

La campagne NORFOLK 1 sur les monts sous-marins du sud de la Nouvelle-Calédonie.

*Bertrand RICHER DE FORGES , Marie-Catherine BOISSELIER***, Bernard COHEN**, Enrique MACPHERSON****, Tin-Yam CHAN*****, Pierre LOZOUET****

*IRD

B. P. A5, 98848, Nouméa Cedex
Nouvelle-Calédonie

** University of Glasgow

***Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Biologie des invertébrés marins et Malacologie
55, rue Buffon, 75005, Paris

****Blanes

*****National Taiwan Ocean University
Keelung
R.O.C

RESUME

La campagne NORFOLK 1 a eu lieu du 19 au 29 juin 2001 sur les monts sous marins de la Ride de Norfolk, au sud de la Nouvelle-Calédonie. 10 monts sous-marins ont été échantillonner au cours de X opérations de dragages et de chalutages. En plus des habituelles récoltes zoologiques des études ont porté sur la génétique des populations pour aborder le probleme des flux géniques entre les populations de ces monts sous-marins. Une étude des réseaux trophiques par la technique des isotopes stables a débuté.

ABSTRACT

The NORFOLK 1 cruise on the south New caledonian seamounts. Report and station list.

The NORFOLK 1 cruise...

INTRODUCTION

La Nouvelle-Calédonie est reliée à l'île nord de la Nouvelle-Zélande par une structure sous-marine dénommée Ride de Norfolk car elle porte l'île du même nom (Fig. 1). Cette ride sous-marine est interprétée par les géologues comme un vestige de l'ancienne marge continentale du continent de Gondwana. La Ride de Norfolk se serait écartée de la côte est de l'Australie entre 80 et 60 M. A, lors de l'ouverture de la mer de Tasman.

Située dans la zone économique de Nouvelle-Calédonie, la partie nord de cette ride porte de nombreux monts sous-marins d'origine volcanique. Certaines de ces structures ont eu une phase émergée et présentent un sommet tabulaire caractéristique des guyots. Au cours d'un programme d'exploration et de valorisation des ressources, une cartographie au sondeur multifaisceau a été réalisée par le N.O. « L'Atalante » lors de la campagne ZoNéCo 1. Les données bathymétriques, traitées par le SMAIL, ont permis la réalisation de cartes en 3 dimensions (Fig. 2).

GENERALITES SUR LES MONTS SOUS-MARINS

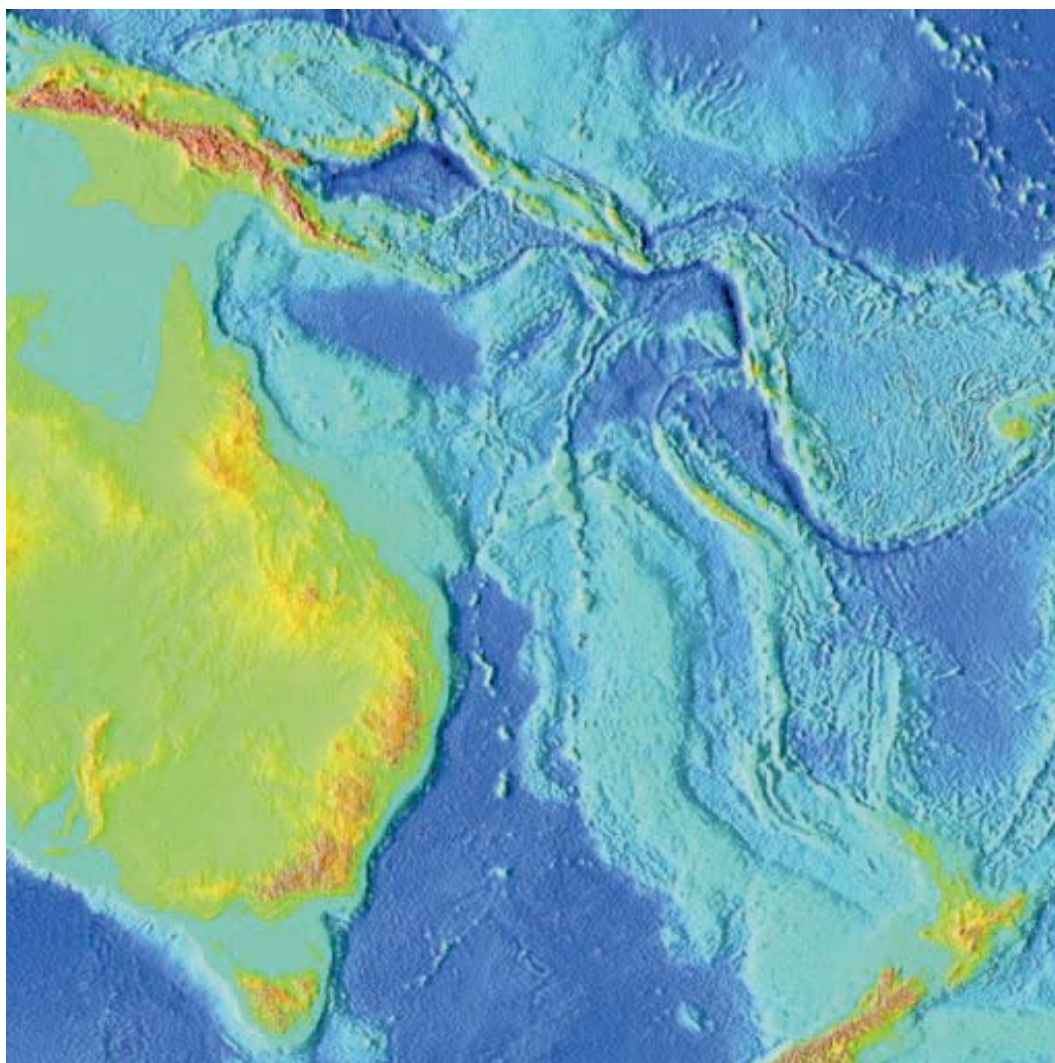


Fig. 1. — Carte bathymétrique du Pacifique sud-ouest montrant la Ride de Norfolk qui relie la Nouvelle-Calédonie à l'île nord de la Nouvelle-Zélande (d'après SLOSS).

Connus depuis longtemps par les pêcheurs japonais, ces monts sous-marins, au nombre d'une quinzaine, ont fait l'objet de plusieurs campagnes d'échantillonnages zoologiques depuis 1985 (CHALCAL 2, BATHUS 3). Les récoltes particulièrement riches, en quantité comme en nombre d'espèces, ont conduit à s'intéresser plus en détail à cette zone. Les principaux monts sous-marins qui culminent entre 230 et 850 m de profondeur ont reçu des noms, et des campagnes à objectifs halieutiques eurent lieu entre 1993 et 1996 (campagnes BERYX 1 à 12, et HALIPRO 2) (LEHODEY, ; GRANDPERRIN *et al.*,). Toutefois, l'intérêt principal de ces monts sous-marins ne résidait pas dans ses ressources de pêche. Interpellés par la grande richesse spécifique et l'extrême nouveauté des récoltes zoologiques, les biochimistes organisèrent leurs propres campagnes océanographiques pour extraire des molécules actives de ces organismes de profondeur (SMIB 1 à 10 ; LITHIST). Des résultats très prometteurs furent obtenus et de nombreuses nouvelles molécules actives décrites chez les spongiaires et les échinodermes principalement (LAURENT, ; PIETRA, 2002).

Pour les zoologistes, ces monts sous-marins de la Ride de Norfolk, se révélèrent très riches en espèces et permirent la description dans plusieurs groupes zoologiques de véritables « fossiles vivants ». A plusieurs reprises, les spécialistes décrivent cette faune comme plus proche de celle de la fin de l'ère secondaire que de la faune actuelle (RICHER DE FORGES, 2000). Ce fût le cas plus spécialement pour les spongiaires, les brachiopodes et les échinodermes. Le nombre anormalement élevé d'espèces archaïques laisse en effet supposer que cette région de l'Indo-Pacifique aurait suivi une évolution privilégiée, à l'écart des grands remaniements tectoniques ? Après les quelques années nécessaires aux études taxonomiques et à la création de bases de données, il devint possible de comparer entre elles les faunes récoltées sur chacun des monts sous-marins. Une autre surprise attendait les chercheurs : la similarité faunistique entre les monts restait toujours inférieure à 50 % (RICHER DE FORGES *et al.*, 2000). Un taux d'endémisme apparent aussi élevé était tout à fait inattendu dans un milieu océanique supposé dispersif entre des reliefs distants d'à peine quelques dizaines de kilomètres. Devant l'intérêt scientifique considérable de cette région, un nouveau programme de recherche fût lancé en 2000 pour améliorer l'inventaire zoologique et biochimique et aborder les problèmes de l'endémisme et de la spéciation à l'aide de la biologie moléculaire. La campagne NORFOLK 1 est la première de ce nouveau programme.

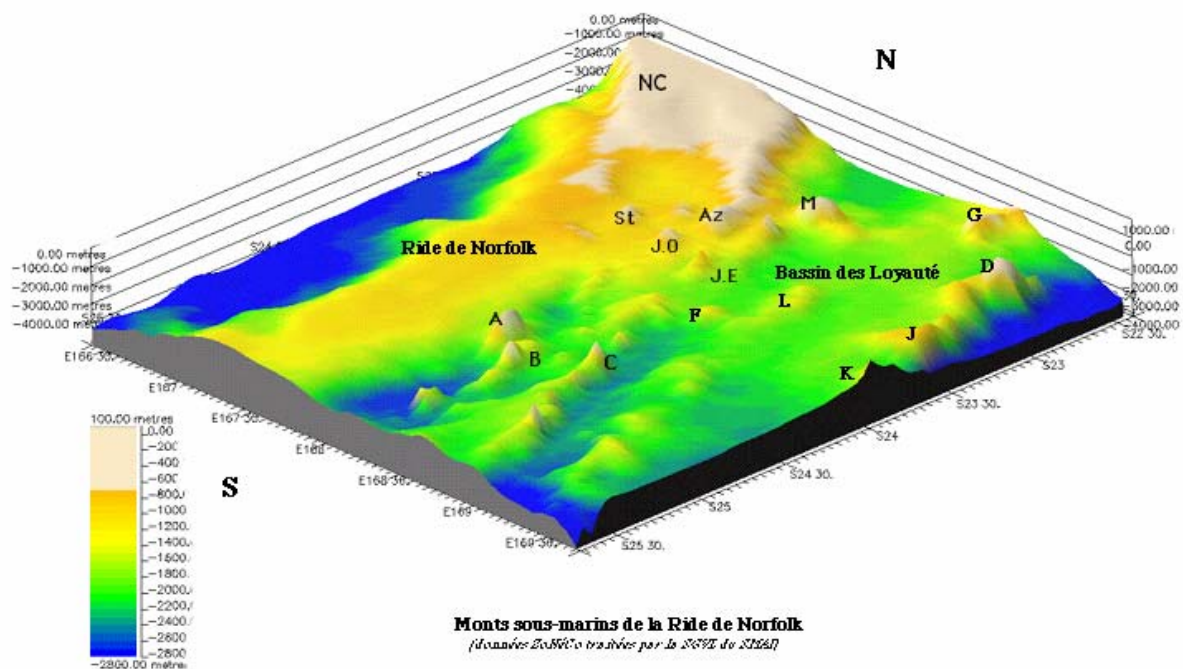


Fig. 2. — Carte bathymétrique schématique des monts sous-marins de la Ride de Norfolk (d'après les levés au sondeur multifaisceaux réalisés par le N.O. « L'Atalante » au cours de la campagne ZoNéCo 1). NC : Nouvelle-Calédonie ; St : mont Stylaster ; Az : mont Aztèque (= Antigonina) ; J.O. : mont Jumeau ouest ; J.E. : mont Jumeau est ; A : mont Kaimon-maru ; B : mont Eponge ; C : mont Introuvable.

DEROULEMENT DE LA CAMPAGNE NORFOLK 1

La campagne NORFOLK 1 a eu lieu du 19 au 29 juin 2001 à bord du N.O. « Alis » au départ de Nouméa. En effet, cette zone de monts sous-marins est située à seulement 15 heures de route de Nouméa, ce qui en fait un laboratoire naturel idéal pour y tester des hypothèses scientifiques.

Les monts échantillonnés furent successivement : mont N°1, mont Stylaster, mont Kaimon-maru (A), mont Eponge (B), mont Introuvable (C), monts Jumeau est, mont Jumeau ouest, mont Antigonie (Aztèque), mont N°2. La dernière journée fût consacrée à l'échantillonnage de la pente sud de la grande Terre de Nouvelle-Calédonie.

Les engins utilisés furent la drague Waren (DW) et le chalut à perche de 4 m (CP). La numérotation des stations fait suite à celle des campagnes profondes précédentes et débute donc au DW 1651.

A chaque opération, après un tamisage dans l'eau sur mailles de 10 à 1 mm, la faune était triée et séparée par groupe zoologique. La présence à bord de plusieurs spécialistes et la bonne coopération entre taxonomistes et généticiens a permis la constitution de bons échantillons dans les groupes des brachiopodes, des crustacés et des mollusques.

Fig. 3. — Carte bathymétrique de la Ride de Norfolk montrant les principaux monts sous-marins et les distances entre eux.

REMARQUES SUR LES RECOLTES

Zoologie :

L'échantillonnage des monts N°1, 2 et Introuvable a permis de compléter les récoltes zoologiques de cette région et apportera de nouvelles données sur la répartition des espèces. Un programme a doré et déjà commencé pour classer les gastéropodes, mont par mont, en fonction de leur capacité de dispersion larvaire, planctotrophe ou non-planctotrophe. De nouveaux spécimens de crinoïdes du genre *Gymnocrinus* ont été collectés pour aider à la poursuite de l'étude des molécules actives (Fig. 3). Rappelons que dans l'espèce *G. richeri* ont été découvertes une nouvelle famille de pigments, les gymnochromes présentant une forte activité in-vitro contre le virus de la dengue (LAILLE *et al.*,).

Parmi le nouveau matériel récolté signalons un spécimen d'une espèce de langouste très rare, *Palinustus unicornutus*, jusqu'alors connu à moins de dix exemplaires dans le monde et jamais signalé du Pacifique (Fig. 4).



Fig. 3. — Crinoïde pédonculé (*Gymnocrinus richeri*) récolté en abondance sur le sommet du mont Stylaster (Photo P. LABOUTE).



Fig. 4. — Spécimen de langouste *Palinustus unicornutus* récolté sur le mont N° 1.

Génétique des populations :

La présence à bord d'un généticien des populations a permis de sélectionner les espèces les plus aptes à l'étude des flux géniques entre les monts et en particulier les crustacés Galatheidae et quelques familles de mollusques gastéropodes (Pisanidae, Muricidae).



Fig. 4. — Exemple de Galatheide décrites des monts sous-marins. *Munida zebra*.

Phylogénie moléculaire :

Les récoltes de spécimens de brachiopodes et de crinoïdes permettent de reconstituer la phylogénie moléculaire de ces groupes et de comprendre l'origine de ces « fossiles vivants » (COHEN *et al.*, 1998 ; COHEN *et al.*, 2004).

Au cours de NORFOLK 1 de nombreux spécimens de l'espèce rare *Neoancistrocrania norfolki* furent découverts sur le mont N°1. Cette espèce très étrange fait actuellement l'objet d'un séquençage pour tenter de placer le groupe des Craniidae dans l'évolution des brachiopodes (COHEN, in prep.).

Dans le groupe des échinodermes la découverte de nouveaux spécimens de crinoïdes des familles Hemicrinidae et Holopodidae a été l'occasion d'une étude sur la phylogénie de ce groupe. La mise en commun des données issues de l'observation morphologique et de la biologie moléculaire a conduit à la publication d'une nouvelle classification des crinoïdes (COHEN *et al.*, 2004).

Fig. 5. — Classification des crinoïdes pédonculés (COHEN *et al.*, 2004).

Etude des réseaux trophiques :

Pour tenter d'expliquer la grande richesse de ces monts sous-marins une étude portant sur les isotopes stables du carbone et de l'azote dans les réseaux trophiques a été menée. Pour chacun des monts sous-marins, des échantillons congelés de chaque groupe zoologique ont été conservés. Sur ces échantillons des mesures au spectromètre de masses ont permis de quantifier les rapports $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

La première conclusion concerne l'origine du carbone : le taux de ^{13}C observé porte la signature d'un carbone d'origine photosynthétique. Donc l'alimentation des faunes bathyales des monts sous-marins provient de la production primaire de surface.

L'analyse détaillée des réseaux trophiques permettra de décrire le fonctionnement, jusqu'alors inconnu, de ces écosystèmes benthiques de profondeur (SCHLACHER *et al.*, in prep.).

**Echinoderms -
Large differences in morphology and
life-style translate into trophic
diversity**

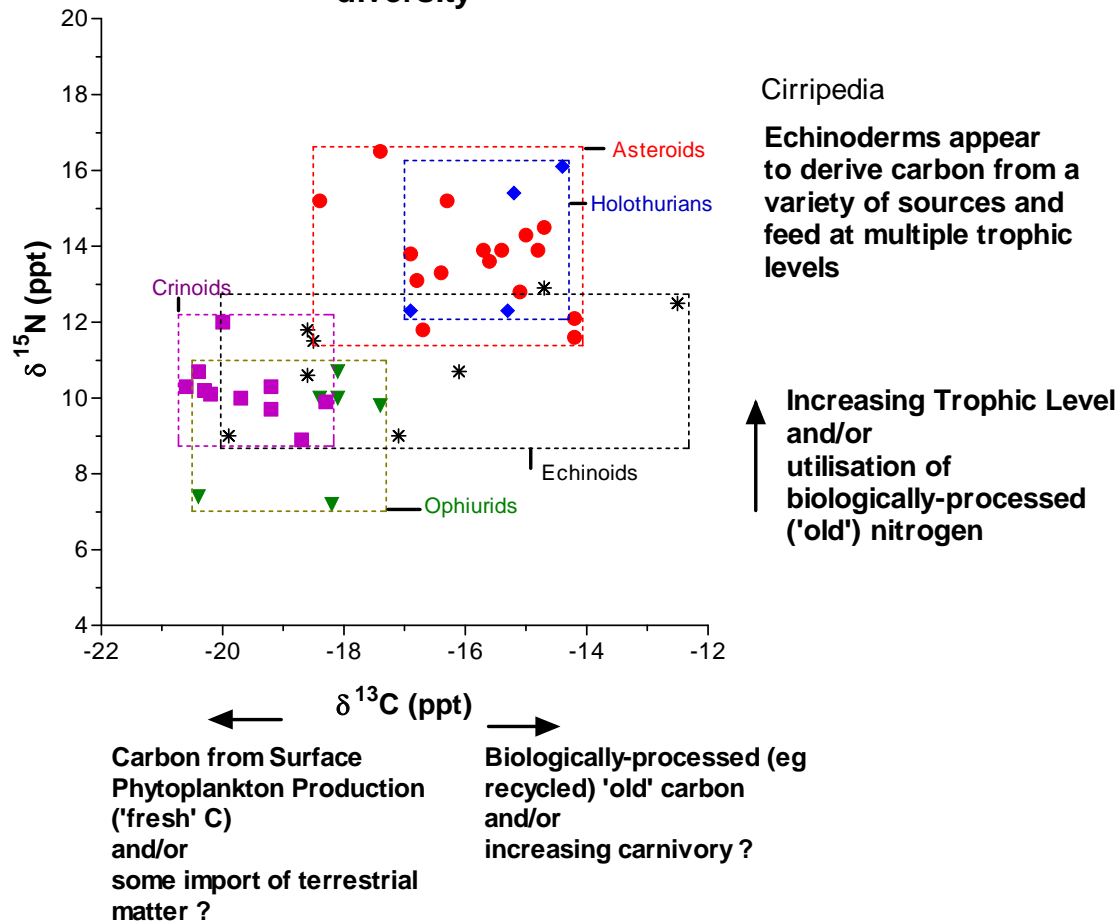


Fig. 6. — Exemple de graphique obtenu pour les isotopes stables ^{13}C et ^{15}N des monts sous-marins.

Etude des relations bactéries-spongiaires :

Les éponges de profondeur, tout comme celles des zones littorales, sont associées à des bactéries situées soit dans leurs cavités, soit à l'intérieur de leurs cellules. Ces bactéries sont encore pratiquement inconnues bien que les biochimistes leur attribuent la fabrication de plusieurs molécules actives. Pour tenter d'améliorer les connaissances sur ces associations des échantillons d'éponges ont été conservés en sacs stériles et congelés à -20°C . En laboratoire des cultures ont permis un inventaires préliminaire des espèces bactériennes (IPEK *et al.*, 2003). Une collection de référence d'actinomycètes serait actuellement constituée à la Sunshine Coast University.

CONCLUSIONS

La campagne NORFOLK 1 a permis la réalisation d'un échantillonnage précis de la faune benthique de 9 monts sous-marins, dont 3 étaient encore inconnus. Des prélèvements réalisés sur certaines espèces de crustacés et de mollusques sur chacun des monts sous-marins va permettre d'obtenir une évaluation des flux géniques et de tester des hypothèses sur l'endémisme des faunes.

Cette campagne confirme la grande richesse faunistique de cette zone et la nécessité absolue de prendre des mesures conservatoires pour protéger ces espèces relictives. A l'heure où nous écrivons ces lignes, il ne semble pas que les autorités administratives françaises aient pris conscience de leur responsabilité dans la sauvegarde de ce patrimoine naturel, et de l'urgence de ce classement ?

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement les personnes qui ont contribué à la réussite de cette campagne :

- A bord du N. O. "Alis", le Commandant Raymond PRONER a fait le maximum pour réaliser de bons chalutages, sans trop de casse ; le Capitaine Jean-François BARAZER a fait fonctionner les engins de pêche à la perfection . Les cartes sont l'oeuvre de Marika TORTELIER, dessinateur au Centre ORSTOM de Nouméa.
- le Professeur Thomas SCHLACHER de la Sunshine Coast University a réalisé, auprès des services australiens des douanes et de l'environnement, les démarches nécessaires à l'importation des échantillons congelés destinés aux études sur les isotopes stables et les bactéries.
- Paule RICHER DE FORGES a su, avec sa convivialité habituelle, accueillir tous les chercheurs et organiser pour eux succulents repas et pick-niques.

REFERENCES

- BOURSEAU J-P, AMEZIANE-COMINARDI, N, ROUX, M, 1987. — Un crinoïde pédonculé nouveau (Echinodermes), présentant actuel de la famille jurassique des Hemicrinidae: *Gymnocrinus richeri* nov. sp. des fonds bathyaux de Nouvelle-Calédonie (S.W.Pacifique). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Series III **305**: 595-599
- BOURSEAU, J-P, AMEZIANE-COMINARDI, N, AVOCAT, R, 1991. — Echinodermata: les Crinoïdes pédonculés de Nouvelle-Calédonie. In: Crosnier A (ed) (eds) Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 8; pp 229-333
- COHEN, BL, GAWTHROP, AB, CAVALIER-SMITH, T, 1998. — Molecular phylogeny of brachiopods and phoronids based on nuclear-encoded small subunit ribosomal RNA gene sequences. Philosophical Transactions of the Royal Society, B. 353: 2039-2061.
- COHEN, B. L., AMEZIANE, N., ELEAUME, M., RICHER DE FORGES, B., 2004. — Crinoid phylogeny : a preliminary analysis (Echinodermata : Crinoidea). *Marine Biology* **144** (3) : 605-617.
- DELCROIX, T. & HENIN, C., 1989. — Mechanisms of subsurface thermal structure and sea surface thermohaline variabilities in the southwestern tropical Pacific during 1975-85. *Journal of Marine Research* **47** : 777-812.
- HOPLEY, D., 1982. — *The Geomorphology of the Great Barrier Reef : Quaternary development of Coral Reefs*. John Wiley & Sons, New York ; 453 p.
- LAJTHA, K., MICHENER, R. H., ?? — Stable isotopes in ecology and environmental science. *Methods in Ecology*. Blackwell Scientific Publications ; p.
- PETERSON, B. J., FRY, B., 1987. — Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **18** : 293-320.
- RICHER DE FORGES, B., BOUCHET, P., DAYRAT, B., WAREN, A. & PHILIPPE, J.-S., 1999. — La campagne BORDAU 1 sur la Ride de Lau (îles Fidji). Compte rendu et liste des stations. In : A. CROSNIER (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 21. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, **184** : 25-38.
- RICHER DE FORGES, B., MENU, J.-L. & FALIEUX, E., 1996. — La campagne MUSORSTOM 8 dans l'archipel de Vanuatu. Compte rendu et liste des stations. In : A. CROSNIER (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 15. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **168** : 9-32.
- RICHER DE FORGES, B., MENU, J.-L., 1993. — La campagne MUSORSTOM 7 dans la zone économique de Wallis et Futuna. In : CROSNIER A. (ed.) - Résultats des campagnes MUSORSTOM, volume 10. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A) : 9-25.

- RICHER DE FORGES, B., NEWELL, P., SCHLACHER-HOENLINGER, M., SCHLACHER, T., NATING, D., CESA, F. & BOUCHET, P., 1999. — La campagne MUSORSTOM 10 dans l'archipel des îles Fidji. Compte rendu et liste des stations. *In* : A. CROSNIER (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 21. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **184**: 9-23.
- RICHER DE FORGES, B., POUPIN, J. & LABOUTE, P., 1999. — La campagne MUSORSTOM 9 dans l'archipel des îles Marquises (Polynésie française). Compte rendu et liste des stations. *In* : A. CROSNIER (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 20. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **180** : 9-29.
- RICHER DE FORGES, B., 1990. — Les campagnes d'exploration de la faune bathyale dans la zone économique de Nouvelle Calédonie (1984 à 1987). *In* : A. CROSNIER (ed.) Résultats des campagnes MUSORSTOM, volume 6. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, A*, **145** : 9-54.
- ROUNICK, J. S., WINTERBOURN, M. J., 1986. — Stable Carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. *BioScience* **36** (3) : 171-177.
- SHERR, E. B., FRY, B., 1984. — $\delta^{13}C$ Measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Mar. Sci.*, **27** : 13-47.
- WADA, E., MIZUTANI, H., MINAGAWA— The use of stable isotopes for food web. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* **30** (3) : 361-371.

ANNEXE

LISTE DES PARTICIPANTS A LA CAMPAGNE NORFOLK 1

Chef de mission : B. RICHER DE FORGES

Autres participants : M.C. BOISSELIER, B. COHEN, E. MACPHERSON, T.Y. CHAN, P. LOZOUET.

(DW : drague Waren ; CP : chalut à perche)

STATION	DATE	PROFONDEUR (m)		LATITUDE S	LONGITUDE E
DW 1651	19.06.01	276	350	23°27,3'	167°50,4'
DW 1652	" "	378	290	23°26,1'	167°50,3'
DW 1653	" "	328	340	23°27,8'	167°51,5'
DW 1654	" "	366	560	23°27,9'	167°51,9'
CP 1655	" "	680	458	23°25,7'	167°50,7'
CP 1656	" "	380	285	23°26,2'	167°50,8'
DW 1657	" "	305	332	23°27,6'	167°51,8'
DW 1658	" "	320	336	23°26,3'	167°49,9'
DW 1659	20.06.01	467	449	23°36,7'	167°41,3'
CP 1660	" "	470	463	23°36,6'	167°41,2'
CP 1661	" "	468		23°38,0'	167°41,9'
DW 1662	" "	462	491	23°38,0'	167°41,8'
DW 1663	" "	460	443	23°40,1'	167°42,4'
CP 1664	" "	456	478	23°40,3'	167°42,5'
DW 1665	" "	923		23°43,0'	167°43,4'
DW 1666	" "	469	860	23°41,6'	167°44,3'

DW 1667	21.06.01	237	250	23°40,1'	168°00,6'
CP 1668	" "	234	261	23°40,4'	168°00,5'
CP 1669	" "	302	325	23°39'436 S	168°00'953 E
CP 1670	" "	386	382	23°39'449 S	167°59'336 E
CP 1671	" "	397	320	23°41'461 S	168°00'029 E
CP 1672	" "	324	267	23°42'551 S	168°00'781 E
DW 1673	" "	278		23°39'337 S	168°00'159 E
DW 1674	" "	245	253	23°39'829 S	168°00'010 E
DW 1675	22.06.01	233	231	24°45,19 S	168°09,017 E
CP 1676	" "	227	232	24°42,92 s	168°08,768 E
CP 1677	" "	233	259	24°44'244 S	168°09'288 E
CP 1678	" "	269	300	24°43'265 S	168°09'788 E
DW 1679	" "	298	324	24°43'433 S	168°09'966 E
DW 1680	" "	385	392	24°45'481 S	168°10'060 E
CP 1681	" "	240	228	24°43'835 S	168°09'699 E
CP 1682	" "	331	379	24°42'917 S	168°09'749 E
CP 1683	" "	243	272	24°43'144 S	168°07'695 E
DW 1684	23.06.01	508	541	24°54,95 S	168°21,75 E
CP 1685	" "	564	509	24°56'823 S	168°21'273 E
CP 1686	" "	635		24°53'492 S	168°22'524 E
CP 1687	" "	539	545	24°53'749 S	168°22'221 E
DW 1688	" "	533	545	24°55'621 S	168°22'038 E
DW 1689	" "	600	620	24°53'686 S	168°22'523 E
CP 1690	" "	515	514	24°53'940 S	168°22'031 E
DW 1691	" "	509	513	24°54'112 S	168°21'889 E
DW 1692	" "	507	967	24°55'730 S	168°21'273 E
DW 1693	" "	564	1144	24°55'050 S	168°21'136 E
DW 1694	24.06.01	589	575	24°39,69 S	168°38,61 E
DW 1695	" "	587	562	24°39'665 S	168°38'812 E
DW 1696	" "	806	780	24°39'331 S	168°38'907 E
DW 1697	" "	616	569	24°39'500 S	168°38'273 E
DW 1698	" "	562	576	24°40'186 S	168°39'545 E
DW 1699	" "	581	600	24°39'679 S	168°39'978 E
DW 1700	" "	605	572	24°39'459 S	168°39'588 E
DW 1701	" "	564	586	24°40'228 S	168°39'296 E
DW 1702	" "	600	1040	24°39'476 S	168°40'019 E
DW 1703	25.06.01	437	423	23°44,05 S	168°16,19 E
DW 1704	" "	420	400	23°45,188 S	168°16,494 E
CP 1705	" "	400	463	23°46'123 S	168°16'927 E
CP 1706	" "	394	383	23°44'424 S	168°16'539 E
DW 1707	" "	381	493	23°42'660 S	168°15'931 E
CP 1708	" "	381	384	23°42'718 S	168°16'003 E
DW 1709	" "	380	389	23°41'693 S	168°15'775 E
DW 1710	" "	426	386	23°43'651 S	168°16'676 E
CP 1711	" "	409	439	23°46'015 S	168°17'173 E
DW 1712	26.06.01	180	180/250	23°22,58 S	168°02,5 E
CP 1713	" "	216	204	23°22'449 S	168°02'493 E
CP 1714	" "	257	269	23°21'919 S	168°03'430 E
CP 1715	" "	312	270	23°22'381 S	168°01'900 E

CP 1716	" "	276	266	23°21'525 S	168°02'598 E
DW 1717	" "	312	250	23°22'598 S	168°01'658 E
CP 1718	" "	260	373	23°23'728 S	168°01'386 E
CP 1719	" "	391	407	23°22'353 S	168°01'240 E
CP 1720	" "	380	491	23°20'555 S	168°01'547 E
CP 1721	" "	443	416	23°19'249 S	168°00'862 E
DW 1722	" "	540	--	23°17'602 S	168°00'596 E
DW 1723	27.06.01	267	266	23*17,76	168*14,98
DW 1724	" "	200	291	23*17,5	168*14,28
DW 1725	" "	227		23°18'584 S	168°14'694 E
DW 1726	" "	185	207	23°18'009 S	168°14'852 E
DW 1727	" "	212	190	23°17'377 S	168°14'346 E
DW 1728	" "	207	276	23°18'730 S	168°15'455 E
DW 1729	" "	340	619	23°20'126 S	168°15'549 E
CP 1730	" "	331		23°19'822 S	168°15'905 E
CP 1731	" "	310	788	23°19'631 S	168°15'932 E
DW 1732	" "	347	1063	23°20'114 S	168°16'024 E
DW 1733	28.06.01	427	433	22*55,824 S	167*15,075 E
DW 1734	" "	403	429	22°52'775 S	167°12'004 E
DW 1735	" "	415	445	22°52'063 S	167°12'499 E
DW 1736	" "	383	407	22°50'590 S	167°11'691 E
DW 1737	" "	400	343	22°51'615 S	167°12'070 E
DW 1738	" "	340	381	22°51'166 S	167°10'291 E
DW 1739	" "	404	448	22°51'494 S	167°12'230 E