

Analyse de données en écologie benthique : utilisation de la méthode de l'analyse de parcimonie

Analyse de
parcimonie
Benthos
Écologie
Biogéographie

Parsimonious
analysis
Benthos
Ecology
Biogeography

Denise BELLAN-SANTINI ^a, Jean Claude DAUVIN ^b et Gérard BELLAN ^a

^a Centre d'Océanologie de Marseille, CNRS UA 41, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France.

^b Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, CNRS UA 699, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

Reçu le 21/09/93, révisé le 14/02/94, accepté le 17/02/94.

RÉSUMÉ

L'analyse de parcimonie, méthode utilisée en cladistique respectant la cohérence des caractères, est largement utilisée dans les reconstructions phylogénétiques des espèces. Son utilisation dans l'analyse de données écologiques ou biogéographiques dans le domaine marin demeure moins répandue. Son application à des données écologiques recueillies ou compilées à l'occasion de travaux de biocénologie ou de biogéographie et déjà traitées par les méthodes statistiques classiques sont analysées par la méthode de parcimonie dans le but de montrer les possibilités et les avantages de cette méthode qui nous semble mieux adaptée à l'étude des séries spatiales ou temporelles de prélèvements.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 3, 331-340.

ABSTRACT

Data analysis in benthic ecology: use of the parsimonious analysis method

Parsimonious analysis, a method used in cladistics, which considers the coherence of characters, is used to establish the phylogeny of different taxa. Its use in the analysis of ecological and biogeographical data in marine benthic studies remains rare. Application to data collected from ecological or biogeographical works and previously studied by classical analysis demonstrates the potential and the advantages of this method in the study of spatio-temporal marine benthic series.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 3, 331-340.

INTRODUCTION

L'utilisation de l'outil statistique dans l'analyse des données en écologie est devenue classique et les méthodes préconisées sont nombreuses. Dans les études synécologiques et biogéographiques sur le benthos marin,

il est régulièrement fait appel à diverses méthodes de classification et d'ordination (Daget, 1976 ; Legendre et Legendre, 1984). Ces méthodes ont pour but essentiel d'expliquer l'état observé, au moment où les prélèvements ont été effectués, correspondant à un équilibre temporaire entre les organismes et les conditions du milieu au moment

considéré. Même lorsque l'on analyse des séries temporelles de prélèvements, il est rarement envisagé de prendre en compte les états successifs des contraintes qui ont entraîné l'état d'équilibre ou de non équilibre observé et surtout l'histoire de cette évolution, sauf en biogéographie historique, domaine encore peu exploré en écologie marine. La méthode d'analyse de parcimonie correspond exactement à ce type d'approche, elle est couramment utilisée dans les études de systématique phylogénétique (cladisme). Elle n'en demeure pas moins encore rarement employée en biogéographie, et exceptionnellement en écologie (Lambshead et Paterson, 1986 ; Legendre, 1989). Une revue récente (Wanntorp *et al.*, 1990) propose une plus large utilisation de cette approche en écologie terrestre. A partir de données recueillies ou compilées à l'occasion de travaux de biocénétique ou de biogéographie et déjà analysées par les méthodes usuelles de classification, nous proposons leur traitement par la méthode de parcimonie dans le but de montrer les possibilités et les avantages de cette méthode qui nous semble parfaitement indiquée lorsqu'on étudie en milieu marin des changements faunistiques (colonisation, disparition, installation) dans le temps et dans l'espace.

RAPPELS SUR LA MÉTHODE DE PARCIMONIE

Nous emprunterons largement dans ce rappel méthodologique les propos que Darlu et Tassy (1993) viennent d'exposer dans «Reconstruction phylogénétique, concepts et méthodes». L'application de l'analyse de parcimonie en écologie nécessite la mise en équivalence des termes utilisés en cladistique et qui ont un sens fortement marqué par la problématique phylogénétique. Il nous a donc paru nécessaire de définir clairement les mots utilisés afin d'éviter le plus possible les confusions de sens ou les abus de langage.

La cladistique est une méthode d'analyse développée par Hennig (1950 ; 1966) et fondée sur la recherche de la solution la plus parcimonieuse afin de découvrir les relations phylogénétiques existant entre les organismes. C'est une méthode profondément empirique qui prétend ne faire appel à aucun modèle *a priori* sur le processus évolutif. Que les caractères (morphologiques, moléculaires...) n'évoluent pas ou évoluent à des vitesses égales ou différentes n'influe pas en principe sur l'analyse elle-même (Darlu et Tassy, 1993). En règle générale, l'application de la méthode n'exige aucune contrainte autre que l'hypothèse selon laquelle les caractères évoluent indépendamment les uns des autres. La cladistique est ainsi qualifiée par Darlu et Tassy (1993) de méthode hypothético-déductive. Le principe de la parcimonie utilisé en cladistique vient du fait que lorsque plusieurs cladogrammes (arbres) sont possibles et en l'absence d'hypothèse *a priori* permettant de réfuter l'un ou l'autre d'entre eux, on choisira le plus simple, c'est-à-dire celui qui fait appel au minimum de dichotomies dans un arbre. Les caractères primitifs (plésiomorphes) et dérivés (apomorphes) sont distingués chez les espèces. Les relations phylogénétiques au sein d'un groupe d'espèces peuvent être déduites de la combinaison des caractères

dérivés depuis l'ancêtre commun. Une série de programmes informatiques permet d'élaborer des ajustements de données fondés sur le principe de la parcimonie (cohérence maximale des caractères et des états de transformations) et d'aboutir ainsi à des cladogrammes pouvant être interprétés comme des arbres phylogénétiques. Un cladogramme est en fait la représentation des relations entre espèces, basée sur des séries de caractères dérivés suivant le principe du plus court chemin évolutif : minimum de pas fournissant ainsi la solution logique la plus économique au problème posé. Il existe, en réalité, un nombre important de solutions parmi lesquelles il est difficile d'en choisir une objectivement ; la parcimonie fournit donc la solution la plus courte. Le plus souvent plusieurs arbres parcimonieux, correspondant aux différentes solutions possibles, sont issus des analyses. Dans ce cas, un arbre de consensus correspondant à une solution moyenne entre les diverses solutions et dans lequel les bifurcations contradictoires sont remplacées par des multifurcations est construit optionnellement.

La méthode cladistique a été utilisée aussi en biogéographie historique par Nelson et Platnick (1980). Le cladogramme est alors comparé avec les distributions biogéographiques des espèces. Brooks (1981) a proposé que les «species can be considered characters of the areas in which they occur and that lineages can be considered transformation series linking different areas in an historical patterns». La méthode de parcimonie apparaît par conséquent utilisable chaque fois que l'on voudra établir des relations entre objets (taxons, séquences moléculaires, prélèvements, stations, aires géographiques...) basées sur des attributs ou caractères (caractères morphologiques, nucléotides, taxons...) dérivés (présence-absence, états progressifs de transformation). Les associations d'espèces en écologie sont le résultat historique des facteurs biotiques et abiotiques. Ainsi il semble justifié d'étudier les modèles écologiques comme des groupes hiérarchisés à partir de la présence de caractères partagés. Dans les analyses synécologiques, si les espèces sont utilisées comme caractères pour construire les cladogrammes, leur présence doit être interprétée comme un caractère dérivé et l'absence comme un caractère primitif (Lambshead et Paterson, 1986). Ces auteurs ont utilisé l'analyse cladistique dans cinq exemples de données écologiques en comparant les résultats obtenus par cette méthode avec ceux obtenus par une analyse en coordonnées principales montrant ainsi que l'analyse de parcimonie est plus pratique et plus performante. Ils mettent également en évidence que les analyses par ordination ou classifications basées sur le concept défini plus tard par Darlu et Tassy (1993) de «similitude globale» correspond aux analyses phénétiques. Celles-ci, nous le rappelons, montrent que plus la ressemblance entre deux unités évolutives est importante, plus la parenté entre elles est grande. Cette ressemblance pouvant être due aussi bien au partage de caractères hérités de l'ancêtre commun qu'à l'identité de caractères due à des causes totalement extérieures et différentes (phénomène de convergence), la qualité du caractère n'intervenant pas mais seulement son état apparent. Darlu et Tassy (1993) font remarquer que «les méthodes phénétiques évacuent totalement le concept de

caractère et d'état de caractère pour ne s'intéresser qu'à celui d'Unité évolutive», ceci étant «le résultat de la transformation de la matrice de caractère en matrice de distance». Ils précisent d'autre part qu'«un arbre construit à partir d'une matrice de distance ne donne donc pas d'information sur l'état des caractères aux noeuds ni sur le sens d'évolution des caractères et ne permet généralement pas de préciser si un caractère est primitif ou dérivé».

Les UTOs (Unité Taxonomique Opérationnelle) (Sneath et Sokal, 1973) soumis à l'analyse peuvent être des taxons, pour lesquels les variables seront des caractères morphologiques, biochimiques, moléculaires, comportementaux ou écologiques ; mais ces UTOs peuvent aussi être des prélèvements ou des aires géographiques pour lesquels les variables seront alors les espèces récoltées ou tout autre caractère descripteur. Dans notre cas, les UTOs correspondent à des entités écologiques ou biogéographiques, les caractères permettant d'analyser les relations entre ces entités sont des espèces ou attributs codés en absence (0) et présence (1). Nous proposons de considérer l'absence comme le caractère primitif et la présence comme le caractère dérivé. En effet, en synécologie la présence d'une espèce est liée à certaines valeurs des facteurs ambiants (nourriture, protection, température...), son exclusion à d'autres. Si l'on considère qu'une espèce ne peut vivre que si certaines conditions essentielles et elles seules sont remplies simultanément, sa présence dans deux stations relève d'une homologie alors que sa disparition peut être imputée à des causes d'origines différentes, l'absence ne sera donc pas homologue. Il paraît donc logique de considérer comme caractère dérivé la présence d'une espèce dans une station. La station ou l'aire ancestrale peut être considérée comme un espace vide d'espèces dans lequel l'évolution et les variations des facteurs ambiants vont induire la colonisation (présence des espèces). L'«outgroup» théorique ou «espace hypothétique» est entièrement primitif ; il ne présente que des zéros. Ceci correspond à un espace non colonisé, vierge de toute implantation d'espèces, cette notion de zone primitive abiotique est effectivement cohérente et étayée par l'observation du milieu marin où après des opérations de dragage, des pollutions, des espaces abiotiques sont prêts à être colonisés. De même lors de la dernière glaciation, la Manche, mer peu profonde, fut entièrement émergée, la colonisation commença dès la période de réchauffement qui avait permis une remontée du niveau marin. Les possibilités de colonisation par les espèces marines sont variées: dispersion larvaire, migrations à tous les stades de vie, dans un milieu très diversifié sans véritable barrière.

Un groupe monophylétique comprend l'ensemble des UTOs dérivées d'un ancêtre commun. Dans les cas étudiés ici, on peut dire qu'un groupe ou une série correspondant à l'ensemble des prélèvements, stations ou zones ayant une origine structurelle ou une évolution commune qui aura donc des variables (espèces) dérivées communes correspondra à ce concept, nous dirons que ce groupe est monosériel. Dans le cas contraire on parlera de groupe parasériel.

Une autapomorphie est un caractère dérivé appartenant à une seule UTO correspondant ici à une espèce exclusive

dans un seul prélèvement, station ou zone, nous l'appellerons autodérivée.

Une synapomorphie est un caractère dérivé partagé par les membres d'un groupe monophylétique, c'est-à-dire dans notre cas, une espèce exclusive mais commune à un groupe de prélèvements, de stations ou de zones (groupe monosériel). Nous l'appellerons syndérivée.

MÉTHODES UTILISÉES ET EXEMPLES CHOISIS

Deux programmes de parcimonie utilisés en cladistique, PAUP 3.1.1. (Swofford, 1993) et Mc Clade 3.0.1 (Maddison et Maddison, 1992) ont été employés dans cette étude ; ces logiciels donnent des résultats très proches mais certains sous-programmes, notamment ceux de représentation graphique des arbres, sont complémentaires. Les arbres sont enracinés sur l'espace hypothétique.

Cinq exemples de données ont été traités : 1) prélèvements de macrobenthos appartenant à trois peuplements différents de la baie de Morlaix ; 2) évolution temporelle (1977-1992) de populations d'amphipodes d'une station de sables fins de la baie de Morlaix affectée en 1978 par la pollution par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz ; 3) mysidacés suprabenthiques de douze stations de la marge sud du canyon du Cap-Ferret ; 4) inventaire des amphipodes benthiques de onze régions de l'Atlantique Nord-Est et de la Méditerranée ; 5) répartition biogéographique des polychètes du genre *Travisia* (Opheliidae). Ces exemples partiellement ou entièrement traités précédemment par des méthodes conventionnelles nous paraissent représentatifs des situations variées auxquelles sont régulièrement confrontés les écologistes marins.

Les arbres qui sont présentés dans les figures représentent des arbres parcimonieux (fig. 4) ou des arbres de consensus stricts (fig. 1, 2, 3, 5). Les chiffres inscrits sur les branches de ces arbres représentent le nombre de caractères dérivés .

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Peuplements macrobenthiques de la baie de Morlaix

Le 28 novembre 1977, quatorze prélèvements à la benne Hamon (Dauvin, 1979) d'une surface d'environ 0,25 m² chacun ont été effectués dans trois stations de sédiments meubles de la baie de Morlaix (Dauvin, 1984). Les sédiments ont été tamisés sur un tamis d'ouverture circulaire de 1 mm. Cinq prélèvements ont été effectués dans le peuplement de sables grossiers à *Amphioxus lanceolatus*-*Venus fasciata* dans une station au large de la pointe de Primel (Pr1 à Pr5), cinq prélèvements dans le peuplement des sables fins peu envasés à *Abra alba*-*Aponuphis* (anciennement *Hyalinoecia*) *bilineata* de la Pierre Noire (Pn1 à Pn5) et quatre prélèvements dans le peuplement des vases sableuses à *Abra alba*-*Melinna palmata* de la Rivière de Morlaix (Sv1 à Sv4). Ces trois peuplements dont les facteurs ambiants distinctifs sont

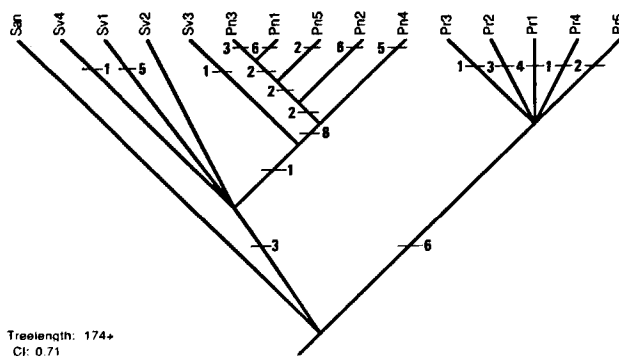


Figure 1

Baie de Morlaix. Arbre de consensus strict.

Bay of Morlaix. Strict consensus tree.

trois types de sédiment : sable grossier, sable fin et vase sableuse, correspondaient à des conditions hydrodynamiques tranchées : courants forts, moyens et faibles.

Cent-vingt-trois espèces macrobenthiques ont été répertoriées dans ces quatorze prélèvements : 39 espèces à la Pointe de Primel avec de 17 à 24 espèces par prélèvement ; 79 espèces à la Pierre Noire avec de 41 à 46 espèces par prélèvement et 40 espèces dans la rivière de Morlaix avec de 15 à 23 espèces par prélèvement. La matrice comprend donc 14 UTOs (prélèvements) et 123 caractères (espèces).

La figure 1 montre l'arbre de consensus obtenu à partir des 15 arbres les plus parcimonieux dont l'indice de cohérence C. I. = 0,631 est assez élevé. La première trichotomie discrimine d'une part l'ensemble des cinq prélèvements de sables grossiers (Pr1 à Pr5) des autres prélèvements. Ceux-ci sont par la suite discriminés dans une polytomie séparant trois prélèvements de la rivière de Morlaix (Sv1, Sv2, Sv4) d'une succession de dichotomies comprenant le quatrième prélèvement de la rivière de Morlaix et les cinq prélèvements de sable fin de la Pierre Noire (Pn1 à Pn5). Les 15 arbres parcimonieux se distinguent essentiellement par l'arrangement respectif des stations de la rivière de Morlaix ; les prélèvements de Primel et de la Pierre Noire restant fortement discriminés comme des arrangements «monosériels». Six espèces exclusives communes pour l'ensemble des prélèvements de Primel et huit pour celui de la Pierre Noire, sont recensées. L'arbre de consensus met en évidence l'absence de hiérarchie existant entre les cinq prélèvements de Primel qui sont très homogènes alors que les prélèvements des sables fins de la Pierre Noire correspondent à un gradient hiérarchisé par l'apparition successive de groupes d'espèces (caractères dérivés).

Les espèces *Polygordius lacteus*, *Syllis armillaris*, *Syllis cornuta*, *Trypanosyllis coeliaca*, *Sphaerosyllis* sp. et *Dorvillea neglecta* sont limitées aux stations de sables grossiers de Primel tandis que les espèces *Nephtys hombergii*, *Lanice conchilega* et *Chaetozone setosa* à celles de sédiments plus fins. Les espèces *Diplocirrus glauca*, *Marphysa bellii*, *Scoloplos armiger*, *Aponuphis bilineata*, *Spiophanes bombyx*, *Aricidea minuta*, *Aricidea fragilis* et *Ampelisca sarsi* sont exclusives des sables fins

peu envasés de la Pierre Noire. Le prélèvement Sv3 ressemble notamment à ceux de la Pierre Noire par la présence de l'espèce caractéristique du peuplement *Abra alba* laquelle est absente des autres prélèvements de la rivière de Morlaix.

L'arbre rend bien compte de la différence biocénotique existant entre, d'une part, le groupe homogène des stations de sables grossiers de la Pointe de Primel dont la différenciation n'est pas résolue et d'autre part, l'ensemble des stations de sédiments fins, sables et vases sableuses. Cet ensemble de stations de sédiments fins comprend le groupe bien discriminé des stations de sables fins de la Pierre Noire (forte richesse spécifique), et le regroupement plus lâche, parasériel, des prélèvements des vases sableuses qui peuvent être considérées comme appartenant à des faciès d'appauvrissement de la communauté type à *Abra alba* (Dauvin, 1984). Il met de plus en évidence l'hétérogénéité des prélèvements Sv qui n'ont aucune espèce commune et plus particulièrement de l'originalité de Sv3 qui est la seule station où *Abra alba* a été récoltée. On remarque enfin le faible nombre d'«autodérivées» (espèces strictement limitées à un prélèvement) pour trois prélèvements de la rivière de Morlaix : zéro pour Sv2, une pour Sv3 et une pour Sv4.

Évolution temporelle des populations d'amphipodes des sables fins de la Pierre Noire de 1977 à 1992

Le peuplement des sables fins de la Pierre Noire fait l'objet depuis avril 1977 d'un suivi régulier de son évolution quantitative (Dauvin, 1979 ; 1984 ; 1991). Les prélèvements sont réalisés à la benne Smith McIntyre à raison de dix prélèvements unitaires de 0,1 m² lors de chaque sortie. Le tamisage est effectué sur un tamis de 1 mm d'ouverture circulaire. Pour cette analyse seuls les relevés hivernaux (mars : 03 ou exceptionnellement avril : 04 en 1977) et ceux du début de l'automne (octobre : 10) ont été retenus ; seuls les crustacés amphipodes ont été sélectionnés. Une matrice de 31 UTOs (prélèvements) et 61 caractères (espèces) a été obtenue. La taxocénose des amphipodes a été fortement perturbée par la pollution pétrolière de l'Amoco Cadiz au printemps 1978: disparition brutale de nombreuses espèces puis retour lent et graduel des espèces disparues [entre 9 et 32 espèces par prélèvement de 1 m² au cours de l'étude (Dauvin, 1984; 1987)].

La figure 2 montre l'arbre de consensus de 100 arbres parcimonieux avec un indice de cohérence faible de 0,328. Le premier nœud permet de discriminer les trois relevés de la première année post Amoco-Cadiz : octobre 1978 (1078) et mars et octobre 1979 (0379, 1079) (faible richesse spécifique due à la mortalité massive des amphipodes lors du stress donc très faible nombre de «caractères dérivés». L'ensemble des autres relevés est réuni dans un second nœud commun comprenant : 1) un groupe monosériel réunissant les trois relevés avant pollution (mars et octobre 1977 : 0477, 1077 et mars 1978 : 0378) caractérisé par les deux espèces : *Corophium crassicorne* et *Leptocheirus pectinatus* présents avant pollution et qui n'ont pas été retrouvés depuis ; 2) un

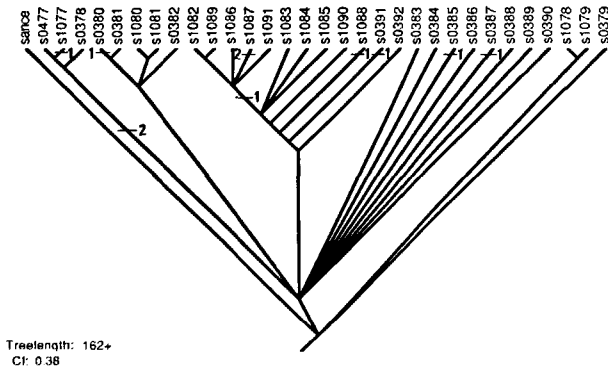


Figure 2

Amphipodes de la Pierre Noire. Arbre de consensus strict.

Amphipods, Pierre Noire. Strict consensus tree.

deuxième groupe monosériel comprenant les relevés de la deuxième à la quatrième année après le stress (de mars 1980 : 0380 à mars 1982 : 0382) correspondant à la recolonisation progressive des amphipodes avec apparition provisoire d'espèces qui tentent de s'installer et qui n'y réussissent qu'à une deuxième ou troisième tentative ; 3) un troisième groupe monosériel comprenant tous les autres prélèvements automnaux et les deux prélèvements hivernaux 1991 et 1992 correspondant aux prélèvements les plus riches, puis 4) l'ensemble des autres prélèvements hivernaux plus pauvres disposés en faisceau. Bien que les « syndérivées » soient peu nombreuses, il convient de remarquer que l'ensemble des prélèvements ont en commun cinq espèces présentes de 1977 à 1992 *Ampelisca sarsi*, *Bathyporeia tenuipes*, *Leucothoe incisa*, *Perioculodes longimanus* et *Urothoe pulchella*. L'arbre de consensus met bien en évidence deux faits, tout d'abord l'abondance des « homoplasies » montrant les tentatives de repeuplement par des espèces allochtones et l'absence de hiérarchie entre les prélèvements hivernaux de 1983 à 1990 (0383 à 0390) tous relativement pauvres donc en régression par rapport aux prélèvements d'automne, qui apparaissent en faisceau.

Cette analyse permet ainsi de dégager les principales phases de l'évolution temporelle de la taxocénose des amphipodes de la Pierre Noire en fonction de son altération au printemps 1978 par la pollution pétrolière de l'Amoco Cadiz : relevés avant le stress, relevés pendant la période de forte pollution des sédiments 1978-1979, retour progressif des amphipodes jusqu'en 1982, puis restructuration de la taxocénose avec une évolution saisonnière.

Le faible indice de cohérence montre bien la faible affinité entre les prélèvements échelonnés dans le temps et correspond à la disparition des espèces caractéristiques ; à leur réapparition erratique ; et aux balbutiements du processus de repeuplement qui s'est effectué à partir de populations allochtones (Dauvin, 1987). L'arbre de consensus a permis d'isoler quatre ensembles monosériels de structure relativement cohérente : 1) les prélèvements avant le stress ; 2) ceux immédiatement après le stress ; 3) ceux de 1980 à 1982 correspondant à la période de

recolonisation par les amphipodes ; et 4) l'ensemble des autres prélèvements automnaux et hivernaux les plus récents correspondant aux prélèvements les plus diversifiés et constituant peut-être la marque du rétablissement de la taxocénose.

Il convient de remarquer qu'un certain nombre d'« homoplasies » correspondant à l'apparition d'une espèce seulement dans une partie des prélèvements d'un groupe monosériel (parfois elle n'est absente que dans un ou deux prélèvements) sont en fait de fausses « homoplasies » dues à la méthodologie de récolte basée sur une surface d'échantillonnage limitée (1 m²) et donc inférieure, pour ces espèces, à l'aire qu'il aurait fallu échantillonner pour récolter au moins un individu.

Mysidacés suprabenthiques de la marge sud du canyon du Cap-Ferret (golfe de Gascogne)

Les mysidacés suprabenthiques ont été échantillonnées à l'aide du traîneau suprabenthique MACER-GIROQ modifié (Dauvin et Lorgeré, 1989) en douze stations du talus continental de la marge sud du canyon du Cap-Ferret au large d'Arcachon en 1989. Ces stations (T01 à T13) sont échelonnées environ tous les isobathes de 100 m entre - 350 (T01) et - 1 100 m [T03 (Elizalde *et al.*, 1991)]. Vingt-sept espèces ont été recensées dans les douze stations avec de 11 à 15 espèces par station (Elizalde *et al.*, 1991).

L'analyse de la matrice de 13 UTOs (prélèvements) et 27 caractères (espèces) fournit 10 arbres parcimonieux avec un CI de 0,540.

L'arbre de consensus (fig. 3) montre trois groupes de stations ; d'une part les stations les plus superficielles T01 à T05, puis les stations intermédiaires T06 à T08 et enfin les stations les plus profondes T09 à T13.

L'ensemble des stations les plus superficielles T01 à T05 ont en commun l'espèce *Erythroops* sp. Dans ce groupe T01 et T05 se discriminent par la présence de *Mysidella typica*.

Les dix arbres parcimonieux se distinguent par les positions respectives des stations T03 à T08 dans leurs groupes respectifs ; le groupe T09 à T13 reste permanent, ce qui est bien mis en évidence par les multifurcations de l'arbre de consensus.

Ces résultats sont proches de ceux obtenus par similitude de point [présence-absence des espèces (Elizalde, 1990)] ou par analyse des correspondances [abondance des espèces (Elizalde *et al.*, 1991)] qui démontraient un gradient bathymétrique de répartition des mysidacées en trois groupes faunistiques : un groupe peu profond du haut du talus, un groupe du haut du bathyal et enfin un groupe bathyal au-delà de 1 000 m. L'étude de parcimonie met en évidence tout d'abord que l'ensemble est caractérisé par trois syndérivées qui sont des espèces communes et constantes : *Boreomysis arctica*, *Boreomysis megalops* et *Paramblyops rostrata*. Le groupe des stations peu profondes, T01 à T05, du haut du talus, n'a qu'une espèce commune : *Erythroops* sp. et les stations T01 et T05 : *Mysidella typica* ; en revanche, la station la plus

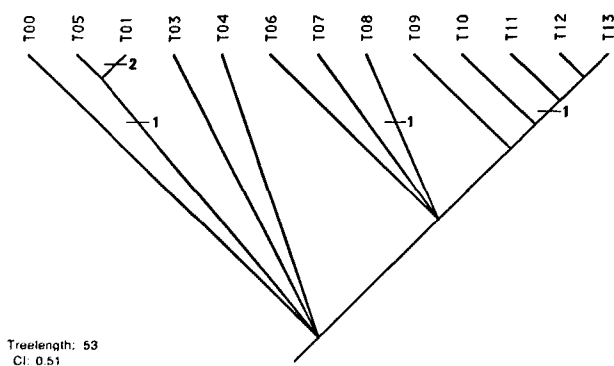


Figure 3

Mysidacés, Golfe de Gascogne. Arbre de consensus strict.

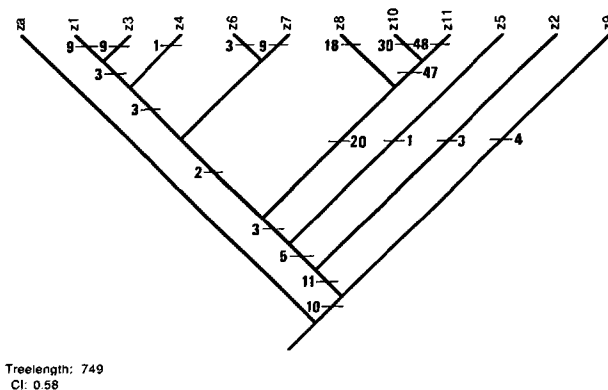
Mysidacea, Bay of Biscaye. Strict consensus tree.

superficielle, T01, est la seule où l'on a récolté les deux espèces *Ailanterythrops crassipes* et *Leptomysis gracilis*. Le groupe des stations du sommet du bathyal - 520 à - 925 m se répartit en deux ensembles : les stations T06 à T08 qui ne contiennent, à l'exception de *Mysideis insignis* à la station T08, que des espèces communes avec les stations du talus ou les stations plus profondes, et un ensemble T09, T10 et T11, plus proche des deux stations bathyales T12 et T13 par la présence exclusive mais non constante d'espèces telles *Parerythrops obesa*, *Bathymysis helgae* et *Dactylamblyops thaumatops*, cette dernière étant strictement présente à partir de - 920 m.

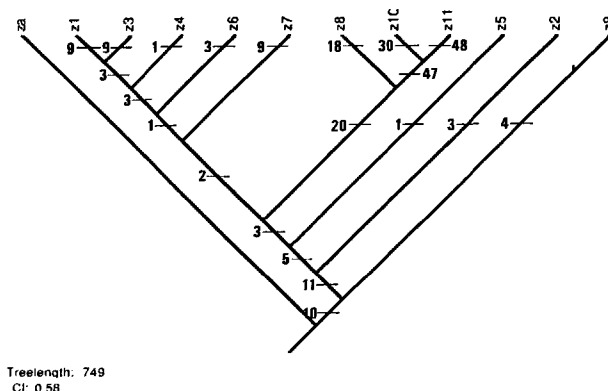
Affinités biogéographiques des crustacés-amphipodes de l'Atlantique Nord-Est et de la Méditerranée

Les affinités biogéographiques des crustacés-amphipodes de substrat meuble du plateau continental de la région atlantique s'étendant de la mer d'Irlande au nord, aux Açores au sud et de deux zones particulières du bassin occidental de la Méditerranée : côtes algériennes et françaises ont été recherchées. Onze zones géographiques représentant les UTOs ont été identifiées :

- Zone 1, mer d'Irlande, 139 espèces (Lincoln, 1979) ;
- Zone 2, mer Celtique, 98 espèces (Lincoln, 1979 et investigations personnelles) ;
- Zone 3, Manche occidentale, 153 espèces (Chevreux et Fage, 1925 ; Toulmond et Truchot, 1964 ; Lincoln, 1979 ; Dauvin et Cabioch, 1988 ; Dauvin, 1988 ; Dauvin *et al.*, 1991) ;
- Zone 4, Manche orientale, 107 espèces (Chevreux et Fage, 1925 ; Gentil, 1976 et communication personnelle ; Glaçon, 1977 ; Dewarumez *et al.*, 1992) ;
- Zone 5, mer d'Iroise et ses abords, 95 espèces (Chevreux et Fage, 1925 ; Quiniou, 1978 ; Dauvin et Toulmont, 1988 ,
- Zone 6, Nord-Gascogne, 129 espèces (Chevreux et Fage, 1925 ; Lagardère, 1976) ;
- Zone 7, Sud-Gascogne, 134 espèces (Chevreux et Fage, 1925 ; Sorbe, 1984 et investigations personnelles) ;
- Zone 8, côtes du Portugal, 190 espèces (Marques et Bellan-Santini, 1985, 1991, 1993) ;
- Zone 9, Açores, 62 espèces (Lopes *et al.*, 1993) ;



1



Treelength: 749
CI: 0.58

2

Figure 4

Affinités biogéographique des amphipodes. Arbres parcimonieux.

Biogeographie affinities of Amphipods. Parsimonious trees.

Zone 10, côtes d'Algérie, 221 espèces (Bakalem et Dauvin, sous presse) ;

Zone 11, côtes françaises méditerranéennes, 247 espèces (Bellan-Santini et Ledoyer, 1973 ; Bellan-Santini *et al.*, 1982, 1989 et investigations personnelles).

Quatre-cent-trente-quatre espèces (caractères) ont été répertoriées dans ces onze zones (UTOs).

L'analyse de parcimonie fournit deux seuls arbres parcimonieux (fig. 4) avec un C. I. = 0,579. Les trois premières dichotomies séparent successivement les Açores, la mer Celtique et la mer d'Iroise, des autres zones. Par la suite, une discrimination de deux ensembles, d'une part les trois zones méridionales : côtes du Portugal, côtes françaises et algériennes de la Méditerranée, d'autre part, l'ensemble Atlantique se divisant dans le premier arbre en golfe de Gascogne et Manche, mer d'Irlande, est observée. Dans l'ensemble Manche, mer d'Irlande, la Manche Ouest est plus affine la mer d'Irlande que de la Manche Est. Dans le second arbre, une succession de dichotomies en peigne isole successivement la zone Sud-Gascogne, Nord-Gascogne, Manche Est, Manche Ouest puis mer d'Irlande.

Le secteur des Açores se distingue en premier lieu par sa faible richesse spécifique pouvant être liée à l'étendue limitée des zones sédimentaires autour de ces îles volcaniques et/ou

au relatif isolement de ces «seamounts» au milieu de l'Atlantique. Les faunes de mer Celtique et de mer d'Iroise ont aussi une faible richesse spécifique. Pour ces trois zones la recherche d'affinités avec les autres secteurs est très certainement affectée par un faible niveau de connaissance. Elles sont en fait discriminées par quatre espèces pour les Açores, trois pour la mer Celtique et une pour la mer d'Iroise. En revanche les deux grands ensembles, Atlantique méridional et Méditerranée d'une part et Atlantique septentrional d'autre part, sont fortement discriminés. La faune méditerranéenne et celle des côtes du Portugal constituant un ensemble caractérisé par vingt espèces communes exclusives, le niveau de connaissance de ces zones est important, la diversité spécifique forte et le taux d'endémisme élevé. Les deux parties ouest et est de la Manche et la mer d'Irlande constituent un sous-ensemble relié aux zones sud et nord du golfe de Gascogne, lesquelles posent un problème d'affinité lié soit au fait qu'elles constituent une zone biogéographique limite, soit simplement que les connaissances n'y sont encore qu'incomplètes.

Dans ce cas, l'analyse de parcimonie met clairement en évidence la hiérarchie des affinités existant entre les zones géographiques considérées, certaines ambiguïtés concernant les différences de niveau de connaissances et/ou d'endémisme entre ces différentes zones, ainsi que la succession des regroupements avec les dérivées (espèces) qui en sont responsables. Le nombre réduit de solutions parcimonieuses et la valeur du C.I. situent le niveau de cohérence de l'analyse.

Affinités biogéographiques des espèces d'un groupe systématique : les *Travisiinae*

Une première analyse de la distribution biogéographique des *Travisia* appartenant à la sous-famille des *Travisiinae* (*Polychaeta-Ophelidae*) a été proposée par Dauvin et Bellan (sous presse), soulignant plus particulièrement la richesse relative de l'Océan Pacifique (21 espèces présentes sur 31), l'opposition Nord-Sud de cet océan et la large répartition apparente de 8 des 31 espèces.

Afin de tenter une explication plus objective, une matrice de neuf UTO (régions), 31 caractères (espèces) a été analysée. Les UTO correspondent aux grandes zones géographiques précédemment utilisées par Dauvin et Bellan, les caractères aux espèces présentes dans ces zones. Il est à noter à propos de cette matrice que 21 caractères (espèces) ne sont présents que dans une seule UTO (zone géographique) et vont constituer des autodérivées discriminant fortement les zones géographiques dont elles sont endémiques.

L'analyse fournit vingt arbres parcimonieux dont l'Indice de cohérence de 0,861 est très élevé. Ces arbres ont tous un regroupement fort, d'une part des zones Pacifique Nord et d'autre part des zones Pacifique Sud. La zone Atlantique Sud-Est est liée avec le groupement Pacifique Nord dans 15 arbres et avec l'ensemble des zones Pacifique dans six arbres. La zone Atlantique Sud-Ouest est liée aux zones Pacifique Sud dans sept arbres. Les zones Atlantique Nord sont liées dans neuf arbres, alors que les zones Atlantique Sud ne le sont jamais.

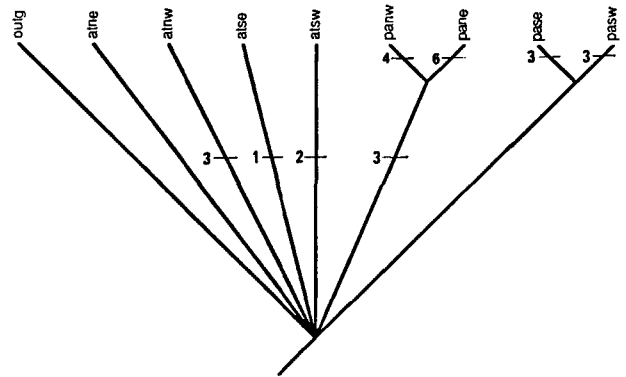


Figure 5

Biogéographie des *Travisia*. Arbre de consensus strict.

Biogeography of Travisia. Strict consensus tree.

L'arbre de consensus (fig. 5) montre l'enracinement en un seul nœud des quatre zones atlantiques et des groupes Pacifique Nord et Pacifique Sud. Sur les quatre zones atlantiques, trois sont discriminées par des autodérivées (espèces endémiques), ce sont les zones Atlantique Nord-Ouest (atnw) (trois espèces), Atlantique Sud-Est (atse) (une espèce) et Atlantique Sud-Ouest (atsw) (deux espèces). Le groupe Pacifique Nord est discriminé par trois syndérivées, dans ce groupe la zone Pacifique Nord-Est (pane) présente six autodérivées (espèces endémiques), et la zone Pacifique Nord-Ouest (panw) quatre. Le groupe Pacifique Sud n'a pas de syndérivées mais la zone Pacifique Sud-Est (pase) est discriminée par trois espèces endémiques et la zone Pacifique Sud-Ouest par (pasw) trois. L'arbre de consensus met en évidence par l'enracinement en faisceau des différentes zones atlantiques, du Pacifique Nord et du Pacifique Sud, la faiblesse de liens existant entre les différentes zones étudiées excepté pour le Pacifique.

On remarque que 18 espèces sur les 31 sont strictement limitées au Pacifique où s'est développé un très fort endémisme et qu'il y a eu un très faible mélange entre les zones. Il serait maintenant extrêmement intéressant de comparer ces arbres avec ceux correspondant à l'étude phylogénétique du genre afin de voir à quel niveau biogéographique se placent les différentes radiations possibles.

L'arbre de consensus met en évidence l'ambiguïté existant dans le regroupement de certaines zones géographiques bien discriminées par un endémisme élevé.

DISCUSSION

Dans les méthodes classiques de traitement statistique des données écologiques, l'approche peut être qualitative ou quantitative, dans ce dernier cas elle favorise les espèces fortement représentées. Nous ne nous étendons pas sur les caractéristiques et les avantages bien connus de ce type d'analyse repris d'ailleurs par Legendre (1989). Les analyses qualitatives (présence-absence) reposent sur les

calculs de coefficients de similarité qui abondent dans la littérature (Legendre et Legendre, 1984), les uns sensibles aux doubles absences, d'autres aux doubles présences. Ils sont dans tous les cas basés sur le concept de similitude globale (Darlu et Tassy, 1993). Les dendrogrammes construits à partir de matrices de similarité issues des matrices de caractères, sont également fonction de l'algorithme choisi : distance moyenne des groupes, variance inter-groupes... L'interprétation des résultats peut donc être, comme l'ont déjà souligné plusieurs auteurs, fonction de la méthode utilisée.

L'analyse de parcimonie, beaucoup moins bien connue, utilise aussi bien des caractères qualitatifs que semi-quantitatifs associés aux principes de la parcimonie et de la cohérence des caractères. Face à plusieurs hypothèses plausibles ne pouvant toutes être testées, le principe de parcimonie propose l'hypothèse la plus simple minimisant le nombre de dichotomies d'un arbre pouvant ainsi servir de base de discussion. La cohérence des caractères dérivés, minimise l'importance des espèces à distribution aléatoire qui apparaissent alors comme des «homoplasies». Les affinités sont représentées par un arbre mais la méthode permet, de plus, de juger de la cohérence de l'ensemble à l'aide de l'Indice de Cohérence (C.I.) et de ses variations lorsque sont testées la ou les différentes hypothèses parcimonieuses. De plus, il est possible de suivre pas à pas les différentes étapes (noeuds et internoeuds de l'arbre), de reconnaître les agents (caractères dérivés) responsables des différents embranchements et d'estimer leurs poids respectifs (variations du nombre de pas et du C.I.) dans les différentes hypothèses envisagées. Il est, de surcroît, possible, soit d'inclure dans une matrice un caractère présentant une imprécision ; il est alors figuré par un (?) et les possibilités de sa présence ou de son absence sont testées lors de l'analyse ; soit de distinguer plusieurs états pour un même caractère, par exemple dans notre cas, populations ou variétés d'une même espèce.

Le principe selon lequel le poids de chaque caractère-espèce est équivalent permet de prendre en considération deux faits : la signification des espèces rares et les évolutions de faible amplitude des communautés étudiées.

Chaque association d'UTOs (taxons, prélèvements, stations, zones) est définie par sa composition spécifique (caractères, espèces), les facteurs de variations (temporelle ou géographique) se répercutent sur l'évolution de cette composition, il est parfois intéressant et utile d'en retrouver les étapes. Dans le cas de séries de données, l'arbre met en évidence par des groupes monosériels, les étapes successives de l'évolution en minimisant les variations aléatoires. Un groupe monosériel correspond au regroupement des UTOs (prélèvements, zones géographiques...) en unités écologiques ou biogéographiques à forte affinité. Les arbres parcimonieux fournissent les solutions les plus économiques à l'assemblage des communautés, stations ou zones, en tenant compte de l'apparition et de la permanence des espèces. Les arbres de consensus mettent en évidence les ambiguïtés pouvant exister entre les différentes solutions proposées qui sont analysées dans les différents arbres. Ces ambiguïtés peuvent correspondre soit à une grande homogénéité des

UTOs qu'il est alors impossible de discriminer, soit à une absence de lien constitué par des caractères dérivés communs (syndérivées). L'arbre de consensus montre aussi les solutions hiérarchisées correspondant à des gradients. Nous pouvons considérer qu'une seule autodérivée peut avoir une signification réduite, elle peut correspondre soit à une espèce accidentelle, dans ce cas elle appartient à une quelconque UTO et n'a qu'une signification très limitée, soit à une espèce très rare mais très significative et elle distingue alors une UTO particulière, c'est le cas des espèces endémiques en biogéographie. En ce qui concerne les syndérivées, plusieurs cas se présentent en fonction du niveau auquel elles se placent dans l'arbre. Il peut s'agir soit d'espèces caractéristiques ou indicatrices de facteurs écologiques, d'unités cénotiques ou biogéographiques, soit d'espèces à plus ou moins large répartition écologique. Lorsqu'une espèce est liée à un facteur non dominant de type édaphique, elle peut se retrouver dans certaines UTOs particulières appartenant à différents groupes monosériels ; elle constituera alors un cas de convergence. Un deuxième cas de convergence n'a pas été reconnu dans nos exemples, il devrait, dans une étude écologique, correspondre à des espèces vicariantes. Les reversions correspondent à une syndérivée qui mime, sur une branche de l'arbre, un caractère ancestral. Elles se rencontrent fréquemment ; elles correspondent à la présence d'une espèce caractéristique déterminant un groupe monosériel mais qui est absente d'un ou d'un petit nombre de prélèvements. L'interprétation correspond à deux cas de figure : soit l'espèce caractéristique est rare et la surface échantillonnée est trop faible pour la récolter, soit l'espèce a un cycle biologique tel qu'elle ne peut être présente à la période à laquelle le prélèvement a été effectué.

Il est évident que l'analyse de parcimonie ne peut se substituer aux analyses statistiques classiques privilégiant l'approche strictement quantitative (Lamshead et Paterson, 1986 ; Legendre, 1989). Elle apporte par contre un éclairage évolutif basé sur la reconstitution la plus probable de l'évolution ayant abouti à l'état étudié. L'évolution étant à notre avis la résultante de l'action des facteurs biotiques et abiotiques ayant agi dans le temps et l'espace. Elle apporte de plus la possibilité d'une recherche pas à pas que ne peut en aucun cas fournir le passage par des matrices de similitude et des dendrogrammes.

Enfin la convivialité des logiciels qui sont généralement peu coûteux, accompagnés de manuels bien documentés, présente un avantage supplémentaire de ce type d'analyse qui devrait se développer dans un proche avenir et dont les diverses possibilités ne sont actuellement qu'effleurées bien que préconisées depuis quelques années (Lamshead et Paterson, 1986 ; Legendre, 1989 ; Wanntorp *et al.*, 1990).

Remerciements

Les auteurs remercient vivement Messieurs Daniel Goujet et Pascal Tassy pour les remarques et les suggestions qui les ont aidés à mieux formuler leur pensée et mieux définir les termes nouvellement utilisés dans cette note.

RÉFÉRENCES

- Bakalem A. et J.-C. Dauvin** (1994). Inventaire des Crustacés amphipodes des côtes algériennes : essai de synthèse. *Mésogée*, sous presse.
- Bellan-Santini D. et M. Ledoyer** (1973). Inventaire des amphipodes Gammariens récoltés dans la région de Marseille. *Téthys*, 4, 899-934.
- Bellan-Santini D., G. Karaman, G. Krapp-Schickel, M. Ledoyer, A.A. Myers, S. Ruffo et U. Schiecke** (1982). The Amphipoda of the Mediterranean. Part 1 : Gammaridae (Acanthonotozomatidae to Gammaridae). *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, 13, 1-364.
- Bellan-Santini D., G. Diviacco, G. Krapp-Schickel, A.A. Myers et S. Ruffo** (1989). The Amphipoda of the Mediterranean. Part 2 : Gammaridae (Haustoriidae to Lysianassidae). *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, 13, 365-576.
- Brooks D.R.** (1981). Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Syst. Zool.*, 30, 229-249.
- Chevreaux L. et L. Fage** (1925). Amphipodes. *Faune de France*, 9, 1-488.
- Daget J.** (1976). *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, 172 pp.
- Darlu P. et P. Tassy** (1993). *Reconstruction phylogénétique : concepts et méthodes*. Collection Biologie théorique, Masson, Paris, 245 pp.
- Dauvin J.-C.** (1979). Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, Baie de Morlaix, et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. *Thèse de 3ème cycle, Océanographie Biologique, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*, 251 pp.
- Dauvin J.-C.** (1984). Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. *Thèse de Doctorat d'État es Sciences naturelles, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*, 468 pp + annexes 193 pp.
- Dauvin J.-C.** (1987). Évolution à long terme (1978-1986) des populations d'amphipodes des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche occidentale) après la catastrophe de l'Amoco Cadiz. *Mar. environ. Res.*, 21, 247-273.
- Dauvin J.-C.** (1988). Bilan des additions aux Inventaires de la faune marine de Roscoff à partir des observations effectuées de 1977 à 1987 en baie de Morlaix avec la signalisation de deux nouvelles espèces d'amphipodes pour la faune *Ampelisca spooneri* Dauvin et Bellan-Santini et *Scopelocheirus hopei* Costa. *Cah. Biol. mar.*, 29, 419-426.
- Dauvin J.-C. et L. Cabioch** (1988). Nouvelles espèces pour l'Inventaire de la Faune marine de Roscoff Crustacés amphipodes : *Siphonocetes striatus* Myers et Mc Grath et Annélides Polychètes Paraonidae et nouvelles données sur la répartition du spatangide *Echinocardium pennatifidum* Norman. *Cah. Biol. mar.*, 29, 215-219.
- Dauvin J.-C. et A. Toulemont** (1988). Données préliminaires sur les amphipodes de la mer d'Iroise et de ses abords. Leurs affinités biogéographiques. *Actes de Colloques, IFREMER*, 8, 217-222.
- Dauvin J.-C.** (1991). Effets à long terme de la pollution de l'Amoco Cadiz sur la production de deux peuplements subtidiaux de sédiments fins de la Baie de Morlaix (Manche Occidentale), in : *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons*, Proceedings of the ECSA 19 Symposium, M. Elliot et J.-P. Ducrottoy, éditeurs. Olsen et Olsen, Fredensborg, Denmark, 349-358.
- Dauvin J.-C. et J.-C. Lorgeré** (1989). Modifications du traineau MACER-GIROQ pour l'amélioration de l'échantillonnage quantitatif étagé de la faune suprabenthique. *J. Rech. Océanogr.*, 12, 65-67.
- Dauvin J.-C. et G. Bellan** (1994). Systematic, ecology and biogeographic relationships in the sub-family Traviisiinae (Polychaeta, Opheliidae). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sous presse.
- Dauvin J.-C., A. Iglesias et F. Gentil** (1991). Nouvelles espèces pour l'Inventaire de la faune marine de Roscoff- Crustacés Ascidies. *Cah. Biol. mar.*, 32, 121-128.
- Dewarumez J.-M., D. Davoult et R. Glaçon** (1992). Nouvelles signalisations d'espèces macrobenthiques sur les côtes françaises de la Manche orientale et de la Mer du Nord. III : amphipodes. *Cah. Biol. mar.*, 33, 469-476.
- Elizalde M.** (1990). Contribution à la connaissance de la taxocénose des Mysidacés suprabenthiques de la marge sud du Canyon du Cap Ferret. D.E.A. *Océanographie Biologique, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*, 39 pp.
- Elizalde M., J.-C. Dauvin et J.-C. Sorbe** (1991). Les Mysidacés suprabenthiques de la marge sud du canyon du Cap-Ferret (Golfe de Gascogne) : répartition bathymétrique et activité nataoire. *Ann. Inst. Océanogr.*, 67, 129-144.
- Gentil F.** (1976). Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse de 3ème cycle, Océanographie Biologique, Université Pierre et Marie Curie, Paris*, 70 pp.
- Glaçon R.** (1977). *Faune et Flore du littoral du Pas de Calais et de la Manche orientale*. Éditions Institut Marin et régional de Wimereux, France, 51 pp.
- Hennig W.** (1950). *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin, Allemagne, 370 pp.
- Hennig W.** (1966). *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press, USA, 236 pp.
- Lagardère J.-P.** (1976). Recherches sur la distribution verticale et sur l'alimentation des Crustacés décapodes de la pente continentale de l'Atlantique nord-oriental. *Thèse de Doctorat d'État es Sciences naturelles, Université de Marseille*, France, 188 pp.
- Lambhead P.J.D. and G.L.J. Paterson** (1986). Ecological cladistics. An investigation of numerical cladistics as a method for analysing ecological data. *J. Nat. Hist.*, 20, 895-909.
- Legendre P.** (1989). Quantitative methods and biogeographic analysis. in : *NATO advanced workshop. St. Andrews, N. B., Canada, septembre 1989*, 25 pp.
- Legendre L. et P. Legendre** (1984). *Écologie numérique. II : La structure des données écologiques*. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec, 2ème édition, 335 pp.
- Lincoln R.J.** (1979). *British Marine Amphipoda. Gammaridea*. British Museum (Natural History), 658 pp.
- Lopes F.R., J.-C. Marques et D. Bellan-Santini** (1993). The benthic amphipod fauna (Crustacea) from the Azores (Portugal) an up-to-date annotated list of species, and some biogeographical considerations. *Crustaceana*, 62, 2, 204-217
- Maddison W.P. et D.R. Maddison** (1992). Mc Clade version 3.0.1. A phylogenetic computer program distributed by the authors.
- Marques J.-C. et D. Bellan-Santini** (1985). Contribution à l'étude systématique et écologique des amphipodes (Crustacea-Amphipoda) des côtes du Portugal. Premier inventaire des espèces (Gammariens et Caprelliens). *Cienc. Biol. (Ecol. Syst.)*, 5, 299-353.
- Marques J.C. et D. Bellan-Santini** (1991). Gammaridae and Caprellidae (Crustacea - Amphipoda) of the Portuguese south-western continental shelf : taxonomy and distributional ecology. *Bij. tot de Dierk.*, 61, 65-87.
- Marques J.C. et D. Bellan-Santini** (1993). Biodiversity in the ecosystem of the Portuguese shelf. Distributional ecology and role of benthic amphipod Crustaceans. *Mar. Biol.*, 115, 555-564.
- Nelson G.J. et N.I. Platnick** (1980). A vicariance approach to historical biogeography. *Bioscience*, 30, 339-343.
- Quiniou L.** (1978). Les poissons démersaux de la baie de Douarnenez. Alimentation et écologie. *Thèse 3ème cycle*,

Océanographie Biologique, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 222 pp.

Sneath P. H. A. et R. R. Sokal (1973). *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification.* W.E. Freeman, San Francisco, USA, 573 pp.

Sorbe J.-C. (1984). Contribution à la connaissance des peuplements suprabenthiques néritiques sud-gascogne. *Thèse de Doctorat d'État, Université de Bordeaux, France, 301 pp.*

Swofford D.L. (1993). PAUP : phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois, USA.

Toulmond A. et J.-P. Truchot (1964). Inventaire de la faune marine de Roscoff. Amphipodes. Cumacés. *Trav. Sm. Biol. Roscoff, n.s., 15, 1-45.*

Wanntorp, H.-E., D.R. Brooks, T. Nilsson, S. Nylin, F. Ronquist, S.C. Stearns et N. Wedell (1990). Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos, 57, 119-132.*
