

ACTUALISATION DES DONNEES SUR L'ÉCOLOGIE, LA BIOGÉOGRAPHIE ET LA
PHYLOGÉNIE DES AMPELISCIDAE (CRUSTACÉS - AMPHIPODES) ATLANTIQUES
APRÈS LA RÉVISION DES COLLECTIONS D'E. CHEVREUX.

BELLAN-SANTINI D. (*) DAUVIN J.C. (**)

RESUME - Le genre Ampelisca comprend près de 140 espèces dans le monde, il est très largement répandu dans tous les milieux de 0 à 4000 m ; son intérêt est de trois ordres : phylogénétique, biologique et écologique. L'analyse d'un abondant matériel nouvellement récolté ainsi que la révision d'anciennes collections (E. Chevreux), nous ont conduits, depuis une décennie à décrire 11 nouvelles espèces, ce qui porte à 41 le nombre d'espèces dans l'Atlantique nord-est.

La grande spéciation du genre Ampelisca, ainsi que sa forte homogénéité suggèrent qu'il s'agit d'un taxon en cours de spéciation. Les relations phénétiques mettent en évidence 2 grands groupes d'espèces, l'un très apomorphe, l'autre plus hétérogène.

Plus du tiers des espèces sont endémiques ; plus de la moitié des espèces n'ont été récoltées que dans une seule des 5 provinces considérées.

Du point de vue bathymétrique, 3 espèces sont limitées au plateau continental, 34 ne dépassent pas l'isobathe 1000 m, 4 sont bathyales.

Deux espèces sont inféodées aux substrats durs, 7 sont vasicoles, les autres semblent avoir des exigences écologiques moins strictes.

Les études de biologie ont montré que le cycle de développement d'une espèce est fortement lié à la latitude.

mots-clés : Amphipodes, Ampelisca, Atlantique nord-est, phylogénie, écologie, biogéographie.

ABSTRACT - In the world, the Ampelisca genus is constituted by more than 140 species which are found between 0 to 4000 m depth. Phylogeny, biology and ecology are the most important interest in this genus. The present analysis of new and older collections (E. Chevreux) have permitted to describe 11 new species. 41 species are listed in the north-eastern Atlantic fauna. These are different arguments to think that Ampelisca groups was actually in speciation. Two groups issued from a phenetic analysis are discriminated by their apomorphic levels. More than of the third are endemic species. 21 species are present only in one of the five biogeographic region. 23 species are limited to the continental shelf, 34 live up to the first 1000 meters and 4 are bathyal. 2 species are strictly distributed on hard-bottoms, 7 are found in muddy bottoms and the other have no typical soft-bottom distribution. The biology of the species is correlated with the latitude.

key-words : Amphipoda, Ampelisca, north-eastern Atlantic, phylogeny, ecology, biogeography.

(*) Station Marine d'Endoume, UA CNRS 41, 13007 Marseille.

(**) CNRS LP 4601 et Univ. P. & M. Curie, Paris VI, Station Biologique, 29211 Roscoff.

INTRODUCTION

Le genre Ampelisca est un genre de Crustacés Amphipodes parmi les plus vastes, il comprend actuellement plus de 140 espèces décrites dans l'Océan Mondial. Ce genre a une très large distribution mondiale mais un fort taux d'endémisme local ; on récolte des représentants du genre dans tous les milieux de 0 à 4000 m. Certaines espèces représentent des éléments essentiels dans le macrobenthos des mers froides et tempérées où ils peuvent constituer un maillon important dans l'alimentation de certains poissons et mammifères marins. Les espèces les mieux connues du point de vue biologique montrent une dépendance étroite aux facteurs du milieu : température, nature du sédiment.

Une vaste révision du genre, actuellement en cours, a permis pour la Méditerranée et l'Atlantique Nord-est à partir de nombreuses collections actuelles et anciennes de dresser le bilan des espèces présentes dans cette partie du monde : 20 espèces nouvelles ont été décrites et un certain nombre redéfinies.

L'apport de la collection d'E. Chevreux du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris a été capital dans cette étude, elle contenait 32 espèces parmi lesquelles 17 avaient été décrites par lui (Dauvin & Bellan-Santini, 1986). Un certain mélange et quelques confusions existent dans les données publiées et auxquelles les auteurs actuels se réfèrent souvent ; nous les avons rectifié et nous avons pu ainsi tracer les limites de nouvelles distributions à la lumière des résultats les plus récents. Cette note réactualise et complète les données mentionnées dans Bellan-Santini & Dauvin (sous presse), d'après nos dernières investigations. On trouvera l'ensemble des références bibliographiques dépouillées dans cet article.

1. ETAT DU GENRE AMPELISCA EN ATLANTIQUE NORD-EST

Dans l'Atlantique nord-est dont nous excluons ici la Méditerranée s. str., le recensement global donne 41 espèces (la signalisation d'A. natalensis mentionnée par Reid (1951) n'a pas été considérée comme valable). Sur les 41 espèces que nous avons recensé, nous en avons retrouvé 31 dans les différentes collections étudiées, parmi les 10 restantes pour lesquelles nous ne possédons que des données puisées dans la littérature, nous en excluons 2 de notre étude ; les diagnoses les concernant étant insuffisantes : A. incerta Reid (1951) et A. jarli Reid (1951), cette dernière étant de plus un mâle.

Notre mise au point concerne donc 39 espèces actuellement bien caractérisées.

2. PHYLOGENIE DU GROUPE

Afin d'essayer de comprendre le sens de l'évolution au sein de ce groupe, nous avons recherché les caractères susceptibles de permettre une analyse phylogénétique. 58 caractères significatifs ont été recherchés, dans les descriptions des espèces ; ces caractères sont reconnus par différents auteurs (Barnard 1960 ; Dickinson 1982) comme possédant une signification phylogénétique chez les Amphipodes. Sur les 58 caractères étudiés, 51 ont été conservés comme significatifs dans le groupe considéré. Une matrice de similarité phénétique montre l'existence de deux groupes d'espèces : le premier groupe correspondant à des espèces très apomorphes et le second plus diversifié (Bellan-Santini & Dauvin, sous presse). Le calcul du degré d'apomorphie (codage de 40 des caractères considérés en caractère apomorphe 1 ; plésiomorphe 0) exprimé en pourcentage a permis d'effectuer un classement des espèces depuis la plus évoluée A. odontoplax (67,5) jusqu'aux moins évoluées : A. rubella (25) et A. latifrons (22,5 à 25) (fig. 1).

degré d'apomorphie

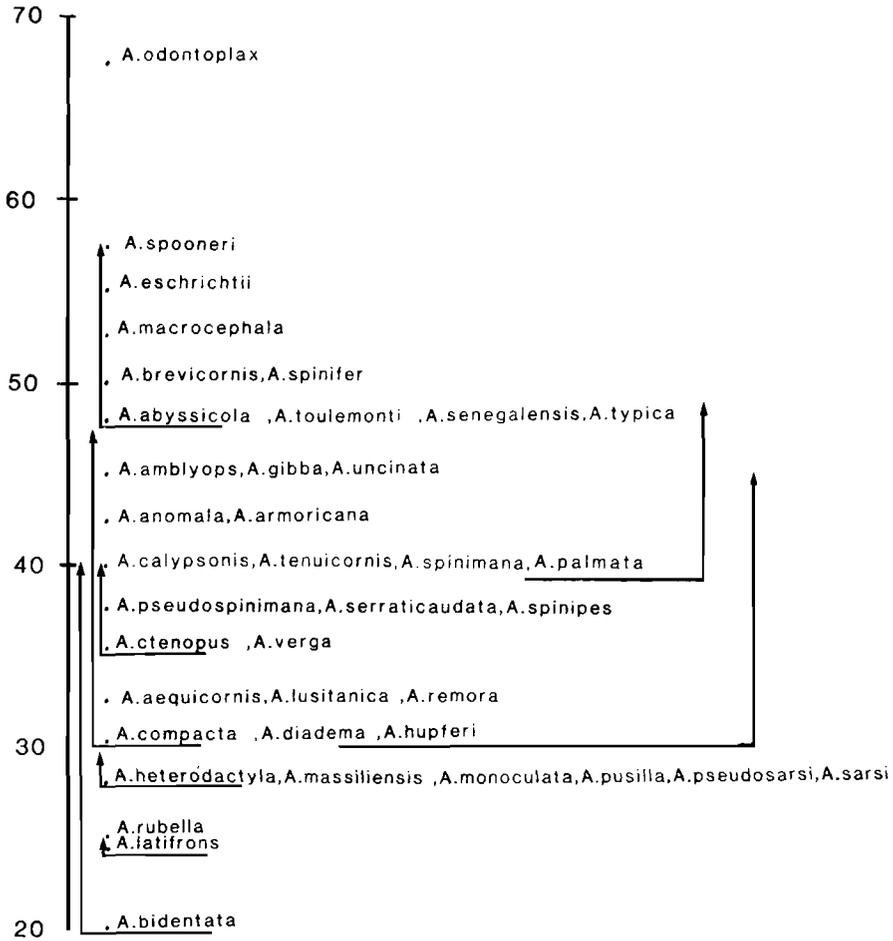


Figure 1. - Espèces d'*Ampelisca* classées suivant leur degré d'apomorphie croissant. Pour les espèces insuffisamment décrites, le sous-lignage indique le degré minimum d'apomorphie obtenu à partir de critères mentionnés ; la flèche signale le degré d'apomorphie maximum possible.

Pour certaines espèces dont nous ne possédons que les descriptions fournies dans la littérature (certains caractères étant inconnus) nous avons calculé les valeurs extrêmes du leur degré d'apomorphie, c'est le cas de *A. bidentata* qui peut être l'espèce la moins évoluée avec un degré d'apomorphie de 20 mais qui peut aussi se retrouver beaucoup plus haut jusqu'à un degré de 40. En tenant compte de ces incertitudes, on remarque que le groupe des 6 espèces les plus évoluées se détache au-delà de 50 : *A. odontoplax*, *A. spooneri*, *A. eschrichtii*, *A. macrocephala*, *A. brevicornis* et *A. spinifer* ; les autres espèces se répartissent ensuite suivant un gradient décroissant assez régulier. On observe que les espèces abyssales présentent des degrés d'apomorphie parmi les plus élevés suggérant une colonisation de ces milieux profonds à partir d'espèces primitives néritiques.

	Arctique	Boréale	Lusita- nienne	Mauréta- nienne	Sénéga- lienne	Bathyale
<u>A. eschrichtii</u>	t.c.	t.c.	l			
<u>A. spinifer</u> +		r.	p.c.	?	r.	
<u>A. spooneri</u> +		p.c.	p.c.	?	r.	
<u>A. tenuicornis</u>		t.c.	t.c.	l	r.	
<u>A. typica</u>		t.c.	t.c.	?	p.c.	
<u>A. diadema</u>		t.c.	t.c.	?	l	
<u>A. spinipes</u> +		t.c.	t.c.	t.c.	r	
<u>A. brevicornis</u> s.l.		t.c.	t.c.	t.c.	t.c.	
<u>A. aequicornis</u>		t.c.	p.c.	r	l	
<u>A. macrocephala</u>		t.c.				
<u>A. pusilla</u>		p.c.				
<u>A. toulemoniti</u> +		r.	r.			
<u>A. amblyops</u>		r.	l			
<u>A. anomala</u>		r.	r.			
<u>A. gibba</u>		c	p.c.	l		
<u>A. lusitanica</u> +			r.			
<u>A. remora</u> +			r.			
<u>A. calypsonis</u> +			r.			
<u>A. massiliensis</u> +			l			
<u>A. pseudosarsi</u> +			r			
<u>A. pseudospinimana</u> +			r			
<u>A. spinimana</u>			t.c.	?	p.c.	
<u>A. armoricana</u> +			c.	?	c.	
<u>A. rubella</u> +			p.c.	?	r.	
<u>A. sarsi</u> +			c	?	r.	
<u>A. serricaudata</u> +			r	l	l	
<u>A. latifrons</u>					p.c.	
<u>A. hupferi</u> +					r.	
<u>A. heterodactyla</u> +					p.c.	
<u>A. ctenopus</u> +					p.c.	
<u>A. bidentata</u> +					l	
<u>A. palmata</u>					l	
<u>A. monoculata</u> +					l	
<u>A. senegalensis</u> +					r.	
<u>A. verga</u> +					p.c.	
<u>A. abyssicola</u>						r.
<u>A. uncinata</u>						r.
<u>A. odontoplax</u>						p.c.
<u>A. compacta</u> +						r.

Tableau 1. Distribution géographique des 39 espèces d'*Ampelisca* (d'après les limites biogéographiques définies par Fredj, 1974). L'abondance des récoltes est indiquée suivant une cotation en 5 points : 1 : une signalisation ; r : rare, 2 à 4 signalisations ; p.c. : peu commune, 5 à 10 signalisations ; c : commune, 11 à 20 signalisations ; t.c. : très commune, plus de 20 signalisations. ? : absence de données mais présence probable ; + : espèces endémiques de l'Atlantique Nord-Est.

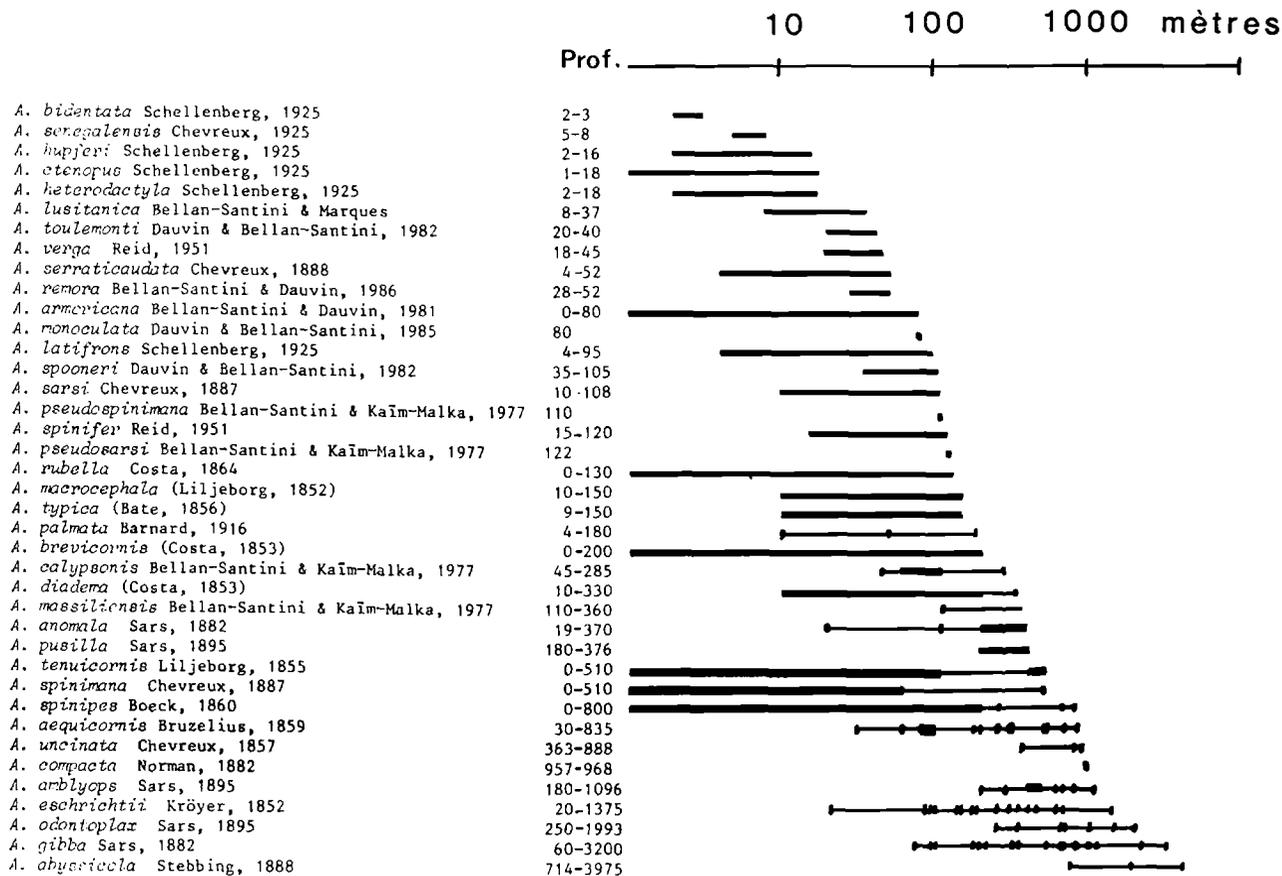


Figure 3. - Distribution bathymétrique des 30 espèces d'*Ampelisca* selon une échelle logarithmique. Le trait épais indique les profondeurs effectives de récolte et le trait fin l'étendue possible des bathymétries.

Roche Détritique Sable Vase

A. lusitanica

A. rubella

A. spooneri

A. serraticaudata

A. verga

A. brevicornis s.l.

A. heterodactyla

A. senegalensis ? ? ? --

A. sarsi

A. spinipes

A. typica

A. armoricana

A. spinimana

A. toulemoniti

A. diadema

A. pseudospinimana

A. tenuicornis

A. aequicornis

A. eschrichtii

A. gibba

A. latifrons

A. spinifer

A. remora

A. calypsonis

A. massiliensis

A. pseudosarsi

A. uncinata

A. ctenopus

A. macrocephala

A. abyssicola

A. amblyops

A. anomala

A. hupferi

A. monoculata

A. odontoptax

A. pusilla

Figure 2. - Distribution écologique des espèces d'*Ampelisca* en fonction du substrat : trait plein : préférence écologique et tireté : présence occasionnelle (aucune donnée n'est disponible pour *A. compacta*, *A. bidentata* et *A. palmata*).

5. BIOLOGIE

Les données sur la biologie des espèces de l'Atlantique nord-est sont fragmentaires et ne concernent qu'un nombre restreint d'espèces (voir revue de Dauvin, 1984 et Bellan-Santini & Dauvin, sous presse). Les espèces A. brevicornis et A. tenuicornis ont fait l'objet de plusieurs études en diverses régions du nord au sud de l'Europe permettant une étude comparée de leur stratégie de reproduction (tableau 2).

On observe une nette corrélation entre la latitude et la période de reproduction. Ainsi, A. brevicornis se reproduit toute l'année en Méditerranée, de mars à décembre à Arcachon et seulement de mai à septembre en mer d'Irlande. Il en est de même pour A. tenuicornis. Typiquement bivoltin à Marseille et à Arcachon (deux générations par période de reproduction annuelle) le cycle reproducteur d'A. brevicornis est univoltin en mer d'Irlande et du Nord et intermédiaire en Manche.

Des températures voisines de 10°C semble d'ailleurs nécessaires pour que ces deux espèces commencent leur vitellogenèse (Sheader, 1977 ; Hastings, 1981 et Dauvin, 1984).

6. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Le genre Ampelisca représente dans l'Océan mondial un important groupe d'invertébrés marins par le nombre élevé de ses espèces lesquelles montrent une étendue de spéciation avec de grands écarts entre les espèces plus plésiomorphes et la plus apomorphe. Il occupe une vaste distribution depuis l'intertidal jusqu'à 4000 m. Son importance quantitative dans les communautés macrobenthiques est également à souligner tout comme sa très grande sensibilité aux facteurs écologiques faisant de ces espèces d'excellents indicateurs des conditions naturelles ou perturbées du milieu.

L'étude et la révision de collections aussi bien récentes qu'anciennes permettent actuellement pour 39 des 41 espèces recensées dans l'Atlantique nord-est (Méditerranée exclue) d'émettre avec une bonne marge de sécurité quelques conclusions quant à l'évolution du genre qui comprend actuellement plus de 50 % d'endémiques locales, sa distribution biogéographique et sa répartition suivant les types de substrat et la profondeur. Il subsiste malgré tout d'importantes lacunes qui nécessiteraient un réel programme d'étude. Une bonne étude phylogénique ne sera possible que lorsqu'on aura pu retrouver d'autres exemplaires des espèces mal ou insuffisamment décrites.

Si on possède un réseau de données relativement serré dans les zones arctique et boréale, plus réduit mais en cours d'étude de la zone lusitaniennne, il n'en est pas de même pour les zones maurétaniennes et sénégalienne où seules des données fragmentaires ou anciennes sont disponibles. Il résulte de cette disproportion des données, un biais très important dans certaines estimations sur l'étendue et la densité de répartition des espèces.

Les mêmes hétérogénéités existent entre les données du plateau continental et celles du talus et des fonds bathyaux et abyssaux. Il est remarquable de noter la dispersion des références existant au-delà de 200 m.

Les données que l'on possède sur les espèces du plateau continental permettent de cerner l'importance des espèces qui constituent des populations denses telles A. armoricana, A. spinipes, A. sarsi, A. tenuicornis et à un moindre degré A. brevicornis et A. typica pour la zone qui nous intéresse. Il est fort regrettable que des études de biologie d'espèces n'aient été réalisées que sur trop peu d'espèces, ne permettant des conclusions générales que pour deux d'entre elles : A. brevicornis et A. tenuicornis.

Les études sur les Ampeliscidés commencées depuis plus d'un siècle et intensifiées au cours des deux dernières décennies montrent qu'il s'agit d'un matériel de choix au carrefour de plusieurs disciplines dont la phylogénie, l'écologie, la biologie et l'Océanographie.

Régions	Seuil printanier des 10°C	Période de reproduction		Cycle reproducteur	
		<u>A. brevicornis</u>	<u>A. tenuicornis</u>	<u>A. brevicornis</u>	<u>A. tenuicornis</u>
Mer d'Irlande, Ile de Man. (Hastings, 1981)	juin	mai-septembre	-	univoltisme	-
Mer du Nord, Northumberland. (Sheader, 1977)	juin	-	mai-novembre	-	univoltisme (très rares cas de bivoltisme)
Mer du Nord, Helgoland Bight. (Klein <u>et al.</u> , 1975)	juin	mai-octobre		univoltisme	-
Manche, Rance Maritime. (Dauvin, 1984)	mai	avril-octobre	mai-décembre	intermédiaire univoltisme- bivoltisme	bivoltisme
Manche, Baie de Morlaix. (Dauvin, 1979, 1984)	avril	avril-décembre	mai-décembre	intermédiaire univoltisme- bivoltisme	bivoltisme
Atlantique, Concarneau. (Mesnesguen, 1980)	mars-avril	avril-octobre		bivoltisme	-
Atlantique, Arcachon. (Salvat, 1967)	mars	mars-décembre		bivoltisme	-
Méditerranée, Marseille. (Kaïm-Malka, 1969)	-	toute l'année		bivoltisme	-

Tableau 2. Période de reproduction et cycle reproducteur d'A. brevicornis et A. tenuicornis en fonction de la latitude.

- BARNARD J.L.**, 1960. New bathyal and sublittoral ampeliscid amphipods from California, with an illustrated key to Ampelisca. Pacif. Nat., **1**, 16, 1-36.
- BELLAN-SANTINI D., DAUVIN, J.C.**, sous presse. Eléments de synthèse sur les Ampelisca du nord-est Atlantique. Crustaceana, suppl. 13.
- DAUVIN J.C.**, 1979. Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. P. & M. Curie, Paris, 251 p.
- 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 Doct. Etat, Univ. P. & M. Curie, Paris, 468 p + annexes 193 p.
- DAUVIN J.C., BELLAN-SANTINI, D.**, 1986. Révision de la collection des Ampeliscidés d'Edouard Chevreux du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris : remise à jour taxonomique et conséquences sur la distribution bathymétrique et biogéographique de ce groupe. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^o sér., **8**, section A, **4**, 867-891.
- DICKINSON J.J.**, 1982. The systematics and distributional ecology of the family Ampeliscidae (Amphipoda : Gammaridae) in the Northeastern Pacific region. 1. The genus Ampelisca. Publ. Oceanogr. Biol., **10**, 1-39.
- FREDJ G.**, 1974. Essai de stockage et d'exploitation des données en écologie marine. Application à l'étude biogéographique du benthos méditerranéen et perspectives. Thèse Doct. Etat, Univ. Nice, 176 p.
- HASTINGS M.H.**, 1981. The life cycle and productivity of an intertidal population of the amphipod Ampelisca brevicornis. Estuar. Coast Shelf Sci., **12**, 665-677.
- KAIM-MALKA R.**, 1969. Biologie et écologie de quelques Ampelisca (Crustacea, Amphipoda) de la région de Marseille. Tethys, **1**, 4, 977-1022.
- KLEIN G., RACHOR E., GERLACH S.A.**, 1975. Dynamics and productivity of two populations of the benthic tube-dwelling amphipod Ampelisca brevicornis (Costa) in Helgoland bight. Ophelia, **14**, 139-159.
- MENESGUEN A.**, 1980. La macrofaune benthique de la baie de Concarneau. Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Brest, 127 p.
- NORMAN A.M.**, 1882. Report on the Crustacea. Exploration of the Faroe Channel during the summer of 1880, in H.M.'s hired ship "Knight Errant." Proc. R. Soc. Edinh., **11**, 683-690.
- REID D.M.**, 1951. Report on the Amphipoda (Gammaridea and Caprellidea) of the coast of Tropical West Africa. Atlantide Rep., **2**, 189-291.
- SALVAT B.**, 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux. Ethologie, bionomie et cycle biologique. Mém. Mus. Hist. Nat., **45**, 1-275.
- SHEADER M.**, 1977. Production and population dynamics of Ampelisca tenuicornis (Amphipoda) with notes on the biology of its parasite Sphaeronella longipes (Copepoda). J. mar. biol. Ass. U.K., **57**, 955-968.