importance des sites archéologiques sur lesquels différents types de restes de tortues marines ont été mis au jour. Chaque site n'est pris en compte que dans une seule colonne.

Région du monde	Nombre de sites archéologiques avec os associés à une activité humaine	Nombre de sites archéologiques avec os présentant des témoignages de surface	Nombre de sites archéologiques avec os associés aux pratiques funéraires
Espace Caraïbe	?	26	9
Polynésie	13	?	?
Golfe Persique et golfe d'Oman	6	4	1

Les sites sont pour l'instant exclusivement localisés près des côtes (des côtes anciennes s'il y a eu remaniement des terrains comme c'est souvent le cas dans les îles du Pacifique ouest) : les animaux ont donc été prélevés et consommés sur place.

Les plus anciens restes de tortues marines associés à une activité humaine sont datés comme étant antérieurs à 38 000 ans, soit l'Age de Pierre Moyen (Plug, 2004). Ils proviennent de la grotte de Sibudu en Afrique du Sud, à 15 kilomètres des côtes actuelles de Durban.

Il est dans certains cas difficile d'affirmer que les restes proviennent d'une activité humaine passée : dans le Pacifique, certains sites de pontes étaient tellement fréquentés par les tortues, et les décès fréquents lors des pontes, qu'il est possible de retrouver des amas d'ossements anciens qui n'ont aucun rapport avec la chasse ou la pêche. L'erreur est d'autant plus élevée que les tortues et les hommes recherchaient les mêmes types d'emplacements pour leurs activités, les abords des récifs coralliens, les unes pour pondre, les autres pour y installer leur campement (Allen, 2006). Aujourd'hui donc, dans le Pacifique, l'unique présence

concentrée d'os de tortues n'est plus suffisante pour attester de l'existence d'un site archéologique.

Pour certains sites archéologiques anciens, on ne retrouve parfois même aucun reste de tortue. C'est donc la présence conjointe de différents taxons en proportions typiques qui attestent d'une activité humaine passée, les restes de tortues étant toujours de loin les plus importants.

3-2-4-Etude taphonomique : processus naturels et humains

Les processus naturels de dégradation font très rapidement disparaître les écailles kératineuses de la carapace et seuls les os sont plus ou moins bien conservés sur un site archéologique.

L'analyse de l'ensemble des données archéologiques mentionnant la présence de restes de tortues marines dans les différentes régions du monde permet de montrer que les parties du squelette les plus fréquemment trouvées sont les os du plastron et de la dossière.

Ces observations peuvent avoir plusieurs origines liées aux activités humaines :

- certaines parties ne sont pas consommées et déposées ailleurs, d'autres préférées et retrouvées abondamment,
- tous les os ne sont pas déposés au sol de la même manière pour des raisons culturelles (tabous), pratiques (parties consommées crues, d'autres cuites, etc.) ou fonctionnelles (fabrications d'objets),
- les animaux peuvent être abattus, préparés et consommés dans différents espaces,
- certaines parties, plus prisées pour leurs valeurs gastronomiques ou culturelles, sont consommées par des personnes de haut rang à l'écart du site de chasse.

Et plusieurs origines naturelles :

- conservations différentielles des différentes parties du squelette,
- degré d'épiphyse (ossification des cartilages de croissance qui rattachent les épiphyses aux diaphyses et assurent la croissance en longueur des os) en relation avec l'âge des individus.

Ces observations mettent en lumière la nécessité de joindre à l'archéologie une discipline complémentaire, l'anthropologie, pour réaliser une étude taphonomique correcte des caractéristiques extrinsèques d'un site archéologique. Dans le cas de la conservation des os, ces caractéristiques sont notamment :

- les fréquences des différentes parties du squelette,
- l'analyse des témoignages spatiaux.

L'état global de conservation dépend aussi du remaniement des conditions climatiques et de la géologie des sols. Dans le cas particulier du Pacifique par exemple, la fréquence et l'abondance des pluies, le passage d'un à plusieurs cyclones par an et la nature des sols font que beaucoup des sites archéologiques sont remaniés ou détruits : stratigraphie perdue, matériel cassé et éparpillé, etc.

3-2-5-Diversité actuelle des relations culturelles entre les hommes et les tortues marines

Faire un bilan de toutes les relations culturelles qui lient l'homme à la tortue marine dans toutes les régions du monde dépasserait largement le cadre de cette étude.

D'autant plus qu'encore aujourd'hui les rapports peuvent être très différents au sein d'une même région mais d'une famille à une autre, d'une tribu à une autre, etc.

De manière générale et pour ne mentionner que les types de relations qui feraient apparaître des restes de tortues marines sur un site archéologique, il existe deux grands rapports possibles :

- les tortues marines sont vues comme des biens consommables : elles seront consommées soit par tous les hommes de la même manière, soit différemment selon la rareté des pêches : priorité aux pêcheurs, anciens et membres de plus haut rang. Les différentes parties du corps peuvent aussi être consommées par des personnes différentes : la tête et le sang pour les membres de plus haut rang, les muscles et les graisses pour les autres ;
- les tortues marines sont vues comme des animaux ayant un rapport avec les cultes et les croyances (tabous, cosmogonie, etc.) : elles seront alors rarement consommées et uniquement par les personnes de plus haut rang (pour adresser directement une

requête, une prière au dieu tortue, etc.) ou par un individu malade dans le but de le guérir. A l'extrême, des restes de tortues peuvent accompagner les défunts dans leur sépulture en raison de croyances diverses.

4-Conclusion

Cette thèse nous aura permis de montrer que la morphométrie géométrique et plus précisément les trois types de méthodologies que nous avons utilisées (2D sur photos, 3D sur les pièces osseuses, 3D sur le contour des épiphyses et facettes articulaires) peuvent être largement utilisées pour répondre à des questions très différentes chez les tortues marines :

- Compréhension des processus de croissance et mise en relation avec les trois stades de développement.
- Analyses et comparaison des populations et sous-populations bio-géographiques en fonctions des aires de reproduction et d'alimentation, et des migrations, comme nous l'ont montré les résultats sur les crânes du genre *Chelonia*. Ces résultats pourraient d'ailleurs aider à mieux comprendre le degré de philopatrie chez les tortues marines, là où la technologie par suivi satellite se heurte au problème du coût extrêmement élevé du balisage d'un individu (prix du matériel de géo-localisation plus celui de l'accès aux données satellites).
- Détermination de spécimens à partir d'os ou de fragments pour répondre à différentes problématiques.
- Pour ce qui est du rapprochement avec la taxonomie, d'autres analyses sont nécessaires au préalable comme la détermination de critères pour discrétiser les variables continues. Dans d'autres domaines, la morphométrie géométrique a permis de répondre à de nombreuses questions de taxonomie et il serait envisageable de se confronter à cette problématique pour argumenter la question du paraphylétisme de l'espèce *Chelonia mydas*.

Le manque de « squelette particulier » de tortues marines (représentatif des différentes modalités) et donc la difficulté de réaliser un véritable plan d'expérience équilibré sur les différents paramètres étudiés explique en partie la non robustesse des tests statistiques.

Toutefois, sur certaines espèces pour lesquelles le plan d'expérience était équilibré, les résultats montrent à quel point la morphométrie géométrique peut être un outil puissant pour l'analyse des formes à différentes échelles de précision.

Bibliographie

Cette liste bibliographique est destinée à être utilisée dans des textes en français - anglais ; nous avons donc utilisé le caractère typographique « & » pour éviter le choix entre « et » et « and ».

- Adams, D.C., Rohlf, F.J. & Slice, D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the revolution. *Italian Journal of Zoology*, 71: 5-16.
- Allen, M.S., 2007. Three millennia of human and sea turtle interactions in remote Oceania. *Coral Reefs*, 26: 959-970.
- Amorocho, D.F. & Reina, R.D., 2007. Feeding ecology of the East Pacific green sea turtle *Chelonia mydas agassizii* at Gordona National Park, Colombia. *Endangered Species Research*, 3: 43-51.
- Avens, L. & Lohmann, K.J., 2003. Use of multiple orientation cues by juveniles loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *The Journal of Experimental Biology*, 206: 4317-4325.
- Avens, L. & Lohmann, K.J., 2004. Navigation and seasonal migratory orientation in juvenile sea turtles. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 1771-1778.
- Balazs, G.H., 1982. Growth rates of immature green turtles in the Hawaiian Archipelago. *In* Bjorndal, K.A., *Biology and conservation of sea turtles*. Smithsonian Institution Press: Washington D.C.: 117-125.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Bennet, R.A., Jacobson, E.R., Wronski, T.J., Valeski, J.J. & Eliazar, P.J., 1998. Age and growth in sea turtles: limitations of skeletochronology for demographic studies. *Copeia*, 1998 (1): 23-30.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B. & Chaloupka, M.Y., 2000. Green turtle somatic growth model: evidence for density dependence. *Ecological Applications*, 10 (1): 269-282.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Coan, A.L. & Kleiber, P., 1995. Estimation of green turtle (*Chelonia mydas*) growth rates from length-frequency analysis. *Copeia*, 1995 (1): 71-77.

- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Dellinger, T., Deldago, C. & Martins, H., 2003. Compensatory growth in oceanic loggerhead sea turtles: response to a stochastic environment. *Ecology*, 84: 1237-1249.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Koike, B., Schroeder, B.A., Shaver, D.J., Teas, W.G. & Witzel W.N., 2001. Somatic growth function for immature loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*, in south-eastern U.S. water. *Fishery Bulletin*, 99 (2): 240-246.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Moreira, L., Bellini, C. & Marcovaldi, M.M., 2006. Population structure and diversity of Brazilian green turtle rookeries based on mitochondrial DNA sequences. *Chelonian Conservation and Biology*, 5: 262-268.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometrics tools for landmarks data: geometry and biology*. Cambridge, Cambridge University Press: 1-435.
- Boulanger, G.A., 1889. *Catalogue of the chelonians, rhynchocephalians and crocodiles in the British Museum (natural History)*. Wheldon and Wesley, London: iii-x + 1-311.
- Bour, R. & Dubois, A., 1984. Nomenclature ordinale et familiale des tortues (*Reptilia*). *Studia Geologica Salmanticensia*, 1: 77-86.
- Bowen, B.W. 2003. What is a loggerhead turtle? The genetic perspective. *In* Bolten, A.B. & Witherington, B.E., *Loggerhead Sea Turtles*. Smithsonian Books, Washington, D.C.: 7-27.
- Bowen, B.W. & Karl, S.A., 1996. Population genetics, phylogeography, and molecular evolution. *In* Lutz P.L. & Musick J.A., *The biology of sea turtles*, London, New York & Washington, D.C., CRC Press, Boca Raton, 1: 29-50.
- Bowen, B.W. & Karl, S.A., 2000. Meeting report: taxonomic status of the East Pacific green turtle (*Chelonia agassizii*). *Marine Turtle Newsletter*, 89: 20-22.
- Bowen, B.W. & Karl, S.A., 2007. Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology*, 16: 4886-4907.

- Bowen, B.W., Meylan, A.B., Ross, J.P., Limpus, C.J., Balazs, G.H. & Avise, J., 1992. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution*, 46 (4): 865-881.
- Bowen, B.W., Nelson, W.S. & Avise, J.C., 1993. A molecular phylogeny for marine turtles: traits mapping, rate assessment, and conservation relevance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90: 5574-5577.
- Brodin, S., 1992. Intoxication par consommation de tortue marine. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 63: 31-45.
- Bustard, H.R., 1972. *Sea turtles natural history and conservation*. William Collins sons & Ltd Glasgow: 1-220.
- Bustard, H.R., 1979. Population dynamics of sea turtles. *In* Harless, M., Morlock, H., *Turtles: Perspectives and Research*. John Wiley & Sons, New York: 523-540.
- Carr, A., 1942. Notes on sea turtles. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 21: 1-16.
- Carr, A., 1952. *Handbook of turtles, the turtles of the United States, Canada, and Baja California*. Cornell University Press, Ithaca, New York: i-xv + 1-542.
- Carr, A., 1961. Pacific turtle problem. *Natural History*, 70: 64-71.
- Carr, A., 1972. Great reptiles, great enigmas. *Audubon*, 74 (2): 24-35.
- Carr, A., 1974. Seafloor spreading theory and the odyssey of the green turtle. *Nature*, 249: 128-129.
- Carr, A., 1986. *The sea turtle: so excellent a fish*. University of Texas Press, Austin: 1-272.

- Carr, A., Carr, M.H. & Meylan, A.B., 1978. The ecology and migration of sea turtle. The West Caribbean green turtle colony. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 162: 1-46.
- Carr, A. & Goodman, D., 1970. Ecologic implications of size and growth in *Chelonia*. *Copeia*, 1970: 783-786.
- Case, T.J., 1978. On the evolution and adaptative significiance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*, 55: 243–282.
- Castanet, J., 1982. Recherches sur la croissance des tissus osseux des reptiles. Application : la méthode squelettochronologique. Paris, thèse de doctorat : 1-246.
- Castanet, J., 1988. Les méthodes d'estimation de l'âge chez les Chéloniens. *Mésogée*, 48: 21-28.
- Chaloupka, M.Y. & Limpus, C., 1997. Robust statistical modelling of hawksbill sea turtle growth rates (southern Great Barrier Reef). *Marine Ecology Progress Series*, 146: 1-8.
- Chaloupka, M.Y. & Musick, J.A., 1997. Age, growth, and population dynamics. *In* Lutz, P.L. & Musick, J.A., *The biology of sea turtles*, London, New York & Washington, D.C., CRC Press, Boca Raton, 1: 233-276.
- Claude, J., Paradis, E., Tong, H. & Auffray, J.C., 2002. A geometric morphometric assessment of the effect of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79: 485-501.
- Claude, J., Pritchard, P., Tong, H., Paradis, E. & Auffray, J.C., 2004. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtle: a geometric morphometric assessment. *Systematic Biology*, 53 (6): 937-952.
- Day, T. & Taylor, P.D., 1997. Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *The American Naturalist*, 149 (2): 381-393.

- Depecker, M., Berge, C., Pénin, X. & Renous S., 2006. Geometric morphometrics of the shoulder girdle in extant turtles (*Chelonii*). *Journal of Anatomy*, 208: 35-45.
- Depecker, M., Renous S., Penin, X. & Berge, C., 2006. Procrustes analysis: a tool to understand shape changes of the humerus in turtles (*Chelonii*). *Comptes Rendus Palevol*, 5: 509-518.
- Deraniyagala, P.E.P., 1934. Relationship among loggerhead turtles (*Carettidae*). *Ceylon Journal of Science*, 28 (B): 207-209.
- Deraniyagala, P.E.P., 1939. The Mexican loggerhead in Europe. *Nature*, 144: 156-157.
- Deraniyagala, P.E.P., 1943. Subspecies formation in loggerhead turtles (*Carettidae*). *Spolia Zeylanica*, 23: 79-92.
- Diez, C.E., Van Dam, R.P., 2002. Habitat effect on hawksbill turtle growth rates on feeding groups at Mona and Monito Islands, Puerto Rico. *Marine Ecology. Progress Series*, 234: 301-309.
- Dodd, C.K., 1988. Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report, 88 (14): 1-110.
- Dubois, A., 2007. Drôles d'espèces. Hybridation, perturbations de la méiose et spéciation dans le règne animal : quelques points délicats de terminologie, d'éidonomie et de nomenclature. In Prat, D., Raynal-Roques, A. & Roguenant, A., Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui, Paris, Belin : 169-202.
- Dubois, E., 1897. Sur le rapport de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les Mammifères. *Bulletin de la Société Anthropologique de Paris*, 4 (8): 337-374.
- Duguy, R., Morinière, P. & Le Milinaire, C., 1998. Facteurs de mortalité observés chez les tortues marines dans le golfe de Gascogne. *Oceanologica*, 21 (2): 383-388.

- Duguy, R., Morinière, P. & Meunier, A., 2008. Observations de tortues marines en 2007 (Côtes atlantiques françaises). *Annales de la Société des Sciences Naturelles. Charente-Maritime*, 9 (8): 797-804.
- Duron-Dufrenne, M. & Bour, R., 1988. Caractères diagnostiques offerts par le crâne des tortues marines. *Mésogée, Marseille*, 48: 29-32.
- Dutton, P.H., Davis, S.K., Guerra, T. & Owens, D., 1996. Molecular phylogeny for marine turtles based on sequences of the ND4-leucine tRNA and control regions of mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5 (3): 511-521.
- Figueroa, A. & Alvarado, J., 1991. Morphometric comparison of the *Chelonia* populations of Michoacan, Mexico, and Tortuguero, Costa Rica. NOAA Technical Memorandum, 278 (NMFS-SEFC): 179-182.
- Fitzinger, L.J., 1835. Entwurf einer systematischen anordnung der schildkröten nach den grundsätzen der natürlichen methode. *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte*, 1: 103-128.
- Frair, W., 1979. Taxonomic relations among sea turtles elucidated by serological tests. *Herpetologica*, 35: 239-244.
- Frair, W., 1982. Serum electrophoresis and sea turtle classification. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 72 (2): 1-5.
- Franklin, D., Cardini, A., O'Higgins, P., Oxnard, C.E. & Dadour, I., 2007. Mandibular morphology as an indicator of human subadult age: geometric morphometric approaches. *Forensic Science, Medicine, and Pathology*, 4 (2): 91-99.
- Frazer, N.B. & Richardson, J.I., 1985. Seasonal variation in clutch size for loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, nesting on Little Cumberland Island, Georgia, USA. *Copeia*, 1985 (4): 1083-1085.

- Frazier, J., 1985. Misidentification of the sea turtles in the eastern Pacific: *Caretta caretta* and *Lepidochelys olivacea*. *Journal of Herpetology*, 19: 1-11.
- Frazier, J., 2003. Prehistoric and ancient historic interactions between humans and marine Turtles. *In* Lutz, P.L., Musick, J.A. & Wyneken, J., *The biology of sea turtles*, London, New York & Washinton, D.C., CRC Press, Boca Raton, 2: 1-38.
- Frazier, J., 2005. Marine turtles – the ultimate tool kit: a review of worked bones of marine turtles. Muinasaja Teadus (Estonia), Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Worked Bone Research Group, 15: 359-382
- Frieß, M. & Baylac, M., 2003. Exploring artificial cranial deformation using elliptic Fourier analysis of Procrustes aligned outlines. *American Journal of Physical Anthropology*, 122: 11-22.
- Gaffney, E.S., 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 155: 387-436.
- Gaffney, E.S., 1979. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles *Bulletin of American Museum of Natural History*, 164 (2): 1-376.
- Gaffney, E.S. & Meylan, P.A., 1988. A phylogeny of turtles. *In* Benton, M.J., *The phylogeny and classification of tetrapods, Amphibia, Reptilia, Birds*, The Systematics Association, Clarendon Press, Oxford, 35 (A): 157-219.
- Galipaud, J.C. & Swete Kelly, M.C., 2006. Makué (Aore Island, Santo, Vanuatu): a new Lapita site in the ambit of New Britain obsidian distribution. *Terra Australis*, 26: 151-162.
- Gayon, J., 2003. Gould biométricien. *Comptes Rendus Palevol*, 2: 353-360.
- Gould, S.J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 41: 587-640.

- Hendrickson, J.R., 1980. The ecological strategies of sea turtles. *American Zoologist*, 20 (3): 597-608.
- Hirayama, R., 1992. Humeral morphology of chelonioid sea turtles; its functional analysis and phylogenetic implications. *Bulletin of the Hobetsu Museum*, 8: 17-57.
- Hirayama, R., 1994. Phylogenetic systematics of chelonioid sea turtles. *The Island Arc*, 3: 270-284.
- Huxley, J.S. & Teissier, G., 1936. Terminology of relative growth. *Nature*, 137: 780-781.
- Iverson, J.B., Brown, R.M., Akre, T.S., Near, T.J., Le, M., Thomson, R.C. & Starkey, D.E., 2007. In search of the tree of life for turtles. *Chelonian Research Monographs*, 4: 85-106.
- Jamniczky, H.A. & Russell, A.P., 2004. A geometric morphometric assessment of the 'batagurine process' of testudinoid turtles. *Amphibia-Reptilia*, 25: 369-379.
- Kamezaki, N., 2003. What is a loggerhead turtle? The morphological perspective. *In* Bolten, A.B. & Witherington, B.E., *Loggerhead Sea Turtles*. Smithsonian Books, Washington, D.C.: 28-43.
- Kamezaki, N. & Matsui, M., 1995. Geographic variation in skull morphology of the green turtle, *Chelonia mydas*, with taxonomic discussion. *Journal of Herpetology*, 29: 51-60.
- Kamezaki, N. & Matsui, M., 1997. Allometry in the Loggerhead turtle, *Caretta caretta*. *Chelonian Conservation and Biology*, 2: 421-425.
- Karl, S.A. & Bowen, B.W., 1999. Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: molecular systematics of an endangered sea turtle (genus *Chelonia*). *Conservation Biology*, 13 (5): 990-999.

- Karl, S.A., Bowen, B.W. & Avise, J.C., 1992. Global population genetic structure and male-mediated gene flow in the green turtle (*Chelonia mydas*): RFLP analyses of anonymous nuclear loci. *Genetics*, the Genetics Society of America, 131: 163-173.
- Kirch, P.V., 1988. Niuatoputapu: the prehistory of a Polynesian chiefdom. Seattle: Thomas Burke, Memorial Washington State Museum: 1-295.
- Kirch, P.V., & Yen, D.E., 1982. Tikopia: the prehistory and ecology of a Polynesian outlier. *Bernice P. Bishop Museum Bulletin Honolulu*, 238: 1-396.
- Klinger, R.C. & Musick, J.A., 1995. Age and growth of loggerhead turtle (*Caretta caretta*) from Chesapeake Bay. *Copeia*, 1995: 204-209.
- Lapicque, L., 1898. Sur la relation du poids de l'encéphale aux poids du corps. *Comptes rendus des séances de la société de biologie*, 10 (5): 62-63.
- Le Gall, J.Y., 1989. Tectonique des plaques, biogéographie et migrations: exemple de la tortue verte marine *Chelonia mydas*. *Oceanis*, 15 (2): 143-160.
- Lherminier, P., 2007. Les différentes conceptions récentes de l'espèce : la notion d'espèce est-elle indispensable ? *In* Prat, D., Raynal-Roques, A. & Roguenant, A., 2008. Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui, Paris, Belin : 161-168.
- Limpus, C. & Chaloupka, M., 1997. Nonparametric regression modelling of green sea turtle growth rates (southern Great Barrier Reef). *Marine Ecology Progress Series*, 149: 23-34.
- Limpus, C.J., Gyuris, E. & Miller, J.D., 1988. Reassessment of the taxonomic status of the sea turtle genus *Natator* McCulloch, 1908, with redescription of the genus and species. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 112, 1: 1-9.
- López-Mendilaharsu, M., Gardner, S.C. & Seminoff, J.A., 2003. *Chelonia mydas agassizii* (East Pacific green turtle) diet. *Herpetological Review*, 34 (2): 139-140.

- Loy, A., Busilacchi, S., Costa, C., Ferlin, L. & Stefano Cataudella, 2000. Comparing geometric morphometrics and outline fitting methods to monitor fish shape variability of *Diplodus puntazzo* (Teleostea: Sparidae). *Aquacultural engineering*, 21: 271-283.
- Luschi, P., Benhamou, S., Girard, C., Ciccione, S., Roos, D., Sudre, J. & Benvenuti, S., 2007. Marine turtles use geomagnetic cues during open-sea homing. *Current Biology*, 17: 126-133.
- MacLeod, N., 2002. Phylogenetic signals in morphometric data. *In* MacLeod, N. & Forey, P.L., *Morphology, shape and phylogeny. Systematics Association Special Volumes*, 64: 100-138.
- Marcus, L.F., 1990. Traditional morphometrics. *In* Rohlf F.J. & Bookstein F.L., *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop, University of Michigan Special Publication*, 2: 77-122.
- Monteiro, L.R., 2000. Why morphometrics is special: the problem with using partial warps as character for phylogenetic inference. *Systematic Biology*, 49 (4): 796-800.
- Mossier-Marlito, C., 1998. Marine turtle exploitation in Bronze Age, Oman. *Marine Turtle Newsletter*, 81: 7-9.
- Musick, J.A. & Limpus C.J., 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. *In* Lutz P.L. & Musick, *The biology of sea turtles*. London, New York & Washington, D.C., CRC Press, Boca Raton, 1: 137-163.
- Naro-Maciel, E., Le, M., FitzSimmons, N.N. & Amato, G., 2008. Evolutionary relationships of marine turtles: a molecular phylogeny based on nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49: 659-662.
- Nick, L., 1912. Das kopfskelet von *Dermochelys coriacea*. *Zoologisches Jahrbuch Abteilung Anatomie*. 33: 1-238.

- Nouria, S., Maury, M.E., Castanet, J. & Barbault, R., 1982. Determination squelettochronologique de l'âge dans une population de *Cophosaurus texanus* (Sauria, Iguanidae). *Amphibia-Reptilia*, 3: 213-219.
- Pal, A., Mitali, M.S. & Swapnananda, R., 2009. Long bone histology and skeletochronology in a tropical Indian lizard, *Sitana ponticeriana* (Sauria: Agamidae). *Current Herpetology*, 28 (1): 13-18.
- Parham, J.F. & Fatovski, D.E., 1997. The phylogeny of *cheloniid* marine turtles revisited. *Chelonian Conservation and Biology*, 2: 548-554.
- Parham, J.F. & Zug, G.R., 1996. *Chelonia agassizii* - valid or not ? *Marine Turtle Newsletter*, 72: 2-5.
- Parham, J.F. & Zug, G.R., 1998. Age and growth in loggerhead turtle (*Caretta caretta*) of coastal Georgia: an assessment of skeletochronological age-estimates. *Bulletin of Marine Science*, 61 (2): 287-304.
- Pénin-Lambert, M., Pierrinsard, L. & Pénin, X., 2003. Etude comparative des arcades dentaires par la méthode Procuste, Part one: The maxillary arch form. *International Orthodontic*, CEO, Paris, 1: 105-117.
- Petit, G., 1930. L'industrie des pêches à Madagascar. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris, 1-392.
- Plotkin, P., 2003. Adult migrations and habitat use. *In* Lutz, P.L., Musick, J.A. & Wyneken, J., *The biology of sea turtles*, London, New York & Washington, D.C., CRC Press, Boca Raton, 2: 225-241.
- Pritchard, P.C.H., 1969. Studies of the systematics and reproductive cycles of the genus *Lepidochelys*. Ph.D. Dissertation, University of Florida, Gainesville, 1-226.
- Pritchard, P.C.H., 1971. Galapagos sea turtles, preliminary findings. *Journal of Herpetology*, 5 (1): 1-9.

- Pritchard, P.C.H., 1997. Evolution, Phylogeny, and current status. *In* Lutz, P.L., Musick, J.A. & Wyneken, J., *The biology of sea turtles*, London, New York & Washington, D.C., CRC Press, Boca Raton, 1: 1-28.
- Pritchard, P.C.H., 1999. Status of the black turtle. *Conservation Biology*, 13 (5): 1000-1003.
- Pritchard, P.C.H. & Mortimer, J.A., 1999. Taxonomy, external morphology, and species identification. *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, 4: 21-38.
- Pritchard, P.C.H. & Trebbau, P., 1984. The turtles of Venezuela. *Contribution to Herpetology*, Number 2, Caracas, Oxford, Ohio: Society for the Study of Amphibians and Reptiles: 1-399.
- Riviera, G. & Claude, J., 2008. Environmental media and shape asymmetry: a case study on turtle shells. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 483-489.
- Rohlf, F.J., 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Systematic Biology*, 47: 147-158.
- Rohlf, F.J., 1999. Shape statistics: procruste superimposition and tangent spaces. *Journal of Classification*, 16: 197-223.
- Rohlf, F.J., 2002. Geometric morphometrics and phylogeny. *In* MacLeod, N. & Forey, P.L., *Morphology, shape and phylogeny. Systematics Association Special Volumes*, 64: 175-193.
- Rohlf, F.J. & Archie, A.W., 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (*Diptera: Cuculidae*). *Systematic Zoology*, 33: 302-317.
- Rohlf, F.J. & Corti, M., 2000. Use two-block partial least-square to study covariation in shape. *Systematic Biology*, 49 (4): 740-753.

- Romer, A.S., 1956. Osteology of the Reptiles - A comparative summary of the reptile skeleton, living and fossil, with a classification of the reptile family. Chicago & London, The University of Chicago Press: 1-772.
- Saitou, N. & Nei, M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4 (4): 406-425.
- Schmittbuhl, M., Le Minor, J.M. & Schaaf, A., 2002. The human mandible in lateral view: elliptical Fourier descriptors of the outline and their morphological analysis. *Annals of Anatomy*, 184: 199-207.
- Seminoff, J.A., 2000. Biology of the East Pacific green turtle, *Chelonia mydas agassizii*, at a warm temperate feeding area in the Gulf of California, Mexico, Unpublished Ph.D. Dissertation, University of Arizona, Tucson: 19-21.
- Shoop, C.R. & Kenney, R.D., 1992. Seasonal distributions and abundances of loggerhead and leatherback sea turtles in waters of the northeastern United States. *Herpetological Monographs*, 6: 43-67.
- Swiderski, D.L., Zelditch, M.L. & Fink W.L., 2002. Comparability, morphometrics and phylogenetic systematics. *In* MacLeod, N. & Forey, P.L., *Morphology, shape and phylogeny*. Systematics Association Special Volumes, 64: 67-99.
- Valenzuela, N., Adams, D.C., Bowden, R. & Gauger, A.C., 2004. Geometric morphometric sex estimation for hatchling turtles: a powerful alternative for detecting subtle sexual shape dimorphism. *Copeia*, 2004 (4): 735-742.
- Watson, D.M., 2006. Growth rates of sea turtles in Watamu, Kenya. *Earth & Environment*, 2: 29-53.
- Weems, R.E., 1988. Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat formations, with discussion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny. *Proceedings of the Biological Society, Washington*, 101: 109-145.

- Wiens, J.J., 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology*, 50 (5): 689-699.
- Wiens, J.J. & Penkrot T.A., 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology*, 51 (1): 69-91.
- Wiens, J.J. & Servedio, M.R., 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceeding. Biological Sciences, The Royal Society of London*, 267 (B): 631-636.
- Woodrom-Luna, R., 2003. Ecologie des tortues marines et archéologie : une étude de cas destinée à comprendre l'importance des données archéologiques dans les sciences de la mer. *Ressources marines et traditions, Bulletin de la CPS*, 15: 26-30.
- Wyneken, J., 2001. *The Anatomy of Sea Turtles*. U.S. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum 470 (NMFS-SEFSC): i-vii + 1-172.
- Wyneken, J., 2003. The external morphology, musculoskeletal system, and neuro-anatomy of sea turtles. *In* Lutz, P.L., Musick, J.A. & Wyneken, J., *The biology of sea turtles*, London, New York & Washington, D.C., CRC Press, Boca Raton, 2: 39-77.
- Zangerl, R., 1948. The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. *Evolution*, 2 (4): 351-374.
- Zangerl, R., 1953. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. IV. The turtles of the family *Toxochelyidae*. *Fieldiana. Geology Memoirs*, 3 (4): 137-277.
- Zangerl, R., 1958. Die oligozanen Meerschildkröten von Glarus. *Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen*, 73: 1-56.
- Zangerl, R., 1969. The turtle shell. *In* Gans., S., Bellairs, A.d'A. & Parsons, T.S., *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York: 311-319.

- Zangerl, R., Hendrickson, L.P. & Hendrickson J.R., 1988. A redescription of the Australian flatback sea turtle, *Natator depressus*. Bishop Museum Bulletins in Zoology I: v-vii + 1-69.
- Zug, G.R., 1990. Age determination of long-lived reptiles: some techniques for sea turtles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale*, 11 (4): 219-222.
- Zug, G.R. & Balazs, G.H., 1985. Skeletochronological age estimates for Hawaiian green turtles. *Marine Turtle Newsletter*, 33: 9-10.
- Zug, G.R., Balazs, G.H., Wetherall, J.A., Parker, D.M. & Murakawa, S.K.K., 2002. Age and growth of Hawaiian green sea turtles (*Chelonia mydas*): an analysis based on skeletochronology. *Fishery Bulletin*, 100 (1): 117-127.
- Zug, G.R., Chaloupka, M. & Balazs G.H., 2006. Age and growth in olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) from the North-central Pacific: a skeletochronological analysis. *Marine Ecology*, 27: 263-270.
- Zug, G.R. & Glor, R.E., 1998. Estimates of age and growth in a population of green sea turtles (*Chelonia mydas*) from the Indian River lagoon system, Florida: a skeletochronological analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1497-1506.
- Zug, G.R., Kalb, H.J. & Luzzar, S.J., 1997. Age and growth in wild Kemp's ridley sea turtles (*Lepidochelys kempii*) from skeletochronological data. *Biological Conservation*, 80 (3): 261-268.
- Zug, G.R., Wynn, A.H. & Ruckdeschel, C., 1986. Age determination of loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, by incremental growth marks in the skeleton. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 127: 1-34.

Annexes

Annexe 1.

Tableau 1. Détail de la base de données obtenue. Nombre d'os étudiés par type : Nb_spé, nombre total de spécimens ; Nb_crâ, nombre de crânes ; Nb_man, nombre de mandibules ; Nb_hum, nombre d'humérus ; Nb_sca, nombre de scapulas ; Nb_pub, nombre de pubis ; Nb_cor, nombre de coracoïdes ; Nb_ent, nombre de spécimens entiers (concernant ces 8 os).

Nb_spé	Nb_crâ	Nb_man	Nb_hum	Nb_fém	Nb_sca	Nb_pub	Nb_cor	Nb_ent
303	227	168	148	106	86	93	98	42

Tableau 2. Nombre de spécimens étudiés: *Ca*, *Chelonia agassizii* ; *Cc*, *Caretta caretta* ; *Cm*, *Chelonia mydas* ; *Dc*, *Dermochelys coriacea* ; *Ei*, *Ermetmochelys imbricata* ; *Lk*, *Lepidochelys kempii* ; *Lo*, *Lepidochelys olivacea* ; *Nd*, *Natator depressus*.

<i>Ca</i>	<i>Cc</i>	<i>Cm</i>	<i>Dc</i>	<i>Ei</i>	<i>Lk</i>	<i>Lo</i>	<i>Nd</i>
10	116	44	2	22	71	32	2

Tableau 3. Nombre de spécimens étudiés concernant le stade de croissance: j, juvéniles ; sa, sub-adultes ; a, adultes ; ?, stade indéterminé.

j	sa	a	?
94	137	132	19

Tableau 4. Nombre de spécimens étudiés, selon la provenance du squelette : PE, est de l'océan Pacifique ; PO, ouest de l'océan Pacifique ; AO, ouest de l'océan Atlantique ; OI, océan Indien ; I, provenance indéterminée.

PE	PO	AO	OI	?
36	7	253	1	5

Tableau 5. Nombre de spécimens étudiés selon le sexe : F, femelle ; M, mâle ; ?, sexe indéterminé.

F	M	?
121	59	122

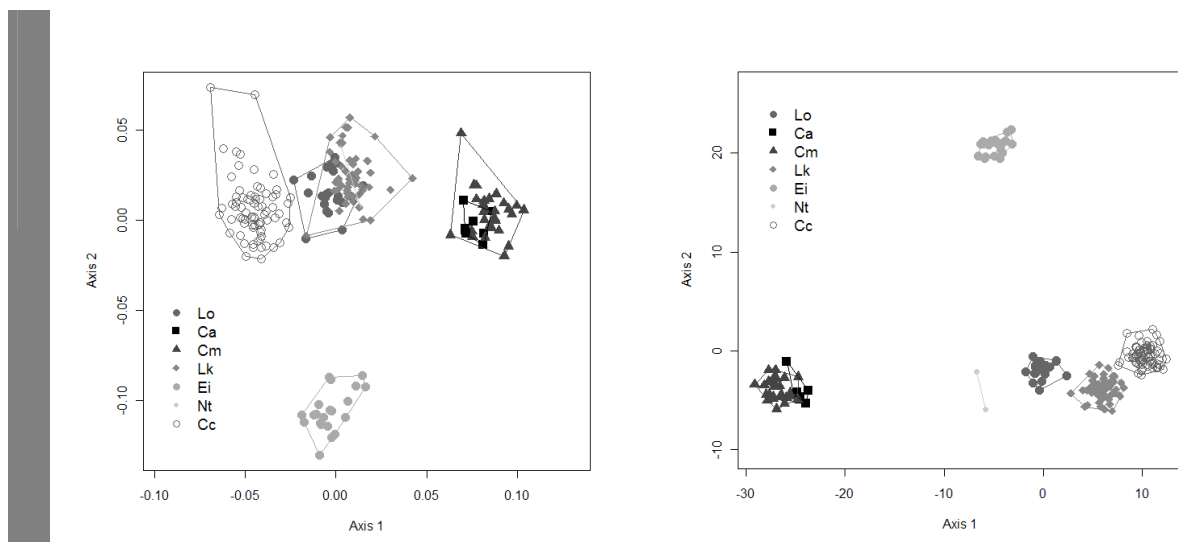
Annexe 2. Détails des résultats obtenus pour tous les os, espèce par espèce et facteur par facteur, à partir de toutes les méthodologies.

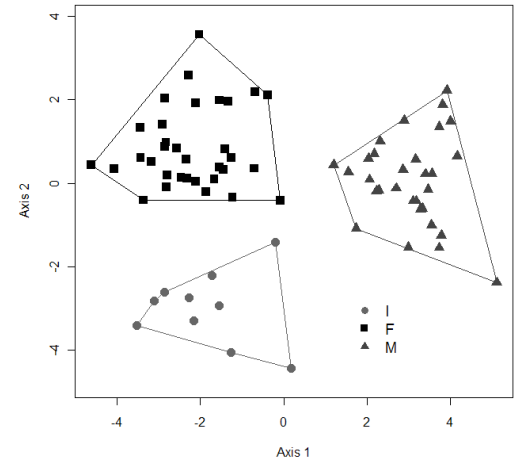
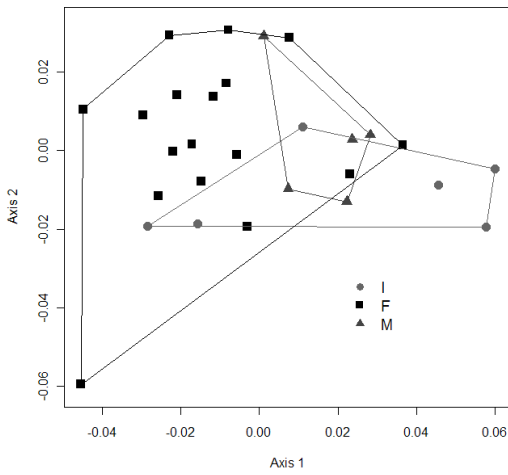
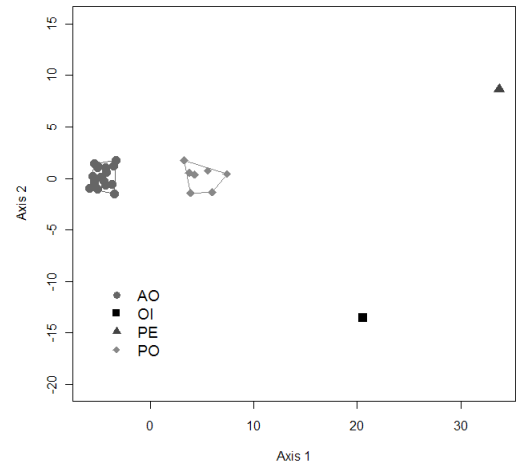
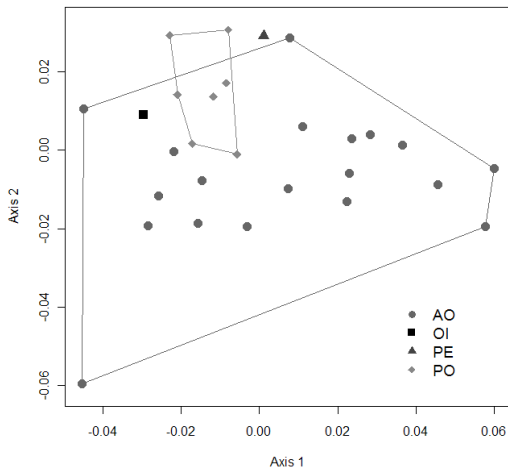
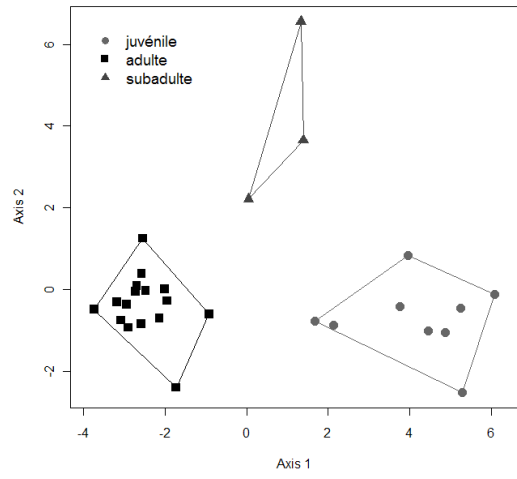
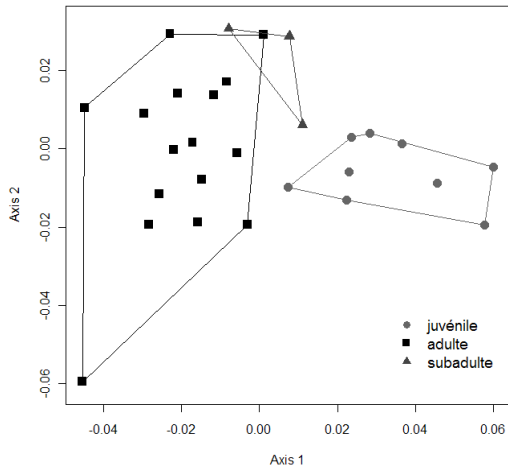
La couleur de la bordure de chaque série de deux graphique (en ligne) indique l'espèce sur laquelle est réalisée l'analyse : ACP (gauche) ; AFD (droite). Si les données sont insuffisantes, les graphiques ne sont pas représentés. La légende du graphique indique le facteur de discrimination (le groupe retenu : espèce, stade de développement, localité et sexe).

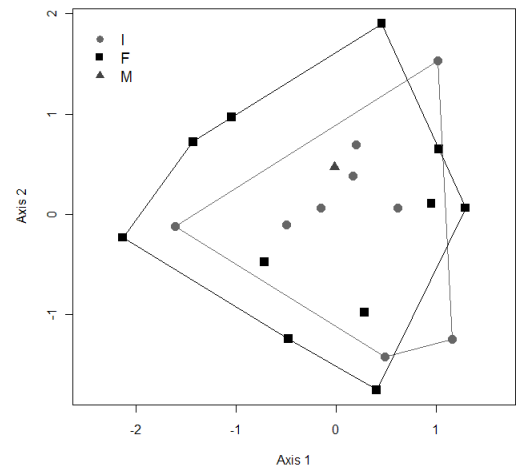
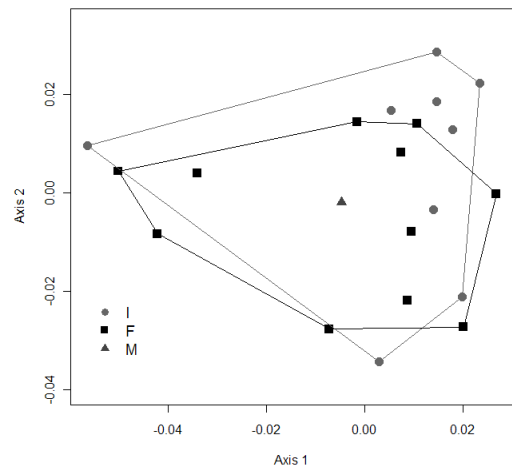
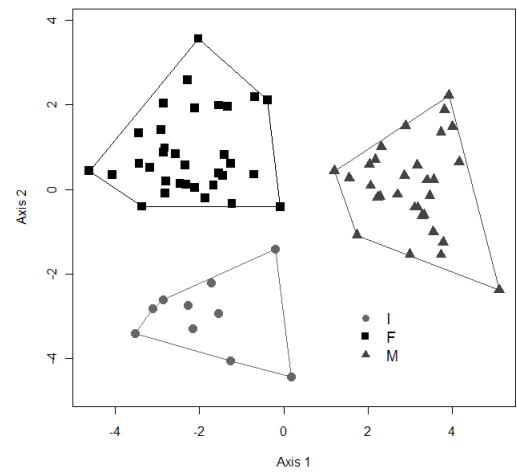
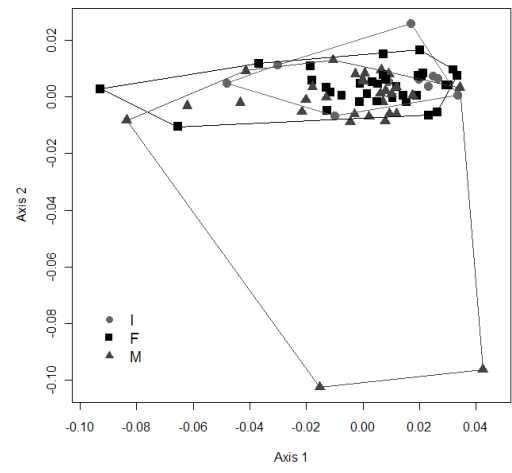
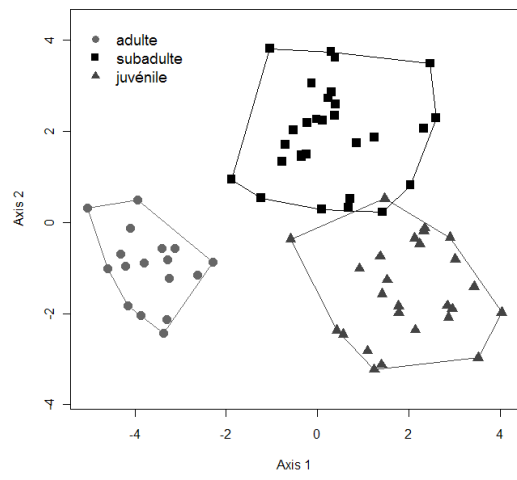
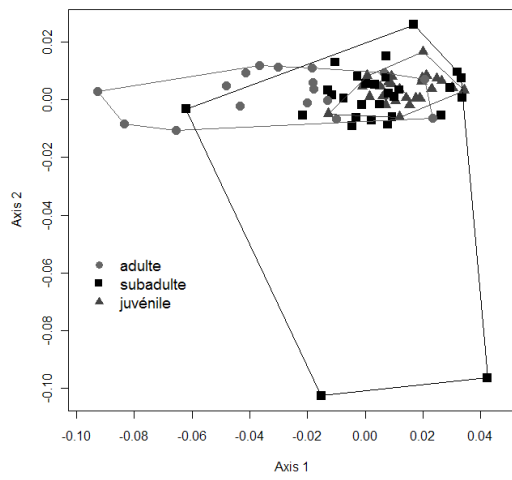
Toutes espèces confondues
 Cm
 Cc
 Lk
 Ei
 Lo
 Ca

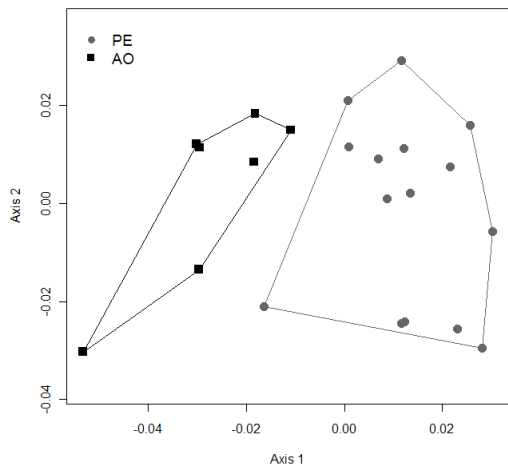
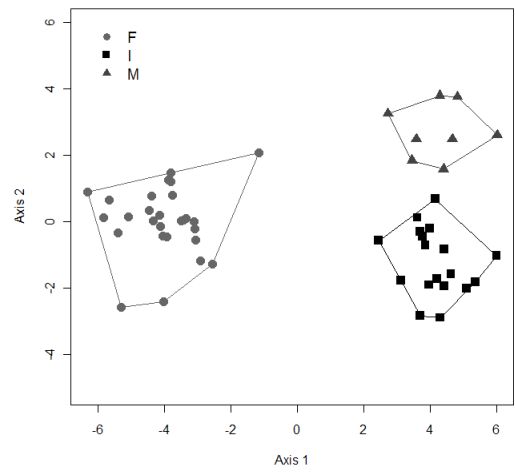
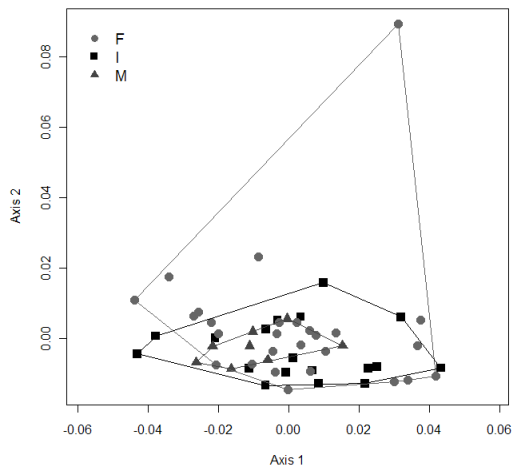
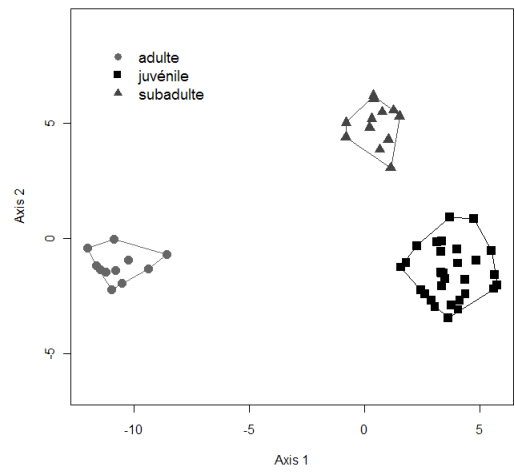
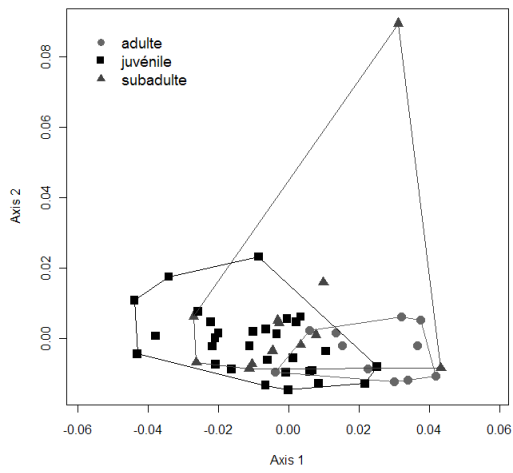
1-Crâne

1-1-Points repères 3D



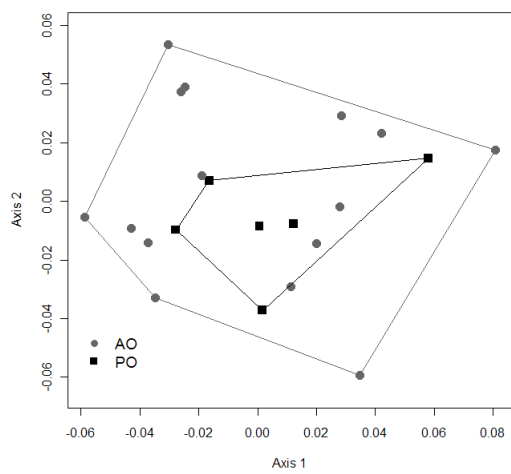
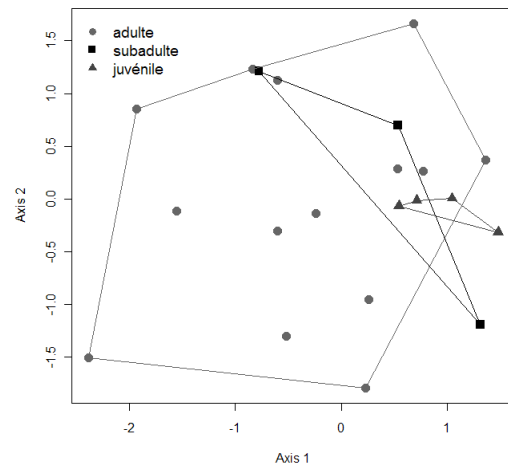
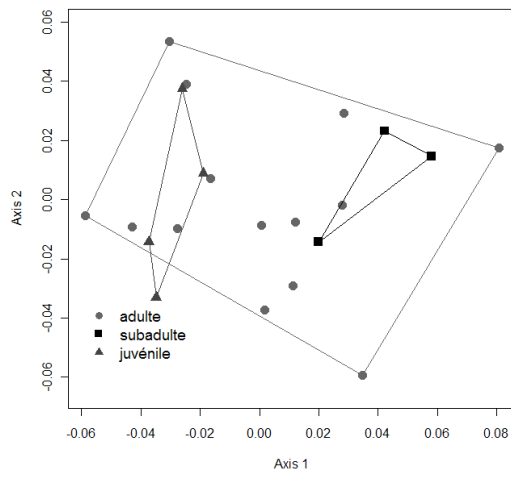
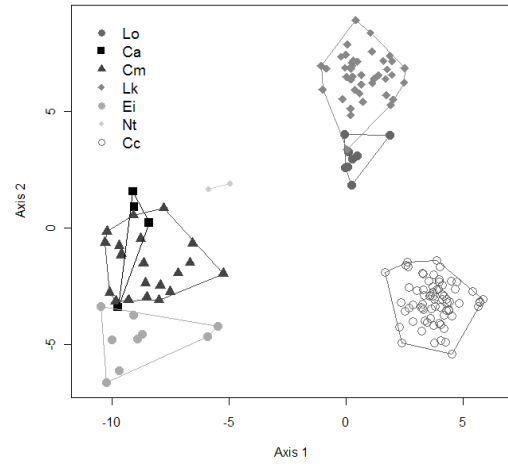
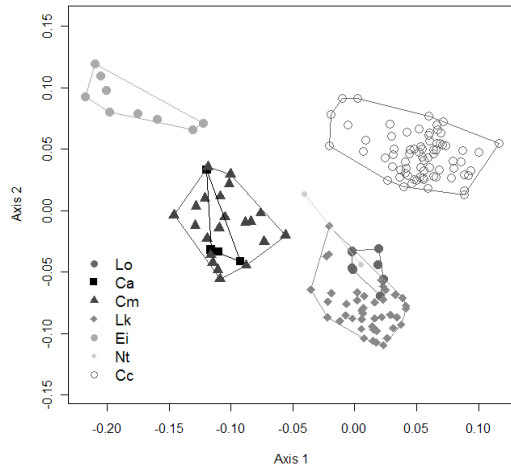


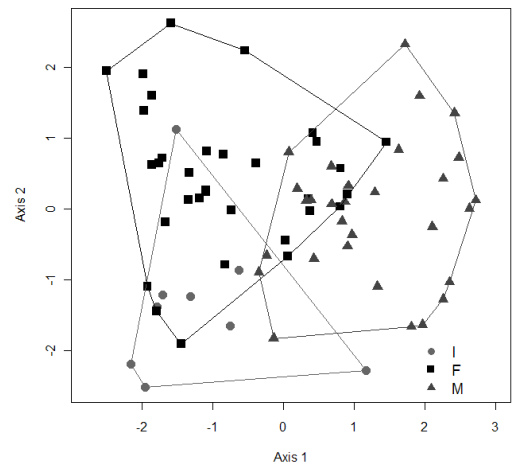
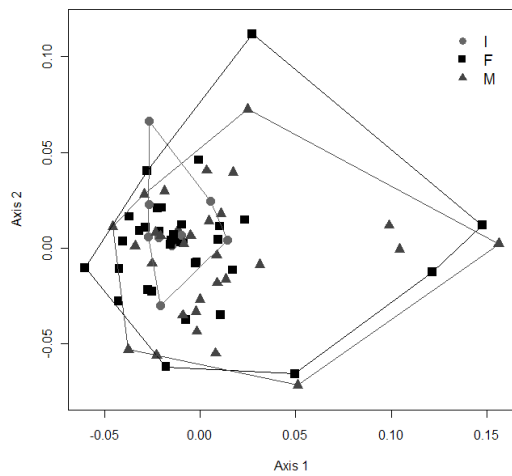
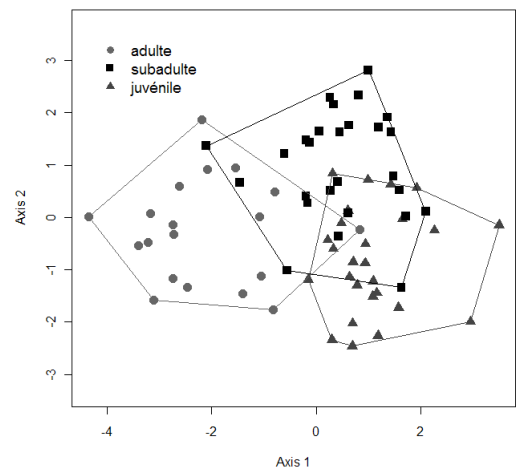
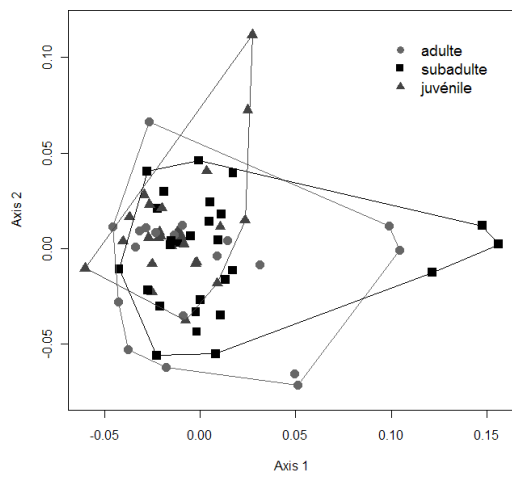
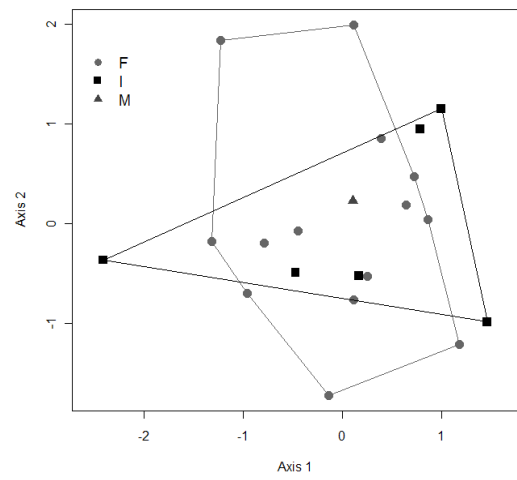
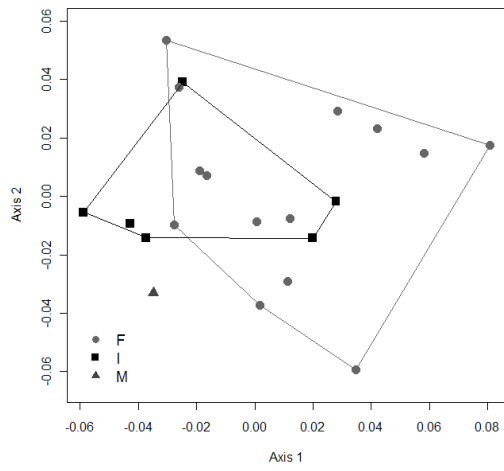


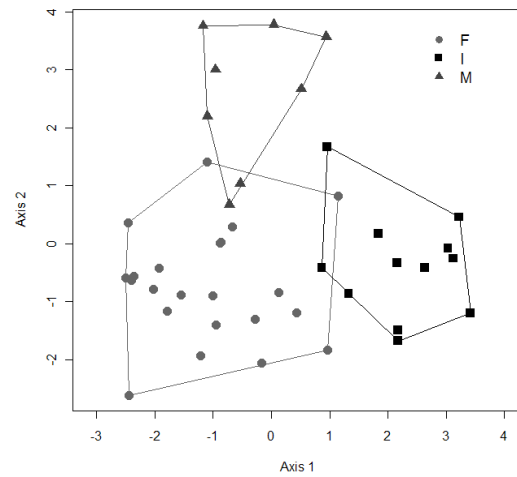
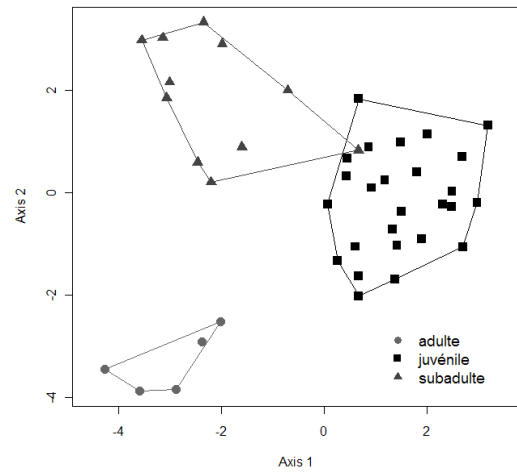
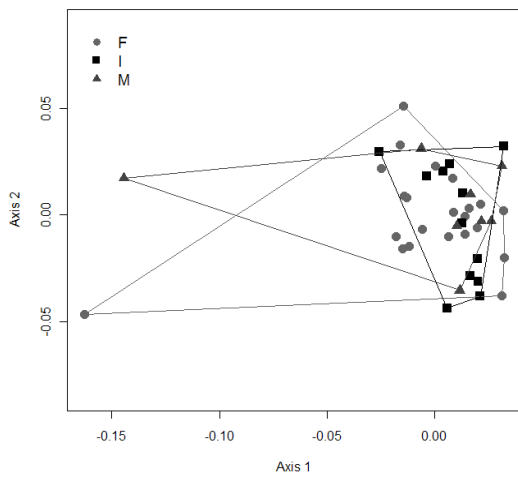
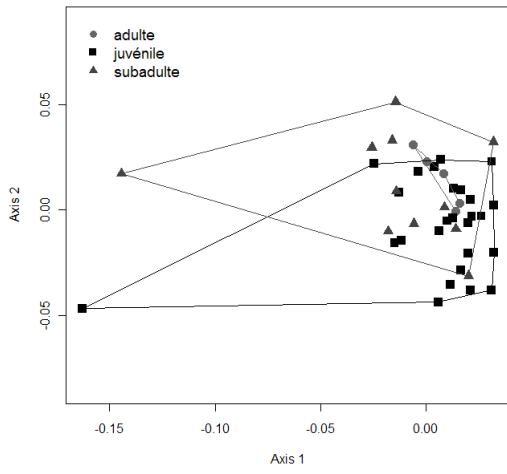
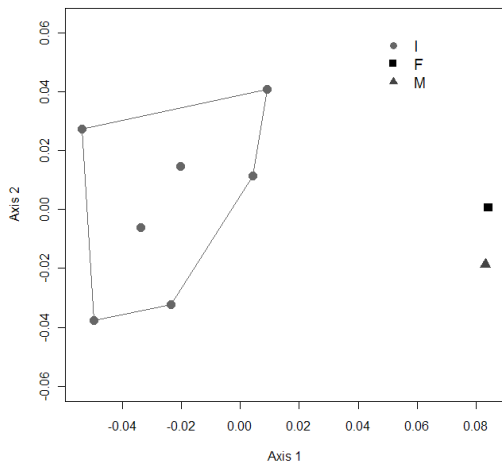


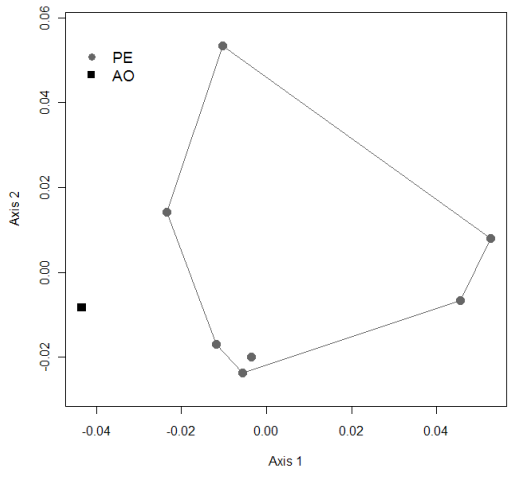
2-Mandibule (mâchoire inférieure)

2-1-Points repères 3D





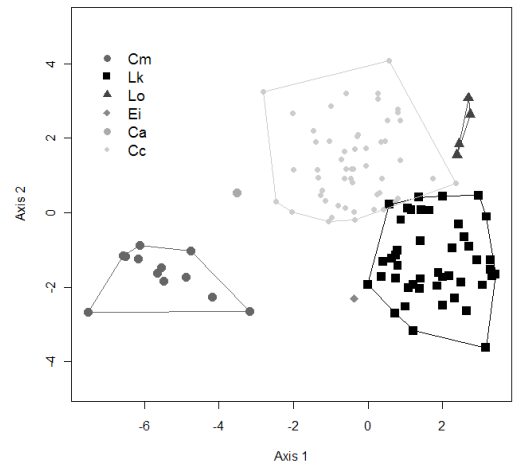
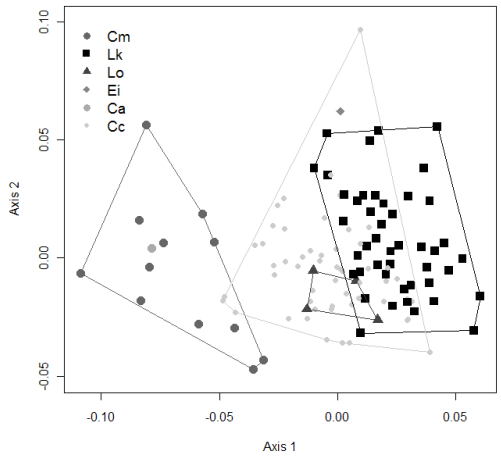


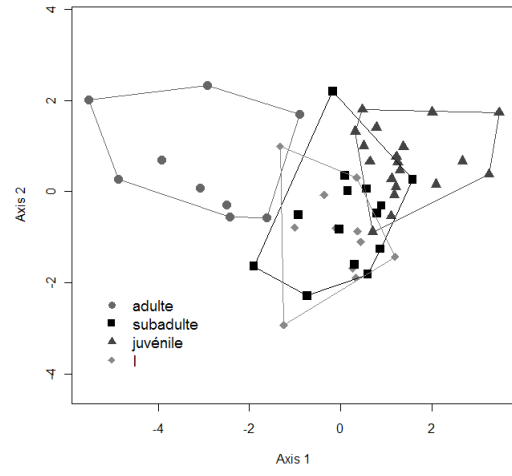
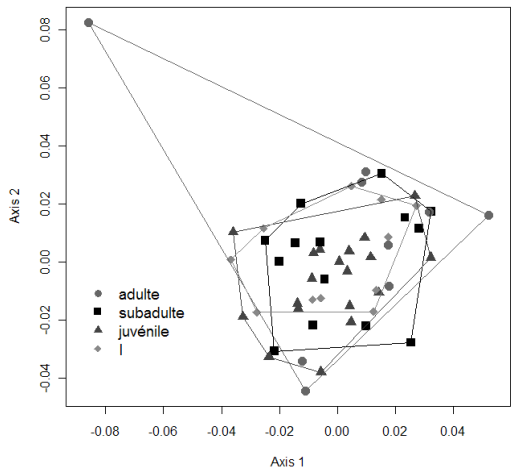
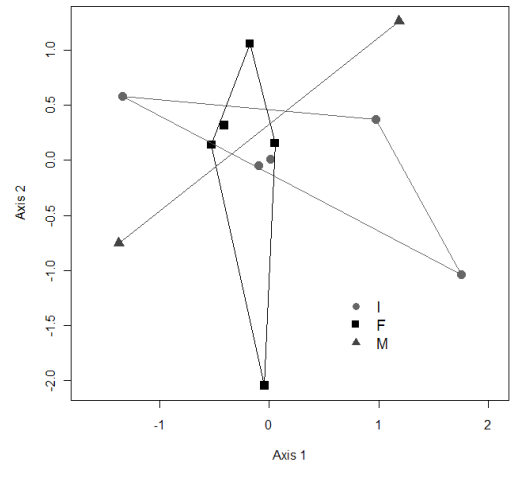
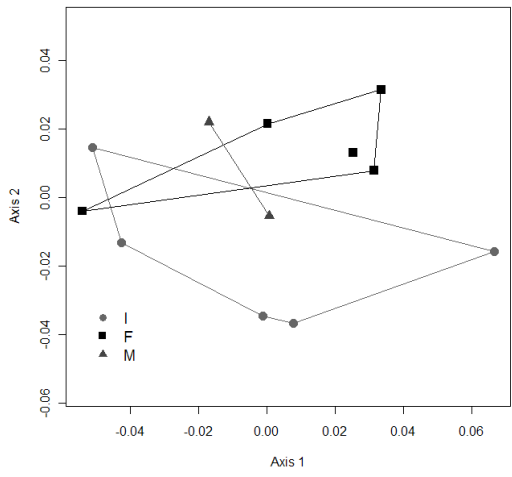
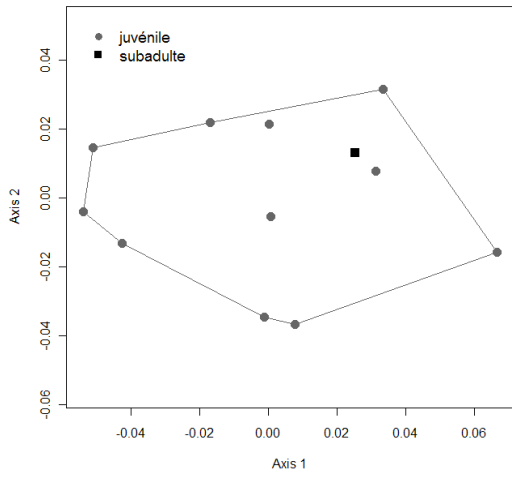


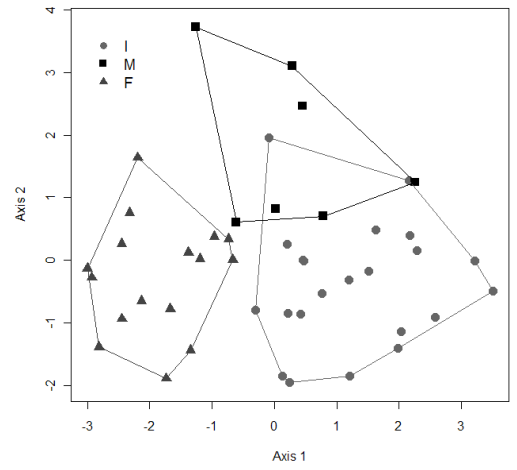
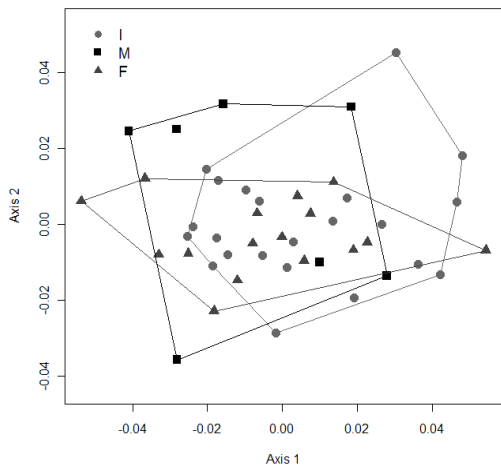
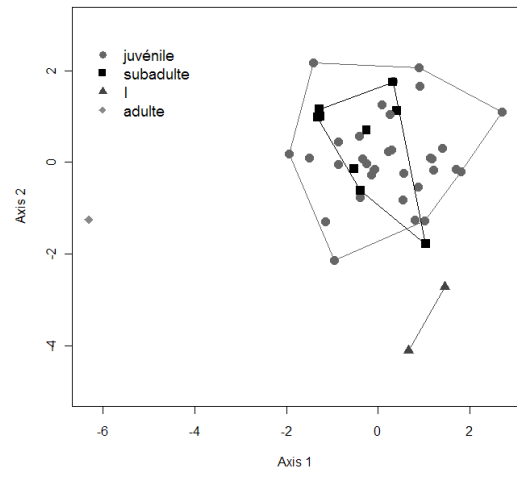
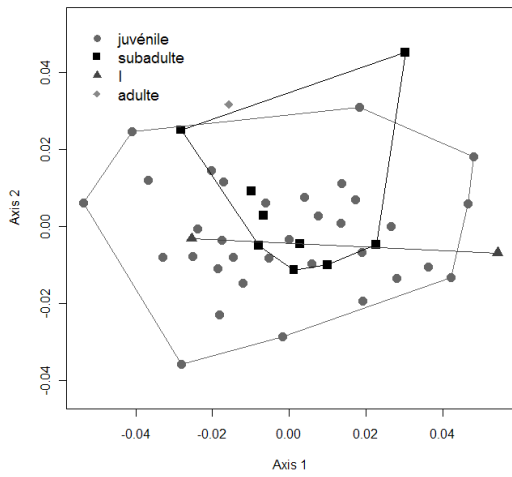
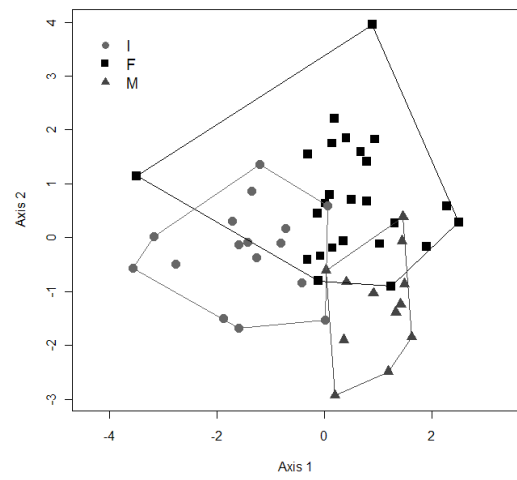
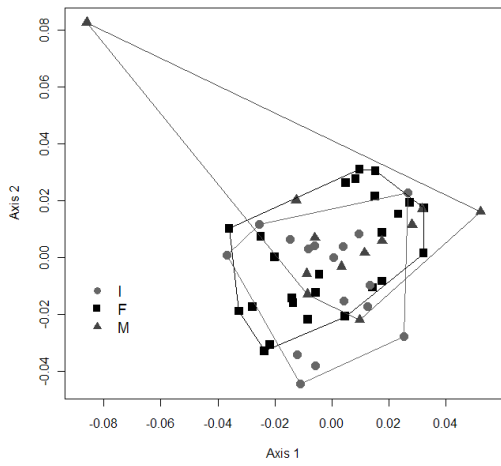
3-Humérus gauche

3-1-Points repères 2D

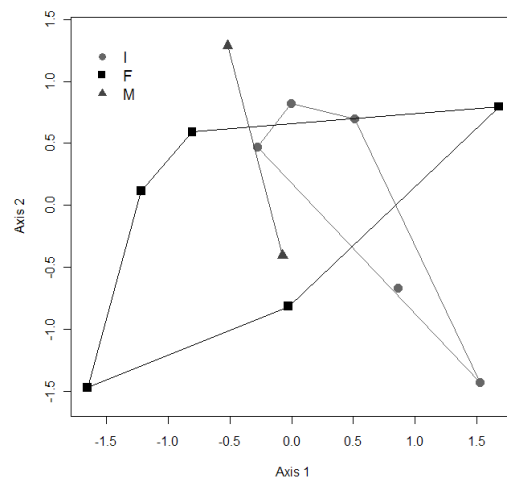
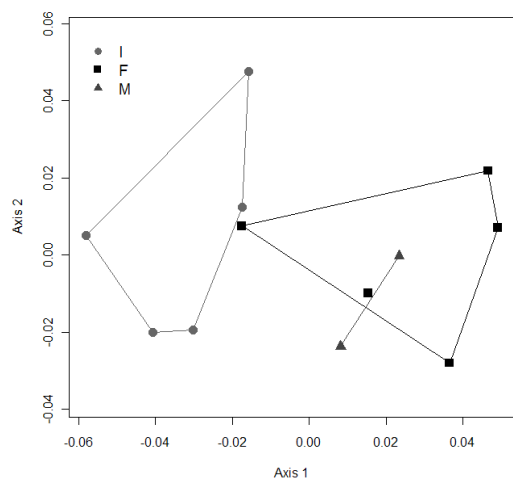
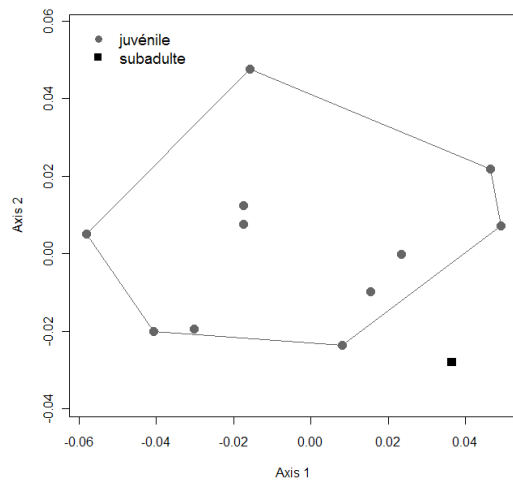
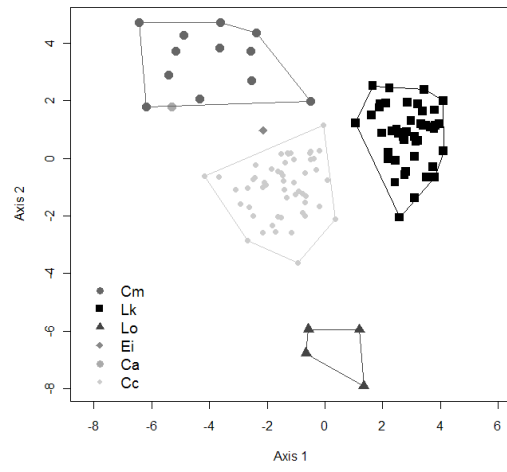
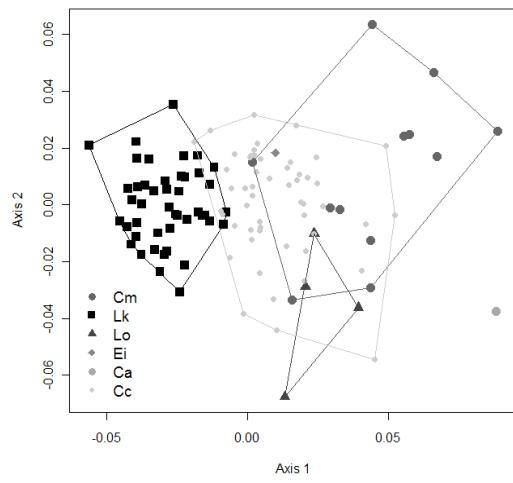
3-1-1-Vue ventrale

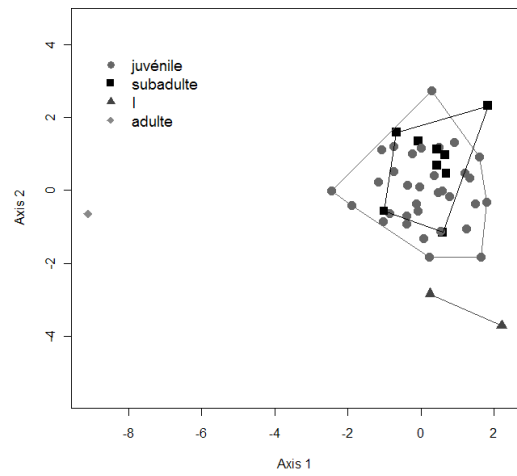
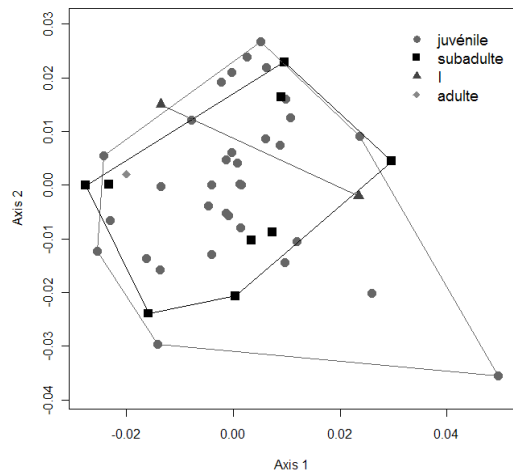
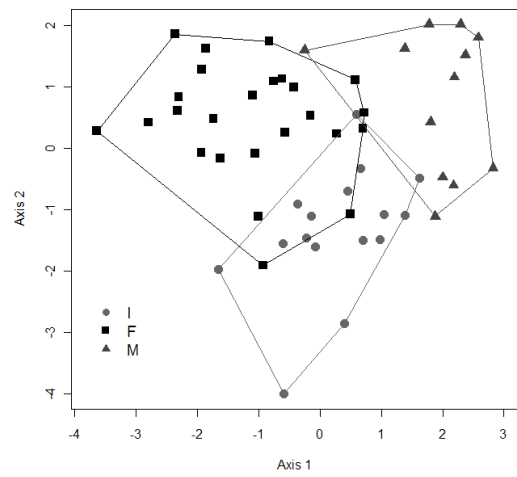
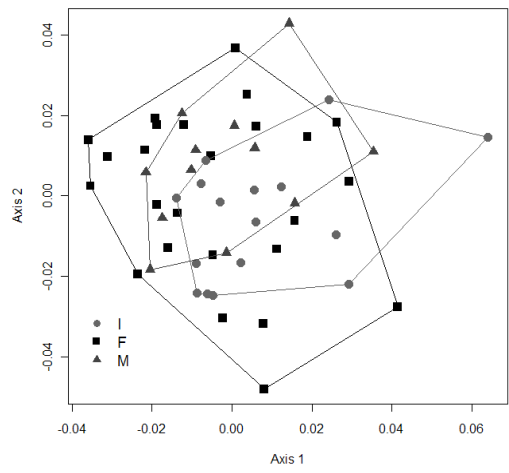
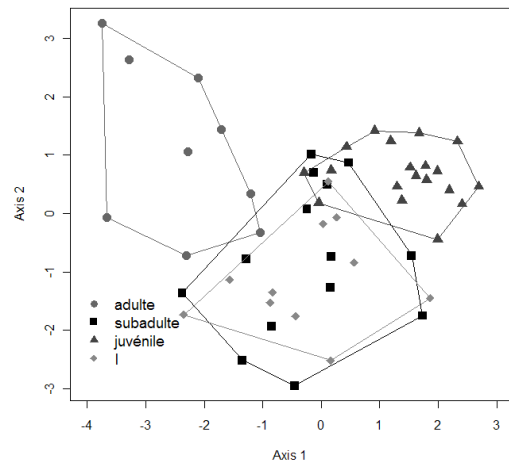
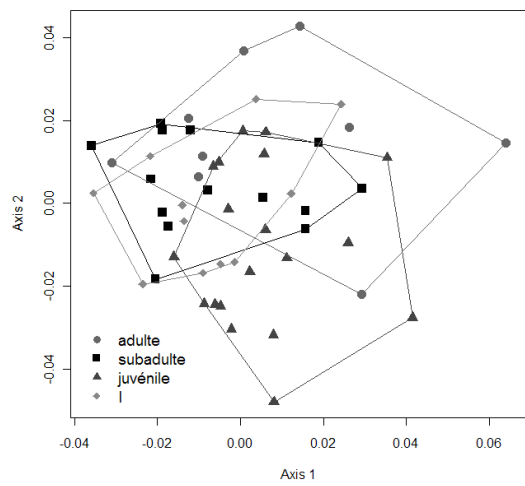


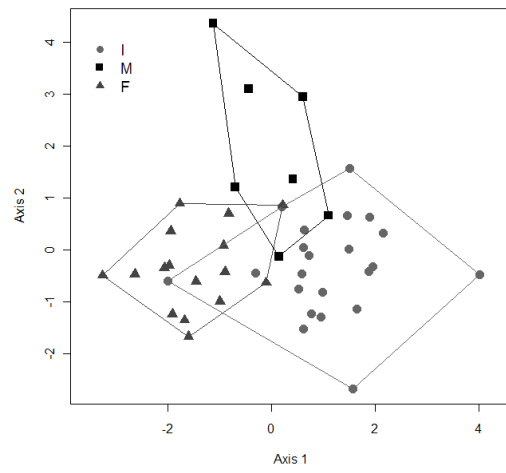
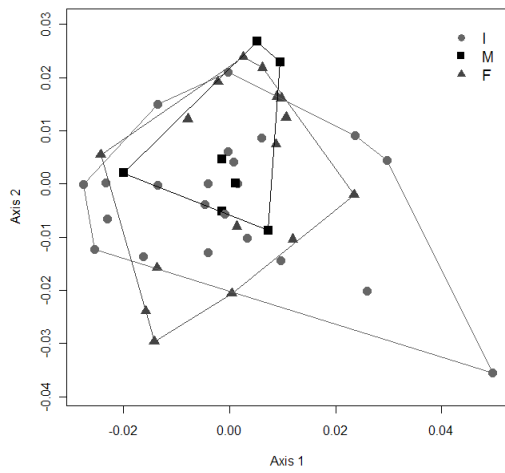




3-1-2-Vue dorsale

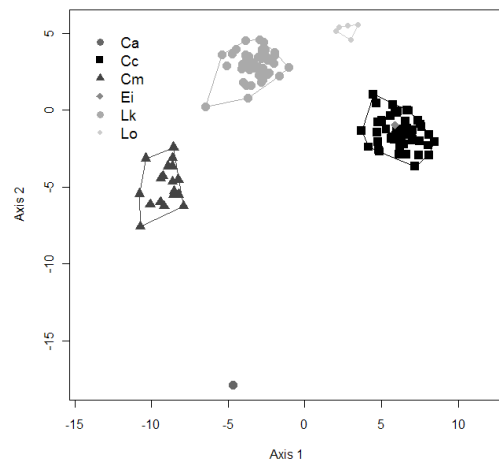
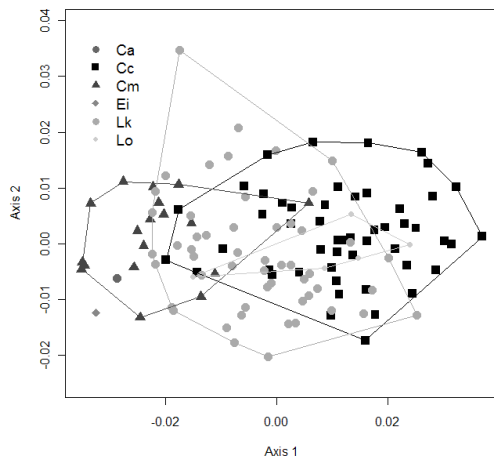


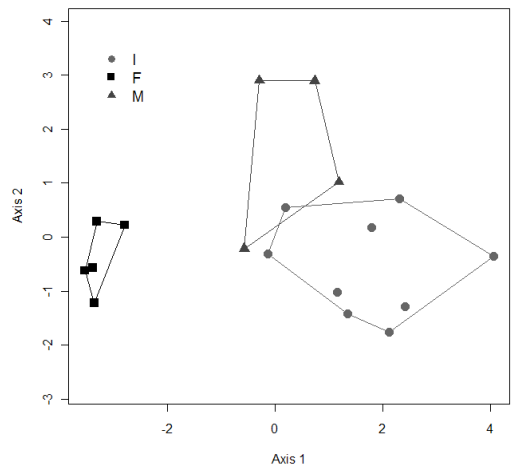
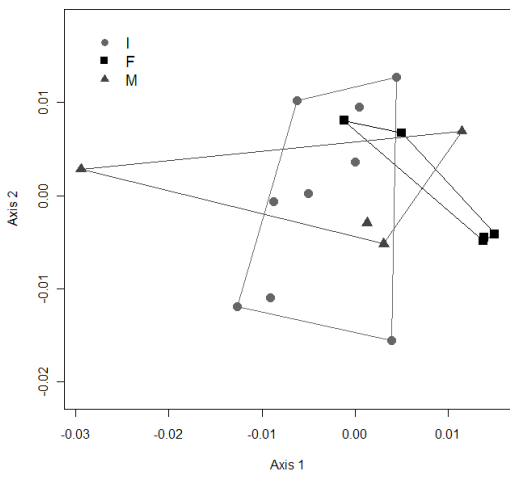
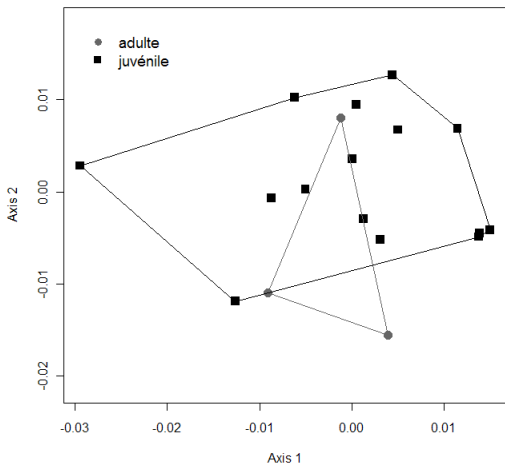
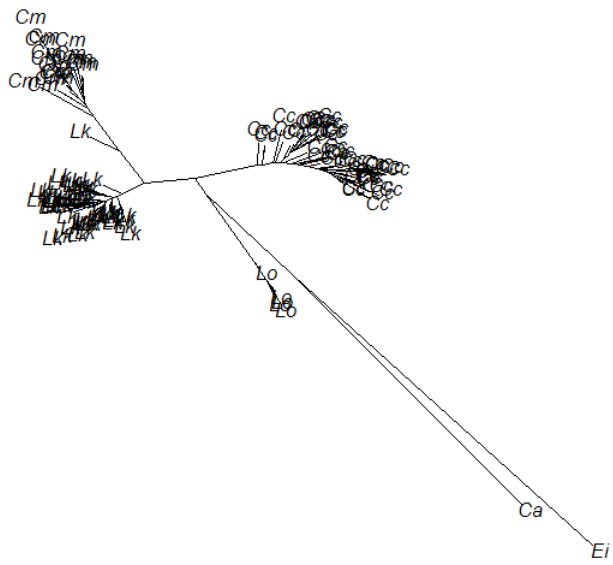


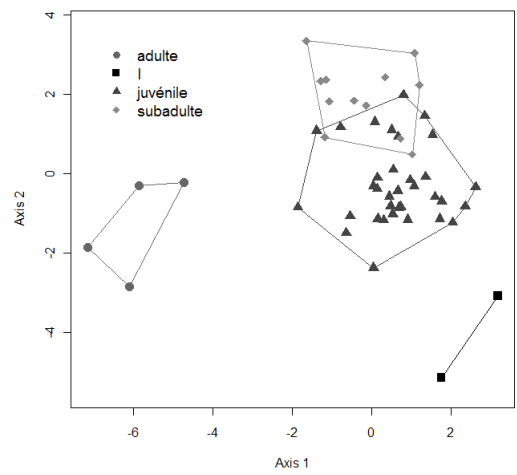
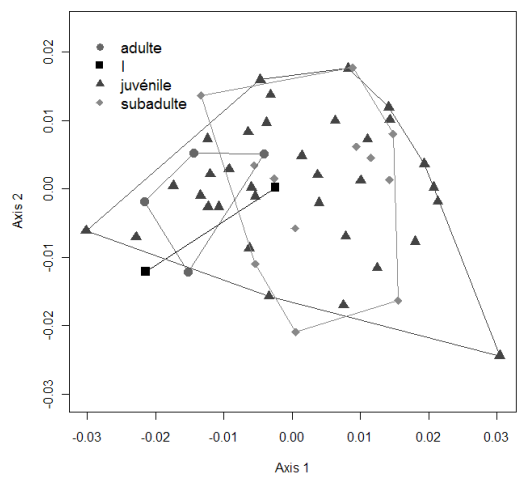
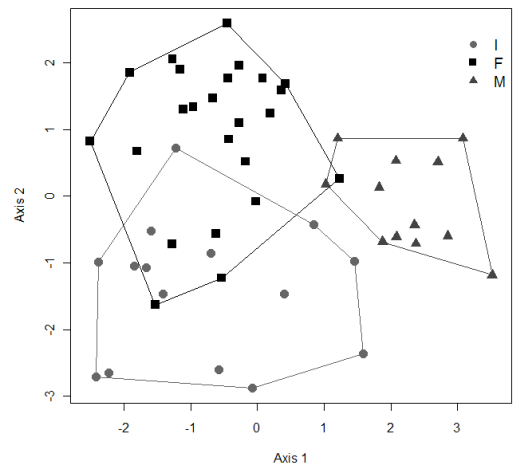
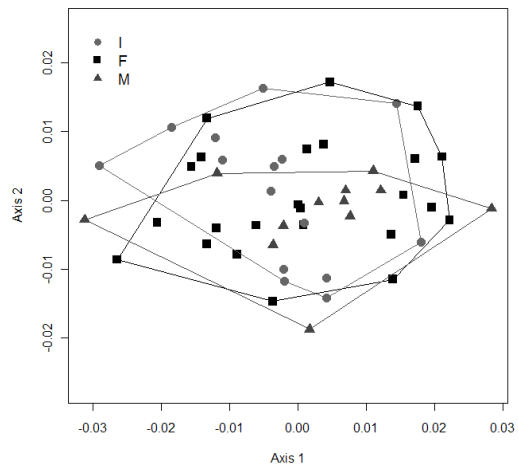
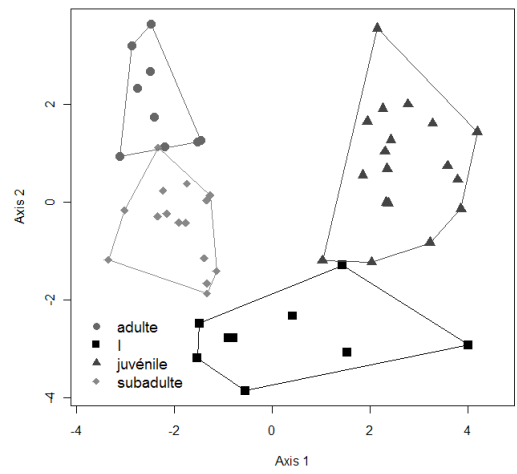
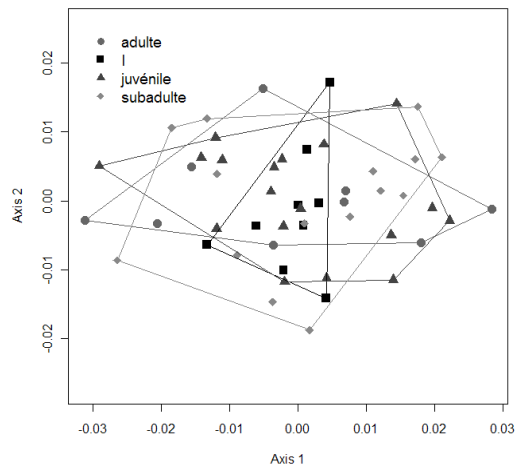


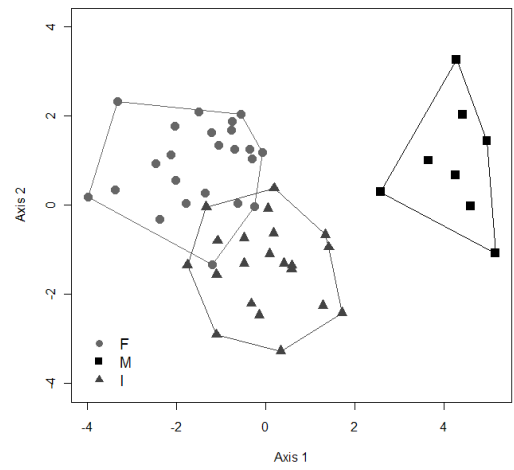
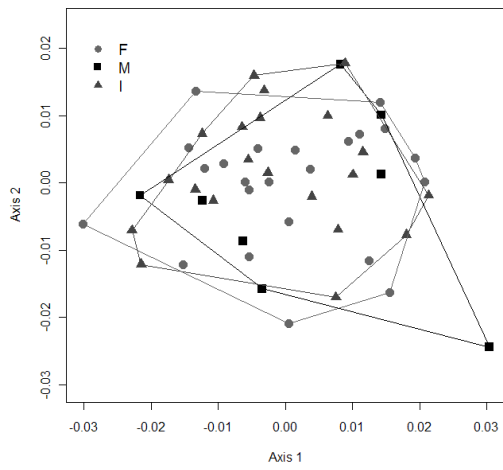
3-2-Contours 3D épiphyse

3-2-1-Proximale

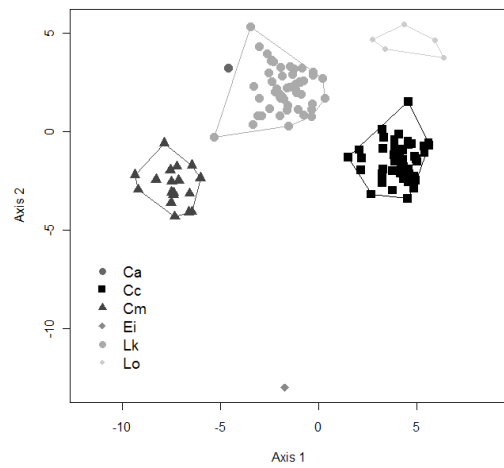
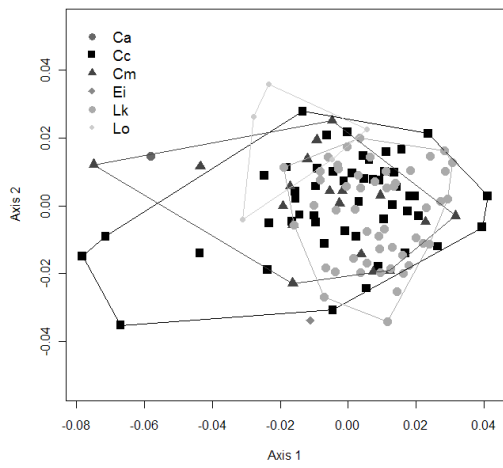


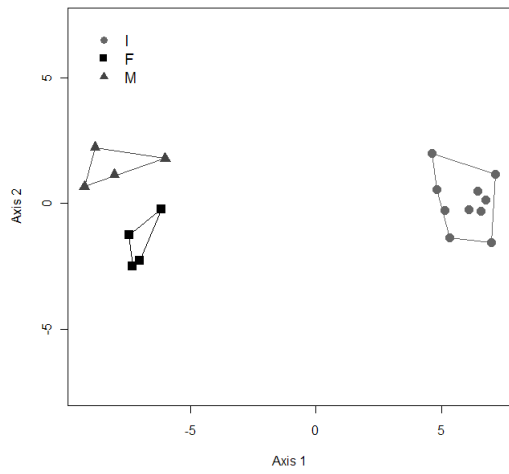
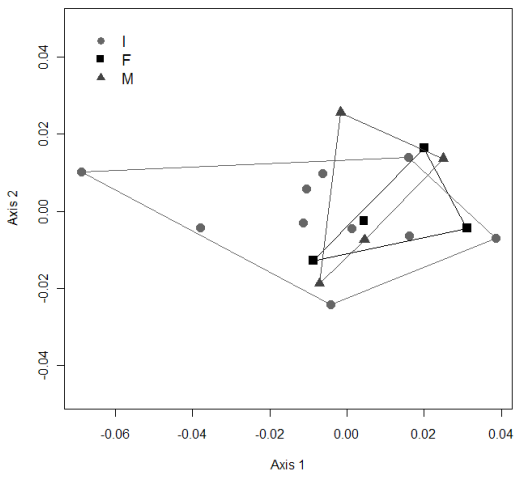
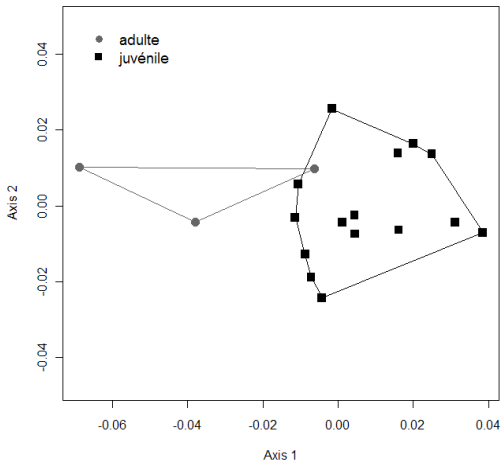
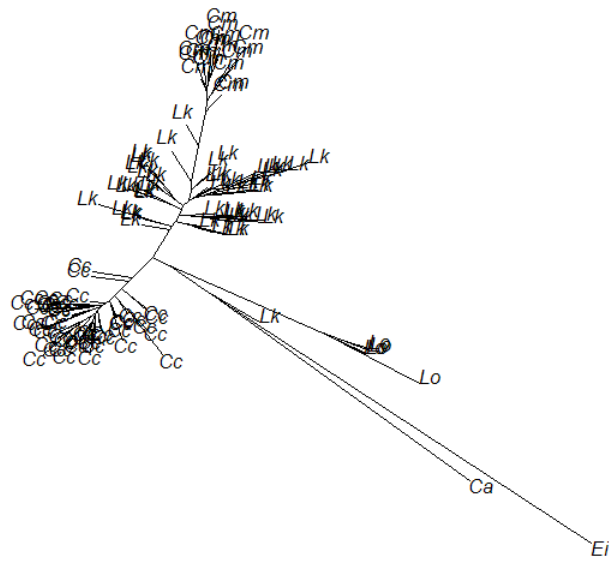


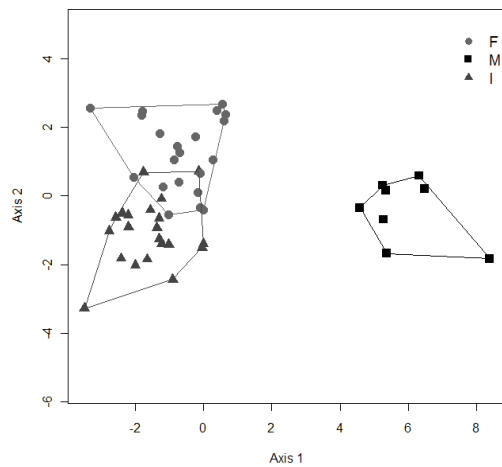
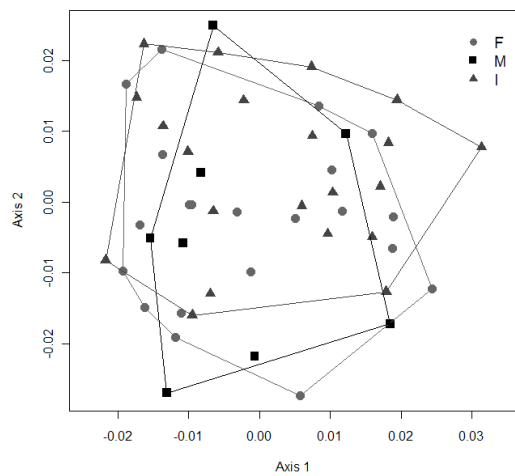
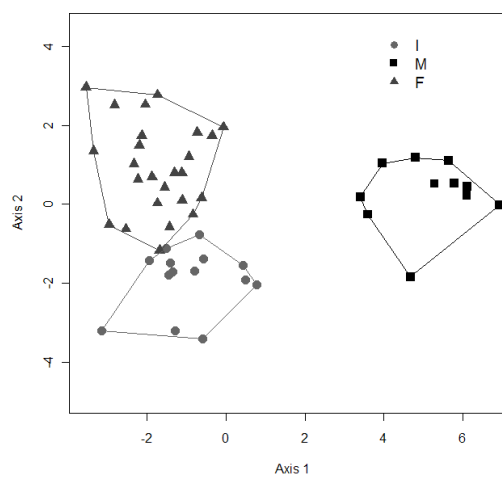
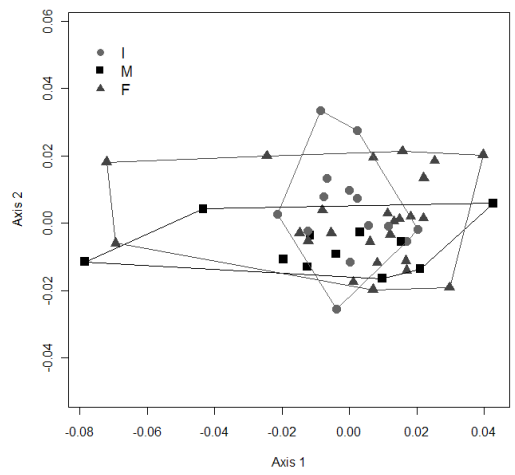
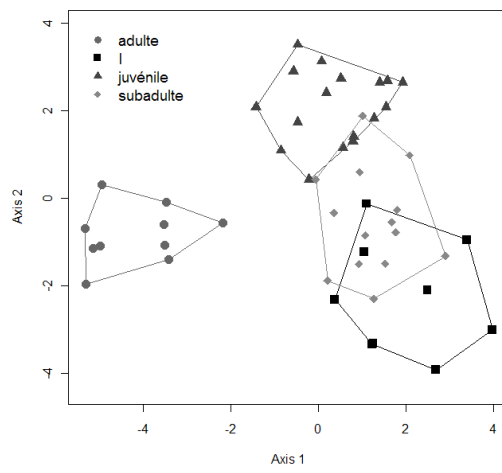
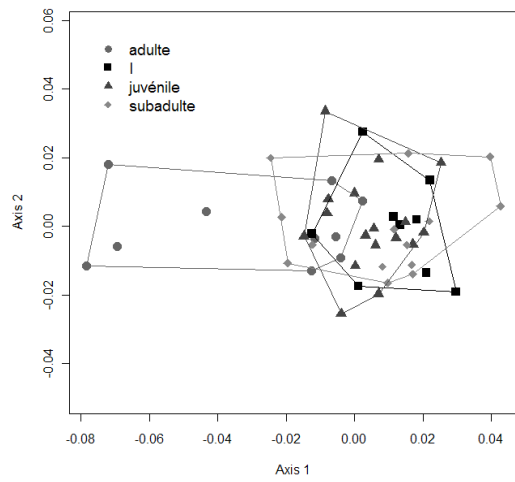




3-2-2-Distale

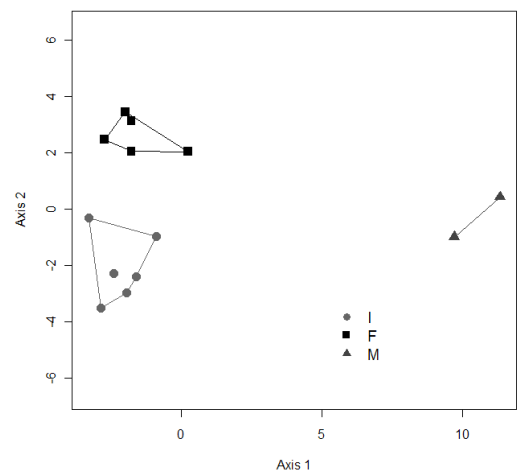
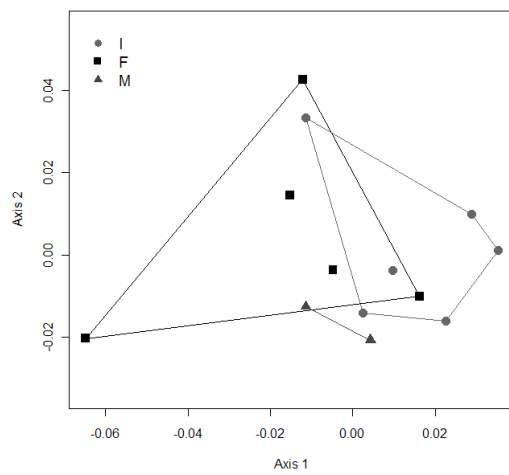
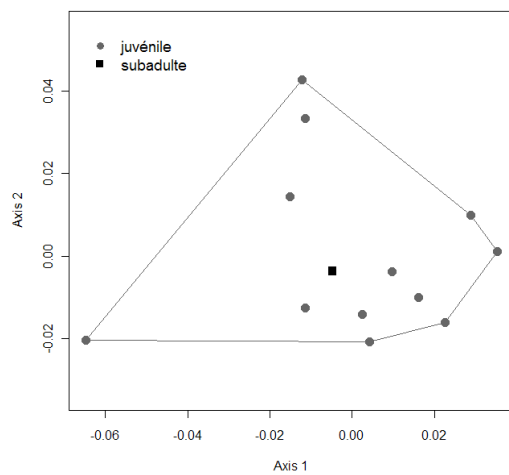
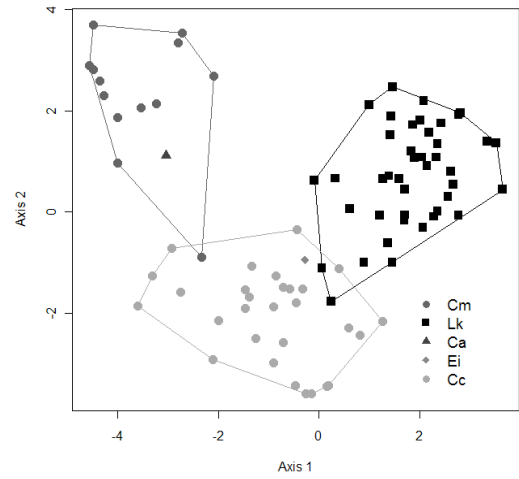
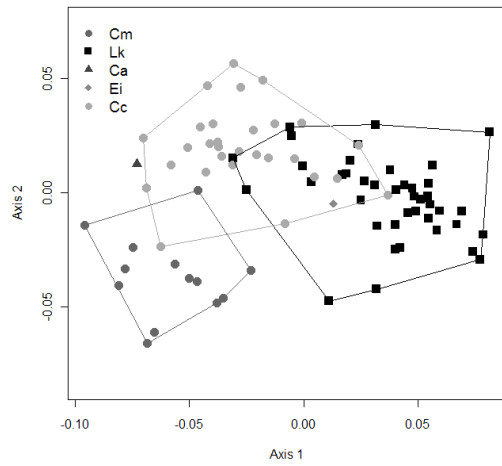


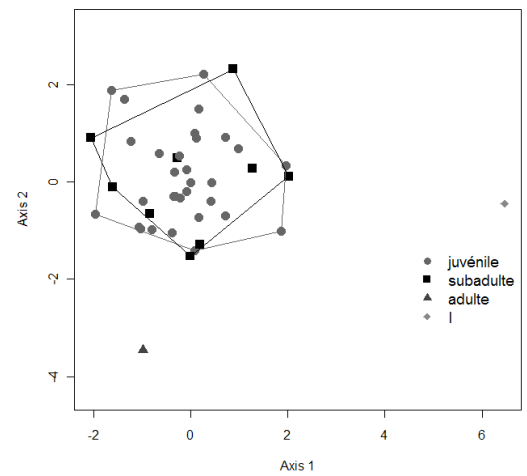
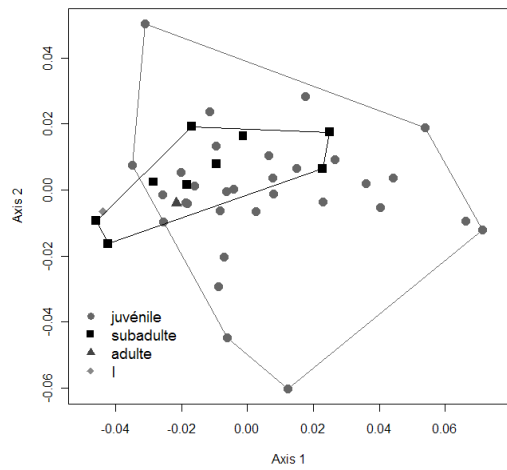
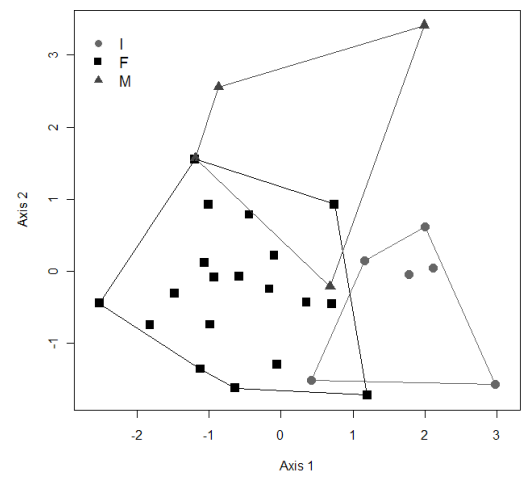
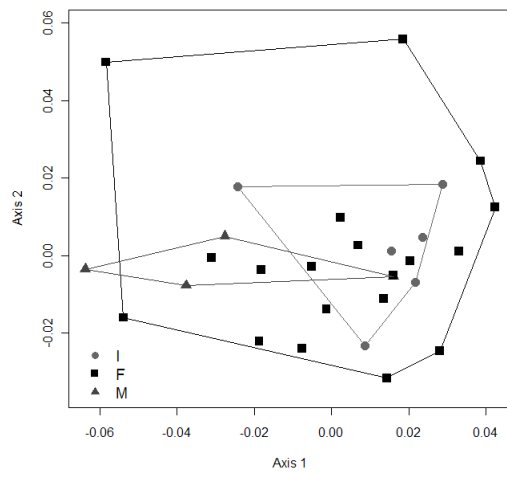
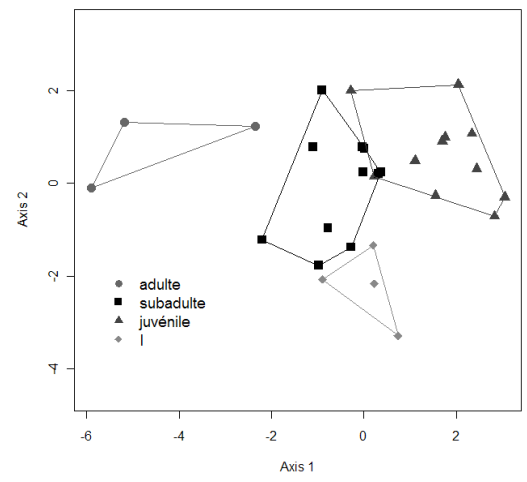
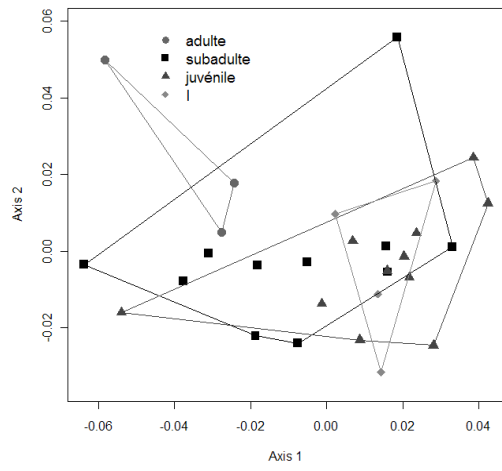


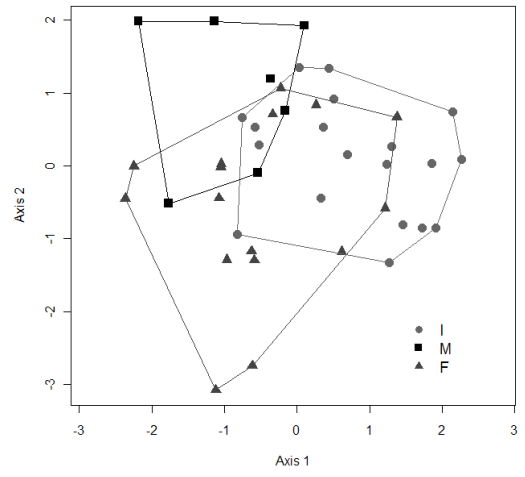
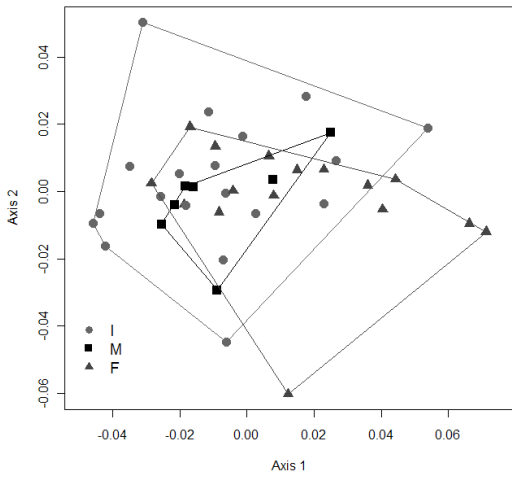


4-Scapula gauche

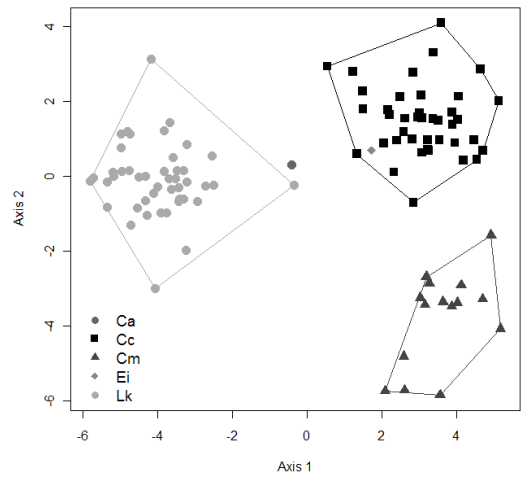
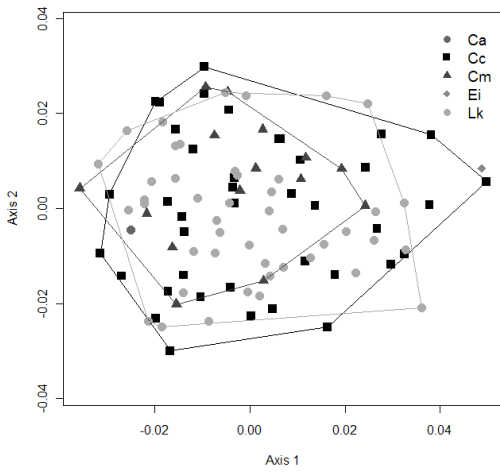
4-1-Points repères 2D en vue dorsale

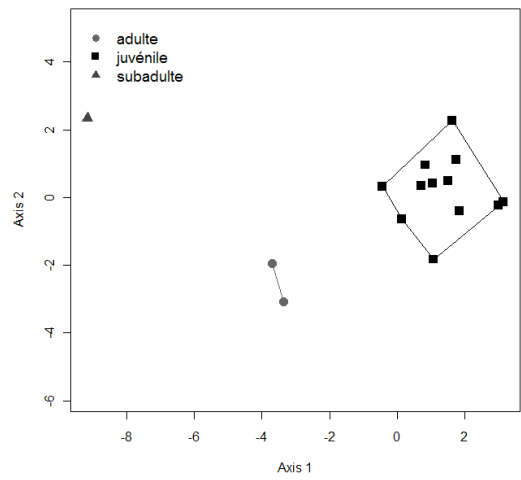
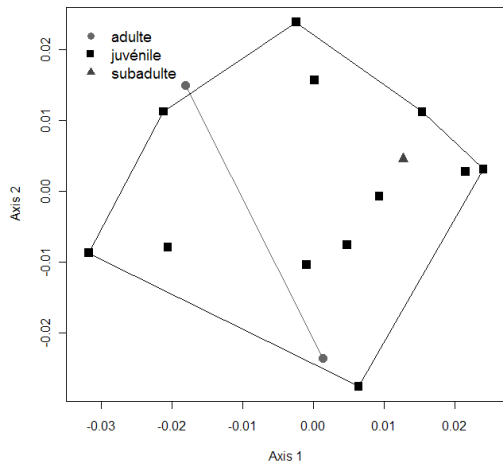
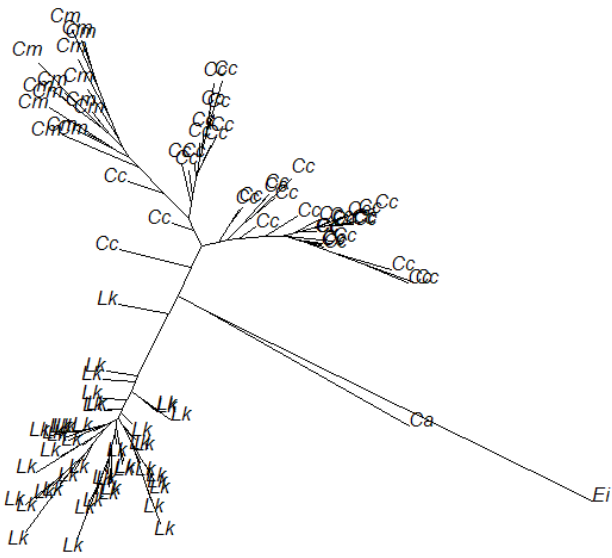


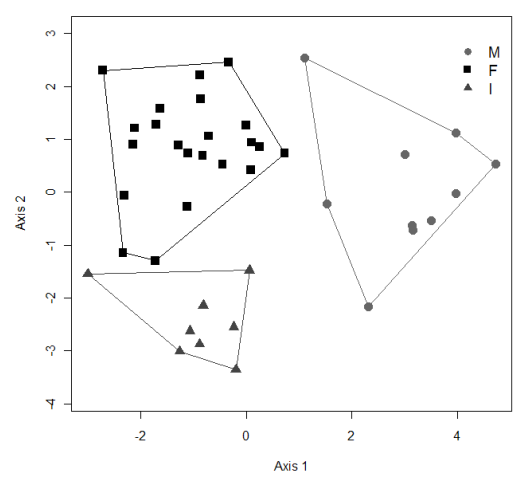
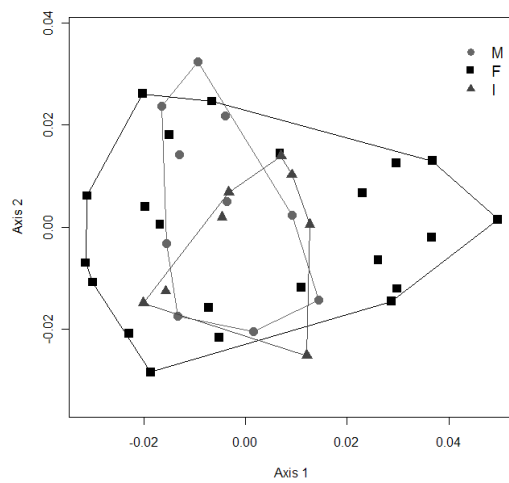
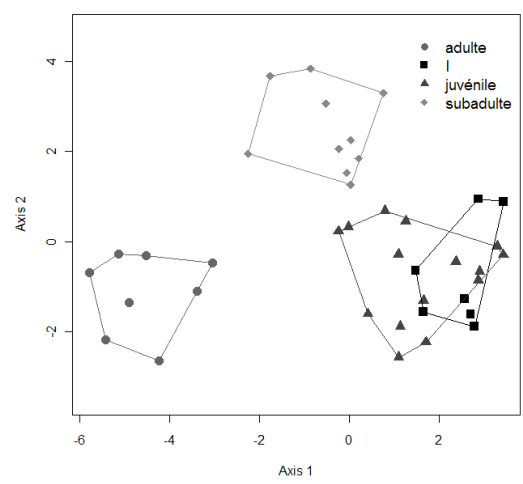
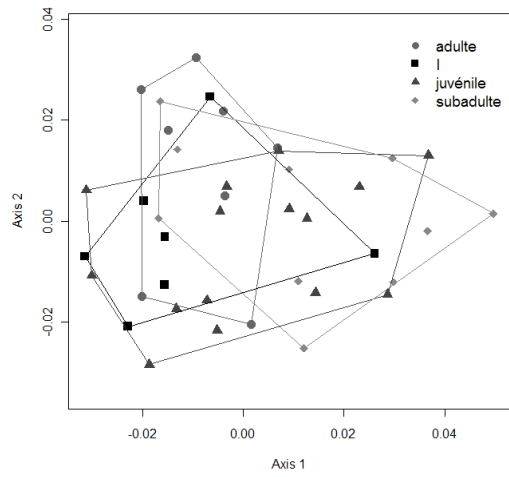
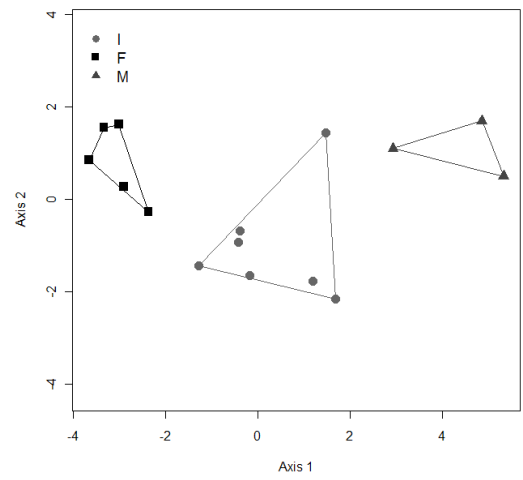
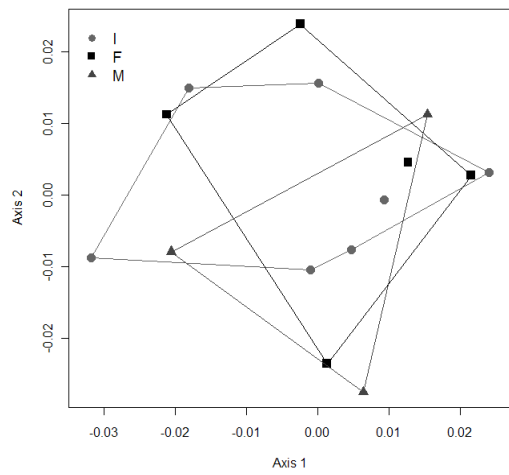


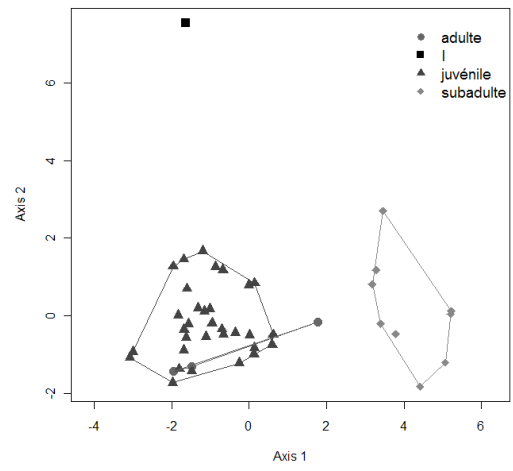
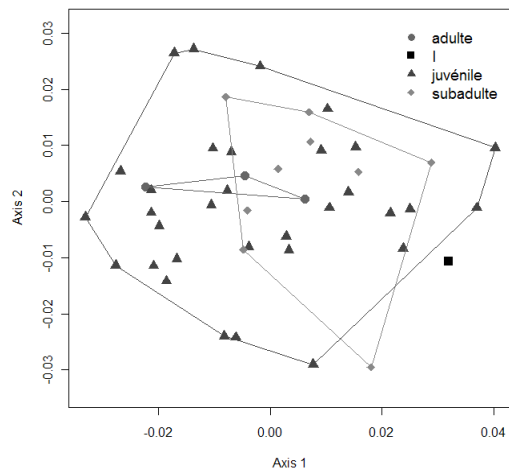


4-2-Contours 3D épiphyse



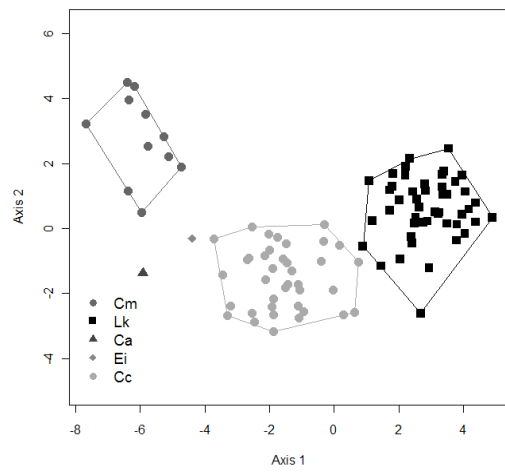
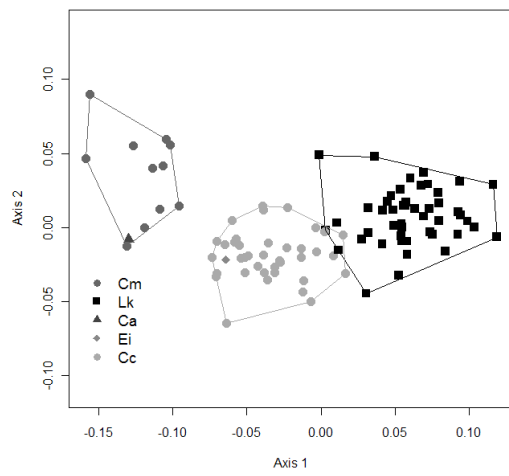


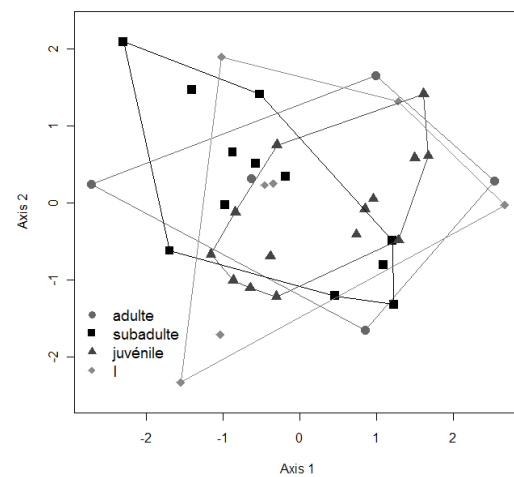
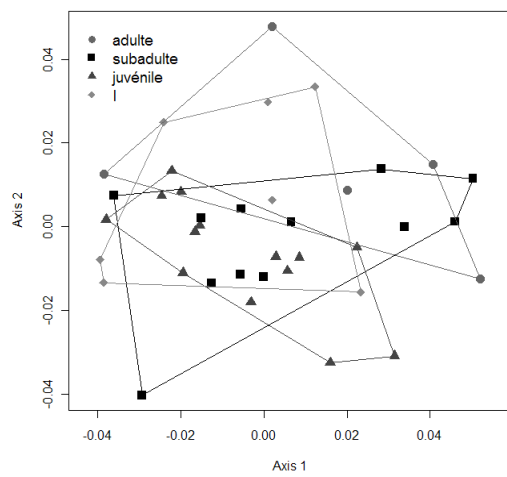
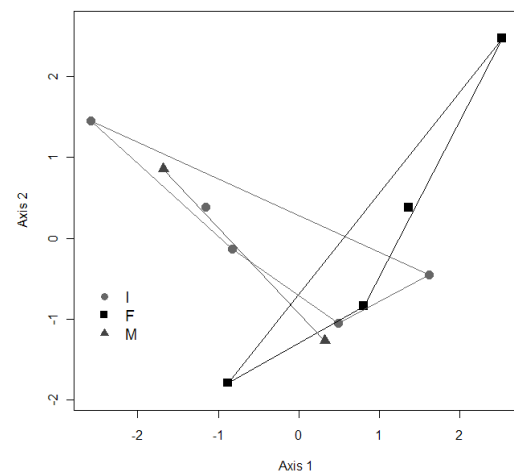
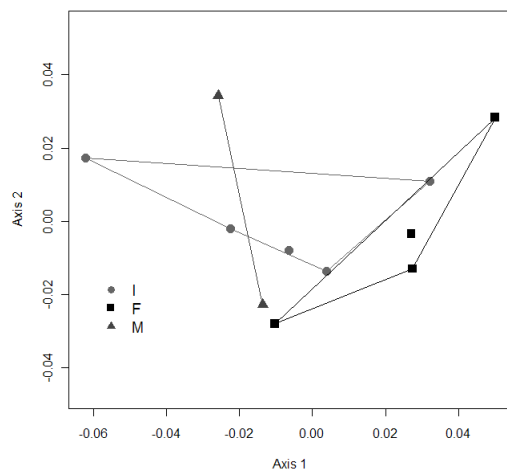
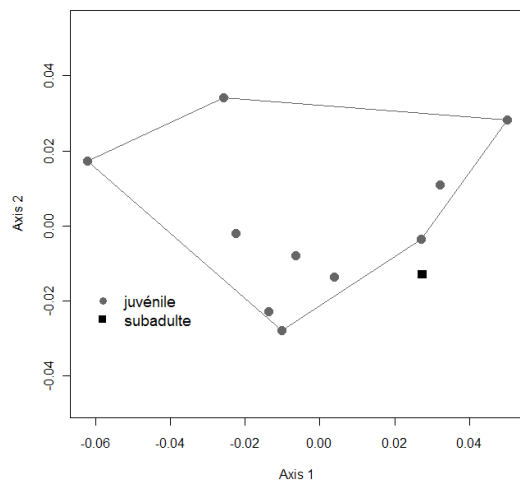


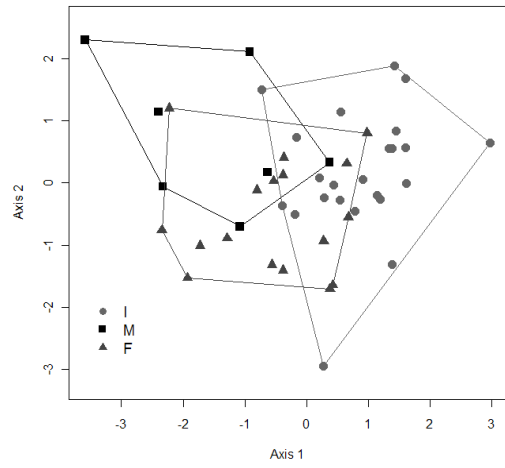
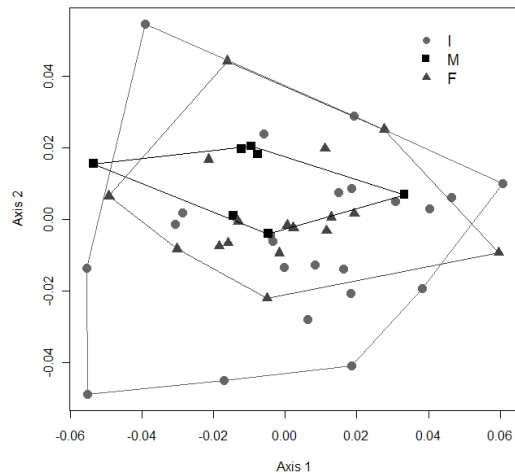
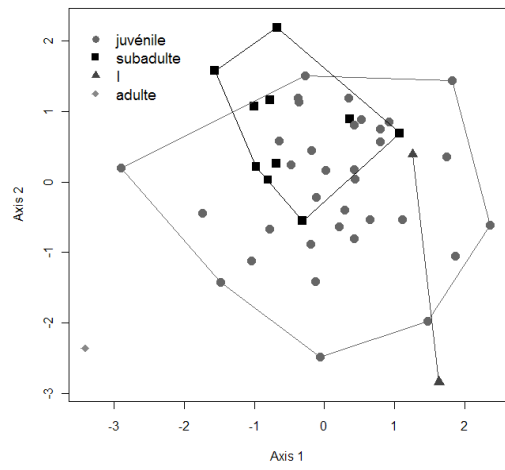
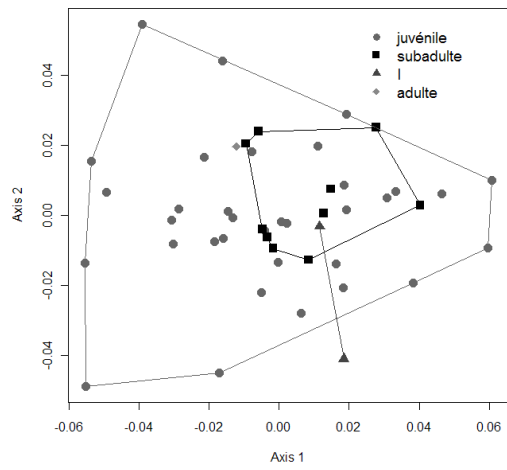
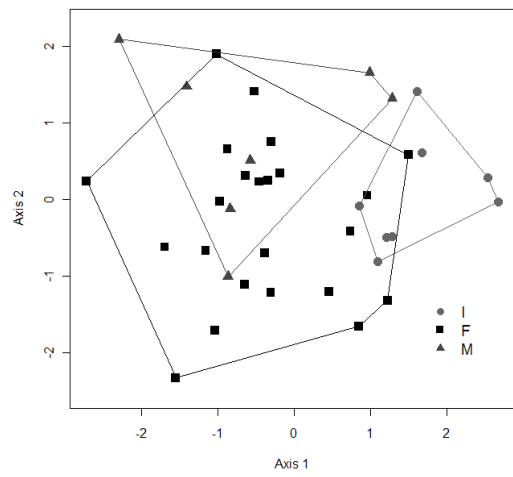
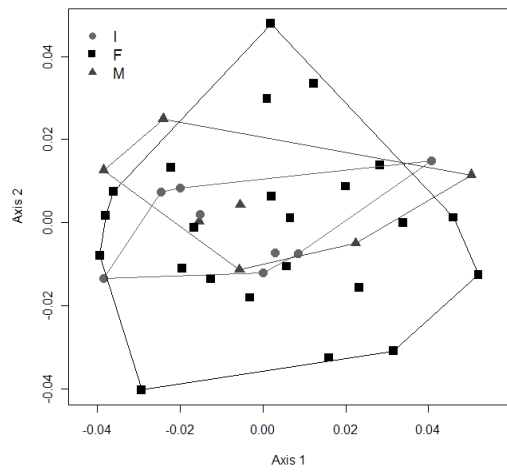


5-Coracoïde gauche en vue dorsale

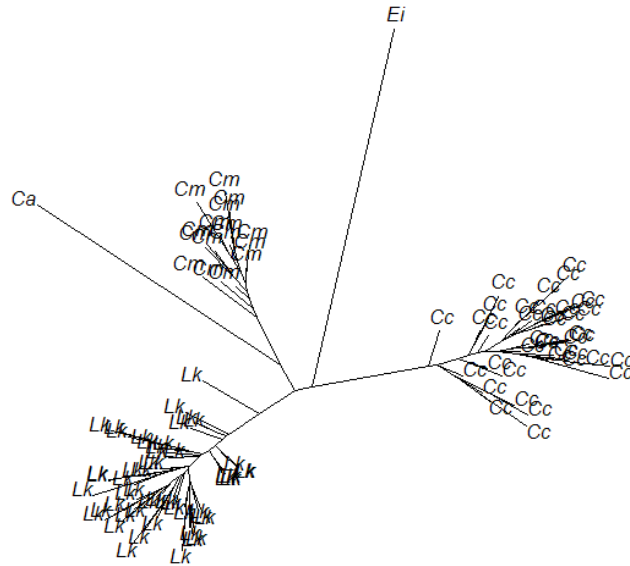
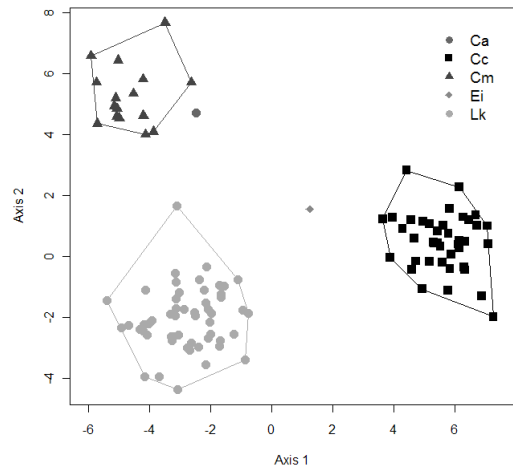
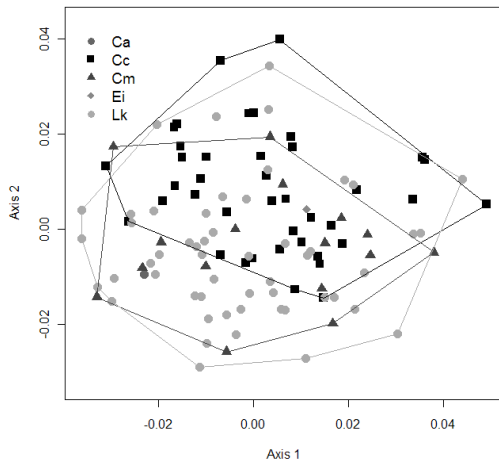
5-1-Points repères 2D en vue dorsale

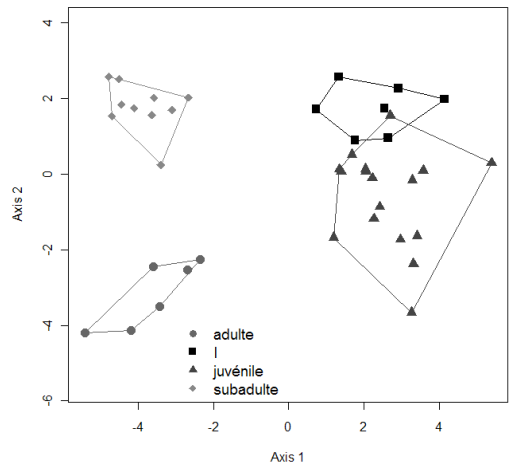
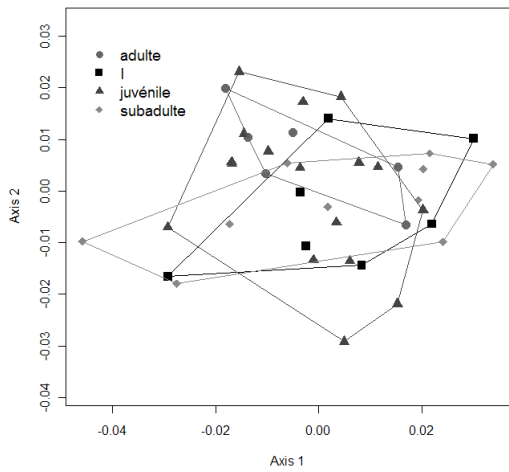
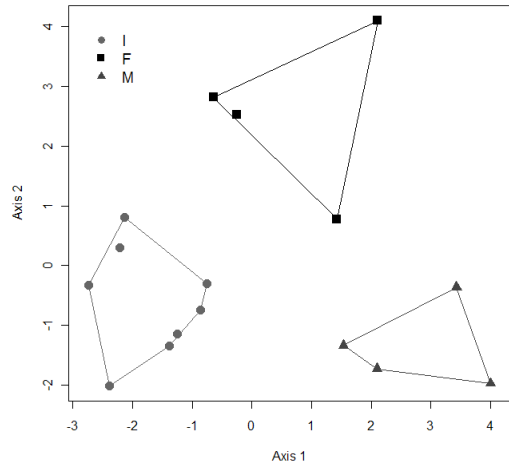
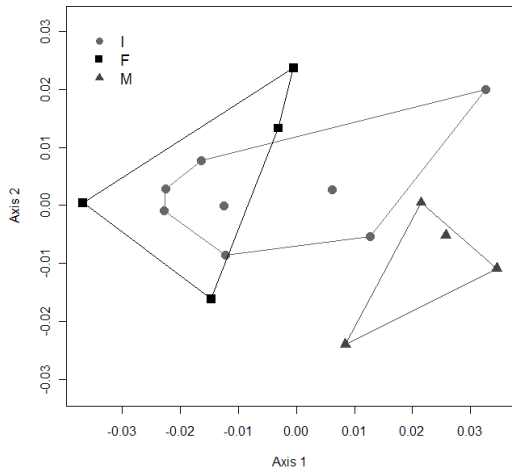
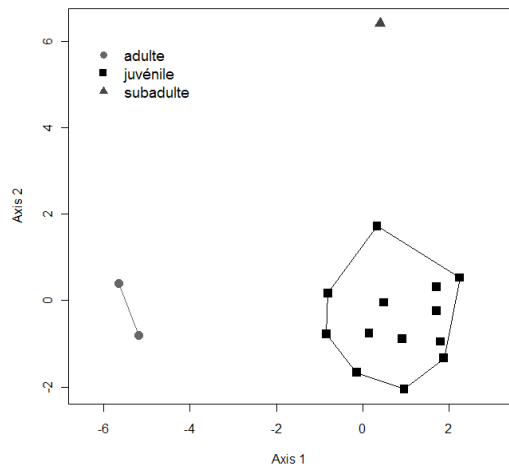
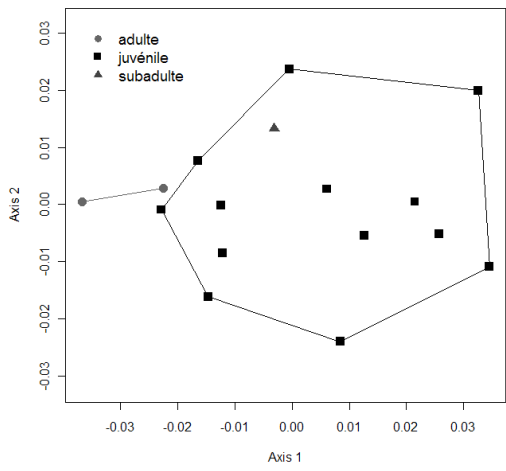


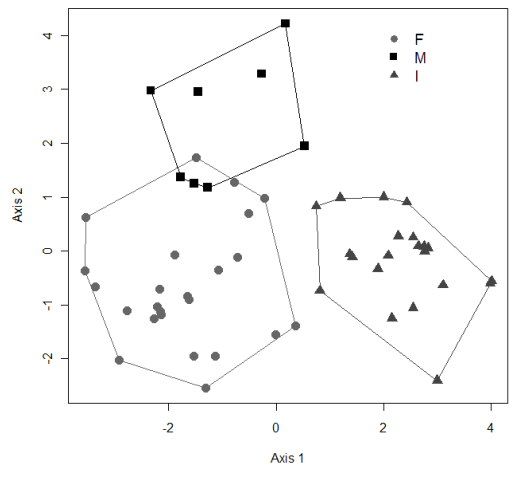
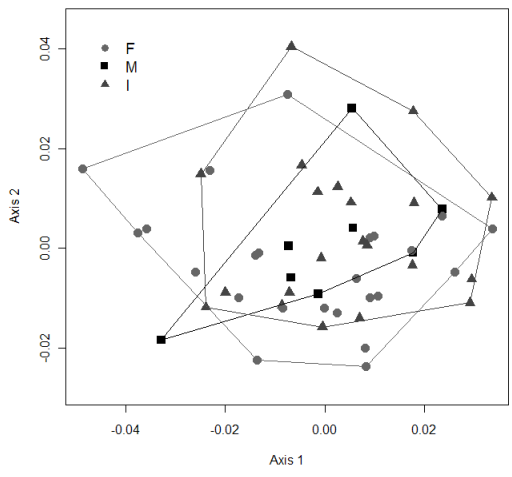
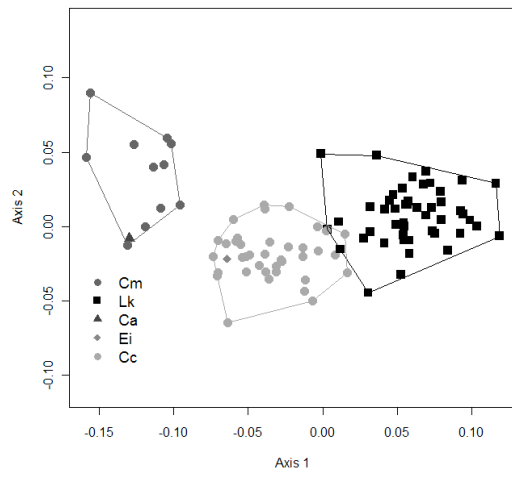
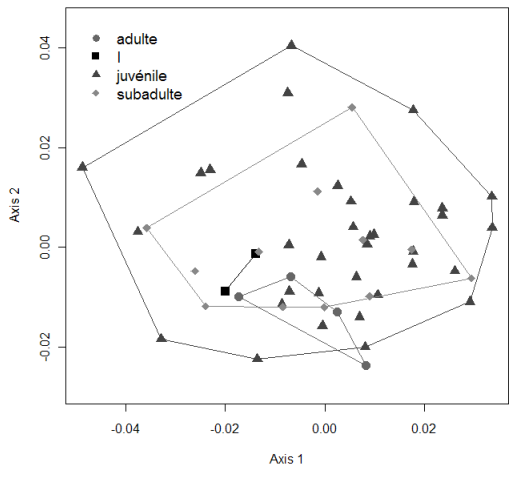
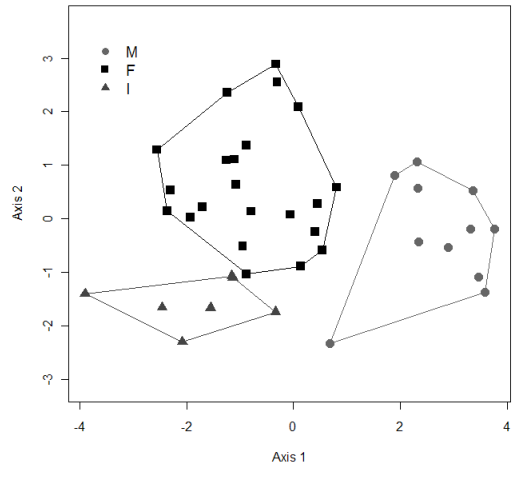
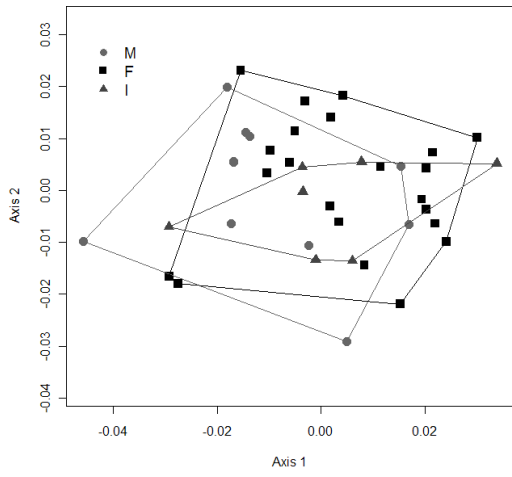




5-2-Contours 3D épiphyse



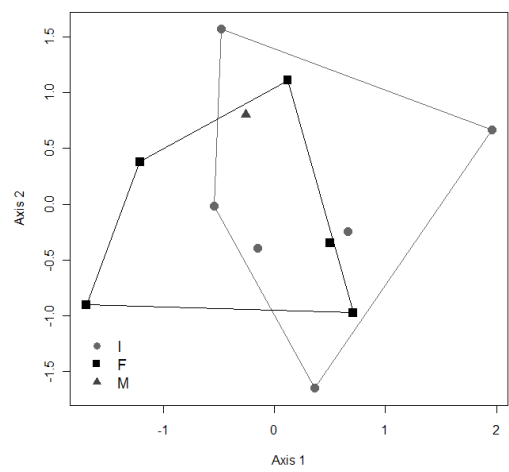
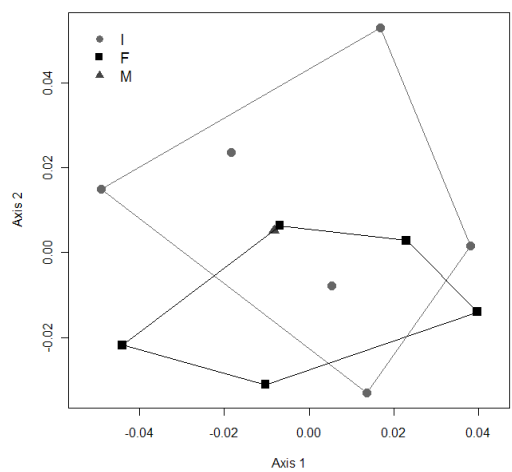
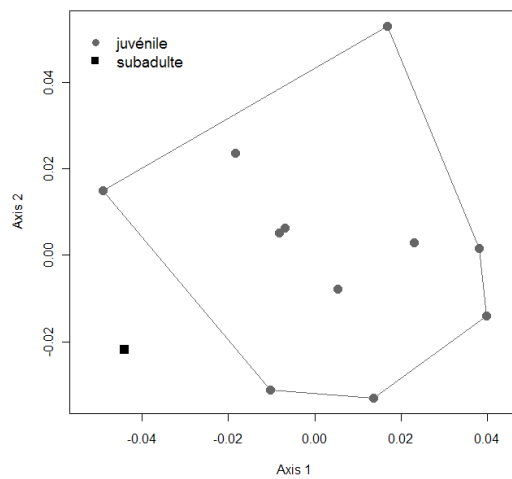
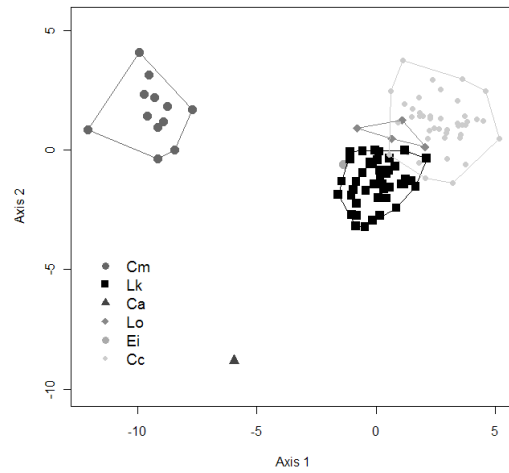
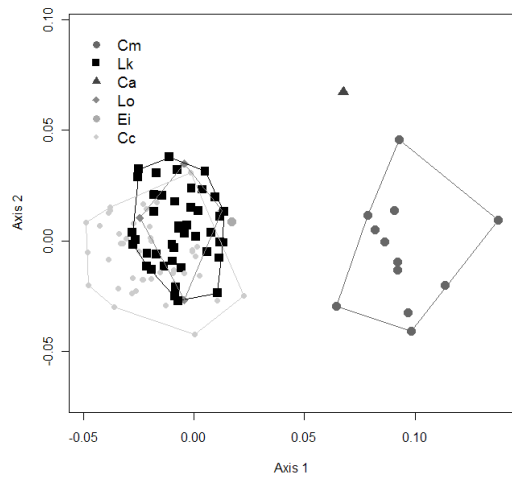


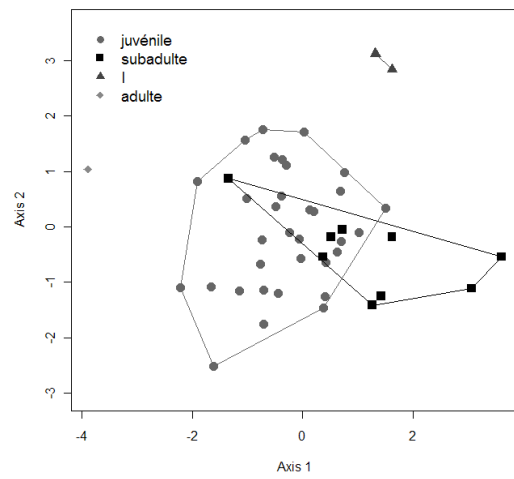
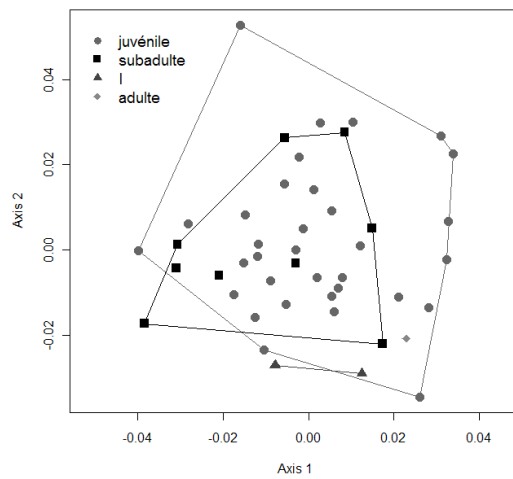
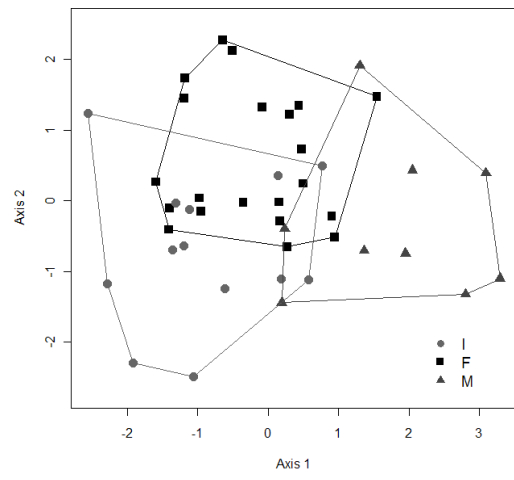
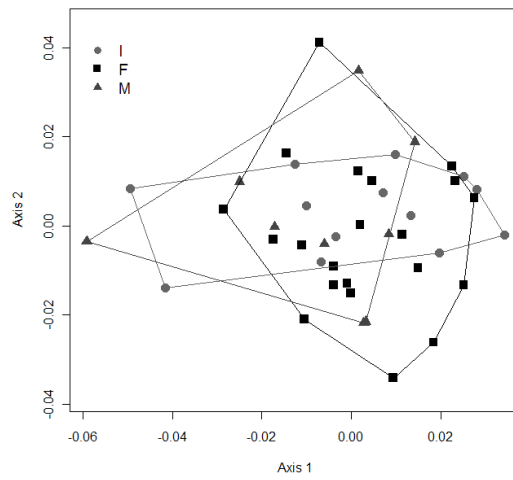
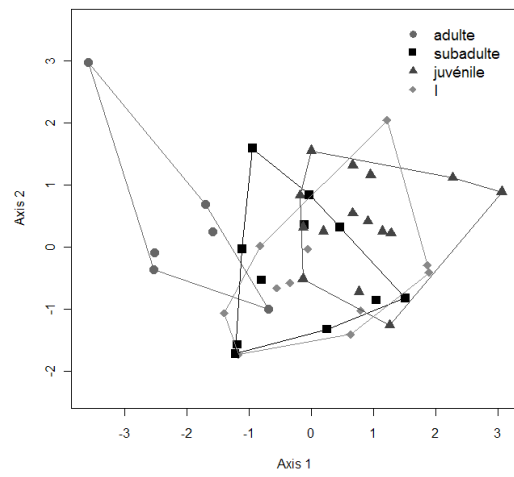
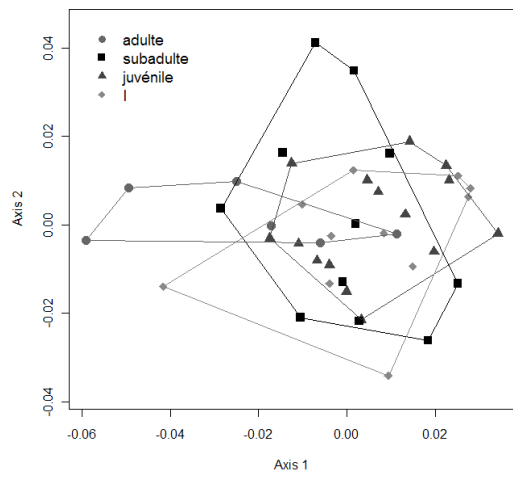


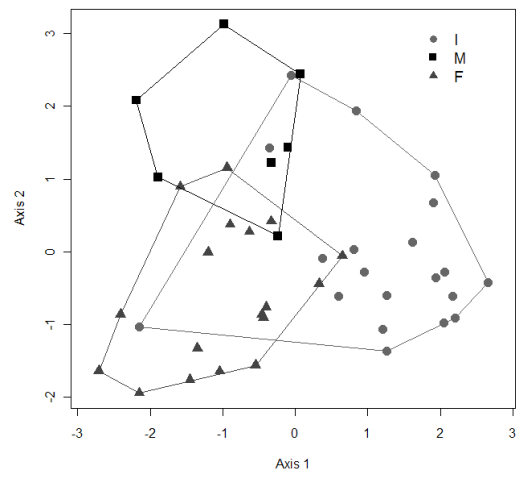
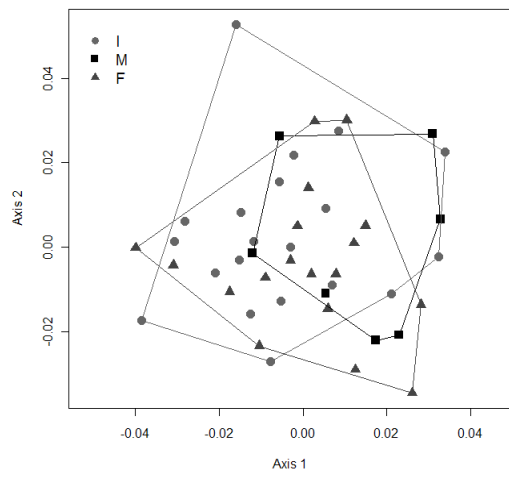
6-Fémur gauche

6-1-Points repères 2D

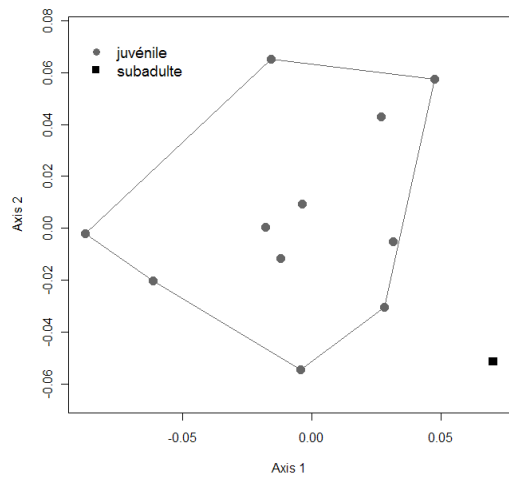
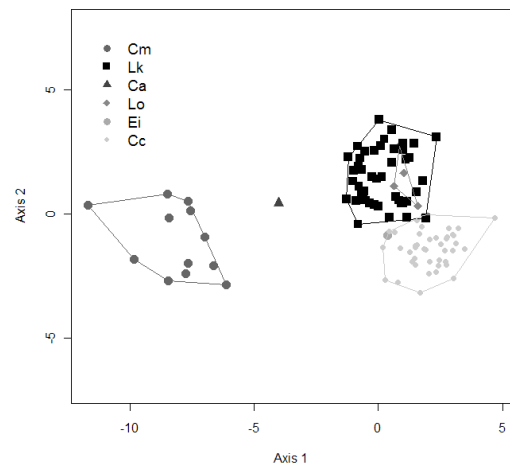
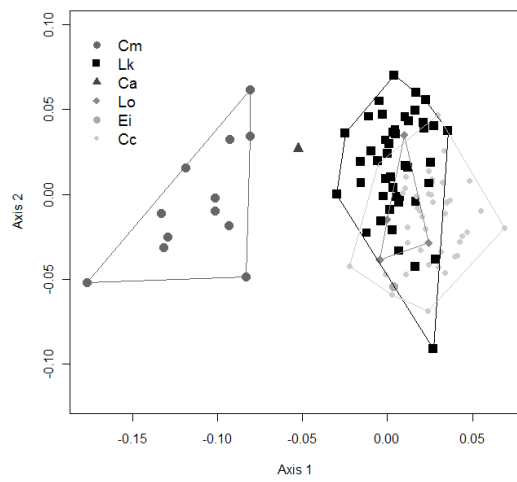
6-1-1-Vue ventrale

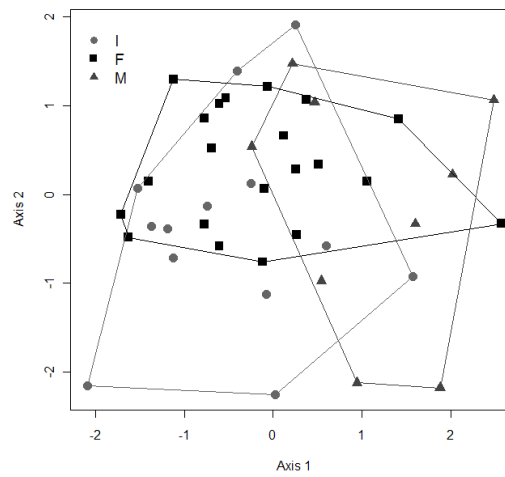
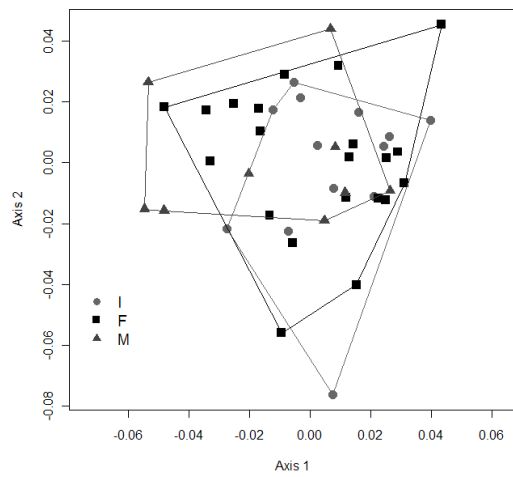
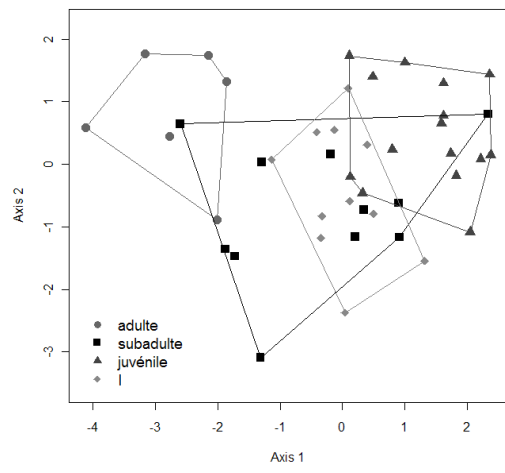
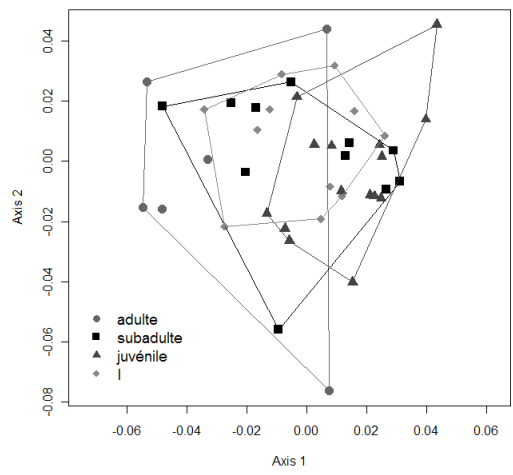
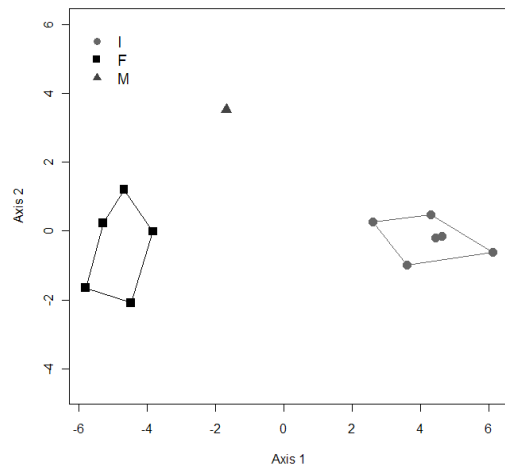
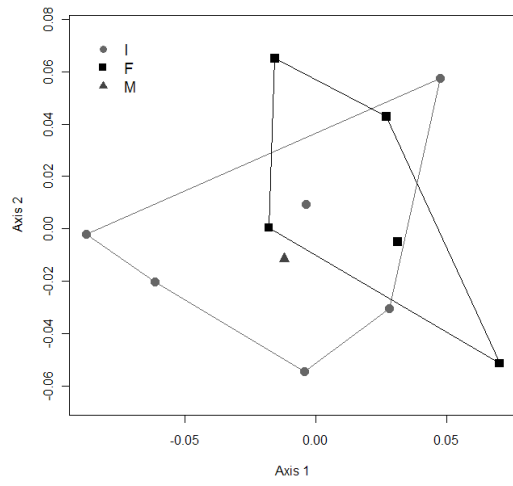


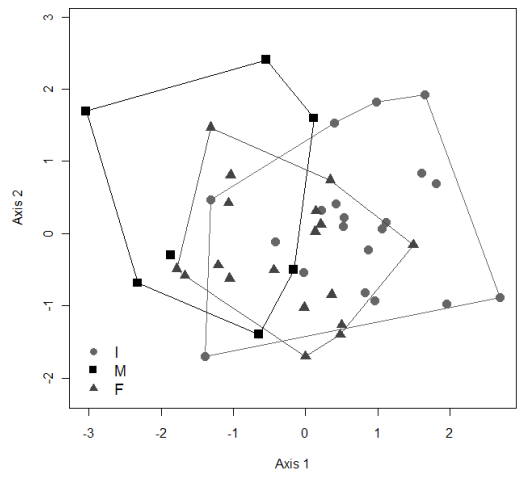
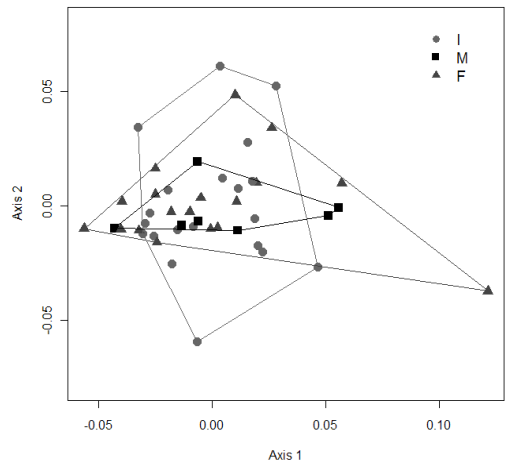
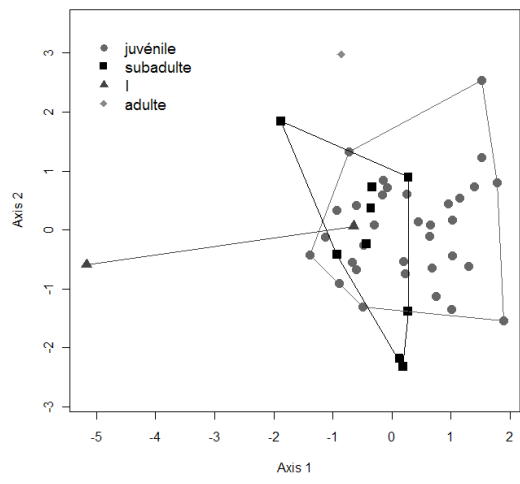
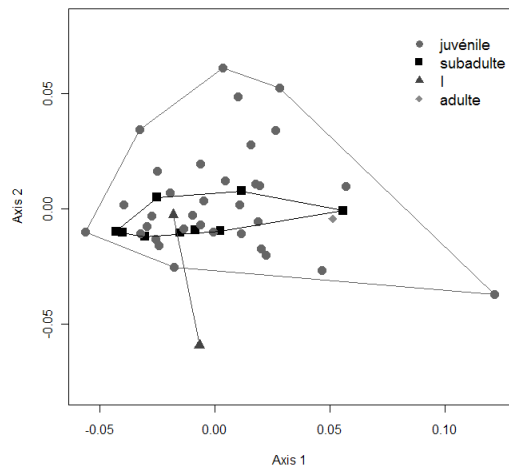




6-1-2-Vue dorsale

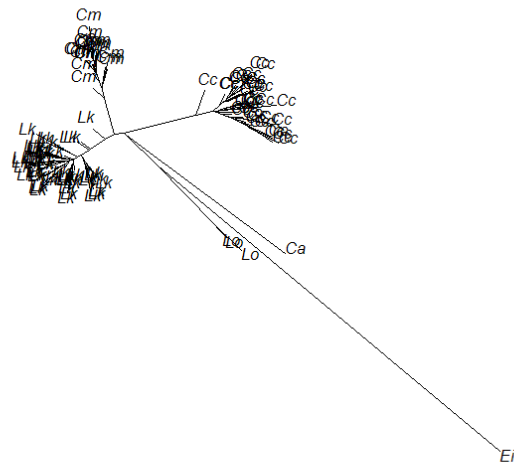
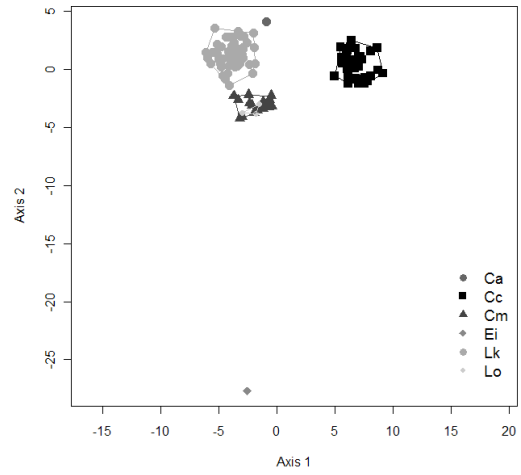
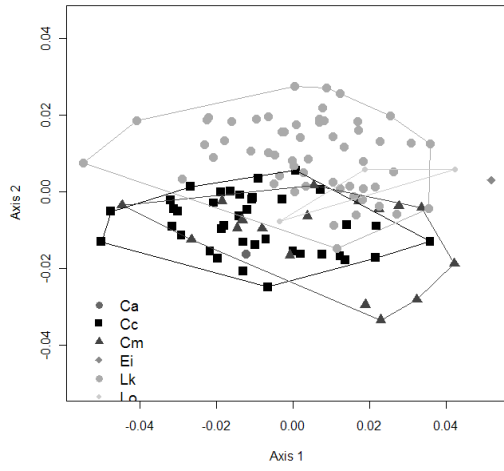


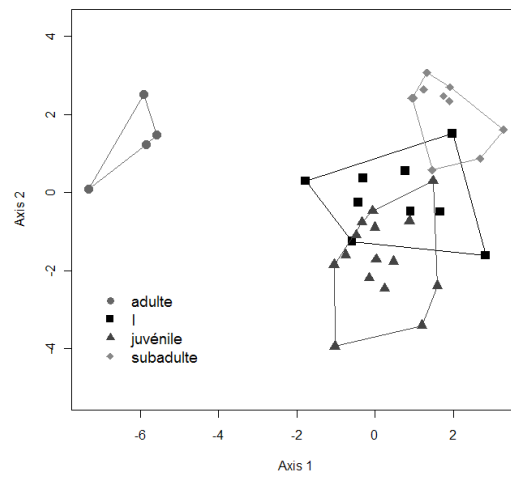
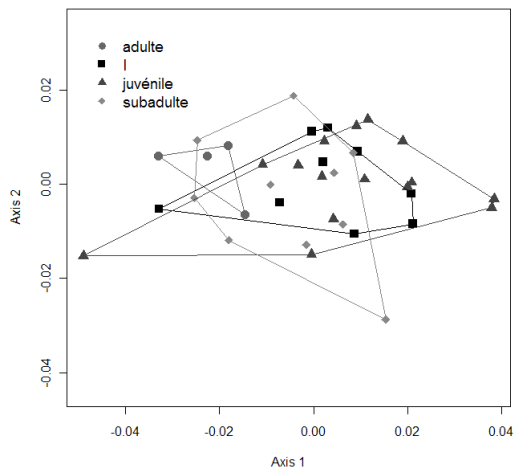
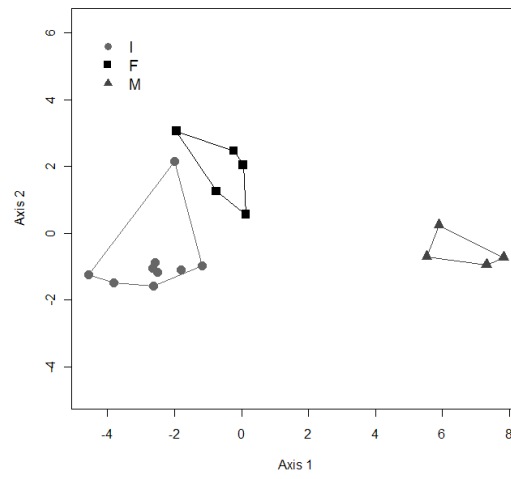
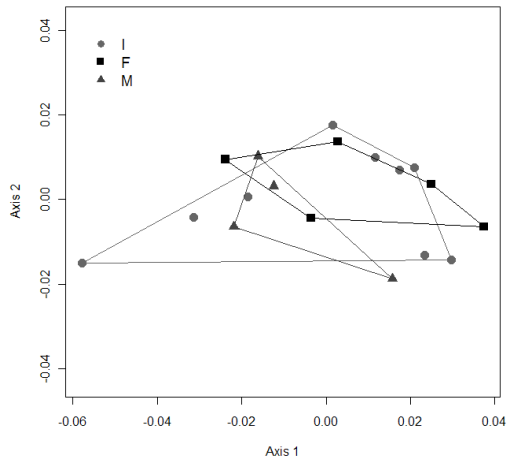
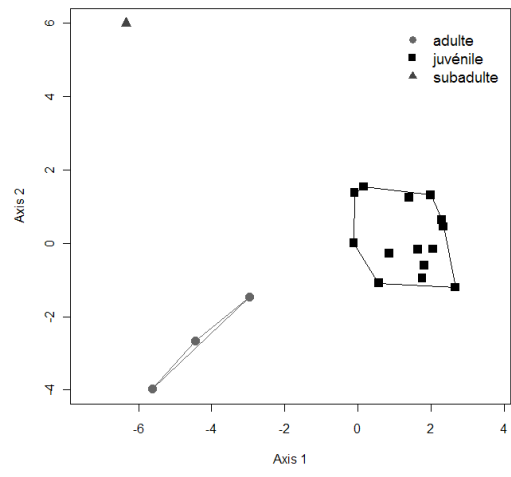
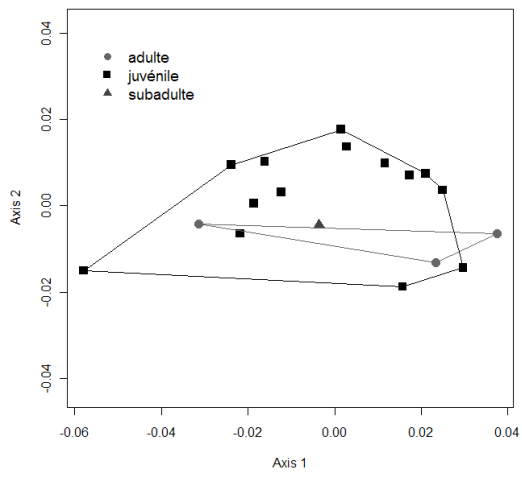


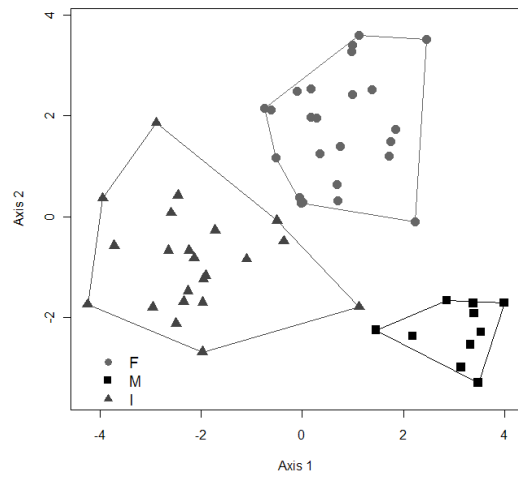
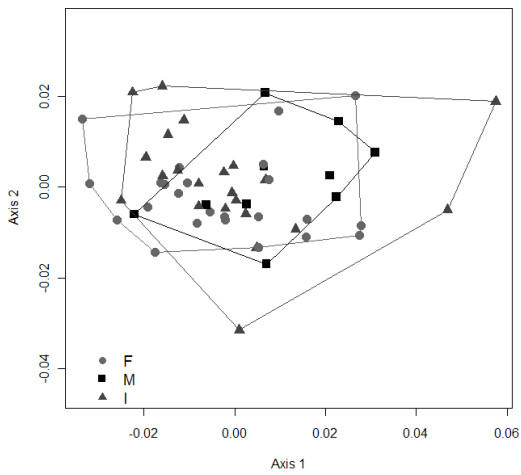
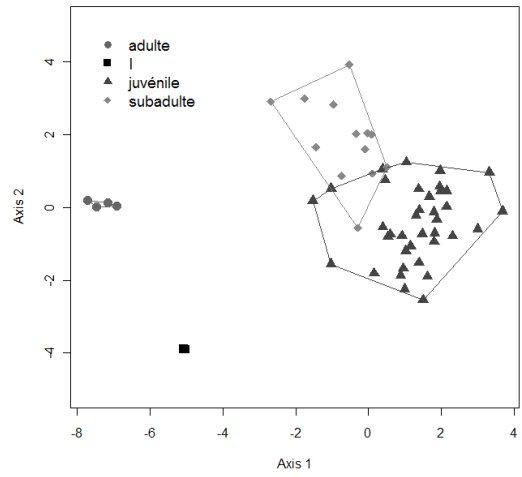
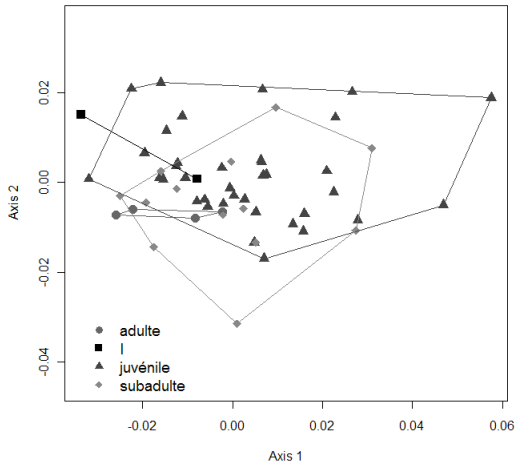
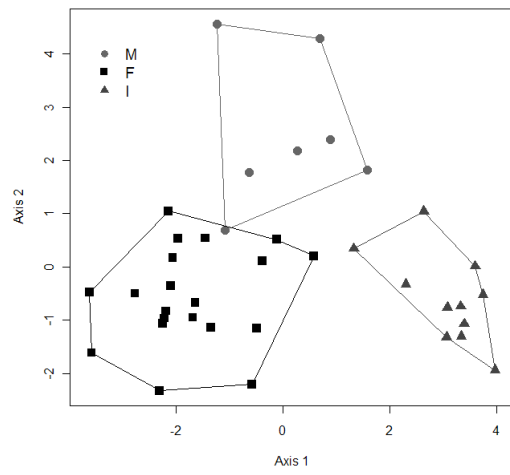
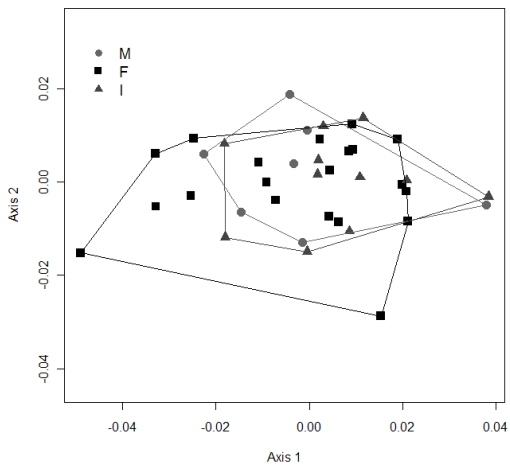


6-2-Contours 3D épiphyse

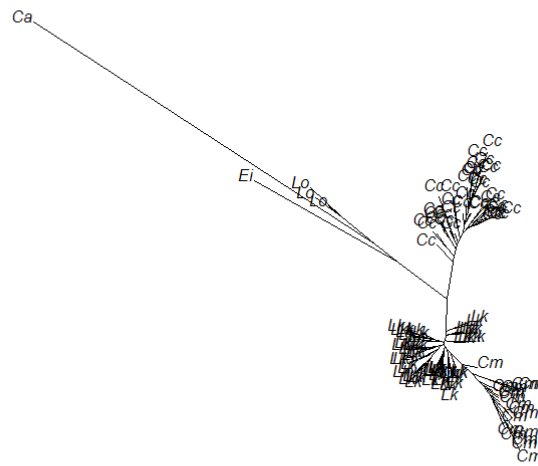
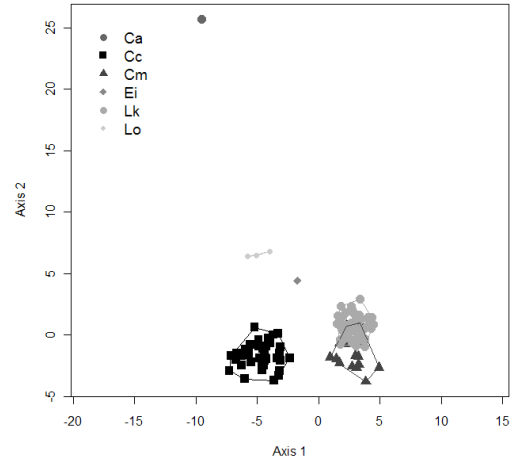
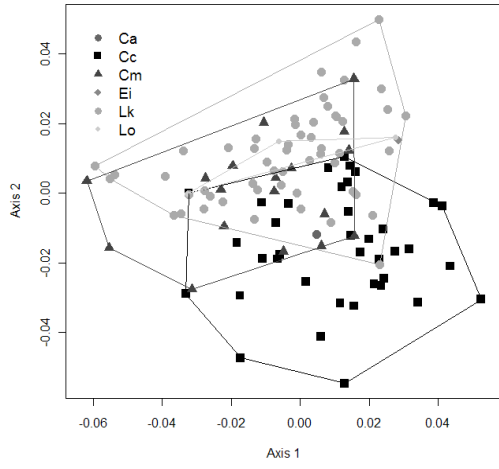
6-2-1-Proximale

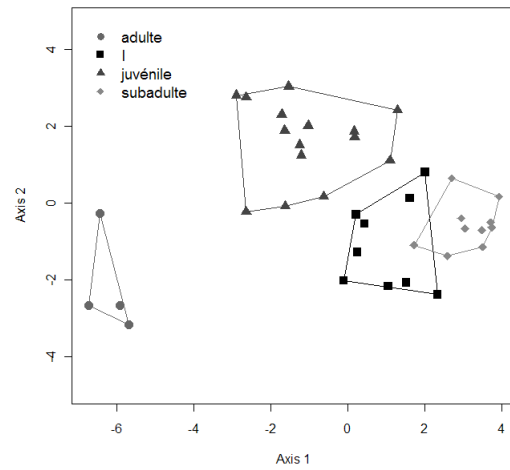
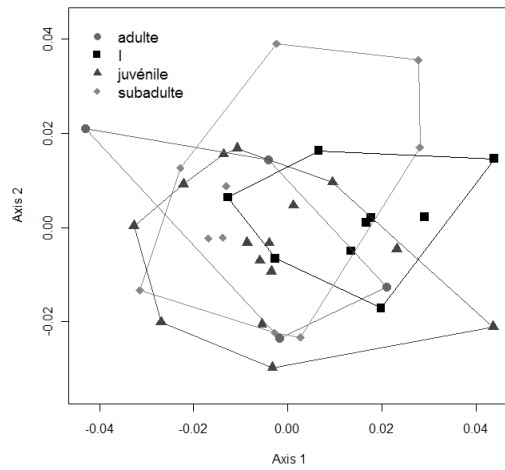
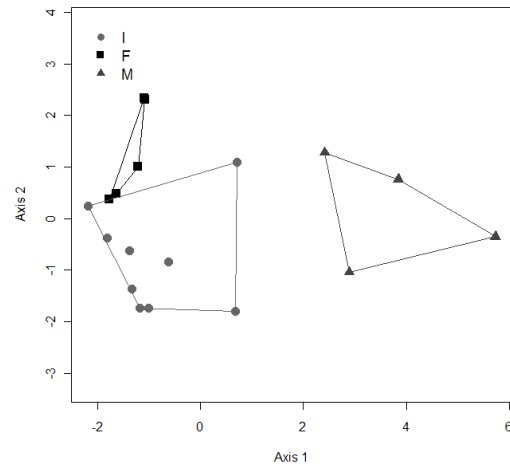
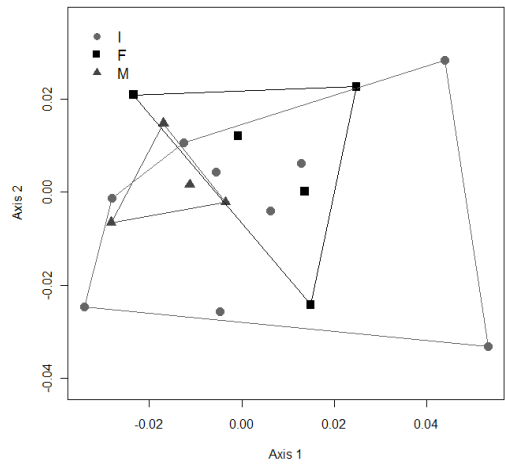
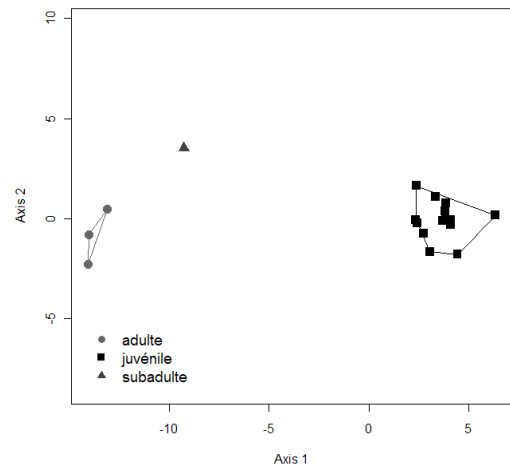
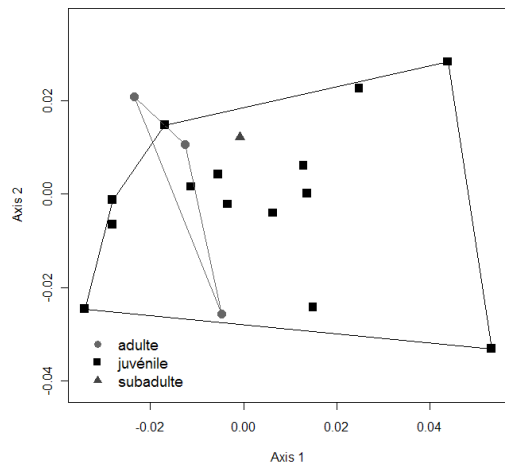


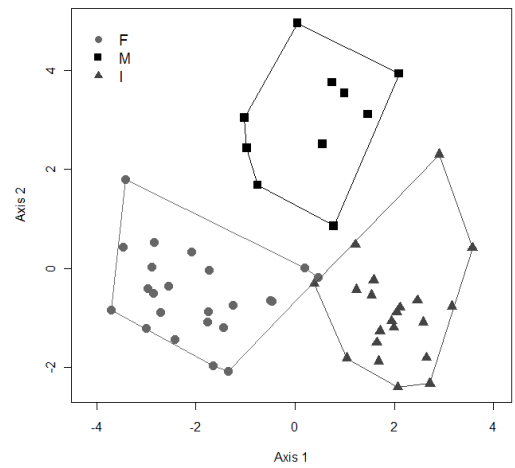
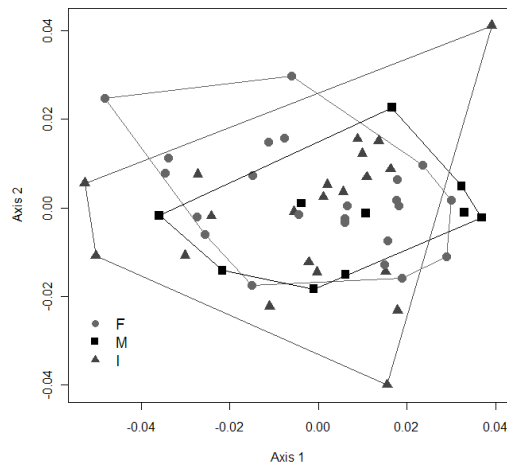
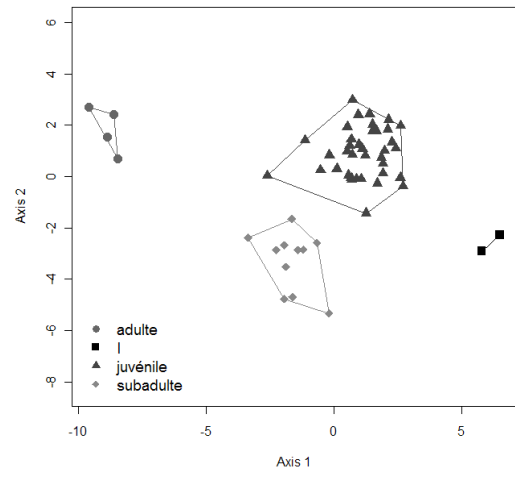
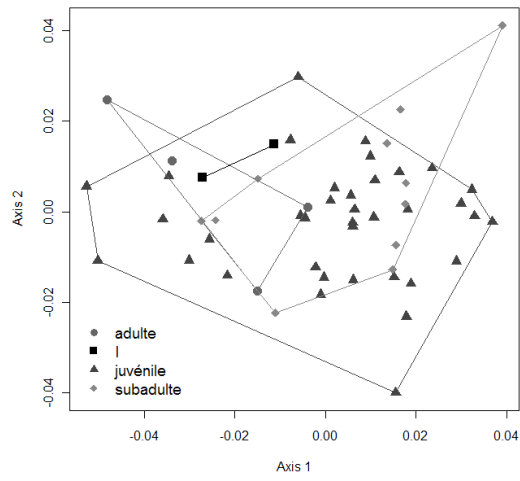
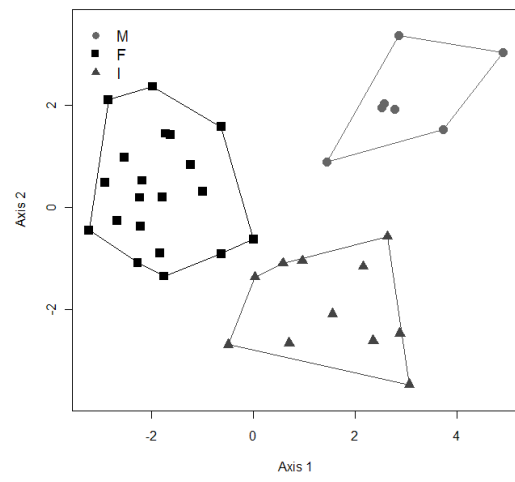
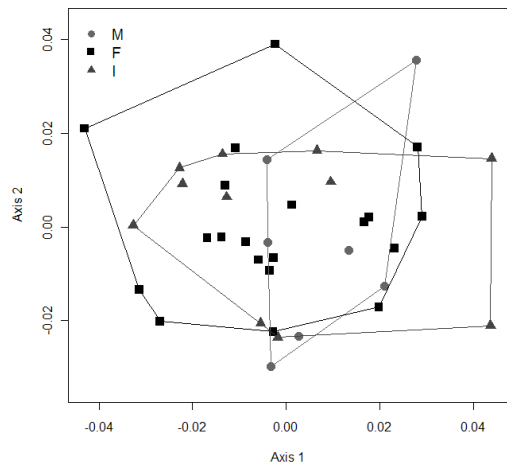




6-2-2-Distale

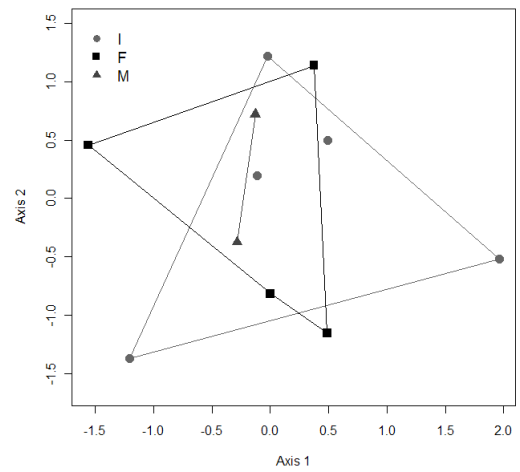
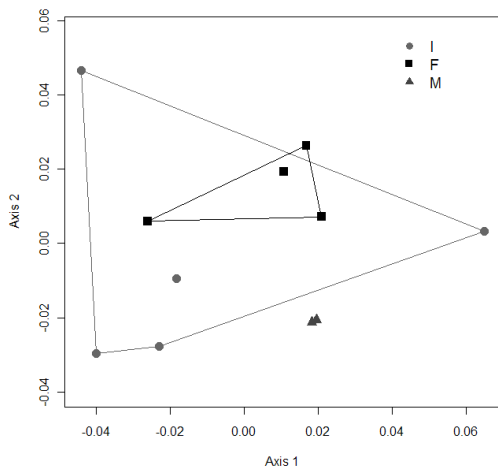
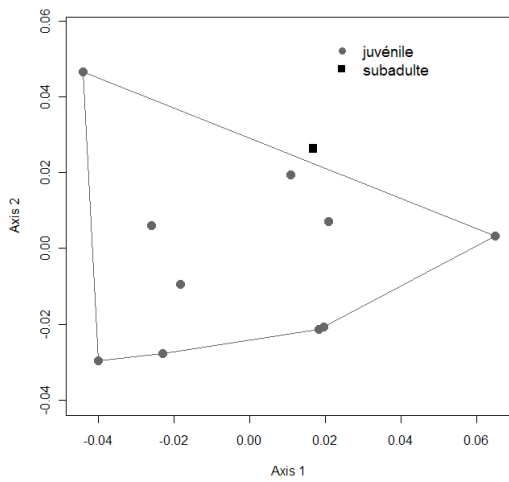
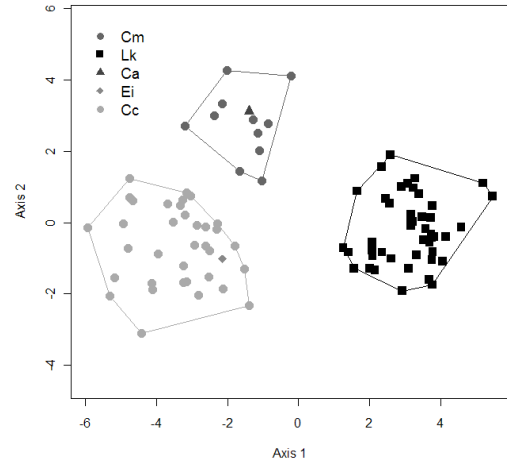
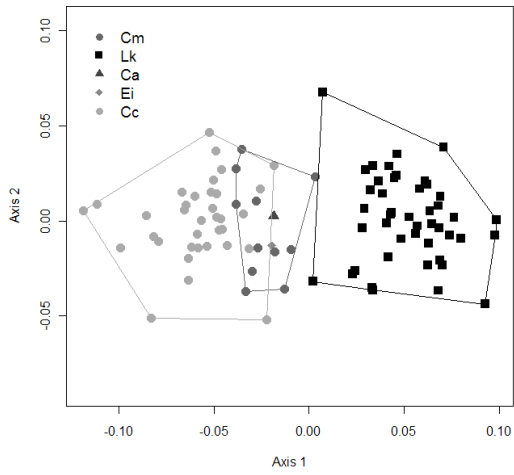


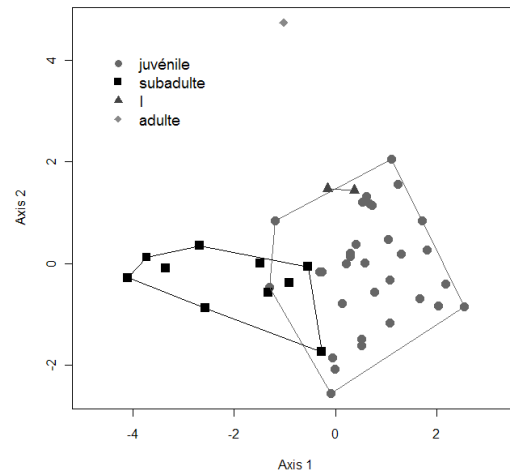
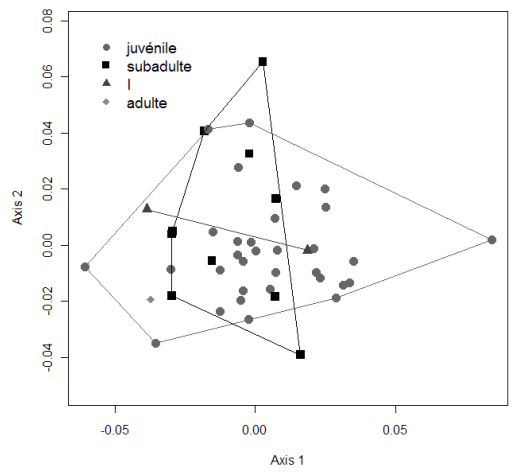
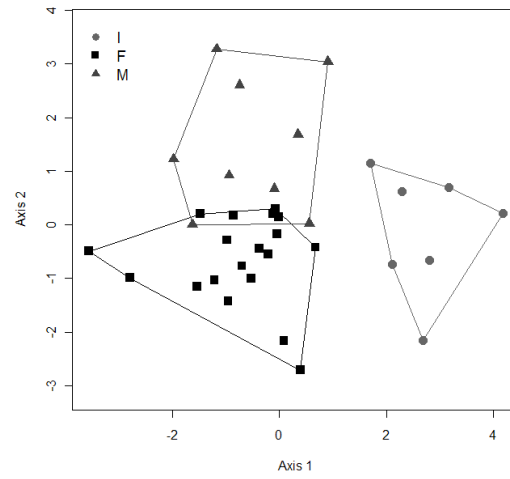
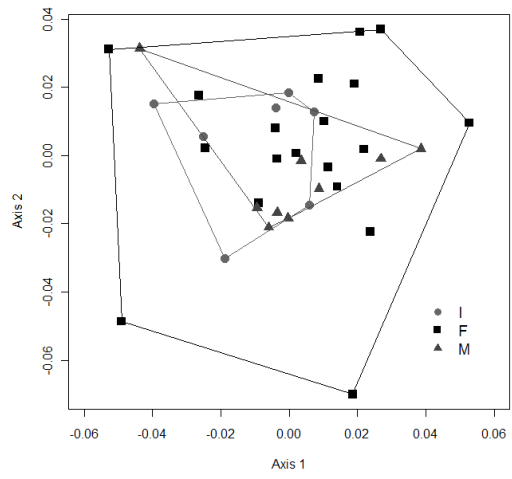
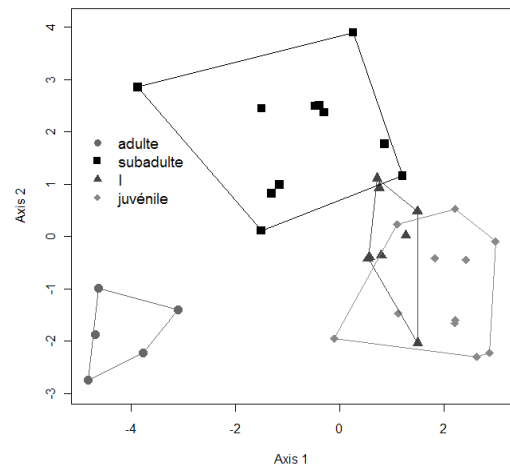
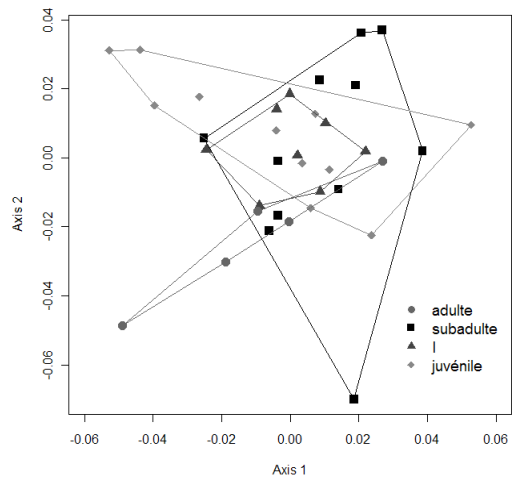


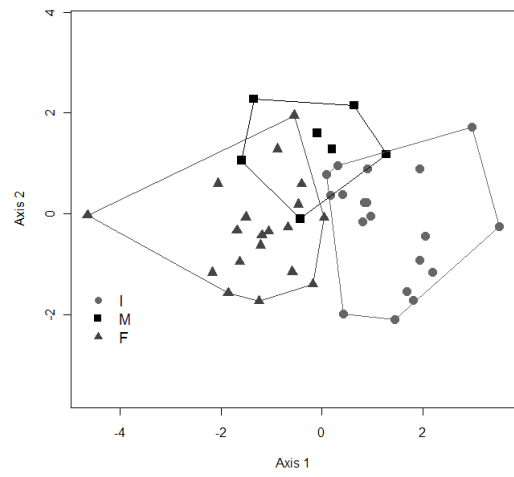
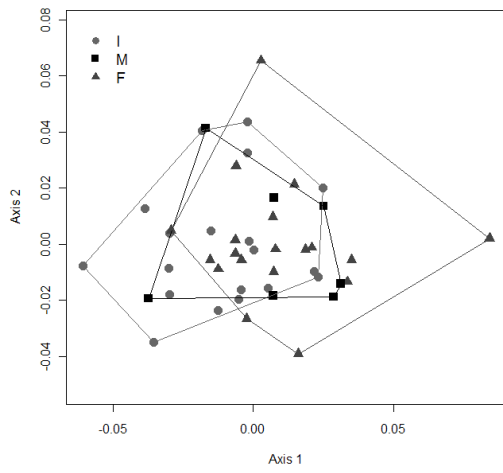


7-Pubis gauche

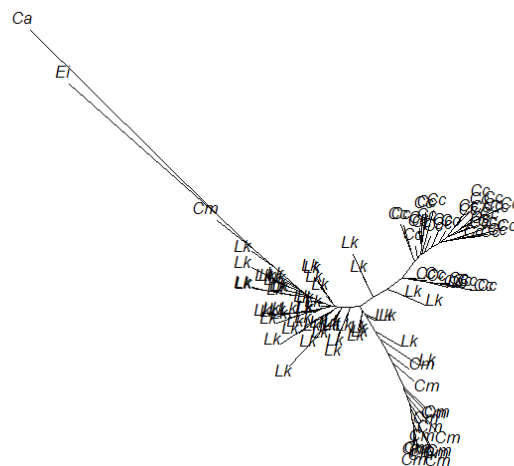
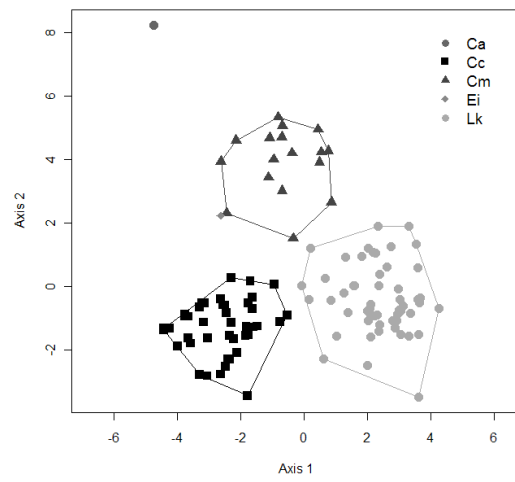
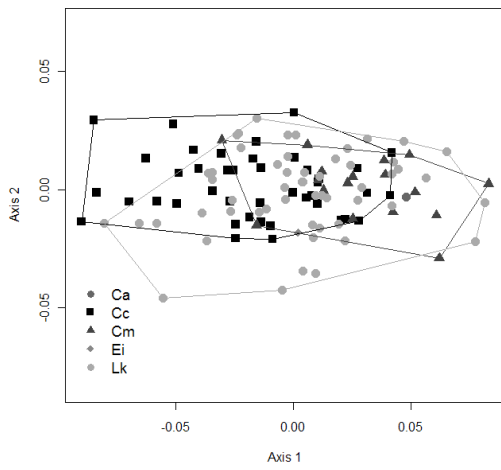
7-1-Points repères 2D en vue dorsale

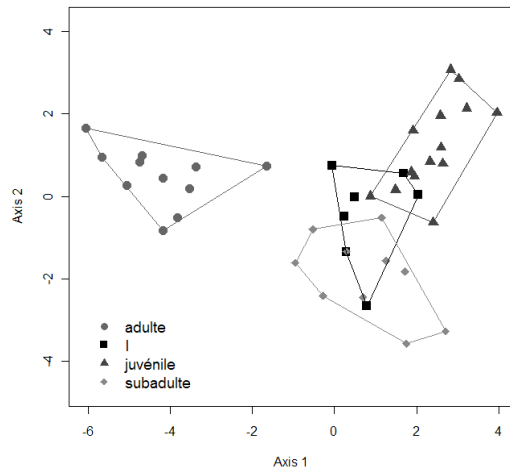
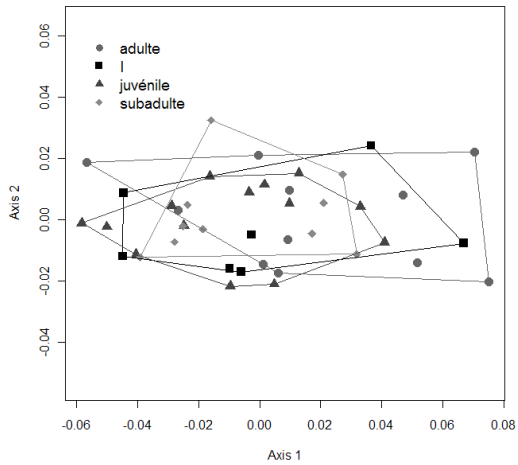
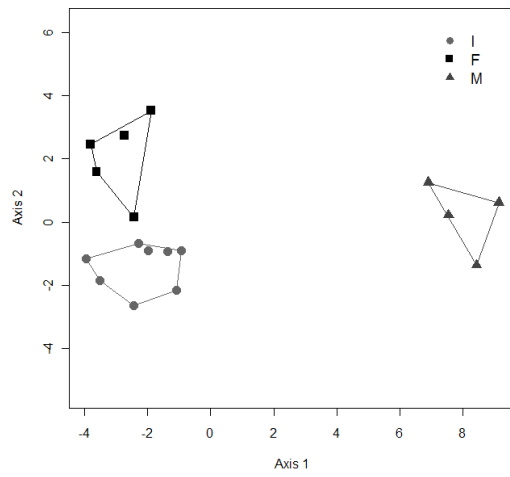
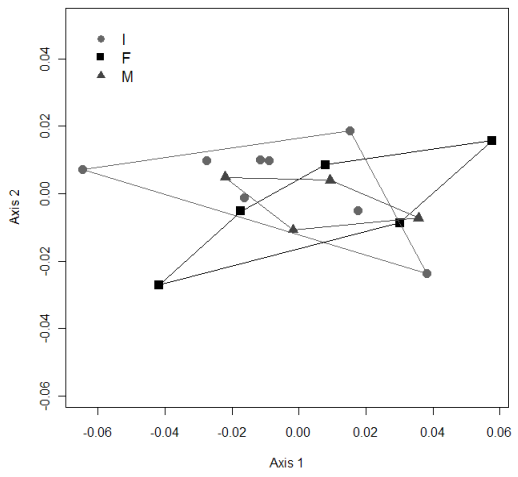
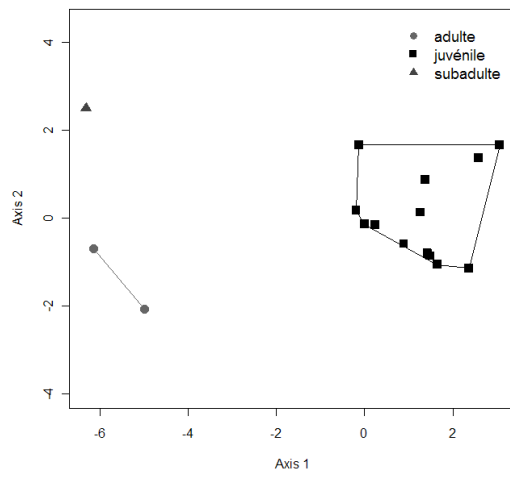
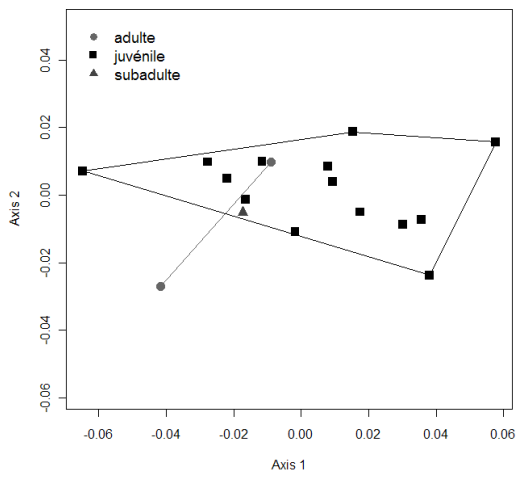


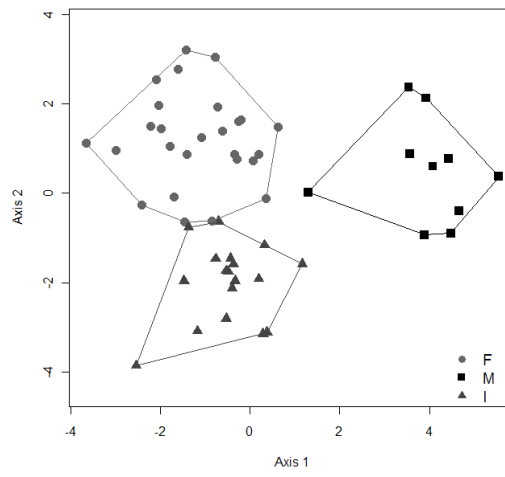
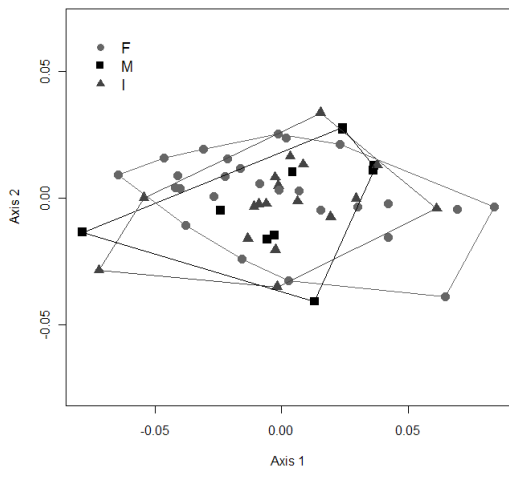
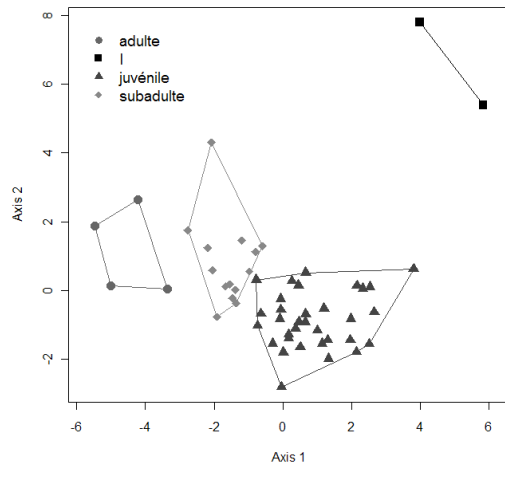
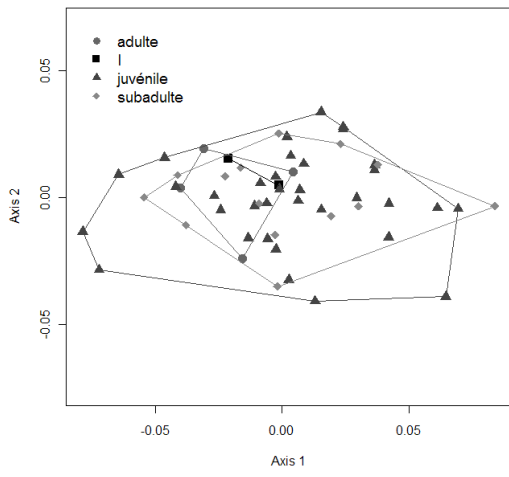
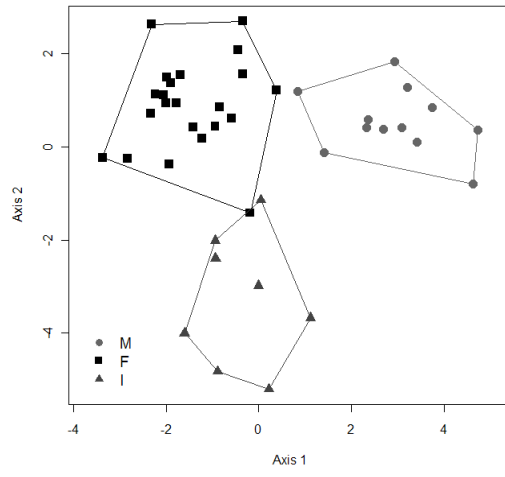
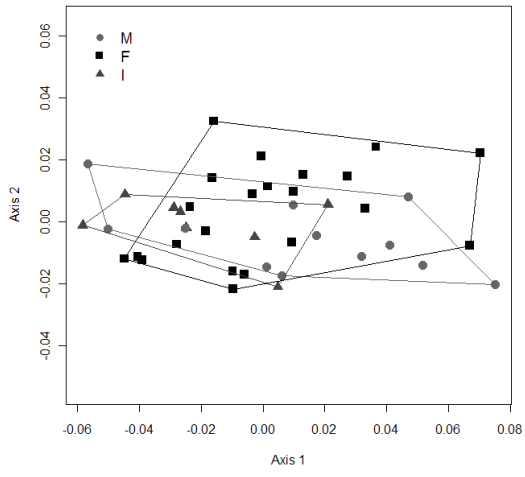




7-2-Contours 3D surfaces articulaires latérales







Annexe 3. Détails des spécimens utilisés dans cette étude (pour les os, 1 pour présence ; 0 pour absence) : ID, identifiant ; C, crâne ; M, mandibule ; HU, humérus ; CO, coracoïde ; SC, scapula ; FE, fémur ; ESP, espèce ; INFO AGE, stade de développement, PROVVP, pays de récolte du spécimen ; PROVDP, détails de la provenance (plage, île) ; code, océan de provenance ; S, sexe.

ID	C	M	HU	CO	SC	FE	PU	ESP	INFO AGE	PROVVP	PROVDP	code	S
5713	0	0	0	1	1	1	1	<i>Ca</i>	adulte	?	?	PE	?
931	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Équateur	Santa Cruz Island	PE	?
934	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Équateur	Santa Cruz Island	PE	?
2493	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Équateur	Santa Cruz Island	PE	?
926	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Équateur	Baltra Island	PE	F
935	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Équateur	?	PE	?
814	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Équateur	Santa Cruz Island	PE	?
6108	0	0	1	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Équateur	Floreana Island	PE	?
930	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Mexique	Guerrero	PE	F
992	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ca</i>	adulte	Pérou	Ica	PE	?
12217	1	1	1	1	1	1	1	<i>Cc</i>	adulte	Floride	Brevard Beach	AO	?
11934	1	1	1	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Floride	Melbourne Beach	AO	M
7020	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Floride	?	AO	?
12509	1	1	1	1	1	1	1	<i>Cc</i>	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13567	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
13142	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12497	0	0	1	1	1	0	1	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13139	0	0	1	0	0	0	0	<i>Cc</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12575	1	1	1	1	1	1	1	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12558	2	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12793	1	1	1	1	1	1	1	<i>Cc</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13031	0	0	1	0	1	0	0	<i>Cc</i>	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12599	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P41	1	1	1	0	0	1	0	<i>Cc</i>	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12930	1	1	1	0	0	1	0	<i>Cc</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P35	0	0	0	1	0	0	1	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12296	2	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P23	1	1	1	0	0	0	0	<i>Cc</i>	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12998	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13140	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P3	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
13048	1	1	1	1	1	1	1	<i>Cc</i>	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P38	0	0	0	1	1	0	1	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P30	1	1	1	0	0	1	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
13565	0	0	0	0	0	1	0	<i>Cc</i>	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12591	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13135	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12579	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13563	1	1	1	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
13566	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12785	0	0	1	1	1	1	1	<i>Cc</i>	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P33	0	0	1	1	1	0	0	<i>Cc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12557	2	1	1	1	1	1	1	<i>Cc</i>	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F

12554	1	1	0	0	0	0	0	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12920	1	1	1	1	1	1	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12587	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13560	1	1	1	1	1	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12855	0	0	1	0	0	1	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
13003	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P10	1	1	1	1	1	1	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P34	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12827	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12576	0	0	1	0	0	1	1	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12791	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P40	1	1	0	1	1	0	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12572	0	0	1	1	1	1	1	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P5	1	0	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12531	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13562	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12931	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12999	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12815	0	0	0	1	0	1	0	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12586	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P2	1	0	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12564	1	1	1	1	1	1	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12568	0	0	1	0	0	0	0	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12506	0	0	1	1	1	0	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12994	0	0	1	0	0	1	0	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12316	1	1	0	0	0	0	0	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P6	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12838	0	0	0	0	0	1	0	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P39	1	1	1	1	1	1	1	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12934	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12319	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
13564	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12602	0	0	1	1	1	1	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12837	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12384	1	1	0	1	1	0	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12820	0	0	0	0	0	1	1	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12849	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12824	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12573	1	1	1	0	0	1	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P37	0	1	1	1	1	1	1	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12996	0	0	1	0	0	0	0	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12783	0	0	1	1	1	1	1	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12829	0	0	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13133	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12361	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
13131	1	1	0	0	0	0	0	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12991	1	1	0	0	0	0	0	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12993	0	0	1	1	1	1	1	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12510	0	0	1	1	1	0	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12995	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13033	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P46	0	0	0	0	1	0	1	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F

12529	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12603	1	1	1	1	1	1	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P4	1	0	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12816	0	0	1	1	1	1	1	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12305	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
13001	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P1	1	1	1	1	1	0	0	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12540	2	1	1	1	1	1	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13035	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12481	2	1	0	0	0	1	1	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12923	1	1	0	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13038	1	1	0	0	0	0	0	Cc	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13068	0	0	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12779	0	0	1	1	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12526	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P7	1	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12927	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12796	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12784	0	0	1	1	1	1	1	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12882	0	0	0	1	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12834	1	1	1	0	0	0	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12782	0	0	1	1	1	1	1	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12922	1	1	1	1	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12511	0	0	1	1	1	1	1	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12304	2	1	0	0	0	0	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12832	0	0	1	1	1	1	0	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12819	0	0	1	0	1	1	1	Cc	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12574	0	0	1	1	1	1	1	Cc	?	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12925	1	1	0	0	0	1	0	Cc	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
6104	0	0	1	0	0	0	0	Cm	adulte	Costa Rica	Tortuguero	AO	?
6107	0	0	0	0	0	1	0	Cm	adulte	Costa Rica	Tortuguero	AO	?
2700	1	0	0	0	0	0	0	Cm	adulte	Costa Rica	Tortuguero	AO	F
6106	0	0	1	0	0	0	0	Cm	adulte	Costa Rica	Tortuguero	AO	?
2026	0	1	0	0	0	0	0	Cm	adulte	Costa Rica	Tortuguero	AO	?
2699	1	1	0	0	0	0	0	Cm	adulte	Costa Rica	Tortuguero	AO	F
6105	0	0	1	0	0	0	0	Cm	adulte	Costa Rica	Tortuguero	AO	?
919	1	0	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Floride	Homosassa	AO	?
7419	0	0	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Floride	Brevard Beach	AO	?
P47	1	1	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12842	1	1	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12637	0	0	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12686	1	0	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P32	0	0	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P14	1	1	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P13	0	0	1	1	1	1	1	Cm	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P42	1	1	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P17	0	0	0	1	1	1	0	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12684	1	1	1	1	1	1	1	Cm	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13009	0	0	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P9	0	0	0	1	1	1	1	Cm	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12843	1	0	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P16	0	0	1	1	1	1	1	Cm	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F

13007	0	0	1	1	0	1	0	<i>Cm</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P18	1	1	1	1	1	1	1	<i>Cm</i>	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
920	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Guyana	Pointe Isare	AO	F
921	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	F
2504	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	?
2505	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	?
3064	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
3062	0	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
3063	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
3066	0	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	?
1433	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	sub-adulte	Mexique	Tamaulipas	AO	?
11107	0	0	1	1	0	1	1	<i>Cm</i>	juvénile	New Jersey	Salem Coast	AO	?
R3	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Mascareignes	Europa	OI	F
R4	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Mascareignes	Aldabra	OI	F
R1	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Mascareignes	Tromelin	OI	F
R2	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Mascareignes	Aldabra	OI	F
924	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Tanzanie	Dar es Salam	OI	F
2392	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Australie		PE	M
3413	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Nouvelle Calédonie	Ile Surprise	PO	F
3412	1	0	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Nouvelle Calédonie	Ile Surprise	PO	F
3411	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Nouvelle Calédonie	Ile Surprise	PO	F
3414	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Nouvelle Calédonie	Ile Leteixour	PO	F
3415	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Nouvelle Calédonie	Ile Huon	PO	F
3416	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	adulte	Nouvelle Calédonie	Ile Huon	PO	F
3417	1	1	0	0	0	0	0	<i>Cm</i>	sub-adulte	Nouvelle Calédonie	Ile Huon	PO	F
P29	0	0	0	1	1	0	0	<i>Dc</i>	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
3058	1	1	0	0	0	0	0	<i>Dc</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
5686	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	?	?	?	?
5687	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	?	?	?	?
950	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Costa Rica	Limon Prov	AO	?
3876	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
3878	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
952	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	F
953	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	F
951	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	F
2159	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
2507	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
5715	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	?	AO	F
6095	1	1	1	1	1	1	1	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	?	AO	M
2162	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
3875	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	F
955	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	F
3915	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	?	Porto Rico	Mona Island	AO	?
1643	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Vénézuéla	Isla la Tortuga	AO	?
1640	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Vénézuéla	Isla la Tortuga	AO	?
1639	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Vénézuéla	Isla la Tortuga	AO	?
1641	1	0	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Vénézuéla	Isla la Tortuga	AO	?
1637	1	1	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Vénézuéla	Isla la Tortuga	AO	?
1645	2	1	0	0	0	0	0	<i>Ei</i>	adulte	Vénézuéla	Isla la Tortuga	AO	?
5702	0	0	1	1	0	1	1	<i>Lk</i>	sub-adulte	Floride	St Johns Coast	AO	?
5710	1	0	1	0	1	0	0	<i>Lk</i>	juvénile	Floride	?	AO	?
5701	1	1	1	0	1	1	1	<i>Lk</i>	sub-adulte	Floride	Brevard Beach	AO	?

5709	1	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	?	AO	?
5019	0	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	Duval Coast	AO	?
5708	1	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	?	AO	?
5010	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	?	AO	?
5018	0	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	Nassau Coast	AO	?
5017	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	St Johns Coast	AO	?
5009	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	Nassau Coast	AO	?
5016	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	St Johns Coast	AO	?
5008	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	Duval Coast	AO	?
11229	0	0	0	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	Brevard Beach	AO	?
7502	0	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Floride	Nassau Coast	AO	?
948	1	0	0	0	0	0	0	Lk	adulte	Floride	Reder Key	AO	?
12517	1	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13125	1	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P44	1	1	0	1	1	0	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P21	2	1	0	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13006	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12639	1	1	1	1	0	0	0	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12709	1	1	0	1	1	0	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12685	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12519	1	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12794	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P15	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12514	1	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12471	1	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12635	1	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P28	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12711	0	0	1	1	1	1	0	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
5703	1	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Camden Coas	AO	?
13058	0	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
P43	1	1	0	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12840	1	1	1	0	1	1	0	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P45	1	1	1	1	1	1	1	Lk	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13128	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12681	0	0	0	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12839	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12841	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
13005	0	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12467	1	1	1	1	1	1	1	Lk	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P31	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12398	1	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P24	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
13130	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P8	0	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12515	1	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P11	0	0	1	1	0	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P36	1	1	1	1	1	1	1	Lk	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12634	0	0	1	0	1	1	0	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P26	1	1	1	1	0	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P12	1	1	0	1	1	0	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P25	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P19	1	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	F

12636	0	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
P22	2	1	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
13127	0	0	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
12518	0	0	1	1	1	1	0	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12640	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
13008	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	F
12609	1	0	1	1	1	1	1	Lk	sub-adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
P20	1	1	1	1	1	1	1	Lk	adulte	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
12682	1	1	1	0	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	?
13126	1	1	1	1	1	1	1	Lk	juvénile	Géorgie	Cumberland Island	AO	M
947	1	0	0	0	0	0	0	Lk	adulte	Mexique	Tamaulipas	AO	?
945	1	0	0	0	0	0	0	Lk	adulte	Mexique	Tamaulipas	AO	F
944	1	0	0	0	0	0	0	Lk	adulte	Mexique	Tamaulipas	AO	F
942	1	0	0	0	0	0	0	Lk	adulte	Mexique	Tamaulipas	AO	F
939	1	1	0	0	0	0	0	Lk	adulte	Mexique	Tamaulipas	AO	F
943	1	0	0	0	0	0	0	Lk	adulte	Mexique	Tamaulipas	AO	F
964	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	?
963	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	?
968	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	?
967	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	?
2325	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	?
969	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Guyana	Shell Beach	AO	?
3182	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	?
3183	0	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Guyana	Almond Beach	AO	?
7500	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Costa Rica	Playa Guiones	PE	?
180	1	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Équateur	Punta Carnero	PE	?
793	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Équateur	Punta Carnero	PE	?
790	1	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Équateur	Punta Carnero	PE	?
179	1	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Équateur	Punta Carnero	PE	?
993	1	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Guerrero	PE	?
6089	1	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
6091	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
6074	0	0	1	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
994	1	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Guerrero	PE	?
6073	0	0	1	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
6076	0	0	1	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
6080	0	0	0	0	0	1	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
176	1	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Mazatlan	PE	F
989	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Guerrero	PE	?
6088	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
6081	0	0	0	0	0	1	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
6079	0	0	1	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
991	1	1	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Guerrero	PE	?
6083	0	0	0	0	0	1	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
1000	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Guerrero	PE	?
6077	0	0	1	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
6082	0	0	0	0	0	1	0	Lo	adulte	Mexique	Oaxaca	PE	?
982	1	0	0	0	0	0	0	Lo	adulte	Mexique	Guerrero	PE	?
2393	1	1	0	0	0	0	0	Nd	adulte	Australie	Crabs Island	PE	?
2394	1	1	0	0	0	0	0	Nd	adulte	Australie	Crabs Island	PE	F