



HAL
open science

Macroécologie des échinides de l’océan Austral : Distribution, Biogéographie et Modélisation

Benjamin Pierrat

► **To cite this version:**

Benjamin Pierrat. Macroécologie des échinides de l’océan Austral : Distribution, Biogéographie et Modélisation. Sciences agricoles. Université de Bourgogne, 2011. Français. NNT : 2011DIJOS074 . tel-00717643

HAL Id: tel-00717643

<https://theses.hal.science/tel-00717643>

Submitted on 13 Jul 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L’archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d’enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Thèse de doctorat en Science de la Vie
Présentée devant l'Université de Bourgogne
par

Benjamin PIERRAT

2011

Macroécologie des échinides de l'océan Austral

Distribution, Biogéographie et Modélisation



Thèse de doctorat en Science de la Vie

Benjamin PIERRAT

2011

Macroécologie des échinides de l'océan Austral

Distribution, Biogéographie et Modélisation

soutenue le 19 décembre 2011, devant le jury composé de :

Thierry RIGAUD	DR CNRS, Dijon	Président du jury
Gilles ESCARGUEL	McF, UCB Lyon 1	Rapporteur
Elie POULIN	Professeur, IEB - Santiago du Chili	Rapporteur
Chantal DE RIDDER	Professeur, ULB - Bruxelles	Examineur
Nadia AMEZIANE	McF, MNHN - Paris	Examineur
Bruno DAVID	DR CNRS, Dijon	Directeur de thèse
Thomas SAUCEDE	McF, uB - Dijon	Co-encadrant de thèse

AVANT - PROPOS

Ce manuscrit est le résultat de mes recherches sur la macroécologie des oursins antarctiques. En prenant un peu de recul, voici comment je résumerai ces trois années de doctorat : une allocation de recherche délivrée par le ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur, deux ANR pour avoir un peu de sous en plus, quatre missions avec la découverte de pays fabuleux, quatre colloques internationaux où j'ai pu prêcher la bonne parole concernant les oursins antarctiques, au moins un arbre de la forêt amazonienne (au vue de toutes les impressions pour la bibliographie, les brouillons, l'administratif...), la perte de 0,5 à chaque œil à force de regarder mon écran d'ordinateur, des moments de stress intenses avant chaque présentation ou réunion de travail avec mes chefs, des moments d'euphorie lorsqu'une idée matinale se concrétise l'après midi, des moments de rage quand cette même idée aboutie à rien alors qu'il y a quatre jours de boulot dessus, des moments de blues en se disant « mais pourquoi j'ai signé... » et des moments d'excitation en disant « c'est génial de faire de la recherche »...

Finalement, ce sont tous ces hauts et ces bas qui font de la thèse une expérience unique que j'ai eu la chance de vivre aux cotés de personnes que j'aimerais saluer et remercier avec ces quelques lignes.

Je voudrais réserver les premières lignes à mes deux directeurs de thèse, **Bruno David** et **Thomas Saucède**, qui ont eu confiance en moi depuis le début de cette aventure et qui m'ont initié au métier de chercheur au travers des multiples réunions de travail, des conférences et des missions scientifiques. Je les considère aujourd'hui comme mes pères scientifiques et j'espère que je leur ai rendu la confiance qu'ils ont mise en moi.

Je remercie les membres du jury, **Thierry Rigaud**, **Gilles Escarguel** (encore merci pour l'aide méthodologique en fin de thèse), **Elie Poulin**, **Chantal De Ridder** (mention spéciale pour son sourire et ses encouragements perpétuels) et **Nadia Ameziane** qui ont accepté de juger ce travail de thèse.

J'aimerais également remercier les organismes qui m'ont subventionné tout au long de mes recherches, l'**ANR Antflock** au travers de **Guillaume Lecointre** dont les remarques lors des réunions et mon premier comité de thèse ont été plus que pertinentes, **BIANZO** par **Ann Vanrussel** qui a montré un intérêt certain pour mes travaux, la bourse **Minigrant Total SCAR** par **Claude De Broyer** qui m'a permis la mise en place de la mission en Argentine. Je remercie d'ailleurs tous les membres de ces organismes pour leurs échanges et leurs avis scientifiques sur mon travail de recherche lors des différentes réunions effectuées lors de ces trois ans de thèse. Je désirerais faire un petit salut particulier à **Bruno Danis**, **Huw Griffiths** et **Jeroen Ingels** pour leur bonne humeur et leurs collaborations durant ce travail de thèse.

Les quatre missions de terrain en Australie, Nouvelle-Zélande, Argentine et Angleterre ont largement contribué au bon déroulement de mes recherches. Il me semble donc logique de remercier les personnes qui m'ont accueilli chaleureusement dans les différents musées et instituts pour la visite des collections : **Kareen Schnabel** et **Owen Anderson** de la NIWA, **Tim O'Hara** du Melbourne Museum, **Stephen Keable** de l'Australian Museum de Sydney, **Alejandro Tablado** et **Martin Brooger** du Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires ainsi que **Katrin Linse**, **David Barnes** et du British Antarctic Survey.

J'adresse également mes remerciements au **laboratoire Biogéosciences** pour m'avoir accueilli comme « apprenti chercheur » ainsi qu'aux enseignants chercheurs et personnels que j'ai côtoyés depuis mes débuts à la faculté des Sciences Gabriel. J'aimerais dire un merci particulier à **Arnaud Brayard** et **Rémi Laffont** pour leur aide, leur conseil et leur disponibilité permanents pour la partie analytique de ce travail de thèse.

Ma thèse aurait probablement eu un goût différent si je ne l'avais pas partagée avec mes collègues et maintenant amis doctorants. Je ne peux m'empêcher de mettre quelques mots spécifiques pour mes colocataires de bureau : **Matthieu** (TDB pour les intimes) qui est avec moi depuis le début de mes années fac et qui malgré les tensions et les coups de gueules a toujours été là, **Sylvain** (mon petit fourbe) avec qui les rires et la bonne humeur sont toujours au rendez-vous et enfin le petit nouveau **Edouard** (le BG), qui a égayé ma fin de thèse avec un débit assez hallucinant de bêtises à la minute. Je remercie également tous les autres thésards, d'ici ou d'ailleurs, anciens ou encore dans la galère : **Nath** (que j'ai fait tant rire avec un kiwi et une déchirure), **Auréli** (pour ses blagues pas drôles), **Paco** (le séducteur des Assors), **Christophe** (le virtuose du café), **Ju** (le fou du labo), **Frank** (pour son hypothèse de la distribution des oursins antarctiques en fonction du tracé du Vent des Globe), **Clotilde**, **Cyril**, **Ben**, **Boubou**, **Garou**, **Emilie**, **Stéphane**, **Elise**, **le Grenoblois** et **Gaëlle**.

Je désire remercier **mes parents**, **mes beaux-parents** ainsi que l'ensemble de ma famille, qu'elle soit de sang ou de cœur, tous **mes amis** de Saône-et-Loire et d'ailleurs (désolé de ne pas tous vous citer un par un, sinon il faudrait encore abattre un arbre), bref tous ceux qui m'ont demandé au moins une fois : « Alors, tu fais une thèse, c'est combien ça, 8 ans après le bac...t'es fou !!! », « Alors, c'est quand que tu finis ? », « Quoi !!! Il y a des oursins en Antarctique... et ce sont les mêmes qu'en Méditerranée ? » ou encore « Dis nous encore le titre de ta thèse qu'on rigole un peu ».

Enfin, comme dit l'adage « je garde le meilleur pour la fin », ces dernières lignes sont pour **Aurélia**, ma moitié, qui a vécu ces trois ans de thèse aussi intensément que moi. Elle a su me redonner confiance dans les moments les plus durs, supporter mes sautes d'humeur quasi permanentes, relire des pages entières de choses incompréhensibles, me soutenir dans mes moments de stress et plus encore. Pour tout ça, je n'ai qu'une seule chose à dire : « Je t'aime et MERCI d'être près de moi à chaque pas ».

À Carmela, Pasquale, Michèle, Stephano, Patrick et Jeannine

LISTES DES PUBLICATIONS ET PRÉSENTATIONS ISSUES DU TRAVAIL DE THÈSE

PUBLICATIONS

- Pierrat, B.**, Saucède, T., De Ridder, C., Festeau, A., Laffont, R. & David, B. (*under review* à *Marine Ecology Progress Series*). Large-scale distribution analysis of Antarctic echinoids using ecological niche modelling.
- Pierrat, B.**, Saucède, T., Laffont, R., Brayard, A. & David, B. (*in prep*). Compared Biogeography of Molluscs and Echinoids from the Southern Ocean.
- Gutt, J., Zurell, D., Bracegridle, T.J., Cheung, W., Clark, M.S., Convey, P., Danis, B., David, B., De Broyer, C., di Prisco, G., Griffiths, H., Laffont, R., Peck, L., **Pierrat, B.**, Riddle, M.J., Saucède, T., Turner, J., Verde, C., Wang, Z. & Grimm, V. (*in press*). The use of correlative and dynamic species distribution modelling for ecological predictions in the Antarctic: a cross-disciplinary concept. *Polar Research*.
- Dettai, A., Adamowicz, S.J., Allcock, L., Arango, C.P., Barnes, D.K.A., Barratt, I., Chenuil, A., Couloux, A., Cruaud, C., David, B., Denis, F., Denys, G., Díaz, A., Eléaume, M., Féral, J-P., Froger, A., Gallut, C., Grant, R., Griffiths, H.J., Held, C., Hemery, L.G., Hosie, G., Kuklinski, P., Lecointre, G., Linse, K., Lozouet, P., Mah, C., Monniot, F., Norman, M.D., O'Hara, T., Ozouf-Costaz, C., Piedallu, C., **Pierrat, B.**, Poulin, E., Puillandre, N., Riddle, M., Samadi, S., Saucède, T., Schubart, C., Smith, P.J., Stevens, D.W., Steinke, D., Strugnell, J.M., Tarnowska, K., Wadley, V. & Ameziane, N., 2011. DNA barcoding and molecular systematics of the benthic and demersal organisms of the CEAMARC survey, *Polar Science*, v.5, 298-312.

PRÉSENTATIONS

- Pierrat, B.**, Saucède, T. & David, B., 2010. Les oursins antarctiques, Séminaire du pôle évolution du vivant, Dijon, France. (*communication orale*).
- Pierrat, B.**, Saucède T., De Ridder, C., Festeau, A., Laffont, R. & David, B., 2010. Biogeography and macroecology of Antarctic and Sub-Antarctic echinoids, 7th European Conference on Echinoderm: Echinoderm Research 2010, Göttingen, Allemagne. (*communication orale*).
- Pierrat, B.**, David, B. & Saucedo, T., 2010. Biogeography and macroecology of Antarctic and sub-Antarctic echinoids, SCAR XXXI & Open Science Conference Antarctica – Witness to the past and guide to the future, Buenos Aires, Argentine. (*poster*).
- Pierrat, B.**, David, B. & Saucedo, T., 2010. Biogeography and macroecology of Antarctic and sub-Antarctic echinoids, ClimEco2 Summer school, Brest, France. (*communication orale et poster*).
- Pierrat, B.**, David, B. & Saucedo, T., 2010. Biogeography and macroecology of Antarctic and sub-Antarctic echinoids. CAML, DFG and CeDAMar workshop on Antarctic benthic biodiversity patterns, Wilhemshaven, Allemagne. (*communication orale*).
- Pierrat, B.**, David, B. & Saucedo, T., 2010. What environmental parameters shape the spatial distribution of Antarctic echinoids, CAML, DFG and CeDAMar workshop on Antarctic benthic biodiversity patterns, Wilhemshaven, Allemagne. (*poster*).
- Pierrat, B.**, 2009. Biogeography of Antarctic and sub-Antarctic echinoid fauna, NIWA short seminar, National Institute of Water and Atmospheric research, Wellington, Nouvelle Zélande. (*communication orale*).
- Pierrat, B.**, 2009. Impacts du réchauffement climatique sur les oursins antarctiques avec une caractérisation écologique et biogéographique par un SIG », Forum des Jeunes Chercheurs, Dijon, France. (*communication orale, « prix de la meilleure présentation »*).

SOMMAIRE

Introduction générale	11
I. La macroécologie et la biogéographie	13
1.1. Le concept de niche écologique	13
1.2. Les modèles de niche écologique et leurs applications	14
1.3. Les analyses biogéographiques	15
II. L'océan Austral et son environnement	16
2.1. L'histoire géologique de la région antarctique	17
2.2. L'environnement marin polaire antarctique	19
2.2.1. <i>La température des eaux de surface et des eaux profondes</i>	20
2.2.2. <i>La couverture de glace</i>	20
2.2.3. <i>Les sédiments</i>	22
2.2.4. <i>Les courants marins</i>	23
2.2.5. <i>La production primaire et la disponibilité alimentaire</i>	25
2.3. Le réchauffement climatique global en Antarctique	26
2.3.1. <i>Impacts du réchauffement climatique sur l'environnement marin dans l'océan Austral</i>	27
2.3.2. <i>Conséquences du réchauffement climatique pour la faune marine antarctique</i>	29
2.4. Historique des études biogéographiques dans l'océan Austral	32
III. Les échinides antarctiques	34
3.1. Généralités sur les faunes benthiques antarctiques	34
3.1.1. <i>L'endémisme</i>	36
3.1.2. <i>Adaptations aux conditions polaires</i>	36
3.2. Les échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids	37
3.2.1. <i>Taxonomie</i>	38
3.2.2. <i>Répartition latitudinale</i>	39
I.V. Objectifs de la thèse	42
Chapitre 1 : Matériels et Méthodes	43
I. La base de données pour les échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids	46
1.1. La base de données initiale : <i>Antarctic echinoids - an interactive database</i>	46
1.2. Modifications de la base de données	47
1.2.1. <i>Vérifications et corrections des enregistrements erronés</i>	47

1.2.2. Ajouts de nouvelles données antarctiques, subantarctiques et tempérées froides	47
1.3. Fiabilité de la base de données	53
II. Les paramètres environnementaux	55
III. Les biorégions antarctiques et subantarctiques	59
3.1. Historique des biorégions antarctiques et subantarctiques	59
3.2. Nouvelles définitions	59
IV. Le modèle de niche écologique	61
4.1. Principes	61
4.2. Modèle de niche écologique en "présence seule"	61
4.2.1. La méthode "Maximum Entropy Modelling"	62
4.2.2. La méthode "Genetic Algorithm Rule - set Production"	67
4.2.3. Comparaison entre Maxent et GARP	67
V. Les analyses multivariées	68
5.1. Classification hiérarchique et méthode d'ordination	68
5.2. Les analyses en Réseau Traversant Bootstrap (BSN : Bootstrapped Spanning Network)	69
Chapitre 2 : Modélisation de la distribution des échinides antarctiques	73
I. Résumé	75
II. Large-scale distribution analysis of Antarctic echinoids using ecological niche modelling	76
2.1. Introduction	77
2.2. Material and Methods	79
2.2.1. Study area	79
2.2.2. Material and data collection	79
2.2.3. Data analyses	84
2.3. Results	86
2.3.1. Model performance	86
2.3.2. Species predicted distributions	88
2.3.3. Environmental variable contributions	90
2.4. Discussion	93
2.4.1. Performance of models	93
2.4.2. Ecological relevance of models	93
2.4.3. Environmental control versus historical contingencies	95
2.5. Conclusion	97

2.6. Acknowledgements.....	97
Chapitre 3 : Patrons de distribution des échinides antarctiques	99
Introduction	101
I. Les espèces analysées	102
1.1. Les Schizasteridae	102
1.2. Les Cidaridae	107
1.3. Les Echinidae	114
II. Protocole pour identification des patrons de distribution	116
2.1. Etape 1 : Calculs des niches écologiques potentielles	116
2.2. Etape 2 : Calcul de similarité entre distributions	116
2.3. Etape 3 : Détermination des patrons de distribution	117
2.4. Etape 4 : Analyses des contributions des variables environnementales	118
2.5. Etape 5 : Analyses des courbes de réponse	118
III. Résultats	119
3.1. Cartes de distributions potentielles	119
3.2. Détermination des patrons de distribution	124
3.3. Analyses des variables environnementales	128
IV. Discussion	134
4.1. Les patrons de distribution dans l'océan Austral	134
4.2. Facteurs de contrôle des patrons de distribution	135
4.2.1. <i>La phylogénie</i>	135
4.2.2. <i>Les groupes écologiques</i>	135
4.2.3. <i>Le contexte océanographique</i>	137
Chapitre 4 : Biogéographie comparée de l'océan Austral	139
I. Résumé	141
II. Compared Biogeography of Molluscs and Echinoids from the Southern Ocean	142
2.1. Introduction	143
2.2. Dataset and methods	145
2.2.1. <i>Studied area and bioregionalisation</i>	145
2.2.2. <i>Occurrence data</i>	146
2.2.3. <i>Biogeographic analyses</i>	148
2.3. Results	149

2.3.1. <i>Network statistics</i>	149
2.3.2. <i>Echinoid biogeographic structures</i>	150
2.3.3. <i>Bivalve biogeographic structures</i>	151
2.3.4. <i>Gastropod biogeographic structures</i>	151
2.4. Discussion	152
2.4.1. <i>Relevance of BSN analyses</i>	152
2.4.2. <i>South temperate and Sub-Antarctic bioregions</i>	152
2.4.3. <i>Antarctic provinces</i>	154
2.4.4. <i>Pleistocene trans-Antarctic sea-ways</i>	155
2.4.5. <i>Compared biogeography of analyzed taxonomic groups and levels</i>	156
2.5. Acknowledgements	157
Conclusions générales et Perspectives	159
Bibliographie	167
Annexes	185
Annexe 1 : Base de données pour les échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids	187
Annexe 2 : Catalogue des variables environnementales disponibles	188
Annexe 3 : FOREBIO : Mode d'emploi de la modélisation de niche écologique	193
Annexe 4 : Dettai <i>et al.</i> , 2011. DNA barcoding and molecular systematics of the benthic and demersal organisms of the CEAMARC survey	216

INTRODUCTION

GENERALE

Quels sont les grands patrons de distribution des organismes et quels sont les facteurs qui les déterminent? Ces questions sont au cœur des problématiques macroécologiques. Nous savons que le vivant n'est pas distribué aléatoirement à la surface de la Terre : il existe des gradients latitudinaux ou longitudinaux, des points chauds (*hotspot*) de biodiversité, des phénomènes d'endémisme (*Caractéristique d'un taxon, d'une espèce ou d'une variété dont l'extension géographique est limitée à une zone précise comme une région, une île, un pays, un continent...* - De Wever *et al.*, 2010). À l'échelle locale (< 1 km), la distribution d'une espèce résulte de son adéquation avec les conditions environnementales locales physiques, chimiques et biologiques (Chatfield *et al.*, 2010 ; Gogina *et al.*, 2010). À l'échelle régionale (> 1 km) et globale, les patrons de distribution des espèces sont également le résultat de l'histoire des clades (phylogénie) et de la Terre (paléogéographie), tous deux objets de la biogéographie historique (Brown, 1995). À de telles échelles, la distribution des espèces est donc structurée à la fois par des facteurs historiques et environnementaux qu'il est difficile de démêler (Ricklefs, 2004). Ce constat est au centre des recherches macroécologiques. Selon Brown (1995), la macroécologie est la science qui étudie les relations entre les organismes et leur environnement à large échelle spatiale et/ou temporelle, impliquant la caractérisation et l'explication statistique des patrons d'abondance, de distribution et de diversité. Au sein des divers domaines explorés en macroécologie, la biogéographie est définie comme l'étude de la distribution des êtres vivants (Crisci *et al.*, 2003). Elle analyse quels sont les processus qui influent sur les distributions connues qu'ils soient produits récemment (*Biogéographie écologique*) ou à des millions d'années (*Biogéographie historique*) (Cox & Moore, 1993).

Les méthodes statistiques utilisées pour l'analyse des relations biogéographiques entre espèces et de leurs caractéristiques macroécologiques (voir Chapitre 2 : « Matériels et Méthodes ») s'appuient sur quelques concepts écologiques que ce chapitre introductif présente brièvement. Le cadre géographique et le contexte macroécologique de la thèse (l'océan Austral) ainsi que son objet d'étude (les échinides) sont ensuite abordés.

I. La macroécologie et la biogéographie

1.1. Le concept de niche écologique

Selon la définition d'Hutchinson (1957), la niche écologique est un volume écologique multidimensionnel où chaque dimension correspond à une variable environnementale biotique ou abiotique contraignant la présence de l'espèce. **La niche écologique est donc l'ensemble des conditions qui permettent la survie, la reproduction et le maintien d'une espèce ou d'une communauté.** Deux catégories de niche écologique peuvent être définies pour une espèce : (1) la niche fondamentale (ou niche théorique) et (2) la niche réelle.

(1) La niche écologique fondamentale correspond à l'ensemble des conditions environnementales optimales à l'espèce.

(2) La niche écologique réelle est la partie de la niche fondamentale réellement occupée par l'espèce suite aux contraintes d'ordre biologique (interactions biotiques : prédation, compétition interspécifique, symbiose...), anthropique, géographique (fragmentation de l'habitat sous l'action de barrières physiques et chimiques) et temporel (temps de dispersion nécessaires) (Phillips *et al.*, 2006).

1.2. Les modèles de niche écologique et leurs applications

Quantifier les relations espèce(s)-environnement représente le cœur des modèles biogéographiques prédictifs (dont celui des modèles de niche écologique). **Ils sont basés sur l'identification et la quantification des facteurs environnementaux qui contrôlent la distribution d'une espèce ou d'une communauté et analysent les relations entre données d'occurrence géoréférencées** (localisation de chaque lieu d'échantillonnage en terme de latitude et longitude) **et données environnementales abiotiques** (température de l'eau, nature du sédiment, etc...). Ils permettent de produire alors une carte des environnements préférentiels ou d'habitats favorables à la présence et au développement optimal d'une espèce ou d'une population (Guisan & Zimmermann, 2000 ; Anderson *et al.*, 2003 ; Guisan & Thuiller, 2005 ; Elith *et al.*, 2006 ; Bryan & Metaxas, 2007 ; Marmion *et al.*, 2009 ; Urbina-Cardona & Flores-Villela, 2010). La modélisation des préférences écologiques de l'espèce donne alors une approximation de sa niche fondamentale, approximation contrainte par la pertinence et la représentativité des variables utilisées pour la réalisation du modèle (Phillips *et al.*, 2006). Les limites de ce type de modèle ne doivent cependant pas être ignorées afin de permettre une interprétation correcte des résultats (Svenning & Skov, 2004).

Ces limites sont au nombre de trois :

(1) Les modèles ne prennent en compte ni la plasticité de la niche écologique, ni l'adaptation possible d'une espèce aux changements environnementaux ;

(2) Ils supposent que l'espèce est en équilibre avec son environnement ;

(3) Les modèles ignorent la compétition inter et intra-spécifique, la prédation et le contexte historique de la distribution de l'espèce.

Ces limites étant connues a priori, le modèle de niche écologique est généralement utilisé dans quatre cas :

- Estimer les zones géographiques où les conditions environnementales sont favorables au développement de l'espèce (estimation de la niche fondamentale).
- Estimer les habitats potentiels dans une zone géographique qui n'a pas été échantillonnée (estimation de la distribution potentielle de l'espèce).
- Estimer les modifications d'habitat préférentiel (donc de la distribution de l'espèce) au cours du temps, en suivant un scénario de changement environnemental (*e.g.* Guisan & Zimmermann, 2000 ; Cheung *et al.*, 2009).
- Estimer le poids de l'environnement sur la distribution réelle par rapport aux interactions biotiques et l'histoire évolutive de l'espèce (*e.g.* Brito *et al.*, 2009).

Malgré leurs limites conceptuelles et pratiques (*e.g.* Soberon & Peterson, 2005), ce sont les seules méthodes valables qui puissent être facilement mises en oeuvre pour déterminer à grande échelle les relations entre la distribution de l'espèce et son environnement (*e.g.* Warren & Seifert, 2011).

1.3. Les analyses biogéographiques

Le but des analyses biogéographiques est **de permettre une régionalisation de la zone étudiée, c'est à dire de rendre compte des patrons de distribution des espèces induits par les facteurs environnementaux ou les paramètres géographiques physiques**. L'écorégionalisation, en particulier, peut être définie comme la détermination de régions qui se différencient entre elles par leurs caractéristiques abiotiques (environnement), leurs compositions fauniques, ou les deux à une échelle spatio-temporelle donnée (Koubbi *et al.*, 2010). Trois approches sont possibles :

(1) La première approche permet de définir des régions en fonction de leurs facteurs abiotiques (paramètres environnementaux *e.g.* la température...) et géographiques (*e.g.* profondeur, intensité des courants...).

(2) La deuxième approche est une régionalisation basée sur l'assemblage spatial des espèces. Elle est la plus communément utilisée en écologie marine car elle permet de définir les patrons spatiaux à l'aide d'une combinaison d'échantillons récoltés sur une vaste aire de répartition. Les régions ainsi définies sont alors appelées des « biorégions ».

(3) La troisième approche combine les deux approches précédentes, c'est à dire qu'elle permet de définir des « écorégions » en analysant les relations entre données d'occurrence et données environnementales.

Problématiques

La macroécologie, et plus particulièrement la biogéographie permettent de distinguer les patrons de distribution d'une espèce en fonction de son environnement. Si les études offrent des résultats concluants dans le domaine terrestre, le domaine marin benthique est peu étudié.

Dans quelles mesures les méthodes utilisées dans le milieu terrestre sont-elles applicables dans le milieu marin ?

Peut-on obtenir des patrons de distribution fiables à l'échelle d'un océan comme l'océan Austral pour des espèces benthiques ?

II. L'océan Austral et son environnement

Les mers polaires présentent certains points communs liés aux conditions climatiques extrêmes qui y règnent, conséquences de leur position sur Terre. Cependant, l'océan Austral possède des caractéristiques uniques qui le différencient de l'océan Arctique (Knox, 2007) :

- C'est **un vaste système marin** qui représente environ 8% de la surface océanique mondiale (Linse *et al.*, 2006), et correspond à deux fois la superficie de l'océan Arctique (Dayton, 1990). Cette différence implique aussi l'existence d'un nombre plus élevé d'habitats différents pour le développement des organismes (Rosenzweig, 1995).
- C'est **un système semi-clos**. L'océan Austral est en effet séparé des océans adjacents par d'importants bassins profonds et par le Front Polaire qui correspond à une barrière océanographique bien marquée. La mise en place du Front Polaire est considérée comme un facteur déterminant à l'origine d'une spéciation allopatrique plus importante en Antarctique qu'en Arctique (Gray, 2001).
- C'est **un système très ancien**. La formation de cet océan commence au Crétacé (environ 160 millions d'années), et son isolement physique et climatique s'achève au Cénozoïque, il y a 20 Ma (Crame, 1999 ; Lawver & Gahagan, 2003), contrairement à l'océan Arctique qui est isolé seulement depuis 2-3 Ma (Gray, 2001).

- **La majorité des groupes taxonomiques ont une distribution circum-antarctique**, avec une variation de densité de population dépendante de la production primaire (Linse *et al.*, 2006 ; Griffiths *et al.*, 2009).

2.1. L'histoire géologique de la région antarctique

L'océan Austral est le résultat de l'histoire géologique particulière de l'hémisphère sud. À la fin du Jurassique, la Terre est un vaste continent fragmenté et entouré par les eaux océaniques mondiales qui formaient la Téthys. Le continent Antarctique se trouve quasiment dans sa position polaire actuelle, et fait partie du Gondwana, sous-continent réunissant l'Antarctique, l'Amérique du Sud, l'Australie, la Nouvelle-Zélande, l'Inde et l'Afrique (Knox, 2007).

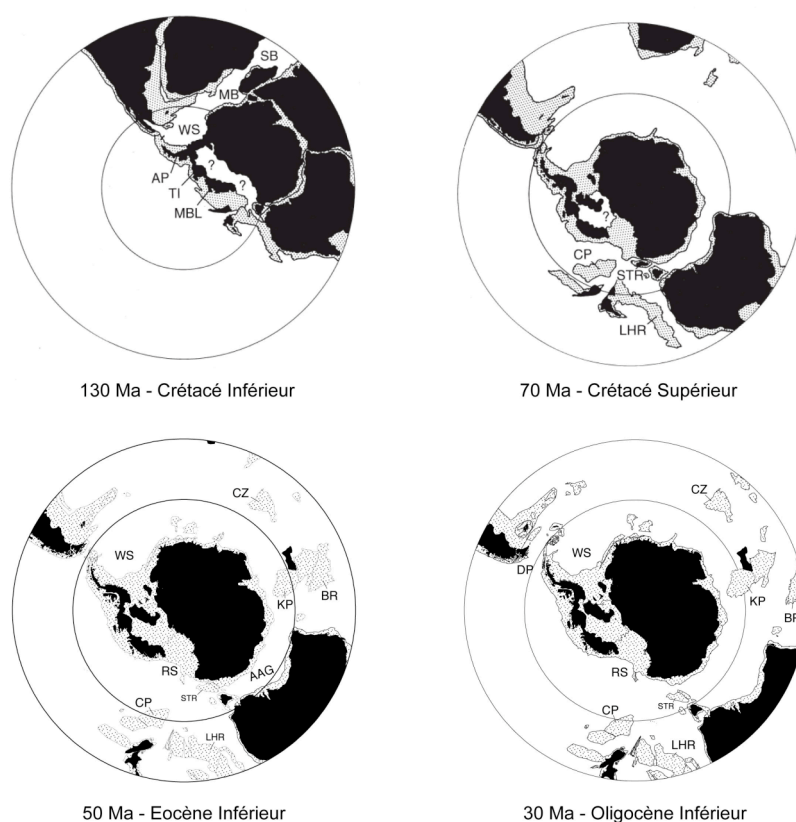


Figure 1.1 : Evolution paléogéographique de l'océan Austral (modifié d'après Crame, 1999 ; Lawver & Gahagan, 2003). Cette figure montre quatre reconstitutions paléogéographiques de l'hémisphère Sud au Crétacé Inférieur, au Crétacé Supérieur, à l'Eocène Inférieur et à l'Oligocène Inférieur. Abréviations utilisées : AAG = Golfe Australo-antarctique, CZ = Plateau de Crozet, LHR = Lord Howe Rise, KP = Plateau de Kerguelen, BR = Broken Ridge, CP = Plateau de Campbell, WS = Mer de Weddell, RS = Mer de Ross, DP = Passage de Drake, AP = Péninsule Antarctique, STR = South Tasman Rise, MS = Bassin du Mozambique, SB = Bassin de Somalie, TI = Thurston Island block, MBL = Marie Byrd Land block.

Le morcellement du Gondwana débute sous un climat chaud à la fin du Jurassique, entre 207 et 178 Ma, par la séparation entre sa partie Est (Antarctique, Australie et Inde) et Ouest (Amérique du Sud et Afrique). C'est à partir du début du Crétacé (environ 130 Ma) qu'une ébauche de la mer de Weddell se forme entre les deux parties, Amérique du Sud et Antarctique restant peu éloignées (Figure 1.1).

Le début du Crétacé (125 Ma) voit le détachement de l'Inde qui remonte vers les basses latitudes et de l'Afrique qui s'éloigne de l'Antarctique en se séparant de l'Amérique du Sud (Crame, 1999). L'ensemble Antarctique, Australie, Nouvelle-Zélande et

Amérique du Sud dérive vers la position actuelle du continent Antarctique alors que le golfe australo antarctique commence à s'ouvrir entre l'Antarctique et l'Australie.

La fin du Crétacé (entre 80-65 Ma) est caractérisée par la séparation entre la Nouvelle-Zélande et le bloc Antarctique, Australie et Amérique du Sud et c'est seulement au début de l'Eocène (50 Ma) que l'Australie se détache de l'Antarctique et que les premiers courants circum-antarctiques se forment (Figure 1.1). Il faut noter l'existence possible d'un bras de mer trans-Antarctique qui relie la mer de Weddell à la future mer de Ross (Lawver & Gahagan, 2003).

L'Eocène Moyen (39 Ma) voit des changements radicaux qui ont modifié le climat pour aboutir à celui observé actuellement en Antarctique. La chute des températures australes initialisée dès la fin du Turonien (88,6 Ma) s'accélère et se marque par un début de glaciation sur le continent antarctique. La mise en place de bassins océaniques profonds entre les continents s'accompagne de circulations d'eaux profondes (Brandt, 2007b ; Knox, 2007).

Le courant circum-Antarctique (CCA) se met définitivement en place à l'ouverture du Passage de Drake au début de l'Oligocène (autour de 34 et 32,5 Ma – Barker & Thomas, 2004 ; Thomson, 2004) qui sépare l'Amérique du Sud de l'Antarctique. Ceci accentue l'isolement géographique et climatique du continent Antarctique (Figure 1.1). Ce dernier événement est le point de départ de l'acquisition des caractéristiques climatiques propres à la région antarctique. Le Front Polaire (lieu de la Convergence Antarctique) se forme à la suite de l'augmentation de l'intensité des courants marins au début du Miocène (22 Ma) et devient une barrière climatique majeure (Knox, 2007). Les calottes glaciaires se développent à l'est du continent Antarctique au milieu du Miocène (17-14 Ma) tandis que la calotte ouest se forme à la fin du Miocène – début du Pliocène (6,2-4,8 Ma).

Problématiques

L'histoire géologique unique de l'Antarctique a eu un impact sur les conditions de vie des populations vivant sur les côtes antarctiques et dans l'océan Austral. À grande échelle, elle joue obligatoirement un rôle dans la structuration des distributions de ces espèces.

Peut-on estimer l'impact d'une telle histoire sur les patrons de distribution des espèces benthiques ?

À l'échelle de l'océan Austral, l'héritage de cette histoire géologique est-il plus important que les conditions environnementales pour expliquer la distribution actuelle des populations benthiques antarctiques et subantarctiques ?

2.2. L'environnement marin polaire antarctique

L'océan Austral peut être divisé en trois parties distinctes selon ses caractéristiques environnementales et courantologiques (Figure 1.2) : (1) la zone Subantarctique délimitée par la convergence Sub-tropicale et la Convergence Antarctique, (2) la zone Antarctique basse située entre la Convergence Antarctique et la Divergence Antarctique et (3) la zone Antarctique haute correspondant aux eaux situées entre la Divergence Antarctique et les côtes Antarctiques (Tchernia, 1980 ; Knox, 1983).

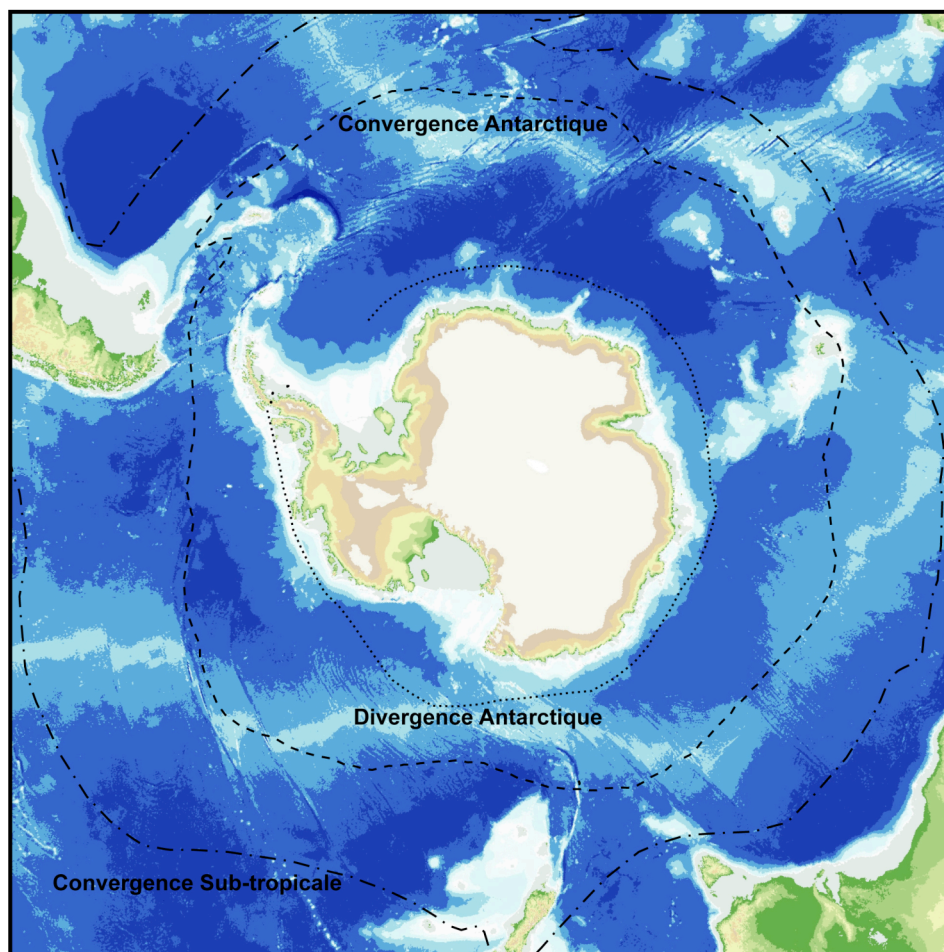


Figure 1.2 : Position moyenne des principales zones frontales dans l'océan Austral (modifié d'après Knox, 2007).

Ces trois parties sont délimitées par des barrières climatiques tranchées et se caractérisent par des conditions environnementales propres, les différents facteurs environnementaux interagissant les uns avec les autres et affectant directement ou indirectement les organismes marins (Figure 1.3). Ces relations étroites entre les facteurs sont importantes à souligner notamment dans le contexte actuel de réchauffement climatique où la modification d'un paramètre (*e.g.* la température de l'air) peut engendrer une cascade de réactions qui auront un impact probable sur les organismes.

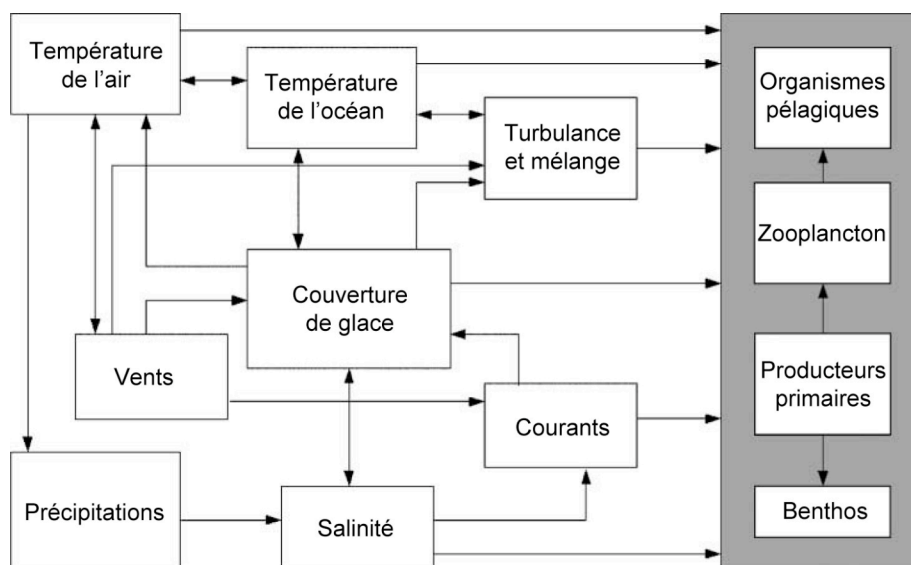


Figure 1.3 : Diagramme montrant les facteurs clés qui influencent les processus biologiques dans l'océan Austral (d'après Clarke *et al.*, 2010).

2.2.1. La température des eaux de surface et des eaux profondes

L'océan Austral est froid avec des températures qui oscillent selon la saison et le lieu. Au nord de la Convergence Antarctique, la zone Subantarctique est caractérisée par des eaux de surface dont la température atteint 4 à 8°C en été et descend entre 1 et 3°C en hiver (Knox, 2007). Au sud de la Convergence, les températures fluctuent en fonction de la proximité des côtes antarctiques. Les eaux éloignées des côtes varient entre 3-5°C en été et 1-2°C en hiver alors que les eaux proximales aux côtes sont plutôt négatives avec des valeurs allant de -1 à -1,9°C (Knox, 2007). La température des fonds marins reste, quant à elle, relativement constante avec des valeurs inférieures à 1°C, exceptée dans les régions peu profondes comme la Géorgie du Sud ou sur le Plateau de Kerguelen où les températures peuvent être supérieures à 2°C (Clarke *et al.*, 2009).

2.2.2. La couverture de glace

La calotte glaciaire qui recouvre le continent, et dans une moindre mesure la banquise (glace de mer), participent activement au système climatique en influant sur (1) le stockage ou le largage de quantités importantes d'eau douce, (2) le bilan radiatif global et (3) la circulation thermohaline (Eisen *et al.*, 2008). La calotte antarctique concentre à elle seule 70% de l'eau douce présente sur la planète et sa contribution à l'évolution potentielle du niveau marin est significative (Christensen *et al.*, 2007). La banquise (glace de mer) est, quant à elle, très variable selon les saisons (Figure 1.4). Elle peut représenter une surface de 20.10^6 km² en hiver (extension maximale en septembre-octobre) et diminuer jusqu'à 4.10^6 km² en été (extension minimale en février-mars) (Comiso & Zwally, 1984). La variabilité saisonnière a un impact direct sur les

caractéristiques physico-chimiques des eaux proximales qui entourent le continent Antarctique. La fonte estivale et la formation de glace hivernale influent sur la concentration de sel et par conséquent sur la densité des eaux. La fonte de la glace apporte une quantité d'eau douce qui provoque une diminution de la salinité des eaux et de la densité tandis que la formation de glace augmente la concentration de sel dans les eaux adjacentes. En complément de ces variations de salinité, l'apport d'eau douce dans le système océanique permet un brassage des eaux et le développement de phytoplancton. Cet apport de matière organique peut influencer le développement des communautés benthiques dans certaines zones préférentielles riches en nourriture pour les organismes (Gutt, 2000 ; Knox, 2007 ; Glover *et al.*, 2008). La glace joue également un rôle dans la composition des sédiments marins, paramètres pouvant impacter les communautés benthiques littorales et sub-littorales (voir partie suivante).

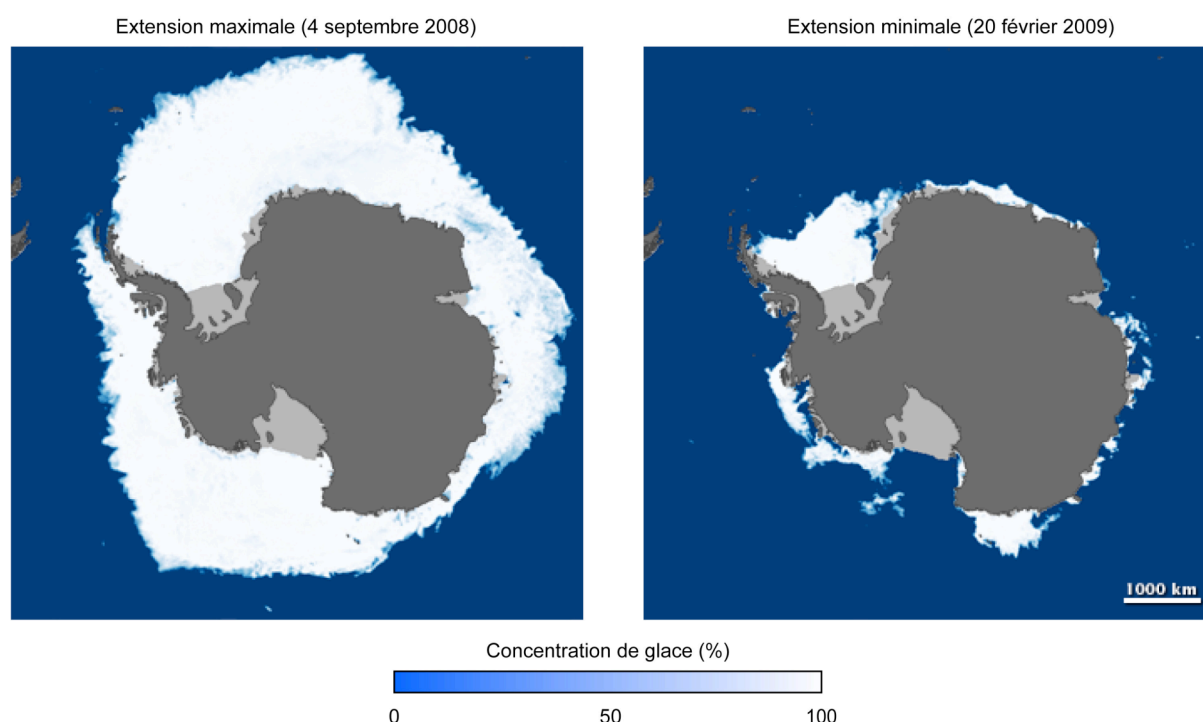


Figure 1.4 : Concentration de la couverture de glace de mer (banquise) en Antarctique au mois de septembre et de février. Cartes réalisées par la NASA (Jesse Allen), basées sur les données AMSR-E du National Snow and Ice Data Center.

L'action répétée des vagues et des variations de températures participent à la fragmentation de la partie flottante de la calotte glaciaire (plates-formes de glace) qui produit des icebergs. Ceux-ci peuvent atteindre 100 km de longueur pour une épaisseur avoisinant les 300 m (Knox, 2007). Ces icebergs ont un impact à l'échelle locale sur les populations benthiques (Gutt *et al.*, 1996 ; Barnes, 1999). Les fonds marins côtiers sont raclés lors du vêlage des icebergs, détruisant sur leur passage les populations benthiques et leurs habitats (Figure 1.5). Suite à cette destruction, les zones affectées par les icebergs sont recolonisées par des organismes pionniers qui se développent abondamment au détriment de la population initiale, changeant complètement la biodiversité locale. Gutt (2000) note

cependant qu'une action limitée du raclage des icebergs semble favoriser l'accroissement de la diversité benthique.



Figure 1.5 : Photo illustrant la destruction des populations benthiques et de leurs habitats par le passage d'un iceberg (iceberg scouring). © Antarctic Photo Library.

2.2.3. Les sédiments

La nature des sédiments marins dans l'océan Austral (Figure 1.6) est contrôlée par les variations régionales de la profondeur de compensation des carbonates (CCD), par les phénomènes biologiques (production biogénique), océaniques (actions des courants de surface et des courants profonds), et par les phénomènes géologiques influençant la sédimentation (volcanisme, turbidité...) (McCoy, 1991). Une étude plus récente (Diekmann, 2007) démontre que la structuration spatiale des sédiments biogéniques et terrigènes antarctiques est le reflet de l'action du CCA et du gradient climatique existant entre la zone antarctique et subantarctique. Les observations montrent (1) que la majorité des sédiments terrigènes (provenant de l'érosion du continent) se déposent près des côtes et présentent une granulométrie grossière (graviers et sables) et (2) que les oozes biosiliceuses (formées de diatomées) forment une ceinture autour du continent entre la Convergence Antarctique et la limite nord de l'extension de la banquise, ceinture appelée Ceinture Circum-Antarctique d'Opale.

La nature du substrat est souvent considérée comme un facteur primordial dans la structuration des communautés benthiques (Etter & Grassle, 1992 ; Snelgrove & Butman, 1994 ; Gutt, 2000 ; Levin *et al.*, 2001 ; Starmans & Gutt, 2002) avec une diversité maximale lorsque les substrats sont diversifiés (Levin *et al.*, 2001).

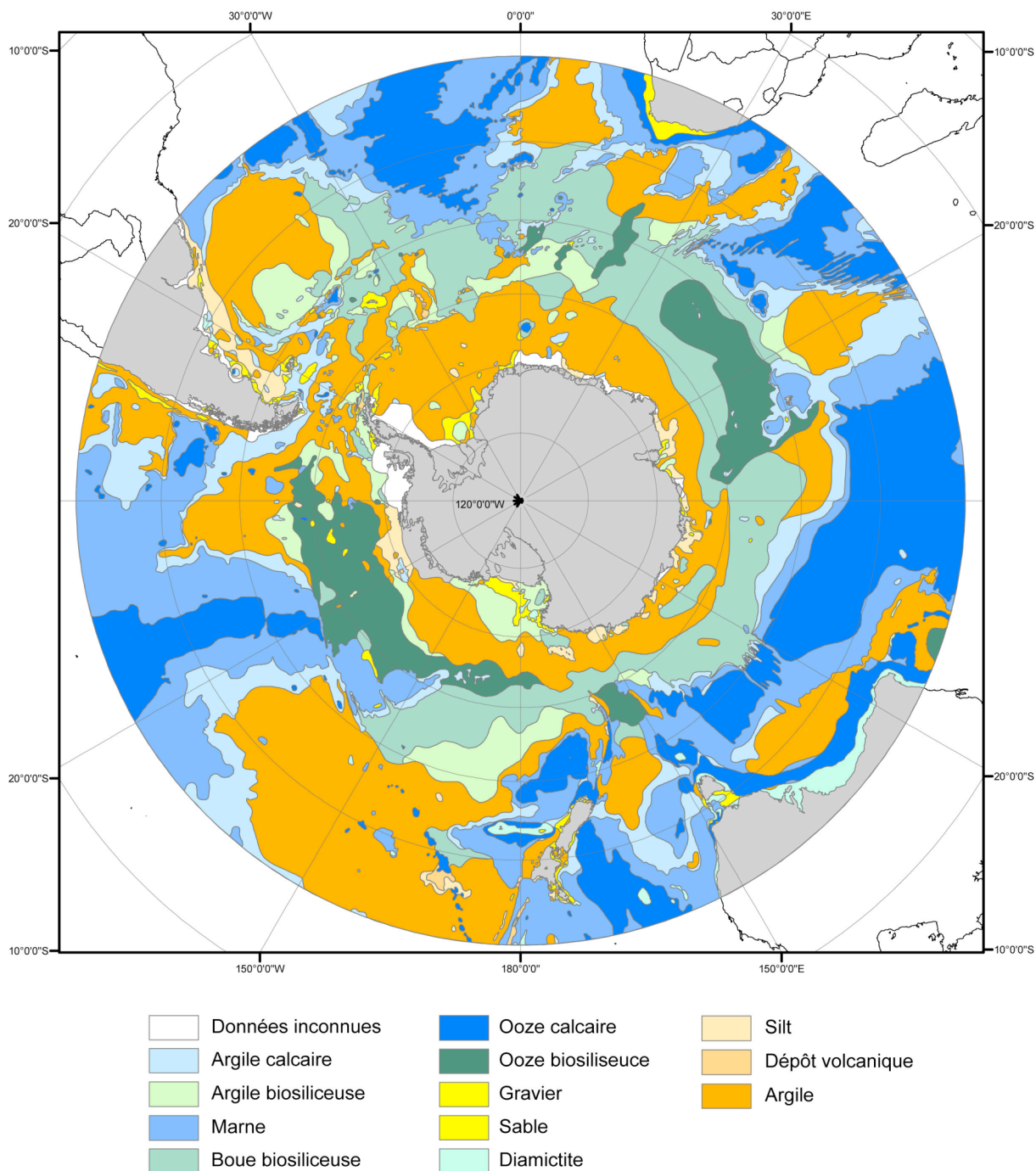


Figure 1.6 : Carte de la répartition des différents sédiments dans l’océan Austral (BAS, non publié d’après McCoy, 1991).

2.2.4. Les courants marins

L’océan Austral présente deux courants océaniques de surface majeurs qui structurent les masses d’eaux et forment des barrières physiques (Figure 1.7). Ils ont un impact sur les communautés marines en permettant une dispersion trans-océanique des organismes (Dearborn, 1968 ; White, 1984 ; Dayton *et al.*, 1974 ; Arntz *et al.*, 1997), en augmentant les ressources alimentaires et en homogénéisant les sédiments (Thistle & Levin, 1998).

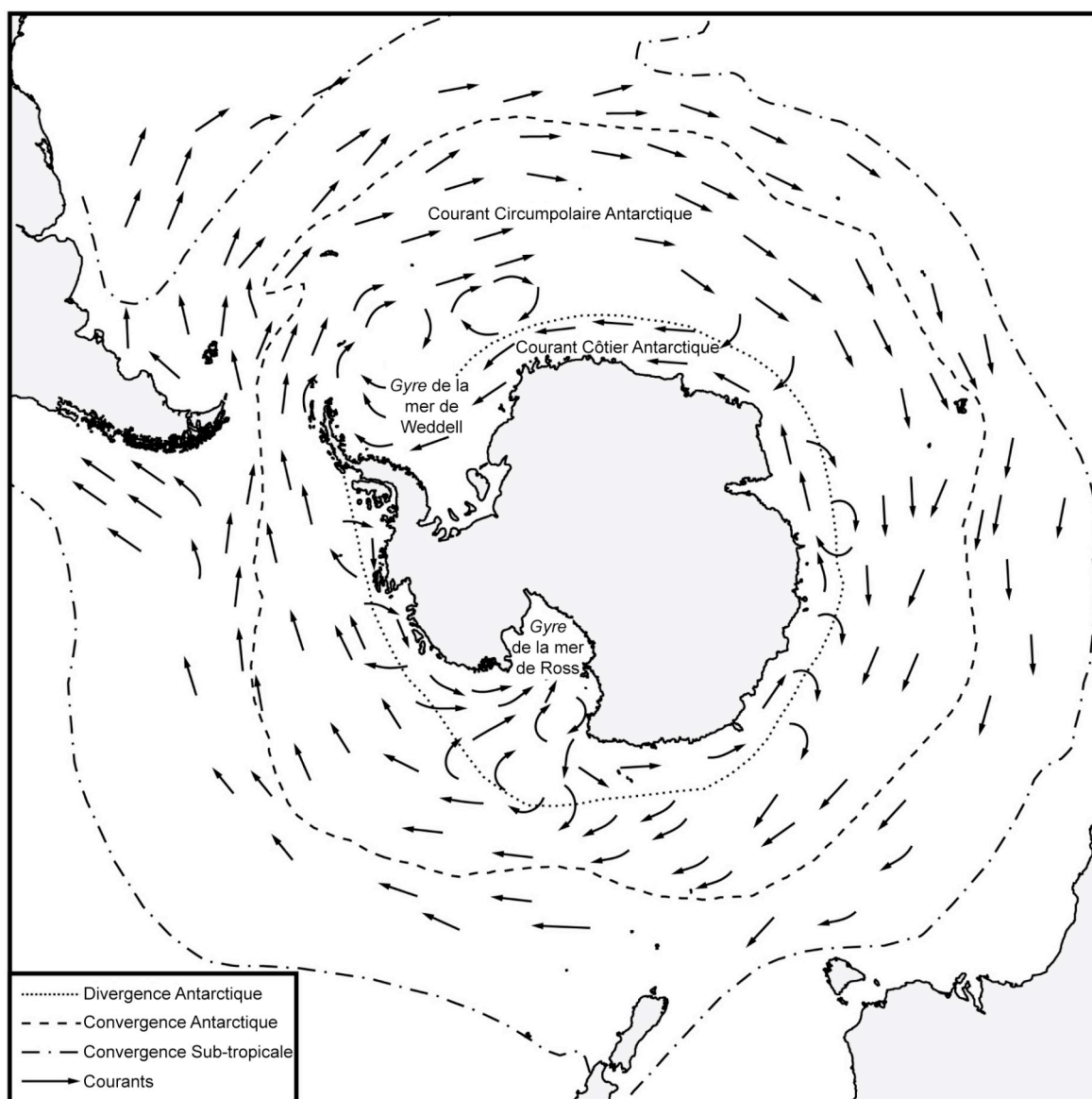


Figure 1.7 : Courants de surface dans l'océan Austral (modifié d'après Knox, 2007).

- Le Courant Circumpolaire Antarctique (CCA) : Ce courant antarctique est unique dans ses caractéristiques car il est le seul qui ne soit pas bloqué par des masses d'eaux. Sa taille varie de 200 km de large au sud de l'Australie à 1000 km dans sa partie atlantique avec une vitesse relativement lente, fluctuant entre $0,04$ et $0,25 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans un sens Ouest – Est (Knox, 2007). Le rôle dispersif de ce courant dans le sens horaire a souvent été démontré, notamment chez les espèces benthiques distribuées sur les îles subantarctiques (Bouvet, Kerguelen...) et qui génétiquement ont une affinité sud-américaine (Gonzalez-Wevar *et al.*, 2010 ; Diaz *et al.*, 2011).
- Le Courant Côtier Antarctique : A proximité des côtes antarctiques, les vents provenant de l'Est Antarctique créent un courant de surface dont le sens est contraire au CCA avec une vitesse comprise entre $0,1$ à $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Contrairement au CCA, le Courant Côtier

Antarctique n'est pas continu et provoque dans les mers de Weddell et de Ross des courants à composantes circulaires (« gyres »). Ces derniers peuvent avoir une influence sur la distribution et la dispersion de certaines espèces. Il a été montré que la « gyre » de la mer de Weddell joue le rôle de barrière biogéographique et empêche une dispersion Ouest-Est des espèces proches des côtes antarctiques (Linse *et al.*, 2007) favorisant une forte biodiversité dans l'Arc du Scotia (Rodriguez *et al.*, 2007).

En plus de ces courants, des zones frontalières circumpolaires jouent le rôle de véritables barrières physiques et climatiques pour les faunes marines. C'est surtout le cas du Front Polaire qui se situe au nord du CCA. Ce Front Polaire (ou Convergence Antarctique) divise l'océan Austral en deux parties distinctes avec au nord le Subantarctique et au sud l'Antarctique (Tchernia, 1980 ; Knox, 1983). Ces deux zones ont des caractéristiques climatiques, environnementales (variations de températures des eaux de surface...) et biologiques importantes comme la variation d'abondance du phytoplancton ou de la distribution du zooplancton (Knox, 2007). Le Front Polaire est également connu pour jouer le rôle de barrière biogéographique et physiographique en limitant ainsi la colonisation du plateau continental antarctique par des espèces invasives venant de latitudes plus basses (Clarke *et al.*, 2005, Scher & Martin, 2006). Cette barrière a augmenté l'effet d'isolement de l'océan Austral et favorisée l'endémisme de certaines espèces antarctiques (Witworth III, 1988).

Une deuxième zone frontalière est observée, la Divergence Antarctique, séparant les deux courants antarctiques. Elle délimite le Haut Antarctique (au sud de cette divergence) de l'Antarctique (au nord) mais ne semble pas jouer un rôle de barrière biogéographique aussi marquée que celui du Front Polaire.

2.2.5. *La production primaire et la disponibilité alimentaire*

La production primaire des océans (phytoplancton) est à la base de la chaîne alimentaire. Elle est principalement contrôlée par la lumière qui a une influence seulement dans les eaux de surface (maximum à 200 m de profondeur), ainsi que par la disponibilité, la distribution et le transfert des nutriments du fond à la surface (phénomènes d'upwelling) (Falkowski *et al.*, 1998).

L'océan Austral a une forte production primaire mais les nutriments comme les nitrates, les phosphates et les silicates sont très concentrés à la surface alors que la concentration en chlorophylle-a y est faible (Griffiths, 2010). Dans l'océan Austral, la production primaire est majoritairement limitée par la teneur des eaux en fer, avec une production plus importante vers les sources de fer (Kaiser *et al.*, 2005).

Problématiques

Les populations antarctiques sont soumises aux conditions extrêmes proposées par l’océan Austral, rendant cette faune très sensible aux changements environnementaux futurs.

Dans ce contexte, la connaissance des distributions réelles et potentielles de cette faune est indispensable afin d'évaluer leur vulnérabilité latente.

À l'échelle de l'océan Austral, quels sont les paramètres environnementaux qui structurent la distribution actuelle des faunes benthiques antarctiques ?

Sont-ils plus influants que le contexte historique ?

2.3. Le réchauffement climatique global en Antarctique

Le climat de la Terre s’est réchauffé d’environ 0,6°C en moyenne depuis 100 ans avec une accélération depuis les années 1940 (Walther *et al.*, 2002). Ce changement climatique a et aura des conséquences sur toutes les régions du globe à l’échelle globale et locale (Hall, 2002). Les conséquences attendues de ce réchauffement climatique sont :

- Une augmentation du niveau marin moyen global.
- Un réchauffement de la colonne d’eau.
- Des modifications dans les précipitations, l’intensité et la direction des vents, la circulation des courants marins et la fréquence des tempêtes.

Cependant, ce changement climatique ne se fait pas sentir de façon uniforme sur toute la surface du globe. Les modèles de couplage océan-atmosphère proposent des scénarios d’évolution climatique qui prédisent un fort réchauffement des mers polaires (Figure 1.8). Des changements sensibles ont déjà été mesuré en Antarctique, notamment le long de la Péninsule Antarctique qui, avec une augmentation moyenne de l’air de 2,5°C en 50 ans, semble être l’une des régions les plus touchées par ce réchauffement (Quayles *et al.*, 2002 ; Clarke *et al.*, 2007). Les modèles réalisés par l’IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*) prédisent un réchauffement de 0,14°C à 0,5°C par décennie. Ces modifications climatiques rapides auront des répercussions à différentes échelles spatiales sur les environnements antarctiques et sur les faunes marines (Dierssen *et al.*, 2002 ; Barnes, 2005).

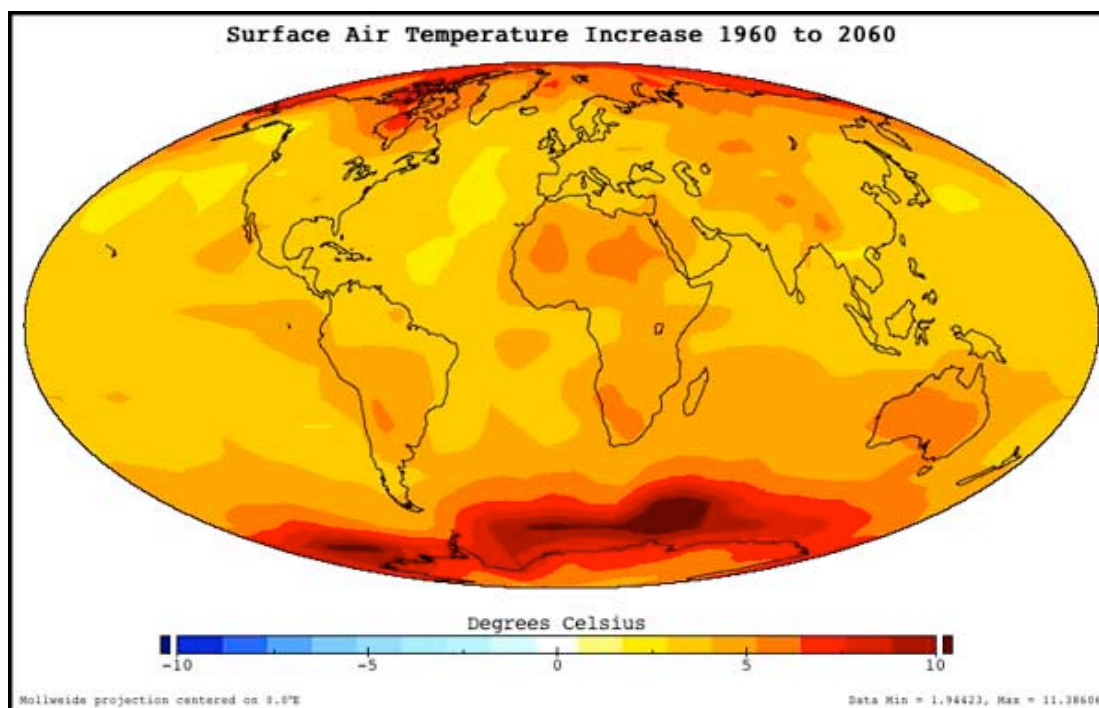


Figure 1.8 : Evolution de la température de l'air entre 1960 et 2060. © NASA.

2.3.1. Impacts du réchauffement climatique sur l'environnement marin dans l'océan Austral

Le réchauffement climatique actuel se traduit par différents phénomènes dans l'océan Austral. La température des eaux de surface autour du continent Antarctique a augmenté significativement depuis ces 50 dernières années avec des valeurs allant de $+0,20^{\circ}\text{C}$ à $+1,03^{\circ}\text{C}$ selon les régions et les saisons (Turner *et al.*, 2005 ; Steig *et al.*, 2009). La zone subantarctique est également fortement affectée avec, par exemple, une augmentation de $2,3^{\circ}\text{C}$ de la température des eaux de surface depuis 1925 mesurée autour de la Géorgie du Sud (Whitehouse *et al.*, 2008). Ce changement de température est également sensible en profondeur. Au sein du CCA, une hausse de $0,17^{\circ}\text{C}$ a été mesurée entre 150 et 500 m de profondeur au sud du Front Polaire ainsi qu'une augmentation de $0,06^{\circ}\text{C}$ de la tranche d'eau située entre 300 et 1000 m (Böning *et al.*, 2008). Les estimations prévoient pour la prochaine décennie une augmentation de $0,5^{\circ}$ à $1,5^{\circ}\text{C}$ des eaux de surface suivant les régions, de $0,5^{\circ}$ à $0,75^{\circ}\text{C}$ pour 200 m de profondeur et de $0,25^{\circ}\text{C}$ à 4000 m de profondeur (Convey *et al.*, 2009)

L'océan Austral a une fonction essentielle dans le stockage et le largage de CO_2 atmosphérique ; il a donc un rôle primordial dans le cycle du carbone mondial (Convey *et al.*, 2009). L'augmentation post-industrielle du CO_2 atmosphérique a eu pour effet d'accroître le taux de CO_2 dissous dans l'océan, jusqu'à atteindre une valeur de saturation. Le dépassement de la capacité d'absorption du gaz carbonique dans l'océan provoque actuellement l'acidification des eaux océaniques (McNeil & Matear, 2008).

L'augmentation de la température de l'air a naturellement un impact sur l'étendue de la banquise en hiver et l'importance de son retrait durant l'été austral. Par exemple, la banquise de l'Ouest de la Péninsule Antarctique a montré une diminution de 40% de son extension moyenne annuelle au cours de ces 30 dernières années, provoquée principalement par la forte diminution de son extension hivernale (Smith & Stammerjohn, 2001). Pendant ce laps de temps, le réchauffement de l'air a également fortement impacté la calotte glaciaire et a entraîné la dislocation de nombreuses plateformes de glace (partie flottante de la calotte) le long de la Péninsule Antarctique (*e.g.* calotte de Larsen A et B, calotte du Prince Gustav - Vaughan & Doake, 1996 ; Smith & Stammerjohn, 2001).

L'exemple le plus frappant est la réduction de la calotte glaciaire de Larsen (Figure 1.9). Cette calotte est en régression depuis 1975 avec des « pics » de désintégration en 1994/1995 pour Larsen A et 2001/2002 pour Larsen B. Ces accélérations coïncident avec les étés les plus chauds dans la région. Depuis 1975, la calotte de Larsen a perdu environ 12 000 km², dont 10 000 km² désintégrés en seulement 10 ans (Skvarca & De Angelis, 2003).

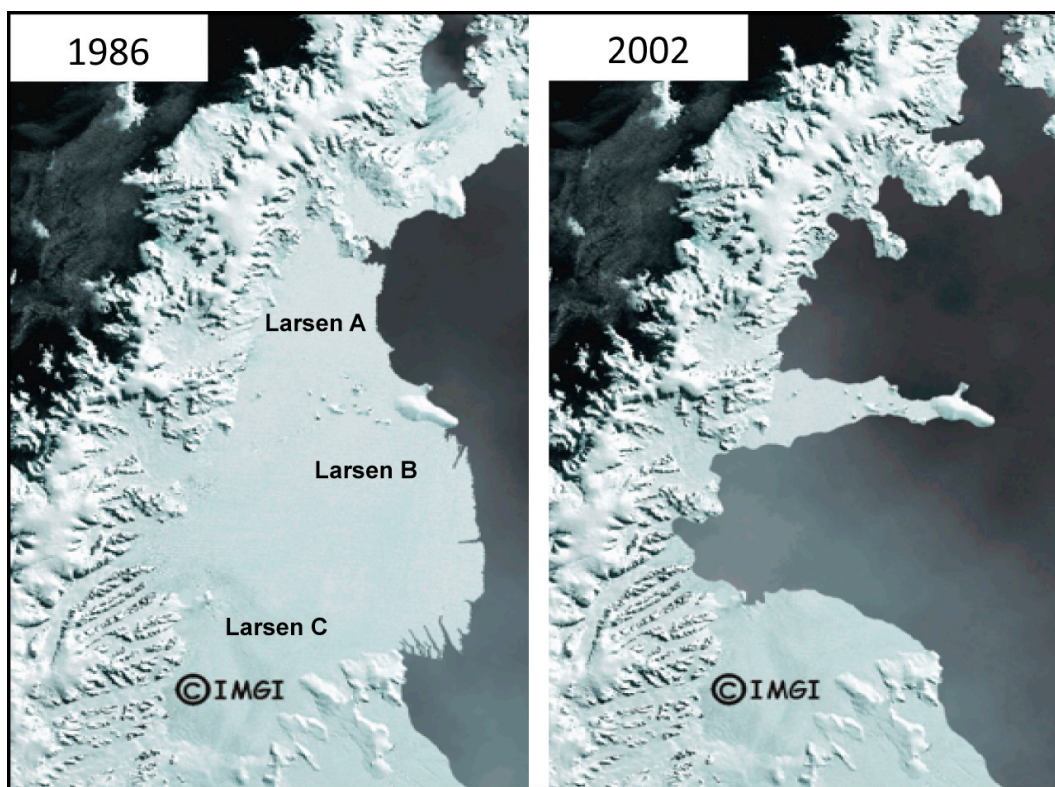


Figure 1.9 : Images satellite de la calotte glaciaire de Larsen en 1986 et 2002 (d'après l'Institut de Météorologie et Géophysique de l'Université d'Innsbruck).

Les prévisions estiment que 33% de la surface totale actuelle des glaces est susceptible de disparaître lors de la prochaine décennie (Bracegirdle *et al.*, 2008).

La fonte de la calotte glaciaire et la diminution de superficie de la banquise hivernale produisent une cascade d'effets sur le système océanique :

(1) L'apport d'eau douce dans l'océan engendre une diminution de la salinité et, par conséquent, de la densité des eaux côtières modifiant la circulation et la répartition des masses d'eaux. La diminution de la densité des eaux de surface renforce alors la stratification verticale des eaux, ce qui induit une diminution du mélange des eaux et de la ventilation de l'océan (Convey *et al.*, 2009). Ce changement de salinité et de densité près des côtes impacte également la formation de certains courants particuliers. Les eaux denses du Courant de Fond Antarctique se forment lors de la constitution de la banquise, ce qui augmente la salinité des eaux de surface et donc leur densité. La fonte des glaces provoquée par le réchauffement climatique impacte alors directement la formation de ce courant en diminuant la quantité d'eaux denses (Knox, 2007). Ce courant jouant un rôle primordial dans la circulation thermohaline de l'océan Austral, ces modifications, à long terme, auront des conséquences sur le climat global.

(2) L'augmentation du niveau moyen global des océans est un effet direct et immédiat de la fonte de la calotte glaciaire. On estime cette augmentation à 3,1 mm par an entre 1993 et 2003 (Solomon *et al.*, 2007) et à 2,5 mm par an entre 2003 et 2008 (Cazenave *et al.*, 2009).

(3) La diminution de la concentration de phytoplancton dans les eaux de surface qui résulte du retrait et de la fonte accélérée de la banquise hivernale (Gregg & Conkright, 2002 ; Montes-Hugo *et al.*, 2009).

(4) La dislocation des plates-formes de glace et la fonte de la calotte glaciaire s'accompagne de la formation croissante d'icebergs qui râclent et perturbent fortement les fonds marins lors du vèlage (Gutt *et al.*, 1996 ; Barnes, 1999).

(5) Une augmentation de la sédimentation côtière (Barnes & Peck, 2008).

2.3.2. Conséquences du réchauffement climatique pour la faune marine antarctique

Dans les océans, la distribution des espèces est dépendante pour partie des facteurs environnementaux (Macpherson, 2002). Dans l'océan Austral, certaines conséquences directes de ces modifications de l'environnement ont déjà été observées ou testées sur les faunes marines :

(1) Des tests en laboratoires ont montré qu'un seul (et raisonnable) changement de la température n'aura pas d'effet létal immédiat sur les faunes antarctiques (Tyler *et al.*, 2000), certaines

espèces pouvant survivre à une augmentation de la température de l'eau de +5°C (Convey *et al.*, 2009). Les fonctions vitales peuvent cependant être affectées, mais la survie de l'espèce dépendra de ces capacités à manger, se déplacer ou se reproduire pour faire face à ce changement climatique (Peck *et al.*, 2004).

(2) L'acidification des eaux océaniques semble affecter préférentiellement les organismes possédant un squelette en carbonate de calcium comme larves planctoniques d'échinodermes (Sewell & Hofmann, 2011). Cette diminution de pH peut modifier la calcification des squelettes, perturber la croissance et la morphologie ou simplement tuer les organismes. Il conduit également à un amincissement des squelettes aragonitiques des ptéropodes qui rentrent en grande proportion dans la composition du plancton. Ils seront rendus plus vulnérables, ce qui, à terme, modifierait la base de la chaîne alimentaire (Barnes & Peck, 2008 ; Convey *et al.*, 2009).

(3) Le retrait et la fonte de la banquise hivernale diminuent, à long terme, la concentration de phytoplancton dans les eaux de surface (Gregg & Conkright, 2002 ; Montes-Hugo *et al.*, 2009). La banquise est en effet considérée comme une « banque de nourriture microbienne » (*microbial foodbank*) du fait du développement de microorganismes sous sa surface (Kaiser *et al.*, 2005). Malgré les effets bénéfiques immédiats pour le développement du phytoplancton de l'apport d'eau douce issue de la fonte de la glace (voir précédemment), la diminution de superficie de la couverture de glace hivernale et sa fonte accélérée au printemps réduit donc la quantité de phytoplancton disponible et affecte fortement le reste de la chaîne alimentaire (du zooplancton au krill et aux prédateurs en bout de chaîne).

(4) L'augmentation d'icebergs due à la dislocation des plates-formes de glace perturbe fortement les fonds marins lors de leur vêlage (voir précédemment). Passé un certain seuil critique (équilibre entre superficies perturbées et vitesses de recolonisation par les communautés benthiques), la diversité benthique est fortement affectée dans certaines zones (Barnes & Peck, 2008).

(5) Les variations de la sédimentation côtière dues à la fonte des glaces engendrent des modifications dans les habitats et les apports nutritifs des faunes benthiques proximales (Barnes & Peck, 2008).

Lorsque les conditions environnementales sont modifiées au-delà de la capacité de tolérance des organismes, ces derniers peuvent répondre à ces changements de trois manières différentes (Clarke, 1996) :

- Ils migrent et se retirent vers des environnements plus favorables. Dans le cas du

réchauffement de l'océan, cette migration consisterait en un déplacement latitudinal (*e.g.* Perry *et al.*, 2005 ; Parmesan, 2006 ; Hiddink & Hofstede, 2008) ou en profondeur des populations (Dulvy *et al.*, 2008).

- Ils s'adaptent et évoluent vers plus de tolérance aux nouvelles conditions environnementales. Ce scénario implique à la fois des changements environnementaux lents et des vitesses d'évolution rapides.
- Ils disparaissent, localement, régionalement ou globalement (extinction de l'espèce) ne pouvant ni migrer, ni s'adapter aux nouvelles conditions.

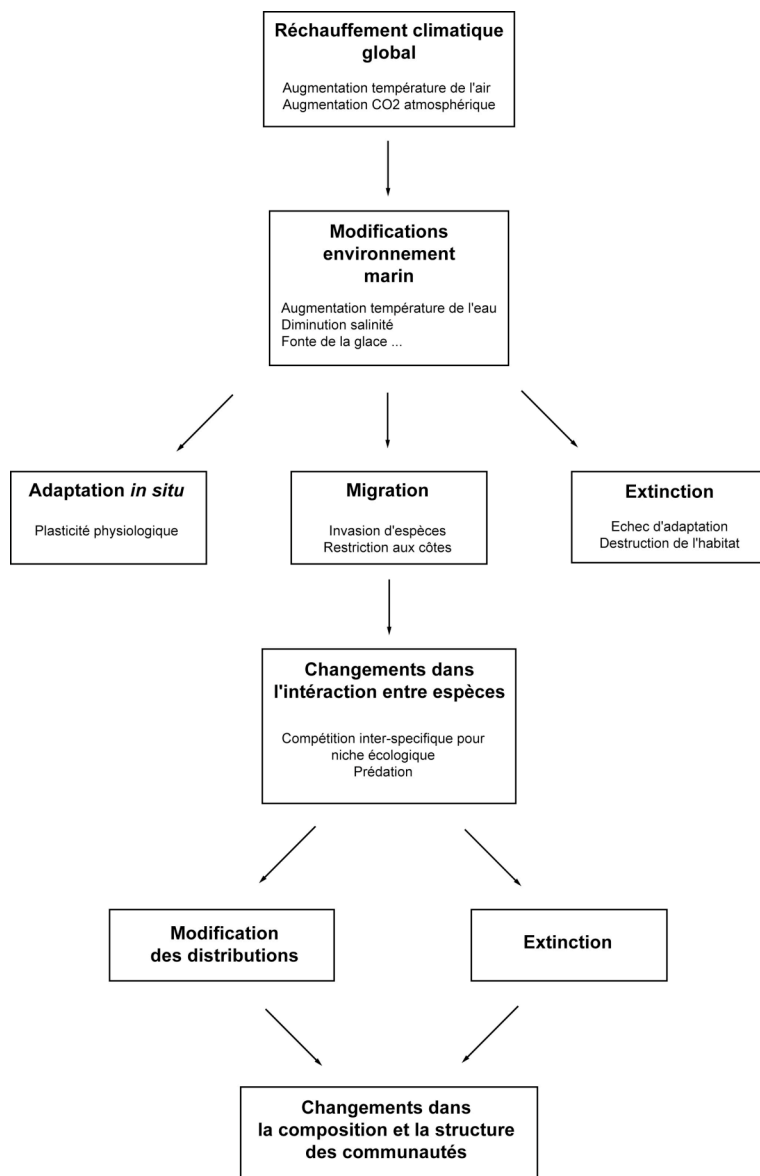


Figure 1.10 : Schéma résumant les conséquences du réchauffement climatique sur les espèces et les communautés antarctiques (modifié d'après Hughes, 2000).

Étant majoritairement « stenothermes », c'est-à-dire ne pouvant vivre que dans une gamme de températures relativement restreinte (Pörtner, 2006), les faunes marines antarctiques sont particulièrement sensibles au réchauffement climatique (Peck *et al.*, 2004 ; Barnes, 2005 ; Convey *et al.*, 2009). De nombreuses espèces antarctiques n'auraient donc pas la capacité d'acclimation nécessaire pour survivre à ces changements environnementaux. D'autre part, compte tenu de la vitesse de ces changements et de la longueur des temps d'évolution, en particulier chez les invertébrés marins antarctiques (Peck & Welch, 2004), les espèces antarctiques n'auront pas le temps de s'adapter. Reste la possibilité de migrer vers des zones refuges froides, possibilité inexistante pour les espèces du Haut Antarctique dont la distribution latitudinale est bloquée au sud par le continent Antarctique.

A l'inverse, le réchauffement de l'océan Austral tendrait à favoriser la venue d'espèces invasives en provenance des zones plus septentrionales (tempérées froides et subantarctiques) qui ont la possibilité de migrer vers le Sud. Ces migrations sont en effet favorisées par l'affaiblissement du Front Polaire, véritable barrière climatique, sous l'effet du réchauffement climatique (Convey *et al.*, 2009). De ces migrations, de nouvelles interactions biologiques avec les espèces endémiques des côtes antarctiques sont à prévoir (Clarke *et al.*, 2010). Les nombreuses conséquences attendues du réchauffement climatique sur les faunes marines antarctiques devraient modifier en profondeur la composition et la structuration des communautés benthiques (Figure 1.10).

Problématiques

Dans le contexte d'un réchauffement climatique, les effets de ce changement sur la distribution des faunes benthiques antarctiques sont peu connus.

Quelles vont être les réponses des populations antarctiques et subantarctiques face à ce réchauffement climatique à l'échelle de l'océan Austral ?

Ces modifications vont-elles permettre la colonisation du plateau continental antarctique par des espèces plus septentrionales ?

Avant de prédire les impacts de ce changement climatique, il est indispensable de comprendre ce qui régit actuellement les faunes benthiques antarctiques.

2.4. Historique des études biogéographiques dans l'océan Austral

Quelques années après les premières expéditions antarctiques dirigées vers la récolte et l'identification de la faune marine, les chercheurs ont essayé de comprendre comment cette faune était distribuée, réalisant les premières études biogéographiques dans l'océan Austral.

Regan (1914) est le précurseur de ces études. Ses travaux concernaient l'étude de la distribution des poissons avec pour objectif de définir des sous-régions en Antarctique. Il a été suivi par Waite (1916) qui combina les études de distribution des faunes avec des données géologiques.

Les premières études basées sur les faunes benthiques débutent avec Ekman (1935, 1953) qui suggère que la faune du plateau continental antarctique pourrait être répartie selon différentes sous-régions. Il distingue la région de la Géorgie du Sud, l'Ouest Antarctique (comprenant la mer de Weddell, la terre de Graham et ses îles) et l'Est Antarctique, mais estime en même temps que ce découpage est la conséquence des manques d'échantillonnage sur le pourtour antarctique.

Powell (1951, 1960) divise quant à lui la zone subantarctique en trois régions sur la base de la distribution des espèces de mollusque: la région magellanique, l'archipel des Kerguelen et les îles du sud de la Nouvelle-Zélande. Il conclut cependant que la connaissance de la faune n'est pas assez

poussée pour pouvoir obtenir une image réaliste des provinces biogéographiques (Powell, 1965).

Quatre ans plus tard, Hedgpeth (1969) publie les résultats de sa vaste étude de la biogéographie des zones antarctique et subantarctique, qui est considérée comme une référence pour l'océan Austral. A la suite de Powell, il distingue différentes sous-régions subantarctiques : la Géorgie du Sud, l'archipel Tristan da Cunha et les îles Kerguelen (combinés aux îles du sud de la Nouvelle-Zélande). Il reconnaît les divisions des côtes antarctiques proposées par Ekman (1935,1953)

Dell (1972) réunit l'Est et l'Ouest Antarctique, proposant pour la première fois l'hypothèse d'une seule et unique province antarctique. Depuis les travaux de Hedgpeth, beaucoup d'études biogéographiques de l'océan Austral ont vu le jour, études basées sur différents groupes taxonomiques (e.g. anémones de mer - Rodriguez *et al.*, 2007 ; bryozoaires - Barnes & Griffiths, 2008 ; amphipodes - De Broyer & Jazdzewski, 1996 ; mollusques - Linse *et al.*, 2006 ; Clarke *et al.*, 2007 ; Griffiths *et al.*, 2009). Les résultats de ces études reprennent majoritairement les patrons de distribution décrits par Hedgpeth avec une division plus fine des grandes régions originelles.

A ce jour, les principaux traits biogéographiques observés dans l'océan Austral peuvent être résumés comme les suivants :

(1) Contrairement aux zones tropicales et tempérées, l'océan Austral ne présente pas d'asymétrie Est-Ouest en terme de richesse spécifique (Griffiths *et al.*, 2009). Cette homogénéité dans le nombre d'espèces est expliquée d'une part par l'action du Courant Circumpolaire Antarctique (CCA) qui tend à homogénéiser les conditions environnementales marines autour du continent (Arntz *et al.*, 1994) et d'autre part par la continuité géographique des côtes et du plateau continental antarctiques. L'hypothèse d'une seule province biogéographique antarctique, peut être vérifiée dans de nombreux groupes. Seuls les gastéropodes montreraient des particularismes Est- et Ouest-Antarctiques dans les compositions fauniques (Linse *et al.*, 2006 ; Griffiths *et al.*, 2009).

(2) La mer de Weddell et la mer de Ross semblent être des centres de radiation pour certains groupes benthiques (bivalves, gasteropodes et cheilostomes - Griffiths *et al.*, 2009).

(3) Dans plusieurs groupes taxonomiques, les espèces présentes autour des îles subantarctiques (Kerguelen, Crozet et Prince Edward) présentent des affinités avec les faunes sud-américaines (faunes encroûtantes - Barnes & De Grave, 2001 ; polychètes - Montiel, 2005 ; bivalves - Linse *et al.*, 2006 ; anémones de mer - Rodriguez *et al.*, 2007 ; cheilostomes et cyclostomes - Griffiths *et al.*, 2009). Cette affinité entre faunes subantarctiques et sud-américaines s'explique par l'action de dispersion du CCA qui s'effectue dans le sens des aiguilles d'une montre. Les études de génétique confirment ce lien biogéographique (e.g. Gonzalez-Wevar *et al.*, 2010 ; Diaz *et al.*, 2011)

(4) Les faunes de gastéropodes montrent l'existence d'un lien entre les îles Kerguelen et la partie orientale du continent Antarctique (Linse *et al.*, 2006 ; Griffiths *et al.*, 2009). La colonisation des ces îles par ces organismes peu dispersants serait facilitée par la proximité du plateau continental Est-antarctique avec le plateau Kerguelen.

(5) Les faunes des îles du sud de la Nouvelle-Zélande ont une très forte affinité avec les faunes néo-zélandaises et ne révèlent pas de lien particulier avec les espèces antarctiques, à l'exception des Cheilostomata pour lesquels une affinité entre la mer de Ross et le sud de la Nouvelle-Zélande a été montrée (Griffiths *et al.*, 2009)

(6) Il existe de fortes affinités fauniques et des échanges de faune très importants ont eu lieu entre l'Amérique du Sud et la Péninsule Antarctique (Arntz & Rios, 1999 ; Crame, 1999 ; Linse *et al.*, 2006 ; Barboza *et al.*, 2011 ; da Rocha Fortes & Absalao, 2011). Ces échanges fauniques ont eu lieu par l'intermédiaire de l'Arc du Scotia, secteur où l'effet de barrière climatique joué par le Front Polaire est limité. Cette relation Amérique du Sud-Péninsule Antarctique a été confirmée par les travaux d'analyses moléculaires (Page & Linse, 2002 ; Diaz *et al.*, 2011).

Problématiques

Si les relations entre les régions subantarctiques et antarctiques semblent prouvées, la structuration du plateau continental antarctique soulève des interrogations et deux hypothèses contraires sont mises en avant (une seule biorégion pour le pourtour antarctique vs une séparation Est-Ouest).

En utilisant les échinides, quelle est la biorégionalisation de l'océan Austral et quelles sont les connections possibles entre les régions tempérées froides, subantarctiques et antarctiques ?

Les différents taxons composant le benthos antarctique montrent-ils des relations biogéographiques similaires ?

III. Les échinides antarctiques

3.1. Généralités sur les faunes benthiques antarctiques

La biodiversité benthique antarctique suscite un intérêt croissant depuis quelques décennies et de nombreux programmes de recherche ont vu le jour (ANDEEP, BIANZO...) qui visent à mieux la connaître et la comprendre. La faune benthique antarctique est considérée comme riche et hautement diversifiée (Figure 1.11), écologiquement et morphologiquement avec de nombreuses espèces

endémiques, de sorte que l’océan Austral peut-être considéré comme un creuset (*flock*) d’espèces (Eastman & Mc Cune, 2000). Les études montrent qu’elle est dominée par les organismes sessiles suspensivores (Dayton *et al.*, 1974 ; Dayton, 1990 ; Arntz *et al.*, 1994 ; Gutt, 2000 ; Starmans & Gutt, 2002) ayant une distribution en « *patch* » (Arntz *et al.*, 1994 ; Gutt & Starmans, 1998 ; 2003 ; Gutt, 2000 ; Cranmer *et al.*, 2003) influencée par la nature du substrat, la production primaire, l’hydrographie et la couverture de glace (Grebmeier & Bary, 1991).

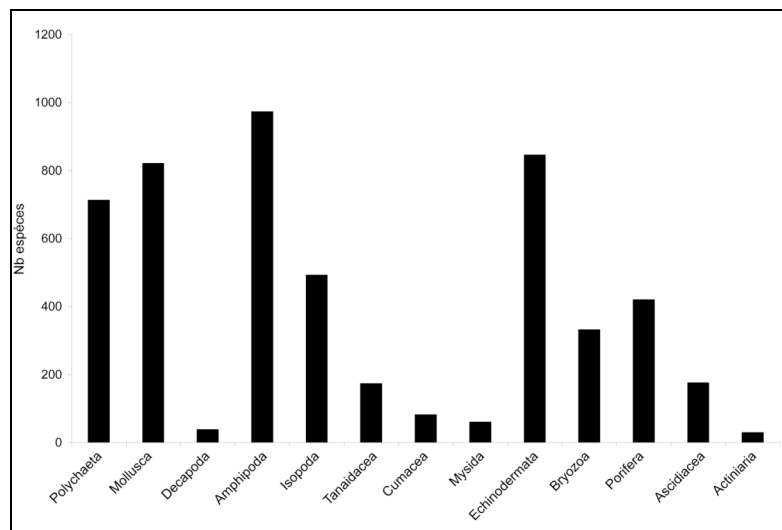


Figure 1.11 : Biodiversité benthique actuelle estimée de l’océan Austral pour les principaux taxons, nombres d’espèces extraits de SCAR Mar-BIN.

Plusieurs travaux ont essayé d’estimer le nombre d’espèces présentes en Antarctique. Sur la base des connaissances acquises sur la macrofaune, Artz *et al.* (1994) estiment que le nombre total d’espèces en Antarctique avoisinerait les 5200 espèces. Johnson (2003) revoit ce chiffre à la baisse et décompte 4100 espèces. A ce jour, 8583 espèces ont été décrites et sont répertoriées dans le registre des espèces marines antarctiques (www.scarmarbin.be).

Pour le benthos, Gutt *et al.* (2004) proposent quant à eux une estimation statistique du nombre total d’espèces macro-zoo-benthiques comprise entre 11000 et 17000. Mais cette étude ne prend pas en compte les espèces cryptiques qui ont été mises en évidence par des études phylogénétiques (Grant & Linse, 2009). La richesse de la faune benthique actuelle est expliquée par trois phénomènes : (1) une dispersion des espèces par le CCA et le Courant Côtier Antarctique (*e.g.* Barnes & De Grave, 2001 ; Montiel, 2005 ; Linse *et al.*, 2006 ; Rodriguez *et al.*, 2007 ; Griffiths *et al.*, 2009), (2) une recolonisation du plateau continental par les espèces abyssales (Brandt *et al.*, 2007b ; Thatje *et al.*, 2005) et (3) des échanges permanents entre l’Amérique du Sud et l’Antarctique via la Péninsule Antarctique (Arntz & Rios, 1999 ; Crame, 1999 ; Linse *et al.*, 2006 ; Barboza *et al.*, 2011 ; da Rocha Fortes & Absalao, 2011).

3.1.1. L'endémisme

Une espèce est dite endémique lorsqu'elle est présente exclusivement dans une seule région bien définie. Le taux d'endémisme est contrôlé par les deux facteurs suivants (Kaiser *et al.*, 2005).

- Le mode de reproduction : les espèces possédant une larve planctotrophique pélagique avec une grande longévité tendent à présenter un taux d'endémisme plus faible que celles qui ont un développement direct et/ou incubant leurs juvéniles (Poulin *et al.*, 2002). Cette différence dans le mode de reproduction joue sur la capacité de dispersion des espèces. L'existence d'un long stade larvaire permet en effet une dispersion plus importante (par les courants marins...) alors que l'incubation des juvéniles induirait une dispersion très faible.
- L'isolement géographique : il contraint les espèces à évoluer dans une zone géographique restreinte, sans qu'elles aient la possibilité de se disperser. Plus la région est isolée, plus le taux d'endémisme sera important.

La majorité des groupes antarctiques présentent un fort taux d'espèces endémiques. Initialement estimé à près de 80 %, le taux d'endémisme serait en réalité plus faible (Griffiths *et al.*, 2009), avoisinant les 50 % en moyenne (56% chez les bryozoaires cheilostomes, 47% chez les cyclostomes, 54% chez les céphalopodes, 43% chez les bivalves, 74% chez les gastéropodes, 55% chez les pycnogonides, 44% chez les ascidies et 66 % chez les oursins).

L'isolement géographique, océanographique et climatique de l'océan Austral semble avoir favorisé l'évolution d'espèces endémiques. L'impact de cet isolement sur les espèces a sans doute été d'autant plus marqué que de nombreuses espèces ne présentent pas de stades larvaires planctoniques au cours de leur développement et ont donc des capacités de dispersion limitées (Poulin *et al.*, 2002). Pour les espèces antarctiques, le moteur principal de dispersion est le CCA (White, 1984 ; Arntz *et al.*, 1997) qui véhicule les larves. Au contraire, le Front Polaire constitue une barrière climatique qui restreint cette dispersion à l'océan Austral (Battaglia *et al.*, 1997), et favorise ainsi le phénomène d'endémisme à l'échelle de l'océan.

3.1.2. Adaptation aux conditions polaires

Les organismes benthiques antarctiques ont su s'adapter aux conditions extrêmes de leur environnement en développant au cours de leur évolution un ensemble de particularismes écologiques et physiologiques.

- Une stratégie de reproduction spécifique : un nombre important d'espèces d'invertébrés marins ont un développement direct sans stade larvaire, les femelles incubant les oeufs et les juvéniles. Ce mode de reproduction « protecteur » serait interprété comme une adaptation aux variations saisonnières de la production primaire (Thorson, 1950) et aux faibles températures qui diminuent la disponibilité alimentaire pour le développement des organismes (Knox, 2007).
- Une croissance lente et une grande longévité : dans différents groupes taxonomiques (e.g. Pycnogonides et éponges-Arnaud, 1974, amphipodes-De Broyer, 1977), il a été observé une relation entre une faible vitesse de croissance et une grande longévité, relation qui favoriserait à terme l'apparition du « gigantisme ». Ces organismes, anormalement grands seraient moins impactés par la prédation ou la compétition inter-spécifique (e.g. l'étoile de mer *Odontaster validus* pourrait vivre jusqu'à 100 ans et des âges de plusieurs siècles ont été avancés pour les grandes éponges hexactinellides – Pearse, 1965).
- Des adaptations métaboliques au froid : certaines espèces ont mis en place un système d'« anti-gel » qui permet de favoriser la circulation des fluides internes malgré les températures négatives de l'eau de mer. Ce mécanisme, bien décrit chez les poissons (Patarnello *et al.*, 2011), est peu documenté chez les invertébrés marins (Knox, 2007). Cziko *et al.* (2005) auraient cependant observé la sécrétion de substances « anti-gels » chez des échinodermes vivant dans des cavités glaciaires.

3.2. Les échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids

Les oursins sont bien représentés dans les communautés benthiques antarctiques, en termes de fréquence, d'abondance et de richesse spécifique. Ils sont fréquemment collectés aussi bien à de faibles profondeurs que dans les domaines profonds (Arnaud *et al.*, 1998 ; Barnes & Brockington, 2003 ; David *et al.*, 2005a ; Brandt *et al.*, 2007a ; Linse *et al.*, 2008). Avec 80 espèces décrites à ce jour, l'océan Austral est considéré comme un point chaud de diversité pour les oursins. Ces 80 espèces représentent environ 10% de la totalité des espèces d'oursins présentes dans le monde. Elles montrent une grande diversité morphologique (Figure 1.12) et sont caractérisées par un fort taux d'endémisme (66 % des espèces-David *et al.*, 2005a).

Les oursins étant des organismes benthiques très dépendants du substrat sur ou dans lequel ils vivent, leur distribution spatiale est considérée comme très contrainte par la granulométrie des fonds marins et par leur teneur en matière organique, notamment pour les espèces dites « fouisseurs » (Nichols, 1959 ; Kanazawa, 1992). Cependant, la production primaire combinée à d'autres facteurs environnementaux comme la température ou la salinité des eaux sont susceptibles de structurer

également leur distribution (Brey & Clarke, 1993 ; Thrush *et al.*, 2006 ; Troncoso *et al.*, 2007 ; Saiz *et al.*, 2008). L'impact de l'environnement sur les faunes d'oursins fait de ces organismes de bons indicateurs potentiels des conditions environnementales.

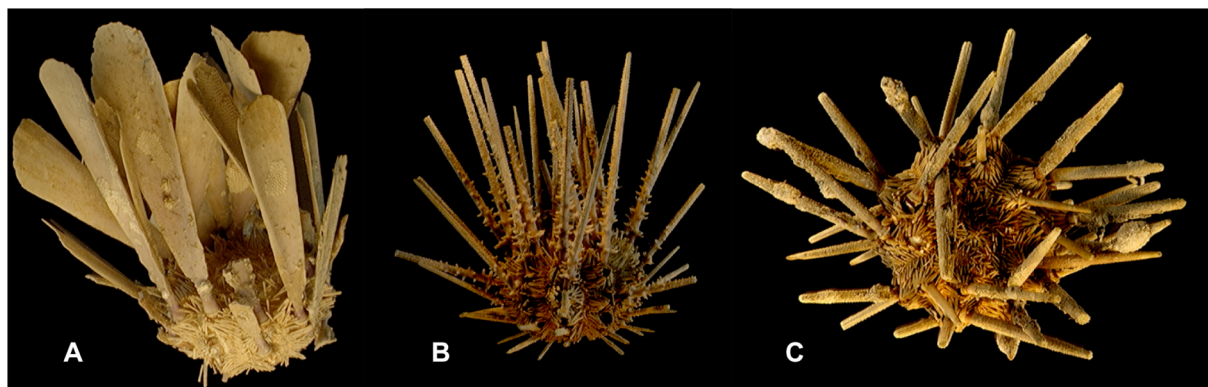


Figure 1.12 : Exemples de morphologies contrastées chez les cidaridés antarctiques (photos : Antarctic Echinoids : An Interactive Database – David *et al.*, 2005a). A) *Notocidaris remigera*, B) *Austrocidaris spinulosa*, C) *Ctenocidaris nutrix*.

3.2.1 Taxonomie

La comparaison du nombre de familles, de genres et d'espèces d'oursins entre les trois grandes régions échantillonnées en dessous de 35°S (Table 1.1) montre une richesse spécifique très contrastée selon les régions, avec une forte richesse au sud de l'Australie / Nouvelle-Zélande (113 espèces) alors que l'Amérique du Sud compte seulement 36 espèces, les eaux antarctiques comptabilisant 82 espèces. La répartition taxonomique de ces espèces est également différente. Les espèces sud-américaines se répartissent en 23 genres (soit en moyenne 1,6 espèces par genre) au sein de 8 ordres, les espèces australo-néo-zélandaises se distribuent en 62 genres (soit en moyenne 1,5 espèces par genre) pour 12 ordres et les espèces antarctiques se répartissent quant à elles en 30 genres (soit en moyenne 2,7 espèces par genre) au sein de 7 ordres.

Ce décompte montre que la plus grande richesse antarctique se situe au niveau spécifique, alors que pour les régions sud-américaines et australo-néo-zélandaises, il y a une forte richesse générique. Il est à noter que la région antarctique possède le plus faible nombre d'ordres également (7), Spatangoida et Cidaroida représentant 64,6 % des espèces d'échinides présentes. Ces deux ordres sont donc en grande partie responsables du grand nombre d'espèces d'oursins présentes en Antarctique par rapport au faible nombre de genres et de familles. Ce particularisme pourrait s'expliquer par un modèle de spéciation de type « creuset d'espèces » (Eastman & Mc Cune, 2000).

Enfin, deux ordres, les Pedinoida et les Salenoida sont présents uniquement dans la région sud de l'Australie / Nouvelle-Zélande, révélant leur affinité subtropicale plutôt que subantarctique et antarctique.

Table 1.1 : Nombre de familles, de genres et d'espèces pour chaque ordre d'échinides dans les trois grandes provinces échantillonnées.

	Sud de l'Australie / Nouvelle-Zélande			Antarctique			Amérique du Sud		
	Famille	Genre	Espèce	Famille	Genre	Espèce	Famille	Genre	Espèce
Arbacioida	1	1	1	1	1	1	1	2	3
Cassiduloida	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Cidaroida	1	10	22	1	5	23	1	4	10
Clypeasteroida	4	6	9	0	0	0	2	3	3
Diadematoïda	2	3	4	0	0	0	1	2	2
Echinoïda	3	9	12	1	3	8	1	2	3
Echinothurioida	2	6	9	1	1	1	0	0	0
Holasteroida	2	2	2	3	11	16	1	2	2
Pedinoïda	1	1	6	0	0	0	0	0	0
Salenoïda	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Spatangoida	6	16	26	1	8	30	2	7	12
Temnopleuroïda	1	6	20	1	1	3	1	1	1
Total	25	62	113	9	30	82	10	23	36

3.2.2. Répartition latitudinale

L'hypothèse selon laquelle la richesse spécifique augmenterait des pôles vers l'équateur est prouvée dans le domaine terrestre (Rosenzweig, 1995) ainsi que dans le domaine marin de l'hémisphère Nord (Clarke & Crame, 1997 ; Rex *et al.*, 1997). Cependant, ce patron très global ne semble pas s'appliquer dans l'hémisphère Sud, ne rendant pas compte des situations très contrastées aussi bien géographiquement (selon les longitudes considérées) que taxonomiquement (selon les groupes considérées). Ainsi, l'accumulation des données provenant de l'océan Austral semble constituer une exception à ce titre, ou tout du moins révéler des patrons contrastés selon les groupes. Ainsi la richesse spécifique des bivalves diminue en s'approchant des hautes latitudes, mais les

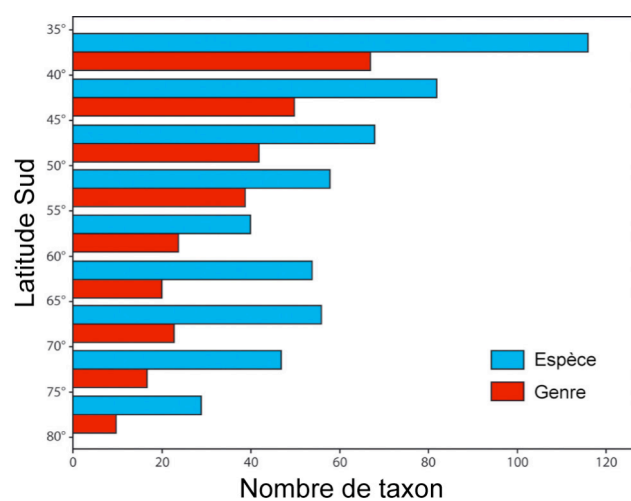


Figure 1.13 : Nombre d'espèces (en bleu) et de genres (en rouge) d'oursins en fonction de la latitude dans l'hémisphère sud.

gastéropodes montrent au contraire un patron inverse avec une augmentation du nombre d'espèces vers l'Antarctique (Linse *et al.*, 2006 ; Griffiths *et al.*, 2009). Les oursins présentent un patron similaire à celui des bivalves avec une diminution de la richesse spécifique et générique en direction des hautes latitudes (Figure 1.13). Il faut cependant remarquer que la richesse spécifique des oursins ne diminue pas de façon homogène mais se stabilise, voire augmente légèrement entre 55°S et 75°S.

Toutefois, ce patron très général reflète mal des contextes extrêmement contrastés entre l'Est et l'Ouest Antarctique, l'Australie étant un « point chaud » de diversité à l'Est, alors que relativement peu d'espèces sont présentes en Amérique du Sud à l'Ouest.

La répartition latitudinale du nombre d'espèces et de genres au sein des grands ordres d'oursins de l'océan Austral montre des distributions de richesse similaires au niveau générique, avec une décroissance vers le Sud, à l'exception d'un seul ordre (Holasteroidea) (Figure 1.14).

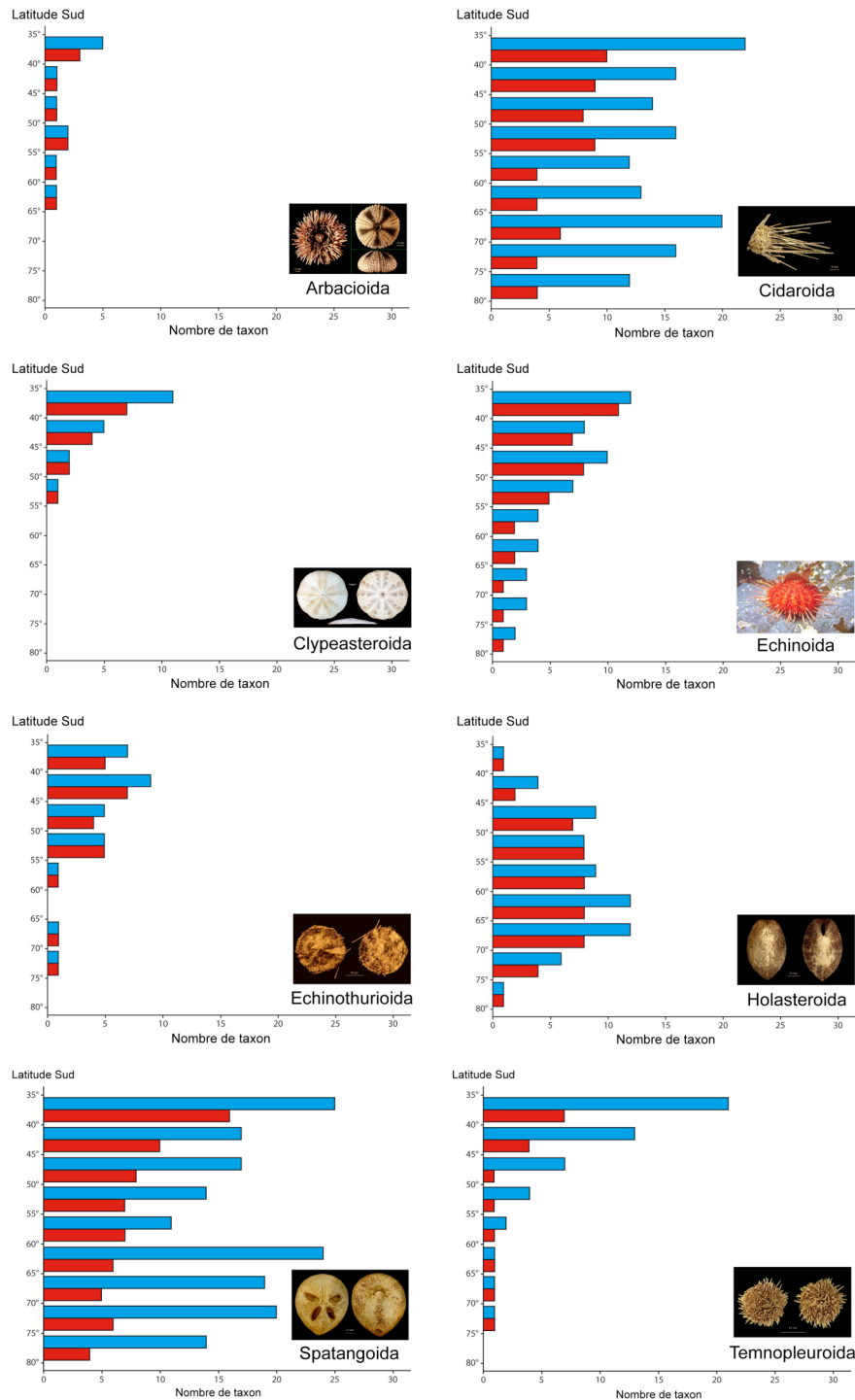


Figure 1.14 : Nombres d'espèces (en bleu) et de genres (en rouge) en fonction de la latitude pour les huit ordres d'échinides les plus représentés dans les zones antarctique, subantarctique et tempérée froide.

Les patrons de richesse spécifique apparaissent plus contrastés. La majorité des ordres (Arbacioida, Clypeasteroida, Echinoida, Echinothurioida et Temnopleuroida) est d'avantage représentée vers les basses latitudes, alors que Cidaroida et Spatangoida montrent un maximum de richesse spécifique à la fois aux hautes et basses latitudes, pour un minimum vers 55° Sud. Cette répartition de la richesse pourrait être expliquée par l'hypothèse selon laquelle l'océan Austral aurait joué le rôle de générateur et de creuset d'espèces pour ces deux ordres. Enfin, l'ordre des Holasteroida présente un patron de répartition des richesses spécifique et générique original, avec un maximum aux alentours du cercle polaire. Cet ordre étant aujourd'hui majoritairement restreint aux domaines abyssal et hadal, ces patrons pourraient être le résultat d'un manque d'échantillonnage en domaine profond aux basses latitudes.

Problématiques

Les échinides sont relativement bien connus et représentés dans l'océan Austral. Cependant, ils ont rarement été utilisés pour des analyses à large échelle.

Les échinides sont-ils de bons candidats pour des analyses macroécologiques et biogéographiques ?

Les données sont-elles suffisamment robustes pour réaliser ce type d'analyses ?

IV. Objectifs de la thèse

L'objectif général de ce travail de thèse est de caractériser les patrons de distribution des espèces d'oursins antarctiques et subantarctiques à l'échelle de l'océan Austral et d'estimer le poids de certains facteurs environnementaux sur les distributions actuelles. L'identification des différents patrons de distribution s'appuie en effet sur la caractérisation des facteurs contrôlant la distribution actuelle des oursins, qu'ils soient environnementaux (biotiques ou abiotiques), historiques ou les deux. L'intérêt de cette démarche est de pouvoir prévoir à terme l'impact potentiel des scénarios climatiques futurs sur les distributions.

Le premier chapitre de la thèse est consacré aux matériels et méthodes utilisés pour analyser et modéliser la distribution des oursins. Ce chapitre décrit le travail de compilation de données « oursin » ainsi que les variables environnementales disponibles et pertinentes à l'échelle de l'océan Austral. Une nouvelle définition des relations entre biorégions antarctiques, subantarctiques et tempérées froides est proposée, les différentes méthodes et paramétrages utilisés sont présentés dans le détail.

Le deuxième chapitre se focalise sur la modélisation des niches écologiques et la caractérisation des paramètres environnementaux influençant les distributions potentielles de deux espèces très répandues dans l'océan Austral, *Sterechinus antarcticus* et *S. neumayeri*. L'analyse des distributions modélisées et leur comparaison avec les distributions connues sont discutées à l'aide de nos connaissances actuelles sur l'écologie et l'histoire évolutive des deux espèces. Ce travail a fait l'objet d'un article soumis à *Ecography*.

La modélisation des niches écologiques de plusieurs espèces d'oursins antarctiques est présentée dans le troisième chapitre. La comparaison des distributions potentielles permet d'identifier les principaux patrons de distribution des faunes d'échinides antarctiques, ainsi que les facteurs environnementaux essentiels qui participent à la structuration de ces faunes.

Le quatrième et dernier chapitre présente une nouvelle analyse biogéographique de l'océan Austral qui s'appuie sur la comparaison des faunes d'échinides entre biorégions. Cette biogéographie est la première à utiliser les oursins comme modèle d'assemblage faunique. Les affinités fauniques identifiées entre biorégions sont également analysées au travers d'une étude comparative de trois groupes phylogénétiquement éloignés (oursins, bivalves et gastéropodes). Ces résultats sont comparés à ceux de précédentes études, portant notamment sur les bivalves et les gastéropodes. Ce travail a également fait l'objet d'un article soumis à *Global Ecology and Biogeography*.

Ce manuscrit se termine par une conclusion générale qui résume les principaux résultats obtenus à l'aide des différentes analyses utilisées et reprend les différentes problématiques abordées en tentant d'y apporter des réponses.

CHAPITRE 1

MATERIELS ET METHODES

La définition des patrons de distribution des êtres vivants à vaste échelle spatiale (y compris globale) est l'un des objectifs premiers de la **macroécologie**. L'émergence de cette discipline découle du besoin de quantifier et d'expliquer ces patrons globaux (Brown, 1995). La base de la macroécologie est la **biogéographie** qui permet l'étude des relations géographiques et historiques entre et au sein des groupes d'organismes (Kaiser *et al.*, 2005). Elle s'appuie sur l'identification et la caractérisation des regroupements géographiques des espèces et des conditions environnementales (contexte physique, chimique et biologique) qui les différencient. De nombreux outils analytiques sont à la disposition de ces disciplines pour contribuer à la description, à la mesure et à la modélisation de ces patrons. Dans ce travail, les analyses macroécologiques sont abordées selon deux approches différentes (Figure 2.1).

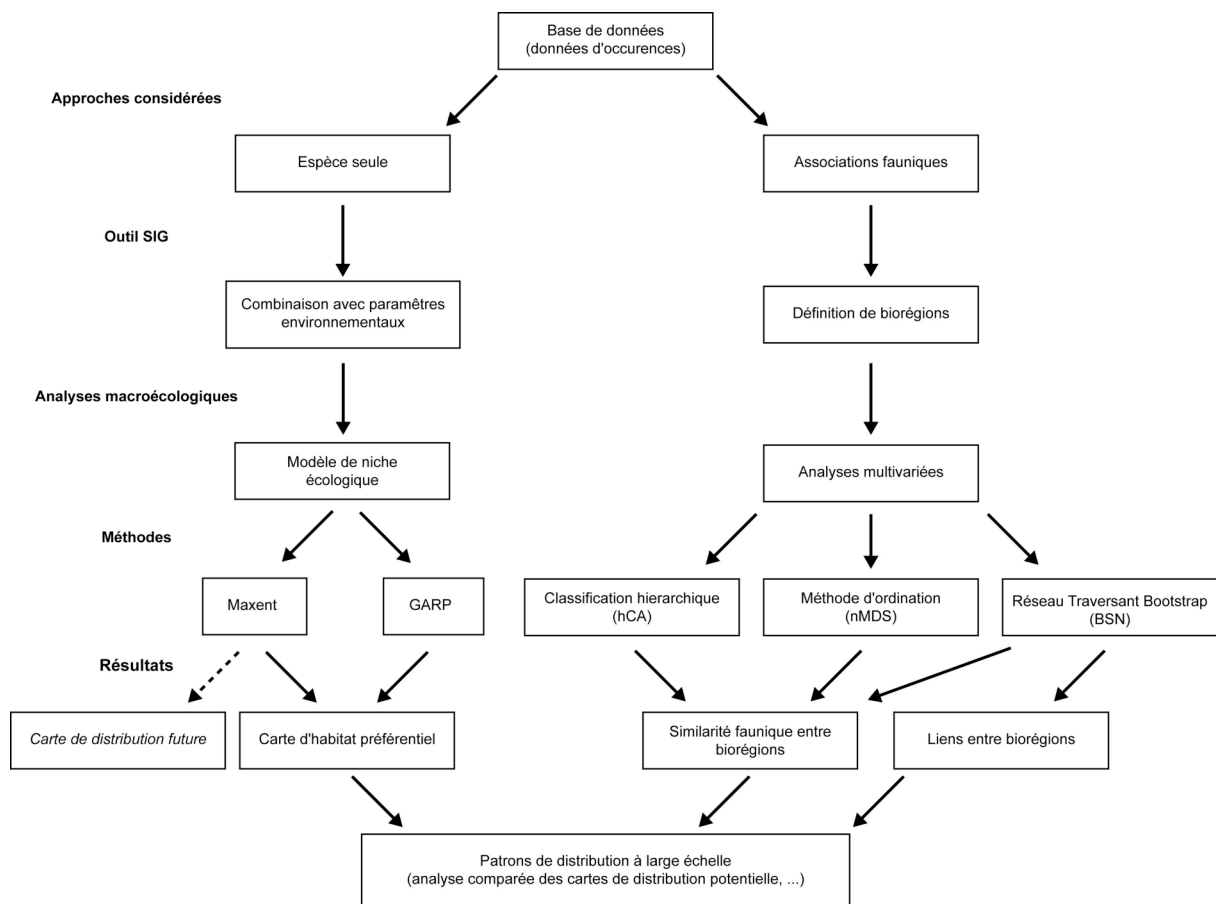


Figure 2.1 : Schéma synthétisant les deux approches possibles pour les analyses macroécologiques avec les méthodes et les résultats découlant de chacune d'elles.

La première consiste en une approche espèce par espèce avec la réalisation de **modèles de niche écologique** qui combinent des occurrences (présence de l'individu) avec des paramètres environnementaux. Le but de cette modélisation est de prédire le **contexte environnemental adéquat pour une espèce** en fonction des paramètres écologiques disponibles (Phillips *et al.*, 2006). Le modèle de niche écologique peut alors être défini comme une approximation de la niche écologique théorique

(ou fondamentale), caractérisant l'ensemble de toutes les conditions environnementales permettant la survie et le développement à long terme de l'espèce (Hutchinson, 1957).

La seconde approche est basée sur les associations fauniques entre différentes biorégions (régions définies par leur contenu faunique) avec des analyses multivariées décrivant les similarités taxonomiques entre ces différentes biorégions. Elles permettent de décrire les relations inter-régionales afin de comprendre les motifs d'organisation biogéographique et faire le parallèle entre l'évolution d'une ou plusieurs espèces avec l'histoire géologique et paléogéographique d'une région (biogéographie historique).

Ces études doivent cependant s'appuyer sur une base de données solide et fiable afin d'obtenir des résultats robustes et interprétables. Ce chapitre détaille **le processus d'élaboration de la base de données sur les échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids ainsi que sa fiabilité pour ce type d'étude**. Une définition possible des biorégions antarctiques, subantarctiques et tempérées froides est apportée ainsi que la description et le paramétrage des méthodes utilisées pour les analyses biogéographiques et macroécologiques.

I. La base de données pour les échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids

1.1. La base de données initiale : *Antarctic echinoids: an interactive database*

Les connaissances acquises sur les oursins antarctiques depuis 150 ans ont déjà fait l'objet d'un travail de synthèse (David *et al.*, 2005b) associé à une base de données : *Antarctic echinoids: an interactive database* (David *et al.*, 2005a). Cette base de données, réalisée sous le logiciel 4D, répertorie la majorité des oursins récoltés lors des expéditions antarctiques antérieures à 2003. Chaque échantillon recensé est accompagné d'informations sur sa taxonomie (espèce, genre, famille...), sa source (expédition, date de récolte, bateau...) et sa localisation de collecte (coordonnées, quadrats, profondeur). La base publiée en 2005 totalise 1581 enregistrements distribués entre 70 et 45 degrés de latitude sud.

Suite à la publication, la base de données fut mise à jour par Thérèse Choné avec des données provenant essentiellement de l'Ouest Antarctique, d'Argentine et du Chili, élargissant le cadre d'étude à la zone tempérée froide d'Amérique du Sud. Cette mise à jour augmenta la base de données de 448 enregistrements, soit un total de 2029 données disponibles.

1.2. Modifications de la base de données

1.2.1. Vérifications et corrections des enregistrements erronés

Le premier travail accompli dans le cadre de cette thèse a été la vérification des enregistrements de cette base de données. Plusieurs erreurs de saisie des coordonnées ont été corrigées (les cas les plus flagrants étant les échantillons se localisant sur le continent ou hors de la zone d'étude). La base de données comportait également des prélèvements non géoréférencés (région ou localité indiquant le lieu d'échantillonnage). Des coordonnées moyennes ont donc été ajoutées afin de pouvoir utiliser ces échantillons dans les différentes analyses (coordonnées extraites de Google Earth selon les indications sur la localité). Suite à ces modifications, la base de données a été portée à 2047 enregistrements.

2.2.2. Ajouts de nouvelles données antarctiques, subantarctiques et tempérées froides

Ce travail de thèse a permis de mettre à jour la base de données, élargissant le cadre d'étude aux zones tempérées froides avec une limite latitudinale de 35° Sud. Cette limite correspond à la position de la Convergence Sub-tropicale (Tchernia, 1980 ; Knox, 1983) pouvant définir la limite théorique entre les espèces tropicales et les espèces tempérées froides, ces dernières étant susceptibles d'inter-agir avec les espèces antarctiques dans un scénario de réchauffement climatique global ou d'avoir une histoire commune avec celles-ci. La recherche de données s'est donc focalisée sur différentes régions :

(1) L'océan Austral avec la détermination et la vérification des échantillons collectés lors des missions antarctiques postérieures à 2003, permettant la densification des données pour les zones faiblement échantillonnées comme les côtes orientales de l'Antarctique, la mer de Bellingshausen et celle d'Amundsen (Clarke *et al.*, 2007 ; Griffiths, 2010).

(2) L'Amérique du Sud, dans la continuité du travail de Thérèse Choné, avec l'ensemble des expéditions argentines dont le matériel est stocké au *Museo Argentino de Ciencias Naturales* (Buenos Aires-ARG).

(3) La Nouvelle-Zélande et le sud de l'Australie avec la détermination et la vérification d'échantillons de différentes collections (*Australian Museum*, Sydney-AUS ; *Melbourne Museum*, Melbourne-AUS ; *NIWA*, Wellington-NZ) qui sont autant de données géoréférencées. Ce travail de vérification a permis l'état des lieux de la systématique des espèces d'oursins de l'Amérique du Sud, de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande, de mettre en évidence trois nouvelles espèces néo-

zélandaises (*Brissopsis* nov.sp., *Paleotrema* nov.sp. et *Plexechinus* nov.sp.) ainsi que de nouvelles distributions pour certaines espèces (*Aporocidaris milleri*, *Hemiaster expergitus*, *Pseudechinus albocinctus*, *P. huttoni* et *P. novaezealandiae*).

Toutes les missions répertoriées et enregistrées sont listées dans la table 2.1. La nouvelle base de données répertoriant les oursins collectés en dessous de 35° Sud compte 6163 occurrences soit environ quatre fois plus que la base initiale (Figure 2.2). L'ensemble de la base de données se trouve en Annexe 1 avec toutes les informations liées à l'échantillonnage de chaque prélèvement. La totalité de ces données « oursins » continuera d'alimenter le portail international en ligne SCAR-MarBIN (<http://www.scarmarbin.be>) qui compile les informations existantes sur la biodiversité marine antarctique.

Ce travail, au-delà des nouveaux enregistrements dans la base de données, aboutira à la réalisation d'un catalogue comprenant des clefs de détermination et une description de chacune des espèces antarctiques, subantarctiques et tempérées froides (distribuées en dessous de 35° Sud) complétée par des informations écologiques et des illustrations.

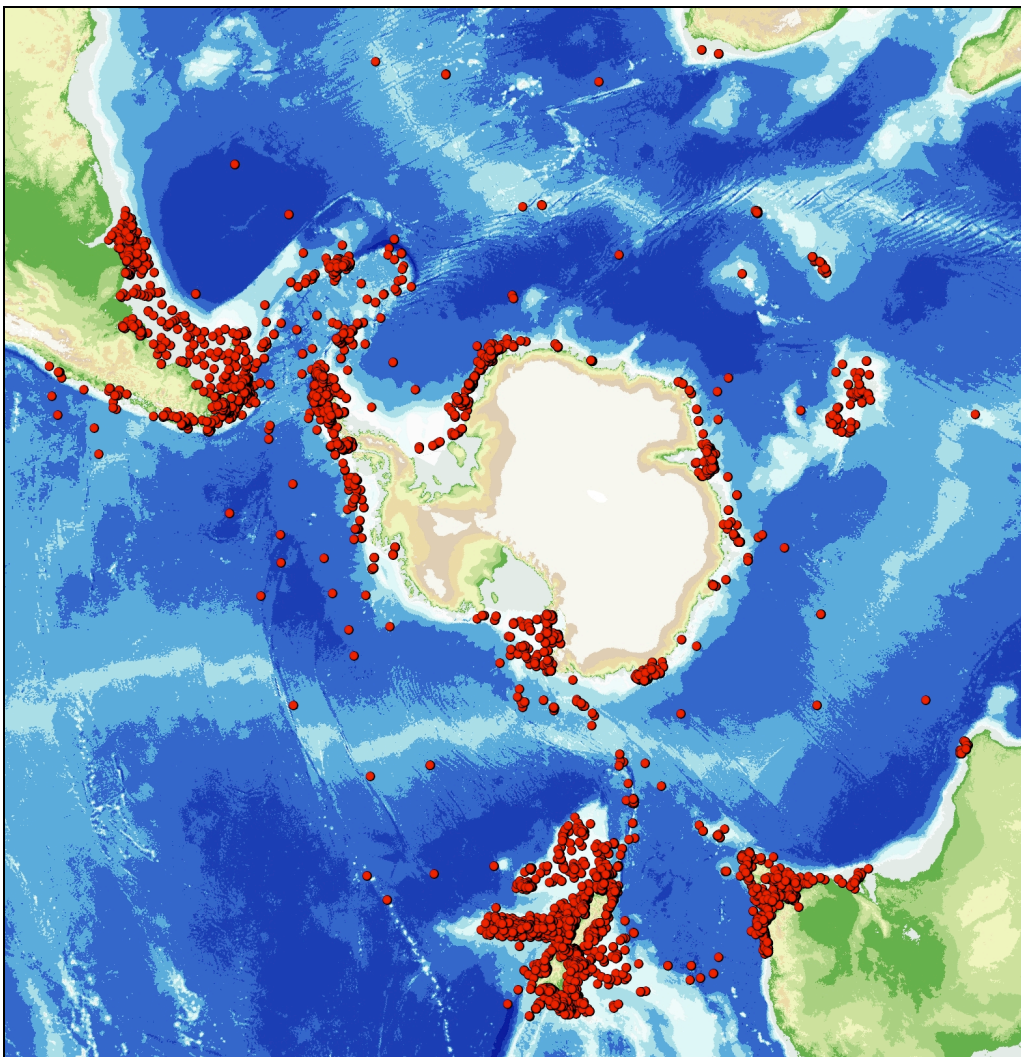


Figure 2.2 : Distribution des 6163 points géoréférencés de la base de données des échinides antarctiques, subantarctiques et des régions tempérées froides d'Amérique du Sud, d'Australie et de Nouvelle-Zélande.

Table 2.1 : Liste des expéditions intégrées dans la base de données.

Expéditions	Années de collecte	Bateaux	Références ou collections	Nombre d'occurrences
Expédition de l'A. Gardella	/	A. Gardella	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires	1
Expédition du Mafri	/	Mafri	Melbourne Museum-Melbourne	7
Expéditions du Challenger	1873-1876	Challenger	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	32
Expédition Française pour le passage de Vénus	1874	Vénus	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	1
Expéditions de la Gazelle	1874-1876	Gazelle	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	1
Expéditions argentines	1881-1966	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	60
Collections du Museo Argentino de Ciencias Naturales	1881-1975	/	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires	117
Expédition de l'Albatros	1888	Albatros	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	10
Expéditions du l'A. Mackinlay	1895-1974	A. Mackinlay	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	6
Expéditions antarctiques belges	1897-1967	Belgica	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	29
Expédition de la Thetis	1898	Thetis	Australian museum-Sydney	3
Deutsche Tiefsee expeditionen	1898-1899	Váldívia	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	15
British Antarctic expeditions	1898-1910	Southern Cross, Nimrod, Terra Nova	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	10
Deutsche Südpolar expeditionen	1901-1903	Gauss	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	13
Swedish South Polar expeditions	1901-1903	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	28
National Antarctic expeditions	1901-1904	Discovery	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	4
Expéditions Antarctiques Ecosais	1903-1904	Scotia	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	10
1ère expédition Antarctique Française	1903-1905	Français	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	1
Expéditions du Bahia Blanca	1904-1993	Bahia Blanca	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	51
2ème expédition Antarctique Française	1908-1910	Pourquoi pas	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	14
Collections de l'Autralian Museum	1908-1999	/	Australian museum-Sydney	283
Expéditions de l'Endeavour	1909-1914	Endeavour	Australian museum-Sydney	49
Expéditions de l'Aurora Australis	1911-1914	Aurora Australis	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005) ; Australian Museum-Sydney	61
Expéditions du Patria	1914-1924	Patria	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	9
Expéditions de l'Independencia	1916-1920	Independencia	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	4
Expéditions du Comodoro Rivadavia	1916-1940	Comodoro Rivadavia	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	5
Expéditions du San Luis	1920-1943	San Luis	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	49
Norwegian whaling station	1922-1923	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	2
Expéditions du Goonabee	1922-1924	Goonabee	Australian museum-Sydney	4
Swedish whaling trip	1924	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	2
Expéditions de l'Undine	1924-1931	Undine	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	43

Table 2.1 (suite) : Liste des expéditions intégrées dans la base de données.

Expédition de la Fragata Sarmiento	1925	Fragata Sarmiento	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	2
Expédition du Teimelche	1925	Teimelche	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	2
Expéditions du Discovery	1925-1935	Discovery	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	80
Expéditions du Vema	1925-1962	Vema	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	82
Norwegian Antarctic expéditions	1927-1928	Norvegia	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	4
Expéditions du Maneco	1928-1946	Maneco	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires ; Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	29
BANZAR	1929-1931	Discovery	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	43
Expéditions du Presidente Mitre	1935-1958	Presidente Mitre	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires	7
Expédition du Madryn	1944	Madryn	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires	4
Seaver expédition	1948	Seaver	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires	1
The Chatham Islands expedition	1954	Alert	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	27
Expéditions russes	1955-1976	Ob, Mendelejev	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	16
Collections de la NIWA	1955-2009	/	National Institut of Water and Atmospheric researches-Wellington	1491
Gough Island Survey	1956	/	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	1
Benthos cruises	1956-1962	Viti, Taranui	McKnight, 1969	319
Royal Society expéditions Southern Chile	1958-1959	/	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	10
Deep Freeze Operation	1958-1966	Glacier, Atka, Westwind, Burton Island, Edisto, Northwind, Staten Island, Eastwind	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	86
HMNZS	1959-1962	Rotoiti, Wilhoiti, Endeavour, Taranui	Pawson, 1968 ; Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	45
Expédition de la Calypso	1961-1962	Calypso	MNHN-Paris	11
12ème expédition Antarctique Française en Terre Adélie	1961-1963	/	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	6
Expéditions chiliennes	1961-1972	/	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	6
Expéditions de l'Eltanin	1962-1972	Eltanin	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	233
NZOI expéditions	1963-1984	/	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005) ; McKnight, 1968	29
CSIRO Fisheries	1964	Gascoyne	Australian museum-Sydney	2
Crib Point benthic surveys	1964-1965	CPSB	Melbourne Museum-Melbourne	12
Collection du Melbourne Museum	1964-2007	/	Melbourne Museum-Melbourne	25
Expédition du Capitain Canepa	1966	Capitain Canepa	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires	1
Expédition du Walther Herwig	1966	Walther Herwig	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	19
NZOI archibenthal collections	1966	/	McKnight, 1968	16
Collections Universitat Hamburg	1968	/	Universitat Hamburg-Hamburg	1
11th Soviet Cruise	1968-1972	Akademik Kurchatov	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	17
Expédition du Hero	1969-1973	Hero	Antarctic Echinoids Database (David et al., 2005)	165
Westport Bay Environment Study Benthic Surveys	1969-1973	/	Melbourne Museum-Melbourne	51

Table 2.1 (suite) : Liste des expéditions intégrées dans la base de données.

Expédition du Penghana	1970-1972	Penghana	Australian museum-Sydney	3
16th Soviet Antarctic expedition	1971-1972	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	1
Expédition du Kapala	1971-1988	Kapala	Australian museum-Sydney	34
University of Cape Town Survey's	1971-1989	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	2
Expédition du Northwind	1972	Northwind	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires	1
Santa Cruz expedition	1972	Santa Cruz	Museo Argentino de Ciencias Naturales-Buenos Aires	1
Kerguelen 72/74	1972-1974	Japonaise	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	5
Expédition du Kimbla	1973	Kimbla	Melbourne Museum-Melbourne	31
MD03	1974	Marion Dufresne	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	30
MD04	1975	Marion Dufresne	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	19
MD08	1979	Marion Dufresne	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	9
Victoria Institute of Marine Sciences investigations	1979-1983	/	Melbourne Museum-Melbourne	75
Expédition polonaise	198?	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	4
MD24	1980	Marion Dufresne	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	3
MD30	1982	Marion Dufresne	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	11
Antarktis I	1983	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005) ; Universität Hamburg-Hamburg	25
Antarktis II	1984	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005) ; Universität Hamburg-Hamburg	11
Expéditions du Southern Surveyor	1984-2007	Southern Surveyor	Melbourne Museum-Melbourne ; Australian museum-Sydney	146
Antarktis III	1985	Polarstern	Universität Hamburg-Hamburg	1
MD42	1985	Marion Dufresne	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	11
ANARE	1985-1997	Nella Dan, Aurora Australis, Hobart	Melbourne Museum-Melbourne	170
86/11	1986	/	Universidad de Malaga-Malaga	48
Antarktis V	1986	Polarstern	Universität Hamburg-Hamburg	11
Expédition du Franklin	1986	Franklin	Australian museum-Sydney	5
CSIRO Marine Researches	1986-2005	Hobart	Melbourne Museum-Melbourne	10
Australian Antarctic Division	1987	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	13
Expédition du Soela	1987	Soela	Australian museum-Sydney	1
BENTHADEL	1987-1996	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	8
Antarktis VI	1988	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005) ; Universität Hamburg-Hamburg	22
Antarktis VII (Epos III)	1989	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	98
Antarktis IX	1991	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005) ; Universität Hamburg-Hamburg	52
Antarktis X	1992	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	2
Expédition du Tasmanian Enterprise	1993	Tasmanian Enterprise	Australian museum-Sydney	1
Expéditions italiennes	1993-2000	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	19

Table 2.1 (suite) : Liste des expéditions intégrées dans la base de données.

Bentart 94	1994	Hespérides	Universidad de Malaga-Malaga	28
Expédition du Victor Hensen	1994	Victor Hensen	Arniz & Gorny, 1996	70
Bentart 95	1995	Hespérides	Universidad de Malaga-Malaga	50
CIMAR-Fiordo III	1995	Vidal Gormaz	Mutschke & Rios, 2006	6
Antarktis XIII	1996	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005) ; Universität Hamburg-Hamburg	58
Gebrap 96	1996	/	Universidad de Malaga-Malaga	9
CIMAR-Fiordo VII	1997	Vidal Gormaz	Rios <i>et al.</i> , 2005	9
Expédition du Tangaroa	1997-2009	Tangaroa	Australian museum-Sydney ; National Institut of Water and Atmospheric researches-Wellington	272
Antarktis XV	1998	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005) ; Universität Hamburg-Hamburg	112
JR 37	1998	James Clark Ross	British Antarctic Survey-Cambridge	8
Lamos PS61	1998	/	Universität Hamburg-Hamburg	32
CIEMAR	1999-2000	Hespérides	Universidad de Malaga-Malaga	8
Antarktis XVII	2000	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	24
Antarktis XIX	2002	Polarstern	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	98
Expéditions du Baragula et du Sula	2002-2004	Baragula, Sula	Australian museum-Sydney	5
Antarktis XXI	2003	Polarstern	Universität Hamburg-Hamburg	23
Bentart 03	2003	Hespérides	Universidad de Malaga-Malaga	38
Expédition italo-néo-zélandaise	2004	/	Antarctic Echinoids Database (David <i>et al.</i> , 2005)	33
Antarktis XXII (ANDEEP 3)	2005	Polarstern	Universität Hamburg-Hamburg	12
Bentart 06	2006	Hespérides	Universidad de Malaga-Malaga	32
Expédition du DAP Mares	2006	DAP Mares	Université de Bourgogne-Dijon	4
JR 144 (Bioppearl I)	2006	James Clark Ross	British Antarctic Survey-Cambridge	40
Antarktis XXIII	2007	Polarstern	Universität Hamburg-Hamburg	107
CEAMARC V3	2007	Aurora Australis	Université de Bourgogne-Dijon	160
Antarktis XXIV	2008	Polarstern	Universität Hamburg-Hamburg	7
ECOS-INACH	2008	/	Université de Bourgogne-Dijon	3
JR 179 (Bioppearl II)	2008	James Clark Ross	British Antarctic Survey-Cambridge	48
JR 230	2009	James Clark Ross	British Antarctic Survey-Cambridge	92
ChEsSo	2009-2010	James Clark Ross	British Antarctic Survey-Cambridge	5

1.3. Fiabilité de la base de données

La question de la représentativité et de la fiabilité des données d'incidence (occurrences) peut se poser dans le cadre d'analyses macroécologiques et biogéographiques à large échelle. Pour réduire les différents biais (pouvant être causés par les problèmes d'identification, d'échantillonnage...), plusieurs principes peuvent être appliqués (Escarguel, 2008).

(1) *S'assurer de la concordance taxonomique et de l'homogénéité systématique* (Escarguel, 2008).

La systématique des oursins antarctiques et subantarctiques est relativement robuste avec des clefs de détermination précises (Mortensen, 1928 ; 1935 ; 1943 ; 1950 ; 1951 ; David *et al.*, 2005a). Les échantillons intégrés dans la base de données ont fait l'objet de vérifications systématiques et de déterminations s'appuyant sur ces clefs reconnues. Pour les échantillons qui n'ont pas pu être mis à disposition, une vérification des auteurs de la détermination a été effectuée pour valider la fiabilité de l'information. **La base de données est donc la plus homogène possible en terme de systématique.**

(2) *Travailler sur des données d'incidence (présence/absence) plutôt que d'abondance, plus sensibles aux biais écologiques et d'échantillonnage* (Escarguel, 2008).

La base de données ne prend pas en compte l'abondance des organismes. L'abondance fut immédiatement écartée en raison de l'hétérogénéité des protocoles d'échantillonnage pratiqués lors des récoltes (utilisation de différents types et tailles de chaluts, récoltes en plongée bouteille, etc...) pouvant influencer le nombre d'individus de chaque échantillon. Cette information d'abondance étant jugée trop sensible au type d'échantillonnage et à la conservation des échantillons, **les analyses sont basées exclusivement sur des données d'incidence.**

Il faut donc préciser que les enregistrements de la base de données doivent être considérés comme **des données de « présence seule »**. La notion d'absence est assez équivoque et dans la pratique, les données d'absence sont souvent citées comme indisponibles ou sont ignorées. L'absence d'une espèce peut être interprétée de différentes manières selon l'échelle d'étude et l'échantillonnage (Figure 2.3). Dans les trois cas décrits dans cette figure, le résultat à l'échelle de la zone d'étude totale montre l'absence de l'espèce 2. Détaillons les trois cas :

- *Cas n°1* : La zone d'étude a totalement été échantillonnée et l'espèce 2 n'a pas été collectée. Nous pouvons donc conclure que l'espèce 2 est réellement absente de la zone d'étude.
- *Cas n°2* : La zone d'étude est partiellement échantillonnée et seule l'espèce 1 est collectée alors que l'espèce 2 est présente. A l'échelle globale (ici la totalité de la zone d'étude),

l'espèce est considérée absente. Ce cas peut se produire pour des espèces ou des communautés fonctionnant en *patch*, c'est-à-dire en regroupement très localisé, déjà observé dans l'océan Austral (Gutt, 2000). Ce cas peut également être causé par un biais d'échantillonnage dû à la technique de collecte qui échantillonne plutôt l'espèce 1 que l'espèce 2. Le problème soulevé ici est un problème d'échelle d'étude. Localement, l'espèce 2 est réellement absente (sur la zone échantillonnée). A l'échelle globale, elle est présente mais non échantillonnée.

- Cas n°3 : La zone d'étude n'est pas échantillonnée. Il est donc impossible de savoir si l'espèce est présente ou absente.

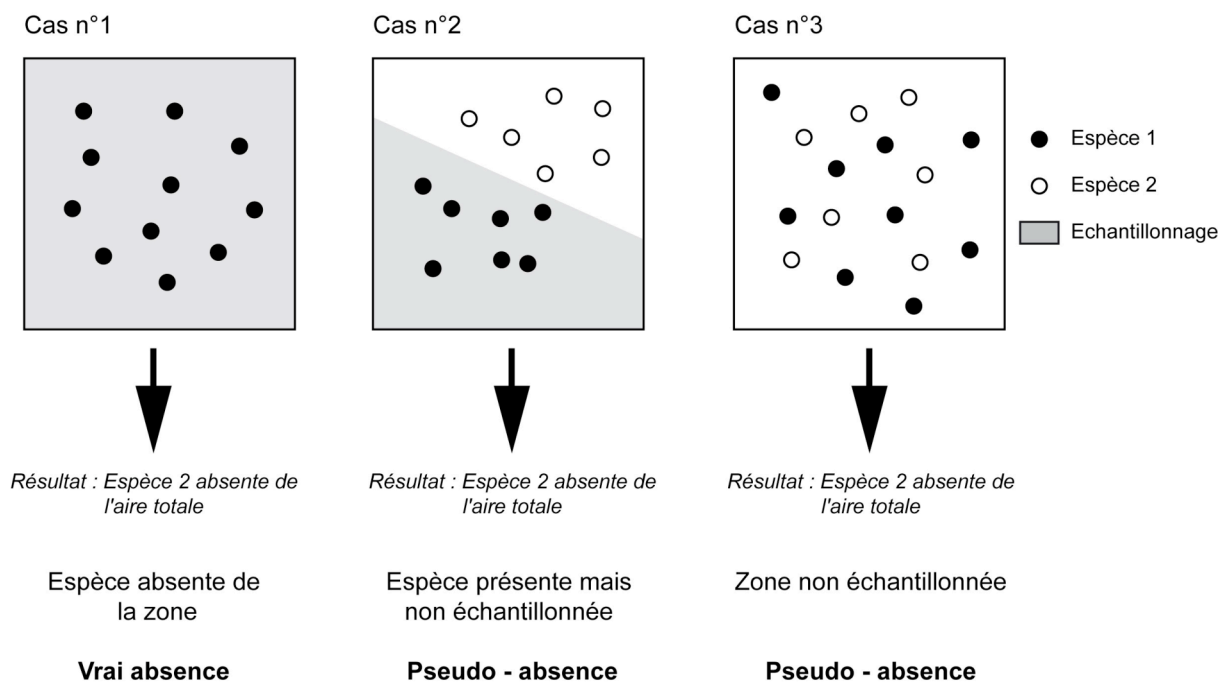


Figure 2.3 : Schéma représentant les trois cas où l'absence d'une espèce peut être observée.

La véritable absence de l'espèce se rencontre seulement dans le cas n°1 qui est le cas idéal mais rarement observé dans les études à l'échelle globale. Ces dernières se basent généralement sur des données provenant d'expéditions de recensement d'espèces sans protocole d'échantillonnage précis qui vont alimenter les collections muséales et les bases de données associées (Elith *et al.*, 2006), ne donnant aucune information sur l'absence. La disponibilité et la validité de ces données d'absence sont souvent discutées (Anderson *et al.*, 2003 ; Elith *et al.*, 2006 ; Phillips *et al.*, 2006) et plusieurs méthodes ont découlé de ce questionnement (Elith *et al.*, 2006 pour une *review*). **Les analyses sur les données de « présence seule » permettent donc d'optimiser ce type de données qui sont les plus fréquemment utilisées dans les études macroécologiques.**

(3) *Avoir une homogénéisation de l'échantillonnage sur toute la zone d'étude (Phillips et al., 2006).*

Ces problèmes ont déjà été soulevés à de nombreuses reprises et peuvent influencer sur certains résultats (Stockwell & Peterson, 2002 ; Pearce & Boyce, 2006). Les premières études biogéographiques de l'océan Austral (Ekman, 1935 ; 1953 ; Powell, 1965) ont, par exemple, été influencées par les biais d'échantillonnage. À titre d'exemple, la subdivision du plateau continental antarctique en plusieurs unités biogéographiques a été interprétée comme le résultat pour partie d'un manque d'échantillonnage de certaines zones plutôt que de réelles discontinuités fauniques (Clarke, 2008). L'océan Austral est l'une des régions les plus difficiles à échantillonner du fait des conditions climatiques extrêmes et de son isolement géographique. Les données disponibles sont donc forcément dépendantes du nombre d'expéditions et des lieux de récolte. Les mers de Bellingshausen et d'Amundsen sont des régions très peu échantillonnées comparées à la mer de Weddell et la mer de Ross, ce qui pose la question de l'homogénéité de l'échantillonnage en Antarctique. Plusieurs expéditions ont eu pour objectif de réduire le manque d'information disponible sur certaines régions (missions JR144 (2006), JR 179 (2008) et JR 230 (2010) pour les mers de Bellingshausen et d'Amundsen ; mission Antarktix XXII (2005) pour les régions profondes). Dans ce travail de thèse, une compilation de toutes les données disponibles sur les oursins a été faite pour réduire au maximum ce biais. **La compilation de ces données est la plus complète possible et apporte une couverture d'échantillonnage la plus homogène possible pour les oursins antarctiques, subantarctiques et tempérés froids de l'Amérique du Sud, de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande.**

L'application de ces différents principes permet d'obtenir une base de données suffisamment fiable pour différentes analyses macroécologiques et biogéographiques. Celle-ci peut devenir une base de travail certaine pour des analyses à l'échelle de l'océan Austral comme la base de données sur les bivalves et les gastéropodes antarctiques SOMBASE (Southern Ocean Mollusc Database-Griffiths *et al.*, 2003).

II. Les paramètres environnementaux

Un travail a été effectué afin de rassembler des informations environnementales existantes à l'échelle de l'océan Austral. Un catalogue de 110 variables a été construit, regroupant la quasi-totalité des données valides pour une étude à cette échelle (Annexe 2). Dans ce catalogue, 18 variables ont été sélectionnées du fait de leur importance reconnue par l'écologie des oursins et de leur impact sur les distributions. La plupart de ces variables sont déclinées suivant les saisons (estivale et hivernale) mais pour certaines, seule l'information estivale est disponible. Dans un souci d'homogénéité, seules les

informations estivales seront utilisées pour les analyses, ramenant le nombre de variables à 13 (11 variables continues et 2 variables catégorielles).

Les variables continues ont fait l'objet d'une analyse de corrélation (coefficient de Spearman) (Table 2.2). Une corrélation trop importante entre les variables utilisées peut nuire à la qualité des analyses, les modèles de niche écologique offrant de meilleurs résultats si les paramètres sont peu corrélés (Phillips *et al.*, 2006). Dans ce travail, si deux variables possèdent une valeur de corrélation supérieure à 0,80, l'une des deux est exclue de l'étude.

Table 2.2 : Matrice de corrélation entre les variables environnementales continues calculée avec le coefficient de Spearman. 1-Concentration en chlorophylle-a ; 2-Profondeur ; 3- Salinité du fond marin ; 4-Concentration en oxydes d'azote des eaux de surface ; 5-Couverture de glace ; 6-Température des eaux de surface ; 7-Température des eaux de fond ; 8-Concentration en silicium des eaux de surface ; 9-Pente ; 10-Rayonnement solaire ; 11-Concentration en oxygène des eaux de surface. Les valeurs en gras montrent une corrélation des variables (supérieur à 0,80).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	0,48									
3	-0,27	-0,40								
4	-0,12	0,02	0,15							
5	0,24	0,18	0,04	0,38						
6	-0,24	-0,30	-0,06	-0,79	-0,62					
7	-0,03	0,03	-0,24	-0,19	-0,13	0,23				
8	0,37	0,40	-0,08	0,50	0,76	-0,83	-0,18			
9	-0,08	-0,02	0,10	0,00	-0,06	0,06	0,02	-0,07		
10	-0,16	-0,19	-0,02	-0,72	-0,50	0,86	0,20	-0,68	0,08	
11	0,29	0,29	0,06	0,71	0,58	-0,96	-0,22	0,80	-0,06	-0,82

Le choix de la variable à exclure se fait ensuite en fonction de la disponibilité des informations fournies par les projections climatiques futures qui s'appuient sur les scénarios de réchauffement climatique. C'est dans cette optique que la concentration en oxygène, silicium et le rayonnement solaire, tous trois fortement corrélés à la température des eaux de surface (respectivement $r_s = -0,96$, $-0,83$ et $0,86$) ont été exclus de l'analyse au profit de cette dernière dont les valeurs futures ont déjà été simulées (Feldman & McClain, 2010).

Dix variables environnementales ont été retenues pour les analyses macroécologiques (Table 2.3). Ces variables donnent les principales caractéristiques physico-chimiques des eaux de surface et du fond marin : la profondeur, la pente, la couverture de glace, la salinité et la température. Elles donnent également des informations sur la production primaire en surface avec la concentration en oxydes d'azote (NH_3 , NH_4) et en chlorophylle-a et des informations sur le substrat avec la granulométrie et le pourcentage de composants biogéniques dans le sédiment.

Les informations utilisées pour réaliser la carte de la granulométrie et du pourcentage de composants biogéniques dans le sédiment ont été extraites d'une carte de la distribution des sédiments dans l'océan Austral réalisée par le *British Antarctic Survey*, elle-même basée sur la carte réalisée par McCoy (1991). Ces informations ont été vérifiées à l'aide d'une étude récente des sédiments antarctiques (Diekmann, 2007).

Les différents sédiments sont groupés en quatre catégories suivant la taille des grains constitutifs du sédiment pour la variable « Granulométrie » :

- Argiles : particules $< 2 \mu\text{m}$
- Silts : particules entre $2 \mu\text{m}$ et $50 \mu\text{m}$
- Sables : particules entre $50 \mu\text{m}$ et 2mm
- Autres : pour les substrats volcaniques

Ils sont également classés selon leur pourcentage en composants biogéniques pour la variable « Concentration en composants biogéniques » :

- Faible concentration : concentration $< 60 \%$ de composants biogéniques
- Forte concentration calcaire : concentration $> 60 \%$ de composants biogéniques calcaires (principalement des foraminifères)
- Forte concentration siliceuse : concentration $> 60 \%$ de composants biogéniques siliceux (principalement des radiolaires et des diatomées)

Les variables continues ont, pour la plupart, été directement récupérées en couche *raster* (composées de pixels) où l'information recouvre toute la zone d'étude. Chaque carte environnementale est ensuite retravaillée à l'aide du Système d'Information Géographique (SIG) afin d'obtenir des cartes de même taille avec une couverture géographique identique (méthode décrite dans l'Annexe 3). Les cartes sont donc limitées à 45° Sud, les données sources ne permettant pas d'étendre l'information environnementale au-delà de cette limite. Ces cartes sont au final composées de 729200 pixels mesurant chacun $0,5$ degré de côté (soit 90 lignes sur 720 colonnes en tout).

Table 2.3 : Liste des variables environnementales utilisées pour la réalisation des modèles de niche écologique.

Variables environnementales	Créateurs de la carte	Sources	Traitements des données
Profondeur	ArcGIS	ESRI @ Data & Maps, 2005, ESRI Redlands, California, USA.	Données provenant du "Global Digital Elevation Model (ETOPO 2)" avec une résolution de 2 min. Tous les pixels au dessus du niveau de la mer sont notés « No Data ». Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.
Pente	Pierrat, B., Université de Bourgogne	ESRI @ Data & Maps, 2005, ESRI Redlands, California, USA.	Calculated with ArcGIS Spatial Analyst.
Couverture de glace	Raymond, B., Australian Antarctic Division	Spreen, G., Kaleschke, L. and Heygster, G., 2008, Sea ice remote sensing using AMSR-E 89 GHz channels, <i>Journal of Geophysical Research</i> . http://tup.physik.uni Bremen.de:8084/amsrdata/asi_daygrid_swath/11a/s6250/	Estimations par satellite AMSR-E de la concentration de glace de mer chaque jour à la résolution de 6,25 km. Données du 1-Jan-2003 au 31-Déc-2009. Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.
Température des eaux de surface	Raymond, B., Australian Antarctic Division	Feldman, G.C. and McClain, C.R., 2010, Ocean Color Web, MODIS Aqua Reprocessing, NASA Goddard Space Flight Center. Eds. Kuring, N., Bailey, S.W. http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/	Mesures estivales de 2002/03 à 2009/10. Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.
Température des eaux de fond	Griffiths, H.J., British Antarctic Survey	Clarke, A., Griffiths, H.J., Barnes, D.K.A., Meredith, M.P. and Grant, S.M., 2009, Spatial variation in seabed temperatures in the Southern Ocean: Implications for benthic ecology and biogeography. <i>Journal of Geophysical Research Biogeosciences</i> , v.114.	Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.
Salinité des eaux de fond	Pierrat, B., Université de Bourgogne	World Ocean Atlas 2009 (National Oceanographic Data Center, Silver Springs, MD, USA). http://www.nodc.noaa.gov/OCS/WOA09/pr_woa09.html	Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.
Concentration en oxyde d'azote des eaux de surface	Raymond, B., Australian Antarctic Division	World Ocean Atlas 2009 (National Oceanographic Data Center, Silver Springs, MD, USA). http://www.nodc.noaa.gov/OCS/WOA09/pr_woa09.html	Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.
Concentration en chlorophylle-a des eaux de surface	Raymond, B., Australian Antarctic Division	Feldman, G.C. and McClain, C.R., 2010, Ocean Color Web, MODIS Aqua Reprocessing, NASA Goddard Space Flight Center, (Eds. Kuring, N., Bailey, S.W.), http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/	Mesures estivales de 2002/03 à 2009/10. Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.
Granulométrie du fond marin	Pierrat, B., Université de Bourgogne	McCoy, F.W., 1991, Southern Ocean Sediments: circum-Antarctic to 30°S. In: Hayes, DE. (ed). <i>Marine Geological and Geophysical Atlas of the circum-Antarctic to 30S</i> . Antarctic Research Series Vol.34. Griffiths, H.J., 2007, Digital data prepared by the British Antarctic Survey.	D'après la carte des différents types de sédiment dans l'océan Austral. Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.
Concentration en composants biogéniques du fond marin (siliceux vs calcaire)	Pierrat, B., Université de Bourgogne	McCoy, F.W., 1991, Southern Ocean Sediments: circum-Antarctic to 30°S. In: Hayes, DE. (ed). <i>Marine Geological and Geophysical Atlas of the circum-Antarctic to 30S</i> . Antarctic Research Series Vol.34 Griffiths, H.J., 2007, Digital data prepared by the British Antarctic Survey.	D'après la carte des différents types de sédiment dans l'océan Austral. Données interpolées de la résolution originale à une grille de pixels mesurant chacun 0,5 degré de côté en utilisant la fonction "Spline with barrier" du logiciel ArcGIS.

III. Les biorégions antarctiques et subantarctiques

3.1. Historique des biorégions antarctiques et subantarctiques

Les premières études biogéographiques dans l’océan Austral se sont focalisées sur une séparation latitudinale des biorégions en fonction de la distribution des espèces (Regan, 1914 ; Nybeling, 1947 ; Powell, 1951) combinée à des informations géologiques (Waite, 1916 ; Norman, 1937) ou océanographiques (Ekman, 1935 ; 1953). Les biorégions définies se résumaient en trois zones : (1) le Subantarctique délimité par la Convergence Sub-tropicale au Nord et le Front Polaire au Sud, (2) le « Bas Antarctique » situé entre le Front Polaire et la Divergence Antarctique et (3) le « Haut Antarctique » se trouvant près des côtes (voir Figure 1.4 dans « Introduction générale »). Ces zones pouvaient être délimitées longitudinalement avec une séparation Est – Ouest pour les régions antarctiques.

Une subdivision plus fine des régions antarctiques et subantarctiques est proposée plus tard (Holdgate, 1960 ; Knox, 1960 ; Hedgpeth, 1969 ; 1970) avec la séparation de la région antarctique en trois sous-zones (Géorgie du Sud, Est Antarctique et Ouest Antarctique) et la division de la région subantarctique en 3 parties avec la zone magellanique, l’archipel Tristan da Cunha et les îles Kerguelen. Ces biorégions ont été discutées (Dell, 1972) et demeurent la base de nombreuses études récentes sur différents groupes taxonomiques (Amphipodes-De Broyer & Jazdzewski, 1996 ; Décapodes – Gorny, 1999 ; Bryozoaires – Barnes & De Grave, 2000 ; Anémones de mer – Rodriguez *et al.*, 2007 ; Pycnogonides – Griffiths *et al.*, 2011). Ces biorégions ont été affinées au cours du temps au fil de l’accroissement du matériel antarctique disponible (Linse *et al.*, 2006 ; Barnes & Griffiths, 2008 ; Griffiths *et al.*, 2009) permettant une description plus précise de leurs relations.

3.2. Nouvelles définitions

Dans ce travail, les analyses se basent sur 19 biorégions (Figure 2.4), s’inspirant de diverses études récentes sur la biogéographie des faunes benthiques antarctiques et subantarctiques (Linse *et al.*, 2006 ; Barnes & Griffiths, 2008 ; Griffiths *et al.*, 2009).

- L’Amérique du Sud est décomposée en quatre biorégions : les côtes argentines (Arg), les côtes chiliennes (Chi), la pointe de l’Amérique du Sud combinant la Terre de Feu et le détroit de Magellan (SA) et les îles Malouines (FI).
- La Nouvelle-Zélande est divisée en deux parties avec les deux îles principales (NZ) et les îles du sud (NZSI).

- L'Australie est également séparée en deux biorégions avec la Tasmanie (Tas) et les côtes sud de l'Australie (Aus).
- Les îles subantarctiques sont regroupées dans deux biorégions avec l'île de la Géorgie du Sud (SG) et un ensemble d'îles comprenant les archipels de Prince Edward, de Crozet, Kerguelen et Heard (SubI).
- La région antarctique est subdivisée en 9 biorégions : la pointe de la Péninsule Antarctique (AP), l'île des Orcades du Sud (SOI), la mer de Weddell (WS), la Terre de la Reine-Maud (DML), la Terre Enderby (EL), la mer de Mawson (MS), la Terre Adélie (AL), la mer de Ross (RS) et les mers d'Amundsen et de Bellingshausen (ABS).

Concrètement, pour leur traitement informatique et leur utilisation dans des modèles, ces 19 biorégions ont été conçues comme des assemblages de quadrats de taille 5x5 degrés avec l'utilisation du Système d'Information Géographique (ArcGIS v.9.3).

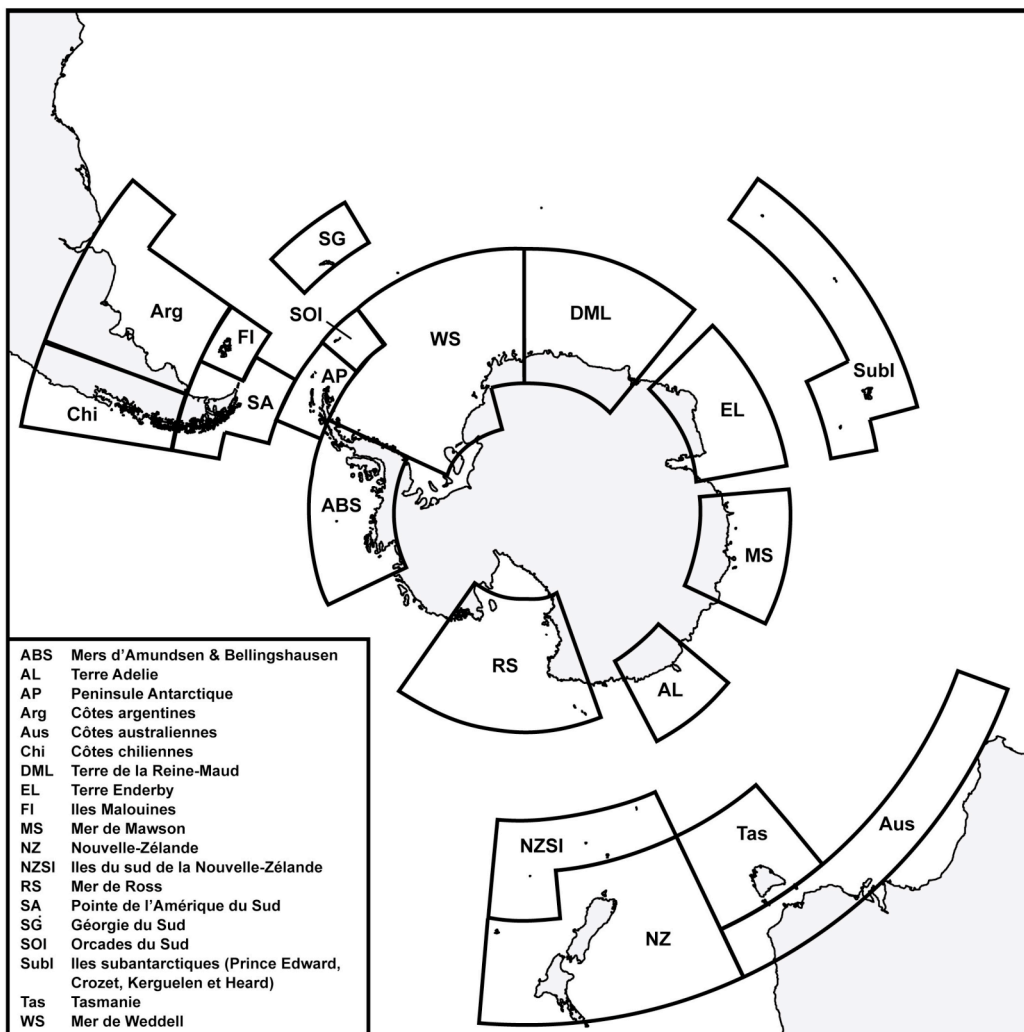


Figure 2.4 : Contours des biorégions antarctiques, subantarctiques et tempérées froides d'Amérique du Sud, d'Australie et de Nouvelle-Zélande (modifié d'après Linse *et al.*, 2006 ; Barnes & Griffiths, 2008 ; Griffiths *et al.*, 2009).

IV. Le modèle de niche écologique

4.1. Principes

Les modèles de niche écologique (ou modèles de distribution d'espèces) permettent d'estimer la relation entre la présence d'une espèce dans une localité et les conditions environnementales qui y règnent (Franklin, 2009). Ils sont souvent utilisés dans le cadre d'études en écologie de la conservation ou en biogéographie (Elith *et al.*, 2011).

Plusieurs méthodes ont été proposées pour réaliser des modèles de niche écologique (Guisan & Zimmerman, 2000). Ces méthodes sont des outils fiables pour une évaluation précise des distributions potentielles à travers la définition des habitats environnementaux préférentiels (Pearson *et al.*, 2006). Ces habitats sont alors définis comme une approximation de la niche écologique théorique de l'espèce (ou groupe d'espèces). Celle-ci caractérise l'ensemble de toutes les conditions environnementales permettant la survie et le développement à long terme de l'espèce ou du groupe d'espèces contrairement à la niche écologique réelle qui est le résultat de complexes interactions entre facteurs biotiques (*e.g.* compétitions inter et intra-spécifique, prédation, capacité de dispersion, symbioses...), voire anthropiques (dégradation et fragmentation des habitats) et les contextes historique et géographique (Hutchinson, 1957 ; Phillips *et al.*, 2006).

Cependant, la performance de ces méthodes est toujours discutée et de nombreux articles ont pour objectif de les comparer (Elith *et al.*, 2006 ; Araùjo & New, 2007 ; Marmion *et al.*, 2009). Le choix du modèle de niche se fait également en fonction du type de données à traiter (données de « présence seule », données de présence/absence ou données d'abondance). Les données utilisées ici proviennent de campagnes de collectes ou de musées, ce qui les classe dans la catégorie des données de « présence seule », qualifiées également de données d'incidence (voir partie 1.3. de ce chapitre).

Les données d'incidence sont combinées aux données environnementales et à leurs interpolations dans le modèle de niche écologique afin de réaliser des cartes de distribution potentielle. Pour une espèce (ou un groupe donné), ces cartes correspondent à des cartes de préférence environnementale qui définissent les niches écologiques théoriques de l'espèce (ou du groupe). Elles sont complétées par les contributions de chaque paramètre environnemental dans le modèle. Cette analyse peut également permettre de réaliser des cartes prédictives dans le cadre du réchauffement climatique et des changements susceptibles de l'accompagner.

4.2. Modèle de niche écologique en « présence seule »

Les données utilisées pour la réalisation d'un modèle de niche peuvent être de trois types : des données d'abondance (densité ou nombre d'organismes), des données de présence / absence ou des

données de « présence seule ». Le choix s'est porté sur les données de « présence seule » plus facilement disponibles dans les différentes bases de données, rapports d'expéditions ou articles scientifiques. Plusieurs méthodes utilisant ce type de données ont été développées pour réaliser des modèles de niche écologique à large échelle (Elith *et al.*, 2006 ; Tsoar *et al.*, 2007). Les modèles les plus généralement utilisés sont produits par les trois méthodes suivantes : Genetic Algorithm Rule-set Production (GARP ; Stockwell & Peters, 1999), Ecological Niche Factor Analysis (ENFA ; Hirzel *et al.*, 2002) et Maximum Entropy Modelling (Maxent ; Phillips *et al.*, 2006). La méthode ENFA ne sera pas employée ici (distribution des données non normale).

4.2.1. La méthode « Maximum Entropy Modelling »

Cette méthode, Maxent en abrégé, permet de prédire la distribution potentielle d'une espèce ou d'une communauté à partir d'un jeu de données d'incidence incomplet (Phillips *et al.*, 2006).

Le but de cette méthode est de proposer un modèle de distribution potentielle calculé en termes de probabilités de présence et en cherchant à atteindre un état d'équilibre, c'est-à-dire de choisir la distribution statistiquement la plus fréquente, qui est aussi la plus probable parmi tous les possibles. En physique statistique, cet état d'équilibre correspond à une valeur d'entropie maximale. L'entropie est initialement une fonction d'état établie dans le cadre de la thermodynamique classique, qui a été ensuite interprétée statistiquement comme une mesure du degré de désordre d'un système au niveau microscopique (Jaynes, 1957). La notion d'entropie peut être également utilisée au niveau macroscopique, la valeur d'entropie étant maximale lorsqu'un système isolé, soumis à des contraintes définies a atteint un état d'équilibre. Dans le cas de la modélisation de distributions potentielles, le système correspond à l'aire d'étude et les contraintes aux informations incomplètes issues des données environnementales associées aux données d'occurrence (Aoki, 1989 ; Schneider & Kay, 1994). La distribution réelle (distribution observée) est alors prise comme l'état de référence du système qui correspond à l'entropie maximale, car cette distribution est considérée par approximation comme étant à l'équilibre sous l'ensemble des contraintes environnementales connues (modèle non dynamique). Il ne s'agit en effet que d'une approximation, la distribution des espèces n'étant pas forcément à l'équilibre, c'est-à-dire stable dans le temps. La méthode Maxent va alors calculer des distributions potentielles étendues à l'ensemble de l'aire d'étude (l'océan Austral dans notre étude) en cherchant à se rapprocher au mieux de la valeur d'entropie maximale définie à partir de la distribution observée. Le modèle converge alors vers une distribution potentielle non aléatoire et produit des cartes d'habitat préférentiel. Malgré son développement récent, cette méthode a déjà été employée pour différentes analyses écologiques aussi bien en milieu terrestre que marin (*e.g.* O'Hara, 2008 ; Brito *et al.*, 2009 ; Tittensor *et al.*, 2009 ; Urbina-Cardona & Flores-Villela, 2010).

Le logiciel Maxent version 3.3.2 (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/Maxent>) est utilisé pour construire les modèles de niche écologique basés sur la méthode du maximum d'entropie. Ils sont réalisés en utilisant des "features" (littéralement « caractères ») automatiquement calculés à partir des variables environnementales. Ils permettent de paramétrer l'algorithme utilisé pour contraindre les probabilités de distribution. Il existe six « caractères » calculés pour chaque variable environnementale.

- *Caractère linéaire* : correspond à la variable environnementale simple sans modification.
- *Caractère quadratique* : équivaut à la variable élevée au carré (« variance » de chaque variable environnementale).
- *Caractère produit* : résulte du produit de deux variables environnementales (« covariance » entre deux variables).
- *Caractère seuillé* : est la transformation de chaque variable continue en variable binaire (0 ou 1) à partir d'une valeur seuil v . Toutes les valeurs supérieures à v deviennent 1 et celles inférieures 0.
- *Caractère dépendant* : correspond à la variable environnementale simple avec la suppression de toutes les valeurs supérieures à un seuil v .
- *Caractère catégoriel* : est la même que la transformation faite pour le caractère seuillé mais réalisée sur une variable catégorielle.

Ces « caractères » sont sélectionnés en fonction du nombre de données de présence disponibles. En dessous de 10 occurrences, seul le caractère linéaire est pris en compte. Entre 10 et 14, les types linéaire et quadratique sont utilisés. Entre 15 et 75, ce sont les caractères linéaire, quadratique et dépendant et si l'on dispose de plus de 80 occurrences, tous les caractères sont employés. Ce sont ces « caractères » qui attribuent un poids (pourcentage de contribution) à chaque variable dans la construction du modèle. Les autres paramètres du logiciel sont utilisés par défaut hormis le seuil de convergence fixé à 10^{-5} et le nombre maximum d'itérations fixé à 2000.

Plusieurs méthodes de réplification peuvent être appliquées aux modèles afin de tester les résultats obtenus :

- Méthode de "sub-échantillonnage répété" : où les données de présence sont séparées aléatoirement en groupe « *test* » et « *training* » à chaque réplicat.
- Méthode de *bootstrap* : où le groupe « *training* » est composé de données de présence échantillonnées avec remise jusqu'à ce que le nombre de données soit égal au nombre total de données de présence.

- Méthode par « validation croisée » (méthode choisie pour ce travail) : qui sépare aléatoirement les données de présence en plusieurs groupes de taille égale. Le nombre de groupes est fixé en fonction du nombre de réplicats souhaités. Dans notre étude, 10 réplicats sont réalisés, ce qui induit 10 groupes pour la réalisation du modèle. Pour chaque réplicat, neuf groupes sont sélectionnés pour créer la carte d'habitat potentiel et le dixième est utilisé pour la tester. Le réplicat suivant est ensuite réalisé en sélectionnant un autre groupe pour le test. A la fin de l'analyse, cette méthode a donc utilisé toutes les données de présence pour la construction et le test du modèle de niche écologique, ceci étant un avantage certain par rapport aux autres méthodes de réplification (Phillips *et al.*, 2006).

La robustesse du modèle est testée par la courbe ROC (*Receiver Operating Characteristic*) et le calcul de sa valeur d'AUC associée (*Area Under Curve*). Cette courbe exprime le rapport entre la sensibilité et la spécificité du modèle (Figure 2.5). La sensibilité correspond au nombre de pixels « présents » dans la réalité qui sont aussi prédits comme « présents » par le modèle. La spécificité est le nombre de pixels « absents » dans la réalité et prédits « absents » par le modèle. En corollaire, 1-spécificité est égal au nombre de pixels « présents » dans la réalité et prédits « absents » par le modèle. A partir de cette courbe, la valeur d'AUC est calculée pour tester la pertinence du modèle. Selon Hosmer et Lemeshow (2000), une valeur d'AUC supérieure à 0,9 correspond à un modèle exceptionnel, une valeur entre 0,9 et 0,8 suppose un excellent modèle et une valeur entre 0,8 et 0,7 caractérise une simulation acceptable. Un modèle aléatoire est défini par une valeur égale à 0,5.

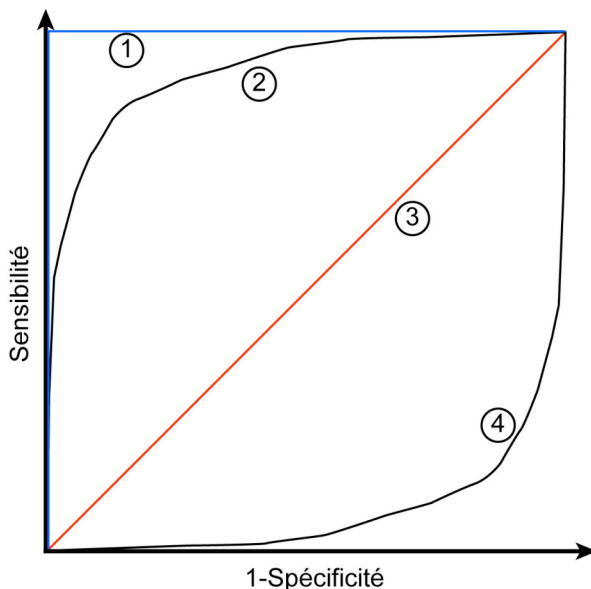


Figure 2.5 : Différents cas théoriques pour l'analyse de la courbe ROC (*Receiver Operating Characteristic*) et de la valeur d'AUC (*Area Under Curve*) donnée par Maxent. (1) Modèle parfait avec une valeur d'AUC égale à 1 ; (2) Modèle dont la simulation est acceptable avec une valeur d'AUC entre 1 et 0,7 ; (3) Modèle simulé aléatoirement avec une valeur d'AUC égale à 0,5 ; (4) Modèle avec une simulation inverse avec une valeur d'AUC inférieure à 0,5.

L'analyse permet d'obtenir des courbes de réponses de chaque variable environnementale par rapport à la distribution potentielle. Deux types de courbe sont disponibles : (1) une courbe de réponse pour chaque variable en fonction de sa contribution au modèle et de son interaction avec les autres

variables et (2) une courbe de réponse où seule la variable concernée est utilisée pour calculer la distribution potentielle.

La contribution relative de chaque variable environnementale dans la construction du modèle est également calculée. L'interprétation de ces contributions doit cependant être effectuée avec précaution car les calculs prennent en compte les corrélations entre les variables (Phillips *et al.*, 2006 ; Phillips & Dudik, 2008). Pour les estimer, un *jackknife* est réalisé afin d'observer l'importance de chaque variable comparée à la performance totale du modèle (Figure 2.6).

Pour réaliser ce *jackknife*, plusieurs performances du modèle sont calculées selon deux protocoles différents pour chaque variable :

(1) Le modèle est simulé en retirant la variable analysée, donnant la performance du modèle sans cette variable (barres grises dans la figure 2.6).

(2) Le modèle est calculé en utilisant uniquement la variable considérée, donnant la performance de cette variable (barres noires dans la figure 2.6).

Ces deux performances sont ensuite comparées à la performance totale (calculée sur le modèle créé avec toutes les variables-barre hachurée dans la figure 2.6) pour observer les changements (perte ou gain) de performance selon l'utilisation ou non de la variable analysée.

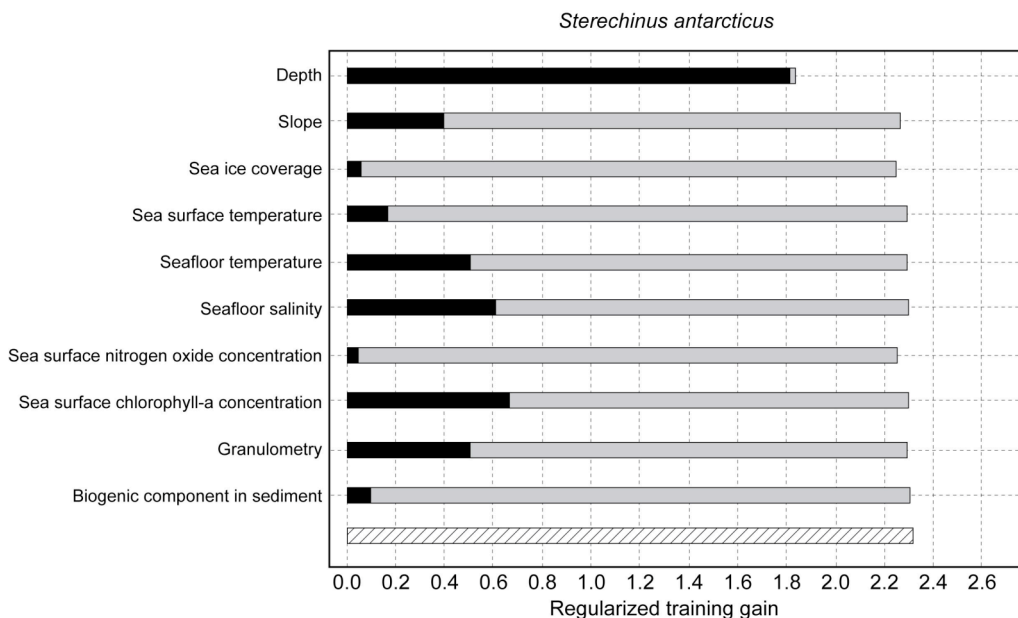


Figure 2.6 : Exemple de *jackknife* réalisé sur les variables environnementales pour le modèle de niche écologique de *Sterechinus antarcticus*. Pour chaque variable, la barre noire correspond à la performance du modèle (*regularized training gain*) lorsqu'il est calculé uniquement avec la variable considérée, la barre grise est la performance du modèle sans cette variable et la barre hachurée correspond à la performance totale du modèle.

Le modèle de niche écologique fournit une carte de préférence environnementale associant à chaque pixel de cette carte une valeur continue qui représente la probabilité de présence du taxon analysée à l'endroit du pixel. Le logiciel propose par défaut une carte en dégradé de couleurs pour représenter les probabilités de présence (Figure 2.7A). La limite de ce type de représentation est qu'elle ne permet pas de visualiser des aires de distribution potentielle avec des limites franches entre les zones favorables ou défavorables au taxon étudié. Cette carte de valeurs continues peut être alors seuillée pour établir trois zones bien distinctes : (1) une zone où l'environnement est très favorable à l'espèce, (2) une zone où les conditions environnementales sont favorables et (3) une zone où les conditions sont défavorables (Figure 2.7B). Cependant, le choix de seuils appropriés peut être difficile sachant qu'ils doivent dépendre des valeurs prédites par le modèle pour les localités (pixels) de présence réelle, du nombre de ces localités et du contexte d'étude (Phillips *et al.*, 2006). Le premier seuil permet de séparer la zone où l'environnement est défavorable à l'espèce des deux zones favorables. Ce seuil est la plus petite valeur de probabilité calculée pour un pixel de présence réelle. Choisir ce seuil permet d'inclure 100% des pixels de présence réelle dans les zones où l'environnement est « favorable » ou « très favorable » au taxon. Le second seuil sépare la zone « favorable » de la zone « très favorable » afin d'inclure une nuance dans la zone propice. Ce seuil correspond à la valeur de probabilités-de présence calculée excluant de la zone adéquate 5% des pixels de présence réelle. La zone « très favorable » inclut ainsi 95% des pixels de présence réelle ce qui écarte les 5% les plus marginaux. La zone « favorable » présente les 5% restants, correspondant aux plus faibles valeurs prédites par le modèle pour les localités de présence. Ce seuil est tiré d'une réflexion statistique où la zone « très favorable » pourrait être considérée comme une zone plus robuste statistiquement avec la suppression de 5% des points « extrêmes ».

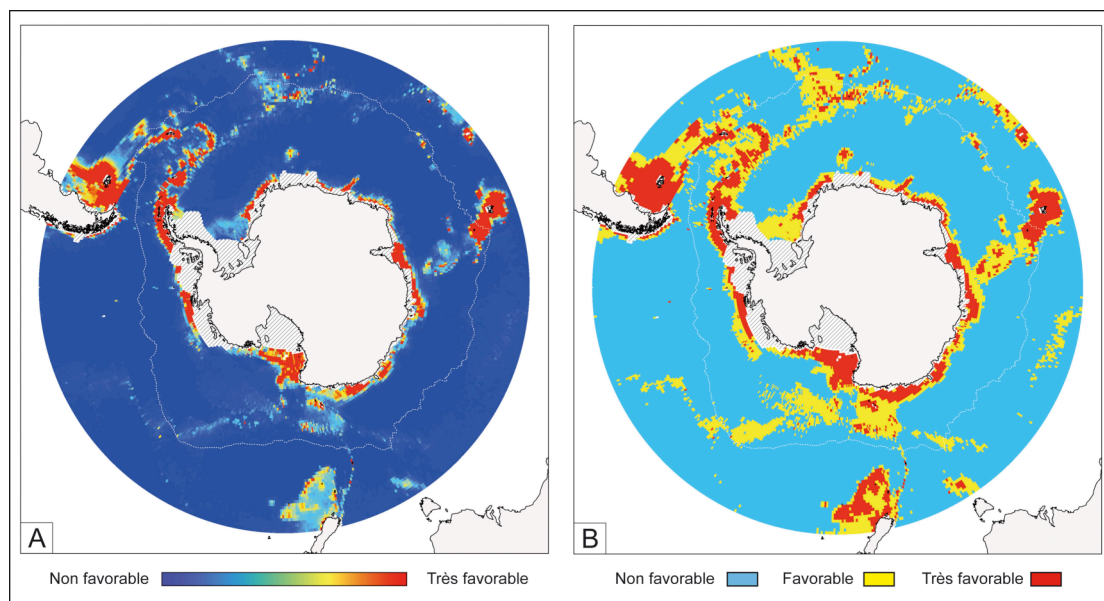


Figure 2.7 : Cartes représentant la distribution potentielle de l'espèce *Stereochinus antarcticus* calculées à partir de Maxent avec (A) la carte de valeurs continues représentées par un dégradé de couleurs et (B) la même carte après application des seuils.

4.2.2. La méthode « Genetic Algorithm Rule-set Production »

GARP est un modèle de calcul de niche écologique se basant également sur des données de « présence seule ». Cette méthode utilise plusieurs algorithmes (algorithmes génétiques) pour développer un ensemble de règles (comparables aux « caractères » de Maxent) prédisant au mieux la distribution potentielle d'un taxon (Stockwell & Noble, 1992 ; Stockwell & Peters, 1999 ; Peterson, 2001 ; Peterson *et al.*, 2007). Ce modèle de niche écologique calcule des cartes binaires ("1" correspondant à la présence et "0" à l'absence du taxon). L'utilisation de l'algorithme génétique conduit à faire un choix ou à trouver un compromis entre une multitude de cartes de distribution potentielle (également appelées *runs*), contrairement à Maxent qui converge vers une solution d'équilibre. La carte choisie peut donc différer en fonction des *runs* du modèle. La procédure « *best-subset model selection* » (Stockwell & Noble, 1992 ; Stockwell & Peters, 1999 ; Peterson, 2001) permet de sélectionner au sein de toutes les cartes simulées l'ensemble des cartes minimisant les présences réelles comme absentes (valeur d'omission) sans pour autant sur-représenter l'aire totale de distribution potentielle (valeur de commission). Une carte qui prédirait la présence d'une espèce sur toute la zone d'étude n'écarterait aucune présence réelle, mais elle resterait peu informative. Cet ensemble est donc composé de cartes représentant un compromis entre la taille de la zone potentielle prédite (pas trop vaste) et les données réelles écartées de la prédiction (erreur vérifiable avec la valeur d'omission).

Le logiciel Desktop GARP version 1.1.6 (<http://www.nhm.ku.edu/desktopgarp/>) est utilisé ici pour réaliser les modèles de niche écologique utilisant les huit variables environnementales continues précédemment sélectionnées, GARP ne pouvant utiliser de variables catégorielles (les variables "granulométrie" et "composition biogénique du substrat" sont donc exclues). Les données de "présence seule" sont séparées en deux groupes, l'un pour le calcul de la distribution potentielle (75% des données), l'autre pour le test de cette distribution (25% des données). Cent cartes sont ainsi modélisées avec une omission de 0%, puis un ensemble de 10 cartes est sélectionné en fonction de leur valeur de commission proche de la moyenne. Ces cartes sélectionnées sont ensuite sommées pour générer une carte "totale" où les valeurs prédites pour chaque pixel sont comprises entre 0 et 10.

4.2.3. Comparaison entre Maxent et GARP

Afin de choisir la méthode la plus performante pour la suite de notre travail, deux modèles de niche écologique sont calculés pour l'espèce *Stereochinus antarcticus* avec les huit variables environnementales continues en utilisant les deux méthodes décrites précédemment (Figure 2.8). Les deux modèles donnent une distribution potentielle de l'espèce similaire (même géométrie) mais plus étendue pour GARP que pour Maxent. Cette surestimation relative de la niche potentielle par GARP a déjà été observée (Elith *et al.*, 2006 ; 2011) et pose le problème de la fiabilité de la prédiction par la

méthode GARP. Cette surestimation s'ajoute aux problèmes de performance de GARP (Elith *et al.*, 2006 ; 2011) et à l'incompatibilité de la méthode avec des données catégorielles (Mc Nyset & Blackburn, 2006 ; Stockman *et al.*, 2006). Au vu de ces inconvénients, la méthode Maxent a été préféré pour les analyses de niche écologique.

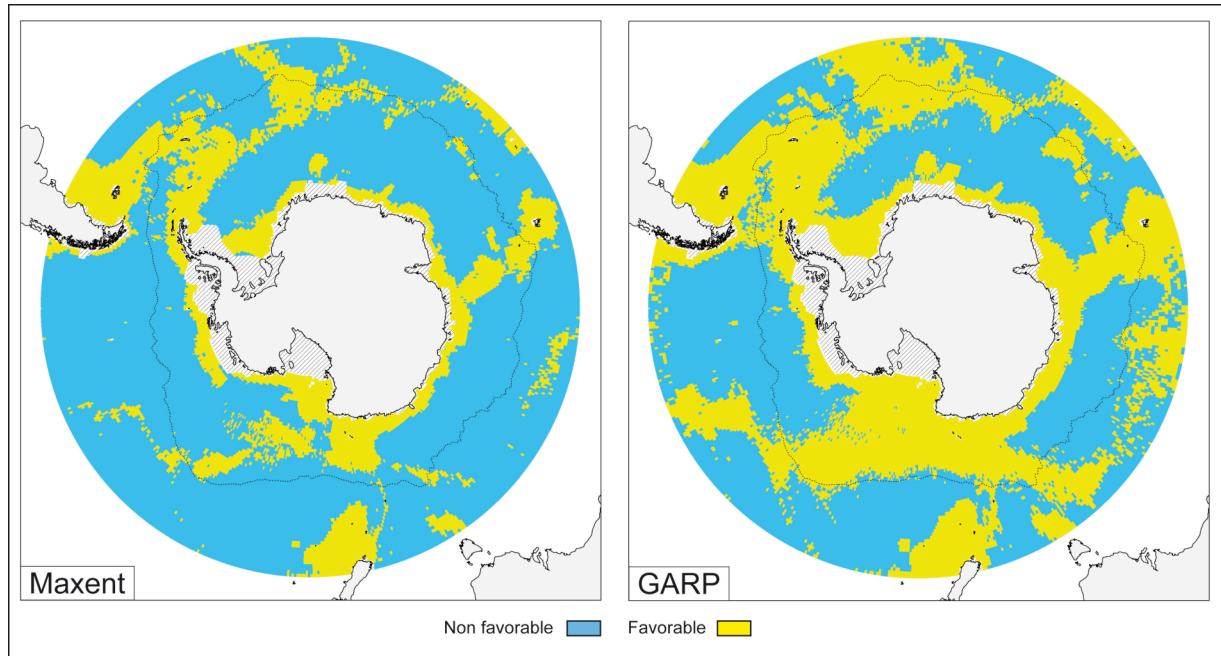


Figure 2.8 : Distributions potentielles de *Sterechinus antarcticus* calculées avec la méthode Maxent et la méthode GARP.

V. Les analyses multivariées

5.1. Classification hiérarchique et méthode d'ordination

Les études biogéographiques sont généralement fondées sur la comparaison des assemblages fauniques entre différentes régions ou localités. Ces analyses aboutissent à l'identification de motifs d'organisation spatiale qui peuvent ensuite être corrélés aux conditions environnementales, aux paramètres biotiques (*e.g.* prédation, compétition inter-spécifique...) ou au contexte historique connus (Escarguel, 2008). Différentes méthodes d'analyses et indices de similarité sont disponibles dans la littérature et ils doivent être choisis en fonction du type de données analysées (abondance ou présence / absence). Les analyses de ce travail se basent sur le calcul préliminaire de matrices de dissimilarité associées à chaque matrice de « présence / absence » des différentes régions étudiées. Le coefficient de Bray & Curtis (1957) est choisi comme mesure de similarité car il donne un poids plus important aux présences et par conséquent diminue le poids des absences (Brayard *et al.*, 2007), sachant que les données originelles sont des données de « présence seule » (voir partie 1.3. de ce chapitre). Basées sur

cet indice de similarité, deux types d'analyses sont réalisés : (1) une classification hiérarchique et (2) une méthode d'ordination.

(1) Une classification hiérarchique (hCA : *hierarchical clustering*) classe les régions étudiées en fonction d'une mesure de dissimilarité (ou de similarité) faunique entre les régions calculée à partir de données de présence / absence ou d'abondance (Maguran, 2004). L'algorithme choisi dans ce travail pour les analyses est le logarithme UPGMA (Unweighted pair-group average) qui calcule la distance moyenne entre toutes les régions prises deux à deux et choisit la moyenne la plus faible pour faire le regroupement (Hammer *et al.*, 2001), le but étant de regrouper les régions les plus similaires sans chercher à minimiser la distance entre régions les moins similaires (c'est-à-dire sans tenir compte de la longueur des branches). Les résultats de l'analyse sont représentés sous forme de dendrogramme classant les régions en fonction de leur similarité faunique.

(2) Une méthode d'ordination vise à représenter au mieux les régions en fonction de leur similarité faunique dans un espace de dimension limitée (idéalement un graphique en 2D). Plusieurs techniques sont connues (Legendre & Legendre, 1998 ; Maguran, 2004) et l'analyse de positionnement multidimensionnel non-métrique (nMDS : *non-metric multidimensional scaling*) semble être la plus appropriée dans le contexte de cette étude, car cette technique supporte les données de présence / absence et converge vers une solution optimale qui permet de représenter l'ensemble des régions dans un espace en deux dimensions. Cette représentation dans un espace de faible dimension s'accompagne d'une importante « déformation » de l'espace initial défini par la matrice de distance entre régions. Le taux de déformation est alors représenté par une valeur de *stress* qui renseigne donc sur la fiabilité de l'ordination (plus la valeur de *stress* est faible, moins les « vraies » distances de similarité entre régions sont déformées et donc plus l'analyse est fiable). L'analyse nMDS peut s'accompagner d'un arbre de recouvrement minimum (MST : *minimum spanning tree*) qui relie les régions entre elles en fonction de leur similarité faunique et permet ainsi de s'affranchir en partie de l'effet de stress lors de l'interprétation des résultats.

5.2. Les analyses en Réseau Traversant Bootstrap (BSN : Bootstrapped Spanning Network)

La méthode des Réseaux Traversant Bootstrap (BSN) est une méthode de groupement hiérarchique récente (Brayard *et al.*, 2007) qui permet de représenter la similarité entre régions en construisant des réseaux connectés cycliques. Dans le contexte d'analyses biogéographiques, la méthode BSN peut être définie comme l'hypothèse biogéographique la plus simple pour expliquer les inter-dépendances taxonomiques entre plusieurs assemblages fauniques (Brayard *et al.*, 2007).

Superposé aux cartes géographiques, le BSN permet une évaluation robuste des relations entre régions, ainsi que l'identification de possibles gradients fauniques.

Cette méthode est la combinaison géométrique entre des clusters (définis par les hCA) et des gradients (définis par les nMDS). Cette représentation en réseau connecté définit la structure de similarité taxonomique enregistrée dans une matrice de ressemblance calculée à partir des données de présence/absence (Brayard *et al.*, 2007). Le BSN peut s'apparenter au Réseau Traversant Minimum (MSN : *Minimum Spanning Network*, Excoffier & Smouse, 1994 ; Bandelt *et al.*, 1999) à la différence que le BSN se construit par suppression des liens les moins robustes (Escarguel, 2008).

La construction du réseau se fait en quatre étapes (Figure 2.9) :

(1) À partir des occurrences pour chaque région, l'algorithme calcule la matrice de dissimilarité associée à ces données avec un coefficient non-métrique.

(2) Il construit ensuite un MSN associé à la matrice de dissimilarité.

(3) Chaque lien créé par le MSN va être testé avec une méthode de *bootstrap* non paramétrique générant aléatoirement des pseudo-échantillons pour la réplique des MSN. Le MSN est donc répliqué n fois (dans les analyses, le nombre de *bootstrap* est fixé à 1000) afin d'obtenir pour chaque lien une valeur de *bootstrap* déterminant la robustesse de ce lien.

(4) L'algorithme supprime les liens non robustes afin de minimiser le nombre de lien du MSN et maximiser simultanément l'ensemble des valeurs de *bootstrap* des liens restants, donnant BSN comme résultat final.

Trois statistiques sont calculées afin de donner les caractéristiques géométriques du BSN :

(1) Le coefficient de densité (DC) qui correspond au ratio entre le nombre de liens du réseau et le nombre total de liens possibles.

(2) Le degré moyen d'un noeud (MND) étant le nombre moyen de liens partant de chaque noeud du réseau.

(3) La longueur moyenne du chemin le plus court entre deux noeuds (MSPL).

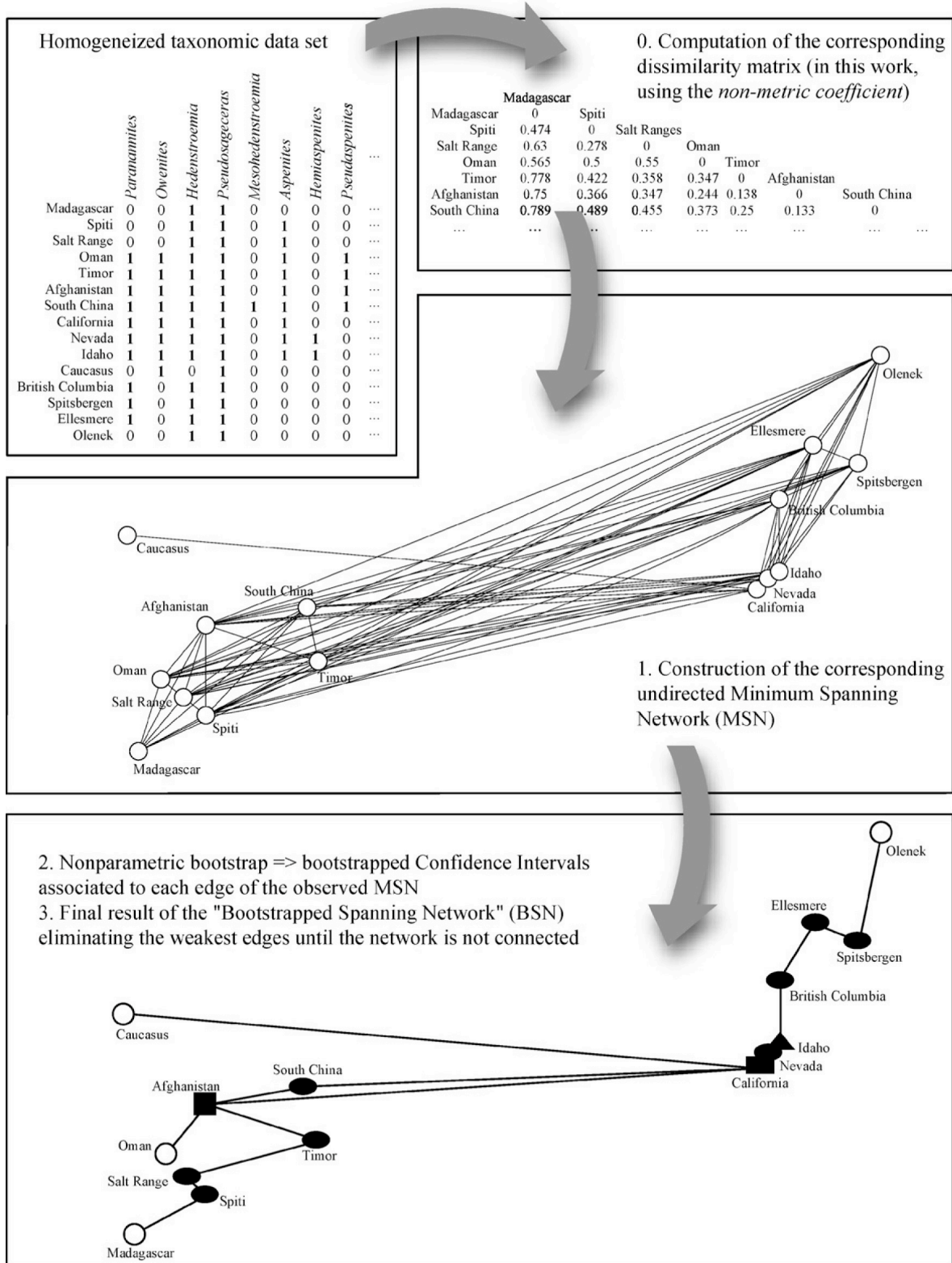


Figure 2.9 : Etapes de la construction d'un Réseau Traversant Bootstrap (d'après Brayard *et al.*, 2007).

CHAPITRE 2

MODELISATION DE LA

DISTRIBUTION DES ECHINIDES

ANTARCTIQUES

I. Résumé

Dans ce chapitre, la distribution de deux espèces d'échinide, *Sterechinus antarcticus* et *Sterechinus neumayeri*, est modélisée à l'échelle de l'océan Austral. Les modélisations sont effectuées à l'aide de deux méthodes différentes, Maxent (*Maximum Entropy Modelling*) et GARP (*Genetic Algorithm Rules-set Production*), combinant des données de présence seule (données d'occurrence) et des variables environnementales. Ces dernières sont sélectionnées en fonction de leur fiabilité à l'échelle de l'océan et de leur importance potentielle pour l'écologie des oursins. Ces analyses permettent de définir les zones d'habitats préférentiels (ou distribution potentielle) de chaque espèce ainsi que le poids de chaque paramètre environnemental dans la construction du modèle, en d'autres termes, les facteurs environnementaux qui influencent la distribution de ces espèces. Les distributions potentielles sont ensuite comparées aux distributions réelles connues et les parts relatives de l'environnement physique, des facteurs biotiques et historiques dans la structuration spatiale de ces deux espèces sont discutées. Les modèles de distribution des deux espèces sont similaires, sauf pour le plateau Campbell (au sud de la Nouvelle-Zélande) et les côtes tasmaniennes où seule l'espèce *S. antarcticus* est prédite. La profondeur est le paramètre environnemental qui contribue le plus à la structuration des niches écologiques des deux espèces alors que la couverture de glace et la température des eaux de surface semblent jouer un rôle secondaire mais non négligeable pour *S. neumayeri*. L'importance de la profondeur, indépendamment des autres paramètres environnementaux qui lui sont corrélés, peut s'expliquer par l'effet de la pression de la colonne d'eau. Certaines études ont démontré que de fortes pressions pouvaient constituer un facteur limitant la dispersion, voire la survie de certaines larves d'oursins, dont celles de *S. neumayeri*. Les différences entre les deux espèces concordent avec l'écologie connue de celles-ci. *S. neumayeri* étant une espèce qui vit à des profondeurs faibles, il semble logique que la couverture de glace et la température des eaux de surface, paramètres importants pour les communautés benthiques des côtes antarctiques, impactent la distribution de l'espèce. En effet, ces paramètres conditionnent la disponibilité des ressources nutritives près des côtes où le développement d'organismes microphytes apporte une quantité de nourriture importante aux espèces benthiques. Au contraire, ces paramètres ont peu d'impact sur la distribution de *S. antarcticus*, espèce distribuée plus profondément. Si *S. neumayeri* montre une distribution potentielle majoritairement restreinte aux côtes antarctiques, la niche écologique de *S. antarcticus* s'étend vers les régions subantarctiques et tempérées froides, en particulier sur le plateau Campbell où cette espèce n'a jamais été observé. Trois hypothèses sont alors proposées pour expliquer l'absence de cette espèce dans une région où les conditions environnementales lui semblent favorables. (1) Le Front Polaire, barrière biogéographique et physiographique, pourrait empêcher la dispersion des larves de l'espèce et donc la colonisation de sa niche fondamentale dans cette partie de l'océan. (2) La compétition avec une espèce phylogénétiquement et écologiquement proche,

Gracilechinus multidentatus, présente sur le Plateau Campbell ne permettrait pas l'implantation de *S. antarcticus*. Enfin, (3) l'Est de l'océan austral pourrait être en cours de colonisation par *S. antarcticus* qui n'aurait pas encore atteint le Plateau Campbell.

I. Large-scale distribution analysis of Antarctic echinoids using ecological niche modelling (article soumis à la revue *Marine Ecology Progress Series*)

Benjamin Pierrat¹, Thomas Saucède¹, Rémi Laffont¹, Chantal De Ridder², Alain Festeau¹, Bruno David¹

¹ UMR CNRS 6282 Biogéosciences, université de Bourgogne, 6, boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France.

² Laboratoire de Biologie Marine (CP 160/15), Université Libre de Bruxelles, 50 avenue F. D. Roosevelt, 1050 Brussels, Belgique.

Abstract

Understanding the factors that determine the distribution of taxa at various spatial scales is a crucial challenge in the context of global climate change. This holds particularly true for polar marine biota that are composed of both highly adapted and vulnerable faunas. In this work, we analyzed the distribution of two Antarctic echinoid species, *Sterechinus antarcticus* and *Sterechinus neumayeri* at the scale of the entire Southern Ocean using two niche modelling procedures. The relevance of distribution models was tested with regard to the known ecology of species and the respective contributions of environmental parameters were discussed along with the putative roles played by biotic interactions and biogeographic processes. Depth is the parameter that most contributes to both distribution models, whereas sea ice coverage and sea surface temperature have significant contributions for *S. neumayeri* only. Suitability maps of the two species are mostly similar, although not exactly alike. The Campbell Plateau and Tasmania are predicted as suitable areas for *S. antarcticus* only, while *S. neumayeri* is restricted to the south of the Antarctic Polar Front. However, numerous sampling data attest that *S. antarcticus* is absent from the Campbell Plateau and from Tasmania. Different hypotheses are formulated to explain the mismatch between observed and modelled distribution data. They stress the putative roles played by both oceanographic barriers to dispersal (Antarctic Polar Front), biotic factors (species exclusion patterns) and biogeographic processes (ongoing dispersal).

2.1. Introduction

Understanding what determines the distribution of taxa at various spatial scales is a crucial challenge in the context of global climate change (Botkin et al. 2007). This is of particular importance for species so far regarded as endemic, as these species might be particularly prone to the environmental stress due to climate change if they are unable to overcome the barriers to their dispersal (Lasram et al. 2010). In this context, an accurate and precise knowledge of both real and potential distribution of species is a prerequisite to assess their latent vulnerability. This can be appraised by using two types of distribution models, a first type that considers habitat requirements as deduced from the correlation between environmental data and species observed occurrence data (Phillips et al. 2006, Tsoar et al. 2007), and then mechanistic models that also consider ecophysiological performances for modelling distribution ranges (Buckley et al. 2010). The comparison between observed occurrence data and modelled, potential distributions might then help estimate species vulnerability to changing environmental conditions.

Prior to any forecast for the future, the first step consists in setting distribution models that allow the identification of the factors that control current species distribution. Identifying the set of determinant factors that controls species distribution is not straightforward, as it usually includes several covarying physical and chemical parameters, along with biotic and biotic-environment interactions (Guisan & Zimmerman 2000, Phillips et al. 2006). Moreover, the control of environmental parameters on taxa distribution is scale-dependent (Austin & Van Niel 2011). At regional (> 1 km) and local (< 1 km) scales, biogeographic studies actually analyse patterns of population dispersion within taxa distribution ranges that are influenced by many environmental parameters both chemical, physical and biotic over short periods of time (Lomolino et al. 2006, Chatfield et al. 2010, Gogina et al. 2010). Large-scale analyses are rare (Cheung et al. 2009, Ready et al. 2010) but essential to understanding wide patterns of species distribution. Large-scale patterns result from the complex interplay between Earth dynamics and biogeographic processes, namely speciation, extinction and dispersal that have worked together over long periods of time (Lomolino et al. 2006). At such large scale, the effect of local, ecological conditions may not prove determinant (Anderson & Martinez-Mayer 2004), whereas the impact of past or ongoing global climate change will appear more clearly. As an example, scenarii of future distributions would forecast the concentration of invasive non-polar species at the poleward tips of continental margins only if distribution models are performed at ocean basin scale (Cheung et al. 2009). Finally, a number of environmental variables such as temperature can prove important both in regional and global scale studies (Cheung et al. 2009). This attests that large-scale studies make possible to assess how ecological and historical factors have worked together and determined current biogeographic distribution of taxa.

In the last two decades, many procedures have been developed that aim at modelling species distribution as a function of environmental data (Guisan & Zimmermann 2000, Elith et al. 2006, Marmion et al. 2009). Modelling species distribution as a linear response of ecological parameters has proved inappropriate, and several methods are now available that integrate the interrelated influences of environmental variables (Chatfield et al. 2010). As long as the biological mechanisms that drive the environment sensitivity of species are not accessible, what is often the case for marine species, species distribution models based on the ecological niche approach will correspond to the best available procedure. Procedures of ecological niche modelling aim at creating a model of environmental conditions that are suitable for a species or a community (Guisan & Thuiller 2005), as an approximation of the fundamental niche (Phillips et al. 2006). This implies that species distribution is regarded as being at the equilibrium with the current environment and that the constraints induced by human impact and biotic interactions (predation, competition and symbiosis), or resulting from Earth dynamics and biogeographic processes are not included in the model (Guisan & Thuiller 2005, Phillips et al. 2006). However, these procedures are often the only quantitative tools available to assess species potential distribution (Botkin et al. 2007).

The Southern Ocean shows a rich and diversified marine fauna, despite harsh environmental conditions (e.g. negative water temperatures, ice disturbance in benthic habitats). Its marine life distinguishes from that of other regions by original life strategies (e.g. high rate of brooders over broadcasters) and unique physiological features (e.g. adaptations to very cold water temperature) (Poulin et al. 2002). The specificities of the Antarctic marine biota also reveal its potential vulnerability to environmental change (Pörtner 2006) in view of global warming (Dierssen et al. 2002, Quayles et al. 2002). Many species have for long evolved adaptations to cold and those that are unable to cope with warmer waters or to compete newcomers in the future would restrict their distribution range to the coldest Antarctic areas (e.g. the Weddell and Ross seas). Deep-sea environments could represent another way out, supposing that the candidate species are eurybathic enough. Therefore, the Southern Ocean provides a promising framework to explore the potential distribution range of endemic species.

Most of the recent studies devoted to the distribution of marine invertebrates and fish have been carried out at regional or local scales, studying space-limited inshore areas (MacLeod et al. 2008). Most have stressed the importance of few environmental parameters such as water depth, salinity and sediment characteristics (Chatfield et al. 2010, Gogina et al. 2010). This holds true also for the Antarctic marine fauna, which has been frequently studied at local and regional scales (see Griffiths et al. 2009 for a review). In the present work, we compared the performance of two modelling procedures, Maxent (Phillips *et al.*, 2006) and GARP (Stockwell & Peters 1999) that are based on presence-only data to model the distribution of echinoid species at the scale of the entire Southern Ocean. The Antarctic echinoid diversity is characterized by a high level (ca. 70 % of species) of endemism (David et al. 2005b) and species distribution is usually considered to be mainly

controlled by depth and sediment characteristics (Brey & Gutt, 1991, Jacob et al. 2003, David et al. 2005b). Primary production combined with other parameters of sea water (e.g. temperature, sea ice coverage, salinity, oxygen and nitrate concentration) might also matter (Trush et al. 2006, Saiz et al. 2008). Here, we focused on two species of the genus *Sterechinus* that differ in their distribution range: *S. neumayeri* is mostly restricted to the shallows of the Antarctic continental shelf, while *S. antarcticus* is distributed in deep waters of the Antarctic continental shelf and extends its range the north as far as 35° South. The ecology and distribution of the two species have long been studied (Brey & Gutt 1991, Jacob et al. 2003, David et al. 2005b), allowing the selection of relevant environmental parameters to be entered in the model.

This work aims at determining the most efficient procedure to generate a coherent distribution model at the scale of the Southern Ocean, with regards to the known ecology of the studied species. The relevance of models and the identification of environmental parameters that most contribute to large-scale distribution patterns should help precise the potential distribution of species and estimate their potential vulnerability to large-scale environmental changes. Regardless of the adopted modelling procedure, the comparison of observed and modelled distribution data should emphasize the respective roles played by those environmental factors that were included in the model on the one hand, and the suspected biotic interactions and biogeographic processes that have long influenced the distribution of *Sterechinus* species in the Southern ocean on the other hand.

2.2. Material and Methods

2.2.1. Study area

The study covers a vast area extending between latitudes 45° S and about 70° S, which is the limit of the Antarctic continent. This area comprises the whole Southern Ocean, including the Antarctic continental shelf and Sub-Antarctic islands, as well as the adjacent areas represented by the southern tips of South America and New-Zealand (Fig. 3.1). This large-scale study encompasses contrasted oceanographic areas and depth ranges, going from true polar to cold-temperate conditions and from shallow to deep-sea environments.

2.2.2 Material and data collection

Over the 30 echinoid genera recorded in the Southern Ocean (David et al. 2005b), the genus *Sterechinus* appears as a good candidate to undertake a large scale distribution modelling. It shows a wide distribution area all around Antarctica, over the Antarctic continental shelf, from the shoreline (few meters deep) to the deep slope (2400 m deep), in the Southern Ocean and along the coasts of southern South America (David et al. 2005a). *Sterechinus* has been one of the most frequently

collected and commonly studied echinoid in the Southern Ocean, and many data regarding its distribution range and ecology are now available (Brey & Gutt 1991, Barnes & Brockington 2003, David et al. 2005a, b, Brandt et al. 2007).

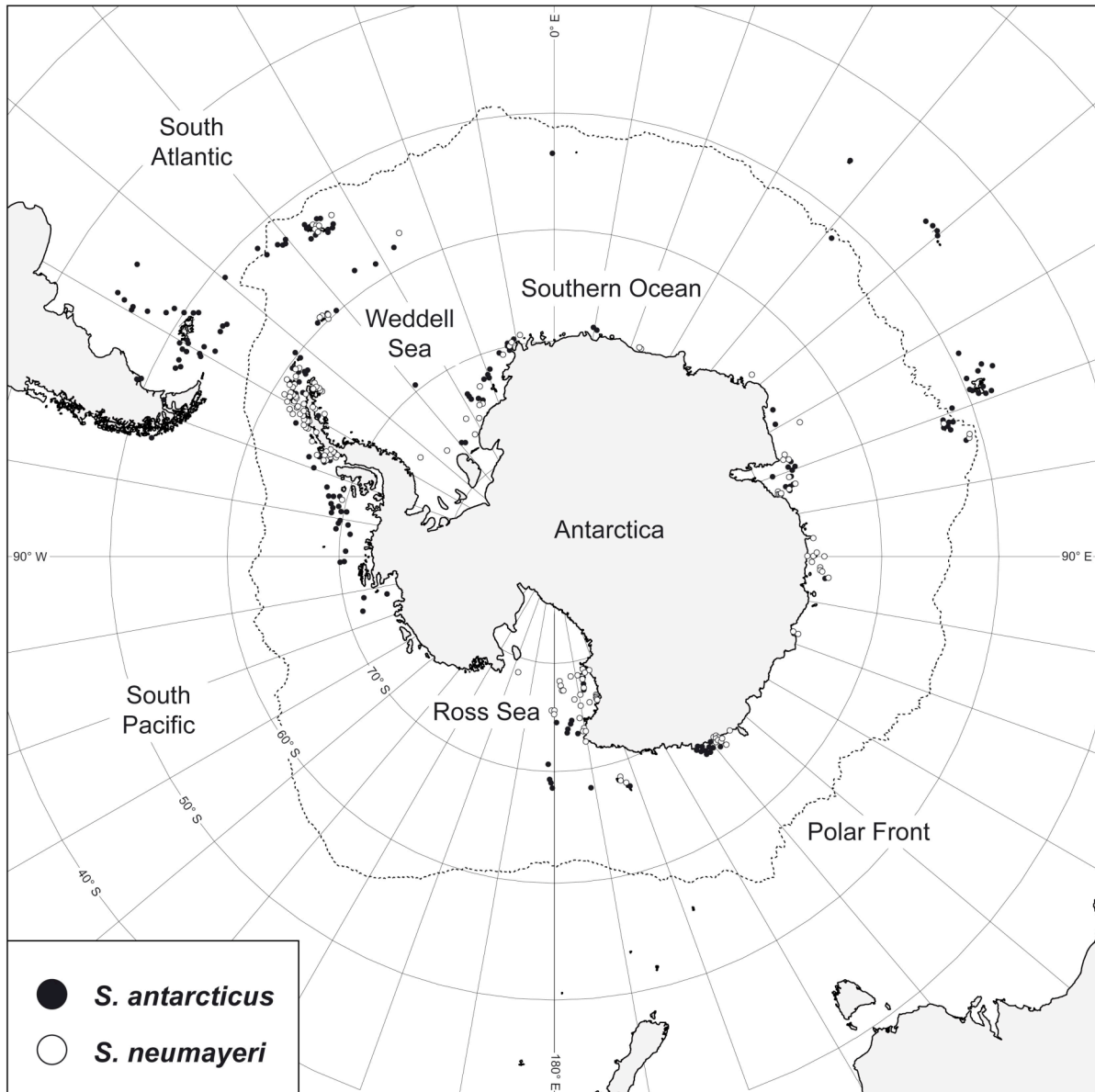


Figure 3.1 : Known distributions of *Sterechinus antarcticus* (black dots) and *Sterechinus neumayeri* (open circles).

Five nominal species were assigned to the genus *Sterechinus* in the Southern ocean: *S. antarcticus* (Koehler 1901), *S. agassizi* (Mortensen 1910), *S. diadema* (Studer 1876), *S. neumayeri* (Meissner 1900), and *S. dentifer* (Koehler 1926). The three species *S. diadema*, *S. agassizi* and *S. antarcticus* cannot be either morphologically nor genetically differentiated (David et al. 2005b, Diaz et al. 2011), identification having usually relied on the respective geographic origin: the Kerguelen archipelago (*S. diadema*), South America (*S. agassizi*), Sub-Antarctic and Antarctic areas (*S. antarcticus*). In the present analysis, they are all indistinctly referred to as *S. antarcticus*. Data

regarding the deep-sea *S. dentifer* are too sparse and could not be analysed. Consequently, only *S. antarcticus* (including *S. diadema* and *S. agassizi*) and *S. neumayeri* were considered, these two species being genetically (Diaz et al. 2011) and morphologically differentiated (Brey & Gutt, 1991, David et al. 2005b). *S. antarcticus* is mostly a bathyal species (200-1000 m), while *S. neumayeri* is shallower and quite strictly confined to the continental shelf.

Distribution data were taken from the pre-existing Antarctic echinoid database (David et al. 2005a) that integrates most data of the cruises led in Antarctica before 2003. These data were updated by including new reports from recent cruises that have been led in Antarctica since 2003, data from specimens housed in museum collections and from recent literature (Table 3.1). A total of 573 different occurrence data were obtained for the analysis, 332 for *S. antarcticus* and 241 for *S. neumayeri* (Fig. 3.1).

Table 3.1. Sources and number of occurrence data for *Sterechinus* species, south of latitude 45°S.

<i>S. antarcticus</i>	<i>S. neumayeri</i>	Sources
6	16	Australian Museum, Sydney (AUS)
31	20	British Antarctic Survey, Cambridge (UK)
0	4	Deheyn et al. 2005, Chiantore et al. 2006, Gutt et al. 2007
52	16	Universität Hamburg, Hamburg (GER)
19	12	Melbourne Museum, Melbourne (AUS)
7	12	Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires (ARG)
28	24	National Institute of Water and Atmospheric researches, Wellington (NZ)
111	100	Antarctic echinoid database (David et al. 2005a)
34	11	Université de Bourgogne, Dijon (FR); Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (FR)
44	25	Universidad de Malaga, Malaga (SP)

Environmental variables were selected according to their coverage completeness and large-scale relevance for the entire Southern Ocean, as well as to their known ecological significance to *Sterechinus* species. Ten variables were retained that specify physical and chemical characteristics of the seafloor and sea water: depth, slope, sea ice coverage, sea surface and seafloor temperature, seafloor salinity, nitrogen oxides, chlorophyll-a concentration, grain size and biogenic component of the sediment (Table 3.2). The eight first variables correspond to continuous data. The two latter variables are sediment data that were reviewed according to recent investigations (Diekmann 2007). The first variable was categorized into four classes according to grain-size (clay, silt, sand/gravels and undifferentiated volcanic deposits) and the second one into three classes that account for the biogenic component (less than 60 % of biogenic content, more than 60 % of calcareous biogenic content and more than 60 % of siliceous biogenic content). The value and significance of inter-correlations

between variables were checked for as strong correlation values between variable might hamper the reliability of ecological interpretations (Phillips et al. 2006). The Spearman determination coefficient (r_s^2) computed for pairwise comparisons between the selected variables never over-pass 0.8 with $p < 0.001$. Then all selected variables were formatted to fit 1) the WGS 1984 georeference system, 2) the 45° S to 90° S latitude and 180° E to 180° W longitude geographical template and 3) the 0.5° x 0.5° cell size using the software ArcGIS 9.3 (www.esri.com).

Table 3.2 : Sources and short description of environmental variables selected for the analysis.

Environmental variables	Map providers	Sources	Processing notes
Depth	ArcGIS	ESRI ® Data & Maps, 2005 - ESRI R edlands.	Global Digital Elevation Model (ETOPO 2) data set with 2 min resolution grid. Pixels above sea level set to « No Data ». Data i nterpolated from original resolution to 0.5-degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).
Slope	Pierrat, B., Université de Bourgogne	ESRI ® Data & Maps, 2005 - ESRI R edlands.	Calculated with ArcGIS Spatial Analyst (ArcGIS procedure).
Sea ice coverage	Raymond, B., Australian Antarctic Division	Spreen, G. et al. 2008. Sea ice remote sensing using AMSR-E 89 GHz channels. - Journal of Geophysical Research. http://jgr.phys.ik.uibremen.de:8084/amsrdata/asi_daygrid_swath/11a/s6250/	Derived from AMSR-E satellite estimates of daily sea ice concentration at 6.25km resolution. Concentration data from 1-Jan-2003 to 31-Dec-2009 used. The fraction of time each pixel was covered by sea ice of at least 85% concentration was calculated for each pixel in the original (polar stereographic) grid. Data interpolated from original resolution to 0.5-degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).
Sea surface temperature (summer)	Raymond, B., Australian Antarctic Division	Feldman, G.C. and McClain, C.R. 2010. Ocean Color Web - MODIS Aqua Reprocessing. NASA Goddard Space Flight Center, (Eds. Kuring, N., Bailey, S. W.), http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/	Climatology spans the 2002/03 to 2009/10 austral summer seasons. Data interpolated from original resolution to 0.5-degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).
Seafloor temperature	Gri ffiths, H.J., British Antarctic Survey	Clark e, A., et al. 2009. S patial variations in seabed temperatures in the Southern Ocean: Implications for benthic ecology and biogeography. - Journal of Geophysical Research Biogeosciences . v.114.	Data interpolated from original resolution to 0.5 -degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).
Seafloor salinity	Pierrat, B., Université de Bourgogne	National Oceanographic Data Center. 2009. World Ocean Atlas - Silver Springs. http://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOA09/pr_woa09.html	Data interpolated from original resolution to 0.5 -degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).
Sea surface nitrogen oxides concentration (summer)	Raymond, B., Australian Antarctic Division	National Oceanographic Data Center. 2009. World Ocean Atlas - Silver Springs. http://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOA09/pr_woa09.html	Data interpolated from original resolution to 0.5 -degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).
Sea surface chlorophyll-a concentration	Raymond, B., Australian Antarctic Division	Feldman, G.C. and McClain, C.R. 2010. Ocean Color Web - MODIS Aqua Reprocessing. NASA Goddard Space Flight Center, (Eds. Kuring, N., Bailey, S. W.), http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/	Climatology spans the 2002/03 to 2009/10 austral summer seasons. Data interpolated from original resolution to 0.5 -degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).
Grainulometry	Pierrat, B., Université de Bourgogne	McCoy, F.W. 1991. Southern Ocean Sediments: circum-Antarctic to 30°S. In: Hayes, DE. (ed). Marine Geological and Geophysical Atlas of the circum-Antarctic to 30S. Antarctic Research Series Vol.34. (modified by Gri ffiths, H.J. in 2007).	Derived from sediment types. Data interpolated from original resolution to 0.5-degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).
Biogetic component in sediment (siliceous vs calcareous)	Pierrat, B., Université de Bourgogne	McCoy, F.W. 1991. Southern Ocean Sediments: circum-Antarctic to 30°S. In: Hayes, DE. (ed). Marine Geological and Geophysical Atlas of the circum-Antarctic to 30S. Antarctic Research Series Vol.34. (modified by Gri ffiths, H.J. in 2007).	Derived from sediment types. Data interpolated from original resolution to 0.5-degree grid using « Spline with barrier » interpolation (ArcGIS procedure).

2.2.3. Data analyses

Species distribution data gathered during oceanographic cruises or collected from museum collections usually correspond to presence-only data, as true absence data are usually not verifiable. In wide oceanic areas, benthic faunas are usually known through incomplete and uneven sampling, carried out at few locations so that a number of species that is hard to estimate might be missed. The absence of species record could thus either result from a true absence or from sampling incompleteness. This holds particularly true in the Southern Ocean where sampling is always a challenge and where remote parts of the Southern Ocean still remain under-sampled, such as the Bellingshausen and the Amundsen Seas (Saiz et al. 2008), while other areas like shallow waters off the Antarctic Peninsula have long been investigated and subject to constant sampling effort.

Many methods have been developed for ecological niche modelling (see Guisan & Zimmerman 2000 for a review) and are still debated (Elith et al. 2006, Marmion et al. 2009). Among many others (e.g. see Tsoar et al. 2007), three methods have been currently used for the last decade to analyse presence-only data: the Genetic Algorithm Rule-set Production (software Desktop GARP - Stockwell & Peters 1999), the Ecological Niche Factor Analysis (software Biomapper - Hirzel et al. 2002) and the Maximum Entropy modelling (software Maxent - Phillips et al. 2006). Elith et al. (2011) highlighted the performance of the Maxent procedure that, in addition does not require data normality, whereas the ENFA procedure does (Hirzel et al. 2002) and can process both continuous and categorical variables, whereas GARP can only process continuous data (Stockwell & Peters 1999). However, to check for the reliability and reproducibility of the computed niche models, regardless of the modelling method used, outputs of Maxent and GARP procedures were compared using *Sterechinus* occurrence data and based on the eight continuous variables of our data set.

Maximum entropy modelling (Maxent). Although most recently developed, the Maxent procedure has proved efficient in generating potential species distribution (Elith et al. 2006, 2011) and has been used in many ecological studies on a wide range of organisms, from brittle stars (O' Hara 2008) to corals (Tittensor et al. 2009). Maxent has been developed for predicting species distributions from incomplete presence-only information (Phillips et al. 2006). It aims to assess a potential distribution by estimating the maximum entropy probability distribution that is constrained by incomplete information (this information derives from the environmental data associated with presence-only data). The model converges toward a non-random probability distribution (the maximum entropy probability distribution) and yields maps of habitat suitability (Phillips et al. 2006). The software Maxent v.3.3.2 (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/Maxent>) was run using the « auto features » mode and default parameters, except for the maximum iteration value (set to 2000). The robustness of the model was evaluated using a “10-fold-cross-validation” procedure and was tested as the ability to predict a “test subsample” from a “training subsample”. The performance of the model was estimated using the Area

Under Curve (AUC), by reference to the Receiver Operating Characteristics (ROC) curve, where a value of 1 represents the best possible fit and a value of 0.5 corresponds to a random model (Hosmer & Lemeshow, 2000).

For each species distribution model, results were averaged over the 10 runs of the cross-validation procedure. They consist in the estimated absolute and relative contributions of each environmental variable to the model along with a suitability map. A probability of presence (varying from 0 to 1) is associated to each cell of the map, expressing the local suitability of conditions for each species. From this continuous suitability map, a second threshold map is derived to better visualize the contrasted areas of species potential distributions. Two threshold values were applied. (1) The first threshold defines the area referred to as the “suitable area” and encompasses all pixels for which probability is over the minimal probability value assigned to a true presence (100 % of true presences are included in this first area). (2) The second one defines the area referred to as the “highly suitable area” and corresponds to a threshold that excludes the 5 % of the true presences that show the lowest probability values (95 % of true presences are still included in this second area along with the highest probability values). The respective absolute and relative contributions of each variable to the predictive performance of the model were tested in term of overall performance gain or loss using a re-sampling procedure (“jackknife” procedure) on test (test gain) and training (training gain) subsamples. Absolute contribution of a variable refers to the variable contribution as considered independently, whereas the relative contribution takes into account variable interactions.

Genetic Algorithm Rule-set Production (GARP). As Maxent does, GARP can be run with presence-only data to predict species potential distribution. Basically, GARP uses rule-sets of logic inferences, selected by means of a genetic algorithm to best predict the species distribution (Stockwell & Peters 1999, Peterson et al. 2007 for details). It produces maps of binary predictions (“1” for presence and “0” for absence). We performed the analysis using the eight continuous environmental variables and the Desktop GARP software v.1.1.6 (<http://www.nhm.ku.edu/desktopgarp/>). Presence-only data were randomly split into a training and test subsamples (respectively 75 % and 25 % of the total data set) to test the reproducibility and the robustness of the model. 100 maps were produced using the “best-subset model selection” procedure (Stockwell & Peters 1999). This procedure computes maps with 0 % omission value (all pixels with real presence are included in potential distribution), among which we extracted two sets of 10 maps according to their commission value (extension of the predicted area). The first set gathers maps whose commissions are the closest to the median commission value (classical procedure described for GARP). In order to compare results from GARP to those from Maxent, the second set comprises maps whose commissions are the closest to the value from Maxent map. For each set, the 10 maps of binary prediction were summed up to generate a “total” map with prediction values ranging from 0 to 10 for each pixel of the map. To assess the respective contribution of each environmental variable, the procedure described in Peterson et al. (2003) was followed.

2.3. Results

2.3.1. Model performance

Previous studies showed the importance of depth and sediment characteristics to both *Sterechinus* species distributions (Brey & Gutt, 1991, Jacob et al. 2003, David et al. 2005b). However, the relevance of niche modelling can be questioned as both species fundamental ecological niches were only appraised through the two afore-mentioned parameters. As a preliminary approach, a Non-Parametric MANOVA was thus performed using the software PAST v. 1.93 (Hammer et al. 2001) to test for the significance of the ten selected variables to species distribution (as assessed by pixel occurrence and absence data for the entire Southern Ocean). Results were tested highly significant for both species (*S. antarcticus*: $F = 30.53$, $p < 0.0001$; *S. neumayeri*: $F = 10.75$, $p = 0.0019$) using the Euclidean distance and a 10000 replicate permutation test. This shows that the ten selected variables determine at least in part the distribution of the two *Sterechinus* species and can be used for modelling and estimating their fundamental ecological niches.

Three distribution models were computed for *S. antarcticus* and *S. neumayeri* respectively using the two procedures, GARP (two outputs using the median and “best fit” commission values) and Maxent, based on presence-only data and on the eight continuous environmental variables of the total data set (Fig. 3.2). Both procedures gave similar results, though with better AUC values for the Maxent (0.97 and 0.98 for *S. antarcticus* and *S. neumayeri* respectively) than for the GARP procedure (AUC values for the median and “best fit” commission values were respectively 0.85 and 0.89 for *S. antarcticus*, 0.91 and 0.87 for *S. neumayeri*). Prediction maps show similar “suitable areas”. The “best fit” GARP (Fig. 3.2C-D) outputs are very close to the Maxent ones (Fig. 3.2E-F), though the suitable area computed for *S. neumayeri* is more extended with GARP (Fig. 3.2D) than with Maxent (Fig. 3.2F). GARP maps based on the median commission value (Fig. 3.2A-B) show also more extended suitable areas as compared to Maxent maps (Fig. 3.2E-F), but patterns do not drastically differ between the two models. Suitable areas are either dilated or contracted depending on the model used but the geometry of those areas are not drastically different (the difference is a matter of degree rather than of nature). Finally, both procedures ranked depth as the environmental variable that most contributes to the models. These similar results prove that basically, the computed prediction models are not only determined by the modelling method used and are enough reliable to allow biogeographical interpretations. The Maxent procedure was preferred as it proved efficient and more flexible to process both categorical and continuous variable with data that are not all normally distributed. Therefore, only Maxent results will be presented and discussed below. Distribution models of both species were computed using the ten selected variables.

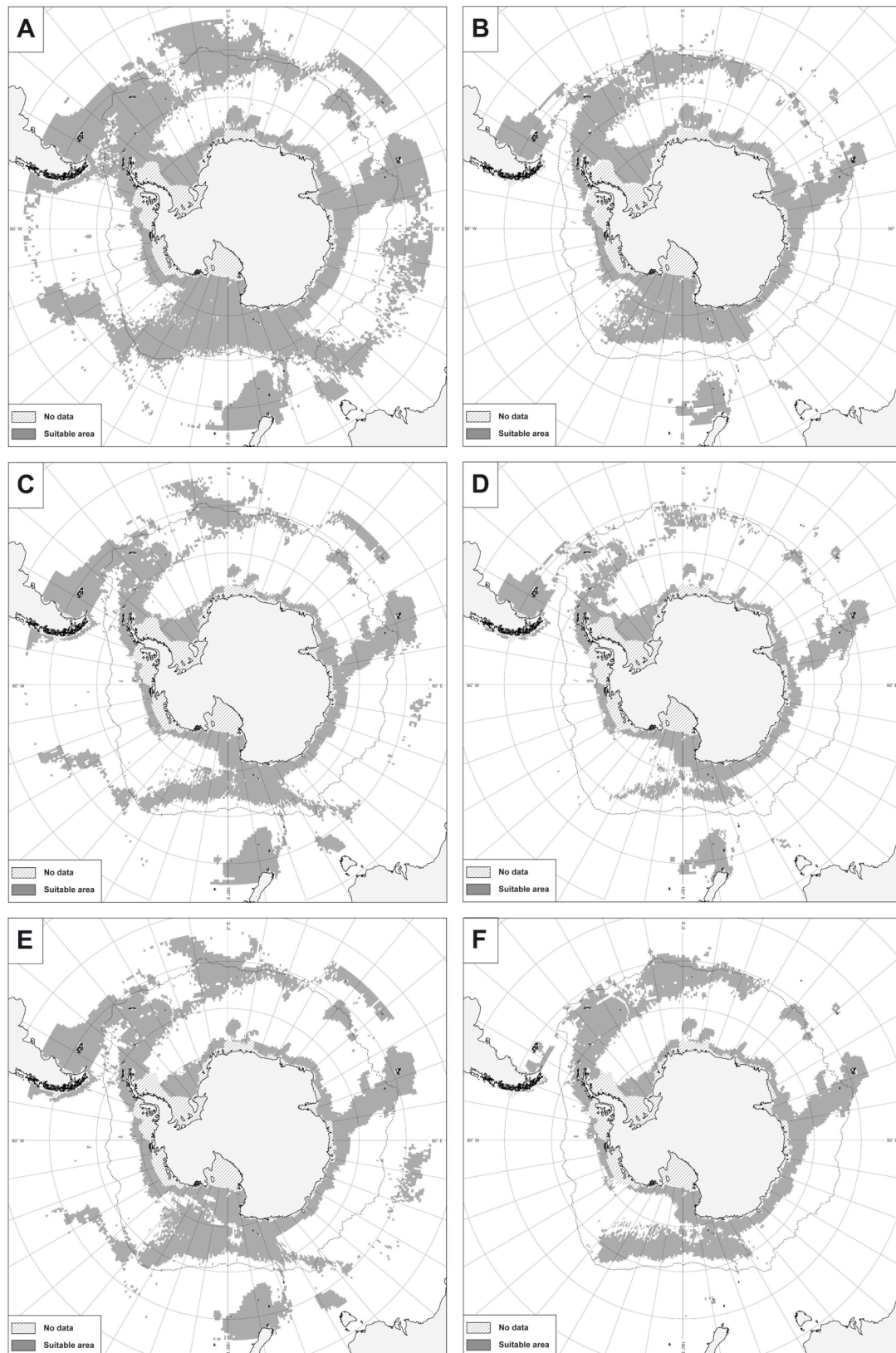


Figure 3.2 : Habitat suitability maps for *Sterechinus antarcticus* (A, C & E) and *Sterechinus neumayeri* (B, D & F) generated by (A & B) GARP, using the median commission value (AUC = 0.85 for *S. antarcticus* and 0.91 for *S. neumayeri*), (C & D) GARP, using the Maxent “best fit” commission value (AUC = 0.89 for *S. antarcticus* and 0.87 for *S. neumayeri*) and (E and F) Maxent (AUC = 0.97 for *S. antarcticus* and 0.98 for *S. neumayeri*). Maps were generated using eight continuous environmental variables. In GARP procedure (A, B, C & D), “suitable” areas correspond to pixel values ranging between 6 and 10; they include all occurrence data in the Maxent procedure (E & F).

The AUC values of Maxent distribution models computed for the two species showed that models have a significantly better predictive performance than a random model ($p < 0.01$; Wilcoxon rank-sum test) (Table 3.3). The AUC values computed for training and test subsamples of each run are comprised between 0.924 and 0.97 for *S. antarcticus*, 0.942 and 0.993 for *S. neumayeri*. Mean values range between 0.967 (training data) and 0.952 (test data) for *S. antarcticus*, 0.979 (training data) and 0.972 (test data) for *S. neumayeri*, characterizing outstanding models (Hosmer & Lemeshow 2000).

Table 3.3. AUC values computed for each run (for training and test data) with average AUC values for the distribution model of each species. All runs show a significantly better predictive performance than random ($p < 0.01$, Wilcoxon rank-sum test).

	AUC training	AUC test		AUC training	AUC test
<i>S. antarcticus</i> - 1	0.969	0.930	<i>S. neumayeri</i> - 1	0.977	0.993
<i>S. antarcticus</i> - 2	0.969	0.942	<i>S. neumayeri</i> - 2	0.980	0.965
<i>S. antarcticus</i> - 3	0.969	0.944	<i>S. neumayeri</i> - 3	0.978	0.983
<i>S. antarcticus</i> - 4	0.966	0.969	<i>S. neumayeri</i> - 4	0.981	0.942
<i>S. antarcticus</i> - 5	0.966	0.969	<i>S. neumayeri</i> - 5	0.978	0.981
<i>S. antarcticus</i> - 6	0.967	0.954	<i>S. neumayeri</i> - 6	0.979	0.971
<i>S. antarcticus</i> - 7	0.968	0.924	<i>S. neumayeri</i> - 7	0.978	0.986
<i>S. antarcticus</i> - 8	0.967	0.956	<i>S. neumayeri</i> - 8	0.978	0.983
<i>S. antarcticus</i> - 9	0.967	0.970	<i>S. neumayeri</i> - 9	0.979	0.970
<i>S. antarcticus</i> - 10	0.966	0.967	<i>S. neumayeri</i> - 10	0.980	0.946
Average	0.967	0.952	Average	0.979	0.972

2.3.2. Species predicted distributions

The threshold suitability maps computed for the two species (Figs 3.3 & 3.4) show strong similarities: highly suitable habitats are mostly predicted all around the Antarctic continent, including the whole Antarctic continental shelf, as well as the Scotia Arc and Sub-Antarctic islands (Bouvet Island, Prince Edward Islands, Crozet Islands, Kerguelen Islands and Heard Island). High suitable habitats are also predicted northwards as far as the continental shelves of South Chile and South Argentina. Suitable habitats expand the predicted areas to the north of the Ross Sea and between Bouvet Island and the Scotia Arc. Suitable and high suitable areas extend over a depth range comprised between 0 and 1500 m deep. The main discrepancy between the distribution models of the two species occurs in the Sub-Antarctic and northernmost areas. Highly suitable areas are predicted for *S. antarcticus* south of New Zealand (including the Campbell Plateau) and Tasmania, whereas the predicted distribution of *S. neumayeri* seems to be limited to the Antarctic Polar Front. In southern South America, species distributions are expected over the Argentinean continental shelf and along the Chilean coast, but highly suitable habitats of *S. neumayeri* are restricted to the southernmost tip of Argentina, whereas highly suitable habitats of *S. antarcticus* extend further northward to 45°S. In summary, the distribution of *S. antarcticus* is predicted northward as far as 45°S, whereas the distribution of *S. neumayeri* is more limited to high latitudes.

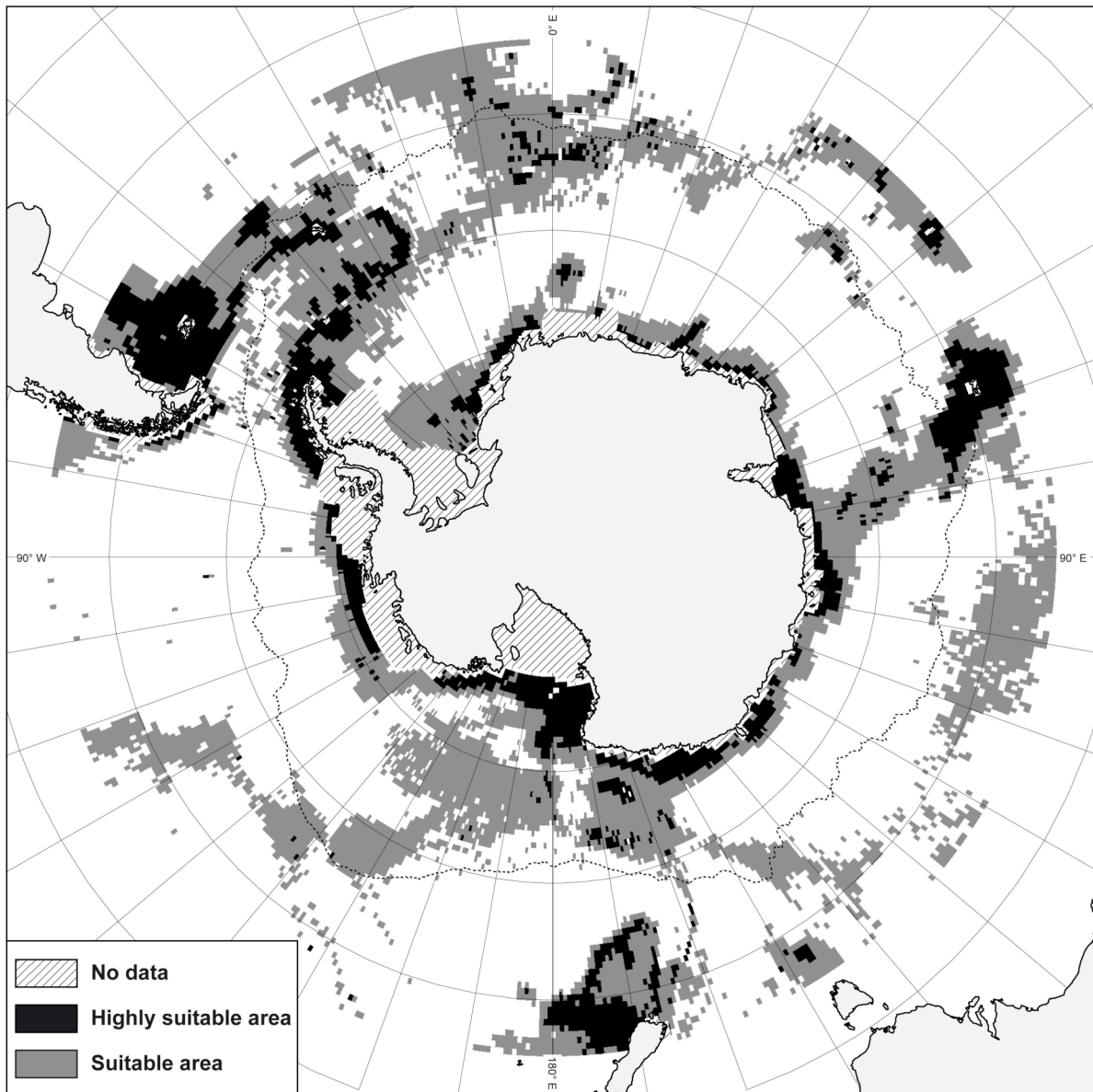


Figure 3.3. Habitat suitability map for *Sterechinus antarcticus* generated using Maxent and including all environmental variables. (1) The “suitable area” encompasses all pixels for which probability is over the minimal probability value assigned to a true occurrence (100 % of occurrence data are included in this area). (2) The “highly suitable area” corresponds to a threshold that excludes the 5 % of true occurrences that show the lowest probability values (95 % of true occurrences are still included in this second area). Hatched areas correspond to areas where data are missing for at least one environmental variable.

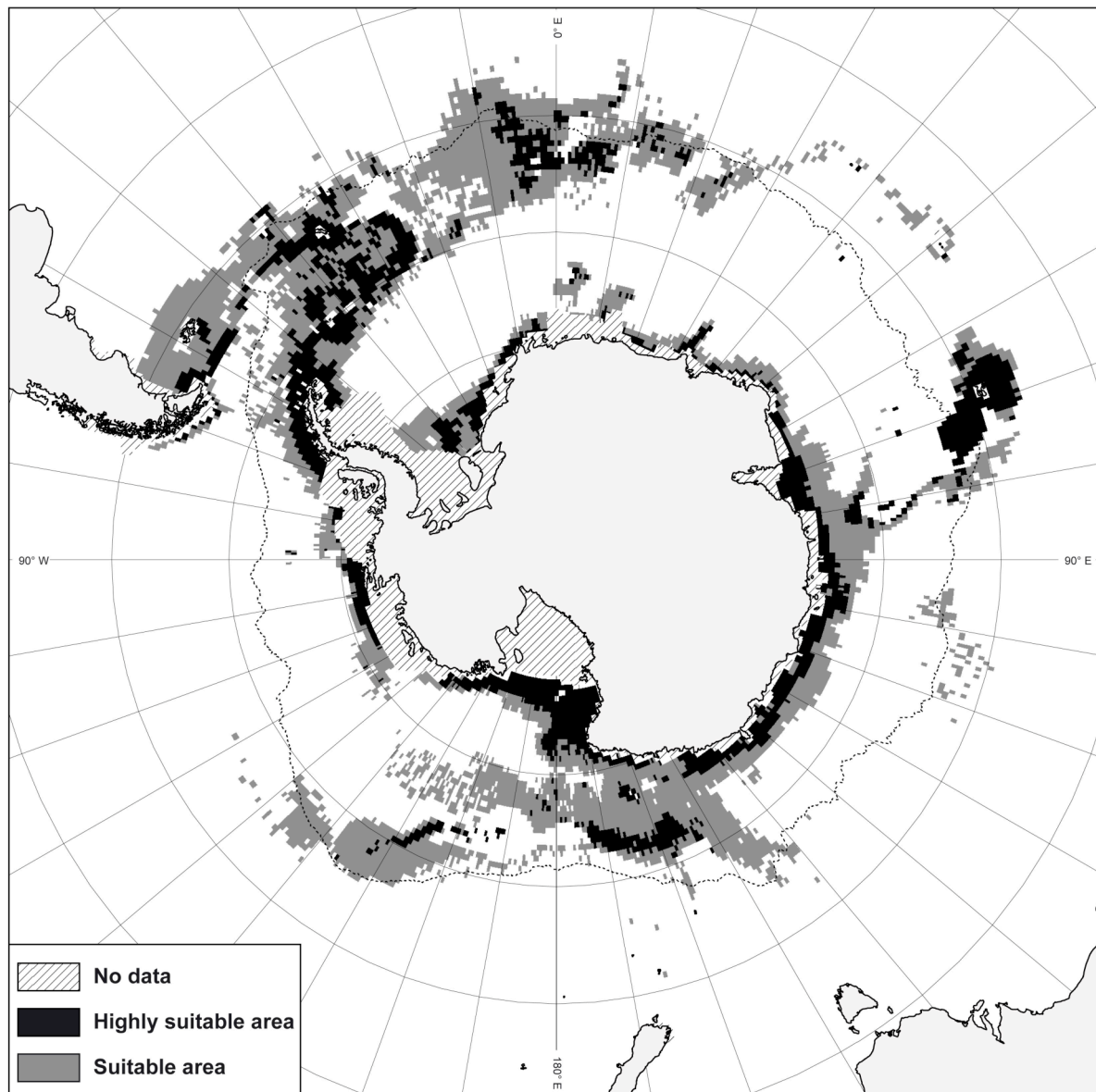


Figure 3.4. Habitat suitability map for *Stereochinus neumayeri* generated using Maxent and including all environmental variables. (1) The “suitable area” encompasses all pixels for which probability is over the minimal probability value assigned to a true occurrence (100 % of occurrence data are included in this area). (2) The “highly suitable area” corresponds to a threshold that excludes the 5 % of true occurrences that show the lowest probability values (95 % of true occurrences are still included in this second area). Hatched areas correspond to areas where data are missing for at least one environmental variable.

2.3.3. Environmental variable contributions

Out of the ten environmental variables included in the analysis, depth is the variable that most explains the distribution of the two species (78.3 % and 68.8 % of average contribution to *S. antarcticus* and *S. neumayeri* models respectively) (Table 3.4). For *S. antarcticus*, other environmental variables contribute very little (less than 5 %). Regarding *S. neumayeri*, two other variables show a significant contribution: sea ice coverage (10.4 %) and sea surface temperature (9.9 %), although these percentages remain well below the value of depth contribution.

Table 3.4. Average contribution percentage of each environmental variable for distribution models of *Sterechinus antarcticus* and *Sterechinus neumayeri*.

	<i>S. antarcticus</i>	<i>S. neumayeri</i>
Depth	78.3	68.8
Slope	2.7	1.3
Sea ice coverage	4.3	10.4
Sea surface temperature	2.3	9.9
Seafloor temperature	0.8	0.2
Seafloor salinity	2	0.7
Sea surface nitrogen oxides concentration	3.7	0.5
Sea surface chlorophyll-a concentration	2.4	2.8
Granulometry	1.3	1.2
Biogenic component in sediment	2.4	4.3

For both species, the tests performed on relative and absolute contributions of variables for the test and training subsamples gave similar results (Fig. 3.5). According to Phillips et al. (2006), this proves the reproducibility and robustness of the models. Re-sampling procedures showed that the highest model performance is observed for depth when variables are considered separately (i.e. absolute contribution) and the maximum performance loss is obtained when depth is removed from the model (i.e. relative contribution). This means that depth is not only contributing the most to the models, but it is the most informative variable as well. Absolute and relative contributions of sea ice coverage and sea surface temperature are very low in the *S. antarcticus* model, whereas they are clearly higher in the *S. neumayeri* model. Absolute contributions of chlorophyll-a concentration, granulometry, seafloor salinity and seafloor temperature are equally important for both models (Fig. 3.5), but relative contributions are minor.

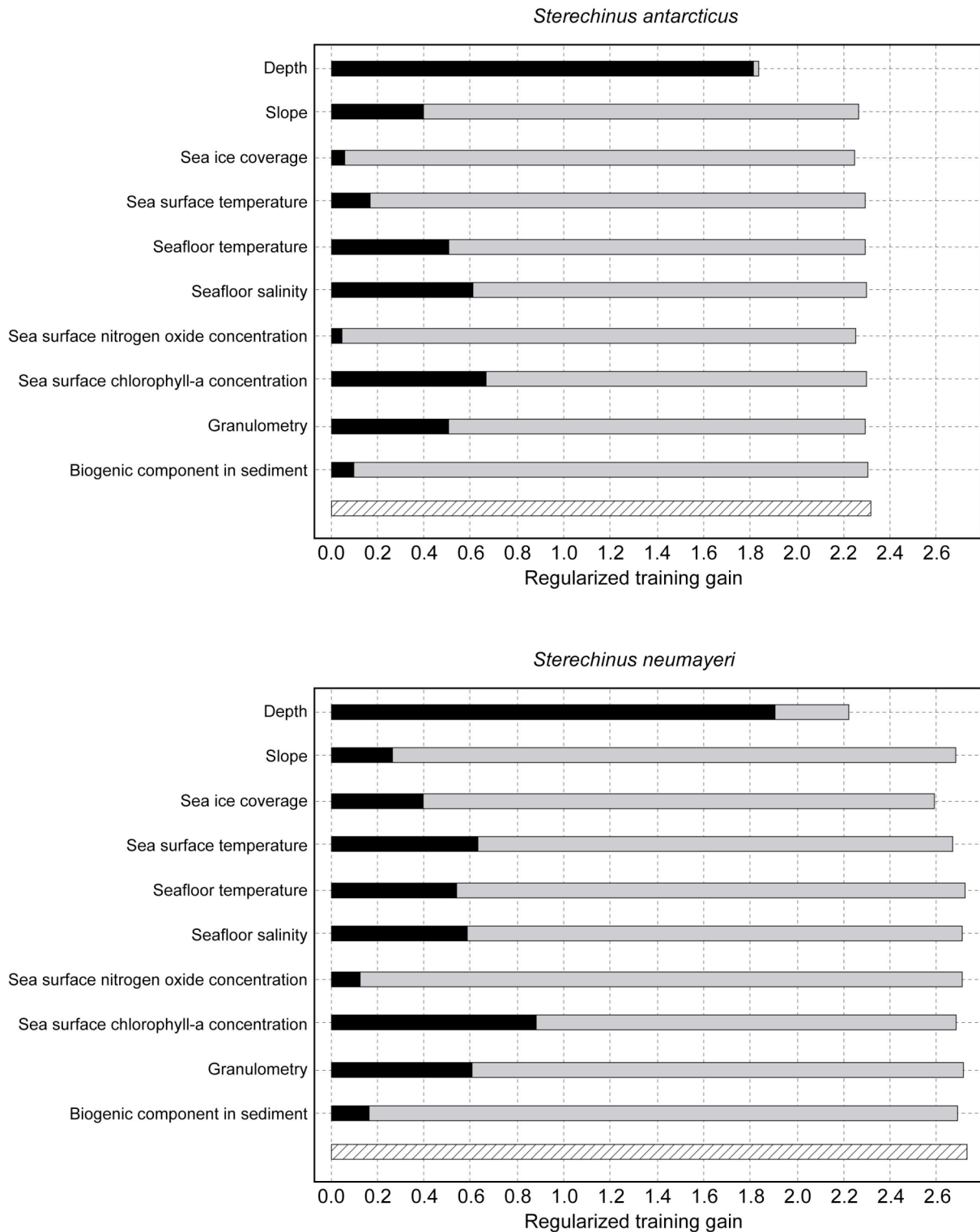


Figure 3.5. Results of the jackknife test for variable contributions to models. Gain values represent respectively the performance of the model when all variables are used (hashed bar), when a given variable is excluded of the model (grey bar) and when a given variable is the only variable included in the model (dark bar). The maximum performance loss is shown by the difference between the grey and hashed bars.

2.4. Discussion

2.4.1. Performance of models

The present work constitutes a first attempt to generate a niche-based distribution model at the scale of the Southern Ocean. Many methods using presence-only data have been developed that can make possible ecological niche modelling at such a large scale (Elith et al. 2006, Tsoar et al. 2007). The choice of the most efficient and relevant method was led by comparing the performance of models generated using different procedures (Elith et al. 2006). Distribution models of *S. antarcticus* and *S. neumayeri* were generated using two methods, GARP and Maxent. The latter was preferred for being more efficient, as assessed by the high AUC values of distribution models and more flexible, as it can process both continuous and discrete data. Both procedures however gave similar predictive distribution maps (Fig. 3.2), therefore supporting the robustness and reproducibility of the models.

The modelled distributions of *Sterechinus* species are both centred around Antarctica and extend over the Antarctic continental shelf (Figs 3.3 & 3.4). The predicted high suitable areas embrace the observed distribution data and overall exceed their northern latitudinal limits toward New Zealand and southern South America. The wider extension of predicted areas as compared to the observed distribution is inherent to the modelling approach (Phillips et al. 2006, Tittensor et al. 2009).

The models showed that depth is the environmental parameter that most contribute to the predicted distribution of both species. This might be due to the complex ecological significance of depth *per se* and to the incompleteness of the selected environmental data set too. The large-scale of the analysis also implies that the local environmental control on population dispersion is overlooked, while large-scale environmental variations are favoured to explain broad patterns of species distribution. Depth is typically a factor that can control species distribution both at local, regional and global scales. The large-scale of the present analysis partly explains the predominant contribution of depth to distribution models over other environmental parameters. Regardless of the incompleteness of the modelled fundamental niches and scale of analyses, the comparison of the two distribution models highlighted the ecological significance of two other parameters, namely sea ice coverage and sea surface temperature that actually distinguish between the fundamental ecological niches of the two species. Future efforts should however concentrate on adding new environmental data and estimating their potential contribution to the modelled habitats.

2.4.2. Ecological relevance of models

Regarding the genus *Sterechinus*, depth is the environmental factor that most contributes to delimiting the distribution areas of both species, sea ice coverage and sea surface temperature partly determining the distribution of *S. neumayeri* as well (Table 3.4 & Fig. 3.5). This is coherent with what

we know about the ecological requirements of the two species (Brey & Gutt 1991, Jacob et al. 2003, David et al. 2005b). *S. neumayeri* inhabits the shallows of the inner continental shelf of Antarctica, thereby facing the environmental parameters that affect the upper water column, such as the seasonal sea ice formation and sea surface temperature. In contrast, these latter parameters have almost no impact on the distribution of *S. antarcticus* that occurs in deeper areas of the outer parts of continental shelves. Previous studies however did not clearly mention sea ice coverage and sea surface temperature as determining parameters of *S. neumayeri* habitat; they only stressed the importance of depth to distinguish between the two species habitat. Our results suggest that further studies in functional ecology might consider the ecological implication of sea ice coverage and sea surface temperature on population dynamics in *S. neumayeri*.

The two *Sterechinus* species are known as opportunistic feeders, differences in the diet being insignificant (Jacob et al. 2003), and are likely to be little impacted by seasonal variation in primary production (De Ridder & Lawrence 1982, David et al. 2005b). This could partly explain the low contribution of those parameters that are sediment biogenic component and water chlorophyll-a rate to the distribution models. However, the significance of sea ice coverage and sea surface temperature to the distribution of *S. neumayeri* can be related to the availability of food supplies. Shallow areas of East Antarctica (< 15 m depth) are covered with fast ice for the most part of the year, a necessary condition for microphyte growth on the seafloor. These food banks attract mobile animals such as *S. neumayeri* (Trush et al. 2006), which might be partly dependent on this source of food and therefore not as opportunistic as initially assumed.

The importance of depth as a controlling factor of benthos distribution is a commonplace in marine ecology studies (O'Hara 2008, Gogina et al. 2010). This is well exemplified in the genus *Sterechinus*, which comprises two species with different depth range distribution (Brey & Gutt 1991, Jacob et al. 2003, David et al. 2005a). In marine habitats, depth is correlated to many environmental factors such as light intensity, temperature, salinity, predator/competitor occurrence and food supplies (Harris & Whiteway 2009). Therefore, depth could just be considered as an indirect estimate, or proxy for other variables that do have a direct and significant impact on species distribution. However, it has been shown that depth does also have a direct impact on marine life and niche modelling studies in marine areas generally include depth as a fully-fledged environmental parameter (O'Hara 2008, Gogina et al. 2010). One of the main reasons thereof is pressure increase with depth. Hence, Tyler et al. (2000) showed that, in *S. neumayeri* water pressure is a limiting factor for the survival and dispersal of larvae into deep waters, which constrains the settlement of the species to shallow water areas.

2.4.3. Environmental control versus historical contingencies

In previous sections, the significant contribution of environmental parameters, namely depth, sea ice coverage and sea surface temperature to delimiting the distribution range of *Sterechinus* species was discussed. Compared to *S. antarcticus*, the habitat of *S. neumayeri* showed to be determined, or at least related to environmental parameters other than depth, and its modelled distribution range accordingly less extended. In *S. neumayeri*, the complex interaction between depth and other parameters of the water column is well exemplified. Hence, it has been shown that pressure tolerance of larvae is dependent on water temperature, warmer temperatures tending to increase pressure tolerance of larvae (Tyler et al. 2000). In a forecasting scenario, a slight warming-up of bottom waters would thereby promote the larval dispersal and the settlement of *S. neumayeri* in deeper and northernmost parts of the Southern Ocean. In this latter case, climate change might have a direct impact on the distribution of *S. neumayeri*, driving the expansion of its distribution range. Conversely, during the Pleistocene, Glacial Maxima could have favoured the contraction of its distribution range to the shallow areas of Antarctic and Subantarctic regions.

Biogeographic discrepancies between observed data and modelled distributions are partly inherent to the modelling procedure and conditioned by the incompleteness of environmental data and scale of analyses. These biogeographic discrepancies can also result from the essential differences that distinguish between the fundamental and the realized ecological niche. They can pinpoint the role played both by historical contingencies and by biotic interactions in present distribution of taxa. Historical factors and biotic interactions both refer to the dynamics of Earth and of the biosphere, which is not included as parameter in niche modelling procedures (Guisan & Zimmerman 2000, Elith et al. 2006, Phillips et al. 2006). They can however be regarded *a posteriori* as causal factors to interpret present distribution patterns that are not fully explained by physical and chemical parameters. Hence, biotic interactions, such as competition can lead to patterns of species exclusion between ecologically close taxa, while historical contingencies, such as ongoing dispersal across weakened biogeographic barriers can be invoked to explain why range boundaries do not fully correspond to clear environmental and geographic limits.

In the present work, the modelled habitats of the two *Sterechinus* species only differ by the secondary contribution of two parameters, sea ice coverage and sea surface temperature, as compared to depth, the factor that contributes the most to both species distribution models. Accordingly, the two modelled distributions differ in their northward latitudinal range while distribution patterns of both species widely overlap (Figs. 3.3 & 3.4). However, the comparison of occurrence data shows that the observed distributions of the two species only overlap over 8.6% of their total distribution range (26 pixels in common over 302 pixels in all). This suggests that the two species might partly exclude each other, while environmental requirements do not differ drastically. To test for the significance of the exclusion pattern between the two species, a Non-Parametric MANOVA was performed with PAST

using the Euclidean distance and a 10000 replicate permutation test. The exclusion was not tested significant ($F = 0.032$; $p = 0.86$) and cannot be supported at the scale of the Southern Ocean so far.

The comparison between the modelled and observed distribution of *S. antarcticus* also sheds light on factors that were not included in the model. The potential distribution of *S. antarcticus* extends northeastward over the Campbell Plateau where environmental conditions were modelled as suitable to highly suitable to the species (Fig. 3.3). Moreover, dispersal by means of the Antarctic Circum-Current would make possible the colonization of the plateau for a species originated in the Southern Ocean (O'Hara 1998). However, no *S. antarcticus* has ever been sampled south of New Zealand, despite the many oceanographic campaigns led in the region. Hypotheses can then be proposed to explain this situation that either invoke (1) oceanographic barriers, (2) biotic interactions or (3) historical contingencies.

(1) The Antarctic Polar Front (APF) is classically regarded as a biogeographic, physiographical barrier to dispersal, having isolated the Southern Ocean from northern warmer water masses since Drake Passage opened (Scher & Martin 2006, Clarke et al. 2007). Regarding *Stereochinus*, the APF barrier seems to prevent *S. neumayeri* from expanding its distribution range to the north as its potential distribution was modelled beyond the APF over the south of the Argentinean Plateau (Fig. 3.4) whereas occurrence data do not extend across the APF (Fig. 3.1). In contrast, *S. antarcticus* extends beyond the APF over the Argentinean Plateau as far as 35° South (Fig. 3.1) and its distribution range does not seem to be much delimited by the APF on the American side. Conversely, the APF barrier would be particularly marked between the Campbell Plateau and East Antarctica (Bargelloni et al. 2000) where it could prevent the larvae of *S. antarcticus* from dispersing toward the Campbell Plateau. Dispersal of *S. antarcticus* could be possible in the future though as the APF barrier is expected to be weakening with climate warming (Convey et al. 2009).

(2) Biotic interactions can also be invoked as factors limiting the settlement of *S. antarcticus* and its expansion over the Campbell Plateau. Another member of the family Echinidae, *Gracilechinus multidentatus* inhabits the Campbell Plateau. *G. multidentatus* is a close relative to *Stereochinus* species and occupies similar depth ranges and habitats (McKnight 1968). The two species could then compete between each other, this biotic interaction leading to a species exclusion pattern between a New Zealand species, *G. multidentatus* and a South American, Subantarctic and Antarctic species, *S. antarcticus*.

(3) Niche modelling has been criticized for considering ecological niches as being at the equilibrium and for ignoring biogeographic processes that are speciation, adaptation, extinction and dispersal dynamics (Austin & Van Niel, 2011). Herein, we considered these processes as causal factors that may be invoked *a posteriori* to justify possible biogeographic discrepancies between observed and modelled distribution data. In the Southern Ocean, the re-colonization of the Antarctic continental shelf by benthic species after the glacial maxima of the Pleistocene constitutes a recent historical background that must be taken into account when considering the present distribution

patterns of taxa, as it is not possible to know whether the process is now achieved or if it is still ongoing (Brandt et al. 2007). While *S. neumayeri* is assumed to have originated on the Antarctic continental shelf by allopatric speciation during the Pliocene, *S. antarcticus* would have originated from Subantarctic waters from where it would have dispersed to the Antarctic continental shelf during glacial optima of the Pleistocene (Diaz et al. 2011). This dispersal process could be still ongoing, what might explain the absence of *S. antarcticus* on the Campbell Plateau. Originated from Subantarctic areas on the South American side, the species would have not reach the Campbell Plateau yet.

2.5. Conclusion

The comparison between distinct niche modelling procedures allowed the identification of the most efficient model, Maxent here, which was used to generate reliable distribution models at the scale of the Southern Ocean. The modelled ecological niches are coherent with the known ecology of the two *Sterechinus* species, the identification of those environmental parameters that most contribute to large-scale distribution patterns being coherent with the observed and modelled distribution ranges. Hence, the endemism of *S. neumayeri* to the Antarctic continental shelf is related to the respective influences of depth, sea ice coverage and sea surface temperature, while depth is the only significant factor that seem to control the distribution range of the widespread species *S. antarcticus*. The difference between the two modelled fundamental niches and potential distributions can be interpreted to assess the respective, potential vulnerability of the two species to large-scale environmental changes of the past and to those expected in the future.

Regardless of the adopted modelling procedure, the discrepancy noticed between observed and modelled distribution data emphasizes the respective roles played by those environmental factors that were included in the model, namely depth, sea ice coverage and sea surface temperature, and by putative biotic and biogeographic processes. Hence, species exclusion patterns and ongoing dispersal processes were proposed as likely factors that could determine the mismatch between the fundamental and the realized ecological niches. Such a procedure should be generalized to other taxa of the Southern Ocean. The identification of recurrent distribution patterns with recurrent discrepancies between modelled and observed distribution data in phylogenetically distant taxa might be informative about the impact of Antarctic biogeographic history on present distribution patterns and might help assess species resilience to large-scale environmental changes.

2.6. Acknowledgements

This paper is a contribution of the BIOME team of UMR CNRS 6282 Biogéosciences. The authors would like to thank Bruno Danis, Huw Griffiths and Ben Raymond for their contribution to the environmental data set, Thomas Thevenin and Florian Tolle for their help with ArcGIS, the

Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris, the Australian Museum in Sydney, the British Antarctic Survey in Cambridge, the Universität Hamburg, the Melbourne Museum, the Museo Argentino de Ciencias Naturales in Buenos Aires, the National Institute of Water and Atmospheric researches in Wellington and the Universidad de Malaga for access to collections. Funding sources were from CAML/TOTAL, ANR ANTFLOCKS (n°07-BLAN-0213-01), ECOS project (n°C06B02) and BIANZO I and II projects (Belgian Science Policy).