

Echinoidea Mer de Norvège

Norwegian Sea Abyssal populations Endemism

Populations abyssales Endémisme Echinoidea

Isolement géographique de populations benthiques abyssales : les *Pourtalesia jeffreysi* (Echinoidea, Holasteroida) en Mer de Norvège

B. David Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon, Laboratoire associé au CNRS nº 157, 6, boulevard Gabriel, 21100 Dijon. Reçu le 8/4/82, révisé le 15/5/82, accepté le 20/7/82. La variation de l'espèce abyssale Pourtalesia jeffreysi (Échinodermes, Échinides) est RÉSUMÉ analysée à partir d'importants échantillons provenant des 3 bassins de la Mer de Norvège : Groenland, Lofoten et Norvège. Tout d'abord, une étude biométrique est réalisée à partir de 18 caractères morphologiques essentiels (neuf quantitatifs et neuf qualitatifs). Les analyses uni- et multivariées font ressortir des divergences morphologiques sensibles entre les oursins des peuplements situés de part et d'autre de la ride médio-océanique. Par ailleurs une étude détaillée de l'agencement des plaques du plastron (face ventrale) montre l'importante variabilité des Pourtalesia jeffreysi de Mer de Norvège vis-à-vis de ce caractère. Cette variabilité est analysée et quatre types morphologiques fondamentaux sont définis. Leurs proportions respectives sont radicalement différentes de part et d'autre de la ride médio-océanique; le clivage entre les peuplements des différents bassins est ainsi confirmé. Son origine est discutée et le problème d'un début de spéciation par isolement géographique est abordé. Oceanol. Acta, 1983, 6, 1, 13-20. ABSTRACT Early stages in isolation of abyssal benthic populations *Pourtalesia jeffreysi* (Echinoidea, Holasteroida) in the Norwegian Sea Morphological variation in the deep-sea species *Pourtalesia jeffreysi* (Echinodermata, Echinoidea) is analysed in samples from the Greenland, Lofoten and Norwegian basins in the Norwegian Sea. A biometrical study is made of 18 morphological characters (nine quantitative and nine qualitative). The results of uni- and multivariate analysis indicate morphological differences between populations separated by the middle oceanic ridge. Study of the arrangement of skeletal plates of the ventral side (plastron) show a marked variability in this character for P. jeffreysi in the Norwegian Sea. This variability is analysed and four main morphological types are defined. The proportions of these types differ radically on either side of the ridge. The origin of this differentiation as an early stage in speciation by geographical isolation is discussed. Oceanol. Acta, 1983, 6, 1, 13-20.

INTRODUCTION

Globalement, la distribution des faunes benthiques en milieu profond (abyssal) est calquée sur la géographie des grands bassins océaniques, avec des peuplements propres à chacun d'entre eux (Eckman, 1953; Vinogradova, 1979). On a pu ainsi définir des provinces, ou aires biogéographiques profondes, entre lesquelles les communications, et donc les échanges, sont plus ou moins difficiles (exemple de la répartition biogéographique des

B. DAVID

Astérides abyssales de l'Atlantique : Sibuet, 1979). L'établissement de tels modèles de répartition doit néanmoins être pondéré à deux égards.

1) Par la sensibilité différentielle des taxons à l'isolement. Pour un groupe d'organismes benthiques, l'isolement géographique sera d'autant plus intense que ce groupe aura des tendances à l'holobenthisme accusées (dispersion larvaire réduite) et qu'il sera plus exigeant vis-à-vis de la profondeur (organismes sténobathes). Un tel taxon subira, de manière particulièrement stricte, l'action des barrières géographiques ou hydrodynamiques et les possibilités de brassage génétique entre peuplements de différents bassins seront faibles ou nulles.

2) Par la notion d'espèce biologique.

La validité d'une interprétation biogéographique se heurte à la notion d'espèce. En effet, compte tenu des problèmes posés par l'échantillonnage en milieu abyssal, les espèces décrites l'ont souvent été à partir de quelques exemplaires, voire de fragments. Par ailleurs, la valeur taxonomique réelle des caractères utilisés n'est pas toujours démontrée (exemple des distinctions spécifiques faites par Cooper, 1975 et d'Hondt, 1976 chez les *Macandrevia* — brachiopodes — dans le bassin de l'Angola).

Les *Pourtalesia* offrent un double intérêt : premièrement celui d'être un groupe qui semble, *a priori*, sensible à l'isolement avec une répartition des espèces en aires géographiques bien délimitées, sans formes cosmopolites (tendance à l'endémisme); deuxièmement celui d'être des échinides de forme très particulière sur lesquels de nombreux caractères morphologiques peuvent être analysés et leur variabilité corrélée.

De plus, dans le cas de la Mer de Norvège, l'importance – pour le milieu abyssal – des échantillons récoltés a permis pour la première fois, chez ces oursins, l'application de méthodes biométriques. Ces méthodes offrent une meilleure sensibilité d'analyse et conduisent à une approche objective de la variation au sein des populations. Elles permettent donc de mieux se conformer à la notion d'espèce biologique et devraient ainsi aider à comprendre la variabilité et la répartition des faunes dans les grandes provinces océaniques.

LE MATÉRIEL ÉTUDIÉ ET SON ORIGINE

Campagne NORBI

- La campagne NORBI, effectuée au cours de l'été 1975 (18 juillet-12 août) par le N/O « Jean Charcot », avait pour but la reconnaissance des faunes benthiques abyssales de la Mer de Norvège.

-11 stations d'étude réparties dans les quatre principaux bassins de la Mer de Norvège avaient été retenues : les stations 1, 2 et 3 dans le bassin de Norvège, 4 et 5 dans le bassin de Lofoten pour la partie orientale de la Mer de Norvège; la station 6 dans le bassin du Spitzberg et les stations 7 à 11 dans celui du Groenland pour sa partie occidentale (fig. 1 : carte de situation). Le détail des opérations de prélèvement, leur situation ainsi que l'inventaire exhaustif de la faune benthique ont été donnés par Dahl *et al.* en 1976 (tableau 1).



Figure 1

Localisation des stations de prélèvement de NORBI et des stations à *Pourtalesia* du Porcupine et de l'Ingolf.

Location of the NORBI sampling stations and the Porcupine and Ingolf stations where Pourtalesia were collected.

- Une douzaine de taxons constitue l'essentiel d'une faune benthique particulièrement pauvre en espèces et relativement riche en individus (*op. cit.*). Les récoltes abondantes d'échinodermes (146 163 individus récoltés au cours de 12 dragages et de 16 chalutages) sont constituées essentiellement d'holothuries (98,7%). Les échinides représentent 0,5% (768 individus) des échinodermes récoltés et appartiennent tous à une même espèce : *Pourtalesia jeffreysi* Wyv. Thomson. Ils ne sont présents que dans 5 stations, entre 2 500 et 2 900 m, sur les 11 étudiées (leur répartition est détaillée sur le tableau 1). La station située dans le bassin du Spitzberg n'en a pas fourni. *

- Il est remarquable qu'aucune des stations de profondeur supérieure à 3000 m (stations 3, 4, 6, 7, 8 et 9) n'ait livré -de *Pourtalesia*, alors que toutes les autres, comprises entre 2500 et 3000 m, en ont fourni et souvent en nombre important. Il semblerait donc que la profondeur soit, en Mer de Norvège, un facteur limitant l'installation de ces oursins dans les plaines abyssales au-delà de 3000 m.

- Compte tenu de la fragilité des tests, l'analyse statistique n'a pu porter que sur 175 spécimens complets et intacts dont la répartition est donnée tableau 1.

Pourtalesia jeffreysi Wyv. Thomson

- Pourtalesia jeffreysi est un oursin abyssal commun des zones froides de l'Atlantique (Atlantique Nord, Océan Arctique, Mers de Baffin et de Norvège, Mer de Kara...). L'espèce a été observée pour la première fois lors de l'expédition du navire océanographique Porcupine, en 1870, à mi-chemin entre les Faeroe et les Shetland par 1 200 m de fond. Depuis, de nombreuses missions en ont retrouvé, parfois en quantité importante comme l'Ingolf qui, en 1896, a dragué 184 spécimens sur la bordure occidentale du Bassin de Norvège entre 500 et 2 350 m de profondeur (tableau 1).

Pourtalesia jeffreysi appartient à la famille des Pourtalesiidae, groupe d'Holastéroïdes bathyaux et abyssaux uniquement actuels dont l'origine phylétique est encore incertaine. C'est un oursin très fragile qui est, en général, d'assez petite taille (45-50 mm en moyenne et jusqu'à 55 à 60 mm pour les plus gros exemplaires : 58 mm pour un spécimen de l'expédition de l'Ingolf). Les Pourtalesia jeffreysi de Norbi se singularisent par leur taille encore plus réduite. Néanmoins, les oursins récoltés sont tous adultes et leurs fluctuations dimensionnelles sont très faibles (la longueur varie de 17 à 33 mm). Compte tenu de la fragilité des tests, cette absence de jeunes est probablement imputable au mode de prélèvement, et il n'est pas possible d'en tirer de conclusions sur la nature même du peuplement. La morphologie et l'anatomie de ces oursins ont déjà fait l'objet de descriptions longues et précises : Wyv. Thomson (1874), Loven (1883), Mortensen (1907; 1927; 1950)... Ils ont un test mince de forme cylindrique et allongée, tronqué antérieurement et terminé à l'arrière par un rostre étroit, plus ou moins long, ce qui confère à l'oursin une forme générale de bouteille (planche). Sur la face dorsale, l'apex occupe une position très excentrée vers l'avant, tandis que le périprocte est situé juste audessus du rostre. Sur la face ventrale, la bouche s'ouvre au fond d'une invagination buccale très profonde.

— Au sein d'une apparente homogénéité d'ensemble des peuplements, les *Pourtalesia* de Mer de Norvège sont assez souvent de forme variable et irrégulière : ils présentent des dissymétries quelquefois très accusées, des courbures de l'axe longitudinal, des gibbosités anormales du test... Cette variabilité morphologique particulière avait d'ailleurs déjà été notée par Mortensen (1907) à propos des oursins de l'Ingolf. L'analyse biométrique détaillée s'avère donc ici particulièrement adaptée pour préciser le degré et la nature de cette variabilité et tenter d'en comprendre l'origine.



Planche

Figures A-C

Pourtalesia jeffreysi, NØ 81, morphologie générale : A, vue dorsale; B, vue ventrale; C, vue latérale.

Pourtalesia jeffreysi, N \emptyset 81, general morphology : A, dorsal view; B, ventral view; C, lateral view.

Figures D-K

Pourtalesia jeffreysi, variabilité : D, NØ 136, vue dorsale; E, NØ 136, vue ventrale; F, NØ 73, vue dorsale; G, NØ 73, vue ventrale; H, NØ 60, vue dorsale; I, NØ 95, vue dorsale; J, NØ 95, vue ventrale; K, NØ 95, vue latérale.

Pourtalesia jeffreysi, variability: D, NØ 136, dorsal view; E, NØ 136, ventral view; F, NØ 73, dorsal view; G, NØ 73, ventral view; H, NØ 60, dorsal view; I, NØ 95, dorsal view; J, NØ 95, ventral view; K, NØ 95, lateral view.

Tableau 1

Inventaire et répartition des faunes de Pourtalesia récoltées en Mer de Norvège par le Porcupine, l'Ingolf et le Charcot. Listing and distribution of Pourtalesia samples dredged in the Norwegian Sea by the vessels Porcupine, Ingolf and Charcot.

Campagne	Zone	Station	Position	Profondeur (m)	Individus récoltés	Individus analysés
du Porcupine	Nord des îles Shetlands	-	61°21'N; 3°44'W	1 160	1 (type)	
de l'Ingolf	Est du bassin de	103	66°23'N; 8°52'W	1 0 5 0	2	
U U	Norvège, ride J.	113	69°31'N; 7°06'W	2 3 60	84	
	Mayen et plateau	116	70°05'N; 8°26'W	670	22	
	islandais	117	69°13'N: 8°23'W	1810	11	
		119	67°53'N: 10°19'W	1820	25	
		124	67°40'N: 15°40'W	890	15	
		126	67°19'N: 15°52'W	530	1	
		138	63°26'N; 7°56'W	850	24	
					184	
du Jean Charcot	Bassin	1	64°25'N: 01°40'E	2 577-2 714	11	3
(NOR BI)	de Norvège Bassin	2	65°20'N; 00°02'W	2866-3016	45	9
	des Lofoten	5	69°30'N; 10°30'E	2930-2966	133	26
	Bassin	10	73°28'N: 07°32'W	2940	398	96
	du Groenland	11	73°33'N; 13°37'W	2 470-2 502	181	41
					768	175



Figure 2

Les paramètres morphologiques utilisés : 1) quantitatifs (mesurés) : LL, longueur du test; LA, largeur; HT, hauteur; AP, position de l'apex; PP, position du périprocte; BO, position de la bouche; ST, position du sternum; LB, largeur du rostre; HR, hauteur du rostre. 2) qualitatifs (estimés) : DY 1, dissymétrie antérieure; DY 2, dissy-métrie bilatérale; GL, position de la plus grande largeur; GH, position de la plus grande hauteur; OB, obliquité de la face frontale; VE, profil ventral; SM, profil du sternum; RO1 et RO2, profils du rostre.

Morphological parameters (measured or estimated) used for dorsal, ventral and lateral views.

ANALYSE BIOMÉTRIQUE

Définition des variables

- La morphologie externe des Pourtalesia a été cernée par neuf paramètres quantitatifs (fig. 2). Cinq d'entre eux caractérisent la morphologie d'ensemble de l'oursin; les quatre autres permettent de situer la position de certains organes ou appareils visibles à la surface du test. Toutefois, certains caractères morphologiques fondamentaux de ces oursins n'ont pu faire l'objet de mesures parce que celles-ci auraient été trop délicates, et par là trop imprécises, pour être exploitées dans de bonnes conditions. Ils ont donc été estimés de manière qualitative et l'information a été codée en mode disjonctif complet. Ils sont également au nombre de neuf (fig. 2).

Tableau 2

Paramètres statistiques de l'échantillon de 175 Pourtalesia jeffreysi de NOR BI. Statistical parameters of the Pourtalesia Jeffreysi NORBI sample (175 individuals).

Variables	Moyenne	Variance	Écart- type	Coefficient de variabilité	Asymétrie Yı	Signifi- cation	Acuité γ ₂	Signifi- cation	χ²	Degré de liberté v	Signifi- cation
 AP	3,43	0,42	0,65	18,92	0,29	ns	0,61	ns	11,70	7	ns
PP	21,85	7,50	2,74	12,54	0,13	ns	0,24	ns	8,57	9	ns
LL	26,01	8,30	2,88	11,08	0,12	ns	0,09	ns	11,65	10	ns
LA	13,44	2,88	1,70	12,63	0,35	ns	0,11	ns	8,87	10	ns
LB	2,78	0,33	0,57	20,68	0,79	HS	0,58	ns	14,48	9	ns
BO	6,17	0,61	0,78	12,63	0,22	ns	0,27	ns	2,54	6	ns
ST	16,04	3,82	1,95	12,18	0,26	ns	0,49	ns	6,28	6	ns
нт	12,69	1,52	1,23	9,73	0,24	ns	0,13	ns	6,47	7	ns
HR	6,55	1,01	1,01	15,34	0,35	ns	0,87	HS	7,67	6	ns
AMB	0,52	0,0016	0,04	7,99	0,12	ns	0,14	ns	5,40	7	ns
GIB	0,49	0,000 9	0,03	7,07	0,17	ns	-0,14	ns	15,55	11	ns
RAP	0,13	0,0004	0,02	16,41	0,29	ns	0,18	ns	4,00	7	ns
RPP	0,84	0,000 9	0,03	3,78	0,41	S	-0,30	ns	22,78	10	S
RBO	0,24	0,000 9	0,03	12,34	0,67	HS	0,86	HS	16,93	11	ns
RST	0,62	0,000 9	0,03	5,30	0,22	ns	0,20	ns	15,85	10	ns
RLA	0,21	0,0016	0,04	17,26	0,18	ns	-0,64	ns	14,99	13	ns
ROS	0,52	0,0036	0,06	11,78	0.12	ns	0.31	ns	9,55	11	ns

A partir des neuf paramètres quantitatifs ont été calculés huit indices de forme et de position qui tendent à rendre compte de la morphologie des spécimens hors de l'influence de la taille. Les indices ainsi calculés sont : AMB=LA/LL, indice de forme de l'ambitus; GIB = HT/LL, indice de gibbosité; RAP=AP/LL, position relative de l'apex; RPP=PP/LL, position relative du périprocte; RBO = BO/LL, position relative de la bouche; RST = ST/LL, position relative du sternum;

RLA = LB/LA, largeur relative du rostre;

ROS = HR/HT, hauteur relative du sommet du rostre.

Analyse de la variation

- L'analyse statistique univariée, appliquée à la population de Norbi prise dans son ensemble, confirme, tant sur les paramètres mesurés que sur les indices calculés, l'homogénéité pressentie par l'observation classique. Les coefficients de variabilité sont dans l'ensemble très faibles – ils ne dépassent 15% que pour AP, LB, HR et RLA – soulignant ainsi l'identité du peuplement (tableau 2). Les coefficients de forme (asymétrie γ_1 et acuité γ_2) restent très proches des valeurs normales. On notera, de plus, le caractère légèrement mais constamment leptokurtique des courbes, en particulier de celles liées à la taille, ce qui concrétise la faible variabilité de la population. Les résultats des tests X² soulignent également le caractère homogène et gaussien de la distribution de chaque caractère:

Aucune divergence morphologique majeure n'apparaît donc entre les différents peuplements de Pourtalesia de la Mer de Norvège. Leur homogénéité d'ensemble incline à penser que tous les spécimens peuvent être considérés comme appartenant à la même espèce.

Toutefois une comparaison (tableau 3) - par des tests t de comparaison de moyennes — des peuplements des différents bassins, indique clairement que, si les oursins

Tableau 3

Tableau de comparaison des moyennes des échantillons de 3 bassins de Mer de Norvège (test t). Les variables qui diffèrent significativement (seuil 5%) sont consignées en caractères ordinaires; celles qui diffèrent de manière hautement significative (seuil de 1%) le sont en caractères gras.

Table of mean	comparisons	(t test) for	samples	from	3 deep	basins	of
the Norwegian	Sea.						

	Comparaison des paramètres 1							
Bassins	Norvège	Lofoten	Groenland					
Norvège		PP						
Lofoten	RPP		AP PP LL ST					
Groenland	AMB RPP RBO	AMB GIB RPP RBO						
	† Co	mparaison des in	dices					

des bassins de Norvège et des Lofoten sont très semblables, par contre, ceux du Groenland se singularisent, notamment vis-à-vis des oursins des Lofoten dont ils diffèrent significativement par huit variables. Il n'en demeure pas moins que, bien que significatifs, ces écarts restent faibles : de l'ordre de 4 à 5% pour les indices les plus discriminants. Cela explique qu'ils n'aient pas été décelés par l'observation visuelle et que la population de Norbi considérée globalement apparaisse homogène.

Les histogrammes de distribution de certains indices donnent une illustration de cette divergence. La figure 3 visualise, à partir de l'exemple de la gibbosité, le comportement sensiblement marginal des peuplements du bassin des Lofoten par rapport à ceux du Groenland au sein de distributions globalement homogènes. Les faunes du bassin de Norvège sont trop peu nombreuses pour que l'on puisse tirer un enseignement de leur position sur les histogrammes.

- Les méthodes multivariées permettent la prise en considération simultanée de plusieurs variables, elles débouchent ainsi sur une appréhension plus complète et plus objective de la variation.

J'ai fait appel à deux méthodes complémentaires : l'analyse factorielle en composantes principales pour traiter les paramètres mesurés et l'analyse factorielle des correspondances (AFC) pour les paramètres estimés.



Figure 3

Histogramme de distribution de la gibbosité. L'enveloppe de l'histogramme représente l'ensemble des échantillons de NORBI. Distribution histograms of gibbosity. The histogram outline represents the whole of NORBI samples.

Tableau 4

Analyse en composantes principales : vecteurs propres (les variables qui ont le plus de poids sont marquées d'une croix).

Principal components analysis: eigenvectors (the most important variables are shown by a cross).

Composantes principales	F1	F2	F3
AMB	-0,612+	0,170	-0,101
GIB	-0,266	0,816+	-0,173
RAP	-0,185	-0,406+	$-0,524^{+}$
RPP	<u>-0,614+</u>	-0,529+	-0,117
RBO	-0.567^{+}	0,524+	-0,097
RST	0,140	0,052	<u>-0,801 +</u>
RLA	0,625+	0,187	0,138
ROS	<u>-0,759</u> +	-0,123	0,402+
Pourcentages			
de la variance totale	27,05%	18,33%	14,49 %
Pourcentages cumulés	27,05%	45,38%	59,87 %

Aucune des AFC, traitant conjointement les deux types de paramètres (quantitatifs et qualitatifs) n'a abouti à des résultats intéressants.

- En ce qui concerne la variation des paramètres quantitatifs (analyse en composantes principales), les calculs ont été réalisés à partir des 8 indices calculés afin que l'effet de taille, qui habituellement s'exprime sur le premier axe, soit éliminé ou tout au moins fortement atténué. Chacun des axes principaux traduit les effets simultanés de plusieurs variables (tableau 4) et les nuages de dispersion obtenus sont des images synthétiques, reflétant les influences respectives d'un grand nombre des variables de départ. Les trois premiers axes factoriels restituent 60% de la variance totale.

La projection des points individus sur le plan factoriel F2-F3 (fig. 4) est un nuage homogène au sein duquel les oursins des différents bassins ne se répartissent pas au hasard. Les Pourtalesia du bassin des Lofoten sont nettement concentrés dans la partie droite du nuage; leur centre de gravité est franchement déporté le long de l'axe 2. Pour le reste, l'essentiel du nuage est constitué par les oursins du bassin du Groenland : le centre de gravité de leur sous-nuage est quasiment confondu avec l'origine des axes. Les individus du bassin de Norvège sont relativement dispersés, néanmoins ils sont légèrement déportés vers les valeurs négatives de l'axe 3. Il est également à noter que, dans une projection tridimensionnelle, ils seraient presque tous sous le plan F2-F3 (ils prennent des valeurs négatives sur le premier axe). Cependant ils ne sont pas assez nombreux pour qu'il soit possible d'analyser de manière significative leur répartition.

L'apport fondamental de cette projection est qu'il existe une partition sensible de la population de Norbi le long de l'axe 2, les *Pourtalesia jeffreysi* du bassin des Lofoten s'individualisant franchement au sein du nuage. La variation morphologique des oursins du bassin des Lofoten apparaît ainsi restreinte et marginale, mais elle reste incluse dans le champ de variation des *Pourtalesia* du bassin du Groenland. Cette individualisation ne correspond donc qu'à une diminution de la variabilité et à un déplacement du centre de gravité : il n'y a aucun clivage morphologique entre les deux peuplements. Ceci est illustré par l'histogramme de la figure 4 qui confirme



par ailleurs les conclusions de l'analyse univariée (comparer les figures 3 et 4).

Morphologiquement, la différence de variabilité entre les oursins des Lofoten et ceux du Groenland porte essentiellement sur le coefficient de gibbosité et sur les positions relatives de la bouche, du périprocte et de l'apex (variables les plus influentes sur l'axe 2); la ségrégation mise en évidence est la résultante d'une série de différences morphologiques individuellement minimes et non décelables autrement que par l'analyse numérique.

Il est important de noter que les divergences constatées ne peuvent en aucun cas prendre une signification ontogénique. D'une part, parce que les populations étudiées sont très homogènes, leurs fluctuations de taille étant remarquablement réduites (cf. ci-dessus) et d'autre part parce que les paramètres à partir desquels s'exerce la discrimination ont soit une variation ontogénique harmonique (comme GIB qui est le caractère le plus influent), soit, ayant une variation légèrement disharmonique, ils prennent des signes opposés le long de F2 (comme RAP, RPP et RBO).

– L'AFC, réalisée à partir des caractères qualitatifs, ne permet pas de retrouver la ségrégation qui vient d'être révélée par l'étude des variables quantitatives. Toutes les projections (des axes 1 à 4) traduisent, pour les paramètres considérés, une remarquable homogénéité des peuplements des différents bassins. Cet état de fait souligne le caractère restreint des divergences morphologiques qui séparent ces peuplements et amène à penser

Figure 4

Analyse en composantes principales réalisée sur les indices calculés : projection de 175 *Pourtalesia jeffreysi* de NORBI sur le plan factoriel F2-F3 et histogramme de répartition sur l'axe 2.

Principal components analysis realised on calculated ratios: plotting of 175 Pourtalesia jeffreysi from NORBI on the F2-F3 factorial plan and distribution histogram on the 2nd axis.

que tous les *Pourtalesia* de Mer de Norvège appartiennent bien à une seule espèce, confirmant par là ce qui avait été suggéré par l'analyse univariée.

STRUCTURE ET VARIABILITÉ DU PLASTRON

- Un examen détaillé de l'agencement des plaques de la face ventrale qui constituent le plastron, apporte un argument supplémentaire, de nature qualitative, à l'hypothèse de bipartition des peuplements de Norbi de part et d'autre de la ride médio-océanique.

Chez Pourtalesia jeffreysi, ces plaques du plastron sont agencées les unes par rapport aux autres de façon bien particulière. Leur disposition caractéristique a été décrite pour la première fois par Loven en 1883. Depuis Mortensen (1907), observant les oursins récoltés par l'Ingolf, a noté que leur agencement pouvait en fait être assez variable.

L'étude de nombreux exemplaires de la campagne Norbi m'a permis de retrouver la variabilité décrite par Mortensen, puis de la comprendre et de la classer (types A, B, C et D de la figure 5). J'ai ainsi distingué quatre configurations principales du plastron, selon, d'une part, que le labre s'exprime ou non, et selon, d'autre part, que les premières plaques du bivium (plaques I 1 et V 1 dans la nomenclature de Loven) se présentent par paire ou bien ne sont pas dédoublées.

Toutes les configurations intermédiaires existent entre ces quatre catégories et l'on passe progressivement des



Figure 5

Agencement des plaques de la face ventrale chez Pourtalesia jeffreysi et variabilité de la partie adorale du plastron (A à F). Plates arrangement of the ventral side in Pourtalesia jeffreysi and variability of the plastron adoral part (A to F).

Tableau 5

Répartition des différentes configurations de plastron dans 3 bassins de la Mer de Norvège.

Distribution of different plastron configurations in 3 deep basins of the Norwegian Sea.

	Type de plastron						
	Configurations sans labre			C	Configurations avec labre		
Bassin	A	В	A + B (%)	С	D	C+D (%)	
Groenland Lofoten Norvège	14 2 -	8 1 2	88 27 25	- 6 5	3 [.] 2 1	12 73 75	

unes aux autres par apparition progressive du labre ou des premières plaques du bivium (fig. 5 E). Il existe également des structures plus complètes avec expression, sur le rebord de l'échancrure buccale, de plaques des interambulacres pairs postérieurs (fig. 5 F).

Cette variabilité est d'autant plus remarquable que la structure du plastron est le plus souvent considérée comme spécifiquement stable dans la mesure où les plaques qui le constituent apparaissent très tôt au cours de l'ontogenèse; elles existent déjà chez le tout jeune échinide juste après sa métamorphose.

Mais le fait majeur est que la variation du plastron n'affecte pas de la même manière les peuplements des différents bassins de la Mer de Norvège : les proportions respectives de chacune des configurations fluctuent considérablement d'un bassin à l'autre (tableau 5). Les configurations avec un labre sont très nombreuses (74%) dans les bassins de Norvège et des Lofoten, alors qu'elles deviennent rares dans celui du Groenland (12%) de l'autre côté de la ride médio-océanique. Les tests X², hautement significatifs, apportent une confirmation objective à cette singularisation. De la même manière, mais dans de moindres proportions, les configurations avec dédoublement des premières plaques du bivium sont relativement plus abondantes dans le bassin du Groenland que dans les deux bassins orientaux.

La structure du plastron souligne donc très nettement l'opposition précédemment révélée par l'analyse mathématique entre les peuplements d'oursins des bassins orientaux et occidentaux de la Mer de Norvège. Elle indique aussi, pour ce caractère, l'identité des peuplements entre les oursins de Norvège et des Lofoten.

INTERPRÉTATION ET CONCLUSION

- L'analyse de la variation des populations de Pourtalesia jeffreysi de Mer de Norvège a abouti aux résultats suivants. Il existe des divergences morphologiques faibles mais statistiquement significatives entre les oursins des différents bassins. Ces divergences sont plus importantes de part et d'autre de la ride médioocéanique, mais elles sont peut-être également sensibles entre les bassins de Norvège et des Lofoten. Plus précisément, les oursins du bassin du Groenland présentent une variabilité phénotypique importante. Ceux du bassin des Lofoten ont un champ de variation plus restreint : tous les types morphologiques ne sont pas réalisés. Bien que s'intégrant dans le champ de variabilité morphologique global de l'espèce, les oursins des Lofoten affichent, par rapport aux faunes du Groenland, un caractère marginal incontestable. Par ailleurs, si les mêmes types de configuration de plastron se retrouvent de part et d'autre de la ride médioocéanique, ils le font dans des proportions radicalement différentes.

Toutes ces différences morphologiques sont-elles la conséquence d'un isolement géographique?

- Géographiquement, la Mer de Norvège est constituée par des bassins abyssaux bien individualisés et séparés les uns des autres par des seuils (fig. 1). La ride de Mohns (ride médio-atlantique) sépare les bassins des Lofoten et du Groenland. Les environnements écologiques sont vraisemblablement différents de chaque côté de cette ride. Par exemple, les bassins situés à l'Ouest sont les seuls à être recouverts par la banquise durant les mois d'hiver. Cela peut limiter la production planctonique et affecter le trophisme des organismes benthiques. Les taux de carbonate de calcium des sédiments superficiels qui, en Mer de Norvège, expriment principalement la richesse en foraminifères des eaux de surface, sont d'ailleurs sensiblement plus faibles dans les stations du bassin du Groenland que dans celles des bassins de Norvège et des Lofoten (Kellog, 1975). La faune benthique dans son ensemble enregistre aussi des écarts d'association très sensibles de part et d'autre de la ride de Mohns (Dahl et al., 1976). Mais cette ride représente-t-elle une barrière suffisante pour isoler efficacement les faunes d'échinides des deux bassins? Autrement dit, existe-t-il une possibilité de dispersion des larves pélagiques de part et d'autre de la ride? En fait, l'importance de la phase pélagique dans le cycle de reproduction des Pourtalesia est mal connue, et on ne peut donc pas savoir jusqu'à quel point les larves sont susceptibles de remonter dans la colonne d'eau et d'être ainsi dispersées. Aussi, deux éventualités doivent-elles être envisagées.

1^{er} cas

L'isolement géographique est incomplet, il ne concerne que les stades post-larvaires. Tous les peuplements de tous les bassins font donc partie d'une même population panmictique au champ de variabilité potentiel très large. Les divergences morphologiques constatées traduisent alors des variations du biotope. La pression écologique est vraisemblablement forte aux Lofoten alors qu'elle est beaucoup plus faible dans le bassin du Groenland. Chez *Pourtalesia jeffreysi*, cette situation induit, à partir du même potentiel génique, une singularisation des expressions phénotypiques de part et d'autre de la ride de Mohns : épanouissement d'une variabilité plus importante dans le bassin du Groenland que dans celui des Lofoten, répartition différente des structures de plastron.

Dans cette hypothèse l'expression de la variation est purement écophénotypique et les différents peuplements correspondent donc à des écomorphes.

De telles situations ont d'ailleurs déjà été observées entre des peuplements d'échinides littoraux qui, du fait d'une importante dispersion des larves pélagiques, avaient des échanges génétiques constants : variations morphologiques, de nature strictement écologique, de la forme du fasciole subanal des *Echinocardium cordatum* (Nichols, 1962); de la forme du test des *Echinus* esculentus (Nichols, 1980).

2° cas

Il y a endémisme, l'isolement géographique est complet et concerne également les larves pélagiques. Les peuplements des bassins orientaux et occidentaux sont donc génétiquement isolés les uns des autres. Ce clivage est-il ancien? Le début de l'isolement est probablement contemporain de la colonisation des bassins et il est lié à l'histoire quaternaire de la Mer de Norvège, en particulier à l'importance de son recouvrement par les glaces au cours de la dernière glaciation. Tous les auteurs ne sont hélas pas d'accord sur ce sujet : certains admettent l'existence d'une banquise continue recouvrant toute la Mer de Norvège (Climap Project Members, 1976; Hugues et al., 1977; Kellog, 1975; Kellog et al., 1978); alors que d'autres considèrent que la glace n'était présente qu'au niveau des inlandsis scandinaves et groenlandais et que la majeure partie de la Mer de Norvège était en eau libre [Duplessy et al., 1975; Olausson, 1972; 1982; Olausson, Stigebrandt (en prép.)]. Il est également probable qu'à cette époque la communication entre la Mer de Norvège et l'Atlantique Nord par le seuil de Wyville-Thomson ait été interrompue (Moyes et al., 1974). Il n'est donc pas possible, dans l'état actuel des connaissances, de rattacher directement le problème posé à l'histoire des Pourtalesia en Mer de Norvège.

Néanmoins, on peut élaborer un modèle à plusieurs populations avec une population occidentale (Groenland) et une population orientale divisée en deux stocks voisins (Norvège et Lofoten) entre lesquels certains échanges pourraient exister. D'autre part, il est raisonnable de penser que la colonisation du bassin des Lofoten est plus ancienne que celle du Groenland, l'inlandsis scandinave ayant disparu avant l'inlandsis groenlandais. La variabilité phénotypique importante des oursins du bassin du Groenland pourrait alors être caractéristique d'une population jeune, aux premiers stades de la colonisation, géographiquement isolée et encore soumise à une faible pression sélective. Inversement la variabilité restreinte de la population du bassin des Lofoten caractériserait une population plus âgée, soumise à une pression sélective plus forte et ayant éventuellement déjà dérivé génétiquement. Les écarts de phénotypes enregistrés seraient alors soustendus par de légères différences génotypiques. Le stock du bassin de Norvège serait également un peuplement ancien, mais qui aurait une variabilité plus importante (échanges actuels ou récents avec un stock nordatlantique?).

Dans cette hypothèse, la situation des *Pourtalesia* de Mer de Norvège laisse à une dérive génétique la possibilité de s'instaurer et, éventuellement, de conduire à une spéciation.

— Les Pourtalesia des différents bassins de la Mer de Norvège appartiennent à des populations plus ou moins panmictiques qui présentent certaines tendances à l'endémisme. A ces tendances à l'isolement géographique se superposent des pressions écologiques propres à chaque bassin. Cette situation se traduit par une légère dérive morphologique (toutefois encore trop ténue pour que l'on puisse parler de clivage, même infraspécifique) et peut aboutir à une spéciation potentielle. Mais il est fort possible que le brassage génétique soit suffisant pour empêcher cette situation d'évoluer vers un cas de spéciation, car les barrières physiques sont très réduites en Mer de Norvège.

Une étude générale de la variation et de la répartition des *Pourtalesia* du nord de l'Atlantique est projetée. Le . problème posé dans ce travail devrait ainsi être résolu par l'étude des faunes complémentaires, en particulier d'échantillons plus importants du bassin de Norvège (faune de l'Ingolf...) et aussi d'échantillons de l'Atlantique.

Remerciements

Je remercie vivement MM. B. Laurin et M. Roux pour leurs critiques et l'attention avec laquelle ils ont relu mon manuscrit, ainsi que le personnel du CENTOB qui a trié le matériel de la campagne NORBI et A. Godon qui a réalisé les clichés photographiques.

<u>RÉFÉRENCES</u>

Climap Project Members, 1976. The surface of the ice-age Earth, Science, 191, 4232, 1131-1137.

Cooper G. A., 1975. Brachiopods from West African waters with example of collateral evolution, *J. Paleontol.*, **49**, 5, 911-927.

Dahl E., Laubier L., Sibuet M., Strömberg J. O., 1976. Some quantitative results on benthic communities of the deep Norwegian Sea, Astarte, 9, 61-79.

Duplessy J. C., Chenouard L., Vila F., 1975. Modifications des conditions hydrologiques en Mer de Norvège pendant les dernières périodes glaciaires, in : 9^e Congr. Inter. Sédiment., Nice, 1975. Thème I : indicateurs sédimentologiques, Sédiment. Nice éd., 57-60. Eckman S., 1953. Zoogeography of the sea, Sidgwick and Jackson impr., London, 418 p.

Hondt J. P. d', 1976. Sur quelques brachiopodes actuels (Océan Atlantique, Méditerranée, Kerguelen), Bull. Mus. Natl Hist. Nat., Paris, 3^e sér., 350, Zoologie 243, 1-13.

Hugues T., Denton G. H., Grosswald M. G., 1977. Was there a late. Würm Arctic ice sheet?, *Nature*, 266, 5603, 596-602.

Kellog T. B., 1975. Late Quaternary climatic changes in the Norwegian and Greenland Seas, in: *Climate of the Arctic*, Bowling and Weller ed., Alaska, 3-36.

Kellog T. B., Duplessy J. C., Shackleton N. J., 1978. Planktonic foraminiferal and oxygen isotopic stratigraphy and paleoclimatology of Norwegian Sea deep-sea cores, *Boreas*, 7, 61-73.

Loven S., 1883. On Pourtalesia a genus of Echinoidea, Kongl. Sven. Vetensk Akad. Handl., 19, 7, 1881.

Mortensen T., 1907. Echinoidea. Danish Ingolf-Expedition, Copenhagen, vol. 4, part. 2, 200 p.

Mortensen T., 1927. Handbook of the Echinoderms of the British isles, Oxford Univ. Press, 471 p.

Mortensen T., 1950. A monograph of the Echinoidea Spatangoida, Retzel C. A. ed., Copenhagen, t. 5, vol. 1, 432 p.

Moyes J., Duplessy J. C., Gonthier E., Latouche C., Maillet N., Parra M., Pujol C., 1974. Les sédiments profonds actuels et Pléistocène récent de l'Atlantique nord-oriental et du sud de la Mer de Norvège, 2^e Colloq. Inter. Exploit. Océan, Bordeaux, vol. 4, Bx 201, 15 p.

Nichols D., 1962. Differential selection in populations of a hearturchin, Syst. Assoc., 4 (taxonomy and geography), 105-118.

Nichols D., 1980. A biometrical study of the British Sea-urchin *Echinus esculentus* from diving surveys of three areas over successive years, in: *Proc. Europ. Colloq. Échinodermes, Bruxelles*, 3-8 septembre 1979, publié par A. A. Balkema, Rotterdam, 209-218.

Olausson E., 1972. Norwegian Sea in an ice-age model, Ambio Spec. Rep., 2, 13-17.

Olausson E., 1982. On the glacial Norwegian-Greenland Seas and the Arctic Ocean, Quat. Stud. Poland, Kozarski éd., Pologne (sous presse).

Olausson E, Stigebrandt A., 1982. Was the Arctic Ocean ice-free during the last glaciation? (en préparation).

Sibuet M., 1979. Distribution and diversity of Asteroids in Atlantic abyssal basins, Sarsia, 64, 85-91.

Thomson Wyville C., 1874. On the Echinoidea of the Porcupine deep-sea dredging expeditions, *Philos. Trans. R. Soc. London*, 164, 719-756.

Vinogradova N., 1979. The geographical distribution of the abyssal and hadal (ultra-abyssal) fauna in relation to the vertical zonation of the ocean, *Sarsia*, **64**, 41-50.