

Les genres *Ophelia* et *Ampelisca* de la région de Roscoff : exemples d'allotopie et de syntopie dans les communautés marines de substrat meuble.

J.-C. Dauvin*, D. Bellan-Santini** et G. Bellan**

*Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie,
Muséum National d'Histoire Naturelle (UA CNRS 699), 57, rue Cuvier, 75231 Paris, France

** Centre d'Océanologie de Marseille (URA CNRS 041),
Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille Cedex, France

Résumé : Les notions de sympatrie et d'allopatricité, de syntopie et d'allotopie sont parmi les fondements des relations entre systématique et écologie. Dans la région de Roscoff (Manche occidentale), deux genres d'Invertébrés marins sont présents soit en allotopie : *Ophelia* (Polychaeta) soit en syntopie: *Ampelisca* (Amphipoda). Neuf espèces d'*Ampelisca* vivent sur les sables fins subtidaux de la baie de Morlaix, tandis que 5 espèces d'*Ophelia* se répartissent dans 4 biotopes distincts (sables fins à grossiers) intertidaux et subtidaux. Les notions classiques de stratégies de reproduction, d'éthologie alimentaire, de microbiotopes (notamment de "volume de vie"), de comportement peuvent expliquer ces types opposés de répartition. Néanmoins, nous préférons orienter nos hypothèses vers des stratégies évolutives liées à l'expansion ou à la stabilité des populations. La distribution syntopique d'un genre ne semble pas due au hasard. La disparition brutale des populations denses des *Ampelisca* lors de la pollution de l'"Amoco Cadiz", en 1978, n'a pas empêché leur rétablissement en moins de 10 ans malgré un développement direct chez les Amphipodes et l'éloignement des populations d'*Ampelisca* non perturbées permettant cette recolonisation.

Abstract : The concepts of sympatry and allopatry, of syntopy and allotopy, are the basis of the relationship between systematics and ecology. In the Roscoff region (French coasts off the British Channel), *Ampelisca* (amphipoda) are present in syntopy ; nine species live in the subtidal muddy sands of the Bay of Morlaix, while five species of *Ophelia* (polychaeta) occur in four distinct intertidal and subtidal biotopes (fine to coarse sands). Differences in reproductive strategies, food preferences or microhabitat requirements (notably "volume of life"), have often been used to explain such patterns of distribution. However we suggest that an alternative strategy may be one of evolutionary strategies related to population levels. The syntopic distribution of a genus is not a chance level. Dense populations of *Ampelisca* were wiped out by the oil spill from the "Amoco Cadiz" in 1978 but they re-appeared within 10 years of this pollution event, in spite of even though amphipods lack a free swimming larval stage, and the distance of non-perturbed populations of *Ampelisca* allowing the recolonisation.

INTRODUCTION

Le transfert des notions de sympatrie et d'allopatricité, du cadre biogéographique dans lequel elles sont, généralement confinées, vers celui, plus large de l'écologie, représente l'une des voies les plus fécondes de l'écologie moderne. Pour quelles raisons deux ou plusieurs espèces voisines, congénériques, cohabitent-elles dans le même espace-temps, ou pourquoi s'excluent-elles ? De nombreuses études ont été consacrées à ces différentes notions, essentiellement dans le domaine terrestre ; toutefois, le domaine marin n'a pas été complètement négligé, par exemple : Croker, 1967 ; Mills, 1967 ; Parker, 1984 ; Smith & Coyer, 1983 ; Hill & Elmgren, 1987 ; Väinölä & Varvio, 1989.

Les facteurs liés à la sélection de proies, à l'utilisation différenciée dans le temps de niches ou des ressources, peuvent expliquer la compétition, voire l'exclusion entre espèces éloignées d'un point de vue taxonomique. Le même processus, vis-à-vis d'espèces voisines, voire jumelles ou indiscernables par les méthodes classiques en taxonomie et qui devraient avoir des exigences voisines, a été observé (Mills, 1967 ; Parker, 1984). Inversement, il a été mis en évidence l'existence, dans un biotope déterminé, d'espèces voisines, en syntopie (Grassle & Grassle, 1976).

Depuis Mayr (1942), il est convenu d'appeler "sympatriques" les espèces "which occur together, that is if their areas of distribution overlap or coincide" et "allopatriques" les espèces qui "do not occur together, that is if they exclude each other geographically". Ces termes ont clairement une signification géographique, même si un usage erroné, mais encore actuel, ne les faisait utiliser dans un contexte parfois purement écologique, car "deux entités dont les aires géographiques coïncident ou se chevauchent peuvent ne pas coexister au sens strict de ce mot parce qu'elles ont une écologie différente", comme le soulignait Bernardi (1986). Aussi, préférons-nous utiliser la terminologie proposée par Rivas (1964) et désigner comme "syntopiques" les espèces vivant dans le même biotope ("the same macrohabitat", selon Rivas) et "allotopiques" celles qui s'excluent du même biotope. Les espèces syntopiques sont, aussi sympatriques, les espèces allotopiques peuvent être sympatriques ou allopatriques. Notre réflexion portera sur la répartition allotopique (*Ophelia*) ou syntopique (*Ampelisca*) d'espèces vivant dans un même secteur géographique (région de Roscoff, Manche occidentale), donc en sympatrie (*vide* Mayr, 1942).

Les travaux de l'un d'entre nous, sur les peuplements macrobenthiques de la baie de Morlaix régulièrement échantillonnés depuis 1977 avaient mis en évidence l'existence de huit espèces d'*Ampelisca* sur les sables fins de la Pierre Noire en 1977-1978 (Dauvin, 1984). La catastrophe pétrolière de l'"Amoco Cadiz" avait conduit, en avril 1978, à la disparition quasi totale de ces espèces (Cabioch *et al.*, 1978), puis à leur retour progressif de telle manière qu'en 1985, sept années après la catastrophe, la diversité spécifique était reconstituée et neuf espèces d'*Ampelisca* vivaient à nouveau en syntopie (Dauvin, 1987). Au cours de recherches antérieures, dans le même secteur géographique, un cas tout à fait opposé, celui d'une allotopie quasi absolue, chez le genre *Ophelia* (Polychètes) a été observé par différents auteurs (Bellan, 1964 ; Amoureux, 1966 ; Chassé & Picard, 1968 ; Amoureux & Dauvin, 1981).

Quelle peut être la signification exacte du postulat : "Les populations de deux espèces ayant les mêmes exigences écologiques ne peuvent coexister, l'une d'elles éliminant l'autre à plus ou moins brève échéance", lorsqu'il coexiste, comme sur les sables fins de la Pierre Noire, neuf espèces d'*Ampelisca* lesquelles, accidentellement éliminées, recolonisent leur biotope d'origine ? La reconstruction de telles populations apparaît suffisamment intéressante pour alimenter une réflexion sur la syntopie, conduisant à un cas de figure tout à fait original.

L'objectif de cette note est donc, à partir des éléments existants, à la fois sur l'allotopie (*Ophelia*) et la syntopie (*Ampelisca*), de discuter ces notions d'écologie fondamentale qui

n'ont pas encore suffisamment retenu l'attention dans le domaine marin. Les deux exemples choisis, nullement arbitraires, représentent deux cas particulièrement opposés, nous permettant d'aborder de manière quasi expérimentale, dans un secteur géographique qui nous est connu, de ces notions.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

EXEMPLE D'ESPÈCES EN ALLOTOPIE : LE GENRE *OPHELIA*

Dans la région de Roscoff, cinq espèces de Polychètes Opheliidae appartenant au genre *Ophelia* ont été inventoriées : *O. bicornis* (qui regroupe un complexe *O. bicornis-radiata-barquii*), (Bellan & Dauvin, 1991, *O. neglecta*), *O. roscoffensis*, *O. rathkei* et *O. celtica* (Cabioch *et al.*, 1968 ; Amoureux & Dauvin, 1981). Les densités moyennes d'*O. bicornis* sont de l'ordre de la centaine d'individus par m⁻² et peuvent atteindre 800 individus m⁻² (Amoureux, 1966) ; celles d'*O. rathkei* peuvent atteindre 1 000 à 2 000 individus par m⁻² (Chassé & Picard, 1968). Les autres espèces sont beaucoup moins abondantes et leurs densités ne semblent pas dépasser la dizaine au m⁻². Ces cinq espèces fréquentent les fonds de sables grossiers ou moyens, dépourvus de pélites, dans des niveaux batymétriques voisins mais distincts du médiolittoral au circolittoral (Amoureux, 1966 ; Cabioch *et al.*, 1968 ; Chassé & Picard, 1968 ; Amoureux & Dauvin, 1981). Amoureux (1966) et Chassé & Picard (1968) ont étudié les conditions biotiques dans lesquelles vivent trois de ces espèces : *O. bicornis*, *O. rathkei*, et, plus succinctement, *O. neglecta*. Selon Amoureux (1966), *Ophelia bicornis* habite exclusivement des sables propres dépourvus de particules inférieures à 80 µm, préférant les sables moyens et fins entre 80 et 500 µm, mais "tolérant une phase plus grossière en toutes proportions". Selon cet auteur, les *O. bicornis* satisferaient leurs besoins respiratoires et alimentaires dans des sables bulleux à porosité élevée (40 à 60 %), fortement aérés, avec une concentration en matière organique comprise entre 0,25 et 1 % ou dans des sables plus tassés (32 à 40 % de porosité) à l'horizon de la résurgence, en bas de la haute plage "là où le renouvellement continu de l'eau permet une oxygénation suffisante" et un réapprovisionnement en matière organique en dépit de teneurs parfois très faibles (0,1 %). Si d'autres auteurs, notamment Mokievskii (1960), Wilson (1948a, 1948b, 1952) et Harris (1991a, 1991b) ont amplement étudié les exigences écologiques d'*Ophelia bicornis*, on peut dire, avec Harris (1991b) "that the habitat requirements of *Ophelia bicornis* are remarkably similar in all those localities where it has been studied in detail". Chassé et Picard (1968) ont étudié l'écologie d'*Ophelia rathkei* dans trois biotopes : biotope A : rupture de pente hydrodynamique des plages, biotope B : dunes hydrauliques s'essorant à basse mer, et biotope C : bancs de sable immergés des ruisseaux résiduels de la plage. Selon ces auteurs, le biotope typique (et le plus riche) d'*O. rathkei* est un sable hydraulique bien trié, à médiane comprise 200 et 300 µm, à perméabilité élevée et bien oxygéné. Ces caractéristiques sont tout à fait similaires à celles des sables à *O. bicor-*

nis. Bien que des études aussi fines n'aient pu être conduites sur les biotopes peuplés par *O. neglecta*, *O. roscoffensis* et *O. celtica*, les caractéristiques granulométriques du sédiment dans les stations où ont été récoltées ces espèces dans la région de Roscoff sont voisines : sables grossiers et meubles, étant précisé que ces espèces vivent constamment immergées ou ne sont soumises qu'à des émergences limitées pendant les périodes de vives eaux (*O. neglecta*).

En dépit d'exigences similaires quant à la nature des biotopes habités par les diverses espèces d'*Ophelia* de la région de Roscoff, celles-ci vivent en allotopie prononcée. C'est ainsi que Chassé et Picard (1968) dans leur étude sur *O. rathkei* ont systématiquement recherché la coexistence des diverses *Ophelia* de la zone exondable de la région de Roscoff. Ces auteurs précisent que, pour le biotope A de l'*O. rathkei*, à Perharidy, dans un secteur où les sédiments sont particulièrement instables en raison de son exposition aux tempêtes, l'optimum du peuplement à *O. rathkei* se trouve à la charnière de l'infra-littoral et du médio-littoral là où l'on constate "la nette décroissance du nombre d'individus d'espèces médiolittorales telles *Nerine cirratulus* et *Ophelia bicornis*." Il y aurait 12 fois moins d'*O. bicornis* que d'*O. rathkei*. Dans le même type de biotope à *O. rathkei*, dans l'Aber de Roscoff, "*Ophelia bicornis* manque". Pour les biotopes les plus riches en *O. rathkei*, Chassé et Picard excluent toute coexistence d'*O. bicornis* et *O. rathkei* et *O. neglecta*, mettant en évidence le cas de la dune hydraulique de l'îlot Ledanet où "quelques *Ophelia bicornis* ont été récoltées à son sommet, tandis qu'*Ophelia rathkei* était relativement abondante sur les flancs (...) et que de rares *O. neglecta* avaient été récoltées à sa base...". Il ne semble pas qu'Amoureux (1966) ait récolté, conjointement *Ophelia bicornis* et *O. rathkei*. *Ophelia roscoffensis* et *O. celtica* ont été récoltées ensemble dans une station des sables grossiers à *Amphioxus lanceolatus* au large de la pointe de Primel (Dauvin, 1984) ; leurs fréquences et leurs abondances y sont toutefois très faibles (Tableau I). L'échantillonnage aveugle à la benne ne permet cependant pas de préciser la position exacte des espèces dans les rides de sables grossiers dans cette partie de la baie.

Du médiolittoral au circalittoral les *Ophelia* se répartissent verticalement de la façon suivante : *O. bicornis* dans le médiolittoral moyen, *O. rathkei* dans le médiolittoral inférieur et la partie supérieure de l'infra-littoral, *O. neglecta* dans la partie moyenne et inférieure de l'infra-littoral exondable et l'infra-littoral peu profond (2 m), *O. roscoffensis* depuis la partie inférieure de l'infra-littoral exondable jusqu'à plus de 50 m, et enfin *O. celtica* dans des fonds infra-littoraux par 25 m de profondeur. *Ophelia celtica* a également été recueillie dans le circalittoral, par 130 m de profondeur, en mer Celtique (Amoureux & Dauvin, 1981). En fait, ces espèces paraissent s'exclure réciproquement, même si les marges de leurs répartitions verticales respectives peuvent se recouvrir et si ces espèces préfèrent ou tolèrent des sables moyens à grossiers.

Dans le cas de populations allotopiques d'*Ophelia*, on sait que le prélèvement de populations d'une espèce dans le milieu naturel ne conduit pas à son remplacement par une autre espèce d'*Ophelia* et que par exemple, les déplacements d'*Ophelia bicornis* lors des périodes d'exondation ou d'hydrodynamisme fort se traduisent, à brève échéance, par le ré-

établissement d'une population de la même espèce (Amoureux, 1966). Il est exactement de même pour *Ophelia rathkei* (J. Picard, comm. pers.).

TABLEAU I

Fréquence (F) et densité maximale observée (N.ind. m⁻²) d'avril 1977 à décembre 1991 des espèces d'*Ampelisca* et d'*Ophelia* dans les trois stations de la baie de Morlaix.

	PRIMEL		PIERRE NOIRE		RIVIÈRE DE MORLAIX	
Nombre d'observations	13		112		72	
	F	N.ind.m ⁻²	F	N.ind.m ⁻²	F	N.ind.m ⁻²
<i>A. armoricana</i>	2	0,70	69	31 494	19	14
<i>A. brevicornis</i>	1	0,35	83	749	61	259
<i>A. diadema</i>	-	-	6	2	5	4
<i>A. sarsi</i>	1	0,35	112	15 433	28	22
<i>A. spinimana</i>	-	-	28	8	28	109
<i>A. spinipes</i>	3	1,35	71	18	12	3
<i>A. spooneri</i>	-	-	1	1	-	-
<i>A. tenuicornis</i>	2	1,35	28	3 962	10	15
<i>A. typica</i>	-	-	85	1 296	23	42
<i>O. celtica</i>	3	0,35	-	-	-	-
<i>O. roscoffensis</i>	1	0,35	-	-	-	-

Selon Harris (1991a, b), les *Ophelia bicornis* utiliseraient, pour leur alimentation, les matières organiques dissoutes interstitielles ou absorbées sur les grains de sable. Cela précise sensiblement les données antérieures sur l'alimentation des *Ophelia* (Fauchald & Jumars, 1979). La rapidité de transit du sable ingéré (de l'ordre de 15-20 minutes, selon Harris, 1991b) permet une exploitation maximale des ressources même lorsque celles-ci sont faibles (Harris, 1991a). Une autre modalité du partage de l'espace peut tout à fait coïncider avec une exclusion non encore mise en évidence, même si les indices en sont nombreux, des espèces les unes par rapport aux autres. En effet, les *Ophelia* sont des animaux fouisseurs, très mobiles, capables de se déplacer rapidement dans le sédiment, d'effectuer des migrations tant horizontales que verticales importantes eu égard à leur taille (quelques cm) et d'accaparer en le colonisant l'ensemble du biotope qui leur est optimal, contribuant ainsi à éliminer les représentants des espèces congénériques. On aborderait là, un domaine encore aussi peu exploré, pour ne pas dire inconnu, qui est celui de la détermination d'un territoire par les Polychètes (Miron *et al.*, 1991). Ceci est particulièrement marqué dans le médiolittoral et l'infra-littoral exondable.

LES AMPELISCA : EXEMPLE DE POPULATIONS EN SYNTOPIE

Dans la région de Roscoff, neuf espèces d'*Ampelisca* (Amphipodes, Ampeliscidae) ont été signalées : *A. armoricana*, *A. brevicornis*, *A. diadema*, *A. sarsi*, *A. spinipes*, *A. spinima-*

na, *A. spooneri*, *A. tenuicornis* et *A. typica* (Toulmond & Truchot, 1964 ; Dauvin, 1988a). Huit de ces neuf espèces ont été recueillies en 1977 par Dauvin (1984) au cours d'un suivi temporel sur le peuplement des sables fins peu envasés à *Abra alba-Hyalinoecia bilineata* de la Pierre Noire situé dans la partie orientale de la baie de Morlaix (48°42,50 N-3°51,97'W) par une vingtaine de mètres de profondeur. Trois espèces étaient largement dominantes : *A. armoricana*, *A. sarsi* et *A. tenuicornis* ; elles fournissaient 91 % de la densité annuelle moyenne, près de 38 % de la biomasse et 50 % de la production nette de la macrofaune totale avant la pollution de ces fonds par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz (Dauvin, 1984). La pollution des sables fins au printemps 1978 s'est traduite par une disparition quasi totale des Amphipodes dont les *Ampelisca*. Un suivi a alors été entrepris et se poursuit pour analyser les processus de recolonisation et de reconstitution de ces populations perturbées. Les prélèvements effectués, à la benne Smith Mc Intyre (10 échantillons unitaires de 0,1 m⁻² par série), ont été mensuels de 1977 à 1982 ; depuis 1983 ils sont réalisés à raison de cinq par an. Le sédiment est lavé sur un tamis à ouverture circulaire de 1 mm. Dans les 112 échantillons de 1 m² prélevés de 1977 à 1991, *A. sarsi*, seule espèce ayant subsisté au printemps 1978, a été trouvée dans tous les échantillons. Les autres espèces ont des fréquences plus faibles (Tableau I) dépendantes de l'absence plus ou moins longue des espèces à la suite de la pollution des fonds par les hydrocarbures (Dauvin, 1987, 1991). Avant la pollution et depuis 1988, cinq espèces, *A. armoricana*, *A. brevicornis*, *A. sarsi*, *A. tenuicornis* et *A. typica* ont été retrouvées dans tous les relevés. Cette situation syntopique est également rencontrée dans les vases sableuses à *Abra alba-Melinna palmata* de la Rivière de Morlaix (48°39,27' N-3°52,07'W) par une dizaine de mètres de profondeur, autre station subtidale suivie régulièrement depuis 1977, où 8 des 9 espèces d'*Ampelisca* présentes dans la région ont été recensées, seule *A. spooneri* semble absente de ces fonds vaseux (Tableau I), et dans une station des sables grossiers à *Amphioxus lanceolatus* au large de la pointe de Primel (48°43,93' N-3°50,60'W) où, au cours d'un suivi temporel à partir d'échantillons trimestriels de 1977 à 1980, 5 espèces d'*Ampelisca* ont été recensées (Tableau I) (Dauvin, 1984). Les densités ne sont toutefois importantes que sur les sables fins de la Pierre Noire où quatre espèces ont présenté des densités dépassant 1 000 individus par m⁻² (Tableau I).

Les neuf espèces trouvées dans la région de Roscoff ont une distribution bathymétrique relativement large depuis la zone intertidale jusqu'à 800 m (Bellan-Santini & Dauvin, 1988) ; 4 espèces n'ont cependant été rencontrées que sur le plateau continental : *A. armoricana*, *A. brevicornis*, *A. sarsi* et *A. typica*, 4 autres ne dépassent pas - 510 m de profondeur : *A. diadema*, *A. spinimana*, *A. spooneri* et *A. tenuicornis*, enfin *A. spinipes* peut atteindre - 800 m de profondeur.

Amphipodes tubicoles mixtes à la fois suspensivores et détritivores de surface, les *Ampelisca* apparaissent tolérants quant à la nature du substrat qu'ils colonisent ; cependant ces amphipodes constituent d'abondantes populations seulement sur des peuplements sablo-vaseux dans les zones non polluées où les eaux sont chargées de matériaux en suspension (Bellan-Santini & Dauvin, 1988). Le fait que la granulométrie ne soit pas un facteur parti-

culièrement limitant ne peut *a priori* que favoriser la syntopie pour autant que d'autres facteurs : place et nourriture disponibles, prédation, ne le deviennent pas. Ce sont, peut-être, ces facteurs qui, justement, provoquent l'allotopie chez les *Ophelia* alors que les espèces vivent dans des biotopes de granulométrie moins diverse des sables moyens à grossiers.

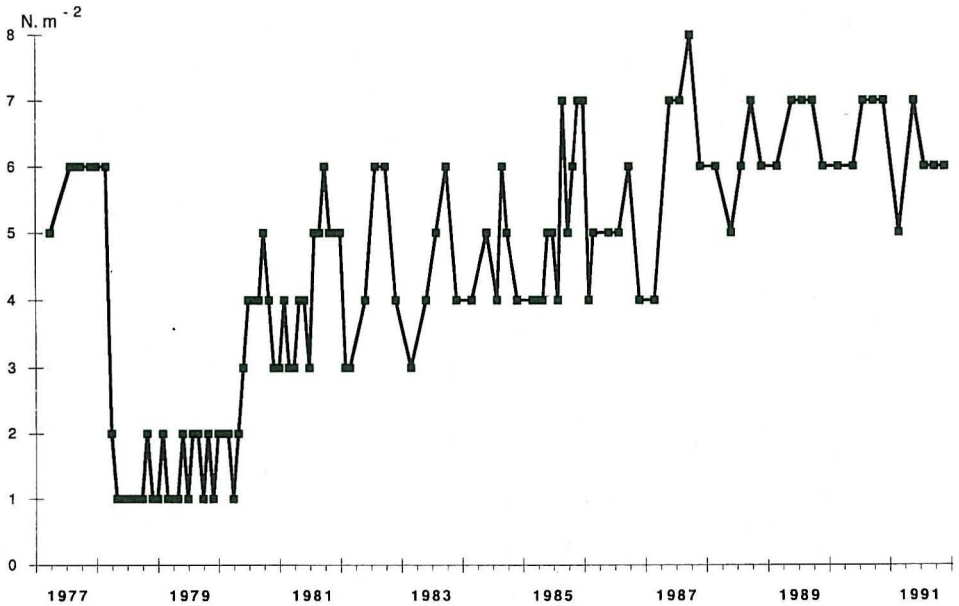


Fig. 1 : Évolution de la richesse spécifique en *Ampelisca* (nombre d'espèces récoltées sur 1 m²) d'avril 1977 à décembre 1991 à la station Pierre Noire.

Processus de recolonisation

Les populations d'*Ampelisca* caractéristiques des fonds subtidaux sablo-vaseux (*A. armoricana*, *A. diadema*, *A. sarsi*, *A. spinimana* et *A. tenuicornis*) forment le long des côtes françaises de la Manche des populations à caractère insulaire (Cabioch *et al.*, 1982). La recolonisation de ces espèces ne pouvait se faire qu'à partir de populations non perturbées par la pollution de l'Amoco Cadiz situées en mer d'Iroise ou plus au sud et distantes d'au moins une centaine de kilomètres de la baie de Morlaix. En raison de cet isolement et de l'éloignement des fonds sablo-vaseux indemnes de pollution, de la fécondité restreinte et du développement direct des Amphipodes et de la faible dispersion des juvéniles qui construisent leurs tubes à proximité des adultes (Dauvin, 1984 ; Bellan-Santini & Dauvin, 1988), ce processus de recolonisation ne pouvait qu'être long. *Ampelisca sarsi* subsista seule pendant quelques mois (Fig. 1) ; progressivement, les espèces non insulaires et largement distribuées sur l'ensemble des fonds meubles de la région de Roscoff, comme *A. spinipes*, *A. brevicornis* et *A. typica* recolonisèrent les premières les sédiments de la Pierre Noire. La recolonisation des espèces insulaires fut plus tardive (Dauvin, 1987).

Il fallut attendre 1981 pour que six espèces d'*Ampelisca* soit simultanément présentes et 1985 pour que les six espèces se maintiennent (Fig. 1).

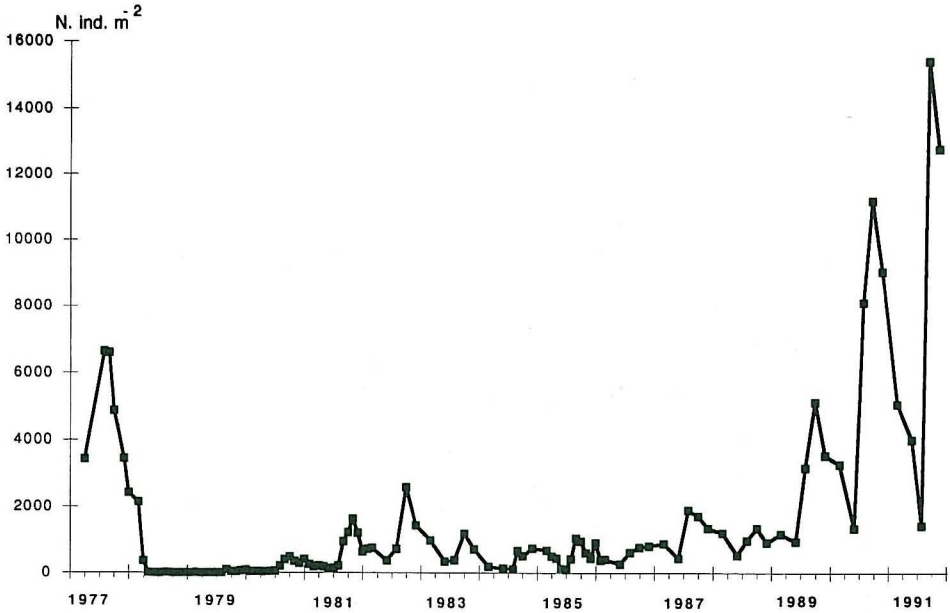


Fig. 2 : Évolution de la densité (nombre d'individus récoltés sur 1 m²) d'*Ampelisca sarsi* d'avril 1977 à décembre 1991 à la station Pierre Noire.

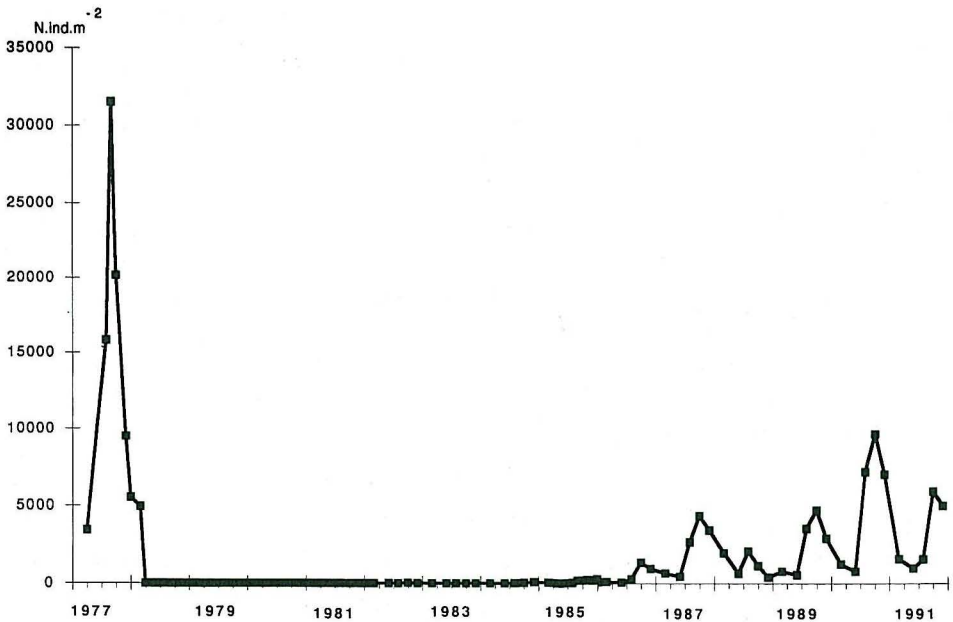
Processus de reconstitution

Si l'on considère les deux espèces dominantes univoltines (une génération annuelle) *Ampelisca sarsi* (Fig. 2) et *A. armoricana* (Fig. 3) on constate, compte tenu du décalage temporel d'apparition de la seconde, que les effectifs croissent graduellement, tout en présentant des variations saisonnières. Il a fallu à chacune de ces espèces un laps de temps de l'ordre de quatre à cinq années après le début effectif du processus de recolonisation (fin 1979-début 1980, pour *A. sarsi* et fin 1984-début 1985 pour *A. armoricana*) pour qu'elles retrouvent des effectifs d'un ordre de grandeur équivalent à ceux de 1977. Bien qu'*A. tenuicornis* recolonise la dernière, son bivoltisme (deux générations annuelles) lui permet une reconstitution accélérée en trois ans. En 1990, 12 ans après la catastrophe, les populations ont ainsi retrouvé des valeurs de densités comparables à celles qu'elles avaient en 1977-1978. Il est significatif que l'*Ampelisca sarsi*, seconde en 1977, domine le peuplement, au détriment de l'*A. armoricana*. Les autres espèces ont retrouvé le rang qui était le leur en 1977 (Tableau II).

TABLEAU II

Densité en nombre d'individus par mètre carré des *Ampelisca* et rang ()

	4/10/1977	4/10/1989	28/09/1990
<i>A. armoricana</i>	20 161 (1)	4 700 (2)	9 612 (2)
<i>A. sarsi</i>	4 868 (2)	5 130 (1)	11 168 (1)
<i>A. tenuicornis</i>	3 962 (3)	93 (5)	1 069 (3)
<i>A. brevicornis</i>	75 (4)	158 (4)	163 (4)
<i>A. typica</i>	32 (5)	373 (3)	136 (5)
<i>A. spinipes</i>	10 (6)	6 (6)	6 (6)
Total	29 108	10 140	22 154

Fig. 3 : Évolution de la densité (nombre d'individus récoltés sur 1 m⁻²) d'*Ampelisca armoricana* d'avril 1977 à décembre 1991 à la station Pierre Noire.

A titre d'hypothèse, on peut avancer que *A. sarsi* ayant pu reconstituer sa population la première dans un espace largement inoccupé et profiter ainsi de ressources spatiales et trophiques peu disputées, il lui a été possible de s'imposer plus facilement ; le "partitionning ressources" lui étant particulièrement favorable. Alors que les équilibres auraient pu être rompus irrémédiablement au détriment de certaines espèces, voire d'une seule (*Ampelisca sarsi*), il n'en a rien été, le peuplement retrouvant en une dizaine d'années sa diversité et un

ordre hiérarchique relativement comparable à celui observé avant pollution (Tableau II). Par ailleurs, il faut remarquer que la recolonisation des espèces a été le fait de l'arrivée sporadique de rares individus (Dauvin, 1987). Ceci conduit à penser que même si ces apports extérieurs se poursuivent encore, l'essentiel de la reconstitution des populations s'est faite sur place, par accroissement graduel au travers de variations saisonnières (croissance estivale des effectifs après recrutement et mortalités automnale et hivernale). Les variations saisonnières des effectifs des espèces colonisatrices (Figs 2 et 3) sont d'ailleurs comparables à celles observées aussi, dans des secteurs géographiques, non perturbés de la Manche (Dauvin, 1988b, c). Par conséquent, il nous apparaît que sont réunies les conditions d'une reconstitution expérimentale d'un phénomène de syntopie.

Bellan-Santini & Dauvin (1988) considèrent que "chaque individu vit dans un volume correspondant à une certaine aire entourant son tube et la colonne d'eau qui le surmonte" et que les jeunes occupent dès la sortie de la poche incubatrice "leur volume de vie". Dans la mesure où il existe suffisamment de volumes de vie pour la coexistence d'un certain nombre d'individus de même éthologie, il peut y avoir simultanément "plusieurs espèces coexistant dans une même station" : la compétition entre individus d'une même espèce étant du même ordre et que la compétition entre individus de deux espèces congénériques. Un calcul des volumes de vie de chaque espèce, de chaque population, et de leurs effectifs globaux (Tableau III) permet de montrer que le volume global de vie utilisé par l'ensemble des *Ampelisca*, en 1977, est loin d'être saturé en 1990. Il est, alors, *grosso modo*, un peu moins de deux fois inférieur, et ce pour un effectif global réduit seulement de 25 %. Ceci rend compte du faible volume de vie de l'espèce devenue dominante *A. sarsi*. Il ne semble point exister de relations simples, pour les différentes espèces, entre nombre d'individus, volume global de vie et pourcentage par rapport au volume global utilisé par les six espèces. En outre, ceci permet d'envisager une éventuelle évolution ultérieure des populations : compétition pour la dominance entre *A. armoricana* et *A. sarsi*, et éventuellement *A. tenuicornis*, compte tenu de cette non-saturation qui semble apparaître.

Comparaison avec d'autres populations d'*Ampelisca*

Si l'on analyse d'autres travaux sur la coexistence ou l'exclusion des populations d'*Ampelisca*, on remarque que le phénomène de syntopie chez ces espèces n'est, certainement pas aussi fréquent que ce qu'on a imaginé. A titre d'exemple, la distribution spatiale dans les paléo-dunes du plateau continental au large du New Jersey (USA), d'une hauteur de 6 m, d'*Ampelisca agassizi* et *A. vadorum* (Schaffner & Boesch, 1982) est très restrictive. La récolte simultanée de ces deux espèces est fortement liée à la position exacte des prélèvements sur ces dunes : les dépressions profondes sont presque exclusivement peuplées par *A. agassizi* qui atteint dans cet habitat des densités voisines de 10 000 individus par m². Les dépressions moins profondes et les flancs des dunes sont peuplés par les deux espèces. Ces auteurs suggèrent que *A. agassizi* a des capacités supérieures à celles des autres espèces pour utiliser les ressources nutritives. Parker (1984) a examiné la distribution d'*Ampelisca brevicornis*, *A. tenuicornis* et *A. typica* dans la baie de Belfast. Il montre que ces espèces peuvent vivre dans le même biotope et qu'elles n'auraient pas de préférences sédimentaires

TABLEAU III

Volume de vie, en ml. % effectif : pourcentage de l'effectif global pour chaque espèce. V.gl. 10^{-3} : Volume global en $ml \times 10^{-3}$.
% v.gl : pourcentage du volume global pour chaque espèce.

Espèces	Volume de vie	% effectif	4/10/1977		4/10/1989		28/09/1990		V. gl. 10^{-3}	% v. gl
			V.gl. 10^{-3}	% v.gl	% effectif	V. gl. 10^{-3}	% v. gl	% effectif		
<i>A. armoricana</i>	575	65,26	11 590	49,38	46,35	2 703	67,44	43,39	5 527	53,73
<i>A. sarsi</i>	134	16,76	650	2,77	50,59	687	17,14	50,51	1 497	14,55
<i>A. tenuicornis</i>	2 787	13,61	11 040	47,04	0,92	259	6,46	4,83	2 980	28,97
<i>A. brevicornis</i>	1 072	0,26	80	0,34	1,56	169	4,22	0,74	175	1,7
<i>A. typica</i>	348	0,11	11	0,05	3,68	130	3,24	0,61	47	0,46
<i>A. spinipes</i>	9 925	0,03	99	0,42	0,06	60	1,5	0,03	60	0,58
Total			23 470			4 008			10 286	

dans cette région, contrairement aux observations de Sheader (1977) qui a montré des préférences sédimentaires marquées chez *A. brevicornis* et *A. tenuicornis* dans les fonds sablo-vaseux du nord-est de l'Angleterre, en mer du Nord. De même, Mills (1967) a observé sur la côte nord-est des États-Unis peu de coexistence des deux espèces *Ampelisca vadorum* et *A. abdida* considérées comme "Sibling Species Pair". Finalement, rares sont les études comme celle de Buhl-Jensen (1986) sur les côtes de Norvège, montrant la coexistence dans un même prélèvement de 2 à 4 espèces d'*Ampelisca* encore qu'une seule (*A. gibba*) présente une certaine abondance dans 3 des 21 prélèvements étudiés, ou celle de Mesnesguen (1980) qui recense en baie de Concarneau, sur un total de 22 stations des vases aux sables fins, 8 espèces d'*Ampelisca*, le nombre des espèces d'*Ampelisca* par station variant de 0 (vases pures à *Haploops tubicola*, autre genre de la famille des Ampeliscidae) à 7 espèces. Dans cette baie, 4 espèces présentent des densités notables : *A. brevicornis*, *A. diadema*, *A. spinipes* et *A. spinimana*, cependant à des niveaux très inférieurs à ceux observés à la Pierre Noire. En définitive, si la coexistence des espèces d'*Ampelisca* semble le plus souvent exister, la coexistence de fortes populations comme celles observées en baie de Morlaix semble exceptionnelle. Le long des côtes Pacifique de l'Amérique du Nord depuis la mer de Béring jusqu'à la Basse-Californie, les fortes populations observées sont toujours le fait de la très forte dominance voire l'exclusivité d'une seule espèce d'*Ampelisca* : *A. macrocephala* et *A. eschrichti* en mer de Béring, *A. agassizi* et *A. careyi*, au large de l'île de Vancouver (Canada), tandis qu'en Basse-Californie, seule *A. agassizi* est présente (Oliver *et al.*, 1983).

CONCLUSION

Schoener (1974) rappelle le principe de Gause (1934, in Schoener, 1974) qui veut que des espèces ne peuvent coexister longtemps si elles utilisent de manière trop similaire les mêmes ressources. L'exemple des espèces d'*Ophelia* de la région de Roscoff est une parfaite illustration de ce principe. Plus largement, il paraît bien qu'il n'y a pas de coexistence (au sens de Schoener et Gause) dans au moins deux genres d'Opheliidae : *Ophelia* (Bellan & Dauvin, 1991) et *Travisia* (Dauvin & Bellan, sous presse), à l'échelle mondiale. Ce principe s'applique-t-il aux *Ampelisca* ?

Les études de Schaffner et Boesch (1982) semblent démontrer que la coexistence d'espèces voisines d'*Ampelisca* n'est pas une règle générale, mais que ces espèces ont, en définitive, tendance à utiliser les ressources (ou les dimensions, au sens de Schoener) bien particulières. Finalement, ceci conforte l'analyse de Schoener lequel sans explicitement l'affirmer, considère que le partage des ressources par des espèces similaires conduit à l'élimination des espèces les moins compétitives selon des processus les plus variés : utilisation préférentielle des ressources et adaptabilité aux facteurs. Toutefois, Schoener propose que "to prove that a particular dynamics operates, one must perturb the system away from equilibrium by adding or removing individuals" comme l'avait déjà suggéré, dès 1977, Slade et

Roberston lesquels pensaient “that a removal experiment is the only reliable method for identifying competitively-induced allopatry”. Dans le cas d’espèces syntopiques d’*Ampelisca*, il a été mis en évidence que les destructions partielles ou totales de populations conduisent, à une plus ou moins longue échéance, à une reconstitution d’assemblages similaires à ceux qui pré-existaient (“removing, individuals”) donc à une restauration de la biodiversité. Oliver *et al.* (1983, 1984) ont montré que des assemblages d’Ampeliscidae (*Ampelisca* et *Byblis*) étaient régulièrement utilisés par des baleines grises, pour leur nourriture, et que ces communautés se reconstituaient. L’exemple de la Pierre Noire nous apparaît beaucoup plus significatif. La destruction brutale des *Ampelisca* n’a pas entravé la reconstitution de cet assemblage. La baisse de biodiversité comme l’altération de l’équilibre de la communauté n’était que temporaire.

En fait, la notion de syntopie doit être appréciée en terme d’échelle de ressources tant en ce qui concerne l’utilisation d’un espace dont on fixe, parfois arbitrairement, les limites que d’une allocation alimentaire que nous apprécions souvent mal, c’est-à-dire les notions de niche, que ce soit celles de Hutchinson, Mc’Arthur ou Odum comme le rappellent Frontier et Pichot-Viale (1991).

Pour prendre, l’exemple du genre *Ampelisca*, on a dénombré, à l’échelle :

- de l’Océan mondial, 155 espèces ;
- de l’Atlantique nord-est, 52 espèces ;
- de la région de Roscoff, 9 espèces ;
- du peuplement de la Pierre Noire, 9 espèces ;
- du relevé de 1 m², 8 espèces au maximum ;
- du prélèvement de 0,1 m² à la benne Smith McIntyre, 6 espèces.

Ce qui précède, non seulement dans l’échelonnement proposé ci-dessus, mais au travers de l’analyse de la littérature et des prospections, souvent très précises, conduites sur des peuplements ou des populations d’Ampeliscidae, montre à l’évidence que le passage de la syntopie à l’allotopie, en fait à la micro-allotopie, est essentiellement liée à l’échelle dimensionnelle de l’observation.

Cela rejoint la remarque incidente de Frontier et Pichot-Viale (1991) selon lesquels le principe de Gause, précédemment évoqué, devient une tautologie. Il suffit d’augmenter le nombre de facteurs considérés pour que le *n* ième ne présente aucun intervalle de recouvrement et ce, quelle que soit la manière d’appréhender et de définir la niche. C’est en fait à ce niveau que se situerait, selon nous, la véritable syntopie, c’est-à-dire la coexistence de *n* espèces voisines susceptibles, non seulement d’occuper un même espace et d’en partager les ressources, mais de surcroît de reconstituer un assemblage similaire ou analogue à celui d’origine. Cette approche holistique du problème que nous plaçons au niveau de la communauté (et non de la population) nous délivre d’une approche réductionniste de la notion de syntopie et d’allotopie qui, finalement, conduit à n’étudier dans le plus grand détail, que le comportement d’une population par rapport à une autre population. Une telle approche finit par ignorer l’ensemble pour ne s’intéresser qu’au particulier et à décrire des phénomènes dits allotopiques qui ne sont en fait que des microallotopies.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMOUREUX, L., 1966. Étude bionomique et écologique de quelques Annélides Polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. Thèse de doctorat d'État, Sciences Naturelles, Université de Paris, *Éditions du CNRS* : 1-218.
- AMOUREUX, L. & J.-C. DAUVIN, 1981. *Ophelia celtica* (Annélide Polychète), nouvelle espèce avec quelques remarques sur les diverses espèces du genre. *Bull. Soc. Zool. France*, 106 : 189-194.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides polychètes de Méditerranée. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 49 : 1-372.
- BELLAN, G. & J.-C. DAUVIN, 1991. Phenetic and biogeographic relationships in *Ophelia* (Polychaeta, Opheliidea). *Bull. Mar. Sc.*, 48 : 544-588.
- BELLAN-SANTINI, D. & J.-C. DAUVIN, 1988. Éléments de synthèse sur les *Ampelisca* du nord-est Atlantique. *Crustaceana*, Supp. 13 : 20-60.
- BERNARDI, G., 1986. La vicariance, la pseudo-vicariance et la convergence allopatrique. *Bull. Écol.*, 17 : 145-154.
- BUHL-JENSEN, L., 1986. The benthic Amphipod fauna of the west-Norwegian continental shelf compared with the fauna of five adjacent fiords. *Sarsia*, 71 : 193-208.
- CABIOCH, L., J.-P. L'HARDY & F. RULLIER, 1968. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annelida. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, n. s., 17 : 1-95.
- CABIOCH, L., J.-C. DAUVIN & F. GENTIL, 1978. Preliminary observations on pollution of the sea bed and disturbance of sub-littoral communities in northern Brittany by oil from the "Amoco Cadiz". *Mar. Poll. Bull.*, 9 : 303-307.
- CABIOCH, L., J.-C. DAUVIN, C. RETIÈRE, V. RIVAIN & D. ARCHAMBAULT, 1982. Évolution à long terme (1978-1981) de peuplements benthiques de fonds sédimentaires de la région de Roscoff, perturbés par les hydrocarbures de l'"Amoco Cadiz". *Neth. J. Sea Res.*, 16 [16] : 491-401.
- CHASSÉ, C. & J. PICARD, 1968. Identification, variabilité et écologie d'*Ophelia rathkei* McIntosh, espèce nouvelle pour les côtes françaises. *Cah. Biol. mar.*, 9 : 133-142.
- CROKER, R.A., 1967. Niche diversity in five sympatric species of intertidal amphipods (Crustacea : Haustoriidae). *Ecol. Monogr.*, 37 : 173-200.
- 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 doctorat d'État, Sciences naturelles, Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 468 pp. + Annexes 193 pp.
- DAUVIN, J.-C., 1987. Évolution à long terme (1977 à 1987) des populations d'Amphipodes des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche occidentale) après la catastrophe de l'"Amoco Cadiz". *Mar. Envir. Res.*, 31 : 247-273.
- DAUVIN, J.-C., 1988a. 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 pour la Faune *Ampelisca spooneri* Dauvin et Bellan-Santini et *Scopelocheirus hopei* Costa. *Cah. Biol. mar.*, 29 : 419-426.
- DAUVIN, J.-C., 1988b. Biologie, dynamique et production de populations de Crustacés Amphipodes de la Manche occidentale. 1. *Ampelisca tenuicornis* Liljeborg. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 118 : 55-84.
- DAUVIN, J.-C. 1988c. Biologie, dynamique et production de populations de Crustacés Amphipodes de la Manche occidentale. 2. *Ampelisca brevicornis* (Costa). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 119 : 213-233.
- DAUVIN, J.-C., 1991. Effets à long terme (1978-1988) de la pollution de l'"Amoco Cadiz" sur la production de deux peuplements subtidaux de sédiments fins de la baie de Morlaix (Manche occidentale). pp. 349-358. In : Elliot M. & Ducrotoy J.-P. (Eds), Estuaries and coasts spatial and temporal inter comparisons, Proc. ECSA, 19 Symp. Caen, 1989, Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark.
- DAUVIN, J.-C. & BELLAN (sous presse). Systematics, ecology and biogeographical relationships in the subfamily Traviisiinae (Polychaeta, Opheliidae). *Mém. Muséum nat. Hist. nat. (Zool.)*.
- FRONTIER, S. & D. PICHOD-VIALE, 1991. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson, Paris, 392 pp.
- FAUCHALD, K & P.-A. JUMARS, 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Res.*, 17 : 193-284.
- HARRIS, T., 1991a. The occurrence of *Ophelia bicornis* (Polychaeta) in and near the estuary of the river Exe, Devon. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 71 : 391-402.
- HARRIS, T., 1991b. The rectal organ of *Ophelia bicornis* Savigny (Polychaeta) : a device for efficient defecation. *Zool. J. Linn. Soc.*, 103 : 197-206.
- HILL, C. & R. ELMGREN, 1987. Vertical distribution in the sediment in the co-occurring benthic Amphipod *Pontoporeia affinis* and *P. femorata*. *Oikos*, 49 : 221-229.

- GRASSLE, J.-P. & J.-F. GRASSLE, 1976. Sibling species in the marine indicator *Capitella* (Polychaeta). *Science*, 192 : 567-569.
- MAYR, E., 1962. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York, 382 pp.
- MILLS, E.-L., 1967. The biology of the Ampeliscid Amphipod Crustacean Sibling species. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 24 : 305-355.
- MIRON, G., G. DESROSIERS, C. RETIÈRE & R. LAMBERT, 1991. Évolution spatio-temporelle du réseau de galeries de la Polychète *Nereis virens* en relation avec la densité. *J. Can. Zool.*, 68 : 39-42.
- MOKIEVSKII, O.B., 1960. The biogeocoenotic of the marine littoral zone. *Okeanologiya, Moscow*, 9 : 211-222.
- OLIVER, J.-S, P.-N. SLATTERY, M.-A. SILBERSTEIN & E.-F. O'CONNOR, 1983. A comparison of gray whale, *Eschrichtius robustus*, feeding in the Bering Sea and Baja California. *Fish. Bull.*, 81 : 513-522.
- OLIVER, J.-S, P.-N. SLATTERY, M.-A. SILBERSTEIN & E.-F. O'CONNOR, 1983b. Gray whale feeding on dense Amphipod communities near Bamfield, British Columbia. *Can. J. Zool.*, 62 : 41-49.
- PARKER, J.-C., 1984. The distribution of the subtidal Amphipoda in Belfast Lough in relation to sediment types. *Ophelia*, 23 : 119-140.
- RIVAS, L.-R., 1964. A reinterpretation of the concepts "Sympatric" and "Allopatric" with proposal of the additional terms "syntopic" and "allotopic". *Syst. Zool.*, 17 : 42-43.
- SCHAFFNER, L.-C. & D.-F. BOESCH, 1982. Spatial and temporal resource use by dominant benthic Amphipoda (Ampeliscidae and Corophiidae) on the Middle Atlantic Bight outer continental shelf. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 9 : 231-243.
- 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.
- SCHMITT, R.J. & J.A. COYER, 1983. Variation in surfperch diets between allopatry and sympatry : circumstantial evidence for competition. *Oecologia* (Berl.), 58 : 402-410.
- SCHOENER, T.-W., 1974. Resource partitioning and ecological communities. Research on how similar species divide resource helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, 185 : 27-39.
- SLADE, N.-A. & P.-B. ROBERSTON, 1977. Comments on competitively induced disjunct allopatry. *Occasional Papers, Mus. Nat. Hist.*, University of Kansas, Lawrence, Ks., 65 : 1-8.
- STONER, A.W., 1980. Abundance, reproductive seasonality and habitat preferences of Amphipod Crustaceans in seagrass meadows of Apalachee Bay, Florida. *Contr. Mar. Sc.*, 23 : 63-77.
- TOULMOND, A. & J.-P. TRUCHOT, 1964. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Amphipodes. *Trav. St. Biol. Roscoff*, 15 : 1-42.
- VÄINÖLÄ, R. & S.-L. VANRIO, 1989. Molecular divergence and evolutionary relationships in *Pontoporeia* (Crustacea : Amphipoda). *Can. J. Aquat. Sc.*, 46 : 1705-1713.
- WILSON, D.-P., 1948a. The larval development of *Ophelia bicornis* Savigny. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 27 : 540-553.
- WILSON, D.-P., 1948b. The relation of the substratum on the metamorphosis of *Ophelia* larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 27 : 723-760.
- WILSON, D.P., 1952. The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis* Savigny. *Annl. Inst. Océanogr., Paris*, 27 : 49-156.