



HAL
open science

Étude en morphométrie géométrique 3D de la morphologie vertébrale des couleuvres actuelles et passées Archipel de la Guadeloupe (Antilles françaises)

Corentin Bochaton, Pauline Hanot

► To cite this version:

Corentin Bochaton, Pauline Hanot. Étude en morphométrie géométrique 3D de la morphologie vertébrale des couleuvres actuelles et passées Archipel de la Guadeloupe (Antilles françaises). Biodiversités, environnements et sociétés depuis la préhistoire : nouveaux marqueurs et approches intégrées Biodiversities, environments and societies since prehistory : new markers and integrated approaches, APDCA – CEPAM, pp.27-39, 2021, 2-904110-64-X. hal-04096388

HAL Id: hal-04096388

<https://hal.science/hal-04096388>

Submitted on 12 May 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike| 4.0 International License

ÉTUDE EN MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE 3D DE LA MORPHOLOGIE VERTÉBRALE DES COULEUVRES ACTUELLES ET PASSÉES DE L'ARCHIPEL DE LA GUADELOUPE (ANTILLES FRANÇAISES)

CORENTIN BOCHATON*, PAULINE HANOT**

*UMR 5199 PACEA - Université de Bordeaux Allée Geoffroy St-Hilaire - CS 50 023, 33615, Pessac, France

** Max Planck Institute for the Science of Human History – Department of Archaeology; 10 Kahlaische Straße; 07745; Jena; Allemagne

Résumé : Dans le monde tropical, la place importante accordée aux serpents dans les sphères symbolique et matérielle des populations humaines du passé est bien connue. Cependant, alors que l'impact des pratiques anthropiques sur les faunes n'est plus à démontrer, leur influence potentielle sur la biodiversité des serpents au cours du temps est mal connue. Ceci s'explique en partie par le fait que la complexité morphologique de leurs vertèbres, qui représentent l'écrasante majorité de leurs restes dans le registre ancien, entrave l'évaluation de la variabilité morphologique des taxons. Nous explorons ici le potentiel d'une approche en morphométrie géométrique 3D de la forme des vertèbres de serpents à travers l'étude des couleuvres actuelles et passées des genres *Alsophis* et *Erythrolamprus* en Guadeloupe. Les résultats démontrent la présence de plusieurs morphotypes de couleuvres dans le registre ancien de l'archipel, qui n'avaient pas été mis en évidence par les approches morphologiques traditionnelles, et qui suggèrent la perte d'une part de la diversité morphologique au cours du temps.

Mots-clefs : Archéozoologie, Caraïbes, Identification taxonomique, Serpents, Vertèbres.

Summary: The important role of snakes in past human symbolic and subsistence behaviors in tropical areas is well known. However, although the long term human impact on biodiversity no longer needs to be demonstrated, its potential influence on snake biodiversity is poorly known. Indeed, the morphological complexity of their vertebra, which accounts for most of the bone remains in the archaeological and paleontological records, limits the correct assessment of the taxa morphological variability. In the present work, we explore the potential of a 3D geometric morphometric approach for the study of the snake vertebrae shape, through the study of modern and past colubrids of the genera *Alsophis* and *Erythrolamprus* in the Guadeloupe islands. The results indicate the occurrence of several morphotypes of colubrids in the past record, which were not revealed by morphological traditional approaches, and which suggest that a part of morphological diversity has been lost across time.

Keywords: Caribbean, Snakes, Taxonomic identification, Vertebrae, Zooarchaeology.

INTRODUCTION

La prise de conscience actuelle concernant les conséquences des activités anthropiques sur l'environnement génère un intérêt croissant pour l'étude de l'impact environnemental des populations humaines du passé (BOIVIN *et al.* 2016). Les phénomènes que l'on observe actuellement peuvent en effet prendre racine dans des périodes anciennes, et cela parfois en lien avec des activités humaines. Ainsi, de nombreux cas d'extinctions d'espèces animales anciennes ont pu être imputés aux activités anthropiques (BURNEY & FLANNERY 2005 ; CLAUDE *et al.* 2019 ; VAN DER KAARS *et al.* 2017), démontrant l'intérêt de donner une profondeur historique à l'étude de la crise de la biodiversité actuelle (CEBALLOS *et al.* 2015). Dans ce contexte, les îles fournissent un exemple idéal de milieu dont la résilience limitée engendre une réponse souvent rapide et brutale aux perturbations environnementales passées et présentes (NAKAMURA *et al.* 2013 ; OLSON & JAMES 1982). Parmi les systèmes insulaires, l'archipel des Antilles, situé entre la Mer des Caraïbes, le Golfe du Mexique et l'Océan Atlantique, est connu pour avoir été massivement impacté par l'anthropisation de ses îles et sa faune en grande partie décimée (BOUDADI-MALIGNE *et al.* 2016 ; COOKE *et al.* 2017 ; ORIHUELA *et al.* 2020). Le schéma précis des modalités d'extinction dans ces îles demeure cependant très mal connu et de fortes disparités existent dans la documentation de l'évolution de la biodiversité des différents taxons. En effet, alors que les mammifères passés des Antilles sont abondamment étudiés, les reptiles et amphibiens, qui représentent pourtant l'écrasante majorité des taxons terrestres dans les écosystèmes actuels de ces îles, font généralement l'objet de peu d'attention dans le registre ancien.

L'ensemble des précédents travaux portant sur la biodiversité passée des reptiles et amphibiens dans les Petites-Antilles (BOCHATON *et al.* 2015 ; ETHERIDGE 1964 ; PREGILL *et al.* 1994) fait état des mêmes schémas globaux d'extinction de ces animaux, bien que ces études se limitent jusqu'ici à un nombre restreint d'îles. On observe, d'abord, un faible impact sur la biodiversité endémique régionale des Antilles des colonisations successives par les populations amérindiennes précéramiques (c. a. 3000 B. P.) et céramiques Saladoïde/Troumassoïde (NAPOLITANO *et al.* 2019). Bien que les Amérindiens consumaient vraisemblablement certains lézards (BOCHATON *et al.* 2016 ; BOCHATON *et al.* 2019), la plupart des reptiles et amphibiens ne semblent pas avoir été chassés ni affectés biologiquement (BOCHATON *et al.* 2019 ; BOCHATON 2020). Les données fauniques témoignent ensuite d'un fort impact de l'arrivée des populations européennes à partir du 17^{ème} siècle sur les taxons natifs. L'industrialisation des îles et la destruction des milieux naturels découlant de la colonisation européenne ont provoqué une vague d'extinctions sans précédent, en particulier sur les îles de taille les plus modestes étant de ce fait les moins résilientes. On estime par exemple que l'archipel de Guadeloupe, l'un des principaux ensembles d'îles de la région, a perdu plus de la moitié de sa biodiversité terrestre native en seulement quelques siècles, sous l'effet d'une vague d'extinctions qui a concerné en premier lieu les reptiles (BOCHATON *et al.* sous presse). La quantification de ce phénomène en Guadeloupe demeure cependant incomplète, et notamment son impact sur les espèces de serpents. En effet, la difficulté à identifier au niveau spécifique les ossements de serpents présents dans les registres archéologique et paléontologique des Petites Antilles limite notre compréhension de l'évolution de leur biodiversité au cours du temps.

Il existe actuellement trois espèces de couleuvres en Guadeloupe, qui appartiennent aux deux principaux genres de ces serpents non-venimeux présents dans les Petites Antilles : les genres *Alsophis* (grande couresse/couleuvre) et *Erythrolamprus* (petite couresse/couleuvre). L'espèce présentant la plus large distribution en Guadeloupe est *Alsophis antillensis* (Schlegel, 1837), elle est actuellement uniquement présente sur les îles de Basse-Terre et Grande-Terre (POWELL & HENDERSON 2012). Deux variétés morphologiques d'*A. antillensis* ont été définies (variétés « A » et « B » ; DUMÉRIL *et al.* 1854) sans que la possibilité qu'elles puissent correspondre à des espèces différentes n'ait été étudiée en profondeur. La seconde espèce de grande couleuvre présente en Guadeloupe est *Alsophis sanctonum* Barbour, 1915. Endémique des îles des Saintes, ce serpent était auparavant inclus dans l'espèce *Alsophis antillensis* (BREUIL 2002). Enfin, l'espèce de petite couleuvre *Erythrolamprus juliae* (Cope, 1879), est quant à elle présente de nos jours à Basse-Terre et Grande-Terre. Mentionnée par les

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

sources historiques sur l'ensemble des îles de Guadeloupe (BREUIL 2002 ; DU TERTRE 1654), sa distribution ancienne reste mal connue. Ces serpents ont fait l'objet d'une étude de leur biodiversité ancienne sur la base d'une observation qualitative de la diversité morphologique de leurs vertèbres dans les registres archéologiques et paléontologiques (BOCHATON *et al.* 2019). Ces résultats ont démontré la présence passée de trois morphotypes de couleuvres en Guadeloupe correspondant aux deux taxons actuels : *Alsophis antillensis*, dont la distribution s'étendait aux périodes précolombiennes à toutes les îles de l'archipel, à l'exception des Saintes ; et *Erythrolamprus juliae* identifié uniquement à Grande-Terre et Basse-Terre. Le troisième morphotype identifié a été attribué au genre *Alsophis* sans pouvoir être attribué à une espèce (*Alsophis* sp. 2). Sur la base des comparaisons morphologiques qualitatives effectuées, la morphologie des vertèbres de ce taxon se rapproche de celles d'*Alsophis rufiventris* (Duméril, Bibron & Duméril 1854), la couleuvre des îles Leeward (BOCHATON *et al.* 2019).

En contexte archéologique comme paléontologique, les serpents sont le plus souvent représentés par des restes de vertèbres. Alors que la morphologie vertébrale d'espèces fossiles fait l'objet d'une abondante littérature scientifique (ex. AUFFENBERG 1963 ; RAGE 1984 ; HOLMAN 2000), celle des groupes actuels suscite relativement peu d'intérêt, en particulier du fait de l'émergence des approches moléculaires. Cette méconnaissance de la diversité morphologique actuelle participe à limiter notre compréhension de la diversité quaternaire passée et contribue, avec le manque d'outils méthodologiques spécifiques, à expliquer le peu d'études archéozoologiques concernant les serpents. Une seconde difficulté réside dans la complexité morphologique des vertèbres de serpents. En effet, ces dernières présentent de nombreuses structures anatomiques de morphologies variables, ce qui rend difficile la quantification de la forme de la vertèbre dans son ensemble. Afin de pallier cette difficulté, des tentatives d'études métriques ont émergé à partir des années 1950 (ex. JOHNSON 1955 ; SZYNDLAR 1984) et grâce à la généralisation des approches en morphométrie géométrique, plusieurs études en deux dimensions ont plus récemment été conduites sur des vertèbres des serpents actuels (HEAD & POLLY 2015 ; LAWING *et al.* 2012). Cependant, bien que ces approches permettent de quantifier objectivement la forme des vertèbres, elles ne rendent que partiellement compte de la complexité anatomique de ces os. Concernant les approches en trois dimensions, elles n'ont jusqu'ici été appliquées qu'au crâne (MURTA-FONSECA & FERNANDES 2016 ; SOUTO *et al.* 2019). De plus, aucune approche en morphométrie géométrique n'a jusqu'ici été appliquée à des vertèbres issues du registre ancien (archéologique ou paléontologique). Dans ce travail, nous conduisons la première étude en morphométrie géométrique 3D de vertèbres de serpents actuels et passés afin d'améliorer notre compréhension de la biodiversité ancienne de ces animaux en lien avec l'impact des populations humaines ayant colonisé la Guadeloupe durant les trois derniers millénaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

SPÉCIMENS UTILISÉS

Cette étude inclut un total de 78 vertèbres complètes de couleuvres provenant de différents contextes archéologiques et paléontologiques de l'archipel de Guadeloupe datant du Pléistocène supérieur aux périodes historiques (Tab. 1). Parmi ces ossements, 20 proviennent du site de Pointe Gros Rempart 6 sur l'île de la Désirade (BOUDADI-MALIGNE *et al.* 2016), 47 des sites de la Grotte Blanchard (BAILON *et al.* 2015 ; STOETZEL *et al.* 2016), 2 de la Grotte Cadet 2 (BOCHATON *et al.* 2015) et 7 de l'Abri Cadet 3 (STOUVENOT *et al.* 2014) de l'île de Marie-Galante, et 1 de la Grotte des Bambous (PARTIOT *et al.* 2020) et 1 de la Grotte de Pointe du Vent (PREGILL *et al.* 1994) de l'île de Grande-Terre (Fig. 1, Tab. 1). A titre de comparaison, 10 spécimens de couleuvres actuelles ont également été inclus (Tab. 2). Le choix de l'incorporation de taxons non-présents actuellement dans l'archipel de Guadeloupe s'explique, soit par la supposition de leur proximité morphologique avec le fossile (*A. rufiventris*, voir *supra*), soit par la nécessité de documenter la morphologie d'un genre anciennement présent dans l'archipel mais dont aucun représentant moderne guadeloupéen n'a pu être intégré dans la présente étude (genre *Erythrolamprus*). Seules les vertèbres troncales ont été prises en compte dans notre étude

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

afin de limiter la variabilité morphologique considérée (les vertèbres cervicales et caudales présentant des caractères morphologiques additionnels).

ACQUISITION DES MODÈLES 3D

L'ensemble des modèles 3D a été acquis par CT-scan des spécimens fossiles et modernes à l'aide d'un scanner GE v|tome|x s μ CT (UMS 3626 Laboratoire PLACAMAT, Université de Bordeaux ; paramètres d'acquisition : 100kv, 200 uA, 333 ms). Un filtre en cuivre de 0.1 mm d'épaisseur a été utilisé pour réduire les artefacts de durcissement du rayon. La taille des voxels est comprise entre 15 et 35 μ m selon la taille des spécimens scannés. La reconstruction des scans a été effectuée avec le logiciel de scan phoenix datos|x v. 2.2.1.716. Chaque vertèbre analysée a été segmentée manuellement et individualisée en créant un sous-échantillon de voxels dans le logiciel AVIZO v. 9.3 (VSG, SAS, Merignac, France, <http://www.VSG3D.com>). Le scan du spécimen MNHN-RA-0.3556, issu d'une précédente étude, a quant à lui été réalisé au centre de microtomographie de l'université de Poitiers (voir BOCHATON *et al.* 2019).

Les vertèbres archéologiques ont été scannées par lots. Concernant les spécimens actuels, s'agissant d'individus complets conservés en alcool, ils ont été scannés indépendamment en quatre segments vertébraux. Ces segments ont été définis de manière fixe en fonction de la position des écailles ventrales le long de l'axe reliant la tête au cloaque (Fig. 2-A). Pour chaque spécimen actuel, quatre modèles de vertèbres correspondant à quatre portions différentes de la colonne ont donc été analysées, permettant de documenter la variabilité intra-colonne de la forme des vertèbres troncales.

ACQUISITION DES DONNÉES MORPHOMÉTRIQUES 3D

Dans le but de disposer d'un protocole applicable à des ossements présentant potentiellement une variabilité anatomique importante, des points-repères homologues ont été définis sur les structures présentes chez l'ensemble des taxons de serpents. Afin de néanmoins documenter l'intégralité de la morphologie, des pseudos points-repères (*semilandmarks*) ont également été posés dans les zones dépourvues de points homologues. Un total de 3760 points-repères a donc été défini correspondant à : 37 points-repères homologues, 669 *semilandmarks* projetés sur 52 courbes contraintes par des points-repères homologues, et 3054 *semilandmarks* de surface. Les points-repères homologues et *semilandmarks* de courbe ont été placés manuellement sur les modèles 3D des ossements en utilisant le logiciel IDAV Landmark v. 3.0 (WILEY *et al.* 2005). Les *semilandmarks* de surface ont été placés manuellement sur un modèle (*template*) puis projetés semi-automatiquement sur les autres modèles via une déformation TPS (*Thin-Plate Spline*) en utilisant la fonction "placePatch" du package *Morpho* (SCHLAGER 2016) sur R (R CORE TEAM 2020). Le modèle utilisé pour créer le *template* a été modelé manuellement sur le logiciel Blender v2.81 (www.blender.org) à partir du modèle 3D d'une vertèbre de couleuvre, afin de correspondre à la morphologie d'une vertèbre primitive de serpent ne présentant aucun des caractères dérivés présents chez la plupart des groupes modernes (Fig. 2-B). Les *semilandmarks* de courbe ont été rendus équidistants par l'algorithme de Botton-Divet *et al.* (2016). Les *semilandmarks* de courbe et de surface ont été glissés le long des vecteurs et plans tangents pour minimiser la *bending energy* en utilisant la fonction "slider3d" du package R *Morpho* (SCHLAGER 2016).

ANALYSE DE FORME

Une Analyse Procustéenne Généralisée (GPA) a été conduite sur les données pour éliminer les effets de position dans l'espace, de taille et d'orientation des configurations (ROHLF & SLICE 1990). Nous avons ensuite réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur les résidus Procuste afin de réduire la dimensionnalité des données (JOLLIFFE 2002), produisant ainsi de nouvelles variables indépendantes (composantes principales) maximisant la variance des données. Les axes correspondant à plus de 95% de la variance totale ont été considérés pour la suite des analyses.

Une analyse hiérarchique a ensuite été conduite sur l'ensemble de l'assemblage fossile afin de décrire leur variabilité morphologique de manière non supervisée (l'échantillon de spécimens actuels étant trop réduit pour être utilisé à des fins de classification). L'arbre a été obtenu en appliquant

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

l'algorithme UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean*) à la matrice des distances euclidiennes grâce aux fonctions *dist* et *hclust*.

Les différences de conformation entre les groupes (taxons actuels et clusters mis en évidence par classification hiérarchique) ont été testées par analyse de variance multivariée (MANOVA) avec correction de Bonferroni pour comparaisons multiples. Des analyses canoniques discriminantes (CVA) ont été réalisées (sur les axes de l'ACP correspondant à 95% de la variance totale) afin de maximiser la séparation entre les clusters. Les différences de forme le long des axes de la CVA ont été visualisées à partir d'une déformation TPS de la conformation moyenne.

Les différences de taille centroïde entre les groupes ont été testées par analyse de la variance (ANOVA) avec correction de Bonferroni pour comparaisons multiples. La distribution des tailles centroïdes de chaque groupe a été figurée sous la forme de boîtes à moustache. Enfin, l'effet de l'allométrie a été évalué par régression entre les conformations et le logarithme décimal des tailles centroïdes. Afin de déterminer si les groupes présentaient une allométrie commune, une ANOVA Procuste a été réalisée pour tester l'homogénéité des pentes allométriques entre les groupes.

Afin de visualiser la distribution des spécimens actuels et fossiles dans l'espace morphologique, les deux premiers axes de l'ACP ont été figurés et les changements morphologiques associés visualisés par déformation TPS de la conformation moyenne. La méthode des k-plus proches voisins (*k-nn*) a été utilisée afin d'identifier les vertèbres fossiles d'après leur proximité morphologique avec celles des spécimens de référence. Cette approche, qui permet de classer un objet donné d'après ses plus proches voisins par distance euclidienne (VENABLES & RIPLEY 2002), est moins sensible à la taille de l'échantillon qu'une analyse factorielle discriminante et donc mieux adaptée à notre étude (BAYLAC & FRIEB 2005). Nous avons fait varier le nombre de voisins pris en compte pour la classification (de $k=1$ à $k=5$) afin d'obtenir le meilleur taux possible de classifications correctes après validation croisée sur les spécimens actuels. De même, la part de variation incluse dans les analyses a été modulée (65%, 75%, 85%, 95%, 100% de la variance totale) ainsi que l'inclusion ou non des données de taille centroïde (forme ou conformation). Les paramètres fournissant le plus haut pourcentage de classification correcte ont ensuite été conservés pour la classification des ossements fossiles. Les classifications *k-nn* ont été réalisées en utilisant le package *class* (VENABLES & RIPLEY 2002).

Pour l'ensemble des analyses, les résultats des tests ont été considérés comme significatifs lorsque la valeur-*p* (*p.val*) était inférieure à 0.05. L'ensemble des figures a été réalisé à l'aide du package *ggplot2* (WICKHAM 2016).

RÉSULTATS

ANALYSE HIÉRARCHIQUE SUR LES VERTÈBRES FOSSILES

L'arbre UPGMA met en évidence 3 clusters principaux (C1, C2 et C3 ; Fig.3-A) entre lesquels la MANOVA indique des différences significatives de conformation. La première subdivision de l'arbre (N-1) distingue le cluster C1 des deux autres et la seconde (N-2) distingue le cluster C2 du C3. Le cluster C2 se subdivise lui-même (N-3) en deux sous-ensembles significativement différents d'après les résultats de la MANOVA (C2-1 et C2-2). De la même manière, le cluster C3 se subdivise (N-4) en C3-1 et C3-2, significativement différents. Aucune subdivision significative n'a été observée dans le cluster C1.

Des CVA ont ensuite été réalisées afin de visualiser les différences de forme au niveau de chaque nœud séparant les clusters de manière significative (Fig. 3-B).

Au niveau du nœud N-1, le cluster C1 diffère de C2 et C3 par les caractères suivants : (1) épine neurale beaucoup plus courte et haute, (2) carène hémale sigmoïde et bien marquée, (3) pré-zygapophysés plus développées en direction antérolatérale avec une facette articulaire non inclinée en vue antérieure, (4) synapophysés moins développées en direction latérale, (5) constriction médiale plus marquée en vue dorsale, (6) zygosphène plus large et moins développé en direction antérieure.

Au niveau du nœud N-2, le cluster C3 diffère de C2 par les caractères suivants : (1) épine neurale plus basse dont la marge postérieure est moins projetée postérieurement, (2) carène hémale sigmoïde et bien développée, (3) centrum plus haut, (4) pré-zygapophysés légèrement moins obliques en vue

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

antérieure, (5) zygosphène moins bombé, (6) échancrure postérieure de l'arc neural légèrement plus prononcée en vue dorsale, (7) zygosphène à bord antérieur rectiligne en vue dorsale.

Au niveau du nœud N-3, le cluster C2-2 diffère de C2-1 par les caractères suivants : (1) épine neurale plus haute dont la marge postérieure est plus rectiligne, (2) arc neural présentant des bombements postéro-latéraux plus importants, (3) carène hémale légèrement plus marquée et prolongée postérieurement, (4) canal neural plus étroit en vue antérieure, (5) pré-zygapophysys légèrement plus développées en direction latérale en vue antérieure, (6) arc neural plus échancré postérieurement en vue dorsale, (7) post-zygapophysys légèrement plus développées en direction latérale, (8) constriction médiale légèrement plus marquée.

Au niveau du nœud N-4, le cluster C3-2 diffère de C3-1 par les caractères suivants : (1) épine neurale à bord antérieur légèrement moins incliné en direction postérieure, (2) carène hémale légèrement plus développée en direction postérieure et légèrement moins sigmoïde, (3) pré-zygapophysys légèrement plus obliques en vue antérieure, (4) zygosphène légèrement moins bombé en vue antérieure, (5) arc neural légèrement plus allongé en vue dorsale, (6) constriction médiale légèrement plus marquée en vue dorsale.

VARIATIONS DE TAILLE

La faible variance de taille centroïde observable chez les taxons actuels montre que la taille des vertèbres varie peu selon leur rang au sein d'un même individu (Fig. 4). Au contraire, l'importante gamme de tailles couvertes par les vertèbres fossiles indique la présence de nombreux individus de tailles différentes. Les tailles centroïdes des vertèbres ne diffèrent pas significativement entre les taxons actuels. Au sein de l'assemblage fossile, certains clusters présentent des différences significatives : C1 et C3-2, C1 et C2-2, C2-1 et C2-2, C2-1 et C3-2, C2-2 et C3-1, C2-2 et *A. antillensis* (A et B), C2-2 et *E. cursor*.

Les résultats des régressions et de l'ANOVA Procuste indiquent que l'allométrie est significative mais qu'elle diffère selon les clusters. Cette absence d'homogénéité des pentes ne permet donc pas d'estimer une direction allométrique commune ni donc de calculer les conformations hors-allométrie.

COMPARAISON AUX TAXONS ACTUELS

Afin de mieux interpréter la variabilité morphologique des vertèbres fossiles, un référentiel de taxons actuels a été utilisé. Les résultats de la MANOVA révèlent des différences significatives entre plusieurs taxons actuels : *Alsophis antillensis* (A) et (B) ; *Alsophis antillensis* (A) et d'*Alsophis rufiventris* ; *Alsophis antillensis* (A) et les deux espèces d'*Erythrolamprus*.

Le meilleur taux de classification des spécimens actuels obtenu grâce à la méthode des *k-nn* est de 95% (obtenu en considérant les données de conformation uniquement, 85% de la variance totale et $k=1$). Appliquée aux restes fossiles, cette approche a permis d'attribuer 73 vertèbres aux *Alsophis* de Guadeloupe, 2 à *A. rufiventris* et 3 à *E. cursor*.

D'un point de vue morphologique, l'élongation des vertèbres fossiles présente une condition intermédiaire entre les vertèbres très courtes antéro-postérieurement d'*Alsophis rufiventris* et plus allongées d'*Erythrolamprus ornatus* et certains *Alsophis antillensis* (A) actuels (Fig. 5). Ces variations sont associées à des changements dans la forme de l'épine neurale, antéro-postérieurement courte et ventro-dorsalement longue chez *A. rufiventris*.

La distribution des spécimens fossiles le long des premiers axes de l'ACP montre une absence de correspondance entre la variabilité morphologique des taxons actuels et des spécimens fossiles. Une importante variabilité morphologique des spécimens fossiles, pas totalement recoupée par celle des taxons actuels, peut être observée (Fig. 6). En outre, une partie de la variabilité actuelle est absente du registre ancien. Alors que les clusters C2 et C3 occupent une position intermédiaire le long des axes 1 et 2, le cluster C1 occupe leur extrémité positive et présente une morphologie proche d'*A. antillensis* B et d'*A. rufiventris*.

DISCUSSION

UN ASSEMBLAGE FOSSILE DE VERTÈBRES DOMINÉ PAR LE GENRE ALSOPHIS

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

Les classifications *k-nn* prenant en compte notre référentiel de spécimens actuels attribuent 73 vertèbres fossiles aux *Alsophis* de Guadeloupe (*A. antillensis* et *A. sanctonum*) pour seulement 2 à *A. rufiventris* (nord des Petites-Antilles), 3 à *E. cursor* (Martinique) et aucun à *E. ornatus* (Sainte-Lucie). Ce résultat est cohérent avec les observations qualitatives faites sur la morphologie des spécimens fossiles, les identifiant également comme des *Alsophis* de Guadeloupe. Rappelons cependant que les spécimens actuels de couleuvre inclus dans notre étude morphométrique ne représentent qu'une partie de la diversité morphologique réelle des couleuvres de Guadeloupe. Ceci explique probablement les attributions de rares fossiles à *A. rufiventris* et *E. cursor*, dont la présence en Guadeloupe reste néanmoins peu probable d'un point de vue biogéographique. L'intégration de spécimens supplémentaires à l'échantillon de référence devrait permettre d'améliorer la pertinence et la fiabilité des classifications obtenues.

Actuellement, *A. antillensis* est considéré comme étant représenté par deux variétés (« A » et « B »), identifiées sur la base du phénotype externe (DUMÉRIL *et al.* 1854), mais la possibilité que ces morphotypes correspondent à des espèces n'a pas été étudiée. Nos résultats révèlent que ces deux variétés se distinguent significativement également par leur morphologie vertébrale. Les premiers axes de l'ACP montrent la proximité morphologique de spécimens fossiles avec l'un ou l'autre des deux morphotypes d'*A. antillensis*, et ceci à la fois sur les îles de La Désirade et de Marie-Galante. Ceci pourrait indiquer que les morphotypes A et B ne seraient pas cloisonnés à certaines îles et vivraient donc en sympatrie. Le maintien de différences morphologiques entre ces deux groupes suggérerait leur isolement reproductif et donc l'existence potentielle de deux taxons différents. Ces résultats soulignent la nécessité de statuer sur la position taxonomique du morphotype B d'*A. antillensis* par la conduite d'analyses génétiques sur l'unique spécimen de ce taxon préservé en collection muséale.

DES MORPHOTYPES ANCIENS D'ALSOPHIS DE GUADELOUPE ?

Il n'existe actuellement dans le monde que peu de spécimens de couleuvres de Guadeloupe préservés en collection muséales, et ces animaux ont aujourd'hui disparu sur la plupart des îles. La difficulté à rassembler un nombre suffisant de squelettes de référence limite fortement les possibilités d'études comparatives avec les ossements de serpent découverts dans le registre ancien. Notre étude en morphométrie géométrique 3D est donc essentiellement fondée sur une approche d'apprentissage non-supervisé ayant permis d'explorer la structure des données de conformation fossiles sans y inclure de données sur les taxons actuels. Trois groupes principaux de morphologie vertébrale (C1, C2 et C3) ont ainsi pu être mis en évidence par classification hiérarchique. La mise en évidence de trois morphogroupes de vertèbres fossiles attribuées à *Alsophis* suggère donc une structuration de la variabilité morphologique de ce genre dans le registre ancien de Guadeloupe, là où ne sont connus que deux morphotypes dans le registre actuel. Notons également que chaque cluster inclut des fossiles provenant des différentes îles (Marie-Galante, la Désirade et Grande-Terre) indiquant que ces groupes ne représentent pas des morphotypes géographiques. De la même manière, la distribution des spécimens au sein des clusters ne correspond pas à une répartition chronologique.

Le premier nœud de l'arbre de classification sépare le cluster C1 des deux autres clusters principaux. C1 inclut des vertèbres dont la taille et la morphologie sont semblables aux vertèbres fossiles attribuées à une espèce inconnue du genre *Alsophis* (*Alsophis* sp. 2) décrite dans une précédente étude (BOCHATON *et al.* 2019). Les premiers axes de l'ACP font clairement apparaître que la morphologie vertébrale du cluster C1 sort de la variabilité actuelle des *Alsophis* de Guadeloupe, malgré une proximité avec *Alsophis antillensis* B. Ceci renforcerait l'idée selon laquelle *Alsophis* sp. 2 correspondrait à un autre taxon aujourd'hui inconnu. La question de son lien avec *A. antillensis* B ne peut néanmoins pas être résolue en l'absence de possibilité de documenter davantage la morphologie de ce morphotype représenté en collection par un unique spécimen.

La variabilité morphologique de C2 et C3 recoupe quant à elle clairement celle d'*A. antillensis* (A et B) sans que ces deux clusters ne puissent pour autant être identifiés comme correspondant respectivement aux deux morphotypes actuels A et B. Cette absence de concordance entre les morphotypes actuels et anciens peut, d'une part, s'expliquer par une méconnaissance de la diversité des *A. antillensis* modernes, dont les morphotypes A et B ne seraient qu'une subdivision au sein d'une variabilité phénotypique plus complexe. D'autre part, cette absence de correspondance entre morphotypes actuels et passés pourrait également être expliquée par une évolution de biodiversité au cours du temps. L'extension de l'étude à un plus grand assemblage de vertèbres archéologiques et

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

paléontologiques devrait permettre d'explorer plus finement la temporalité de ce phénomène et de mieux évaluer l'impact des pratiques humaines sur la biodiversité au cours du temps.

IMPACT DE L'ONTOGÉNIE SUR LA VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE

Les groupes C2 et C3 se subdivisent chacun en deux sous-groupes de vertèbres dont les tailles centroïdes diffèrent. La subdivision observée dans le groupe C2 (groupes C2-1 et C2-2), supportée par le plus grand nombre de spécimens, s'accompagne de tailles centroïdes significativement différentes. Par ailleurs, les caractères morphologiques qui discriminent les sous-groupes C2-1 et C2-2 relèvent clairement de l'ontogénie (i.e. développement de l'épine neurale, taille du canal neural, échancrure postérieure de l'arc neural ; BOCHATON *et al.* 2019). L'hypothèse la plus vraisemblable est donc que la subdivision des vertèbres au sein du groupe C2 reflète l'existence de deux groupes de spécimens de tailles et d'âges différents, la croissance des squamates étant semi-continue tout au long de leur vie. Une hypothèse similaire pourrait s'appliquer à la subdivision observée au sein du cluster C3 aux vues des variations de taille centroïde constatées mais le nombre réduit de spécimens composant ce cluster ne permet pas de la confirmer statistiquement. De plus, les caractères discriminant ces deux groupes ne sont pas connus pour refléter des variations liées à l'ontogénie.

Notons parmi les subdivisions les plus terminales, la récurrence de sites et de contextes stratigraphiques similaires au sein de mêmes groupes. Ceci suggère la présence d'individus représentés par plusieurs de leurs vertèbres dans une même couche, ce qui semble cohérent compte tenu du nombre important de vertèbres troncales (i.e. plus de 200) présentes chez un unique individu de couleuvre.

VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE DES COULEUVRES ET ÉVOLUTION DE LA BIODIVERSITÉ

Le fait que deux spécimens d'*A. antillensis* (MNHN-RA-0.5975 et MNHN-RA-2012.417) sortent de la variabilité des vertèbres fossiles de Guadeloupe est surprenant. Ce résultat pourrait révéler une évolution dans la variabilité morphologique d'*A. antillensis* au cours du temps, avec l'apparition de spécimens présentant des vertèbres plus allongées antéro-postérieurement que chez les spécimens fossiles. L'existence de morphotypes actuels propres à certaines zones de la Guadeloupe, non représentées par des spécimens fossiles pourrait également expliquer cette observation. Cependant, les premiers axes de l'ACP et les analyses de classification montrent un fort recoupement de la variabilité respective des spécimens fossiles de Marie-Galante, de Grande-Terre et de la Désirade. Ceci suggère une homogénéité morphologique à l'échelle de l'archipel, une vision qui n'est pas contredite par les données de morphologie externe (notamment d'écaillure) des représentants actuels et historiques de ces couleuvres (BREUIL 2002).

L'ensemble des résultats obtenus suggèrent la présence passée d'une importante diversité morphologique de couleuvres *Alsophis* en Guadeloupe, avec la présence d'au moins un morphotype (C3) qui n'avait pas été identifié dans les études précédentes. Bien que l'absence d'un référentiel actuel satisfaisant ne permette pas d'aboutir à une identification taxonomique précise des morphogroupes fossiles, les résultats sont en accord avec les données archéozoologiques et historiques qui indiquent que les serpents de Guadeloupe se sont majoritairement éteints depuis les débuts de la colonisation européenne (BREUIL 2002, BOCHATON *et al.* 2019). Notre étude quantitative de la morphologie des vertèbres indique également que des changements de variabilité morphologique des couleuvres pourraient également avoir eu lieu, comme déjà observé sur les lézards *Anolis* de l'île Marie-Galante en lien avec l'anthropisation des milieux (BOCHATON *et al.* 2017).

CONCLUSION

Les résultats de cette première approche en morphométrie géométrique 3D sur les vertèbres de serpents mettent en évidence l'existence de morphotypes fossiles qui n'avait pas été détectés avec les approches qualitatives classiques. Outre augmenter considérablement la fiabilité et la reproductibilité de l'approche systématique, la morphométrie géométrique permet donc de mettre en évidence des variations morphologiques souvent difficilement visibles à l'œil nu, et notamment sur des structures complexes qui peuvent présenter une combinaison de caractères variables. Ce type d'approche

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

quantifiée peut également faciliter la mise en évidence de caractères discriminants et fournir un appui à la description systématique.

Notre étude, qui confirme l'identification générique des vertèbres obtenue par les travaux précédents sur la base d'observations qualitatives visuelles, fournit également de nouvelles données d'intérêt concernant la biodiversité passée des couleuvres de Guadeloupe. Elle met en évidence la présence des trois morphotypes du genre *Alsophis* dans le registre ancien de Guadeloupe et suggère qu'une part de la biodiversité morphologique passée d'*A. antillensis* n'existe plus de nos jours. Aux disparitions d'espèces de couleuvres en Guadeloupe (BOCHATON *et al.* 2019) pourrait donc s'ajouter une influence de l'anthropisation des milieux sur la morphologie des serpents. Les études futures devront permettre de clarifier et de renforcer ces premiers résultats à l'échelle de la Guadeloupe, mais également de les replacer dans un contexte plus large, à l'échelle régionale des Antilles. Notre approche, qui fournit pour la première fois un cadre méthodologique à l'étude en morphométrie géométrique 3D des vertèbres de serpent, gagnerait également à être appliquée dans d'autres aires tropicales où les serpents présentent une diversité morphologique beaucoup plus importante.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les conservateurs et les institutions muséales qui ont prêté les spécimens modernes utilisés dans cette étude : Nicolas Vidal et le Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France) ainsi que José Rosado et le Museum of Comparative Zoology (Cambridge, USA). Nous remercions également les responsables des opérations de fouilles archéologiques dont sont issus les ossements étudiés : Arnaud Lenoble et Myriam Boudadi-Maligne. Arnaud Lenoble a également apporté un soutien logistique décisif dans l'élaboration de ce travail. Nous tenons à remercier Ronan Ledevin pour avoir effectué les CT-scans des spécimens et pour son aide dans l'élaboration du protocole analytique. Merci également à Renaud Boistel pour son rôle dans la réalisation de CT-scans. Nous remercions enfin les deux rapporteurs anonymes pour leurs remarques constructives qui nous ont permis d'améliorer grandement la qualité de ce manuscrit.

Ce travail est un résultat de l'axe 3.2 du projet programme FEDER 2016-2020 "Ecosystème insulaire tropical, réponse de la faune vertébrée terrestre à 6 000 ans d'anthropisation de la Guadeloupe" (ECSIT), opéré par le CNRS et financé par une bourse européenne PO-FEDER 2014–2020 (bourse n°2016-FED-503), le conseil régional de Guadeloupe et la DAC de Guadeloupe.

Bibliographie

- AUFFENBERG W. 1963. « The fossil snakes of Florida », *Tulane Studies in Zoology*, 10, 3 : 131-216.
- BAILON S., BOCHATON C. & LENOBLE A. 2015. « New data on Pleistocene and Holocene herpetofauna of Marie-Galante (Blanchard Cave, Guadeloupe Islands, French West Indies): Insular faunal turnover and human impact », *Quaternary Science Reviews*, 128 : 127-137.
- BAYLAC M. & FRIEB M. 2005. « Fourier Descriptors, Procrustes Superimposition, and Data Dimensionality: An Example of Cranial Shape Analysis in Modern Human Populations », in : SLICE D.E. (éd.) , *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. New York, Springer Science & Business Media : 145-165.
- BOCHATON C., PARADIS E., BAILON S., GROUARD S., INEICH I., LENOBLE A., LORVELEC O., TRESSET A. & BOIVIN N. sous presse. « Large-scale reptile extinctions following European colonization of the Guadeloupe Islands », *Science Advances*.
- BOCHATON C. 2020. « First records of modified snake bones in the Pre-Columbian archaeological record of the Lesser Antilles: Cultural and paleoecological implications », *Journal of Island and Coastal Archaeology*. DOI : <https://doi.org/10.1080/15564894.2020.1749195>.

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

- BOCHATON C. & BAILON S. 2018. « A new fossil species of *Boa* Linnaeus, 1758 (Squamata, Boidae) from the Pleistocene of Marie-Galante Island (French West Indies) », *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38, 3 : e1462829.
- BOCHATON C., BAILON S., HERREL A., GROUARD S., INEICH I., TRESSET A. & CORNETTE R. 2017. « Human impacts reduce morphological diversity in an insular species of lizard », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 1857 : 20170921.
- BOCHATON C., BAILON S., INEICH I., BREUIL M., TRESSET A. & GROUARD S. 2016. « From a thriving past to an uncertain future: Zooarchaeological evidence of two millennia of human impact on a large emblematic lizard (*Iguana delicatissima*) on the Guadeloupe Islands (French West Indies) », *Quaternary Science Reviews*, 150 : 172-183.
- BOCHATON C., BOISTEL R., GROUARD S., INEICH I., TRESSET A. & BAILON S. 2019. « Evolution, diversity and interactions with past human populations of recently extinct *Pholidoscelis* lizards (Squamata: Teiidae) from the Guadeloupe Islands (French West-Indies) », *Historical Biology*, 31, 2 : 140-156.
- BOCHATON C., BOISTEL R., GROUARD S., INEICH I., TRESSET A. & BAILON S. 2019. « Fossil dipsadid snakes from the Guadeloupe Islands (French West-Indies) and their interactions with past human populations », *Geodiversitas*, 41, 12 : 501-523.
- BOCHATON C., GROUARD S., CORNETTE R., INEICH I., TRESSET A. & BAILON S. 2015. « Fossil and subfossil herpetofauna from Cadet 2 Cave (Marie-Galante, Guadeloupe Islands, F. W. I.): Evolution of an insular herpetofauna since the Late Pleistocene », *Comptes Rendus Palévol*, 14, 2 : 101-110.
- BOIVIN N.L., ZEDER M.A., FULLER D.Q., CROWTHER A., LARSON G., ERLANDSON J.M., DENHAM T. & PETRAGLIA M.D. 2016. « Ecological consequences of human niche construction: Examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 23 : 6388-6396.
- BOTTON-DIVET L., CORNETTE R., FABRE A.-C., HERREL A. & HOUSSAYE A. 2016. « Morphological Analysis of Long Bones in Semi-aquatic Mustelids and their Terrestrial Relatives », *Integrative and Comparative Biology*, 56, 6 : 1298-1309.
- BOUDADI-MALIGNE M., BAILON S., BOCHATON C., CASAGRANDE F., GROUARD S., SERRAND N. & LENOBLE A. 2016. « Evidence for historical human-induced extinctions of vertebrate species on La Désirade (French West Indies) », *Quaternary Research*, 85, 1 : 54-65.
- BREUIL M. 2002. *Histoire naturelle des amphibiens et reptiles terrestres de l'archipel guadeloupéen: Guadeloupe, Saint-Martin, Saint-Barthélemy*. France, Publications Scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle.
- BURNEY D.A. & FLANNERY T.F. 2005. « Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact », *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 7 : 395-401.
- CEBALLOS G., EHRLICH P.R., BARNOSKY A.D., GARCÍA A., PRINGLE R.M. & PALMER T.M. 2015. « Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction », *Science Advances*, 1, 5 : e1400253.
- CLAUDE J., AUETRAKULVIT P., NAKSRI W., BOCHATON C., ZEITOUN V. & TONG H. 2019. « The recent fossil turtle record of the central plain of Thailand reveals local extinctions », *Annales de Paléontologie*, 4, 105 : 305-315.
- COOKE S.B., DÁVALOS L.M., MYCHAJLIW A.M., TURVEY S.T. & UPHAM N.S. 2017. « Anthropogenic extinction dominates Holocene declines of West Indian mammals », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 1 : 301-327.

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

- DU TERTRE J.-B. (R. P.). 1654. *Histoire générale des isles de S. Christophe, de la Guadeloupe, de la Martinique, et autres dans l'Amérique*. Paris, A Paris : Chez Jacques Langlois et Emmanuel Langlois.
- DUMÉRIL A.M.C., BIBRON G. & DUMÉRIL A.H.A. 1854. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles, Tome VII*. Paris.
- ETHERIDGE R. 1964. « Late Pleistocene lizards from Barbuda, British West Indies », *Bulletin of the Florida State Museum*, 9, 2 : 46-75.
- HEAD J.J. & POLLY P.D. 2015. « Evolution of the snake body form reveals homoplasy in amniote *Hox* gene function », *Nature*, 520, 7545 : 86-89.
- HOLMAN J.A. 2000. *Fossil Snakes of North America: Origin, Evolution, Distribution, Paleocology*. USA, Indiana University Press.
- JOHNSON R.G. 1955. « The Adaptive and Phylogenetic Significance of Vertebral Form in Snakes », *Evolution*, 9, 4 : 367-388.
- JOLLIFFE I.T. 2002. *Principal Component Analysis*. New York, Springer-Verlag.
- KAARS S. VAN DER, MILLER G.H., TURNEY C.S.M., COOK E.J., NÜRNBERG D., SCHÖNFELD J., KERSHAW A.P. & LEHMAN S.J. 2017. « Humans rather than climate the primary cause of Pleistocene megafaunal extinction in Australia », *Nature Communications*, 8 : 14142. DOI : 10.1038/ncomms14142.
- LAWING A.M., HEAD J.J. & POLLY P.D. 2012. « The Ecology of Morphology: The Ecometrics of Locomotion and Macroenvironment in North American Snakes », in : LOUYS J. (éd.) , *Paleontology in Ecology and Conservation*. Berlin, Heidelberg, Springer : 117-146.
- MURTA-FONSECA R.A. & FERNANDES D.S. 2016. « The skull of *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Serpentes: Dipsadidae) as a model of snake ontogenetic allometry inferred by geometric morphometrics », *Zoomorphology*, 135, 2 : 233-241.
- NAKAMURA Y., TAKAHASHI A. & HIDETOSHI O. 2013. « Recent cryptic extinction of squamate reptiles on Yoronjima Island of the Ryukyu Archipelago, Japan, inferred from garbage dump remains », *Acta Herpetologica*, 8, 1 : 19-34.
- NAPOLITANO M.F., DINAPOLI R.J., STONE J.H., LEVIN M.J., JEW N.P., LANE B.G., O'CONNOR J.T. & FITZPATRICK S.M. 2019. « Reevaluating human colonization of the Caribbean using chronometric hygiene and Bayesian modeling », *Science Advances*, 5, 12 : eaar7806.
- OLSON S.L. & JAMES H.F. 1982. « Fossil birds from the hawaiian islands: evidence for wholesale extinction by man before western contact », *Science*, 217, 4560 : 633-635.
- ORIHUELA J., VIÑOLA L.W., VÁZQUEZ O.J., MYCHAJLIW A.M., LARA O.H. DE, LORENZO L. & SOTO-CENTENO J.A. 2020. Assessing the role of humans in Greater Antillean land vertebrate extinctions: new insights from Cuba, preprint, Paleontology.
- PARTIOT C., COURTAUD P., ARNAUD L. & COCHARD D. 2020. « La question de l'utilisation sépulcrale des cavités naturelles par les populations amérindiennes des Petites Antilles: apports de l'étude archéanthropologique du site de la grotte des Bambous Guadeloupe) », *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 32 : 1-12.
- POWELL R. & HENDERSON R.W. 2012. « Island list of West Indian amphibians and reptiles », *Bulletin of Florida Museum of Natural History*, 51, 2 : 85-166.

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

PREGILL G.K., STEADMAN D.W. & WATTERS D.R. 1994. « Late Quaternary vertebrate faunas of the Lesser Antilles: historical components of Caribbean biogeography », *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 30 : 1-51.

R CORE TEAM. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.

RAGE J.C. 1984. « Serpentes », *Handbuch der Paläoherpetologie*, 11 : 1-80.

ROHLF F.J. & SLICE D. 1990. « Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks », *Systematic Zoology*, 39, 1 : 40-59.

SCHLAGER S. 2016. *Morpho: Calculations and Visualisations Related to Geometric Morphometrics*. .

SOUTO N.M., MURTA-FONSECA R.A., MACHADO A.S., LOPES R.T. & FERNANDES D.S. 2019. « Snakes as a model for measuring skull preparation errors in geometric morphometrics », *Journal of Zoology*, 309, 1 : 12-21.

STOETZEL E., ROYER A., COCHARD D. & LENOBLE A. 2016. « Late Quaternary changes in bat palaeobiodiversity and palaeobiogeography under climatic and anthropogenic pressure: new insights from Marie-Galante, Lesser Antilles », *Quaternary Science Reviews*, 143 : 150-174.

STOUVENOT C., GROUARD S., BAILON S., BONNISSANT D., LENOBLE A., SERRAND N. & SIERPE V. 2014. « L'abri sous roche Cadet 3 (Marie-Galante): un gisement à accumulations de faune et à vestiges archéologiques », in : BÉRARD B., LOSIER C. (éds.) , *Archéologie Caraïbe*. Leiden, Netherlands, Sidestone Press : 77-102.

SZYNDLAR Z. 1984. « Fossil Snakes from Poland », *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1, 28 : 1-156.

VENABLES W.N. & RIPLEY B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. New York, Springer.

WICKHAM H. 2016. *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. springer.

WILEY D.F., AMENTA N., ALCANTARA D.A., GHOSH D., KIL Y.J., DELSON E., HARCOURT-SMITH W., ROHLF F.J., JOHN K.S. & HAMANN B. 2005. « Evolutionary morphing », in : *Proceedings of IEEE Visualization 2005*. Minneapolis, IEEE : 431-438.

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

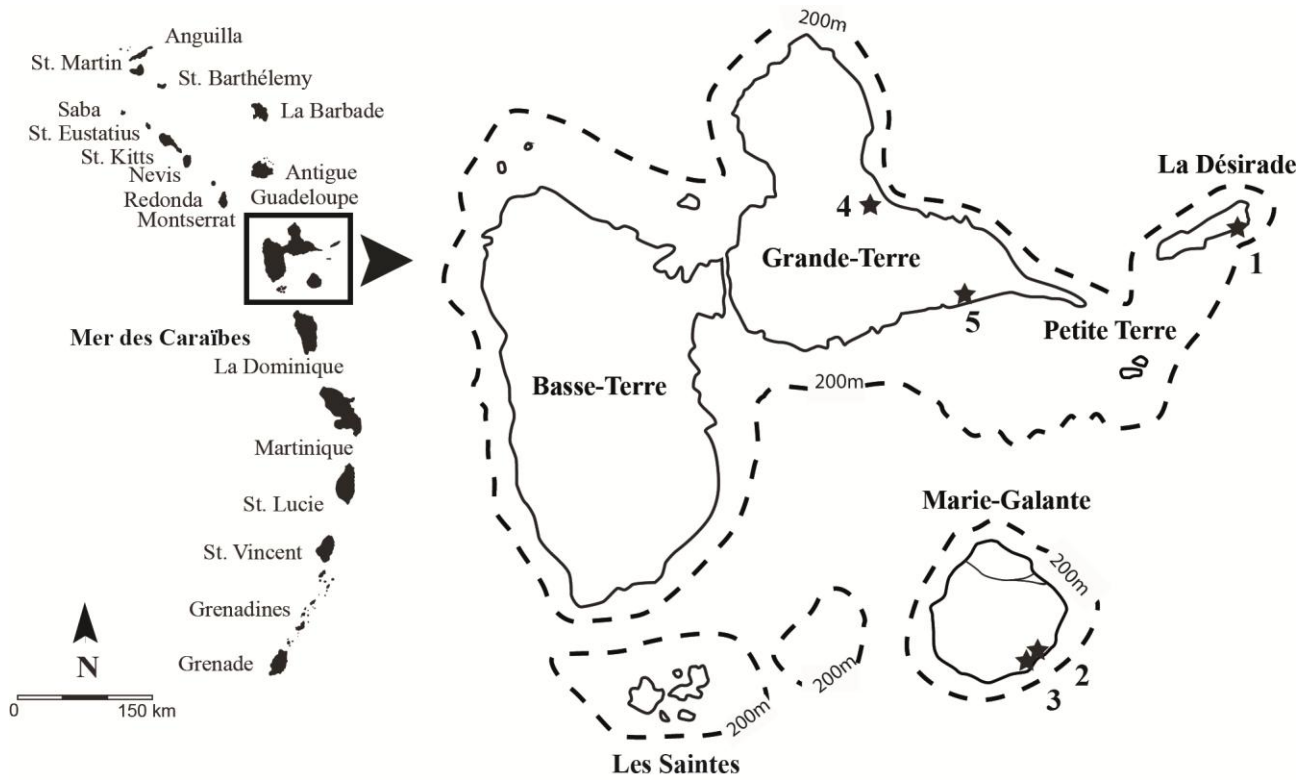


Fig. 1 : Carte des Petites Antilles et de l'Archipel de Guadeloupe localisant les sites archéologiques et paléontologiques d'où proviennent les vertèbres de serpents analysés : 1) Pointe Gros Rempart 6, 2) Grotte Blanchard, 3) Abri Cadet 3, 4) Grotte des Bambous, 5) Grotte de Pointe du Vent.

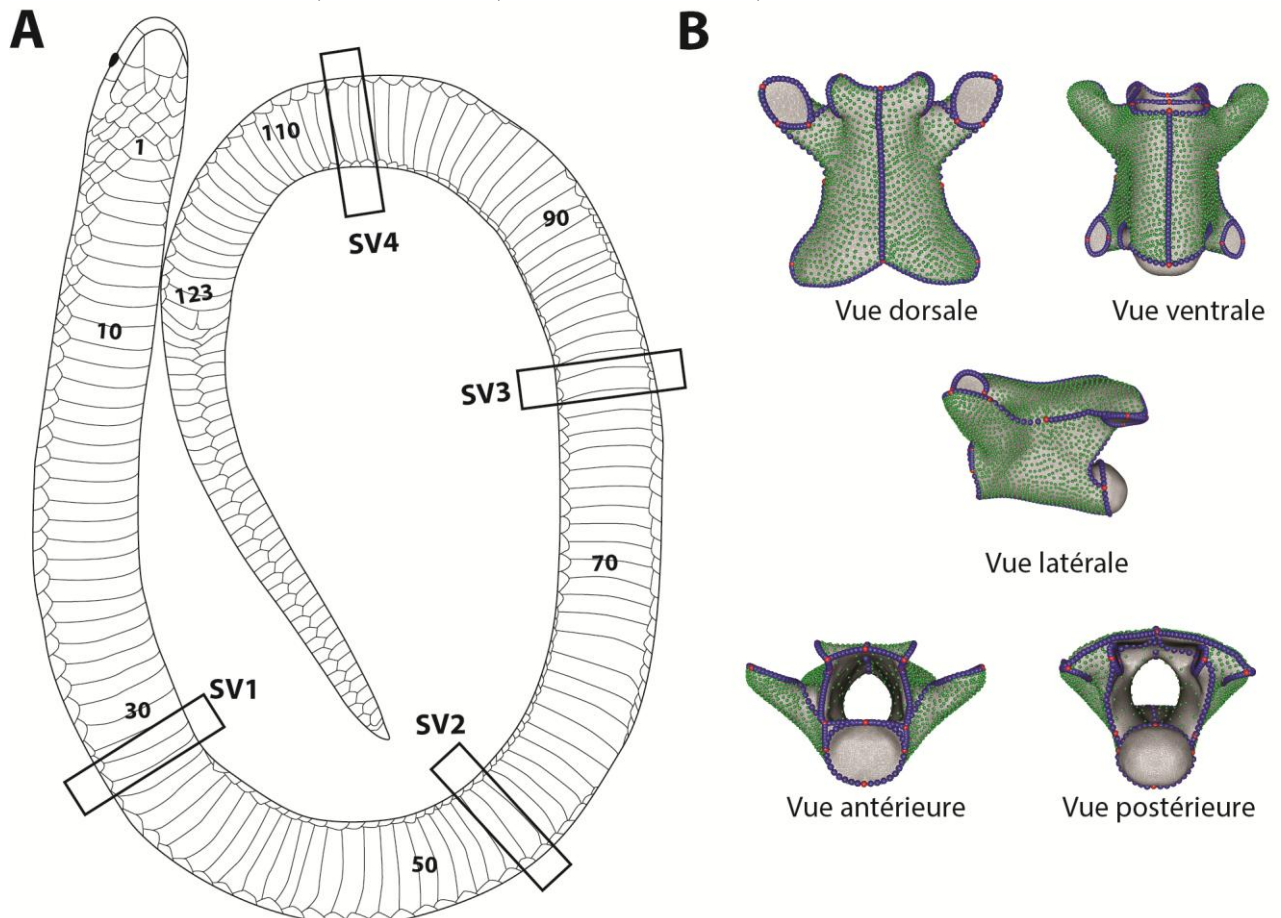


Fig. 2 : A) Représentation schématique d'un serpent avec le compte de ses écailles ventrales de la tête jusqu'au cloaque. Les positions des segments vertébraux considérés (SV 1 à 4) correspondent à 25, 45, 65 et 85% du

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

nombre d'écaillés ventrales de l'individu ; B) *Template* et points-repères utilisés dans l'étude : rouge: points-repères homologues ; bleu: *semilandmarks* de courbe; vert: *semilandmarks* de surface.

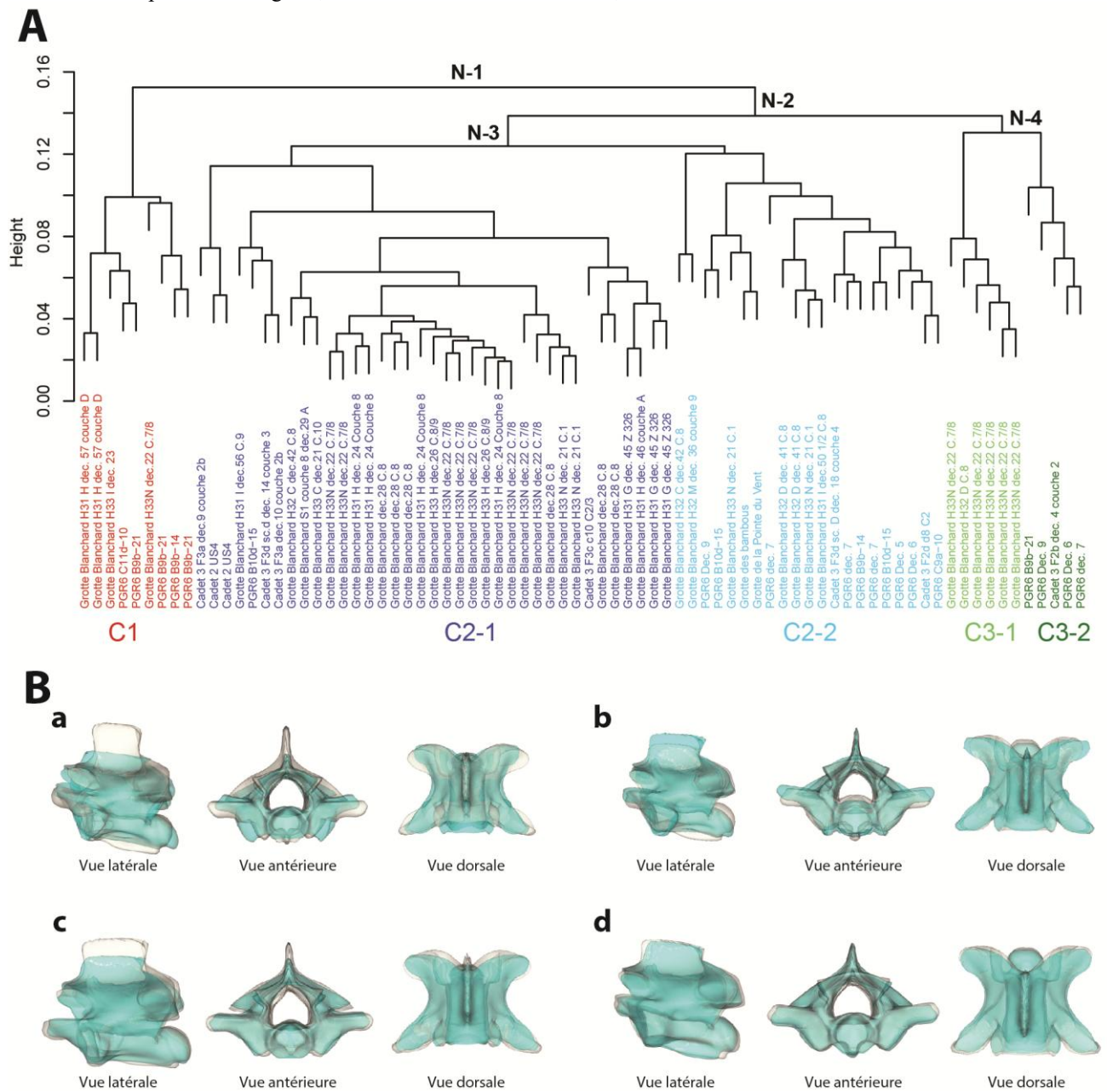


Fig. 3 : A) Arbre de classification hiérarchique (UPGMA) effectué sur l'ensemble des vertèbres fossiles de Guadeloupe, les nœuds principaux (N-1 à N-4) sont indiqués ainsi que les principaux groupes de vertèbres identifiés (C1 à C3). B) Visualisation des formes associées aux différents groupes de vertèbres fossiles dans les analyses CVA : a) Nœud 1: formes des groupes C2/C3 (cyan) et C1 (blanc), b) Nœud 2: formes des groupes C2 (cyan) et C3 (blanc), c) Nœud 3: formes des groupes C2-1 (cyan) et C2-2 (blanc), d) Nœud 4: formes des groupes C3-1 (cyan) et C3-2 (blanc).

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

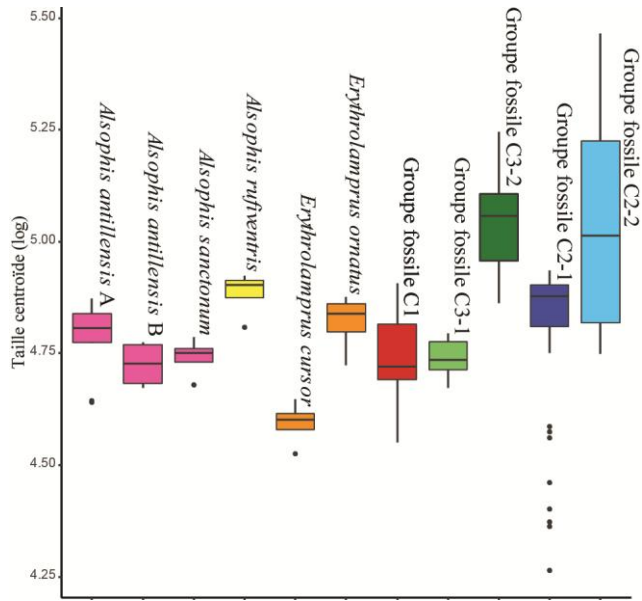


Fig. 4 : Tailles centroïdes des vertèbres de serpents actuels et fossiles inclus dans l'étude.

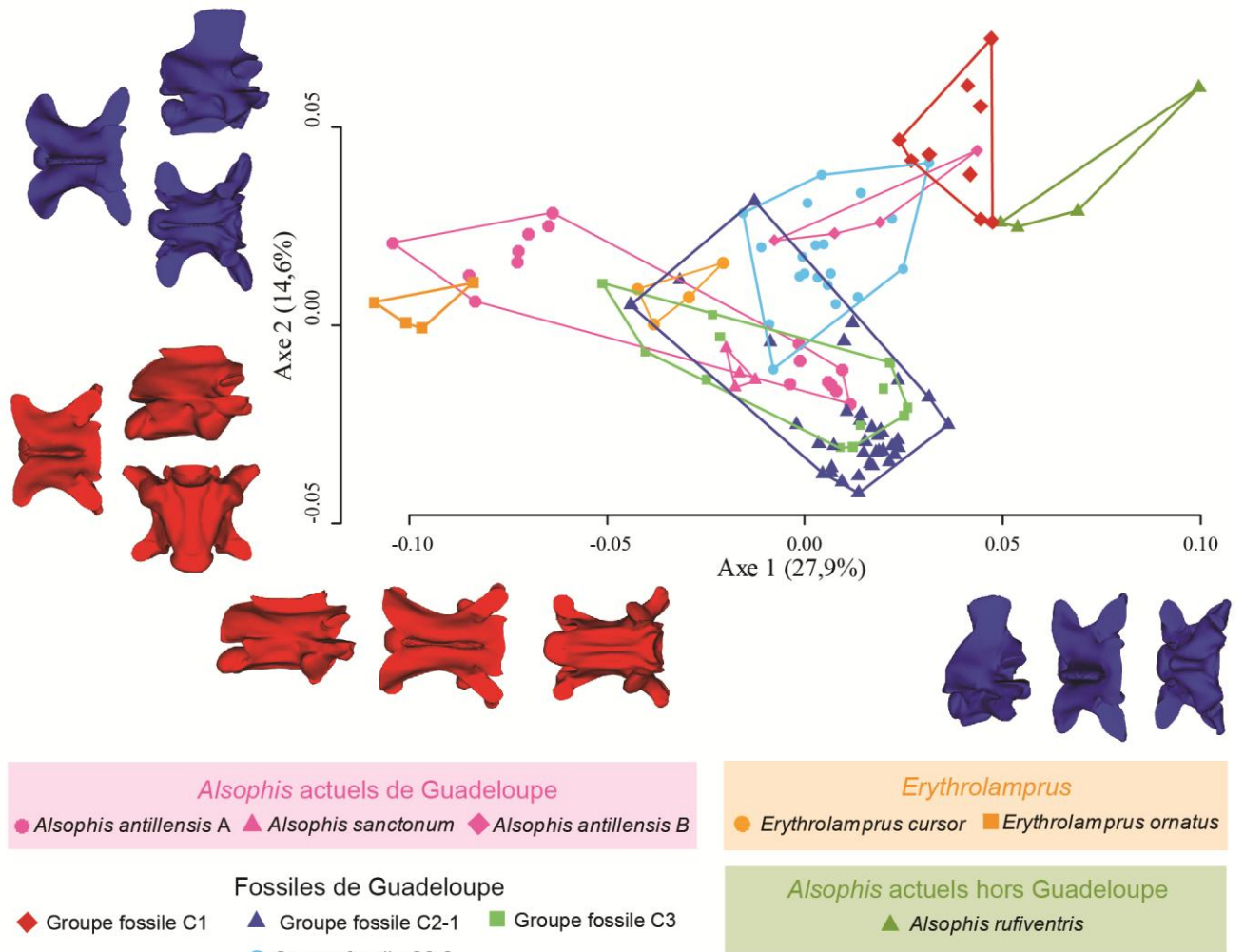


Fig. 5: A) ACP incluant la totalité des vertèbres actuelles et fossiles incluses dans l'étude.

Morphométrie géométrique des vertèbres de couleuvres de Guadeloupe

Site/contexte	Période historique	Période précolombienne	Holocène pré-anthropique	Pléistocène supérieur
Grotte Cadet 2				
US4		2		
Abris Cadet 3		5	2	
Couche 2		4		
Couche 2/3		1		
Couche 4			2	
Grotte Blanchard				
Couche 1		4		
Couche 7/8				15
Couche 8				20
Couche 9				7
Couche 10				1
Grotte de la Pointe du Vent	1			
Grotte des bambous	1			
Grotte Pointe Gros Rempart 6				
Couche 2	5			
Couche 3		11		
Couche 4		4		

Tab. 1 : Provenance et datation des vertèbres de couleuvres analysées. Dates des périodes en âge calendaire : Période historique (à partir de 1492), Période précolombienne (-500 à 1492), Holocène pré-anthropique (-8000 à -500), Pléistocène supérieur (-38 000 à -8 000).

Lieu de conservation	Numéro d'inventaire	Espèce
Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)	MNHN-RA-0.5975	<i>Alsophis antillensis</i> - morphotype A
Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)	MNHN-RA-0.6076	<i>Alsophis antillensis</i> - morphotype A
Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)	MNHN-RA-0.8998	<i>Alsophis antillensis</i> - morphotype A
Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)	MNHN-RA-2012.417	<i>Alsophis antillensis</i> - morphotype A
Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)	MNHN-RA-0.3556	<i>Alsophis antillensis</i> - morphotype B
Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)	MNHN-RA- 1991.1490	<i>Alsophis sanctonum</i>
Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)	MNHN-RA- 1993.1616	<i>Alsophis sanctonum</i>
Museum of Comparative Zoology (Cambridge, USA)	MCZ R-182297	<i>Alsophis rufiventris</i>
Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)	MNHN-RA- 1891.249	<i>Erythrolamprus cursor</i>
Museum of Comparative Zoology (Cambridge, USA)	MCZ R-67137	<i>Erythrolamprus ornatus</i>

Tab. 2 : Liste des spécimens actuels inclus dans cette étude.