

# LA NOTION D'ESPACE MORPHOLOGIQUE, OUTIL D'ANALYSE DE LA MORPHODIVERSITÉ DES ORGANISMES

PASCAL NEIGE, JEAN CHALINE, THÉRÈSE CHONE, FRÉDÉRIC COURANT, BRUNO DAVID,  
JEAN-LOUIS DOMMERGUES, BERNARD LAURIN, CÉLINE MADON, FRANÇOISE MAGNIEZ-JANNIN,  
DIDIER MARCHAND & JACQUES THIERRY

NEIGE P., CHALINE J., CHONE T., COURANT F., DAVID B., DOMMERGUES J.-L., LAURIN B., MADON C., MAGNIEZ-JANNIN F., MARCHAND D. & THIERRY J. 1997. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. [Morphospace as a tool for analysing the morphological diversity of organisms]. *GEOBIOS*, M.S. n° 20 : 415-422.

**RÉSUMÉ** - L'analyse de la morphologie des organismes est une base essentielle dans la mise en évidence des changements évolutifs. La morphologie est maintenant fréquemment abordée par des procédures quantitatives, dont certaines permettent de construire de véritables cartes morphologiques où les dissemblances et ressemblances de formes entre les organismes sont directement lisibles et quantifiées. La notion d'espace morphologique, illustrée ici par différents exemples, se révèle particulièrement féconde pour comprendre comment la diversité morphologique d'un ensemble d'organismes (stades ontogénétiques, populations, clades) se structure, et par conséquent pour interpréter en termes évolutifs ou adaptatifs des changements de formes.

**MOTS-CLÉS** : ESPACE MORPHOLOGIQUE, POINTS HOMOLOGUES, MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE, DIVERSITÉ.

**ABSTRACT** - Analysis of organism morphology is essential for highlighting evolutionary changes. Morphology is now frequently investigated using quantitative procedures, some of which can be used to produce morphological maps from which differences and similarities in shape between organisms can be read and quantified directly. The concept of morphological space, as illustrated here by different examples, is especially useful for understanding how the morphological diversity of a set of organisms (ontogenetic stages, populations, clades) is structured and consequently for interpreting shape changes in terms of evolution or adaptation.

**KEYWORDS** : MORPHOSPACE, LANDMARKS, GEOMETRICAL MORPHOMETRY, DIVERSITY.

## INTRODUCTION

L'analyse des questions telles que la caractérisation des convergences morphologiques dans une phylogénèse, les interactions écologiques à l'échelle locale, l'adaptation, ou encore tout phénomène évolutif dans son cadre temporel, suppose une description synthétique de la biodiversité morphologique (morphodiversité). Il est alors nécessaire de caractériser au mieux les ressemblances ou dissemblances entre organismes au sein du champ de variation de leur groupe. A cet effet, la notion d'espace morphologique se révèle être un concept particulièrement fécond.

Historiquement, les formes ont d'abord été appréhendées par des descripteurs qualitatifs (la description des formes reposant sur de simples images), dont les modalités de variation sont par-

fois difficilement interprétables. Cette approche a progressivement été remplacée par des techniques de biométrie qui se sont révélées particulièrement puissantes, notamment dans l'analyse des allométries de croissance. Parmi ces méthodes, les analyses multivariées ont démontré leur efficacité (e.g. Saunders & Swan 1984 ; Marcus 1990). Cependant, lorsque les morphologies rencontrées sont complexes, les descripteurs biométriques classiques (e.g. dimensions linéaires, angles, surfaces, paramètres semi-quantitatifs) sont insuffisamment informatifs. Il existe maintenant des méthodes de quantification, basées sur d'autres descripteurs, qui permettent une bonne exploration de la morphodiversité. Les méthodes de morphométrie géométrique (Sneath 1967 ; Bookstein *et al.* 1985 ; Bookstein 1991) permettent, à partir du repérage de points remarquables sur les orga-

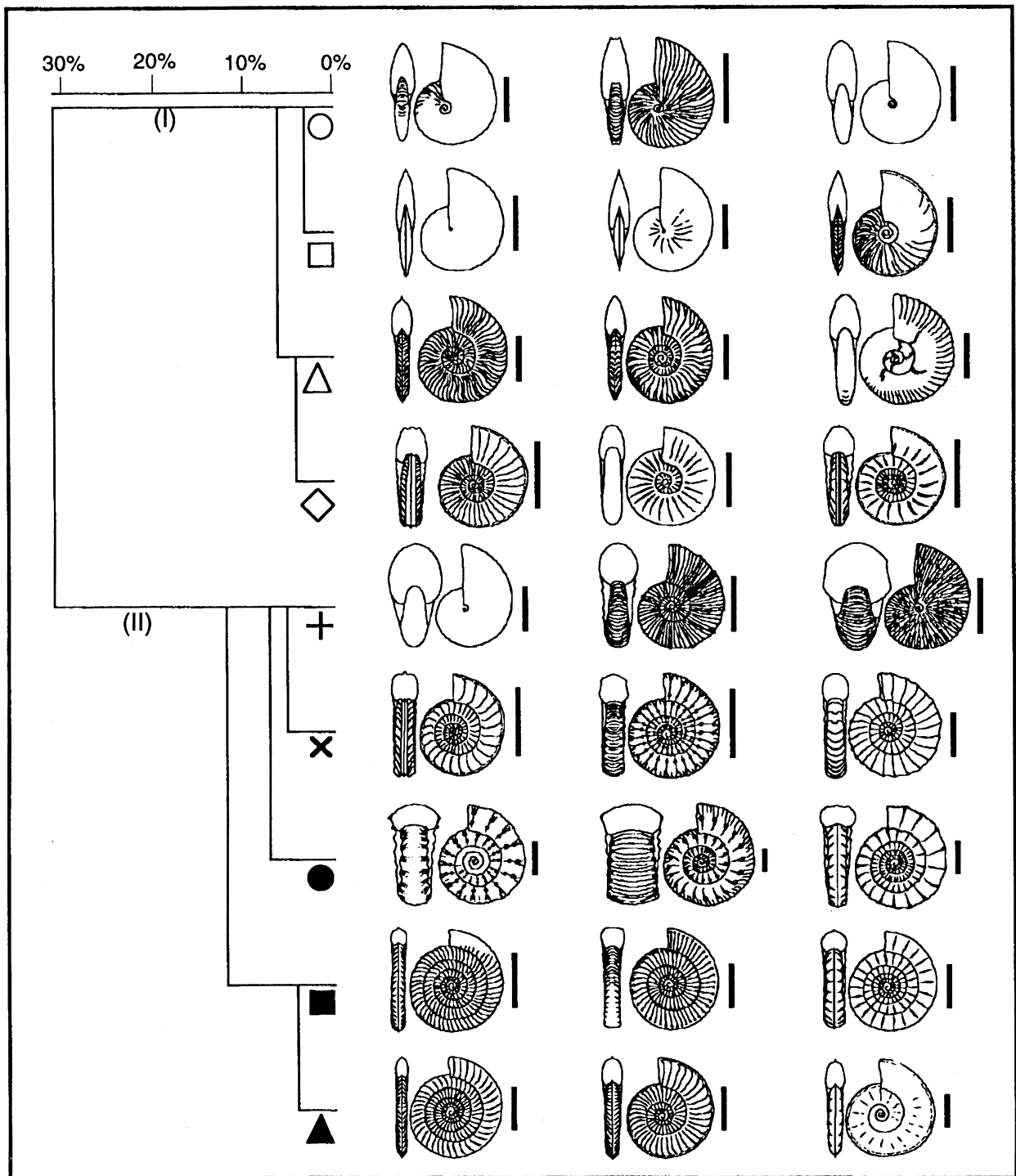
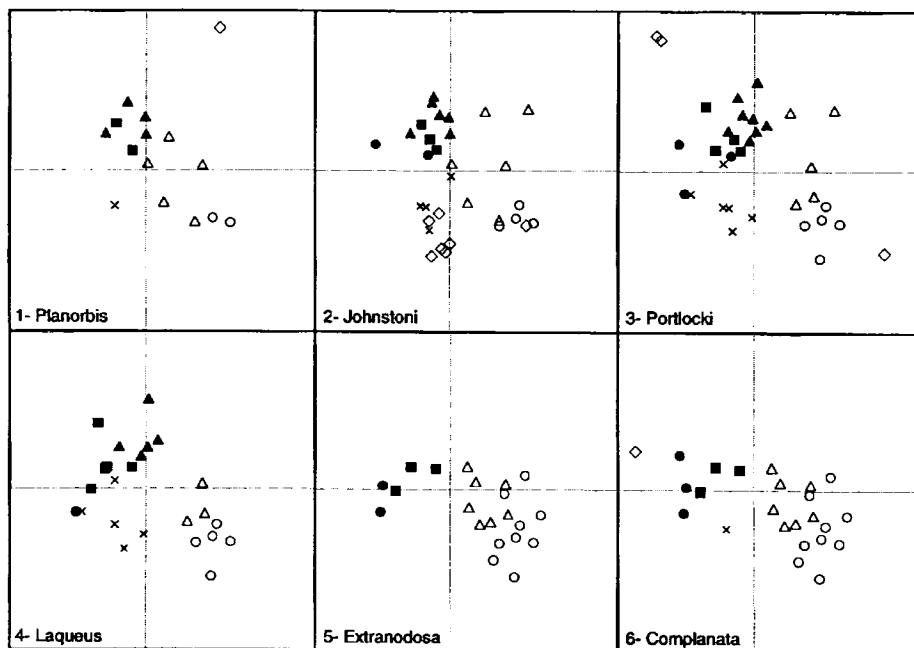


FIGURE 1 - Structuration en neuf ensembles principaux de l'espace morphologique des ammonites des trois premiers étages du Lias (modifié d'après Dommergues, Laurin & Meister 1996). La longueur du trait vertical est proportionnelle au diamètre adulte. *Structuring in nine main clusters of the morphological space of ammonites from the first three geological stages of the Lias. Length of vertical lines is proportional of adult diameter.*

nismes (points homologues), de localiser et de quantifier leurs différences morphologiques. Ces méthodes trouvent leurs fondements dans la

brillante analyse de Thompson (1917), qui montre qu'il est plus important de quantifier les différences entre les formes que de quantifier les

FIGURE 2 - Occupation de l'espace morphologique des ammonites (exprimé ici dans un plan factoriel) au cours des 6 premières sous-zones du Lias (Hettangien): diversification jusqu'à Portlocki; déletion à partir de Laqueus (modifié d'après Dommergues, Laurin & Meister 1996). Occupation of the morphospace of ammonites (expressed here in a factorial plane) during the first six sub-zones of the Lias (Hettangian): morphological diversification until Portlocki; morphological reduction from Laqueus to *Complanata*.



formes elles-mêmes.

Avec l'apport de ces procédures de quantification, il devient possible de représenter l'ensemble de la morphodiversité d'un groupe d'organismes par des espaces morphologiques qui en donnent des représentations ordonnées et synthétiques. Ce sont les analyses multivariées, et les analyses par les techniques de morphométrie géométrique qui se révèlent à ce propos les plus efficaces, puisqu'elles produisent les représentations mathématiques les plus fidèles de la diversité morphologique (David & Laurin 1991). Les espaces morphologiques se présentent sous forme de plans factoriels pour les analyses multivariées, et sous forme de champs vectoriels (exprimés dans un système de coordonnées morphologiques), ou d'arbres phénétiques, lors d'utilisation de techniques de morphométrie géométrique.

Cet article présente quelques applications de cette notion d'espace morphologique à travers différents exemples développés par l'équipe de Paléontologie Analytique de Dijon.

## ESPACE MORPHOLOGIQUE MULTIVARIÉ : APPLICATION A L'ÉTUDE DE LA RADIATION LIASIQUE DES AMMONITES

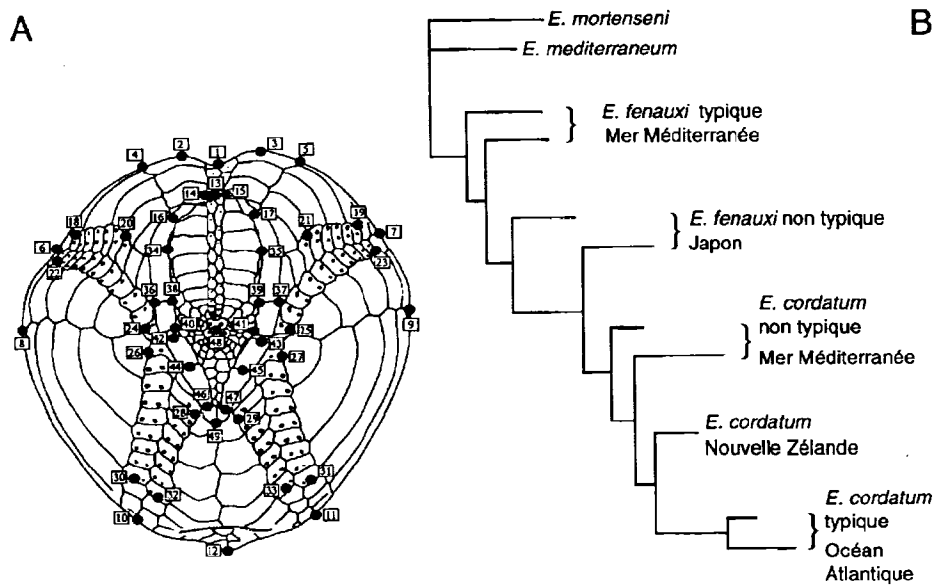
Le but de cette étude (Dommergues *et al.* 1996) a été de construire un espace morphologique permettant de suivre pas à pas, et à l'échelle globale,

la radiation des Ammonitina au Lias succédant à la quasi-extinction triasique. 436 espèces d'ammonites réparties entre 156 genres ont été utilisées. Elles sont représentatives de tous les groupes morphologiques rencontrés dans les trois premiers étages du Lias, soit 36 sous-zones. La morphologie des ammonites a été abordée à partir d'un descripteur associant des paramètres classiques de la spire (*e.g.* taux d'expansion spirale, épaisseur relative, diamètre ombilical) et des paramètres semi-quantitatifs (*e.g.* hauteur relative du flanc, morphologie de l'ombilic). La taille a été codifiée selon une échelle logarithmique. Sur cette base, une analyse factorielle des correspondances a permis de construire un espace morphologique indépendant de toute classification taxinomique.

Une classification ascendante hiérarchique calculée sur les scores factoriels a permis d'identifier 9 groupes morphologiques principaux (Fig. 1). Une fois ces groupes définis, leur histoire a été suivie au fil des sous-zones successives. Au cours de l'Hettangien par exemple, deux tendances se succèdent (Fig. 2). Dans un premier temps (sous-zone à Planorbis à sous-zone à Portlocki), à partir d'un petit groupe de formes à l'origine de la diversification liasique, on assiste à une expansion isotrope de la diversité morphologique. Ensuite (à partir de la sous-zone à Laqueus), commence une érosion sélective de cette diversité, qui se traduit par une réduction des morphologies réalisées.

Plus généralement, l'analyse de la distribution de ces groupes à travers les 36 sous-zones a permis

FIGURE 3 - **A.** Points homologues utilisés dans l'analyse morphométrique chez *Echinocardium*. **B.** Arbre phénétique montrant les relations morphologiques entre différentes populations du genre *Echinocardium* (modifié d'après Laurin, David, Féral & Derelle 1994). **A.** Landmarks used for the morphometric analysis of *Echinocardium*. **B.** Phenetic tree showing morphologic relationships between some populations belonging to the genus *Echinocardium*.



de démontrer que la diversification des ammonites du Lias, en terme de morphologie, n'est ni isotrope, ni constamment croissante au cours du temps, c'est-à-dire que les morphologies réalisées ne combinent pas toutes les possibilités de combinaisons des caractères, et que les innovations morphologiques ne sont pas toutes assurées d'une pérennité à travers la période - relativement courte - étudiée.

## ESPACE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE

Lorsque la morphologie des organismes s'y prête, on peut utiliser comme descripteur des points homologues localisés sur les organismes (Bookstein *et al.* 1985 ; Bookstein 1991 ; David & Laurin 1991). Le traitement des coordonnées de ces points par des techniques de morphométrie géométrique (Bookstein 1991) permet ensuite de construire des espaces morphologiques variés (*e.g.* champs vectoriels, phénogrammes). Ces techniques aboutissent à des comparaisons de formes sans considération de taille et d'orientation. Les images construites sont alors des reflets directs des distances morphologiques entre les groupes étudiés. Dans les exemples présentés ici, les ajustements morphologiques sont effectués avec le logiciel Procrustes (David & Laurin 1992), et les arbres phénétiques sont construits avec l'algorithme Fitch du logiciel Phylip (Felsenstein 1990). Dans le cas de la technique de la baseline, les ajustements sont réalisés sur un tableur, en suivant la procédure de Bookstein (1991: 130).

## DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DE DEUX ESPÈCES CHEZ *ECHINOCARDIUM*

Le but de l'étude (Laurin *et al.* 1994 ; David & Laurin 1996) a été de comprendre la structuration d'un couple d'espèces (*E. cordatum* versus *E. fenauxi*), avec comme unité de travail la population locale, et ceci en associant les approches morphologiques et moléculaires. Préalablement à cette étude, *E. cordatum* était connue pour avoir une répartition mondiale, de l'Atlantique Nord à l'Australie, la Nouvelle-Zélande et le Japon. Au contraire, *E. fenauxi*, était considérée comme endémique de la Méditerranée occidentale.

La morphologie du test de ces spatangues a été caractérisée par 49 points homologues localisés sur la face dorsale des oursins (Fig. 3A). Des ajustements morphologiques (LSTRA, Sneath 1967) ont permis une quantification des écarts morphologiques entre les formes comparées. Cet ajustement LSTRA consiste à superposer au mieux les points d'une forme avec leurs homologues sur l'autre forme, afin de minimiser les écarts morphologiques entre les organismes comparés. La différence morphologique résiduelle peut être exprimée sous forme graphique par un champ vectoriel, ou sous forme arithmétique par la somme des longueurs des vecteurs. En répétant cette approche sur une série de spécimens, les distances morphologiques calculées pour tous les individus pris deux à deux remplissent une matrice qui permet de calculer un arbre de relation phénétique (phénogramme). Cet arbre est une représentation de l'espace morphologique des populations analysées. L'examen du phénogramme

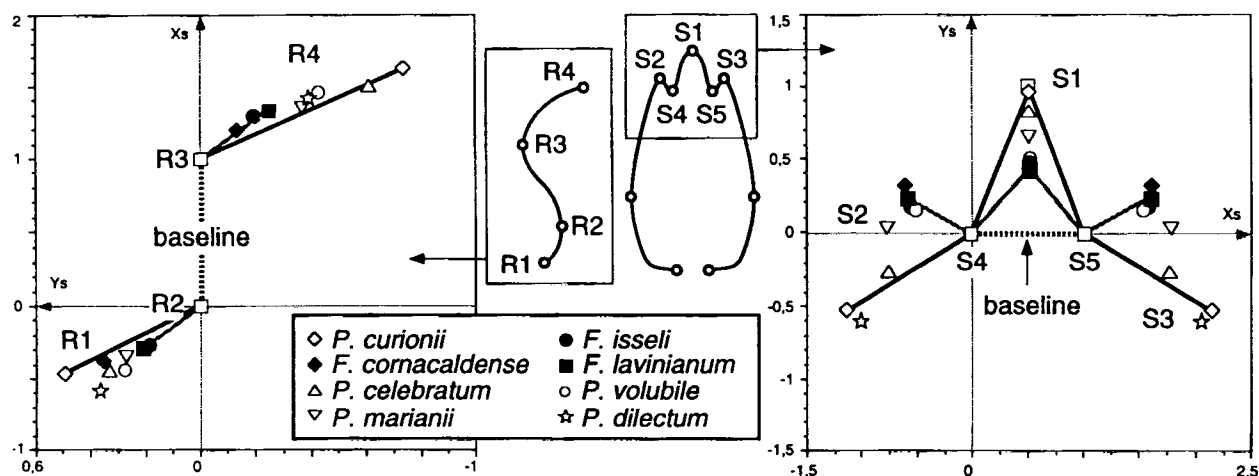


FIGURE 4 - Espaces morphologiques des premiers Harpoceratinae (méthode de la baseline) fondés sur les côtes et les aires ventrales (modifié d'après Neige & Dommergues 1995). *Morphological space of the first Harpoceratinae (baseline method) based on ribs and ventral areas.*

me obtenu pour différentes populations d'*E. cordatum* et d'*E. fenauxi* a montré qu'il existe une continuité morphologique entre les populations (Fig. 3B), continuité qui remet en question la ségrégation en deux espèces indépendantes. Au-delà de ce résultat, il est apparu que chaque population conserve néanmoins sa propre identité morphologique, et que leur distribution ne s'organise pas selon un cline géographique harmonieux, ce que confirme d'ailleurs les résultats des analyses moléculaires (Laurin *et al.* 1994).

Des analyses en cours, intégrant d'autres populations et d'autres caractères morphologiques, suggèrent que les formes australes sont plus distinctes qu'il n'apparaît sur ce phénogramme, et qu'il n'est pas possible d'interpréter la variation observée comme une succession de formes menant de *E. fenauxi* à *E. cordatum*.

#### DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE CHEZ LES PREMIERS HARPOCERATINAE

Huit espèces représentatives du début de l'histoire de la sous-famille des Harpoceratinae sont sélectionnées. Elles appartiennent aux genres *Protogrammoceras* et *Fucinieras*. Traditionnellement, *Protogrammoceras* est défini par une aire ventrale monocarénée et des côtes sinueuses, et *Fucinieras* par une aire ventrale tricarénée et des côtes relativement tendues. L'objectif a été tout d'abord de quantifier la morphologie des coquilles de ces ammonites, en particulier le style de tracé costal et la morphologie de l'aire ventrale, puis de proposer une histoire évolutive pour ces huit espèces (Neige & Dommergues 1995).

Les morphologies des côtes et des aires ventrales ont été respectivement caractérisées par 4 et 5

points homologues. La technique utilisée a été celle de la baseline (Bookstein 1991), qui consiste à sélectionner deux points homologues parmi l'ensemble pour définir un segment de référence. Les coordonnées de ces deux points sont ensuite ramenées par translation, rotation et homothétie à (0,0) et (0,1) dans un système de coordonnées morphologiques. Celles des autres points sont alors recalculées en tenant compte de ces trois opérations. Les vecteurs joignant les points d'un organisme à leurs homologues sur un autre organisme expriment alors la distance morphologique entre les organismes comparés. L'application de cette technique a abouti à la construction de deux espaces morphologiques (le premier pour la forme des côtes, le second pour celle de l'aire ventrale) rendant compte de la variation au sein des 8 espèces (Fig. 4). Les espèces rattachées aux deux genres se chevauchent (en particulier pour l'aire ventrale et le segment ombilical de la côte), démontrant une continuité morphologique entre les espèces appartenant aux deux genres. L'utilisation de ces caractères comme critères taxinomiques n'est donc pas univoque, et peut porter à confusion. En outre, cette analyse a permis de montrer l'existence d'une polarité morphologique, ordonnée selon la succession stratigraphique, de l'angle entre les segments ombilicaux et médians des côtes, ce qui n'avait pas été décelé par les analyses traditionnelles.

Dans un deuxième temps, cette analyse morphométrique a servi de base à l'élaboration d'une hypothèse phylétique pour ces huit espèces, fondée sur l'analyse de l'angle du segment ombilical (voir ci-dessus). Cette hypothèse s'est appuyée sur deux arguments : (1) la polarité stratigraphique de ce caractère, et (2) sa position sur la

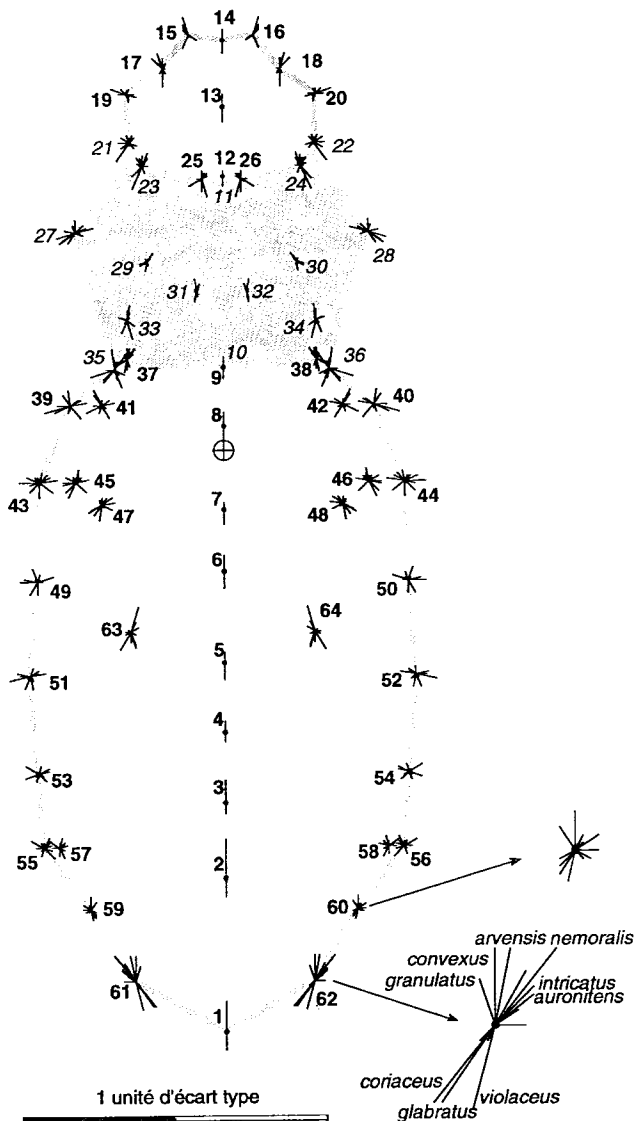


FIGURE 5 - Espace morphologique des 15 espèces du genre *Carabus* construit par la technique des champs vectoriels généralisés (GLS) (modifié d'après David, Dommergues & Magniez 1996). *Morphological space of the 15 species of the genus Carabus constructed with GLS procedure.*

coquille, éloignée de l'aire ventrale et rendant donc ce caractère indépendant des changements morphologiques qui peuvent affecter cette partie de la coquille, et qui sont probablement directement contrôlés par l'hydrodynamisme. La reconstitution phylétique proposée a démontré qu'aucun des deux genres n'est un groupe monophylétique.

#### DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE CHEZ *CARABUS*

L'objectif de cette étude était de mettre en évidence la structuration des morphologies au sein de 15

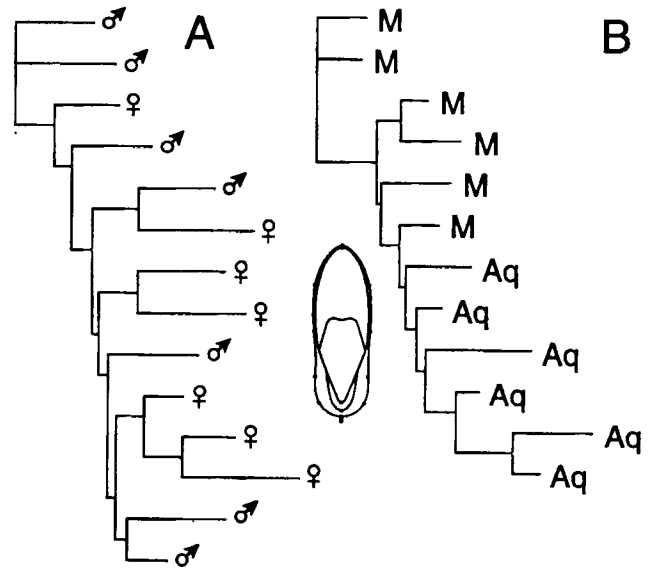


FIGURE 6 - Arbres phénétiques de différents individus de *S. officinalis*. **A.** Mâles et femelles. **B.** Individus capturés en mer (M) et individus sous-alimentés en aquarium (Aq), (d'après Neige & Boletzky, en prép). *Phenetic tree of different individuals of S. officinalis. A. Males and females. B. Individuals captured in the sea (M) and individuals underfed and reared in aquarium (Aq).*

espèces congénériques de carabes (coléoptères) du Nord-Est de la France, soumis à des conditions écologiques variables.

Chaque espèce a été décrite à partir de 64 points homologues. L'espace morphologique a été construit par la technique des champs vectoriels généralisés (GLS, Bookstein 1991). Cette approche consiste à calculer, à partir de l'ensemble des espèces à comparer, un spécimen consensuel moyen. On compare ensuite chaque espèce à ce spécimen consensuel (ici par la technique LSTRA), ce qui permet d'obtenir pour chaque point une série de vecteurs. L'ensemble des vecteurs reliant en chaque point l'individu consensuel à chacune des 15 espèces constitue une cartographie de la diversité morphologique du groupe (Fig. 5). L'analyse de la distribution angulaire des vecteurs permet d'observer la structuration de la diversité morphologique. En certains points, la dispersion angulaire quasi-aléatoire des vecteurs indique des régions morphologiquement peu contraintes (par exemple le point 60, Fig. 5). Au contraire, une dispersion angulaire resserrée selon une ou des directions préférentielles indique que la morphologie est localement contrainte (par exemple le point 62, Fig. 5).

#### DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE CHEZ *SEPIA OFFICINALIS*

Le but de cette analyse était de mettre en évidence les ressemblances et différences morpholo-

giques de l'os de seiche (sépiole) chez *S. officinalis* en fonction de différents facteurs internes (ontogénèse, sexe) ou externes (conditions de développement et de nutrition).

Chaque sépiole a été décrit à partir de 14 points homologues. Une double analyse (plans ventraux et latéraux) a été envisagée pour obtenir la meilleure localisation possible des différences de formes.

La méthode des moindres carrés (LSTRA) a permis de construire une matrice des distances, à partir de l'ensemble des comparaisons de tous les individus pris deux à deux. Cette matrice a servi de base au calcul d'arbres phénétiques.

Les résultats ont montré : (1) l'absence de dimorphisme sexuel du sépiole (Fig. 6A) et (2) l'existence d'un dimorphisme lié aux conditions de développement (Fig. 6B) : individus capturés en mer *versus* individus élevés en aquarium avec un régime de sous-alimentation stricte (protocole d'élevage *in* Boletzky 1974).

## CONCLUSIONS

Ces quelques exemples illustrent l'intérêt de la notion d'espace morphologique pour étudier la morphodiversité des organismes. D'une manière générale, ce type d'approche requiert plusieurs étapes successives.

La première est une analyse d'anatomie comparée la plus fine possible. Cette étape est essentielle puisqu'elle permet de discuter des homologies entre les caractères, mais elle n'est généralement pas suffisante puisqu'elle ne fournit que des données qualitatives, souvent difficiles à interpréter. En outre, si elle autorise une structuration de la morphodiversité à une large échelle, elle se révèle parfois peu propice à l'analyse de variations morphologiques plus ténues, notamment à l'échelle du genre, de l'espèce ou des populations.

La deuxième étape consiste à définir des paramètres quantitatifs permettant une description morphologique des organismes. Deux types ont été illustrés dans cet article (dimensions linéaires et paramètres de formes ; points homologues). La forme est alors transcrite en l'objet mathématique le plus représentatif possible.

La troisième étape consiste à construire des espaces morphologiques. C'est l'élaboration d'une véritable cartographie des formes fondée sur des techniques de traitement multivarié des descripteurs ou sur des techniques de morphométrie géométrique. Ces cartes autorisent alors une lecture directe des ressemblances et dissemblances entre les organismes. L'ajout de données extrinsèques à l'analyse (*e.g.* données stratigraphiques,

écologiques, ontogénétiques, biologiques) permet d'aboutir à une meilleure compréhension des variations de forme des organismes dans leur contexte spatial et temporel. En outre, la comparaison de cartes morphologiques, établies à partir de différents caractères pris sur les mêmes individus, permet de comprendre la structuration des morphologies : agencement des différents caractères les uns par rapport aux autres, et surtout raisons de cet agencement.

Enfin, la notion d'espace morphologique amène également une structuration de notre démarche analytique et devrait permettre des analyses plus fiables de la morphodiversité et de son interprétation en termes évolutifs ou adaptatifs.

**Remerciements** - Cet article est une contribution au thème "Signal morphologique de l'évolution" de l'UMR CNRS 5561 "Paléontologie analytique et Géologie sédimentaire".

## RÉFÉRENCES

- BOLETZKY S.V. 1974 - Effets de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bulletin de la Société zoologique de France*, **99** (4) : 667-673.
- BOOKSTEIN F.L. 1991 - *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology*. 435 p., Cambridge University Press, Cambridge.
- BOOKSTEIN F.L., CHERNOFF B., HUMPHRIES J.M., SMITH G.R. & STRAUSS R.E. 1985 - *Morphometrics in evolutionary biology*. 277 p., The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Ann Arbor.
- DAVID B. & LAURIN B. 1991 - Modèles morphométriques en paléontologie évolutive. *Geobios*, M.S. **13** : 91-96.
- DAVID B. & LAURIN B. 1992 - Procrustes : an interactive program for shape analyses using landmarks. Version 2.0. *Paléontologie Analytique publisher*.
- DAVID B. & LAURIN B. 1996 - Morphometrics and cladistics : measuring phylogeny in the sea urchin *Echinocardium*. *Evolution*, **50** (1) : 348-359.
- DAVID B., DOMMERGUES J.-L. & MAGNIEZ-JANNIN F. 1996 - Exploration d'un espace morphologique. Les carabes (Coleoptera) du Nord-Est de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la vie*, **319** : 835-842.
- DOMMERGUES J.-L., LAURIN B. & MEISTER C. 1996 - Evolution of ammonoid morphospace during the early Jurassic radiations. *Paleobiology*, **22** (2) : 215-236.
- FELSENSTEIN J. 1990 - PHYLIP (Phylogeny inferences package), version 3.3. *University of Washington*.
- LAURIN B., DAVID B., FERAL J.P. & DERELLE E. 1994 - Polytypism in the spatangoid sea urchin *Echinocardium* : a morphological vs molecular approach. In DAVID B., GUILLE A., FERAL J.P. & ROUX M. (eds.) : *Echinoderms through time*. Balkema : 739-745.
- MARCUS L.F. 1990 - Traditional morphometrics. In ROHLF F.J. & BOOKSTEIN F.L. (eds.), *Proceedings of the*

- Michigan Morphometrics Workshop*. The University of the Michigan Museum of Zoology, S.P. 2 : 77-122.
- NEIGE P. & DOMMARGUES J.-L. 1995 - Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Pliensbachian ammonites). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **196** (3) : 411-438.
- SAUNDERS W.B. & SWAN A.R.H. 1984 - Morphology and morphologic diversity of mid-Carboniferous (Namurian) ammonoids in time and space. *Paleobiology*, **10** (2) : 195-228.
- SNEATH P.H.A. 1967 - Trend-surface analysis of transformation grids. *Journal of Zoology*, **151** : 65-122.
- THOMPSON D'A.W. 1917 - *On Growth and Form*. 793 p., Cambridge University Press, Cambridge.
- P. NEIGE, J. CHALINE, T. CHONE, F. COURANT, B. DAVID, J.-L. DOMMARGUES, B. LAURIN, C. MADON, F. MAGNIEZ-JANNIN, D. MARCHAND & J. THIERRY**  
Centre des Sciences de la Terre  
UMR CNRS 5561  
Université de Bourgogne  
6 bd. Gabriel  
F - 21000 Dijon