HAL
open science

Variations morphologiques du carpométacarpe sur un échantillon de Mimidés provenant des Antilles : existence d'une influence phylogénétique et de facteurs biogéographiques ?

Nicolas Jeantet

To cite this version:

Nicolas Jeantet. Variations morphologiques du carpométacarpe sur un échantillon de Mimidés provenant des Antilles : existence d'une influence phylogénétique et de facteurs biogéographiques ?. Sciences de l'environnement. 2019. dumas-02440851

HAL Id: dumas-02440851

https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02440851v1

Submitted on 15 Jan 2020

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.

Université de Bordeaux
UMR 5199 - PACEA

Mémoire de Master 2 *Sciences et Technologies*

Mention : *Bio-géosciences*

Parcours : *Préhistoire – Géoarchéologie – Archéozoologie*

Variations morphologiques du carpométacarpe chez les Mimidés des Antilles : influence de la phylogénie et de facteurs biogéographiques

JEANTET Nicolas

Sous la direction de Ronan Ledevin et Monica Gala

Année 2018-2019

Université de Bordeaux

UMR 5199 - PACEA

Mémoire de Master 2 *Sciences et Technologies*

Mention : *Bio-géosciences*

Parcours : *Préhistoire – Géoarchéologie – Archéozoologie*

Variations morphologiques du carpométacarpe chez les Mimidés des Antilles : influence de la phylogénie et de facteurs biogéographiques

JEANTET Nicolas

Sous la direction de Ronan Ledevin et Monica Gala

Année 2018-2019

REMERCIEMENTS

Quelques lignes et quelques mots pour remercier toutes les personnes m'ayant apporté soutien et bonne humeur pendant ce stage.

Tout d'abord je souhaite remercier mes encadrants pour leur grande implication dans ce travail qui n'aurait pu aboutir sans leur aide : Ronan Ledevin pour ses conseils, son soutien, sa pédagogie et pour la réalisation du script pour l'utilisation de la morphométrie géométrique, Monica Gala pour son aide à la reconnaissance ostéologique, ses idées pour l'écriture et sa bonne humeur quotidienne.

Je remercie également les différents musées pour les prêts de plusieurs spécimens de Mimidés, Cathy Haget et Arnaud Lenoble pour leur aide concernant la préparation enzymatique des carpométacarpes, Jean-Bernard Huchet pour l'acquisition de certains spécimens. Je remercie également le projet ECSIT pour sa participation à ce manuscrit.

J'exprime une profonde gratitude envers le corps d'enseignant-chercheurs qui accepta mon passage aux rattrapages la première année malgré une longue absence pendant le second semestre.

Je remercie plus personnellement le corps médical de l'hôpital Haut-Lêveque, Benjamin et Pauline sans qui mon accession en deuxième année n'aurait pas été possible.

Je salue mes compagnons de bibliothèque pour les moments comiques passés ensemble.

Toutes mes amitiés envers mes amis de cette belle promotion et des autres années pour m'avoir montré que j'étais entouré de belles personnes. Un immense merci et une éternelle reconnaissance à Laura, Cendrine, Valentin, Maëva, Paco, Jules, Geoffrey, Eva, Pierrick, Justine, Oualid et Antoine... Un simple remerciement manuscrit ne suffit pas, mais toute ma sympathie va vers eux.

Enfin, mes remerciements les plus précieux sont pour ma famille : mes parents, mon frère Fabien et ma sœur Caroline pour leur soutien inconditionnel pendant cette année.

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION 5
2. PRESENTATION GENERALE DES OISEAUX 7
2.1. Généralités 7
2.2. Ostéologie des oiseaux 11
2.3. Passeriformes 14
2.4. Les Mimidés 16
3. MATERIEL 20
3.1. Spécimens actuels 20
3.2. Fiche descriptive par genre 20
4. METHODES 22
4.1. Protocole général 22
4.1.1. Préparation Enzymes 23
4.1.2. La microtomographie à rayons X 23
4.1.3. Analyse d'image 24
4.1.4. Morphométrie traditionnelle et morphométrie géométrique 24
4.1.5. Traitement statistique 26
4.2. Acquisition des critères ostéologiques 27
5. RESULTATS 29
5.1. Clé ostéologique 29
5.2. Analyse morphométrique 31
5.2.1. Asymétrie droite-gauche 31
5.2.2. Comparaison de taille 32
5.2.3. Variation morphologique inter-genre 33
5.2.4. Étude morphologique interspécifique 36

5.3. Comparaison morphométrie et clé ostéologique 40

6. DISCUSSION 41

6.1. La morphologie, témoin de l'histoire phylogénétique du groupe 41

6.2. La biogéographie, second facteur de variation morphologique du carpométacarpe 42

6.3. L'écomorphologie 45

6.4. Relations forme-fonction 46

7. CONCLUSION 49

8. ANNEXES 51

BIBLIOGRAPHIE 57

1. INTRODUCTION

Les îles sont une source d'inspiration pour de nombreux travaux relatant de l'évolution et de l'écologie insulaire (Bellemain et Ricklefs, 2008 ; Ricklefs et Bermingham, 2008). La région d'étude de mon mémoire se concentre sur les Antilles (**Figure 1**). Les Antilles, composées des Grandes Antilles et des Petites Antilles, sont une zone complexe d'un point de vue historique et géographique, fournissant une riche toile de fond pour l'analyse de la biogéographie (Bond, 1963 ; MacArthur, 1996 ; Woods et Sergile, 2001 ; Hedges, 2006 ; Ricklefs et Bermingham, 2008), de la colonisation (Bond, 1948 ; Terborgh *et al.*, 1978), de la diversification (Pregill et Olson, 1981 ; Bellemain et Ricklefs, 2008 ; Ricklefs et Bermingham, 2008) ou encore de l'extinction des espèces d'oiseaux (Biber, 2002 ; Steadman et Franklin, 2015).

Figure 1 : Carte de localisation de la région d'étude. © *Google Maps* - (Point rose : Mexique ; Blanc : États-Unis ; Bleu : Bahamas ; Noir : République-Dominicaine ; Rouge : Guadeloupe ; Vert : Martinique ; Jaune : Sainte-Lucie)

Les relations de distribution entre les espèces d'oiseaux dans les Antilles suggèrent que les radiations locales et les extinctions ont joué un rôle majeur dans la formation des *hotspots*

observés de nos jours (Ricklefs et Bermingham, 2008). Ces derniers sont les produits de changements environnementaux majeurs et de disparitions qui ont eu lieu entre le Pléistocène supérieur et la période actuelle (Steadman et Franklin, 2015). Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer la disparition de la faune endémique : des phénomènes naturels tels que des évènements catastrophiques (e.g. éruption volcanique, changements climatiques ; Ricklefs et Bermingham, 2002 ; Dalsgaard *et al.*, 2007), des activités anthropiques directes (e.g. sur-chasse, anthropisation du milieu, destruction du milieu Steadman et *al.*, 1984 ; Ricklefs et Bermingham, 2001) ou indirectes (e.g. introduction de nouveaux compétiteurs et de nouveaux prédateurs ; Campbell, 1991). Ces changements adaptatifs se reflètent notamment au niveau ostéologique comme par exemple des variations de la mandibule chez des spécimens fossiles et actuelles de Bec-croisé d'Hispaniola et de Merlebleu de l'Est (Steadman et Franklin, 2017), ce qui fait que les oiseaux ont subi des transformations morphologiques au fil de leur évolution (Mayr, 2016).

Les études ostéologiques des collections d'avifaune antillaises fossiles et actuelles permettent de développer nos connaissances de l'évolution des communautés aviaires dans le temps. Ainsi, ce projet de recherche a pour objectif l'étude de la variation d'un os jugé à haut potentiel taxonomique, le carpométacarpe (CMC ; **Figure 2**), chez les Mimidés (une famille de passereaux) qui par leur colonisation des îles antillaises sont un des meilleurs exemples de radiation aviaire dans les Antilles (Hunt *et al.*, 2001). Les Mimidés sont de petites à moyennes tailles (19 à 32 cm), avec de petites ailes, de grandes pattes, une longue queue et un plumage terne (Cody, 2005).

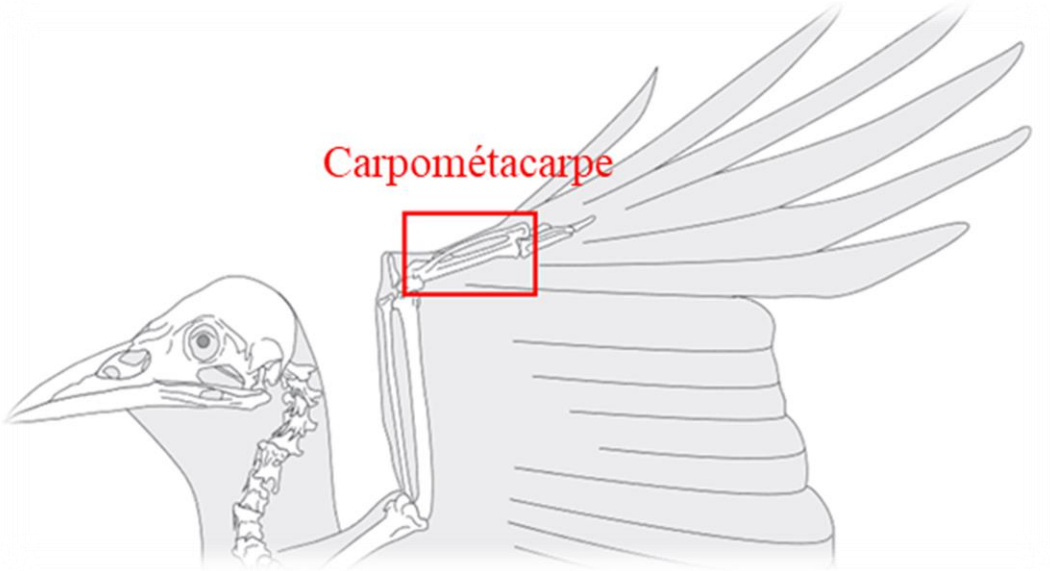


Figure 2 : Localisation du carpométacarpe dans l'aile des oiseaux. Ici un Corbeau freux, *Corvus frugilegus* (Linnaeus, 1758): © 2004 ArcheoZoo.org / Michel Coutureau (Inrap) – Modifié, d'après Parker (Steve). – De l'os au squelette. Paris : Gallimard, 1988. (Les Yeux de la Découverte).

Les deux principaux objectifs de mon étude sont :

Par un travail de reconnaissance ostéologique et de définition de critères d'identifications sur le matériel osseux, le premier objectif est de définir une clé ostéologique pour l'identification des différentes espèces de Mimidés. Plusieurs travaux ont déjà abouti à ce même type de clé d'identification sur des taxons et os différents mais aucun sur l'ostéologie des Mimidés (Moreno, 1985, 1986 et 1987 ; Tomek et Bochenski, 2000 ; Bochenski et Tomek, 2009 ; Tomek et Bochenski, 2009 ; Tomek et Bochenski, 2000). Les données obtenues fourniront des informations quant aux adaptations morphologiques du CMC et les raisons liées à ces variations comme par exemple des changements environnementaux, l'histoire évolutive du groupe ou encore les contraintes associées au vol.

Explorer les différents facteurs pouvant expliquer ces modifications. A l'heure actuelle, la phylogénie moléculaire des Mimidés est relativement bien résolue, et l'objectif de cette partie sera d'analyser les différences phénotypiques inter- et intra-genres associées à l'histoire évolutive du groupe. La biogéographie est le second facteur considéré dans mon étude, et je testerais l'existence de corrélations entre la taille et la forme du carpométacarpe et différentes variables telles que l'adaptation à un milieu spécifique, le mode de subsistance, insularité ou encore la distribution géographique.

Afin de répondre à ces questions, je vais utiliser comme approche l'utilisation conjointe de la morphométrie traditionnelle et géométrique, en m'appuyant sur des scans 3D de CMC réalisés par microtomographie à rayons X.

2. PRESENTATION GENERALE DES OISEAUX

2.1. Généralités

Les oiseaux appartiennent à la classe *Aves* (Linnaeus, 1758) à l'embranchement des *Chordata* et au sous-embranchement des *Vertebrata*. Ils sont classés en ordres, familles, genres, espèces et sous-espèces (Clements *et al.*, 2018). Ils sont principalement différenciés des autres vertébrés par l'existence de plumes recouvrant leur corps, par une fusion de certains éléments osseux, par exemple les os crâniens (Feduccia, 1996 ; Serjeantson, 2009), par un bec édenté et par une transformation des membres antérieurs en ailes. Les oiseaux actuels sont attribués en classification cladistique à la branche évoluée des théropodes (dinosaures à plumes) du Crétacé supérieur (Mayr, 2016) et constituent un groupe monophylétique.

Distribution et habitat

On recense environ 10 000 espèces d'oiseaux dans le monde (Clements *et al.*, 2018), ce qui en font les tétrapodes les plus abondants et dont l'ordre des Passeriformes en représente plus de la moitié. Les oiseaux sont regroupés en fonction de leur distribution spatiale (cosmopolites, migrateurs, sédentaires…) et de leur habitat (oiseaux marins, aquatiques, terrestres ; Serjeantson, 2009). Des oiseaux sont cosmopolites et fréquentent tous les habitats comme par exemple les Turdidés et d'autres comme les pingouins peuplent les milieux froids, les Psittaciformes (perroquets, perruches…) les milieux tropicaux, et l'autruche les milieux chauds et secs comme la savane. Ces peuplements sont associés à de multiples adaptations anatomiques, comportementales et physiologiques (Feduccia, 1996 ; Serjeantson, 2009). Les oiseaux sont sédentaires quand ils occupent la même aire géographique pendant une année. D'autres sont migrateurs et n'occupent pas la même aire biogéographique au cours d'une année pour des raisons de stratégie d'alimentation, de reproduction ou de température (Serjeantson, 2009).

Les oiseaux saisonniers se reproduisent toujours en été à l'exception des zones tropicales où la reproduction n'est pas fixée à un moment précis de l'année. Certains oiseaux ont un territoire de nidification et de reproduction individuel mais beaucoup se reproduisent en colonies tels que les oiseaux marins (Serjeantson, 2009). Le nombre d'œufs varie selon les espèces. Le comportement des oiseaux est largement variable selon les espèces. Ils peuvent faire preuve d'un comportement calme et social (par exemple les sternes et goélands), solitaire et distant (par exemple l'étourneau) au sein de leur espèce ou vis-à-vis d'espèces différentes. Ces comportements sont notamment observables chez les Mimidés (Cody, 2005).

Comportement et alimentation

Outre le vol, les oiseaux se déplacent aussi sur leurs pattes, notamment lorsqu'ils sont à la recherche de subsistance. Les os des membres postérieurs sont adaptés à ce mode de locomotion terrestre. Les oiseaux présentent différentes stratégies de subsistance. Certains sont carnivores, omnivores, insectivores et frugivores. Parmi les carnivores on peut distinguer les chasseurs (e.g. aigles) et les charognards (e.g. vautours). Les omnivores comme les corbeaux ou les pies consomment de petits vertébrés, des insectes, des graines et des fruits. Certains oiseaux comme la mésange bleue vont présenter un régime insectivore et d'autres comme le jaseur boréal vont présenter un régime frugivore.

Morphologie et traits caractéristiques

La capacité de voler n'est pas commune à tous les oiseaux. Certains oiseaux sont inaptes au vol même s'ils sont pourvus d'ailes. Ils sont dits aptères et les ailes sont alors considérées comme des structures vestigiales. Cette perte d'usage du vol peut être la conséquence d'une adaptation sélective des ailes chez certains oiseaux (Serjeantson, 2009). Par exemple, une absence de prédateurs naturels au sol peut engendrer une perte d'aptitude au vol et une augmentation de la masse corporel comme pour l'espèce disparue endémique de l'île Maurice, le Dodo (Serjeantson, 2009). Une réduction des muscles essentiels au vol ne permettant plus d'actionner les ailes est également possible comme chez le Kiwi endémique de Nouvelle-Zélande (Wright *et al.*, 2016). D'autre part, la perte de la fonction primaire des ailes peut aussi être une source d'exaptation secondaire. Cela signifie qu'elles peuvent être remobilisées pour une autre fonction. Par exemple, les ailes des pingouins ne servent pas à voler mais favorisent la nage (Feduccia, 1996).

Chez les oiseaux modernes beaucoup de traits morphologiques sont uniques et sont le résultat d'évolutions comme l'adaptation pour le vol ou le non-vol (Serjeantson, 2009). Dans l'ensemble, les oiseaux sont similaires dans leur organisation anatomique générale mais des variations sont visibles, évidentes ou plus subtiles au niveau de leur morphologie ou de leurs caractéristiques ostéologiques. Ces variations reflètent les interactions étroites existantes entre leur histoire évolutive, leur environnement, leur développement et le comportement de chaque espèce.

Les oiseaux ont un corps compact avec une masse concentrée essentiellement entre les ailes et leur point de gravité localisé sous celles-ci (Feduccia, 1996). La majorité des espèces d'oiseaux a un poids inférieur au kilogramme et une taille ne dépassant pas les 50 centimètres (Proctor et Lynch, 1993). Certains oiseaux font office d'exception comme les ratites, groupe auquel appartient l'autruche qui peut dépasser les 150 kilogrammes (Proctor et Lynch, 1993). Outre la taille et le poids, ils possèdent de nombreuses spécificités communes permettant la distinction entre espèces, les plus importantes étant l'organisation des doigts, le plumage, les ailes et le bec, que je détaille ci-après :

Les oiseaux sont digitigrades, le contact avec le sol se faisant *via* les phalanges des doigts (Serjeantson, 2009). L'ichnologie en paléontologie fournit par exemple des informations essentielles permettant de caractériser des taxons fossiles car l'arrangement et la disposition des doigts diffère selon les oiseaux. L'arrangement anisodactyle est celui retrouvé le plus fréquemment chez les oiseaux : les deuxième, troisième et quatrième doigts sont orientés vers l'avant et le premier doigt situé à l'arrière (l'hallux). Il existe d'autres arrangements tel que les

oiseaux syndactyles (Coraciiformes, par exemple le martin-pêcheur) dont les doigts sont soudés partiellement ; les zygodactyles (Psittaciformes, par exemple les perroquets) avec le deuxième et troisième doigt vers l'avant et le premier et le quatrième doigt vers l'arrière ; et les hétérodactyles (Trogoniformes, par exemple les Quetzal) avec le deuxième et troisième doigt vers l'avant, le premier et le second doigt vers l'arrière (Feduccia, 1996).

Le plumage peut être distingué selon le point d'attache des plumes (Feduccia, 1996) (rémiges, rectrices, tectrices) et leur aspect (duvet, vibrisses). Il a pour fonction d'améliorer l'aérodynamisme lors du vol et d'isoler thermiquement (Feduccia, 1996). Il sert aussi de camouflage (Feduccia, 1996) et joue un rôle majeur lors de la parade nuptiale chez de nombreuses espèces comme par exemple le paon.

Il existe quatre principales morphologies basiques d'ailes (Savile, 1957) : des ailes elliptiques (passereaux) conçues pour manœuvrer dans la végétation dense, des ailes à grande vitesse (oiseaux migrateurs) permettant un vol rapide dans un environnement ouvert, des ailes à grand allongement (oiseaux marins) pour planer sur de longues distances et des ailes larges munies d'interstices (rapaces) pour un envol plus rapide.

Le bec des oiseaux constitué de kératine n'est pas seulement utilisé pour se subsister mais également pour la construction de nid, la défense de territoire et la toilette (Feduccia, 1996). Il existe également une multitude de morphologie de bec reflétant notamment un mode de subsistance particulier (Feduccia, 1996). Par exemple le bec souple et rigide chez les canards pour manger les algues et les invertébrés, le bec lacéré des rapaces, le bec conique des granivores, le bec long et fin des nectarivores (par exemple les colibris), le bec allongé et mince des oiseaux de rivages.

Le dimorphisme sexuel est également présent sous différentes formes chez les oiseaux. Le dimorphisme de taille et le dimorphisme de la couleur du plumage sont deux exemples de dimorphisme qui sont en corrélations avec les comportements reproductifs et sociaux des oiseaux (Owens et Hartley 1998).

Au final, toutes ces adaptations environnementales, comportementales ou développementales se traduisent chez les oiseaux par une grande variation observable sur de nombreux traits anatomiques caractéristiques, fournissant une aide précieuse à la reconnaissance et à la classification taxonomique de ce groupe.

2.2. Ostéologie des oiseaux

Généralités

Les premières études sur l'anatomie aviaire remontent au XVIII ème siècle avec les travaux du naturaliste Brisson. Milne-Edwards, l'un des pionniers de l'ostéologie et de la paléontologie des oiseaux a réalisé d'importants travaux avec ses planches anatomiques.

Leur corps et squelette sont adaptés aux différents modes de locomotions existant : le vol, la nage et le déplacement au sol (Cohen et Serjeantson, 1996). Le squelette avien reflète les diverses évolutions et adaptations comportementales et écologiques mais reste structurellement le même à travers les espèces (Serjeantson, 2009). Pour répondre aux contraintes liées au vol, le squelette allie légèreté et robustesse avec une structure osseuse bien différente de celle des mammifères.

La légèreté du squelette se traduit tout d'abord par sa pneumatisation. Il s'agit de la formation d'alvéoles ou de diverticules remplis d'air dans les os. Certains sont creux et moins abondants en moelle osseuse. Ces os pneumatiques procurent donc un allègement de la masse squelettique mais aussi un système respiratoire complexe et développé favorisant le vol (Serjeantson, 2009). En revanche, le degré de pneumatisation diffère selon les espèces. Il est par exemple élevé chez les aigles, albatros et Sulidae (i.e. fous), mais moindre chez les oiseaux qui effectuent de longues plongées sous-marines comme les pingouins (Gilbert *et al.*, 1981). Chez les oiseaux pratiquant le vol régulièrement, un foramen pneumatique est présent et commun sur certains os comme par exemple l'humérus. L'épaisseur très fine de la corticale est une autre adaptation au vol, ainsi que l'existence d'un bec édenté allégeant le crâne (Serjeantson, 2009). Le squelette ayant gagné en légèreté pour le vol celui-ci s'en retrouve cependant fragilisé. Cette fragilité est compensée par la présence de trabécules intra-osseuses situées aux extrémités des os soumis à la force mécanique exercée durant les étapes du vol (Serjeantson, 2009).

Les membres antérieurs – Ailes

Ici, seuls les ossements des membres antérieurs des oiseaux seront présentés. La description du carpométacarpe qui est l'objet de mon étude, sera quant à elle plus approfondie dans la partie suivante. Les os composant les ailes des oiseaux reprennent la structure de base du membre chiridien (humérus, radius et ulna), ainsi que le carpométacarpe, deux os carpaux et quatre phalanges.

L'humérus est un os long et reconnaissable grâce à la présence du foramen pneumatique dans sa partie proximale et facilement distinguable des autres os de vertébrés. Le radius est un os long et allongé, très difficile à différencier macroscopiquement entre les espèces. L'ulna, au contraire est plus épais que le radius, avec une section transversale triangulaire. Les deux os carpaux se nomment le radial (ou scapholunaire) et l'ulnaire (ou cunéiforme). Respectivement, le premier provient de la soudure du radial et du central, tandis que le deuxième provient de la soudure de l'ulnaire et du pisiforme.

Le carpométacarpe

Au stade juvénile cet os n'est pas entièrement fusionné. A l'âge adulte il est composé de la fusion du métacarpien majeur (métacarpien II) et du métacarpien mineur (métacarpien III) et du métacarpien IV. Comme pour les os longs des oiseaux, il ne possède qu'un point d'ossification et ne croît qu'à partir d'un simple manchon diaphysaire qui assure la croissance de l'os, extrémités articulaires comprises (Laroulandie, 2000). Le CMC est compris dans le poignet avien et est essentiel pour le vol. Le poignet permet d'appliquer d'importantes fonctions pendant le vol (Vazquez, 1992). Par exemple, pendant la descente, la force sera transmise par le carpométacarpe et par l'os cunéiforme à l'ulna empêchant l'hyper-pronation de la main. Pendant le vol plané, la supination de la main sera empêchée par emboîtement du scapholunaire avec le carpométacarpe. La nomenclature détaillée du CMC est décrite ci-dessous et les localisations des zones décrites sont visibles dans l'**Annexe 1**.

Nomenclature du carpométacarpe tirée de Baumel et Witmer (1993).

La *trochlea carpalis* s'articule avec l'os scapholunaire.

La *fovea carpalis cranialis* est localisée à l'extrémité crâniale. L'os scapholunaire s'y insère dedans lors de l'extension de l'articulation du poignet.

L*'os metacarpale alulare* (qui est un os proéminent) est composé du *processus extensorius* et du *processus alularis* où les tendons du *Musculus extensor carpi radialis* s'insèrent.

Le *processus pisiformis* est localisé à l'extrémité proximale de la surface ventrale du carpométacarpe. Le *retinaculum flexorum* (structure fibreuse maintenant les tendons) vient s'y fixer. Il sert également à modifier l'orientation du tendon du *Musculus flexor digitorum*

profundus (le muscle fléchisseur profond des doigts) qui permet l'extension du CMC (Swinebroad, 1954).

Un sillon étroit et variable en profondeur entre le *processus pisiformis* et le *processus alularis*,

La *fossa infratrochlearis* est située à l'extrémité proximale du carpométacarpe. Le *ligament radiocarpo-metacarpale* vient se fixer dans cette zone.

La *fossa supratrochlearis* est une dépression localisée à l'extrémité proximale du côté dorsal du carpométacarpe. Le *ligament dorsal ulnocarpo-metacarpal* vient s'y fixer.

La *fovea carpalis caudalis* située à l'extrémité caudale de la surface articulaire de la *trochlea carpalis*. Lors de la flexion, la *fovea* s'adapte aux bords distaux de l'os scapholunaire.

Une crête proximale du *processus intermetacarpalis* qui peut s'étendre jusqu'à la *fovea carpalis caudalis* et une petite plaque osseuse située à l'extrémité proximale du *sulcus tendinosus* (Tomek et Bochenski, 2000)

Le *processus intermetacarpalis* est un processus de l'os métacarpien majeur. Il peut chevaucher et être fusionné avec le *dorsum* de l'os métacarpien mineur. Il reçoit l'insertion du *Musculus extensor metacarpi ulnaris*. Ce muscle permet la flexion du CMC pendant la transition entre descente et montée de vol (Dial, 1992). Il est principalement actif lors de la remontée du poignet, et coactif avec le *Musculus flexor carpi ulnaris* et stabilise le poignet pendant le vol battant (Dial, 1992 ; Vazquez, 1994).

Le *sulcus tendinosus* est une rainure large sur le dos de l'extrémité distale du radius occupée par les tendons des muscles extenseurs de l'articulation du poignet et passant à travers le carpe dans la main.

La *protuberantia metacarpalis* est un processus prenant la forme d'une bosse. Cette protubérance se situe sur la bordure crânienne de l'os métacarpien majeure. Selon les espèces, ce processus est soit localisé au milieu du métacarpien soit plus distalement.

Le *spatium intermetacarpale* qui sépare le métacarpien II et le métacarpien III du CMC.

Le *facies articularis digitalis major* et le *facies articularis digitalis minor* sont localisés dans la partie distale du CMC.

2.3. Passeriformes

L'ordre des Passeriformes est le plus grand et le plus diversifié de la classe des oiseaux. Les oiseaux de cet ordre sont généralement dénommés « passereaux » mais également surnommés « oiseaux chanteurs ». Sur les 10 000 espèces d'oiseaux existantes, les passereaux en représentent plus de 60% (Sibley et Monroe, 1990 ; Feduccia, 1996 ; Raikow et Bledsoe, 2000 ; Barker *et al.*, 2002 ; Johansson *et al.*, 2008). D'après le Congrès ornithologique international (version 7.1 de 2017) il y aurait 138 familles, 1324 genres et 6494 espèces de passereaux. D'après Barker *et al.*, (2002), cette diversité des passereaux a entre autre fait l'objet de nombreuses études sur la communication vocale, les systèmes d'accouplement, l'élevage, la mise en cache des aliments, et la migration.

Jusqu'au début des années 90, les données taxonomiques de l'ensemble de la faune aviaire reposaient sur des analyses morphologiques mais l'avancée des recherches moléculaires a permis une meilleure compréhension de l'histoire évolutive des passereaux (Ericson *et al.*, 2002, 2003 ; Johansson *et al.*, 2008). Une première analyse moléculaire par hybridation ADN-ADN réalisée par Sibley et Ahlquist en 1990 a permis de produire une hypothèse phylogénétique pour les passereaux. Ce travail a fourni une meilleure compréhension de la diversité des passereaux mais a connu beaucoup de critiques sur les résultats d'analyses ADN considérés trop fixes. Il reste cependant une référence dans le cadre de recherches portant sur des analyses écologiques, phylogénétiques, comportementales, écomorphologiques, éthologique et sur les radiations adaptatives (Raikow et Bledsoe, 2000 ; Ericson *et al.*, 2003 ; Barker *et al.*, 2004 ; Johansson *et al.*, 2008 ; Hackett *et al.*, 2008).

Ces travaux ont ouvert la porte à diverses études qui ont permis l'émergence de nouvelles hypothèses phylogénétiques (Barker *et al.*, 2004). Pour la suite de mon mémoire et dans un souci de compréhension et de simplification, l'hypothèse phylogénétique de Barker *et al.*, (2004) a été privilégiée car étant la plus employée.

Caractéristiques générales

Les passereaux sont très variés en structure, comportement, écologie, plumage et chants. Comme la plupart des oiseaux, les passereaux ont un arrangement des doigts anisodactyle. Ils sont en général de petite taille (i.e. < 25cm), mais certains peuvent atteindre une taille considérable. Le Grand Corbeau par exemple (*Corvus corax* ; Linné, 1758) est le plus grand et le plus lourd des passereaux (une taille allant jusqu'à 69 cm et un poids jusqu'à 1 500 g). Au contraire, le Microtyran à queue courte (*Myiornis ecaudatus*, Orbigny et Lafresnaye, 1837) est

la plus petite espèce de l'ordre des Passeriformes et possède une taille moyenne de 6.5 cm (Fitzpatrick *et al.*, 2004).

Les passereaux ont une distribution mondiale et occupent tous les habitats non-marins à l'exception de l'Antarctique (Johansson *et al.*, 2008). Ils sont dits cosmopolites car occupant diverses niches écologiques (Raikow et Bledsoe, 2000) et leur plus grande diversité se situe sous les tropiques (Jenkins *et al.*, 2013). Concernant la subsistance des passereaux, d'après Johansson *et al.*, (2008), ils exploitent un large éventail de ressources alimentaires et, au sein de ce clade de nombreux groupes ont développé des spécialisations morphologiques pour des régimes variés, notamment les insectivores (e.g. les fauvettes), les nectarivores (e.g. les oiseaux-soleil), les frugivores (e.g. les cotingas), les granivores (e.g. les pinsons), les carnivores (e.g. les pies-grièches) ou les herbivores (e.g. coupeurs de plantes). De plus différentes stratégies alimentaires existent (e.g. chasse aérienne, écorçage, recherche de glands ou de bourgeons). Face à cette diversité alimentaire, le bec en kératine des passeriformes apporte d'importantes informations permettant de faire le lien entre diète et morphologie fonctionnelle.

Histoire évolutive et phylogénétique des Passeriformes

Les plus anciens fossiles de Passeriformes retrouvés datent de l'Eocène inférieur d'Australie et de l'Oligocène supérieur d'Europe. Si l'origine des Passeriformes reste discutée, d'après les données moléculaires ils se seraient diversifiés à partir du Crétacé supérieur (96 à 65 Ma ; Barker *et al.*, 2004 ; Feduccia, 1996). Par la suite ils auraient connu une explosion radiative à la suite de l'extinction Crétacé-Paléocène il y a 66 Ma. La dérive des continents et les changements climatiques ont influencé l'évolution et la biogéographie des oiseaux (Cracraft, 1973). L'origine commune des différentes lignées de passereaux proviendrait du supercontinent Gondwana (Cracraft, 2001 ; Ericson *et al.*, 2002, 2003 ; Edwards et Boles, 2002) qui se fracture et engendre plusieurs vagues d'expansion se poursuivant jusqu'à l'Eocène (53-34 Ma ; Cracraft, 2001 ; Ericson *et al.*, 2002, 2003 ; Barker *et al.*, 2004). Ce phénomène est à l'origine de la grande diversité des passereaux regroupés en trois sous-ordres : Acanthisittidae, Oscines (Passeri) et Suboscines (Tyranni). Les Mimidés, sujets de mon étude, sont une famille appartenant aux Oscines, sous-Ordre caractérisé notamment par le syrinx (Feduccia, 1996). Le syrinx est un organe permettant les vocalisations chez les oiseaux. Chez les Oscines le syrinx est plus développé offrant des vocalisations complexes et variées (Feduccia, 1996 ; Raikow et Bledsoe, 2000).

2.4. Les Mimidés

La famille des Mimidés de la classe *Aves* appartient à l'ordre des Passeriformes, Sous-ordre des Oscines, groupe des Passerida, Super-famille des Muscicapoidea (**Figure 3**). Ce sont des espèces du Nouveau-Monde (Sibley et Ahlquist, 1984, 1990 ; Ericson *et al.*, 2003 ; Barker *et al.*, 2002, 2004 ; Cody, 2005). Les Mimidés sont plus communément appelés « oiseaux-moqueurs » du fait de leur vaste répertoire musical mais aussi de leur faculté à reproduire ou imiter différents chants d'oiseaux (Cody, 2005). Des fiches descriptives simplifiées sur notamment le plumage, la taille, le poids, la distribution et le mode de subsistance des Mimidés sont dans la partie Matériel.

Distribution et habitat

Les Mimidés sont largement distribués à travers le sud-ouest de l'Amérique du nord, les Antilles, l'Amérique centrale, l'Amérique du sud et les îles satellites et isolées du continent américain (Cody, 2005 ; Lovette et Rubenstein, 2007 ; Lovette *et al.*, 2012). Plusieurs niveaux d'endémisme sont observés. Certains sont endémiques des Bahamas et des Grandes Antilles tels que le Moqueur des Bahamas, *Mimus gundlachii* (Cabanis 1855) ou le Moqueur de Socorro, *Mimodes graysoni* (Lawrence, 1871) ou encore le Moqueur gorge-blanche , *Ramphocinclus brachyurus* (Lafresnaye, 1843) endémique des Petites Antilles (Sainte-Lucie et Martinique ; Cody, 2005 ; Barker *et al.*, 2004). D'autres ont une aire de répartition plus étendue tel que le Moqueur polyglotte, *Mimus polyglottos* (Linnaeus, 1758) qui est présent en Amérique centrale, en Amérique du nord ainsi qu'aux Petites Antilles et aux Bahamas (Lovette *et al.*, 2012). Ce dispersement aurait impliqué différentes phases de colonisation indépendantes et radiations associées sur plusieurs îles océaniques (Lovette *et al.*, 2012) et observables par exemple phylogénétiquement dans diverses lignées du genre *Mimus* (e.g. les Moqueurs des Galápagos : *M. graysoni* et *M. gundlachii*).

Phylogénie

Les études quant à leur origine sont très discutées, et supposent une origine nord-américaine de la faune aviaire antillaise par voie maritime (Bond, 1948, 1963 ; Arbogast *et al.*, 2006 ; Lovette *et al.*, 2012). Les Mimidés se sont dispersés à travers le Nouveau-Monde entre 28 et 20 Ma (Cibois et Cracraft, 2004 ; Barker *et al.*, 2004) suite à l'éclatement du Gondwana et aux radiations aviaires qui ont suivi (Feduccia, 1996 ; Ericson *et al.*, 2002 ; Barker *et al.*, 2002 ; Ericson *et al.*, 2003). Aujourd'hui l'histoire phylogénétique des Mimidés est bien établie

et ce groupe est considéré comme monophylétique. On recense 10 genres, 34 espèces et 85 taxons. Les genres décrits sont : *Mimus, Toxostoma, Dumetella, Ramphocinclus, Cinclocerthia, Oreoscoptes, Melanoptila, Melanotis, Margarops et Allenia*. La plupart des espèces possèdent des sous-espèces et sont dites polytypiques, à l'exception de *Dumetella, Melanoptila,* et *Oreoscoptes* qui sont monotypiques. Les genres *Mimus* et *Toxostoma* sont les genres polytypiques les plus abondants, représentant plus de 60% des Mimidés (Cody, 2005). Selon la littérature un cas est à souligner comme le fait que le genre *Allenia* a longtemps été considéré comme une espèce de *Margarops* (*Margarops fuscus ;* (Cody, 2005). Les Mimidés peuvent être partagés en deux clades (**Figure 3**).

Le premier clade regroupe sept genres de Mimidés (**Figure 3**). Il est composé des deux genres de Moqueurs chats d'Amérique centrale et du nord (*Melanoptila* et *Dumetella),* du genre de Moqueurs « bleus » (*Melanotis*) d'Amérique centrale et des quatre genres de Moqueurs endémiques des Antilles : *Ramphocinclus, Allenia, Margarops* et *Cinclocerthia* (Hunt *et al.,* 2001 ; Lovette et Rubenstein, 2007 ; Lovette *et al.,* 2012 *;* **Figure 3**). Les Moqueurs des Antilles ont des distributions qui se chevauchent et sont sympatriques dans les îles de Sainte-Lucie et de Martinique (Hunt *et al.,* 2001). Le genre *Margarops* prolonge sa distribution jusqu'à Porto-Rico et aux Bahamas (Lovette *et al.,* 2012). Le genre *Melanotis* est le taxon frère des autres groupes de Mimidés (*Dumetella, Melanoptila* et les endémiques des Antilles ; Cibois et Cracraft, 2004 ; Lovette *et al.,* 2012). Le genre *Dumetella* est intégré dans les moqueurs des Antilles comme taxon frère de *Ramphocinclus* endémique de Sainte-Lucie et de Martinique (Lovette *et al.,* 2012).

Le deuxième clade est plus diversifié et regroupe les trois derniers genres de Mimidés (**Figure 3** et **Figure 4**). Il inclut les genres *Toxostoma* et *Oreoscoptes* qui sont des Moqueurs continentaux et le genre *Mimus* (Cibois et Cracraft, 2004 ; Lovette et Rubenstein, 2007 ; Lovette *et al.,* 2012). Le groupe des *Mimus* a une distribution remarquable qui inclut plusieurs lignées ayant colonisé et divergé sur des îles isolées/satellites (île de Socorro, Bahamas, Galápagos, île d'Espanola, île de San Cristobal…) mais aussi en Amérique centrale et du sud (Lovette *et al.,* 2012). Le groupe des *Mimus* peut être également partagé en trois différents groupes (**Figure 4**).

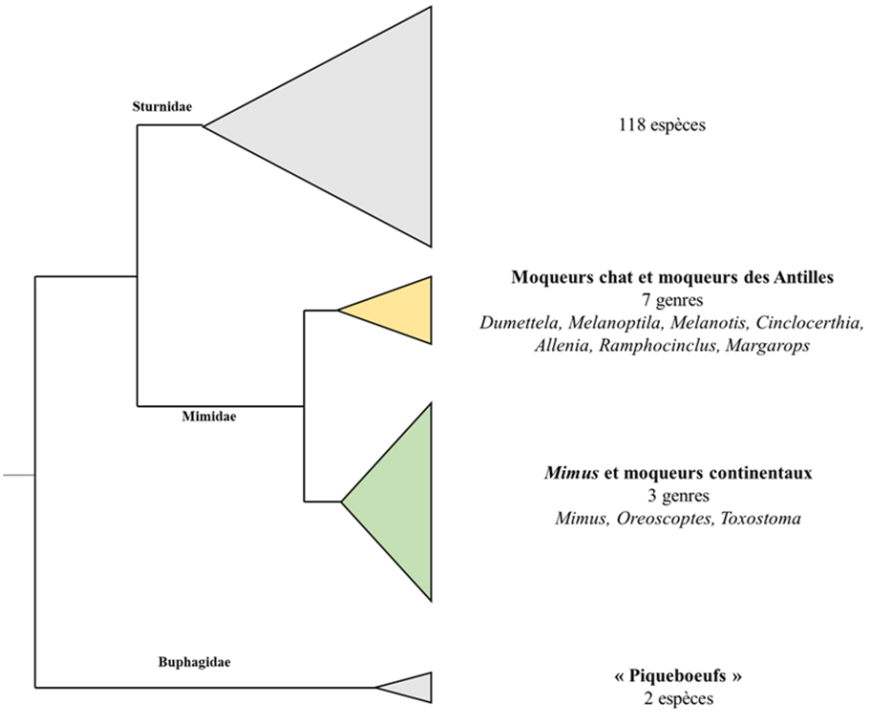


Figure 3 *:* Phylogénie simplifiée des Muscicapoidea modifié d'après Barker *et al.*, (2004). Le triangle jaune représente le clade des Moqueurs endémiques des Antilles et les Moqueurs chats. Le triangle vers représente le clade regroupant les Moqueurs continentaux (*Toxostoma*) et les Moqueurs du genre *Mimus*.

Le premier groupe comprend cinq espèces endémiques d'Amérique du sud (**Figure 4)** parmi lesquelles le Moqueur du Chili, *Mimus thenca* (Molina, 1782) et le Moqueur de Patagonie, *Mimus patagonicus* (Lafresnaye & D'Orbigny, 1837) sont des taxons frères allopatriques. Le Moqueur à dos brun, *Mimus dorsalis* (Lafresnaye & D'Orbigny, 1837) est taxon frère du Moqueur à ailes blanche, *Mimus triursus* (Vieillot, 1818), et ces deux derniers sont groupes frères du Moqueur plombé, *Mimus saturninus* (Lichtenstein, 1823 ; Lovette *et al.*, 2012).

Le deuxième groupe comprend le Moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*), présent en Amérique du nord, et le Moqueur des savanes (*Mimus gilvus*), présent au niveau des tropiques. Selon des analyses ADN nucléaires et mitochondriales, les relations phylogénétiques entres ces deux espèces restent mal définies (Lovette *et al.*, 2012). Le Moqueur de Socorro (*Mimus graysoni*, Lawrence, 1871) est également inclut dans ce groupe (**Figure 4**).

Un autre clade regroupe aussi les Moqueurs endémiques des îles Galápagos et des Bahamas : le Moqueur des Galápagos, *Mimus parvulus* (Gould, 1837), le Moqueur de San Cristobal, *Mimus melanotis*, (Gould, 1837), le Moqueur d'Espanola, *Mimus macdonaldi* (Ridgway, 1890), le Moqueur de Floreana, *Mimus trifasciatus* (Gould, 1837), et le Moqueur des Bahamas (*Mimus gundlachii ;* Lovette *et al*, 2012). Ce dernier est le taxon frère des Moqueurs des Galápagos (Lovette *et al.*, 2012 ; **Figure 4**).

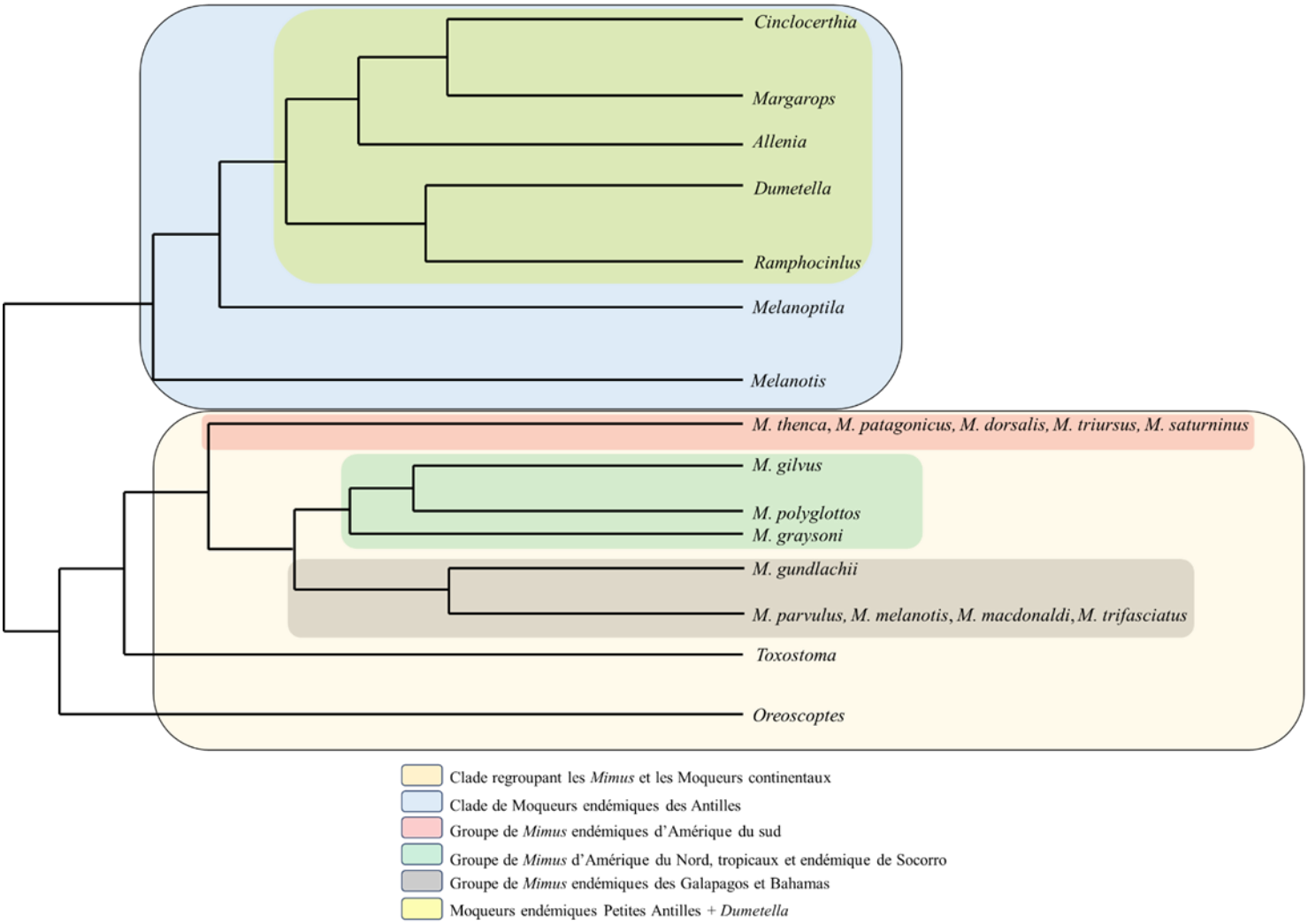


Figure 4 : Phylogénie simplifiée des Mimidés, modifié *d'après Lovette et al.*, (2012).

3. MATERIEL

3.1. Spécimens actuels

Pour cette étude sept genres et neuf espèces ont été échantillonnés, pour un total de 61 spécimens. Cela couvre la majorité des genres (10) et un tiers des espèces (34) de Mimidés connus à ce jour. Toutefois, six spécimens ont été écartés du corpus pour deux raisons : traitement des scans non réalisable **(**une substance radioabsorbante recouvrait le squelette et empêchait l'analyse d'un Moqueur chat et un Moqueur gorge-blanche**)**, matériel non conforme pour un scan **(**un Moqueur chat, un Moqueur grivotte, un Moqueur roux et un Trembleur brun contenaient du plomb**)**. L'échantillonnage se compose finalement de 55 spécimens ayant chacun un numéro de catalogue (**Annexe 2** et **Annexe 3**).

Certaines espèces comme le Moqueur gorge-blanche (*Ramphocinclus brachyrus*) ont pu être intégrées au corpus malgré leur rareté et leur statut d'espèce menacée. Le nombre de spécimens est plus limité que pour les autres taxons, mais cela fourni d'importantes informations sur des taxons souvent inaccessibles Les spécimens proviennent de différentes institutions : Laboratoire PACEA de l'Université de Bordeaux, le Musée Edgar Clerc de Guadeloupe (MEC), le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), le Natural History Museum de Londres (NHM), le Royal Ontario Muséum de Toronto (ROM), le Smithsonian Institution, National Museum of Naturaly History de Washington (USNM), l'University of Michigan Museum of Zoology de Ann Arbor (UMMZ) et le American Museum of Natural History de New York (AMNH). Les espèces proviennent des Etats-Unis, des Petites Antilles (Guadeloupe, Martinique, Sainte-Lucie), des Bahamas, et du Mexique (**Tableau 1** ; **Annexe 2** et **Annexe 3**). L'échantillon ne comprend aucun juvéniles car seuls des spécimens ayant le carpométacarpe fusionné ont été sélectionnés (critère de reconnaissance d'os adulte) et les spécimens ne sont pas tous sexués rendant impossible le test d'un potentiel dimorphisme sexuel. L'ensemble des CMC ont une taille allant de 14mm à 23mm.

3.2. Fiche descriptive par genre

Chaque espèce représentée dans ce corpus d'étude est brièvement décrite dans le tableau ci-dessous (**Tableau 1**).

Nom commun	Moqueur grivotte, *Allenia fusca* (Statius Müller, 1776)	Trembleur brun, *Cinclocerthia ruficauda* (Gould, 1836)	Moqueur chat, *Dumetella carolinensis* (Linnaeus, 1766)
Plumage	Brun	Brun	Gris
Taille (cm)	23	23-26	21-24
Poids (g)	53-98	43-71	23-56
Habitat	Forêt	Forêt	Arbustes
Subsistance	Frugivore	Omnivore	Omnivore
Lieu subsistance	Arboricole	Mixte	Sol
Déplacement	Mixte	Mixte	A terre
Mouvement	Sédentaire	Sédentaire	Migrateurs
Comportement	Calme	Calme	Calme
Reproduction	Mai-Juin	Mars-Juillet	Avril-Juin
Distribution	Petites Antilles	Petites Antilles	Etats-Unis
Total spécimen	16	5	5
Latéralisation	7 droits et 9 gauches	3 droits et 2 gauches	3 droits et 2 gauches
Provenance	PACEA, MEC	PACEA, MEC, MNHN	AMNH, NHM, USNM

Nom commun	Moqueur des savanes, *Mimus gilvus* (Vieillot, 1808)	Moqueur des Bahamas, *Mimus gundlachii* (Cabanis, 1855)	Moqueur polyglotte, *Mimus polyglottos* (Linnaeus, 1758)
Plumage	Gris	Gris-brun	Gris
Taille (cm)	23-26	28	23-28
Poids (g)	46	57-85	36-56
Habitat	Ouvert	Ubiquiste	Ouvert
Subsistance	Omnivore	Omnivore	Omnivore
Lieu subsistance	Mixte	Mixte	Sol
Déplacement	Mixte	Mixte	Mixte
Mouvement	Sédentaire	Sédentaire	Sédentaire
Comportement	Mixte	Territorial	Territorial
Reproduction	Janvier-Septembre	Fevrier-Juillet	Mars-Aout
Distribution	Antilles	Bahamas et Grandes-Antilles	Etats-Unis
Total spécimen	4	5	6
Latéralisation	2 droits et 2 gauches	3 droits et 2 gauches	4 droits et 2 gauches
Provenance	PACEA, MEC	USNM, ROM	MNHN, USNM, ROM

Nom commun	Moqueur roux, *Toxostoma rufum* (Linnaeus, 1758)	Moqueur corossol, *Margarops fuscatus* (Vieillot, 1808)	Moqueur gorge-blanche, *Ramphocinclus brachyurus (Vieillot, 1818)*
Plumage	Roux	Brun	Brun
Taille (cm)	24-30	28-30	20-23
Poids (g)	61-89	75-142	48
Habitat	Ubiquiste	Ubiquiste	Ouvert
Subsistance	Omnivore	Omnivore	Omnivore
Lieu subsistance	Sol	Arboricole	Sol
Déplacement	Mixte	Mixte	A terre
Mouvement	Mixte	Sédentaire	Sédentaire
Comportement	Territorial	Territorial	Calme
Reproduction	Avril-Mai	Decembre-Septembre	Avril-Aout
Distribution	Etats-Unis	Antilles	Petites-Antilles
Total spécimen	3	8	3
Latéralisation	1 droit et 2 gauches	4 droits et 4 gauches	1 droit et 2 gauches
Provenance	MNHN, USNM, NHM	PACEA	MNHN, UMMZ

= endémique

Tableau 1 : Tableau descriptif du corpus d'échantillons, d'après des informations issues de Cody (2005) et Raffaele *et al*,. (2003).

4. METHODES

4.1. Protocole général

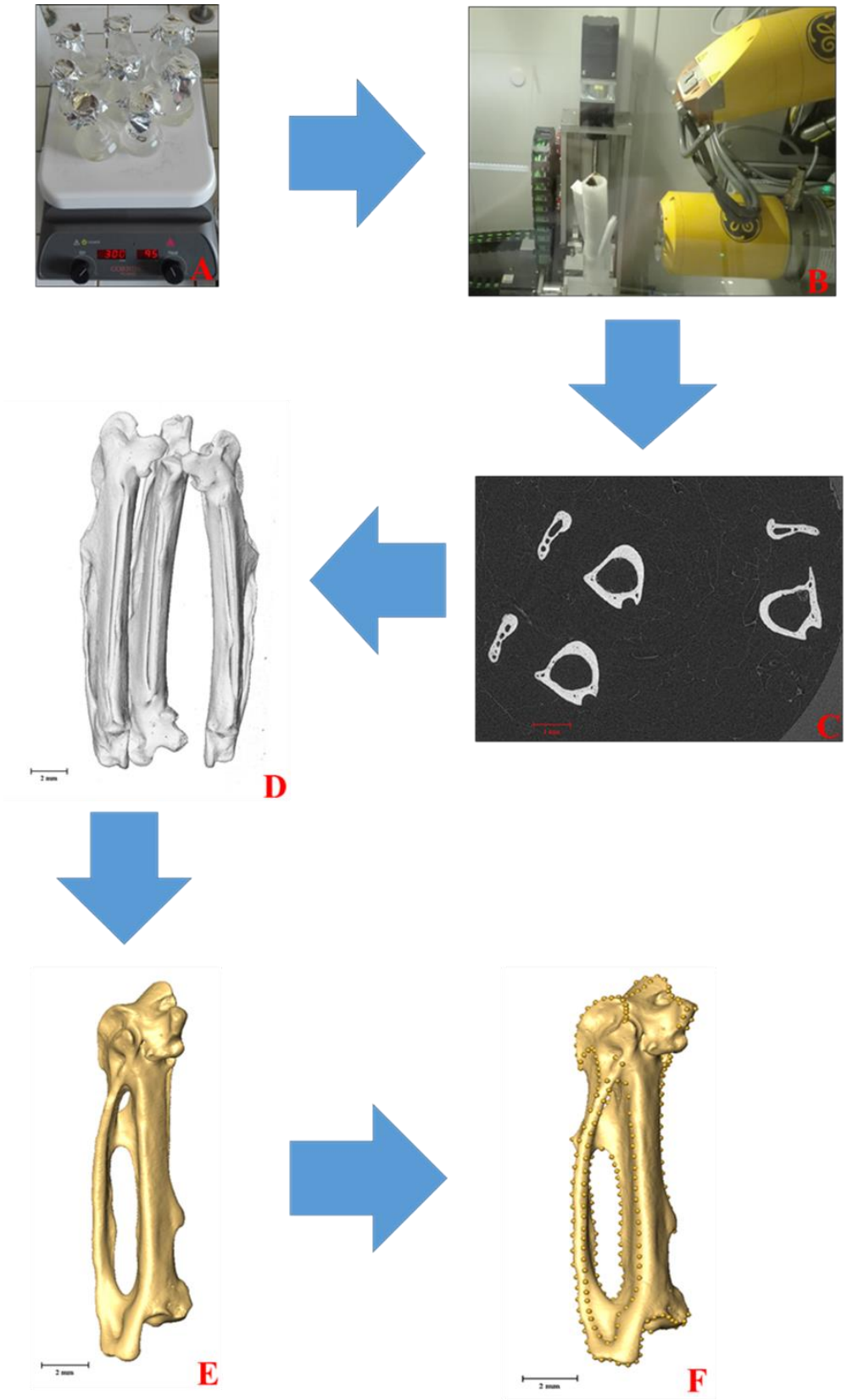


Figure 5 : Protocole général employé pour mon étude. A : Préparation enzymatique - B : Acquisition µCT - C : Reconstruction du scan - D : *Volume rendering* - E : Extraction de l'isosurface - F : Positionnement des points homologues et semi-homologues (*landmarks*). L'échelle sur l'ensemble des images est égale à 2mm.

4.1.1. Préparation Enzymes

Quinze CMC sont arrivés non préparés avec des résidus de chair que j'ai nettoyé en suivant un protocole à base d'enzymes. Ces dernières vont digérer les résidus de chair restant (durée totale < 36h ; **Figure 5** A). En amont de la phase de digestion, les plus gros morceaux de chair ont été retirés à l'aide d'un scalpel afin de faciliter l'action enzymatique. Dans un bécher placé sur une plaque chauffante, le CMC à nettoyer est ensuite trempé dans un bain contenant un mélange de 7 cl d'eau et de 0.5 ml de chaque enzyme (Savinase et Lipase) ainsi qu'un agitateur magnétique. La température (90°C) et le mélange constant de la solution (300 tours/min) sont les paramètres majeurs permettant une action enzymatique optimale. Une fois nettoyés les ossements sont récupérés, séchés et annotés. La solution enzymatique est recueillie et désactivée par ajout de javel.

4.1.2. La microtomographie à rayons X

Le mot tomographie vient du grec *tomos* (coupes) et *graphia* (description) (Weber et Bookstein, 2011). La microtomographie à rayons X (*µCT*) est une technique d'imagerie radiographique non-destructive permettant d'accéder à la structure interne des objets analysés à une résolution micrométrique (la taille voxel), et de produire des volumes et des modèles 3D virtuels à partir de l'empilement de radiographies 2D (Abel *et al.*, 2012). Lors de l'acquisition l'objet est placé sur un support pivotant autour d'un axe de rotation (**Figure 5** B). Une source à rayons X (RX) émet un faisceau traversant l'objet avant d'être capté par un détecteur enregistrant le signal. Cette opération est répétée à 360° sous différents angles. Les radiographies obtenues traduisent l'atténuation des rayons par la matière, qui résulte de l'absorption et de la diffusion des RX à travers l'objet (Weber et Bookstein, 2011). Plus la matière est dense, plus l'atténuation est importante.

Différents paramètres sont à considérer lors de l'acquisition, qui affecteront la qualité du scan. Les plus importants sont notamment la taille de voxel (i.e. pixel en 3D, isométrique dans mon cas et allant de 10µm à 17µm), la tension (100 kV), l'intensité (120 µA), le temps d'exposition (500ms), le nombre de radios (2550) et l'utilisation d'un filtre (0.1mm de cuivre). Une fois le matériel scanné le volume est produit sous la forme d'une succession de coupes (Weber et Bookstein, 2011) qui peuvent être analysées à l'aide de divers logiciels tels qu'Avizo, VGStudio ou ImageJ (**Figure 5** C).

Cette technique de numérisation et de préservation virtuelle de l'objet procure de nombreux avantages. D'une part, la tomographie en général facilite le partage et l'accès à du

matériel fossile rare et/ou inaccessible (Cunningham *et al.*, 2014). C'est une technique non-destructive rendant possible une représentation du matériel en 3D. Elle permet également de révéler et d'accéder à des détails très fins non visibles avec d'autres approches (Rahman *et al.*, 2012). Outre les détails, les manipulations, mesures, observations, analyses de données et comparaisons entre différents objets peuvent être répétées infiniment (Balzeau, 2015).

Cependant, l'approche µCT montre quelques limites. C'est une méthode relativement coûteuse et potentiellement difficile d'accès. Les données créées sont très volumineuses, et il est donc nécessaire d'avoir un espace de stockage conséquent (Weber et Bookstein, 2011). La microtomographie est aussi limitée quant à la taille des objets à scanner. Elle est utilisable principalement pour des objets de taille allant jusqu'à quelques dizaines de centimètres maximum (25cm * 40cm dans le cas du microscanner du LabEx LaScArBx). Finalement, des précautions sont à prendre si des analyses ADN sont envisagées après le scan, même si il a été montré que les microscanners courants ne détérioraient pas l'ADN (Immel *et al.*, 2016).

4.1.3. Analyse d'image

Le scan réalisé, pour chaque échantillon la surface a été modélisée. Pour cela, je me suis servi du module *Isosurface* d'Avizo (version 9.3.0), permettant de visualiser tous les voxels ayant une valeur de niveau de gris supérieure à un seuil choisi (Wils, 2016). Ce rendu de surface fourni plus de détails qu'un rendu volumique (Weber et Bookstein, 2011 ; **Figure 5** D) et permet de créer une surface triangulée manipulable et sur laquelle des mesures peuvent être réalisées (**Figure 5** E). L'outil *Surface Editor* permet si besoin de nettoyer localement les surfaces.

Parfois l'observation de la surface 3D de la zone d'intérêt n'est pas possible à partir d'une isosurface, par exemple lorsque celle-ci ne peut être différenciée des autres parties du scan en raison d'un contraste de densité trop proche. Cela a été le cas pour certains carpométacarpes qui étaient en connexion avec les os annexes. J'ai alors dû segmenter semi-automatiquement le CMC en me servant des outils baguette magique et pinceau. L'objectif est ici d'attribuer une couleur (ou label) aux pixels de la zone à garder (Wils, 2016).

4.1.4. Morphométrie traditionnelle et morphométrie géométrique

La morphométrie géométrique (GMM) est une méthode dérivée de la morphométrie « traditionnelle » et une méthode d'analyse comparative permettant de quantifier et de décrire la taille et la forme d'objets biologiques (ou non) en deux ou trois dimensions (Cooke et

Terhune, 2015). La morphométrie traditionnelle se concentre sur la collection et la comparaison de distances linéaires, d'angles et/ou de ratios pour échantillonner la forme d'un objet (Slice *et al.,* 2008). Cette méthode ne permet pas de caractériser la forme détaillée d'un objet, c'est pourquoi, vers la fin des années 1970 Fred. L. Bookstein développa la morphométrie géométrique et en devint un des pionniers (Metairie, 2014).

Dans cette étude, la morphométrie traditionnelle a été utilisée pour la mise en place de clés de détermination sur des critères ostéologiques du carpométacarpe. La technique de morphométrie géométrique que j'ai choisie repose sur l'acquisition, le traitement et l'analyse de points homologues dans un système de coordonnées cartésiennes (*landmarks* en anglais). La GMM est employée dans de nombreux domaines de recherche dont l'anthropologie, la paléontologie ou la biologie au sens large (Mitteroecker et Gunz, 2009). A l'aide des points homologues (ou non) la comparaison des variations morphologiques entre taxons grâce à la quantification précise des variations de taille et de forme peut s'effectuer (Metairie, 2014). On distingue les points homologues et les points semi-homologues (*semilandmarks* en anglais) qui ont chacun un mode d'acquisition et de traitement différent. Les points homologues sont des points fixes, repérables sur un endroit d'intérêt retrouvable sur chaque spécimen de l'échantillon étudié. Cela peut être une dépression sur une surface d'un os ou un foramen nourricier par exemple. Les points semi-homologues sont des points sélectionnés par exemple le long d'une courbe positionnée sur une structure d'intérêt définie par un point de « départ » et un point d'arrivée. Les points semi-homologues sont mobiles et équidistants les uns de autres.

Attribution, placement et analyse des points homologues et semi-homologues

Chaque point homologue et semi-homologue a été placé de façon précise et ordonnée. Ils sont détaillés dans les **Annexe 4** et **Annexe 5** . Au total, 261 points ont été placés sur chaque carpométacarpe **:** Cinq points homologues et 256 points semi-homologues placés sur les zones d'intérêt que j'ai sélectionné lors de l'étude ostéologique. Au total, 15 zones ont été déterminées (**Annexe 6**) et les zones 1, 7, 12 et 14 ont été reprises et inspirées des travaux de Kessler, (2015). Après la prise des points j'ai procédé à l'alignement Procrustes des conformations. Le principe de superposition Procrustes permet par différentes standardisations de comparer les conformations géométriques des spécimens analysés (Mitteroecker et Gunz, 2009 ; Cucchi *et al.,* 2015). Cette procédure se réalise en trois étapes :

1) La translation des configurations des points pour qu'ils partagent le même centre de gravité (Mitteroecker et Gunz, 2009). Cette étape supprime l'effet de position (Cucchi *et al.,* 2015).

2) La normalisation des configurations de points afin de supprimer les variations liées à des différences de taille isométriques (Cucchi *et al.,* 2015).
3) La troisième étape est la rotation des points dans l'espace afin d'orienter tous les spécimens analysés de façon homologue. Pour ce faire l'approche Procrustes cherche à minimiser le carré de la somme des distances euclidiennes (Mitteroecker et Gunz, 2009). Cette étape supprime l'effet de rotation (Cucchi *et al.,* 2015).

Ces trois étapes permettent la création de nouvelles coordonnées ajustées : les coordonnées Procrustes.

Sliding des points semi-homologues

Pour pouvoir analyser les points placés de façon semi-homologue, une phase de sliding est nécessaire, permettant de les rendre comparables entre eux. Les points sont autorisés à glisser le long d'une tangente à la courbe jusqu'à minimiser la différence de conformation entre les structures (Mitteroecker et Gunz, 2009 ; Weber et Bookstein, 2011 ; Cucchi *et al.,* 2015). Ils sont ensuite projetés sur la surface analysée. Il est nécessaire d'avoir le même nombre de points sur l'ensemble des spécimens et d'avoir pour les courbes un point de départ qui correspond géométriquement (Mitteroecker et Gunz, 2009).

4.1.5. Traitement statistique

L'analyse statistique en morphométrie géométrique est réalisée sur les coordonnées Procrustes pour des questions relatives à la forme, et sur la taille centroïde pour des questions relatives à la taille de l'objet. La taille centroïde (TC) correspond à la mesure d'échelle ou de la taille globale principalement utilisée dans l'analyse Procrustes (Mitteroecker et Gunz, 2009). La TC d'un objet correspond à la racine carrée de la somme des carrés des distances entre son centre de gravité et chacun de ses points (Cucchi et *al.,* 2015). Toutes les statistiques et visualisations ont été réalisées sous le logiciel RStudio (version 3.5.3) avec l'utilisation des packages *Morpho* (Schlager, 2019), *ade4* (Dray et Dufour, 2007), *rgl* (Adler et Murdoch, 2019*)* et *geomorph* (Adams et *al.,* 2019) ainsi que sous le logiciel MYSTAT (version 12.02.00).

Plusieurs jeux de données ont été construit : un premier pour l'étude asymétrique regroupant des CMC gauches du genre *Allenia* et un second pour l'étude morphologique inter-générique et interspécifique. Des analyses en composantes principales (ACP) sur la matrice de corrélation ont été réalisées sur les coordonnées Procrustes, et pour chaque ACP les cinq premiers axes de forme (représentant chacun plus de 5% de la variance) ont été conservés pour

les analyses. L'ACP transforme des variables corrélées en nouvelles variables non corrélées appelées composantes principales, et permet de résumer l'information contenue par les variables d'origine sur quelques axes synthétiques. Cette réduction du nombre de variables permet d'observer la distribution des échantillons le long des axes d'ACP, et de réaliser des tests statistiques plus robustes. En effet, de nombreux tests sont affectés au regard de l'échantillonnage, le nombre de variables ne devant pas dépasser le nombre de spécimens. Pour mon étude, j'ai donc réalisé une ACP*asym* sur le premier jeu de données pour l'étude de l'asymétrie et une ACP*inter* pour l'étude morphologique du CMC sur le second jeu de données.

Une régression linéaire sera effectuée pour savoir si la taille centroïde est un bon proxy de la taille corporelle. Les données de la taille centroïde et de la taille corporelle correspondent à des moyennes pour chaque genre de Mimidés compris dans cette étude. La significativité des résultats l'analyse de taille est testée par des analyses de variance (ANOVA). Les différences de forme entre les groupes ont été testées à l'aide d'analyses de variance multivariées (MANOVA) effectuées sur les cinq premiers axes des ACP et représentés sous forme d'un tableau.

Les différences de forme ont été visualisées le long des axes de l'ACP*inter* en calculant des configurations hypothétiques à des coordonnées connues. Pour chaque figure d'ACP, la carte de déformation est associée à l'axe de forme correspondant.

4.2. Acquisition des critères ostéologiques

Plusieurs travaux ont déjà fait objet de clé ostéologique pour l'identification d'ossements aviaires (Jánossy, 1983 ; Moreno, 1985, 1986, 1987 ; Cuisin, 1989 ; Ujhelyi, 1992, 2016 ; Tomek et Bochenski, 2000 ; Bochenski et Tomek, 2009 ; Tomek et Bochenski, 2009). Le but de ce travail est de créer une clé ostéologique préliminaire pour l'identification du carpométacarpe des neuf espèces de Mimidés présentes dans mon matériel d'étude. Seuls les caractères évidents définissant le mieux certains taxons ont été choisis ici. Ceux-ci ont été repris et inspirés de Kessler (2015). Pour les parties ostéologiques, les terminologies anatomiques sont issues de Baumel et Witmer (1993).

Les caractères choisis sont : la forme du *processus extensorius* en vue latérale, la forme du margo entre la *trochlea carpalis* et le *processus extensorius* en vue latérale, la forme du *facies articularis digitalis minor* médio-distale, la forme de la crête intermetacarpale en vue médiale, et la forme en vue distale du *sulcus tendineus* (**Figure 6**). Les observations effectuées

sont le fruit de mes interprétations et fonction de l'étude de chacun des CMC de mon jeu de données (**Figure 7**).

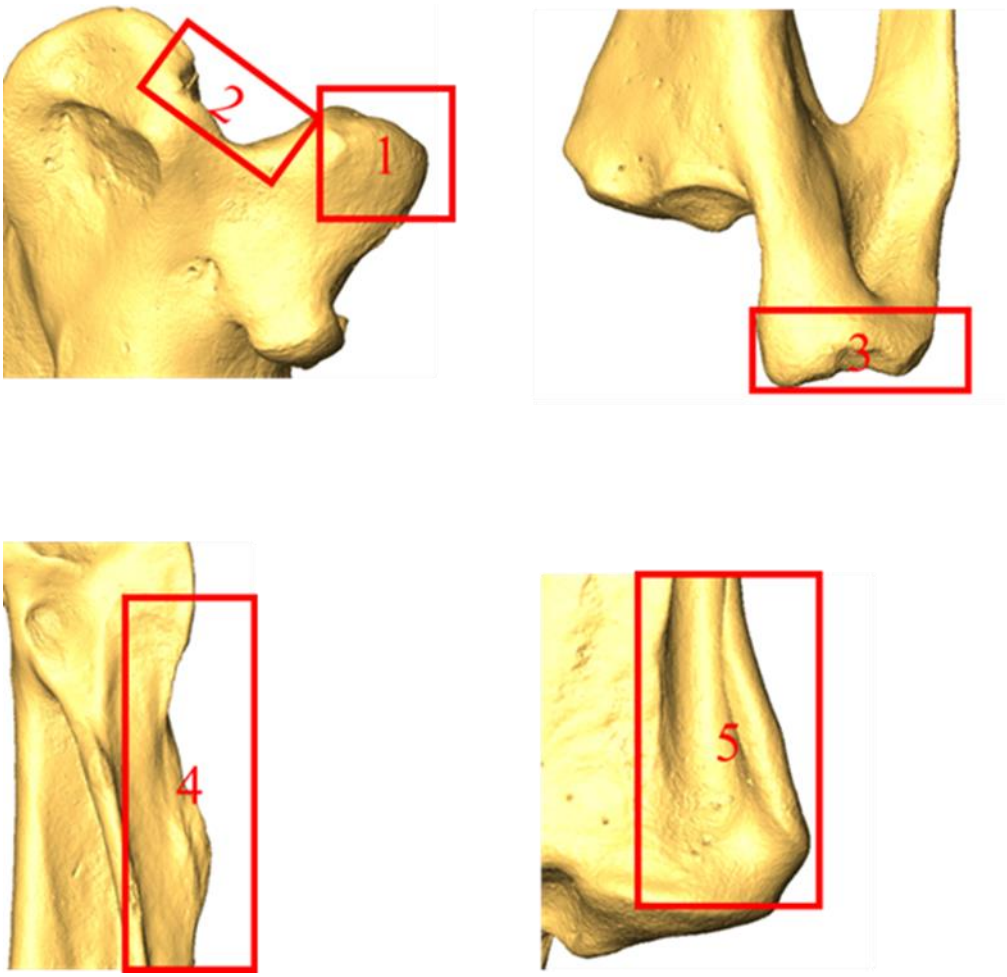


Figure 6 : Caractères sélectionnés pour la clé ostéologique. **1** : forme du *processus extensorius* (vue latérale) - **2** : forme du margo entre la *trochlea carpalis* et le *processus extensorius* en (vue latérale) - **3** : forme du *facies articularis digitalis minor* (vue médio-distale) - **4** : forme de la crête intermetacarpale (vue médiale) - **5** : forme du *sulcus tendineus* (vue distale).

5. RESULTATS

5.1. Clé ostéologique

Pour l'ensemble des caractères sélectionnés, plusieurs formes ont été identifiées (**Figure 7**).

Trois formes différentes pour le *processus extensorius* : **A** : Une forme arrondie et relativement droite en distal - **B** : Une forme arrondie mais avec une légère dépression - **C** : Une forme arrondie mais oblique en distal - **D** : Une forme anguleuse.

Trois formes différentes pour la forme du margo entre la *trochlea carpalis* et le *processus extensorius* : **E** : Une forme arrondie et un petit « bourrelet » proche de la *trochlea carpalis* - **F** : Une forme arrondie - **G** : Une forme plus arrondie et profonde.

Cinq formes pour le *facies articularis digitalis minor* : **H** : Une forme plate - **I** : Une forme plate mais une pente latéro-médiale - **J** : Une forme plate mais avec une légère dépression et une légère pente latéro-médiale - **K** : Une forme plate avec une légère dépression - **L** : Une forme avec une dépression marquée.

Trois formes pour la crête intermetacarpale : **M** : Une forme droite, légèrement bombée au niveau du *processus intermetacarpalis* - **N** : Une forme droite et moyennement bombée au niveau du *processus intermetacarpalis* - **O** : Une forme courbée et bombée au niveau du *processus intermetacarpalis*.

Deux formes pour la forme du *sulcus tendineus* : **P** : La crête médiale se termine avant la crête latérale - **Q** : La crête médiale et la crête latérale se terminent au même niveau en distal.

Clés d'identification : Tableau 2

L'identification s'effectue à partir du *sulcus tendineus*, puis le crête intermetacarpale, le *facies articularis digitalis minor*, le margo entre la *trochlea carpalis* et le *processus extensorius* et enfin la forme du *processus extensorius*.

Certain caractères (lettres en gras dans le **Tableau 2**) permettent une première identification de l'espèce. Des caractères supplémentaires (lettres en rouge dans le **Tableau 2**) permettent de vérifier l'identification. Il est important de prendre en compte que tous les critères sont observables chez plus de 70% des espèces de mon échantillon. Une seule exception est le caractère D qui pourrait discriminer *Allenia* de tous les autres Mimidés qui est représenté dans moins de 70% des cas.

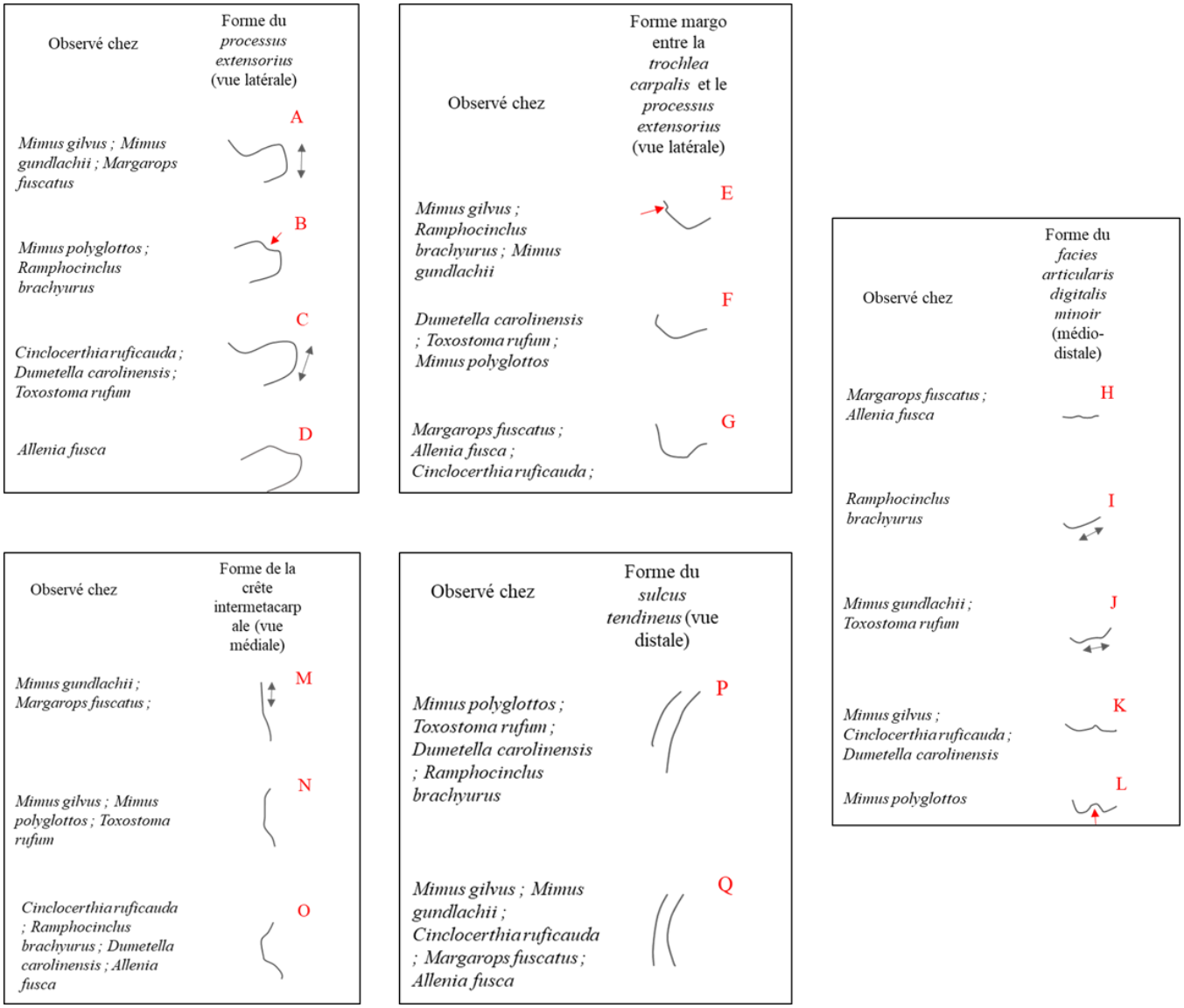


Figure 7 : Observations réalisées sur les cinq caractères sélectionnés (la forme du *processus extensorius* en vue latérale, la forme du margo entre la *trochlea carpalis* et le *processus extensorius* en vue latérale, la forme du *facies articularis digitalis minor* médio-distale, la forme de la crête intermetacarpale en vue médiale, et la forme en vue distale du *sulcus tendineus*).

Sulcus tendineus	Crête intermetacarpale	*Facies articularis digitalis minor*	Margo entre *trochlea carpalis* et le *processus extensorius*	*Processus extensorius*	Formule d'identification	Espèce
P+	**O+**	**K+**	F+	C	**P+O+K**+F+C	*Dumettela carolinensis*
P+	**O+**	**I+**	E+	B	**P+O+I**+E+B	*Ramphocinclus brachyurus*
P+	**N+**	**L+**	F+	B	**P+N+L**+F+B	*Mimus polyglottos*
P+	**N+**	**J+**	F+	C	**P+N+J**+F+C	*Toxostoma rufum*
Q+	**O+**	**H+**	G+	D	**Q+O+H**+G+D	*Allenia fusca*
Q+	**O+**	**K+**	G+	A	**Q+O+K**+G+A	*Cinclocerthia ruficauda*
Q+	**M+**	**J+**	E+	A	**Q+M+J**+E+A	*Mimus gundlachii*
Q+	**M+**	**H+**	G+	A	**Q+M+H**+G+A	*Margarops fuscatus*
Q+	**N+**	K+	E+	A	**Q+N**+K+E+A	*Mimus gilvus*

Tableau 2 : Clés d'identification pour chaque espèce. Les lettres en gras correspondent aux caractères permettant une première identification de l'espèce. Les lettres en rouge correspondent aux caractères supplémentaires permettant de vérifier l'identification.

5.2. Analyse morphométrique

5.2.1. Asymétrie droite-gauche

Une ACP (ACP*asym*) a été réalisée sur un jeu de données contenant uniquement les CMC droits et gauches de Moqueurs grivottes (*Allenia fusca*). Une image miroir des CMC gauches a été réalisée afin de les rendre comparables aux CMC droits. Aucune différence entre les carpométacarpes droits et gauches n'est mise en évidence sur ce sous-jeu de données dans le plan constitué par les axes 1 et 2 de l'ACP*asym* **(Figure 8)**. D'autre part, une MANOVA réalisée sur les cinq premiers axes d'ACP (représentant respectivement ACP*asym* 1 = 29.2 %, ACP*asym* 2 = 11.2%, ACP*asym* 3 = 10.3%, ACP*asym* 4 = 8.1%, ACP*asym* 5 = 7%) confirme ce résultat (P = 0.201, Wilks' Lambda = 0.870). De ce fait, j'ai considéré pour la suite de l'étude les CMC indépendamment de leur latéralité.

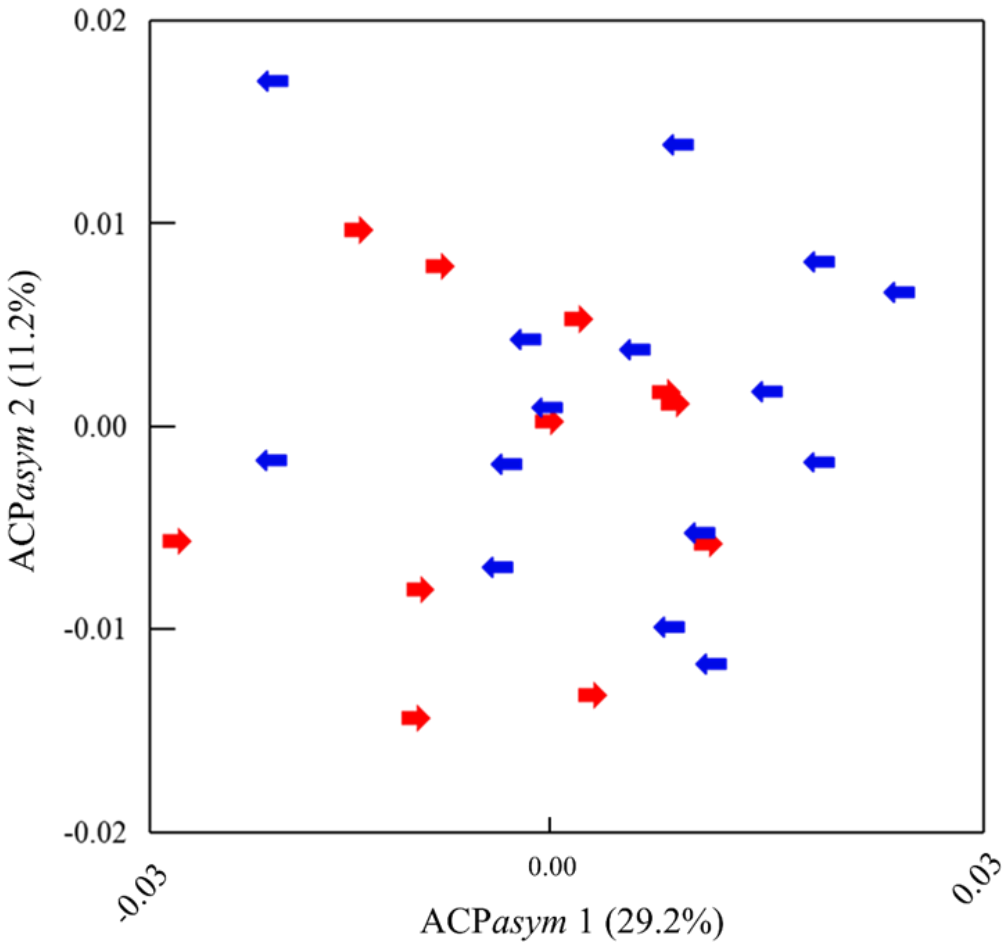


Figure 8 : Asymétrie droite-gauche des carpométacarpes chez le Moqueur grivotte (*Allenia fusca*) selon les axes de formes 1 et 2. Les flèches bleues correspondent aux carpométacarpes gauches et les flèches rouges aux carpométacarpes droits.

5.2.2. Comparaison de taille

Pour cette étude la taille centroïde (TC) est utilisée comme proxy de la taille corporelle (régression linéaire réalisée sur les moyennes : P = 0.023, R^2=0.55), et par souci de simplification j'utiliserais le terme de taille pour parler de la TC (**Figure 9**). On observe que le Moqueur chat (*Dumetella*) présente la taille la plus faible. On remarque visuellement qu'un gradient de taille existe au sein du genre *Mimus*, de l'espèce *M. gilvus* (plus petite, TCmoy = 79.9) vers l'espèce *M. polyglottos* (intermédiaire, TCmoy = 85.7) et l'espèce *M. gundlachii* (plus grande, TCmoy = 91.3). Ces différences sont significatives entre chaque espèce (**Tableau 3**). Au sein de mon jeu de données, le Moqueur corossol (*Margarops fuscatus*) est l'espèce présentant la TC la plus grande devant *Allenia fusca*, se différenciant clairement des autres espèces du groupe antillais. Il est observable que *Toxostoma* est de taille similaire aux espèces de *Mimus* sachant qu'ils font partie du même groupe d'après l'arbre phylogénétique.

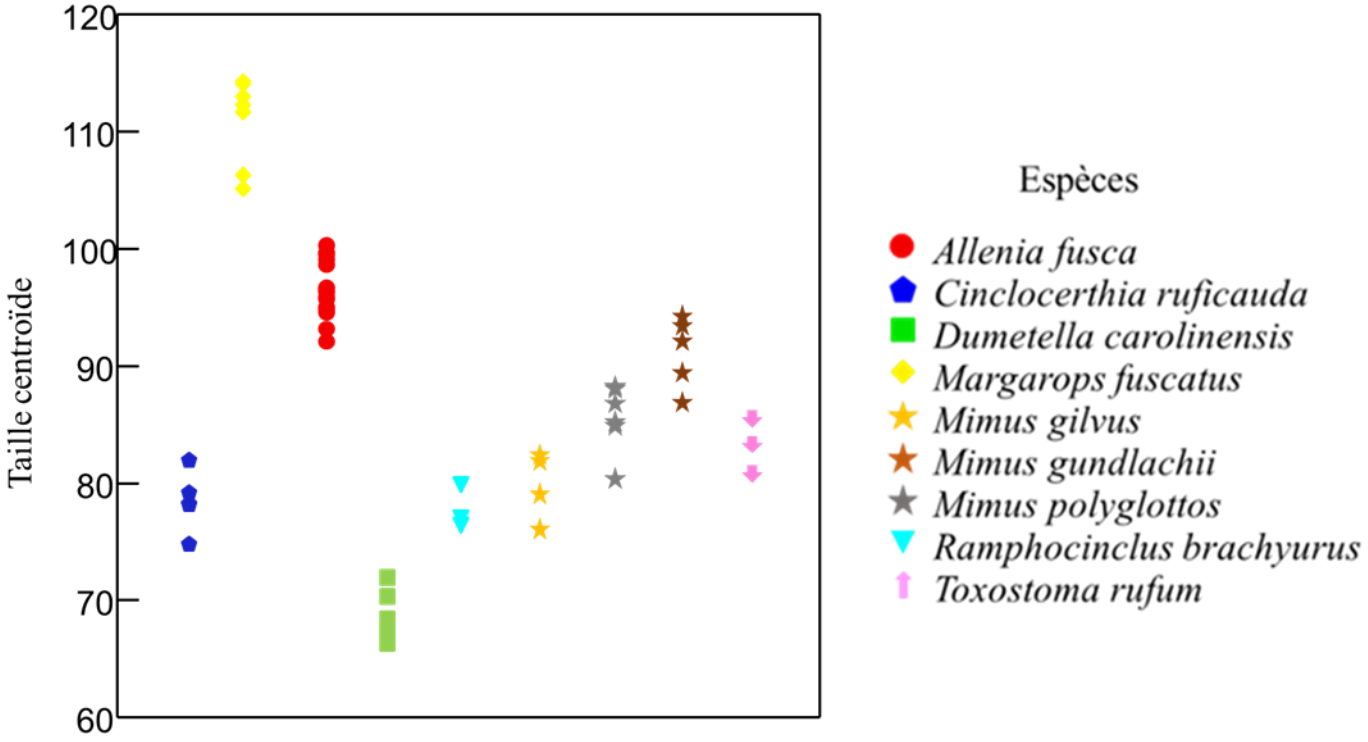


Figure 9 : Étude de la taille centroïde (TC) des espèces de Mimidés. Les espèces sont classées par proximité phylogénétique (de gauche à droite) d'après l'arbre phylogénétique simplifié.

	Allenia fusca	*Margarops fuscatus*	*Cinclocerthia ruficauda*	*Ramphocinclus brachyurus*	*Mimus gundlachii*	*Mimus polyglottos*	*Mimus gilvus*	*Toxostoma rufum*
Margarops fuscatus	**< 0.001 (0.869)**							
Cinclocerthia ruficauda	**< 0.001 (0.917)**	**< 0.001 (0.966)**						
Ramphocinclus brachyurus	**< 0.001 (0.906)**	**< 0.001 (0.962)**	0.68 (0.030)					
Mimus gundlachii	**0.001 (0.465)**	**< 0.001 (0.906)**	**< 0.001 (0.866)**	**< 0.001 (0.887)**				
Mimus polyglottos	**< 0.001 (0.802)**	**< 0.001 (0.944)**	**0.002 (0.669)**	**0.004 (0.716)**	**0.012 (0.520)**			
Mimus gilvus	**< 0.001 (0.889)**	**< 0.001 (0.957)**	0.467 (0.078)	0.319 (0.196)	**0.001 (0.821)**	**0.016 (0.536)**		
Toxostoma rufum	**< 0.001 (0.823)**	**< 0.001 (0.944)**	**0.042 (0.525)**	**0.035 (0.713)**	**0.008 (0.717)**	0.253 (0.181)	0.173 (0.335)	
Dumetella carolinensis	**< 0.001 (0.965)**	**< 0.001 (0.980)**	**< 0.001 (0.832)**	**0.001 (0.844)**	**< 0.001 (0.956)**	**< 0.001 (0.924)**	**< 0.001 (0.854)**	**< 0.001 (0.923)**

Tableau 3 : ANOVAs réalisées sur la taille entre chaque espèce. Les valeurs significatives sont en gras. Les R^2 sont entre parenthèses.

5.2.3. Variation morphologique inter-genre

Les observations sur les axes d'ACP*inter* 1 et 2 montrent une bonne discrimination entre les genres (**Figure 10**). Une MANOVA réalisée sur les cinq premiers d'ACP (représentant chacun plus de 5% de la variance totale et respectivement : ACP*inter* 1 = 24%, ACP*inter* 2 = 12.8%, ACP*inter* 3 = 11.2%, ACP*inter* 4 = 6.8%, ACP*inter* 5 = 6%) avec comme variable de groupe les clades *Mimus*-*Toxostoma* et les Moqueurs endémiques des Antilles visibles sur l'axe 2 indique que des différences significatives existent ($P < 0.001$, Wilks' Lambda = 0.407). Ces différences s'expriment visuellement sur les premiers axes. Notamment, les deux clades regroupant l'ensemble des Mimidés sont bien discriminés le long de l'axe 2 (**Figure 10** A). Le groupe des Mimidés endémiques des Antilles (*Margarops, Allenia, Cinclocerthia, Ramphocinclus*) occupe les valeurs négatives de l'axe 2 et le groupe *Mimus*-*Toxostoma* les valeurs positives. Les changements morphologiques associés impliquent pour le groupe *Mimus*-*Toxostoma* un *facies articularis ulnocarpalis* plus développé et un *spatium intermetacarpalis* plus épais dans sa partie dorsale (**Figure 10** D). Outre les MANOVA, une matrice de classification permettant d'estimer la robustesse du signal phylogénétique dans mon jeu de données a été calculée sur les cinq premiers axes de forme. Le pourcentage d'attribution pour chaque genre est de : *Allenia* = 81% ; *Cinclocerthia* = 60% ; *Dumetella* = 60% ; *Margarops* = 75 % ; *Mimus* = 93% ; *Ramphocinclus* = 100% ; *Toxostoma* = 100%. Cette matrice indique une bonne reclassification pour les *Mimus*. Le total d'attribution correct sur l'ensemble des genres est de 82%.

L'observation sur les axes 1 et 2 montre une ségrégation avec léger recouvrement entre les genres *Allenia* et *Margarops* et l'ensemble des Moqueurs des Antilles (*Margarops, Cinclocerthia, Allenia, Ramphocinclus* et *Dumetella* ; **Figure 10** A). Les MANOVA réalisées (**Tableau 4**) montrent bien des différences significatives entre *Allenia* / *Margarops* et les Moqueurs des Antilles. Le Moqueur chat (*Dumetella carolinensis*) et le Moqueur gorge-blanche (*Ramphocinclus brachyurus*) qui sont des taxons frères sont difficilement discriminés l'un de l'autre sur les axes 1 à 3.

Une MANOVA (**Tableau 4**) réalisée entre ces deux espèces sur les cinq premiers axes confirme cela (P = 0.589, Wilks' Lambda = 0.299). Les CMC des Moqueurs corossol (*Margarops fuscatus*) et des Moqueurs grivotte (*Allenia fusca*) se différencient au niveau des *processus extensorius* et *intermetacarpalis*, de la *trochlea carpalis*, de la courbure entre le *sulcus tendinosus* et le *faciès articularis digitalis major* ainsi que de la *protuberantia metacarpalis*, plus développés chez *Allenia* que chez *Margarops*. Une MANOVA entre ces deux genres confirme ces différences même si elles sont ténues (P = 0.043, Wilks' Lambda = 0.554). *Allenia* est différent de toutes les autres espèces, *Margarops* également à l'exception de *Dumetella*. Une différence est observable entre *Mimus* et *Toxostoma*. Le troisième axe de forme présente un signal moins clair, associé à de légères variations morphologiques surtout sur la partie ventrale du *spatium intermetacarpalis*. Les *Ramphocinclus* se différencient dans les valeurs positives et les *Toxostoma* tendent à se grouper (**Figure 10** B).

	Allenia	*Margarops*	*Cinclocerthia*	*Ramphocinclus*	*Mimus*	*Toxostoma*
Margarops	**0.043**					
Cinclocerthia	**< 0.001**	**0.012**				
Ramphocinclus	**< 0.001**	**0.003**	0.34			
Mimus	**< 0.001**	**< 0.001**	**0.007**	**0.001**		
Toxostoma	**< 0.001**	**0.007**	0.477	0.704	**0.002**	
Dumetella	**< 0.001**	0.098	0.374	0.589	**0.001**	0.496

Tableau 4 : MANOVAs réalisées sur les cinq premiers axes. Les valeurs significatives sont en gras

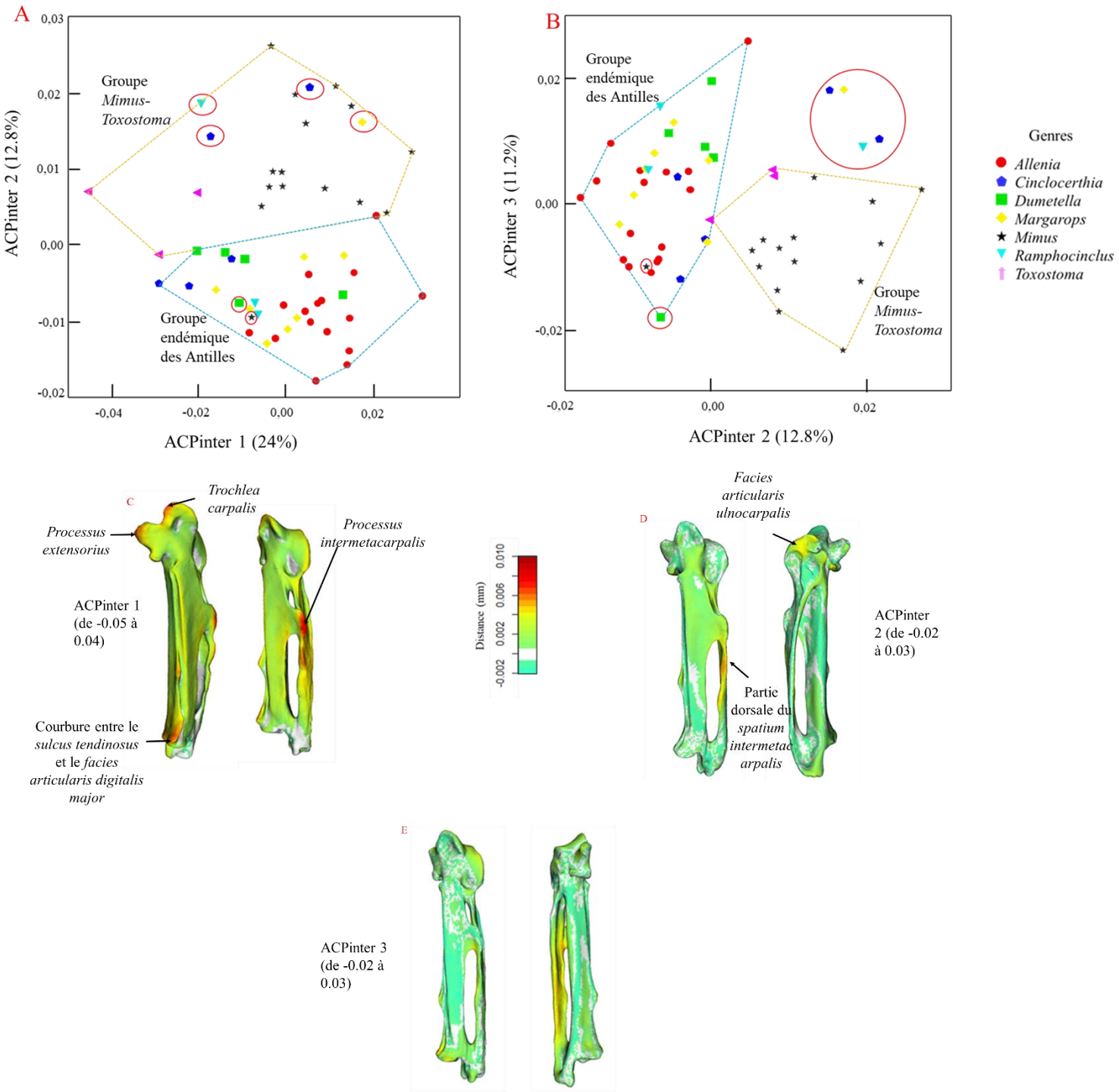


Figure 10 : A : Étude morphologique inter-genre sur les axes de forme 1 et 2. - B : Étude morphologique inter-genre sur les axes de forme 2 et 3. - C : Carte de distance montrant les différences de forme associées le long du premier axe de forme. - D : Carte de distance montrant les différences de forme associées le long du deuxième axe de forme. - E : Carte de distance montrant les différences de forme associées le long du troisième axe de forme. L'échelle des couleurs va du bleu (c'est-à-dire la compression) au rouge (c'est-à-dire l'expansion) et est commune aux trois cartes de distance. La légende des graphiques A et B est commune.

Finalement, quelques spécimens présentent des incohérences et ont été cerclés de rouge sur les figures (**Figure 10** A et B): deux Trembleurs brun (*Cinclocerthia ruficauda*), un Moqueur chat (*Dumetella carolinensis*), un Moqueur corossol (*Margarops fuscatus*), un Moqueur gorge-blanche (*Ramphocinclus brachyurus*) et un Moqueur des savanes (*Mimus gilvus*). Différentes raisons peuvent expliquer ces incongruences. Concernant les deux Trembleurs bruns (*Cinclocerthia ruficauda*), l'un a un faciès major abîmé et sa position extrême le long de l'axe 1 peut être influencée par le fait qu'il soit abîmé à cet endroit-là (n° inventaire 846). L'autre était soupçonné dès l'étude ostéologique d'avoir une mauvaise attribution taxonomique et serait un Moqueur des savanes (*Mimus gilvus)* (n° inventaire 1098, prêt du MEC). Pour le Moqueur gorge-blanche (*Ramphocinclus brachyurus*), celui-ci est en assez mauvais état et justifierait sa position extrême sur l'axe 1 mais a tout de même été inclus dans l'échantillonnage du fait de sa rareté (n° inventaire 1094). Le spécimen de *Mimus* était identifié comme un Moqueur des savanes (*Mimus gilvus*) mais est lui aussi soupçonné d'avoir une mauvaise attribution taxonomique (n° inventaire 1099, prêt du MEC) et d'être en réalité un Trembleur brun (*Cinclocerthia ruficauda)*. Le Moqueur chat (*Dumetella carolinensis*) est en mauvais état (n° inventaire 948) mais a été gardé car l'échantillon contenait peu de spécimens de cette espèce. Quant au Moqueur corossol (*Margarops fuscatus*) il n'y a pas de raisons évidentes expliquant cette position (n° inventaire 826). Il peut s'agir d'un individu extrême en marge de la variabilité du genre, ou une erreur d'attribution. Cependant aucun critère ostéologique ne supporte la seconde hypothèse.

5.2.4. Étude morphologique interspécifique

L'un des genres de mon étude (*Mimus)* incluant trois espèces, j'ai pu m'intéresser aux patrons de différenciation morphologique interspécifique. Comme précédemment les cinq premiers axes de l'ACP*inter* ont été considérés pour l'analyse. Une MANOVA réalisée sur ces axes avec comme variable les espèces de *Mimus* montre des différences significatives entre les trois espèces (P = 0.011, Wilks' Lambda = 0.094). La matrice de classification réalisée sur les cinq premiers axes donne un pourcentage d'attribution pour chaque espèce de *Mimus* qui est de *Mimus gilvus* = 100% ; *Mimus gundlachii* = 80% ; *Mimus polyglottos* = 67%. Les trois espèces de *Mimus* ont un pourcentage élevé de bonne reclassification. Le total d'attribution correct sur l'ensemble des trois espèces est de 80%.

Les différences entre les trois espèces de *Mimus* (*Mimus gilvus ; Mimus gundlachii ; Mimus polyglottos*) s'expriment principalement dans le plan ACP*inter*4-ACP*inter*5 (**Figure 11**). Le Moqueur des Bahamas (*Mimus gundlachii*) et le Moqueur polyglotte (*Mimus*

polyglottos) se différencient bien sur l'axe 4 (**Figure 11**). Morphologiquement, la courbure du petit métacarpe est plus marquée chez le Moqueur des Bahamas (*Mimus gundlachii*) en vue dorsale. Le *Mimus gundlachii* se distingue également morphologiquement par un *processus extensorius* plus proéminent et un *facies articularis digitalis minor* plus développé dans sa partie dorsale. De plus, il semble que le Moqueur des savanes « remarquable » (**cf. partie précédente**) tend à se regrouper avec les spécimens de son espèce sur les axes 4 et 5.

Sur l'axe 5, le Moqueur des savanes (*Mimus gilvus*) est bien discriminé des deux autres *Mimus*. Le Moqueur des Bahamas (*Mimus gundlachii*) et le Moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*) ont une *trochlea carpalis* plus développée, la partie distale du *spatium intermetacarpalis* (vue ventrale) plus proéminente tout comme la partie proximale du *spatium intermetacarpalis* (vue dorsale). Enfin, la forme du margo entre le *facies articularis ulnocarpalis* et le *processus pisiformis* est plus épaisse.

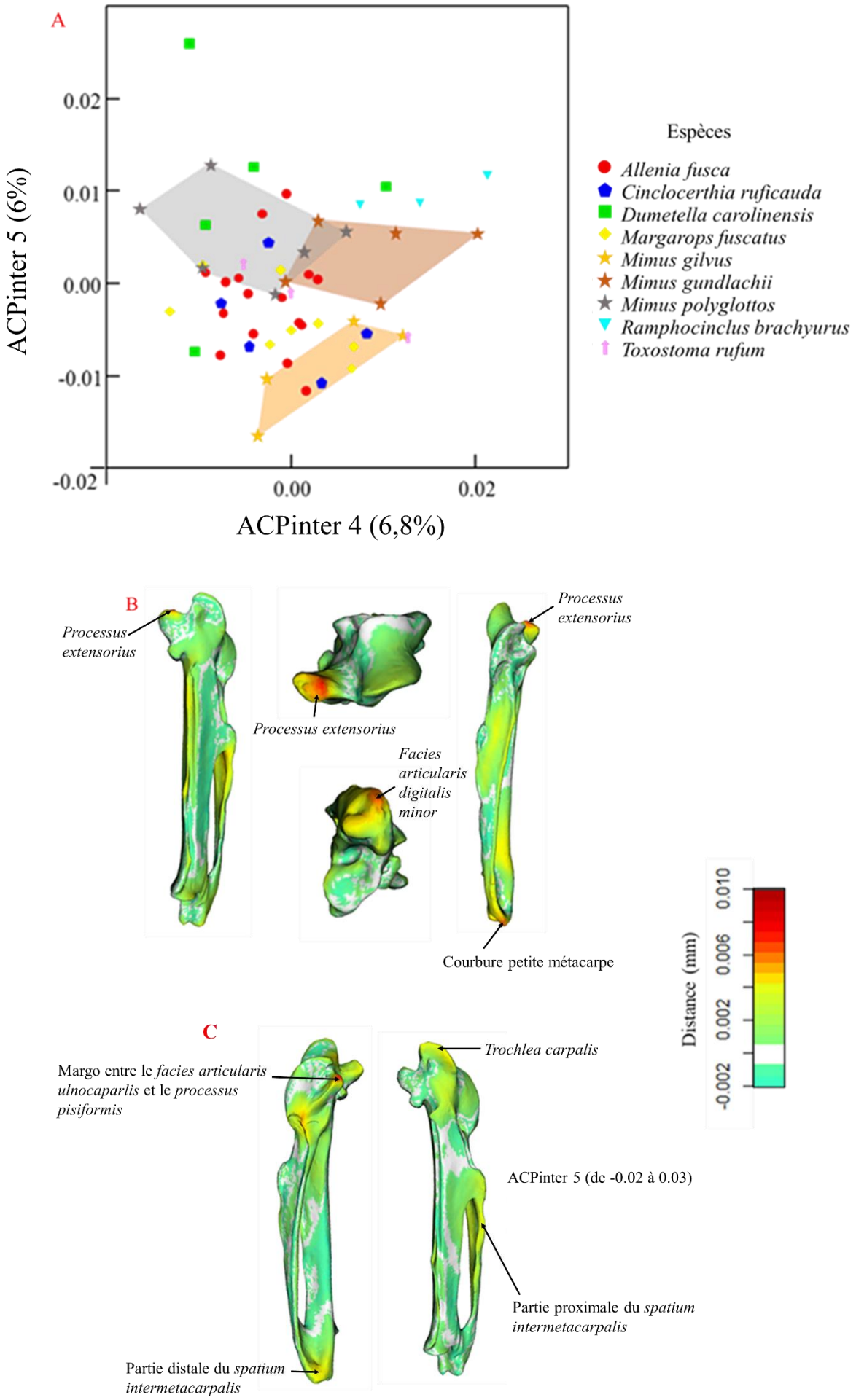


Figure 11 : A Étude morphologique des carpométacarpes sur les axes de forme 4 et 5. - B : Carte de distance montrant les différences de forme associées le long du quatrième axe de forme. - C : Carte de distance montrant les différences de forme associées le long du cinquième axe. L'échelle des couleurs va du bleu (c'est-à-dire la compression) au rouge (c'est-à-dire l'expansion) et est commune aux deux cartes de distance.

Finalement, les patrons de différenciation morphologique ont été comparés à une phylogénie synthétique réalisée à partir de données issues de la littérature (**Figure 4**). Un dendrogramme a été réalisé à partir du calcul des moyennes des cinq premiers axes par espèce. Les distances euclidiennes entre ces moyennes permettant de construire le dendrogramme ont été calculées en ne prenant pas en considération les individus extrêmes (**Figure 12**). Ce dendrogramme illustre la proximité entre le Moqueur grivotte (*Allenia fusca*) et le Moqueur corossol (*Margarops fuscatus)* ainsi que la relation entre le Moqueur chat (*Dumetella carolinensis*) et le Moqueur gorge-blanche (*Ramphocinclus brachyurus*). Les trois espèces de *Mimus* s'enracinent ensemble, tout en conservant la proximité entre le Moqueur des Bahamas (*Mimus gundlachii*) et le Moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*) formant un clade, ainsi que la discrimination du Moqueur des savanes (*Mimus gilvus*) de ces deux *Mimus*. Cependant, selon mon arbre phylogénétique simplifié, *Mimus gilvus* est proche de *Mimus polyglottos*. En revanche le Trembleur brun (*Cinclocerthia ruficauda*) et le Moqueur roux (*Toxostoma rufum*) s'enracinent ensemble contrairement à ce qui est prédit par la phylogénie. La comparaison avec l'arbre phylogénétique (**Figure 4**) montre que *Toxostoma rufum* n'est pas dans le même groupe que les *Mimus* au contraire des Moqueurs grivotte (*Allenia fusca*) et Moqueurs corossol (*Margarops fuscatus*) qui devraient être rattachés au groupe des Moqueurs endémiques des Antilles.

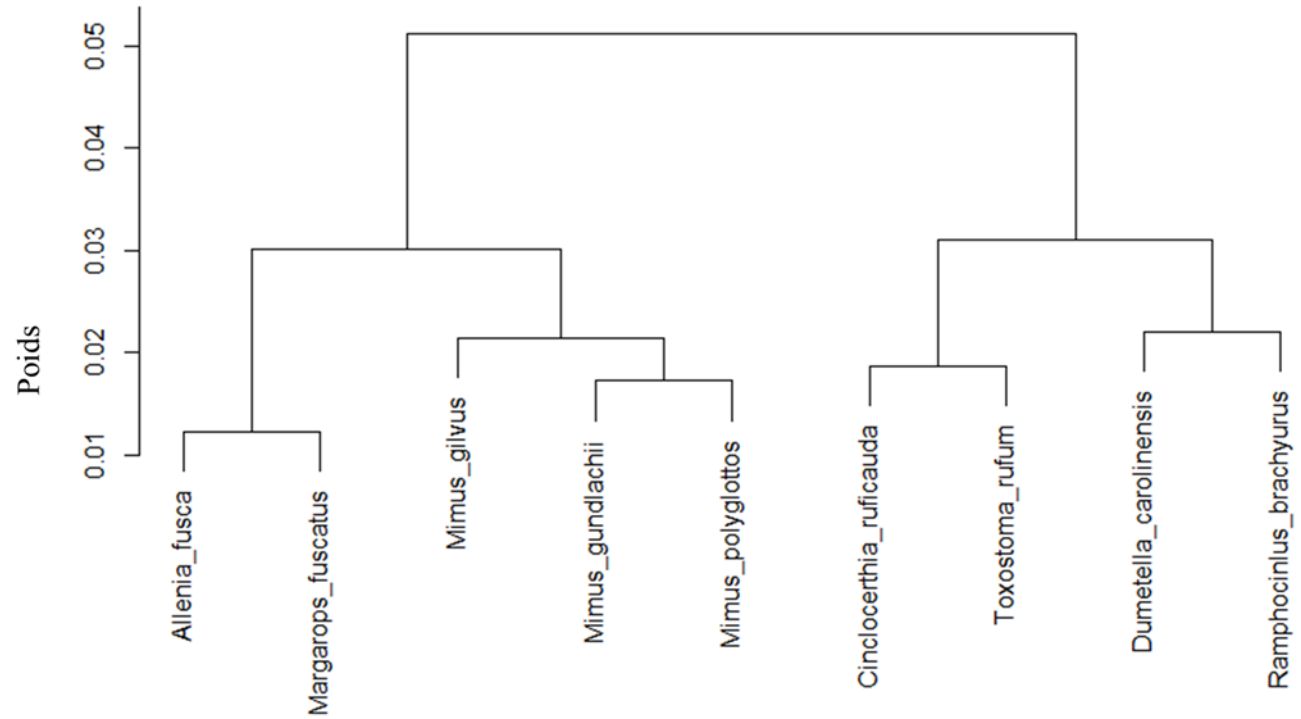


Figure 12 : Dendrogramme réalisé sur les cinq premiers axes de formes. La réalisation a été faite sous R avec la fonction hclust du package *stats.*

5.3. Comparaison morphométrie et clé ostéologique

La comparaison de ces deux approches rassemble plusieurs cohérences entre des variations ostéologiques observées aussi bien par la morphométrie que par la clé ostéologique. Au sein des Moqueurs endémiques des Antilles, les genres *Allenia* et *Margarops* se distinguent par une variation du *processus extensorius* qui permet la différenciation de ces deux espèces. L'observation de cette variation se distingue également sur l'axe de forme 1 de l'ACP*inter*. Au sein du clade *Mimus-Toxostoma* on observe également des variations de formes au niveau du *processus extensorius* et de la forme du margo entre la *trochlea carpalis* et le *processus extensorius*. Ces variations sont observables sur l'axe de forme de l'ACP*inter* mais également par la clé ostéologique. De plus, au sein des espèces de *Mimus*, il est également possible de différencier les trois espèces (*M. gilvus, M. gundlachii¸ M. polyglottos*) par la clé ostéologique et par l'analyse morphométrique avec des variations du *processus extensorius*, du margo entre la *trochlea carpalis* et le *processus extensorius*, et du *facies articularis digitalis minor*.

6. Discussion

6.1. La morphologie, témoin de l'histoire phylogénétique du groupe

À l'échelle inter-générique mes résultats sont globalement en accord avec les arbres phylogénétiques proposés par plusieurs auteurs (Hunt *et al.,* 2001 ; Cibois et Cracraft, 2004 ; Barber *et al.,* 2004 ; Barker *et al.,* 2004 ; Zuccon *et al.,* 2006 ; Lovette *et al.,* 2012), et des différences nettes existent entre les genres. En particulier, deux groupes déjà reconnus d'un point de vue génétique dans la littérature émergent clairement : le regroupement des Moqueurs des Antilles avec le Moqueur chat (*Dumetella carolinensis*) et le groupe *Mimus-Toxostoma* (Lovette et Rubenstein, 2007 ; Lovette *et al.,* 2012). Le premier groupe évolue sur un territoire exclusivement antillais avec un endémisme souvent insulaire et concentré aux Petites Antilles. Le groupe *Mimus-Toxostoma* a évolué sur un territoire plus vaste comme les États-Unis, le Mexique et les Bahamas.

À l'échelle taxonomique inter-genre, au sein du clade des Moqueurs des Antilles, les genres *Allenia* et *Margarops* sont clairement discriminés morphologiquement malgré la difficulté rencontrée par les spécialistes pour les différencier, y compris en se basant sur des marqueurs mitochondriaux (Hunt *et al.,* 2001). *Allenia* a en effet longtemps été considéré comme une espèce du genre *Margarops* sous le nom de *Margarops fuscus* (Hunt *et al.,* 2001 ; Cody, 2005) bien que des critères morphologiques existent (par exemple la taille, l'iris et la taille du bec). Mes résultats traduisent la pertinence et la finesse de l'approche basée sur la quantification de la morphologie à l'aide de la morphométrie géométrique. Ils justifient l'existence de deux genres monotypiques et sont en accord avec les études montrant qu'il y a bien deux genres différents. Ces résultats montrent également une discrimination entre *Dumetella* et *Ramphocinclus* malgré le fait qu'ils soient des taxons frères (Bellemain et Ricklefs, 2008). Lovette *et al.,* (2012) ont suggéré de regrouper les Moqueurs des Antilles en un seul et même genre. En effet, ils soutiennent que ce clade est génériquement trop divisé comparé au clade des « *Mimus* et *Toxostoma* » qui présente lui aussi des espèces (regroupées en deux genres) avec de fortes variations phylogénétiques et morphologiques et des formes insulaires. Comme c'est le cas pour la plupart des oiseaux insulaires, les Moqueurs des îles se sont différenciés sur la base de traits morphologiques et comportementaux (Lovette *et al.,* 2012). Mes résultats montrent que des différences morphologiques sont bien visibles au sein de ce clade antillais, et certaines comme dans le cas d'*Allenia* et *Cinclocerthia* sont du même ordre de grandeur que la différence entre *Mimus* et *Toxostoma*. Cela tendrait à justifier l'existence de ces genres sur la base de la morphologie du CMC. Une étude incluant plus de spécimens et de genres est nécessaire pour aller plus loin dans l'analyse, mais mes résultats vont pour le moment plutôt à l'encontre de la proposition de Lovette *et al.,* (2012). Finalement, la discrimination

observable au sein du clade *Mimus-Toxostoma* malgré un échantillon restreint pour le second peut s'expliquer par une radiation relativement récente pour les espèces de *Mimus* (Lovette *et al.,* 2012).

À l'échelle interspécifique nos résultats montrent une bonne discrimination entre *M. gilvus* et *M. polyglottos*. L'étude sur de l'ADN nucléaire et mitochondriale de Lovette *et al.,* (2012) suggère une relation compliquée causée par l'hybridation entre ces deux espèces. Leur discrimination s'observe nettement dans mon jeu de données le long de l'axe 5, traduisant des différences ténues (probablement du fait de cette proximité phylogénétique), mais bien présentes et sans recouvrement. Ce dernier aspect n'indique pas la présence d'hybrides, ou en tout cas pas de première génération. L'outil morphométrie géométrique apporte un regard nouveau sur la caractérisation de différences subtiles entre taxons proches. Nos résultats montrent une ségrégation entre le Moqueur polyglotte (*M. polyglottos*) et le Moqueur des Bahamas (*M. gundlachii*). D'après des données phylogéniques, morphométriques, squelettiques et de plumage, il n'y a pas de relation évolutive étroite entre *M. gundlachii* et la paire *M. polyglottos / M. gilvus* (Arbogast *et al.,* 2006). Cependant, il existe une relation phylogénétique étroite entre *M. gilvus* et *M. polyglottos* (Hunt *et al.,* 2001 ; Lovette *et al.,* 2012). Dans cette étude, les différences morphologiques entre ces trois espèces sont ténues et un léger recoupement s'observe entre *M. polygottos* et *M. gundlachii*. Malgré cela, les trois espèces de *Mimus* sont distinguées morphologiquement sur le plan ACP*inter* 4 et ACP*inter* 5.

Pour conclure, l'analyse morphométrique du CMC offre des résultats très prometteurs permettant d'établir un parallèle avec l'histoire évolutive des Mimidés, seul exemple aviaire d'un rayonnement adaptatif des Petites Antilles (Ricklefs et Bermingham, *2008*). En effet cet os permet de tracer des différences à grande échelle (clade Antillais vs. *Mimus-Toxostoma*), à l'échelle du genre, et à l'échelle inter-spécifique (exemple du genre *Mimus*).

6.2. La biogéographie, second facteur de variation morphologique du carpométacarpe

La biogéographie est un facteur majeur d'adaptation chez les espèces animales (Whittaker et Fernández-Palacios, 2007 ; Losos et Ricklefs, 2009 ; Rosindell et Phillimore, 2011 ; Lomolino *et al.,* 2012 ; Cox *et al.,* 2016 ; Sawada *et al.,* 2018). Elle regroupe plusieurs paramètres pouvant être à l'origine des variations morphologiques du CMC que j'ai pu observer, comme par exemple l'adaptation à un milieu spécifique, l'insularité, le mode de subsistance et la distribution géographique.

Colonisation du milieu et adaptation

Le genre *Mimus* semble avoir un potentiel colonisateur élevé par rapport aux Mimidés des Petites Antilles. En effet les aires de répartition des différentes espèces appartenant à ce genre couvrent une large zone géographique. Ainsi, le Moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*) est présent dans une grande partie d'Amérique du Nord. Il réside aussi aux Bahamas au côté de *M. gundlachii* (Bond, 1963 ; Lovette *et al.*, 2012), et a colonisé les Petites Antilles il y a 0.3 Ma (Aldridge, 1984 ; Hunt *et al.*, 2001). Le Moqueur des savanes (*M. gilvus*) s'est lui établi il y a entre 0.4 et 0.6 Ma dans la chaîne des Petites Antilles *via* l'Amérique du Sud (Bond, 1963 ; Hunt *et al.*, 2001). Pour des raisons d'accessibilité des données nos spécimens de *M. gilvus* proviennent tous de Guadeloupe. *M. gundlachii* est endémique des Bahamas mais peut étendre son aire géographique jusqu'au sud de la Jamaïque (Hunt *et al.*, 2001 ; Raffaele, 2003 ; Cody, 2005).

Cette large distribution implique la présence d'environnements très différents, en particulier en milieu insulaire, connu pour son écologie complexe et variée. Les espèces de *Mimus* présentes dans mon jeu de données ont une préférence pour les milieux ouverts, avec une tendance plus ubiquiste pour *M. gundlachii* (Raffaele, 2003 ; Cody, 2005). Cependant, les caractéristiques d'un milieu ouvert peuvent varier, par exemple entre le continent et les îles, ou même d'une île à l'autre. Comme je l'ai mentionné précédemment, une incongruence entre la morphologie du CMC et la phylogénie semble exister pour le genre *Mimus*. Une plus grande proximité morphologique entre *M. gilvus* et *M. polyglottos* était attendue sur la base des travaux génétiques, liée à l'histoire de la colonisation des Antilles à partir du continent nord-américain. L'origine des Mimidés est nord-américaine (Bond, 1948, 1963 ; Arbogast *et al.*, 2006 ; Lovette *et al.*, 2012). Il est ainsi possible que les trois espèces de *Mimus* soient issues d'un ancêtre commun vivant en Amérique du Nord et qui aurait colonisé les Antilles, l'Amérique centrale et l'Amérique du sud. Cela aurait abouti à la spéciation du Moqueur des Bahamas (*Mimus gundlachii*), du Moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*) qui serait resté en Amérique du Nord mais colonisa les Grandes-Antilles par le Nord, et enfin du Moqueur des savanes (*Mimus gilvus*) qui après avoir colonisé le Venezuela, poursuivi la colonisation jusqu'aux Petites Antilles par le sud.

D'après Lovette *et al.*, (*2012*), les Mimidés des petites Antilles ont un schéma complexe d'occupation des îles, certaines comme la Martinique étant occupées en sympatrie par l'ensemble des espèces antillaises (*Cinclocerthia, Ramphocinclus, Allenia* et *Margarops*). D'autre part, des barrières naturelles comme par exemple la distance entre les îles ou l'existence de moyennes montagnes dans les Petites Antilles peuvent jouer un rôle sur la capacité de dispersion de ces genres bien que *Margarops* soit présent outre les Petites Antilles (e.g Porto-

Rico). Ces genres ne font généralement pas de longs vols, à l'exception de quelques vagabonds comme par exemple *Margarops, Dumetella* (Cody, 2005) et aller d'île en île demande un effort considérable pour ces espèces. Ces barrières géographiques et les multiples habitats associés favoriseraient l'isolement des espèces, conduisant à l'apparition de différences morphologiques ou comportementales comme cela a pu être précédemment discuté sur des passereaux d'Amazonie (Hayes et Sewlal, *2004*).

L'insularité

La loi de Foster (aussi connue sous le nom d'*island rule*) est un processus expliquant certains cas de gigantisme de petits animaux et de nanisme de grands animaux en contexte insulaire selon la disponibilité des ressources (Lomolino, 2005 ; Lomolino *et al.*, 2012). L'*island rule* traduit la convergence de taille corporelle des espèces insulaires vers une taille optimale ou fondamentale pour une stratégie écologique particulière (Lomolino, 2005). De plus, Clegg et Owens (2002) ont suggéré que l'*island rule* pouvait concerner également les oiseaux et serait plus prononcée chez les espèces spécialisées dans la recherche de subsistance de graines et d'invertébrés (mode de subsistance observable chez *Cinclocerthia* et *Ramphocinclus*) mais ne concernerait qu'une augmentation de taille du bec. Ces deux espèces d'après mes résultats ne présentent pas de variations de taille particulièrement remarquables. En effet même si elles font partie des espèces ayant un petit CMC, cela reste dans la gamme de taille standard des Mimidés (similaire à *Toxostoma rufum* et *Mimus gilvus* par exemple). Au contraire, le Moqueur corossol (*Margarops fuscatus*) possède la taille de CMC la plus grande de mon jeu de données, et s'il est endémique des Antilles, il présente une large aire de répartition incluant Porto-Rico et les Bahamas (Pregill et Olson, 1981 ; Cody, 2005 ; Lovette *et al.*, 2012). Cela augmente potentiellement le choix et la quantité des ressources de son environnement à sa disposition et combiné à son caractère de compétiteur et de prédateur sur d'autres oiseaux (e.g. le merle vantard ; Cody, 2005), cela pourrait justifier une taille plus importante (Clegg et Owens, 2002). Cependant mes données restent préliminaires et du matériel supplémentaire avec entre autre plusieurs localités par espèce serait nécessaire pour investiguer plus en détail l'effet d'insularité chez les Moqueurs. Elles ne m'apportent pour l'instant pas d'argument en faveur de l'hypothèse de Clegg et Owens (2002) en faveur d'un patron d'insularité.

6.3. L'écomorphologie

Une autre approche jusque-là non mentionnée, mérite d'être abordée et de faire l'objet d'une discussion. C'est la notion d'écomorphologie. Cela concerne l'étude de la relation existante entre la morphologie et l'écologie d'une espèce. Déjà discutée dans plusieurs travaux portés sur les adaptations morphologiques observées et mesurées sur la faune aviaire (Norberg, 1979 ; Miles *et al.,* 1987 ; Block *et al.,* 1991 ; Ricklefs, 2012 ; Jønsson *et al.,* 2015) il en résulte que les différences morphologiques sont largement associées à des différences écologiques locales jouant un rôle adaptatif important (Ricklefs, 2012). Contrairement à la partie précédent, l'écomorphologie se situe à l'échelle microévolutive. Ces adaptations morphologiques reflètent plusieurs facteurs comme par exemple le régime alimentaire (Kaboli *et al.,* 2007 ; Ricklefs, 2012), le substrat (lieu) d'alimentation (Block *et al.,* 1991 ; Ricklefs, 2012) ou encore la stratégie de recherche de subsistance (Ricklefs, 2012). Ces facteurs font office d'un haut degré d'adaptation alimentaire pour diverses niches alimentaires, impliquant par exemple des variations des membres postérieurs chez des oiseaux de rivage (Barbosa et Moreno, 1999), des variations de la langue et de la mandibule (Bhattacharyya, 1994) ou du bec (Grenier et Greenberg, 2005).

Dans mon étude, j'ai observé une proximité dans l'espace de forme entre le Moqueur grivotte (*Allenia fusca*) et le Moqueur corrosol (*Margarops fuscatus*). Ces deux espèces s'opposent sur le premier axe de forme de l'ACP*inter* aux autres genres de Moqueurs antillais (y compris *Cinclocerthia*, groupe frère de *Margarops*) qui adoptent une stratégie de subsistance au sol ou mixte. *Margarops* et *Allenia* au contraire ont une stratégie de subsistance purement arboricole. Cependant, bien qu'*Allenia* et *Margarops* soient arboricoles ils n'ont pas la même subsistance : *Allenia* est exclusivement frugivore tandis que *Margarops* est omnivore. Mes données suggèrent donc un lien entre la morphologie du CMC et l'arboricolisme, qui impliquerait un mode de déplacement particulier associé par exemple à des changements de directions plus brusques, ou à l'utilisation plus marquée du vol stationnaire. Nos résultats sur le CMC sont en accord avec ces observations, une nette discrimination inter-genres et inter-espèces étant observée.

La compétition est aussi un facteur possible de variations morphologiques (Ricklefs, 2012). Deux espèces qui ont le même mode de subsistance (e.g. omnivore et au sol) peuvent rentrer en compétition pour les ressources. Pour favoriser un évitement de la compétition, des adaptations peuvent avoir lieu comme par exemple un changement de mode de subsistance (e.g. omnivore et arboricole), qui peut ensuite se traduire par des changements morphologiques de taille et/ou de forme. Dans mon cas, une compétition existe entre les espèces sympatriques

Moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*) et Moqueur roux (*Toxostoma rufum*) qui ont pour caractéristiques communes une subsistance au sol, un comportement territorial et une taille corporelle similaire (Cody, 2005). Dans mon jeu de données, le Moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*) et le Moqueur roux (*Toxostoma rufum)* proviennent des États-Unis. Le CMC témoigne de différences morphologiques nettes entre ces deux genres, témoignant peut-être d'adaptations fines associées à des mécanismes d'évitement de la compétition. Cependant cette hypothèse doit être travaillée en rassemblant un échantillonnage plus conséquent impliquant des populations de ces deux espèces vivant en sympatrie et en allopatrie. En effet les différences observées peuvent aussi simplement résulter de la différenciation graduelle des espèces au cours du temps. Pour qu'un déplacement de caractère soit avéré, il faudrait que les deux espèces aient une taille et/ou une forme similaire lorsqu'elles sont en allopatrie, et qu'il diverge lorsque trouvées en sympatrie.

6.4. Relations forme-fonction

D'après Corvidae *et al.,* (2006) la structure locomotrice ainsi que les caractéristiques squelettiques et musculaires sont adaptées à la demande de l'environnement et à l'écologie de l'oiseau. Il en découle notamment des différences dans la conception musculo-squelettique chez les oiseaux adaptés à différents styles de vol (Corvidae *et al.,* 2006). Les oiseaux utilisent leurs ailes de diverses façons au cours des multiples manœuvres ayant lieu durant le vol, impliquant entre 45 et 50 muscles (Videler, 2006 ; Picasso et Mosto, 2018). Vazquez, (1994) définit le vol motorisé comme l'extension et la flexion coordonnées de l'aile mais aussi la capacité de la main de décrire un mouvement du plan de l'aile vers le corps. En vol motorisé, les oiseaux agitent leurs ailes pour se propulser, les soumettant aux contraintes de résistance de l'air (Vazquez, 1995). D'après Vazquez, (1994), le CMC est largement impliqué dans le mouvement du poignet et cela impliquerait des variations de forme associées au type de vol et serait de fait un bon traceur des différences morpho-fonctionnelles.

Dans mon jeu de données, les différences de forme observées le long de l'axe 1 de l'ACP*inter* entre les espèces de Moqueurs arboricoles (*Allenia fuscus* et *Margarops fuscatus*) et les non-arboricoles se traduisent principalement au niveau du *processus intermetacarpalis* qui est plus proéminent chez les arboricoles. Le *Musculus extensor metacarpi ulnaris* inséré sur ce processus joue un rôle important pendant le vol puisqu'il stabilise le poignet lors du vol battu (**voir Nomenclature carpométacarpe**). Une hypothèse serait qu'*Allenia* et *Margarops* emploient le vol avec une certaine manœuvrabilité leur permettant de se déplacer efficacement en milieu arboricole. Le *Musculus extensor metacarpi ulnaris* serait davantage mobilisé et par

conséquent plus développé. Il exercerait alors une contrainte plus importante au niveau de son insertion sur le *processus intermetacarpalis*, qui est plus robuste.

Wright *et al.*, (2016) ont constaté que les espèces d'oiseaux insulaires ont développé des muscles impliqués dans le vol plus petits que ceux des oiseaux continentaux (le muscle *pectoralis major* et le muscle *supracoracoideus*). Nos résultats sur le CMC montrent bien une ségrégation sur le second axe de forme de *l'ACPinter* entre le clade *Toxostoma* - *Mimus* (= continentaux) et les Moqueurs endémiques des Antilles. Si l'on part de cette constatation, on peut avancer l'hypothèse que les muscles directement liés au CMC peuvent également faire preuve d'une réduction chez les Moqueurs endémiques des Antilles. Cependant, cette hypothèse est à travailler car les muscles mentionnés par Wright *et al.*, (2016) n'ont probablement pas la même implication que les muscles du CMC pendant le vol. Il n'est pas négligeable de croire que les muscles du CMC sont plus gros chez les oiseaux insulaires que continentaux.

La migration est un autre facteur important façonnant la morphologie des oiseaux (Leisler et Winkler, 2003) et plus particulièrement leur morphologie musculo-squelettique. Calmaestra et Moreno, (2005) ont montré qu'un schéma écomorphologique reliant le comportement migratoire à la morphologie des ailes existait chez des espèces de passereaux. La morphologie de l'aile serait le produit de plusieurs facteurs agissant sur celles-ci lors du vol (Calmaestra et Moreno, 2005). Dans notre échantillon, le Moqueur chat (*Dumetella carolinensis*) est la seule espèce migratrice sur longue distance. Je ne peux pas établir de comparaison avec d'autres oiseaux migrateurs pour le moment, mais il est très probable que le CMC de *Dumetella carolinensis* reflète un schéma structurel optimisé d'un point de vue physiologique pour répondre aux efforts d'un vol prolongé et de ses contraintes énergétiques. Cette espèce possède le CMC le plus petit de mon jeu de données, ce qui est cohérent avec l'idée qu'il n'est pas nécessaire d'avoir des ailes longues car cela conduirait à un segment d'aile plus long et une augmentation de la force nécessaire pour voler (Calmaestra et Moreno, 2000). De plus, des ailes à rapport d'hauteur/largeur élevé peuvent également être une adaptation générale à la migration sur longue distance (Vágási *et al.*, 2016) et réduirait les coûts énergétiques. Deux options sont alors possibles : 1) une faible charge alaire (longue envergure) accompagnée d'un faible coût de transport et correspondant à un vol lent et demandant moins d'énergie, ou 2) une charge alaire élevée (courte à moyenne envergure) correspondant à un vol rapide et ne demandant pas nécessairement une forte énergie. Bien que ce paramètre n'ait pas pu être testé dans mon étude, basé sur mes données et celles disponibles sur sa morphologie générale et son écologie il semblerait que *Dumetella carolinensis*, qui migre des Antilles aux États-Unis, ait une charge alaire élevée. D'après Lindhe Norberg, (2002) un rapport d'hauteur/largeur élevé, associé à des

ailes courtes (donc une faible envergure) est favorable aux longs trajets. Le Moqueur chat (*Dumetella carolinensis*) possédant une petite envergure il répond bien à ces critères et adopterait alors un vol rapide et peu énergétique. En effet, avoir de petites ailes demande moins de force pour qu'elles soient actionnées. Cependant pour valider cette hypothèse des analyses plus poussées sont nécessaires.

7. CONCLUSION

L'objectif de ce mémoire était d'étudier les variations morphologiques du carpométacarpe chez neuf espèces de Mimidés par le biais de la morphométrie géométrique (GMM) et d'établir une clé ostéologique pour leur reconnaissance.

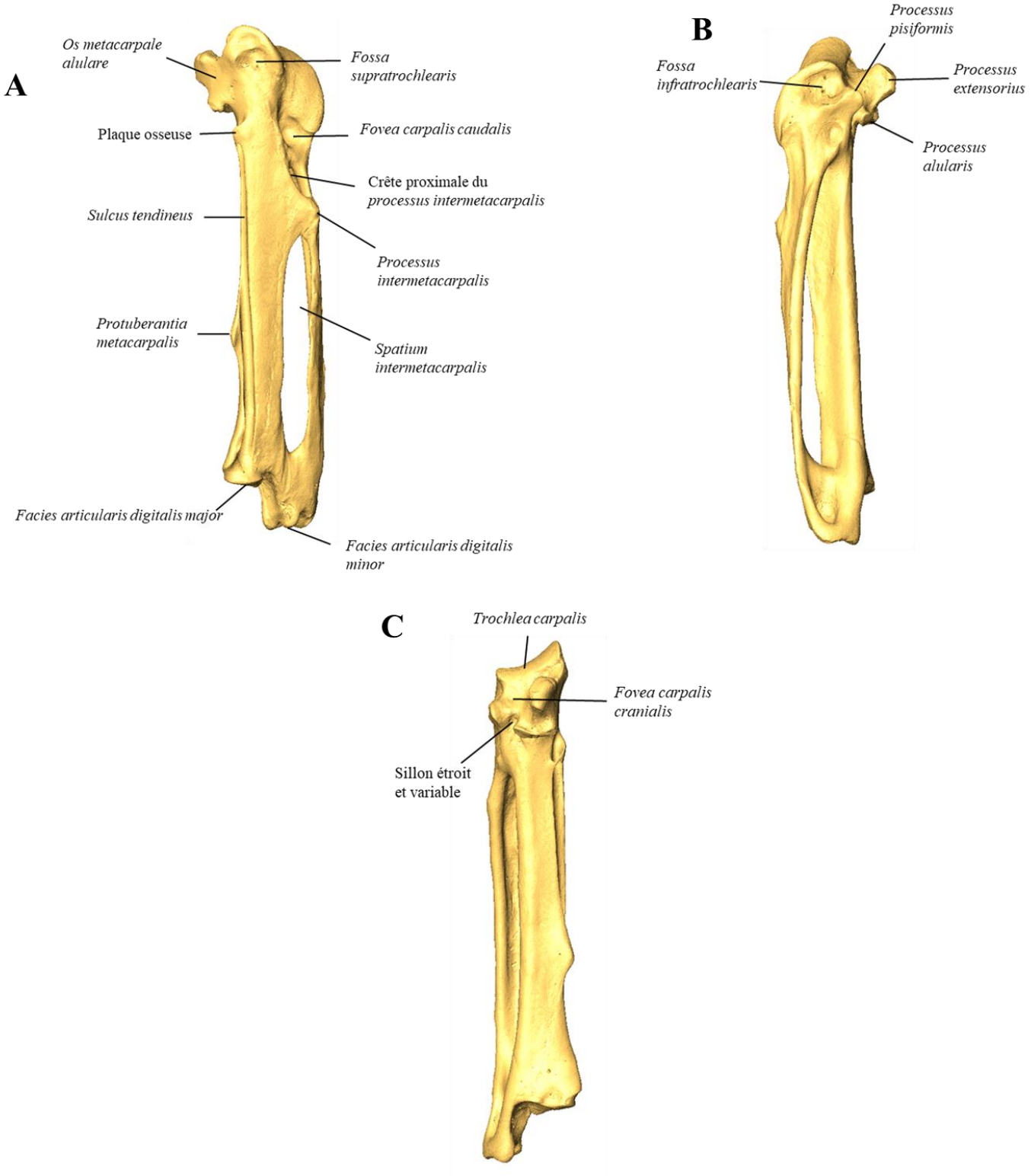
D'après mes résultats, la phylogénie est le signal principal ressortant de l'analyse morphométrique. En effet, des patrons de différenciation morphologiques montrent une ségrégation entre deux clades différents : les Moqueurs endémiques des Antilles et le clade *Mimus-Toxostoma*. Au sein de cette différenciation de clades, les patrons montrent également des différences inter-genres clairs au sein des Moqueurs endémiques des Antilles comme par exemple les genres *Allenia* et *Margarops* qui ont longtemps été attribués au même genre. Parmi le groupe *Mimus* et *Toxostoma*, ces deux genres sont bien distingués. Enfin, mes résultats témoignent aussi de différences inter-espèces chez le genre *Mimus* avec le Moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*), le Moqueur des Bahamas (*Mimus gundlachii*) et le Moqueur des savanes (*Mimus gilvus*). La GMM permet de mettre en évidence des différences morphologiques subtiles chez ces espèces malgré une proximité phylogénétique proche. Cependant, si la phylogénie est bien le premier facteur explicatif des différences de forme, certaines incongruences émergent. Cela peut s'expliquer par le fait que d'autres facteurs peuvent participer aux variations de forme du CMC et perturber les patrons de différenciation phylogénétique.

La biogéographie en particulier est un facteur majeur de différentiation, *via* notamment le caractère insulaire du milieu de vie des Mimidés, favorisant l'isolement des populations. Outre leur lieu d'habitat, leur mode de subsistance peut varier aussi d'un lieu à un autre, entre espèces ou même au sein d'une espèce. Associé à leur mode de vie et à leur comportement, les contraintes liées au vol peuvent aussi expliquer certains patrons de variation. Cependant, suite à cette étude la constitution d'un échantillonnage plus robuste est nécessaire pour adresser certaines hypothèses liées par exemple à la compétition, à l'existence d'un comportement migratoire ou non, mais également à la stratégie de vol employée pour la subsistance.

Finalement, j'ai développé une clé ostéologique permettant l'identification des différentes espèces de Mimidés à partir de matériel osseux. La comparaison entre les résultats de la morphométrie et de la clé ostéologique montre une certaine cohérence et souligne l'importance de cette double approche. Par exemple si l'on considère les espèces de *Mimus* (*Mimus polyglottos*, *Mimus gundlachii* et *Mimus gilvus*), sur les deux approches des variations sont observables au niveau du *processus extensorius*, du margo entre la *trochlea carpalis* et le

processus extensorius, et du *facies articularis digitalis minor* permettant de différencier ces trois différentes espèces. Les deux approches sont aussi en accord pour la différenciation d'*Allenia* et de *Margarops*, la forme du *processus extensorius* étant discriminante. L'utilisation conjointe de la morphométrie géométrique et de la clé ostéologique est donc prometteuse dans le cadre d'études de variations ostéologiques sur les restes osseux de Mimidés. Parmi les perspectives possibles, l'étude des carpométacarpes d'espèces fossiles à l'aide de cette approche combinée permettrait à de futurs travaux une mise en évidence des variations du carpométacarpe au cours du temps mais aussi entreprendre une reconstitution du paléo-environnement de l'espèce associée.

8. ANNEXES



Annexe 1 : Nomenclature du carpométacarpe. **A** : Vue latérale - **B** : Vue ventrale - **C** : Vue caudale. Les trois vues représentent un carpométacarpe gauche d'un Moqueur corossol (*Margarops fuscatus*).

Nom binomial	Nom commun	Origine	**Lot**
Mimus gilvus	Moqueur des savanes	PACEA	**390**
Mimus polyglottos	Moqueur polyglotte	ROM (cat. N. 106343)	**465**
Mimus gundlachii	Moqueur des Bahamas	ROM (cat. N. 111017)	**466**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**728**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**729**
Cinclocerthia ruficauda	Trembleur brun	PACEA	**730**
Margarops fuscatus	Moqueur corossol	PACEA	**731**
Mimus gilvus	Moqueur des savanes	PACEA	**732**
Mimus gilvus	Moqueur des savanes	PACEA	**733**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**808**
Margarops fuscatus	Moqueur corossol	PACEA	**826**
Cinclocerthia ruficauda	Trembleur brun	PACEA	**846**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**848**
Ramphocinclus brachyurus sanctaeluciae	Moqueur gorge blanche	UMMZ (cat. 158596)	**868**
Toxostoma rufum	Moqueur roux	NHM (cat. N. S/2010.2.2)	**917**
Mimus polyglottos	Moqueur polyglotte	NHM (cat. N. S/2001.48.19)	**918**
Dumetella carolinensis	Moqueur chat	NHM (cat. N. S/2001.48.9)	**919**
Dumetella carolinensis	Moqueur chat	NHM (cat. N. S/2010.2.15)	**948**
Dumetella carolinensis	Moqueur chat	AMNH (no cat. N.)	**960**
Cinclocerthia ruficauda	Trembleur brun	PACEA	**966**
Margarops fuscatus	Moqueur corossol	PACEA	**1006**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1007**
Cinclocerthia ruficauda	Trembleur brun	PACEA	**1008**
Mimus gundlachii	Moqueur des Bahamas	USNM (cat. N. 553336)	**1015**
Margarops fuscatus	Moqueur corossol	PACEA	**1039**
Margarops fuscatus	Moqueur corossol	PACEA	**1040**
Margarops fuscatus	Moqueur corossol	PACEA	**1041**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1042**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1043**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1044**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1045**

Annexe 2 : Tableau des spécimens avec leur provenance et numéro de catalogue PACEA (lot).

Nom binomial	Nom commun	Origine	Lot
Margarops fuscatus	Moqueur corossol	PACEA	**1046**
Allenia fusca	Moqueur grivotte (douteux)	PACEA	**1047**
Allenia fusca	Moqueur grivotte (douteux)	PACEA	**1048**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1049**
Margarops fuscatus	Moqueur corossol	PACEA	**1050**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1051**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1052**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	PACEA	**1053**
Ramphocinclus brachyurus brachyurus	Moqueur gorge-blanche	MNHN ZO-1884-2153	**1093**
Ramphocinclus brachyurus sanctaeluciae	Moqueur gorge-blanche	MNHN ZO-2012-550	**1094**
Toxostoma rufum	Moqueur roux	MNHN ZO-MO-1953-332	**1095**
Mimus polyglottos	Moqueur polyglotte	MNHN ZO-MO-1933-306	**1096**
Mimus polyglottos	Moqueur polyglotte	MNHN ZO-MO-1956-1050	**1097**
Cinclocerthia ruficauda	Trembleur brun	MEC	**1098**
Mimus gilvus	Moqueur des savanes	MEC	**1099**
Mimus gundlachii	Moqueur des Bahamas	USNM 553337	**1100**
Mimus gundlachii	Moqueur des Bahamas	USNM 553446	**1101**
Mimus gundlachii	Moqueur des Bahamas	USNM 553450	**1102**
Mimus polyglottos	Moqueur polyglotte	USNM 559681	**1103**
Mimus polyglottos	Moqueur polyglotte	USNM 553715	**1104**
Dumetella carolinensis	Moqueur chat	USNM 501388	**1105**
Dumetella carolinensis	Moqueur chat	USNM 553716	**1106**
Toxostoma rufum	Moqueur roux	USNM 611207	**1107**
Allenia fusca	Moqueur grivotte	MEC	**1111**

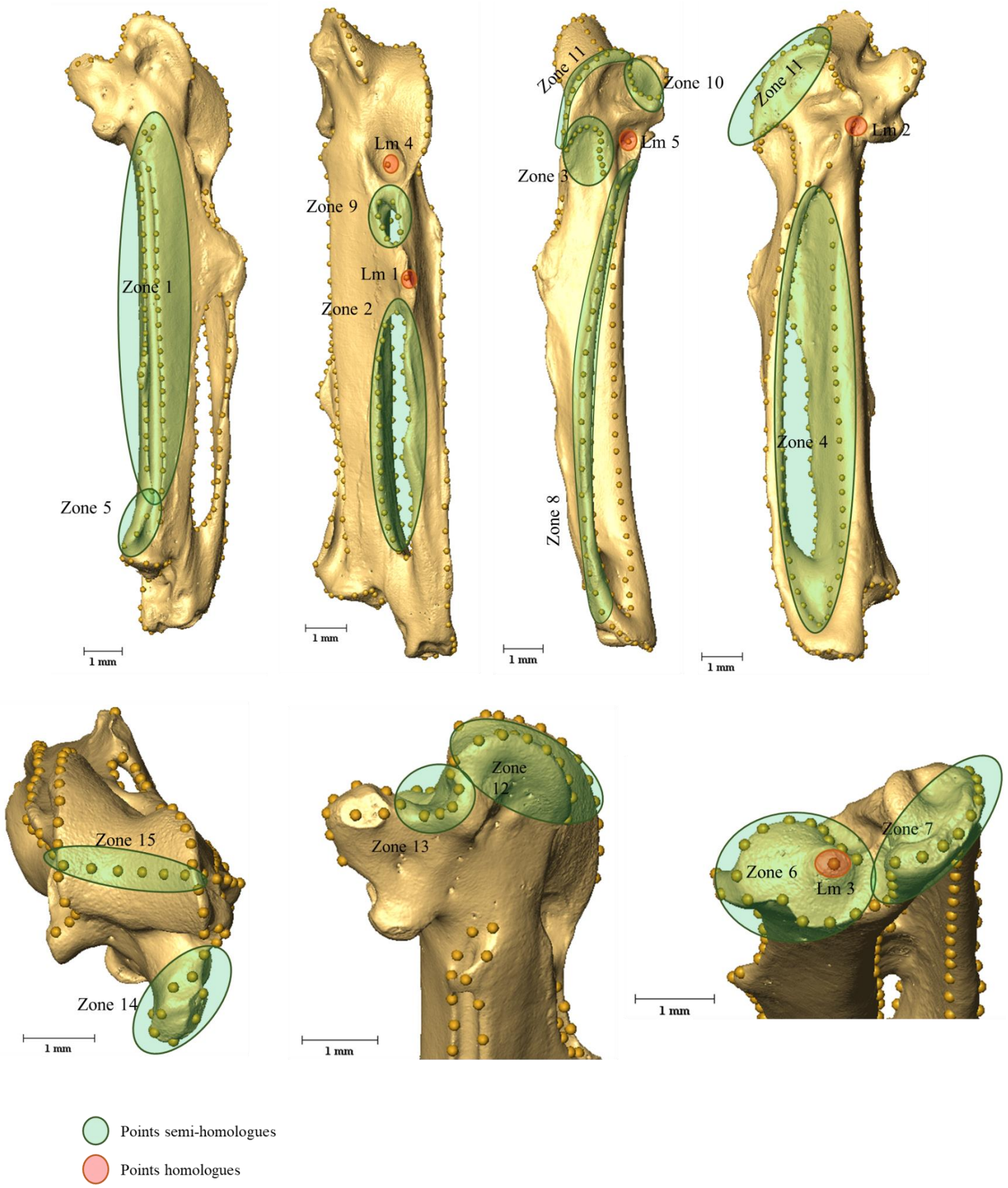
Annexe 3 : Suite Annexe 2 - Tableau des spécimens avec leur provenance et numéro de catalogue PACEA (lot).

Points homologues	Position
1	Point le plus haut du *processus intermetacarpalis*
2	Base du foramen entre *processus pisiformis* et *processus alularis*
3	Point le plus haut du *facies articularis digitalis major*
4	Point le plus bas de la *fovea carpalis caudalis*
5	Point le plus bas de la fosse sur l'attache de l'os métacarpale minor et infra *processus pisiformis*

Annexe 4 : Tableau des positions des points homologues (*landmarks*).

Points semi-homologues	Zone	Position	Départ	Fin
6 à 57	1	Forme du *sulcus tendineus*	Partie distale où la crête est visible	Partie distale
58 à 91	2	*Spatium intermetacarpalis* (vue dorsale)	Maximum de la courbe en distale	Partie distale
92 à 103	3	Forme de l'insertion ligamentaire	Base du *facies articularis ulnocarpalis* en distal	Fin de l'insertion observable
104 à 153	4	Spatium intermetacarpalis (vue ventrale)	Maximum de la courbe en distale	Partie distale
154 à 157	5	Forme de la coubure entre le *sulcus tendineus* et le *facies articularis digitalis major*	Proche du point final de la zone 1	Point "d'intersection" entre la fin de la courbure et le *facies articularis digitalis major*
158 à 170	6	Forme du margo du *facies articularis digitalis major*	Proche du point final de la zone 5	Point le plus haut
171 à 183	7	Forme de l'angulation entre le *facies articularis digitalis minor* et le *facies articularis digitalis major* (vue disto-ventrale)	Proche de la zone 6	Fin du *facies articularis major*
184 à 205	8	Forme de la courbure du petit métacarpe (vue ventrale)	Proche de la fin de la zone 7	Axe du maximum de courbure du *spatium intermetacarpalis*
206 à 213	9	Spatium entre le *processus intermetacarpalis* et l'os métacarpien minor	Maximum de la courbe en distale	Partie distale
214 à 219	10	Forme du margo entre le *facies articularis ulnocarpalis* et le *processus pisiformis*	Partie proximale	Partie distale
220 à 230	11	Forme du *facies articularis ulnocarpalis*	Base du facies en distal	Fin du facies
231 à 239	12	Forme du facies de la *trochlea carpalis*	Début du facies en dorsale	Fin du facies
240 à 244	13	Forme du margo entre la *trochlea carpalis* et le *processus extensorius*	Juste après la zone 12	Avant *processus extensorius*
245 à 255	14	Forme du *processus extensorius*	Juste après la zone 13	Vue latérale
255 à 261	15	Forme de la coubure entre le *facies articularis ulnocarpalis* et la *trochlea carpalis* (vue proximale)	Côté du *facies articularis ulnocarpalis*	Côté du facies de la trochlea carpalis

Annexe 5 : Tableau des positions des points semi-homologues (*semilandmarks*).



Annexe 6 : Zones de positionnement des points homologues (*landmarks*) et semi-homologues (*semilandmarks*).

BIBLIOGRAPHIE

ABEL R.L., LAURINI C.R., RICHTER M. (2012) – A palaeobiologist's guide to « virtual » micro-CT preparation, *Palaeontologia Electronica*, 15, 2, p.p. 1-17.

ADAMS D., COLLYER M., KALIONTZOPOULOU A. (2019) – Geometric Morphometric Analyses of 2D/3D Landmark Data,

ADLER D., MURDOCH D. (2019) – 3D Visualization Using OpenGL,

ALDRIDGE B.M. (1984) – Sympatry in two species of mockingbirds on Providenciales Island, West Indies., *Wilson Bulletin*, 96, 4, p.p. 603-618.

ARBOGAST B.S., DROVETSKI S.V., CURRY R.L., BOAG P.T., SEUTIN G., GRANT P.R., GRANT B.R., ANDERSON D.J. (2006) – The origin and diversification of galapagos mockingbirds, *Evolution*, 60, 2, p.p. 370-382.

BALZEAU A. (2015) – Imagerie par tomographie RX, *in Messages d'os: archéométrie du squelette animal et humain*, p.269-282.

BARBER B.R., MARTÍNEZ-GÓMEZ J.E., PETERSON A.T. (2004) – Systematic position of the Socorro mockingbird Mimodes graysoni, *Journal of Avian Biology*, 35, 3, p.p. 195-198.

BARBOSA A., MORENO E. (1999) – Evolution of foraging strategies in shorebirds: an ecomorphological approach, *The Auk*, 116, 3, p.p. 712-725.

BARKER F.K., BARROWCLOUGH G.F., GROTH J.G. (2002) – A phylogenetic hypothesis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 1488, p.p. 295-308.

BARKER F.K., CIBOIS A., SCHIKLER P., FEINSTEIN J., CRACRAFT J. (2004) – Phylogeny and diversification of the largest avian radiation, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 30, p.p. 11040-11045.

BAUMEL J.J., WITMER L.M. (1993) – Osteologia, *in Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium. 2nd ed.*, Publications of the Nuttall Ornithological Club (USA). no. 23.

BELLEMAIN E., RICKLEFS R. (2008) – Are islands the end of the colonization road?, *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 8, p.p. 461-468.

BHATTACHARYYA B. (1994) – Diversity of feeding adaptations in certain columbid birds: A functional morphological approach, *Journal of Biosciences*, 19, 4, p.p. 415.

BIBER E. (2002) – Patterns of endemic extinctions among island bird species, *Ecography*, 25, 6, p.p. 661-676.

BLOCK W.M., BRENNAN L.A., GUTIERREZ R. (1991) – Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in northern California, USA, *Oecologia*, 87, 3, p.p. 449-458.

BOCHENSKI Z., TOMEK T. (2009) – A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Preliminary determination,

BOND J. (1948) – Origin of the Bird Fauna of the West Indies, *The Wilson Bulletin*, p.p. 207-229.

BOND J. (1963) – Derivation of the Antillean Avifauna, *Academy of Natural Sciences*, p.p. 79-98.

CALMAESTRA R.G., MORENO E. (2000) – Ecomorphological patterns related to migration: a comparative osteological study with passerines, *Journal of Zoology*, 252, 4, p.p. 495-501.

CALMAESTRA R.G., MORENO E. (2005) – Forelimb muscles and migration: finding ecomorphological patterns using a phylogenetically-based method, *Ardeola*, 52, 2, p.p. 253-268.

CAMPBELL E.W. (1991) – The Effect of Introduced Roof Rats on Bird Diversity of Antillean Cays (El Efecto de Rattus rattus Introducidas en Cayos de las Antillas, en la Diversidad de Aves), *Journal of Field Ornithology*, p.p. 343-348.

CIBOIS A., CRACRAFT J. (2004) – Assessing the passerine "Tapestry": phylogenetic relationships of the Muscicapoidea inferred from nuclear DNA sequences, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 1, p.p. 264-273.

CLEGG S.M., OWENS P.F. (2002) – The 'island rule' in birds: medium body size and its ecological explanation, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 1498, p.p. 1359-1365.

CLEMENTS J.F., SCHULENBERG T.S., ILIFFS M.J., FREDERICKS T.A., SULLIVAN B.L., WOOD C.L. (2018) – The eBird/Clements checklist of birds of the world.

CODY M.L. (2005) – Family Mimidae (mockingbirds and thrashers), *in Handbook of the Birds of the World, Cuckoo-shrikes to Thrushes*, p.448-495.

COHEN A., SERJEANTSON D. (1996) –*A manual for identification of bones from archaeological sites*.

COOKE S.B., TERHUNE C.E. (2015) – Form, Function, and Geometric Morphometrics: Form, Function, and Geometric Morphometrics, *The Anatomical Record*, 298, 1, p.p. 5-28.

CORVIDAE E.L., BIERREGAARD R.O., PETERS S.E. (2006) – Comparison of wing morphology in three birds of prey: correlations with differences in flight behavior, *Journal of Morphology*, 267, 5, p.p. 612-622.

COX C.B., MOORE P.D., LADLE R. (2016) –*Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, John Wiley & Sons.

CRACRAFT J. (1973) – Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds, *Journal of Zoology*, 169, 4, p.p. 455-543.

CRACRAFT J. (2001) – Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous–Tertiary mass extinction event, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268, 1466, p.p. 459-469.

CUCCHI T., BAYLAC M., EVIN A., BIGNON-LAU O., VIGNE J.-D. (2015) – Morphométrie géométrique et archéozoologie : Concepts, méthodes et applications, *in Messages d'os: archéométrie du squelette animal et humain*, p.197-216.

CUISIN J. (1989) –*L'identification des crânes de Passereaux (Passeriformes: Aves)*, Université de Bourgogne, Faculté des Sciences de la Vie et de l'Environment.

CUNNINGHAM J.A., RAHMAN I.A., LAUTENSCHLAGER S., RAYFIELD E.J., DONOGHUE P.C.J. (2014) – A virtual world of paleontology, *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 6, p.p. 347-357.

DALSGAARD B., HILTON G.M., GRAY G. A. L., et al. (2007) – Impacts of a volcanic eruption on the forest bird community of Montserrat, Lesser Antilles, *Ibis*, 149, 2, p.p. 298-312.

DIAL K.P. (1992) – Activity patterns of the wing muscles of the pigeon (Columba livia) during different modes of flight, *Journal of Experimental Zoology*, 262, 4, p.p. 357-373.

DRAY S., DUFOUR A.-B. (2007) – The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists, *Journal of statistical software*, 22, 4, p.p. 1-20.

EDWARDS S.V., BOLES W.E. (2002) – Out of Gondwana: the origin of passerine birds, *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 8, p.p. 347-349.

ERICSON P.G.P., CHRISTIDIS L., COOPER A., IRESTEDT M., JACKSON J., JOHANSSON U.S., NORMAN J.A. (2002) – A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 1488, p.p. 235-241.

ERICSON P.G.P., IRESTEDT M., JOHANSSON U.S. (2003) – Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds, *Journal of Avian Biology*, 34, 1, p.p. 3-15.

FEDUCCIA A. (1996) –*The Origin and evolution of birds*, New Haven, Yale university press, 1996, 1 vol. (X-420 p.) p.

FITZPATRICK J., BATES J., BOSTWICK K., et al. (2004) – Family Tyrannidae (tyrant-flycatchers), *in Handbook of the birds of the world*, p.170-462.

GILBERT B.M., MARTIN L.D., SAVAGE H.G. (1981) –*Avian osteology*, Laramie, Wyo., B.M. Gilbert.

GRENIER J.L., GREENBERG R. (2005) – A biogeographic pattern in sparrow bill morphology: parallel adaptation to tidal marshes, *Evolution*, 59, 7, p.p. 1588-1595.

HACKETT S.J., KIMBALL R.T., REDDY S., et al. (2008) – A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History, *Science*, 320, 5884, p.p. 1763-1768.

HAYES F.E., SEWLAL J.-A.N. (2004) – The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy, *Journal of Biogeography*, 31, 11, p.p. 1809-1818.

HEDGES S.B. (2006) – PALEOGEOGRAPHY OF THE ANTILLES AND ORIGIN OF WEST INDIAN TERRESTRIAL VERTEBRATES1, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93, 2, p.p. 231-245.

HUNT J.S., BERMINGHAM E., E. RICKLEFS R. (2001) – Molecular Systematics and Biogeography of Antillean Thrashers, Tremblers, and Mockingbirds (Aves: Mimidae), *The Auk: Ornithological Advances*, 118, 1, p.p. 35-55.

IMMEL A., CABEC A.L., BONAZZI M., et al. (2016) – Effect of X-ray irradiation on ancient DNA in sub-fossil bones – Guidelines for safe X-ray imaging, *Scientific Reports*, 6, p.p. 32969.

JÁNOSSY D. (1983) – Humeri of central European smaller Passeriformes, *Fragmenta Mineralogica et Paleontologica*, 11, p.p. 85-112.

JENKINS C.N., PIMM S.L., JOPPA L.N. (2013) – Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 28, p.p. E2602-E2610.

JOHANSSON U.S., FJELDSÅ J., BOWIE R.C.K. (2008) – Phylogenetic relationships within Passerida (Aves: Passeriformes): A review and a new molecular phylogeny based on three nuclear intron markers, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 3, p.p. 858-876.

JØNSSON K.A., LESSARD J., RICKLEFS R.E. (2015) – The evolution of morphological diversity in continental assemblages of passerine birds, *Evolution*, 69, 4, p.p. 879-889.

KABOLI M., ALIABADIAN M., GUILLAUMET A., ROSELAAR C.S., PRODON R. (2007) – Ecomorphology of the wheatears (genus Oenanthe), *Ibis*, 149, 4, p.p. 792-805.

KESSLER J.E (2015) – Osteological guide of songbirds from Central Europe, *Ornis Hungarica*, 23, 2, p.p. 62-155.

KESSLER J.E. (2017) – Evolution and skeletal characteristics of European owls, *Ornis Hungarica*, 25, 2, p.p. 65-103.

LAROULANDIE V. (2000) – Taphonomie et Archéozoologie des Oiseaux en Grotte : Applications aux Sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège).

LEISLER B., WINKLER H. (2003) – Morphological consequences of migration in passerines, *in Avian migration*, Springer, p.175-186.

LINDHE NORBERG U.M. (2002) – Structure, form, and function of flight in engineering and the living world, *Journal of morphology*, 252, 1, p.p. 52-81.

LINNÉ C. VON (1758) –*Systema naturae*.

LOMOLINO M.V. (2005) – Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule, *Journal of Biogeography*, 32, 10, p.p. 1683-1699.

LOMOLINO M.V., SAX D.F., PALOMBO M.R., VAN DER GEER A.A. (2012) – Of mice and mammoths: evaluations of causal explanations for body size evolution in insular mammals, *Journal of Biogeography*, 39, 5, p.p. 842-854.

LOSOS J.B., RICKLEFS R.E. (2009) – Adaptation and diversification on islands, *Nature*, 457, 7231, p.p. 830.

LOVETTE I.J., RUBENSTEIN D.R. (2007) – A comprehensive molecular phylogeny of the starlings (Aves: Sturnidae) and mockingbirds (Aves: Mimidae): Congruent mtDNA and nuclear

trees for a cosmopolitan avian radiation, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 3, p.p. 1031-1056.

LOVETTE I.J., ARBOGAST B.S., CURRY R.L., et al. (2012) – Phylogenetic relationships of the mockingbirds and thrashers (Aves: Mimidae), *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63, 2, p.p. 219-229.

MACARTHUR R.H. (1996) – E. 0. Wilson. 1967. The theory of island biogeography,

MAYR G. (2016) –*Avian Evolution: The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance*, John Wiley & Sons, 2016, 325 p.

METAIRIE L. (2014) – *Apports de la morphométrie géométriqueà la paléoanthropologie dentaire*, Claude Bernard - Lyon 1

MILES D.B., RICKLEFS R.E., TRAVIS J. (1987) – Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds, *The American Naturalist*, 129, 3, p.p. 347-364.

MITTEROECKER P., GUNZ P. (2009) – Advances in Geometric Morphometrics, *Evolutionary Biology*, 36, 2, p.p. 235-247.

MORENO E. (1985) – Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. 1. Aegithalidae, Remizidae, Paridae, Emberizidae, Passeridae, Fringillidae, Alaudidae., *ARDEOLA*.

MORENO E. (1986) – Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. 2. Hirundinidae, Prunellidae, Sittidae, Certhiidae, Troglodytidae, Cinclidae, Laniidae, Oriolidae, Corvidae, Sturnidae, Motacillidae.

MORENO E. (1987) – Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. 3. Muscicapidae, *ARDEOLA*.

NORBERG U.M. (1979) – Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest, and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 287, 1019, p.p. 131-165.

OWENS I. P. F., HARTLEY I. R. (1998) – Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism?, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265, 1394, p.p. 397-407.

PICASSO M.B.J., MOSTO M.C. (2018) – Wing myology of Caracaras (Aves, Falconiformes): Muscular features associated with flight behavior, *Vertebrate Zoology*, 68, p.p. 177-190.

PREGILL G.K., OLSON S.L. (1981) – Zoogeography of West Indian Vertebrates in Relation to Pleistocene Climatic Cycles, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 1, p.p. 75-98.

PROCTOR N.S., LYNCH P.J. (1993) –*Manual of Ornithology: Avian Structure & Function*, Yale University Press, 356 p.

RAFFAELE H.A. (2003) –*Birds of the West Indies*, Princeton, Princeton University Press, Princeton field guides, 216 p.

RAHMAN I.A., ADCOCK K., GARWOOD R.J. (2012) – Virtual Fossils: a New Resource for Science Communication in Paleontology, *Evolution: Education and Outreach*, 5, 4, p.p. 635-641.

RAIKOW R.J., BLEDSOE A.H. (2000) – Phylogeny and Evolution of the Passerine Birds, *BioScience*, 50, 6, p.p. 487.

RICKLEFS R.E., BERMINGHAM E. (2001) – Nonequilibrium Diversity Dynamics of the Lesser Antillean Avifauna, *Science*, 294, 5546, p.p. 1522-1524.

RICKLEFS R.E., BERMINGHAM E. (2002) – The concept of the taxon cycle in biogeography, *Global Ecology and Biogeography*, 11, 5, p.p. 353-361.

RICKLEFS R.E. (2004) – Cladogenesis and morphological diversification in passerine birds, *Nature*, 430, 6997, p.p. 338.

RICKLEFS R., BERMINGHAM E. (2008) – The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 1502, p.p. 2393-2413.

RICKLEFS R.E. (2012) – Species richness and morphological diversity of passerine birds, *proceedings of the national academy of sciences*, 109, 36, p.p. 14482-14487.

ROSINDELL J., PHILLIMORE A.B. (2011) – A unified model of island biogeography sheds light on the zone of radiation, *Ecology letters*, 14, 6, p.p. 552-560.

SAVILE O.B.O. (1957) – Adaptive evolution in the avian wing, *Evolution*, 11, 2, p.p. 212-224.

SAWADA A., YAMASAKI T., IWAMI Y., TAKAGI M. (2018) – Distinctive Features of the Skull of the Ryukyu Scops Owl from Minami-Daito Island, Revealed by Computed Tomography Scanning, *Ornithological Science*, 17, 1, p.p. 45-54.

SCHLAGER S. (2019) – Package 'Morpho'.

SERJEANTSON D. (2009) –*Birds*, (Cambridge Manuals in Archaeology.

SIBLEY C.G., AHLQUIST J.E. (1984) – The Relationships of the Starlings (Sturnidae: Sturnini) and the Mockingbirds (Sturnidae: Mimini), *The Auk*, 101, 2, p.p. 230-243.

SIBLEY C.G., AHLQUIST J.E. (1990) –*Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*, Yale University Press.

SIBLEY C.G., MONROE B.L. (1990) –*Distribution and taxonomy of birds of the world*, Yale University Press.

SLICE D.E., BOOKSTEIN F.L., MARCUS L.F., ROHLF J.F. (2008) – A glossary for geometric morphometrics,

STEADMAN D.W., PREGILL G.K., OLSON S.L. (1984) – Fossil vertebrates from Antigua, Lesser Antilles: Evidence for late Holocene human-caused extinctions in the West Indies, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81, 14, p.p. 4448-4451.

STEADMAN D.W., FRANKLIN J. (2015) – Changes in a West Indian bird community since the late Pleistocene J. Stewart dir, *Journal of Biogeography*, 42, 3, p.p. 426-438.

STEADMAN D.W., FRANKLIN J. (2017) – Origin, paleoecology, and extirpation of bluebirds and crossbills in the Bahamas across the last glacial–interglacial transition, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 37, p.p. 9924-9929.

SWINEBROAD J. (1954) – A comparative study of the wing myology of certain passerines, *American Midland Naturalist*, p.p. 488-514.

TERBORGH J., FAABORG J., BROCKMANN H.J. (1978) – Island Colonization by Lesser Antillean Birds, *The Auk*, 95, 1, p.p. 59-72.

TOMEK T., BOCHENSKI Z. (2000) –The comparative osteology of European Corvids (Aves_ Corvidae), with a key to the identification of their skeletal elements.

TOMEK T., BOCHENSKI Z. (2009) – A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Galliformes and Columbiformes,

UJHELYI P. (1992) – Identification of the fringillidae of europe on the basis of craniometric characteristics, *Aquila*.

UJHELYI P. (2016) – Cranial morphology of European passerine bird families (Aves, Passeriformes), *Ornis Hungarica*, 24, 2, p.p. 54-77.

VÁGÁSI C.I., PAP P.L., VINCZE O., OSVÁTH G., ERRITZØE J., MØLLER A.P. (2016) – Morphological adaptations to migration in birds, *Evolutionary Biology*, 43, 1, p.p. 48-59.

VAZQUEZ R.J. (1992) – Functional osteology of the avian wrist and the evolution of flapping flight, *Journal of Morphology*, 211, 3, p.p. 259-268.

VAZQUEZ R.J (1994) – The automating skeletal and muscular mechanisms of the avian wing (Aves), *Zoomorphology*, 114, 1, p.p. 59-71.

VAZQUEZ R.J. (1995) – Functional anatomy of the pigeon hand (Columba livia): a muscle stimulation study, *Journal of morphology*, 226, 1, p.p. 33-45.

VIDELER J.J. (2006) –*Avian flight*, Oxford University Press.

WEBER G.W., BOOKSTEIN F.L. (2011) –*Virtual anthropology : a guide to a new interdisciplinary field*, Wien, NY, Springer, 2011, 1 vol. (423 p.) p.

WHITTAKER R.J., FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M. (2007) –*Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*, Oxford University Press, 2007

WILS P. (2016) – Post-traitement des données du CTscan avec Avizo Lite 9.0.1,

WOODS C.A., SERGILE F.E. (2001) –*Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*, Boca Raton, CRC.

WRIGHT N.A., STEADMAN D.W., WITT C.C. (2016) – Predictable evolution toward flightlessness in volant island birds, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 17, p.p. 4765-4770.

ZUCCON D., CIBOIS A., PASQUET E., ERICSON P.G.P. (2006) – Nuclear and mitochondrial sequence data reveal the major lineages of starlings, mynas and related taxa, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41, 2, p.p. 333-344.

Variations morphologiques du carpométacarpe sur un échantillon de Mimidés provenant des Antilles : existence d'une influence phylogénétique et de facteurs biogéographiques ?

Le carpométacarpe des Mimidés est un os à haut potentiel taxonomique et est le matériel adéquat pour étudier les variations morphologiques. Cette étude s'inscrit dans une démarche majoritairement morphométrique appuyée par une analyse ostéologique. L'analyse s'appuie donc sur une étude morphométrique avec l'application de points homologues (*landmarks*) dans le but d'y voir des variations mais aussi sur une étude ostéologique par la détermination d'une clé de critères ostéologiques. Les objectifs sont de tester plusieurs hypothèses pouvant impliquer des variations morphologiques sur le carpométacarpe : la phylogénie et certains facteurs biogéographiques des Mimidés. Au regard des résultats, ceux-ci sont en faveur des hypothèses et induiraient des variations morphologiques subtiles mais visibles au sein des différents genres et espèces des Mimidés. Des études sur un échantillon plus grand sont réalisables afin de confirmer avec assurance ces résultats.

Mots-clés : Morphométrie géométrique - Mimidés - Phylogénie - Biogéographie - Carpométacarpe

Morphological variations of the carpometacarpus on a sample of Mimidae from the West Indies: existence of phylogenetic influence and biogeographic factors ?

The Mimid carpometacarpus is a bone with high taxonomic potential and is the appropriate material to study morphological variations. This study is part of a predominantly morphometric approach supported by an osteological analysis. The analysis is based on a morphometric study with the application of landmarks in order to see variations but also on an osteological study by determining an osteological criteria key. The objectives are to test several hypotheses that may imply morphological variations on the carpometacarpus: phylogeny and certain biogeographic factors of Mimidae. With regard to the results, they are in favour of the hypotheses and would induce subtle but visible morphological variations within the different genera and species of Mimidae. Further studies are possible to confirm these results with confidence.

Keywords : Geometric morphometry - Mimidae - Phylogeny - Biogeography - Variation - Carpometacarpus